

ANETA BASIŃSKA, MAGDALENA KRZESŁOWSKA, ADAM WOŹNY

Collegium Biologicum
Umultowska 89, 61-614 Poznań
E-mail: anetka27276@wp.pl

NOWE FAKTY DOTYCZĄCE TRANSPORTU PĘCHERZYKOWEGO W KOMÓRKACH ROŚLINNYCH

WSTĘP

Komórki eukariotyczne zawierają system błon wewnętrznych. Pomiedzy poszczególnymi organellami tego systemu, które niekiedy są bardzo oddalone od siebie, wykształciła się pewnego rodzaju komunikacja, zapewniająca komórkom sprawne funkcjonowanie. Organelle „porozumiewają się” między sobą, m.in. za pomocą transportu pęcherzykowego. Jest on niezwykle ważny nie tylko dla pojedynczej komórki, ale również dla całego organizmu. Organelle wchodzące w skład systemu błon wewnętrznych biorą udział w licznych procesach, przede wszystkim w transporcie substancji, m.in. białek, szlakiem sekrecyjnym i endocytotycznym. Transportowane substancje (cargo) są przemieszczane między organellami systemu za pośrednictwem niewielkich struktur zwanych pęcherzykami transportującymi, proces natomiast określa się mianem transportu pęcherzykowego. W ten sposób zachodzi także przepływ błon w komórce. Transport pęcherzykowy m.in. warunkuje utrzymanie homeostazy komórki. Pozwala bowiem dostarczać z siateczki śródplazmatycznej (ER) do właściwych rejonów komórki nowo powstałe białka. Zapewnia recykлизację składników błony komórkowej czy hydrolizę zbędnych składników w wakuoli. Od transportu pęcherzykowego są uzależnio-

ne także endo- i egzocytoza. W komórkach roślin uczestniczy on ponadto w podziale komórki, wzroście objętościowym wakuoli, a tym samym i całej komórki. Wreszcie transport pęcherzykowy jest niezwykle ważny do zachowania tożsamości kompartmentów komórkowych. Mimo ogromnej czasem dynamiki transportu, musi bowiem zostać zachowana integralność strukturalna i swoisty dla każdego kompartmentu, zestaw składników.

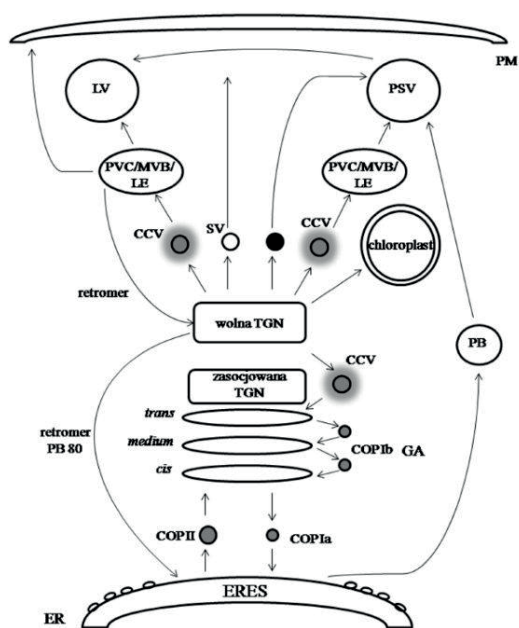
Ze względu na obszerność problematyki w niniejszym artykule skoncentrowano się jedynie na transporcie sekrecyjnym. W jego obrębie wyróżnia się: (1) wczesny szlak sekrecyjny, przebiegający od siateczki śródplazmatycznej do strefy *cis* diktiosomu (D), (2) transport przez diktiosom i (3) późny szlak sekrecyjny, obejmujący eksport białek z diktiosomu. Warto zauważyć jednak, że istnieje także transport białek omijający diktiosom.

Bardziej szczegółowo zamierzamy przedstawić najnowsze osiągnięcia dotyczące transportu od ER do strefy *cis* diktiosomu, a także transportu wstecznego z udziałem retromeru. Podstawowe informacje na temat szlaku endocytotycznego oraz sekrecyjnego znajdzie czytelnik w podręczniku *Biologia komórki roślinnej* (WOJTASZEK i współaut. 2006, 2007).

TRANSPORT BIAŁKA Z ER DO STREFY CIS DIKTIOSOMU

Pewna pula białek, przede wszystkim sekrecyjnych (stanowiących cargo pęcherzy-

ków), jest syntezowana przy udziale rybosomów czasowo zasocjowanych z ER. Białka te



Ryc. 1. Schemat roślinnego szlaku sekrecyjnego (wg ŽÁRSKÝ i współaut. 2009, HICKS i RAIKHEL 2010, KANG i współaut. 2011, ZHENG i STAEHELIN 2011).

