

УДК 577.23

ЭЛЕКТРИЧЕСКИЕ КАБЕЛИ КЛЕТОК. I. ПЕРЕНОС ЭНЕРГИИ ВДОЛЬ СОПРЯГАЮЩИХ МЕМБРАН

Обзор

© 2020 В.В. Птушенко^{1,2}

¹ НИИ физико-химической биологии имени А.Н. Белозерского Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова, 119992 Москва, Россия; электронная почта: ptush@belozersky.msu.ru

² Институт биохимической физики имени Н.М. Эмануэля РАН, 119334 Москва, Россия

Поступила в редакцию 17.05.2020

После доработки 14.06.2020

Принята к публикации 15.06.2020

Полвека назад была предложена концепция «электрических кабелей» клетки, участвующих в её биоэнергетических процессах [Skulachev, V. P. (1971) *Curr. Top. Bioenerg.*, Elsevier, p. 127–190]. В качестве претендентов на эту роль рассматривались мембранные структуры клетки. Последующие исследования показали, что исполнять роль электрических кабелей могут сопрягающие мембраны, то есть те же структуры, которые служат для генерации мембранного потенциала (внутренние мембраны митохондрий, плазмалемма бактерий). Почти во всех крупных систематических группах были обнаружены организмы, реализующие энергопередающую функцию сопрягающих мембран. Были найдены «кабельные» структуры макроскопических размеров (порядка миллиметров или даже сантиметров). Среди наиболее ярких примеров – гигантские митохондрии некоторых одноклеточных организмов (водорослей, грибов и простейших) и клеток ряда тканей животных; нитчатые митохондрии; митохондриальный ретикулум мышечной ткани животных; трихомы цианобактерий. Значение «электрических кабелей» для клетки или многоклеточного образования определяется возможностью быстрого обмена с их помощью энергией между энергопроизводящими и энергопотребляющими участниками метаболизма, в то время как диффузионный путь передачи растворимых макроэргов (АТФ и др.) потребовал бы несопоставимо большего времени. Однако в последние 10–15 лет был обнаружен новый тип «электрических кабелей» живой клетки, предположительно белковой природы, и решающих иные задачи в биоэнергетической системе клетки. Строение и функции кабелей этого типа будут рассмотрены во второй части обзора (Электрические кабели клеток. II. Бактериальные электронные проводники).

КЛЮЧЕВЫЕ СЛОВА: трансмембранный электрохимический потенциал, митохондрии, хлоропласты, цианобактерии, стромулы, нанопровода.

DOI: 10.31857/S0320972520070106

ВВЕДЕНИЕ

Началом электробиологии считается открытие Луиджи Гальвани «животного электричества» в 1786 году [1]. За ним последовала долгая история сомнений, опровержений, признания и дальнейшего развития. Триумфом электробиологии можно считать построение к 1952 г. математической модели Ходжкина–Хаксли, описавшей генерацию и распространение потенциалов действия в нервных клетках, электрических проводах многоклеточного эукариотического организма [2]. Используя аналогию с техникой, эти провода, по которым передаётся управляющий (эфферентный) или сенсорный (афферент-

ный) сигнал, можно было бы назвать сигнальными проводами (кабелями).

В то же время вопрос о возможности «силовых кабелей» в живых организмах был бессмыслен до появления представления о существовании в них электрической формы энергии. Основу для её поисков дала предложенная П. Митчеллом в 1961 г. хемиосмотическая гипотеза (позже ставшая теорией) окислительного фосфорилирования [3]. В соответствии с этой гипотезой, биологическое окисление (дыхание) и фосфорилирование сопряжены через образование трансмембранного электрохимического протонного потенциала ($\Delta\mu_{H^+}$). Следовательно, как химическая, так и электрическая компоненты протондвижущей силы являются формами запасённой энергии для клетки [4]. Доказательство существования митохондриального трансмембранного потенциала было получено в

Принятые сокращения: GFP – зелёный флуоресцентный белок (green fluorescent protein); $\Delta\mu_{H^+}$ – трансмембранный протонный электрохимический потенциал; ЭПР – эндоплазматический ретикулум.

1969 г. с применением синтетических проникающих ионов [5], позже названных Д. Грином «ионами Скулачева» [6].