Szlak sekrecyjny w komórkach roślinnych rozpoczyna się w miejscu wyjścia z ER (ERES). Białka sekrecyjne są transportowane przy udziale pęcherzyków COPII do strefy *cis* diktiosomu. Raz wprowadzone pozostają one w świetle cysterny, która podlega stopniowemu procesowi przemieszczania/dojrzenia. Tak więc nowopowstające cysterny przesuwają cysterny starsze w kierunku strefy *trans*. Ostatnia z nich ulega przekształceniu w sieć *trans* aparatu Golgi'ego (TGN). Enzymy rezydujące w cysternach poszczególnych rejonów diktiosomu są natomiast wstecznie kierowane przy udziale pęcherzyków COPIb. W TGN białko jest sortowane i transportowane do odpowiednich organelli przy udziale pęcherzyków sekrecyjnych (SV) i okrytych klatryną (CCV). Białka pakowane do CCV najpierw dostają się do przedziału przedwakuolarnego (PVC/MVB /LE) a następnie są kierowane do wakuoli litycznej (LV) lub gromadzącej białka zapasowe (PSV). Z TGN istnieje także bezpośredni transport do PSV przy udziale pęcherzyków gęstych elektronowo (DV) (kulka z czarnym wnętrzem). Do PSV prowadzi również bezpośredni transport z ER z udziałem ciał białkowych (PB) powstałych z odpowiedniej domeny ER, które mogą być włączone do PSV przy udziale procesu podobnego do autofagii. Transport do błony komórkowej (PM) w komórce roślinnej może zachodzić pięcioma drogami. Tutaj zostały przedstawione tylko dwie. Jedną to bezpośredni transport z TGN przy udziale pęcherzyków sekrecyjnych (SV) w drugiej

są wprowadzane co-translacyjnie do światła ER i część z nich, po odpowiednich modyfikacjach w obrębie światła, jest transportowana do jednej z struktur docelowych, którymi są: błona komórkowa (PM), plastydy (chloroplasty), wakuola lityczna (LV), wakuola gromadząca białka zapasowe (PSV). Pierwszym etapem na drodze transportu białek sekrecyjnych (i błon) z ER jest zwykle diktiosom (D) (Ryc. 1). Raz wprowadzone białka do światła cysterny diktiosomu pozostają w niej. W diktiosomie białka są poddawane dalszym modyfikacjom, m.in. zachodzą tu końcowe etapy *N*-glikozylacji i *O*-glikozylacji. Następnie białka są sortowane i pakowane do pęcherzyków transportujących (SATO i NAKANO 2007).

W jaki sposób białko dostaje się z ER do strefy *cis* diktiosomu? Uważa się, że jest ono transportowane przy udziale pęcherzyków COPII powstających na błonie ER. Pęcherzyki powstają w rejonie błony, na którym nie ma rybosomów, zwanym ERES – miejscami wyjścia (eksportu) z ER (ang. ER export sites) (Ryc. 1) (SATO i NAKANO 2007). Rozciąga się on zazwyczaj na długości około 40 nm (KANG i STAEHELIN 2008). Przekazanie cargo z ER do diktiosomu może zachodzić, jeśli pomiędzy tymi organellami zaistnieje relacja przestrzenna, tzn. gdy strefa *cis* diktiosomu znajduje się naprzeciwko ERES (KANG i STAEHELIN 2008, MARTI i współaut. 2010). Ponieważ diktiosomy poruszają się w komórce wzdłuż włókien mikrofilamentów aktynowych z dużą prędkością, wynoszącą do 4 $\mu\text{m s}^{-1}$ (MARTI i współaut. 2010 i lit. tam cytowana), więc powstawanie pęcherzyków COPII musi przebiegać bardzo szybko. Nie można też wykluczyć istnienia pomiędzy ER i D połączenia innego niż pęcherzyki. Przyżyciowe obserwacje w mikroskopie fluorescencyjnym

natomiast uczestniczy MVB/PVC/LE. Po połączeniu się jego błony z PM, pęcherzyki światła endosomu (ILV) – egzosomy, zostają uwolnione do przestrzeni peryplazmatycznej. W komórkach roślinnych wakuola gromadząca białka zapasowe (PSV) może zostać przetransformowana w wakuolę lityczną (LV) (ZHENG i STAEHELIN 2011). Proces ten zachodzi np. podczas kiełkowania nasion. Jest on niezbędny do uruchomienia rezerw energii jakie są zgromadzone w PSV. Na schemacie został także ukazany szlak retrogradowy z udziałem retromerów. Po dostarczeniu białka do przedziału przedwakuolarnego (PVC/MVB/LE) dochodzi do rozpadu kompleksu ligand-receptor. Receptory wracają do organelli macierzystej przy udziale kompleksu spłaszczającego jakim jest retromer.

wykazały, że diktiosomy faktycznie mogą być połączone z ER (MARTI i współaut. 2010). Nie wiadomo jednak jakie białka biorą w tym udział oraz czy takie połączenie zachodzi na całej powierzchni cysterny *cis*, czy tylko w specjalnych miejscach. Połączenie może mieć charakter dynamiczny i opierać się na pęcherzykach COPII. Powstawałoby ono w trakcie odpłaszczania pęcherzyka przy udziale GTPazy Sar1 i zapewniało czasowe połączenie pomiędzy organellami (MARTI i współaut. 2010 i lit tam cytowana).

Pęcherzyki COPII, zawierające transportowane białko, mogą także łączyć się ze sobą i tworzyć *de novo* cysterny *cis* aparatu Golgi'ego (GA), jak to zauważono u *Saccharomyces cerevisiae* (NAKANO i LUINI 2010 i lit. tam cytowana).

Transport pomiędzy ER i D jest niezależny od cytoszkieletu (MOREAU i współaut. 2007). Ważną funkcję w transporcie z ER do cysterny *cis* diktiosomu odgrywają natomiast GTPazy. I tak, Sec16 wyznacza miejsce powstania pęcherzyka na błonie ER (ARIDOR i współaut. 2001). Heterodimer Sec23/24 oraz kompleks Sec13/31 biorą udział w two-

rzeniu płaszczu COPII pęcherzyka. Z kolei wspomniana wcześniej Sar1 jest niezbędna w sekrecji białka, a ponadto bierze udział w odpłaszczaniu pęcherzyka (SATO i NAKANO 2007, HAWES i współaut. 2008, MARTI i współaut. 2010 i lit tam cytowana).

Genom *Arabidopsis thaliana* koduje różne izoformy białek płaszczu COPII: dwie Sec12, pięć Sar1, dwie Sec13, dwie Sec31, siedem Sec23 i trzy Sec24. Ekspresja genów białek Sec24 jest specyficzna tkankowo i gatunkowo (MARTI i współaut. 2010 i lit. tam cytowana). Możliwe, że tak jak u zwierząt, roślinne Sec24 mają zdolność do selekcji cargo do pęcherzyków COPII.

Warto zauważyć, że zachodzi także transport wsteczny białek z diktiosomu w kierunku ER. Biorą w tym udział pęcherzyki COPI (COPIa i COPIb) (MARTI i współaut. 2010 i lit. tam cytowana). Tak więc pomiędzy ER i diktiosomem transport białek przebiega dwukierunkowo: z ER do diktiosomu przy udziale pęcherzyków COPII oraz w kierunku odwrotnym przy udziale pęcherzyków COPIa (Ryc. 1).

TRANSPORT POPRZEZ DIKTIOSOM

Na pytanie jak odbywa się transport białek poprzez diktiosom nie można obecnie udzielić jednoznacznej odpowiedzi. Istnieją bowiem przynajmniej dwie hipotezy, z których pierwsza zakłada, że odbywa się on z udziałem pęcherzyków transportujących, druga natomiast, że następuje stopniowe przemieszczanie/dojrzewanie cystern razem z cargo, które się w nich znajduje. Szersze poparcie badaczy ma od kilku lat hipoteza druga (SIMON 2008, NAKANO i LUINI 2010 i lit. tam cytowana). W trakcie transportu są dokonywane, jak wspomniano, dalsze modyfikacje białek, a także synteza takich zwią-

zków jak np. niecelulozowe polisacharydy ściany komórkowej. Białka podlegające modyfikacji pozostają w świetle cystern, natomiast enzymy są transportowane wstecznie przy udziale pęcherzyków COPIb do „młodszych” cystern, czyli w kierunku cysterny *cis* (Ryc. 1) (GILCHRIST i współaut. 2006, MATTHEW i FRIGERIO 2007, NAKANO i LUINI 2010 i lit. tam cytowana). Mutanty *Saccharomyces cerevisiae* z zaburzonym powstawaniem pęcherzyków COPI wykazywały zaburzenia w dojrzewaniu cystern GA, ale proces nie został całkowicie zatrzymany (NAKANO i LUINI 2010 i lit. tam cytowana).

DIKTIOSOM I SIĘĆ TRANS APARATU GOLGI'EGO

Z diktiosomem jest związana sieć *trans* aparatu Golgiego (TGN). Jest to system rozgałęzionych rurkowatych struktur. TGN powstaje poprzez transformację ostatniej cysterny *trans* diktiosomu. Towarzyszą temu trzy rodzaje zmian strukturalnych: (1) tworzenie pęcherzyków na obwodzie cysterny *trans*,

(2) redukcja, przy udziale pęcherzyków COPIb, powierzchni błony cysterny o około 30-35%, (3) pojawienie się spłaszczonych domen błony, które odpowiadają miejscu mocowania cysterny TGN do cysterny *trans* diktiosomu (KANG i współaut. 2011).