Открытие «митохондриального электричества» привело одного из его авторов, В.П. Скулачева, к предположению, что мембраны могут служить не только для генерации электрохимического потенциала, но и для его передачи между пространственно отдалёнными генератором и потребителем [7]. Тем самым в биологии появилось представление о «живых» электрических проводах, осуществляющих передачу энергии, т.е. о «силовых кабелях» живого организма. Эта концепция транспорта электрической энергии клетки вдоль мембран, отмечая в будущем году свой полувековой юбилей, получила в последующие годы своё подтверждение и, более того, обнаружила свою универсальность — «электрические кабели» оказались характерными для представителей всех основных групп живого мира: для растений, животных, простейших и бактерий [8].

В последние годы концепция электрических кабелей клетки неожиданно получила новое развитие: в 2005 г. были обнаружены «нанопровода» у некоторых металл- и сульфатредуцирующих бактерий, передающие электрический ток на расстояния порядка единиц-десятков микрометров [9]. А спустя ещё пять лет, в 2010 г. была открыта новая группа бактерий, получивших название «кабельных» [10]. Многоклеточные кабельные бактерии способны передавать электрический ток на макроскопические расстояния (порядка сантиметров). Однако функции электрического тока в этих бактериальных проводах оказались отличными от известных ранее «сигнальной» и «энергетической». Электрический ток в данном случае связывал не регулятор и эффектор, не генератор и потребитель мощности, а элементы самого генератора — компоненты дыхательной цепи, разнесённые друг от друга на расстояния, на порядки превышающие обычные расстояния между ними в митохондриальной или бактериальной плазматической мембране. Но ещё более удивительной оказалась природа этого «внутригенераторного» электрического тока: его распространение происходит не по мембране, а по белковым фибриллам [11, 12].

Несмотря на то, что полного понимания строения нанопроводов и механизма их проводимости ещё нет, «тройной юбилей» концепции «биологических кабелей» даёт основание сделать обзор основных вех в исследованиях в этой области. В настоящей статье мы подробно рассмотрим зарождение, обоснование и примеры реализации концепции энергетических электрических кабелей клетки с участием сопрягаю-

щих мембран. В следующей статье (Электрические кабели клеток. II. Бактериальные электронные проводники), продолжающей данный обзор, будет рассказано об имеющихся к настоящему времени данных о функциях и организации электропроводящего аппарата «электрогенных» бактерий, «кабельных» бактерий и функционально близких к ним организмов.

МИТОХОНДРИАЛЬНЫЕ КАБЕЛИ

В 1969 г. группа В.П. Скулачева и Е.А. Либермана экспериментально показала наличие электрохимического протонного трансмембранного потенциала ($\Delta\mu_{H^+}$) в митохондриях (более 200 мВ, электрическая компонента не менее 180 мВ) [5]. Это открытие не только давало ключевое доказательство хемиосмотической гипотезы Митчелла, в соответствии с которой протонный потенциал служил промежуточным продуктом при окислительном фосфорилировании [4], но и меняло представление о взаимосвязи генераторов энергии клетки между собой и с её потребителями. Так, возможность распространения по мембране энергии, полученной в ходе биологического окисления, в форме электрохимического потенциала должна была «связать в единую систему тысячи энергопроизводящих отдельных ферментных комплексов, которые расположены в пространственно удалённых друг от друга областях мембраны» [7]. В.П. Скулачев также предположил, что передача энергии трансмембранного потенциала не ограничивается только одной митохондрией, но может обеспечивать её связь с другими митохондриями или другими компонентами цитоплазмы за счёт внутриклеточной мембранной «силовой сети» [7]. Основания для таких предположений давали появившиеся тогда же данные о наличии в некоторых клетках (например, в мышечных клетках животных) мембранных структур (трубок и цистерн саркоплазматического ретикулама), пронизывавших всё пространство клетки между пространственно удалёнными митохондриями или между ними и плазматической мембраной [13–15]. Более того, тогда же начали появляться данные, что в мышечных тканях животных и сами митохондрии могут достигать значительных размеров [16, 17]. Это указывало на митохондрии, как возможные клеточные структуры для переноса (а не только генерации) электрохимического потенциала.