W komórkach roślinnych wyróżnia się obecnie dwa rodzaje TGN: TGN zasocjowaną z cysternami D oraz TGN znajdującą się w pewnej odległości od cystern D – nie zasocjowaną (wolną) TGN (ang. free TGN). Można je rozróżnić m.in. na podstawie rodzajów tworzących się pęcherzyków. I tak, pęcherzyki sekrecyjne (ang. secretory vesicles, SV) tworzą się z obu form TGN. Z kolei pęcherzyki opłaszczone klatryną (ang. clathrin coated vesicles, CCV) występują przede wszystkim w niezasocjowanej TGN, a w zasocjowanej z D jest ich znacznie mniej lub nie występują (KANG i współaut. 2011).

Sieć *trans* aparatu Golgiego pełni rolę sortującą i transportującą produkty ER i D

przy udziale pęcherzyków sekrecyjnych (SV) i okrytych klatryną (CCV). Białka pakowane do CCV najpierw dostają się do przedziału przedwakuolarnego (PVC/MVB/LE), a następnie kierowane do wakuoli litycznej (LV) lub gromadzącej białka zapasowe (PSV). Z TGN istnieje także bezpośredni transport do PSV przy udziale pęcherzyków gęstych elektronowo (DV) (Ryc. 1).

W komórkach roślin TGN, w odróżnieniu od TGN zwierząt i grzybów, bierze nie tylko udział w drodze sekrecyjnej, ale pełni także rolę endosomu wczesnego (ang. early endosome, EE) (DETTMER i współaut. 2006, RICHTER i współaut. 2009).

TRANSPORT DO WAKUOL

Białka przeznaczone do wakuoli mają na końcu -C wakuolarny sygnał sortujący (ang. vacuolar sorting signal, VSS). W TGN natomiast znajdują się wakuolarne receptory sortujące (ang. vacuolar sorting receptors, VSR), które rozpoznają białkowy VSS, chociaż niedawno wykazano, że rozpoznanie takie może odbywać się już w ER (NIEMES i współaut. 2010a, b). Również białka zapasowe, które mają VSS na końcu -C, mogą być wiązane przez VSR, bądź przez inny receptor RMR1 (ang. receptor homology-transmembrane-RING H2 domain protein family) (PARK i współaut. 2007).

Powstały kompleks ligand-receptor jest następnie pakowany do pęcherzyków okrytych klatryną i transportowany do przedziału przedwakuolarnego (ang. prevacuolar compartment/multivesicular body/late endosome,

PVC/MVB/LE) (ROBINSON i współaut. 2008, SCHELLMANN i PIMPL 2009).

Niektóre białka przeznaczone do PSV mogą się dostać tam, także z ominięciem diktyosomów, TGN i PVC/MVB. Z kolei w ziarniakach zbóż, białka zapasowe, SSPs (ang. seed storage proteins), po utworzeniu w szorstkim ER, mogą być zatrzymywane w powstających z ER ciałach białkowych (PB). PB mogą pozostawać w cytozolu, ale bywają też włączane do PSV przy udziale procesu podobnego do autofagii (ang. autophagy-like process) (KAWAKATSU i TAKAIWA 2010 i lit. tam zebrana). W komórkach roślinnych wakuola gromadząca białka zapasowe (PSV) może niekiedy przekształcać się w wakuolę lityczną (LV) (ZHENG i STAEHELIN 2011). Proces ten zachodzi np. podczas kiełkowania nasion (Ryc. 1).

RETROMER

Co się dzieje z receptorami po dostarczeniu białka do PVC/MVB i rozpadnięciu się kompleksu ligand-receptor? Uważa się, że receptory wracają na drodze retrogradowej (wstecznej) do TGN za pośrednictwem retromeru (Ryc. 1). Jest on cytosolowym kompleksem opłaszczającym (NIEMES i współaut. 2010a), choć nie wykazuje struktury gęstej dla elektronów, jak inne płaszcze białkowe (JOHANNES i WUNDER 2011 i lit. tam cytowana). Pomimo pewnych różnic schemat transportu z udziałem retromeru jest podobny w organizmach eukariotycznych i obejmuje: (1) rozpoznanie kompleksu ligand-receptor, (2)

transport kompleksu do organelli docelowej, (3) rozwiązanie kompleksu ligand-receptor, (4) powrót receptora do organelli donorowej (NIEMES i współaut. 2010a). Stosunkowo dobrze poznano retromer u grzybów. Składa się on z dwóch podjednostek, dużej i małej. Duża podjednostka retromeru obejmuje trzy rodzaje białek: Vps35p, Vps29p, Vps26p (BONIFACINO i HURLEY 2008, COLLINS i współaut. 2008). Większość receptorów łączy się z białkiem Vps35p za pośrednictwem konserwatywnego motywu [FW]L[MV]. Palmitylacja receptorów jest niezbędna do współoddziaływania z retromerem (MCGOUGH i CULLEN

2011 i lit. tam cytowana). Małą podjednostkę retromeru grzybów budują białka Vps5p i Vps17p (COLLINS i współaut. 2008). U *Arabidopsis thaliana* funkcję tę pełnią natomiast trzy sortujące negzyny: SNX1, SNX2a, SNX2b (NIEMES i współaut. 2010a i lit. tam cytowana).

W genomie *Arabidopsis thaliana* znaleziono geny homologiczne do genów kodujących białka dużej podjednostki retromeru grzybów. Są to: trzy geny kodujące białko Vps35p (*VPS35a*, *VPS35b*, *VPS35c*), dwa kodujące Vps26p (*VPS26a*, *VPS26b*), jeden kodujący Vps29p (*VPS29*). Geny kodujące białka małej podjednostki retromeru to *At-SNX1*, *SNX2a*, *SNX2b* (OLIVIUSSON i współ-

aut. 2006). Białka dużej podjednostki retromeru roślinnego: Vps35, Vps 29 i Vps 26, są zlokalizowane w PVC (OLIVIUSSON i współaut. 2006). Negzyny wchodzące w skład małej podjednostki retromeru zlokalizowano zarówno w TGN, jak i PVC. Sieć *trans* aparatu Golgiego jest jednak główną organellą, w której znajdują się SNX1 i SNX2a. Natomiast SNX2b jest zlokalizowane zarówno w PVC, jak i TGN oraz w trzecim, nie zidentyfikowanym dotąd przedziale (NIEMES i współaut. 2010a). Jak niedawno stwierdzono rozpoznanie białek przeznaczonych do wakuol przez receptor PB80 dochodzi już w świetle ER a nie dopiero w TGN (Ryc. 1) (NIEMES i współaut. 2010b).

TRANSPORT DO PLASTYDÓW

Plastydy są organellami charakterystycznymi dla komórek roślinnych. Organelle te są częściowo niezależne od genetycznej informacji jądrowej, mają bowiem swój genom. Koduje on jednak tylko stosunkowo małą część białek potrzebnych chloroplastom do sprawnego funkcjonowania. Białka przeznaczone do plastydów, kodowane przez geny jądrowe, mają na końcu-N sygnał tranzytowy, kierujący je do tej organelli (PATRON i WALLER 2007). Większość białek dostaje się do chloroplastów przy udziale trzech kompleksów białkowych: (1) Toc znajdujących się w zewnętrznej błonie otoczki chloroplastowej, (2) kompleksu przestrzeni międzybłonowej i (3) Tic znajdujących się w wewnętrznej błonie otoczki (INABA i SCHNELL 2008, POGSON i ALBRECHT 2011, SCHWENKERT i współaut.

2011). Jednak istnieją pewne rodzaje białek, które są glikozylowane i transportowane do chloroplastów szlakiem sekrecyjnym przy udziale transportu pęcherzykowego, np. anhydraza węglanowa (Ryc. 1) (BODYŁ i współaut. 2009, LI i CHIU 2010, SCHLEIFF i BECKER 2011). Najprawdopodobniej pęcherzyki transportujące ten enzym łączą się z zewnętrzną błoną otoczki chloroplastowej, po czym enzym przedostaje się do przestrzeni międzybłonowej, a do stromy jest transportowany przy udziale kompleksu białkowego Tic (BODYŁ i współaut. 2009). Uważa się, że przemieszczanie białek do chloroplastów przy udziale pęcherzyków transportujących jest starym mechanizmem powstałym zanim doszło do wykształcenia i ustabilizowania się kompleksów Toc i Tic (LI i CHIU 2010).

TRANSPORT DO BŁONY KOMÓRKOWEJ

Transport do PM, należący, obok transportu do różnych typów wakuol, do późnego szlaku sekrecyjnego, także zachodzi przy udziale pęcherzyków sekrecyjnych (Ryc. 1). Może zachodzić pięcioma drogami, jednakże tutaj zostaną przedstawione tylko dwie. Jedną z nich to transport bezpośredni z TGN przy udziale pęcherzyków sekrecyjnych (SV). Druga to transport z udziałem MVB/LE. Po

połączeniu się błony MVB/LE z PM, pęcherzyki światła endosomu (ILV), które określa się wówczas nazwą egzosomów, zostają uwolnione do przestrzeni peryplazmatycznej (czyli obszaru między PM i ścianą komórkową) (TOYOOKA i współaut. 2009). Uważa się, że brak sekwencji sygnałowej w transportowanej cząsteczce jest sygnałem do jej transportu do PM (RICHTER i współaut. 2009).

PODSUMOWANIE

Szlak sekrecyjny obejmuje udział takich organelli jak: siateczka śródplazmatyczna

(ER), aparat Golgiego (GA), sieć *trans* aparatu Golgiego (TGN/EE), przedział (kompar-

tyment) przedwakuolarny (PVC/MVB/LE), wakuole i błona komórkowa (PM). W komórkach roślinnych spotyka się on ze szlakiem endocytotycznym w TGN, która w przeciwieństwie do TGN zwierząt i grzybów, pełni także rolę endosomu wczesnego. Część nowopowstałych z udziałem ER białek trafia do diktiosomu (D), gdzie ulegają one dalszym modyfikacjom. Odbywa się to najprawdopodobniej przy udziale pęcherzyków COPII, tworzonych na błonie ER, w miejscach wyjścia z ER (ERES). W miejscu tworzenia COPII w ER nie ma rybosomów. Przekazanie cargo zachodzi, jeśli pomiędzy tymi organellami występuje relacja przestrzenna. Poruszają się one w komórce, ze znaczną prędkością przy udziale mikrofilamentów aktynowych. Dlatego równie szybkie musi być powstawanie pęcherzyków COPII niosących cargo, jednakże uważa się, że istnieje również możliwość czasowego łączenia się ER i diktiosomów podczas przekazywania cargo. Pęcherzyki COP II mogą łączyć się i tworzyć *de novo* cysterny *cis* aparatu Golgi'ego, proces ten opisano u *Saccharomyces cerevisiae*. Obecnie istnieją dwie hipotezy mówiące o transporcie cargo w obrębie diktiosomu od strefy *cis* do *trans*. Pierwsza mówi o tym, że cargo jest przekazywane pomiędzy cysternami przy udziale pęcherzyków. Druga natomiast, mająca szersze poparcie wśród badaczy, zakłada, że następuje stopniowe przemieszczanie/dojrzewanie cystern razem z cargo, które się w

nich znajduje. Pomiędzy cysternami (od strefy *trans* do *cis*) oraz pomiędzy diktiosomem a ER, zachodzi transport wsteczny i biorą w nim udział pęcherzyki COPI (COPIa i COPIb). Sieć *trans* aparatu Golgi'ego (TGN) jest miejscem pełniącym rolę sortującą i transportującą produkty ER i D przy udziale pęcherzyków sekrecyjnych (SV) i okrytych klatryną (CCV). Wyróżnia się dwa rodzaje TGN-zasocjowaną z cysternami diktiosomu i niezasocjowaną/wolną TGN występującą w pewnej odległości od diktiosomu. Transport białek do wakuoli litycznej i gromadzącej białka zapasowe, wymaga sekwencji sygnałowej rozpoznawanej przez odpowiednie receptory, które po wykonanym zadaniu wracają do swojej organelli macierzystej przy udziale retromeru, będącego specyficznym kompleksem oplaszczającym. Jak dowiedziono ostatnio rozpoznanie ligand-receptor może zachodzić już na etapie ER, a nie jak wcześniej sądzono, tylko w TGN. Białka kierowane do różnych organelli muszą mieć sygnał kierujący z wyjątkiem białek transportowanych do błony komórkowej, które nie mają sygnału kierującego. Transport sekrecyjny obejmuje także niektóre białka przeznaczone do chloroplastów.

Mimo intensywnych badań, mechanizmy transportu pęcherzykowego są nadal stosunkowo słabo poznane i pozostają wśród głównego kręgu zainteresowań współczesnych badaczy.

NOWE FAKTY DOTYCZĄCE TRANSPORTU PĘCHERZYKOWEGO W KOMÓRKACH ROŚLINNYCH\

Streszczenie

Komórki eukariotyczne charakteryzują się między innymi systemem błon wewnętrznych. Pomiędzy organellami systemu wykształciła się pewnego rodzaju komunikacja, głównie za pomocą transportu pęcherzykowego, zapewniająca sprawne funkcjonowanie komórek a także całego organizmu. Organelle wchodzące w skład systemu błon wewnętrznych biorą udział w licznych procesach, przede wszystkim w transporcie różnych substancji, m.in. białek, szlakiem sekrecyjnym i endocytotycznym. Błony i białka są przenoszone między organellami, za pomocą struktur zwanych pęcherzykami transportującymi, a

proces ten jest znany jako transport pęcherzykowy. Ze względu na kompleksowość zagadnienia, artykuł skupia się tylko na szlaku wydzielniczym. Obejmuje on wczesny szlak sekrecyjny, który biegnie od retikulum endoplazmatycznego (ER) do strefy *cis* diktiosomu (D), transport przez diktiosom i późny szlak sekrecyjny obejmujący eksport białek z diktiosomu. Bardziej szczegółowo są przedstawione najnowsze osiągnięcia dotyczące transportu od ER do strefy *cis* diktiosomu, a także transportu wstecznego z udziałem retromeru.

NEW FACTS CONCERNING THE VESICULAR TRANSPORT IN PLANT CELLS

Summary

Eukaryotic cells are characterized, among other traits, by a system of internal membranes. Between the organelles of the system there developed a kind of communication, ensuring the

smooth functioning of the cells and of the whole organism. The organelles „communicate” among themselves, mainly due to vesicular transport. They are involved in numerous processes, mainly in the

secretory pathway and endocytosis. Membranes and proteins are moved between organelles of the system through small structures called transporting vesicles and this process is known as vesicular transport. Due to the comprehensiveness of the issue, the article focuses only on the secretory pathway. This pathway embraces the early secretory pathway, which runs from the endoplasmic

reticulum (ER) to the cis- zone of the diktiom (D), transport by D and the late secretory pathway, including the export of proteins from D. In a greater detail are presented the latest developments on the issues related primarily to the transport from the ER to the cis-zone, and retrograde transport involving the retromer.

LITERATURA

- ARIDOR M., FISH K. N., BANNYKH S., WEISSMAN J., ROBERTS T. H., LIPPINCOTT-SCHWARTZ J., BALCH W. E., 2001. *The Sar1 GTPase coordinates biosynthetic cargo selection with endoplasmic reticulum export site assembly*. J. Cell Biol. 152, 213-229.
- BODYŁ A., MACKIEWICZ P., STILLER J. W., 2009. *Early steps in plastid evolution: current ideas and controversies*. BioEssays 31, 1219-1232
- BONIFACINO J. S., HURLEY J. H., 2008. *Retromer*. Curr. Opin. Cell Biol. 20, 427-436.
- COLLINS B. M., NORWOOD S. J., KERR M. C., MAHONY D., SEAMAN M. N., TEASDALE R. D., OWEN D. J., 2008. *Structure of Vps26B and mapping of its interaction with the retromer protein complex*. Traffic 9, 366-379.
- DETTMER J., HONG-DEMERSTORF A., STIERHOF Y. D., SCHUMACHER K., 2006. *Vacuolar H⁺ATPase activity is required for endocytic and secretory trafficking in Arabidopsis*. Plant Cell 18, 715-730.
- GILCHRIST A., AU C. E., HIDING J., BELL A. W., FERNANDEZ-RODRIGUEZ J., LESIMPLE S., NAGAYA H., ROY L., GOSLINE S. J., HALLETT M., 2006. *Quantitative proteomics analysis of the secretory pathway*. Cell 127, 1265-1281.
- HAWES C., OSTERRIEDER A., HUMMEL E., SPARKES I., 2008. *The Plant ER-Golgi Interface*. Traffic 9, 1571-1580.
- HICKS G. R., RAIKHEL N. V., 2010. *Advances in dissecting endomembrane trafficking with small molecules*. Curr. Opin. Plant Biol. 13, 1-8.
- INABA T., SCHNEL D. J., 2008. *Protein trafficking to plastids: one theme, many variations*. Biochem J. 413, 15-28
- JOHANNES L., WUNDER CH., 2011. *Retrograde transport - two (or more) roads diverged in an endosomal tree?* doi: 10.1111/j.1600-0854.2011.01200.x
- KANG B.-Ho., STAEHELIN L. A., 2008. *Er-to - Golgi transport by COP II vesicles in Arabidopsis thaliana a ribosome-excluding scaffold that is transferred with the vesicles to the Golgi matrix*. Protoplasma 234, 51-64.
- KANG B.-Ho., NIELSEN E., PRESSUS M. L., MASTRONARDE D., STAEHELIN L. A., 2011. *Electron tomography of RabA4b- and PI-4K β 1-labeled trans Golgi Network compartments in Arabidopsis*. Traffic 12, 313-329.
- KAWAKATSU T., TAKAIWA F., 2010. *Cereal seed storage protein synthesis: fundamental processes for recombinant protein production in cereal grains*. Plant Biotechnol. J. 8, 939-953
- LI H., CHIU CH.-CH., 2010. *Protein transport into chloroplasts*. Annu. Rev. Plant Biol. 61, 157-80
- MARTI L., FORNACIARI S., RENNA L., STEFANO G., BRANDIZZI F., 2010. *COP II-mediated traffick in plants*. Trends Plant Sci. 15, 522-528.
- MATTHEW J. P., FRIGERIO L., 2007. *Coated vesicles in plant cells*. Seminars Cell Develop. Biol. 18, 471-478
- MCGOUGH I. J., CULLEN P. J., 2011. *Recent advances in retromer biology*. doi: 10.1111/j.1600-0854.2011.01201.x
- MOREAU P., BRANDIZZI F., HANTON S., CHATRE L., MELSER S., HAWES CH., SATIAT-JEUNEMAITRE B., 2007. *The plant ER-Golgi interface: a highly structured and dynamic membrane complex*. J. Exp. Botan. 58, 49-64.
- NAKANO A., LUINI A., 2010. *Passage through the Golgi*. Curr. Opin. Cell Biol. 22, 471-478.
- NIEMES S., LANGHANS M., VIOTTI C., SCHEURING D., SAN WAN YAN M., JIANG L., HILLMER S., ROBINSON D. G., PIMPL P., 2010a. *Retromer recycles vacuolar sorting receptors from the trans Golgi Network*. Plant J. 61, 107-121.
- NIEMES S., LABS M., SCHEURING D., KRUGER L., LANGHANS M., JESENOFSKY B., ROBINSON D. G., PIMPL P., 2010b. *Sorting of plant vacuolar proteins is initiated in the ER*. Plant J. 62, 601-614.
- OLIVIUSON P., HEINZERLING O., HILLMER S., HINZ G., TSE Y. C., JIANG L., ROBINSON D. G., 2006. *Plant retromer: identification, localization to the pre-vacuolar compartment and microvesicles, and preliminary evidence for an interaction with vacuolar sorting receptors*. Plant Cell 18, 1239-1252.
- PARK J. H., OUFATTOLE M., ROGERS J. C., 2007. *Golgi-mediated vacuolar sorting in plant cells: RMR proteins are sorting receptors for the protein aggregation/membrane internalization pathway*. Plant Sci. 172, 728-745.
- PATRON N. J., WALLER R. F., 2007. *Transit peptide diversity and divergence: a global analysis of plastid targeting signals*. BioEssays 29, 1048-1058.
- POGSON B. J., ALBRECHT V., 2011. *Genetic dissection of chloroplast biogenesis and development: an overview*. Plant Physiol. 155, 1545-1551.
- RICHTER S., VOSS U., JÜRGENS G., 2009. *Post - Golgi traffic in plant*. Planta 223, 223-236.
- ROBINSON D. G., JIANG L., SCHUMACHER K., 2008. *The endosomal system of plants: charting new and familiar territories*. Plant Physiol. 147, 1482-1492.
- SATO K., NAKANO A., 2007. *Mechanisms of COPII vesicle formation and protein sorting*. FEBS Lett. 581, 2076-2082.
- SHELLMANN S., PIMPL P., 2009. *Coats of endosomal protein sorting: retromer and ESCRT*. Curr. Opin. Plant Biol. 12, 670-676.
- SCHLEIFF E., BECKER TH., 2011. *Common ground for protein translocation: access control for mitochondria and chloroplasts*. Nature Rev. Mol. Cell Biol. 12, 48-59.
- SCHWENKERT S., SOLL J., BÖLTER B., 2011. *Protein import into chloroplasts - How chaperones feature into the game*. Biochim. Biophys. Acta 1808, 901-911.
- SIMON 2008. *Golgi governance: The third way*. Cell 13, 951-953.
- TOYOOKA K., GOTO Y., ASATSUMA S., KOIZUMI M., MITSUI T., MATSUOKAA K., 2009. *A mobile secretory vesicle cluster involved in mass transport from the Golgi to the plant cell exterior*. Plant Cell 21, 1212-1229.

- WOJTASZEK P., WOŻNY A., RATAJCZAK L., 2006. *Biologia komórki roślinnej. Struktura.*, tom 1., Wydawnictwo Naukowe PWN, Warszawa.
- WOJTASZEK P., WOŻNY A., RATAJCZAK L., 2007. *Biologia komórki roślinnej. Funkcja.* Tom 2. Wydawnictwo Naukowe PWN, Warszawa.
- ZHENG H., STAEHELIN L. A., 2011. *Protein storage vacuoles are transformed into lytic vacuoles in root meristematic cells of germinating seedlings by multiple, cell type-specific mechanisms.* Plant Physiol. 155, 2023–2035.
- ŽÁRSKÝ V., CVRČKOVÁ F., POTOCKÝ M., HÁLA M., 2009. *Exocytosis and cell polarity in plants – exocyst and recycling domains.* New Phytologist 183, 255–272.