Однако это всё были лишь косвенные указания на возможность существования «трансклеточных» энергопередающих мембран. Чтобы подтвердить наличие непрерывной сети мито-

хондриальных мембран в клетке, Л.Е. Бакеева, Ю.С. Ченцов и В.П. Скулачев предприняли систематическое исследование серийных срезов сначала мышцы диафрагмы крысы [18, 19], а затем и сердечной мышцы представителей всех классов позвоночных животных (рыбы, лягушки, ящерицы, голубя, крысы и быка) [20]. В результате удалось установить наличие митохондриальной сети, названной авторами митохондриальным ретикулумом (*Reticulum mitochondriale*), и реконструировать её трёхмерную структуру (рис. 1). Принципиальные характеристики митохондриального ретикулума, как структурные, так и функциональные, установленные в этих ранних работах, были полностью подтверждены в недавних работах группы R.S. Valaban [21] с использованием сканирующей электронной микроскопии методом фокусированных ионных пучков. Митохондриальный ретикулум мышцы диафрагмы представлял собою сеть из тонких ветвящихся трубчатых митохондриальных тяжей [18], в то время как кардиомиоциты содержали множество толстых митохондрий эллиптической формы, связанных друг с другом контактами [20]. В областях контактов (0,1–1 мкм) внешние мембраны соседних митохондрий были максимально сближены (не исключено, что происходило их слияние, аналогичное слиянию плазматических мембран в области плотных клеточных контактов), и вся область контакта (включая внутреннюю и внешнюю мембраны и межмембранное пространство) обладала повышенной электронной плотностью. Более того, наблюдались также электронно-плотные контакты митохондриальных мембран с плазматической мембраной в области межклеточных щелевых контактов, образующие, таким образом, шестимембранные структуры (две плазматические мембраны, две внешние и две внутренние мембраны митохондрий) [20]. Эти структурные данные с очевидностью указывали на существование единой «электрической сети» не только в пределах одной клетки, но и в системе связанных клеток.

Предположение о том, что описанные в этих работах мембранные контакты действительно обладают электрической проводимостью и связывают отдельные митохондрии в единую электрическую сеть, было затем подтверждено экспериментально. С помощью проникающего катионного флуоресцентного красителя этилродамина, который накапливается в митохондриях при образовании в них трансмембранного потенциала, было произведено прижизненное окрашивание митохондрий кардиомиоцитов крысы. Краситель, таким образом, визуализировал образование или исчезновение мембран-

ного потенциала в митохондриях, делая доступным наблюдение этих процессов в световой микроскоп. Было показано, что повреждение одной митохондрии тонким лучом лазера ($\varnothing \leq 0,5$ мкм) или при уколе кончиком капилляра ($\sim 0,2$ мкм), приводило к исчезновению мембранного потенциала сразу во многих (хотя не во всех) митохондриях, образующих кластер размером до 50 мкм. Такой кластер электрически связанных митохондрий был назван авторами «гроздью митохондрий» (*Streptio mitochondriale*) [23]. Аналогичным образом была показана «электрическая связность» нитевидных митохондрий фибробластов человека, имеющих длину до 40 мкм и электрически независимых от всех или части остальных митохондриальных филаментов клетки [23, 24] (рис. 2).

Потребность в протяжённых митохондриальных сетях для мышечных клеток, очевидно, связана с необходимостью быстрой доставки энергии к миофибриллам при интенсивной работе мышцы, когда скорость диффузии кислорода на те же расстояния с периферии клетки может ограничивать скорость окислительного фосфорилирования в её центре. Однако, миоциты – не единственные клетки животных, в которых были обнаружены подобные пространственно-протяжённые митохондриальные структуры, они встречаются и в клетках печени, и поджелудочной железы, и др. [22].

Митохондриальные сети или гигантские митохондрии были обнаружены также и у одноклеточных организмов, по крайней мере, на некоторых стадиях их развития – например, у одноклеточной водоросли *Euglena gracilis* [25], у утратившей фотосинтетический аппарат одноклеточной зелёной водоросли *Polytomella agilis* [26] или в клетках дрожжей *Saccharomyces cerevisiae* [27]. Гигантские митохондрии в этих случаях представляют собой ветвящиеся трубчатые структуры (по сути, ту же митохондриальную сеть), ветви которых имеют длину до десятков микрометров. В этих случаях, однако, их энергопередающая функция не очевидна, поскольку образование таких гигантских разветвлённых митохондриальных структур в этих организмах, как правило, сопряжено с падением дыхательной активности и уменьшением количества крист внутренней мембраны [25, 26].

БАКТЕРИАЛЬНЫЕ МЕМБРАННЫЕ КАБЕЛИ

Генерация $\Delta\mu_{H^+}$ на внутренней митохондриальной мембране обусловлена работой дыхательной цепи. Другим генератором $\Delta\mu_{H^+}$, характерным для ныне живущих фототрофных орга-

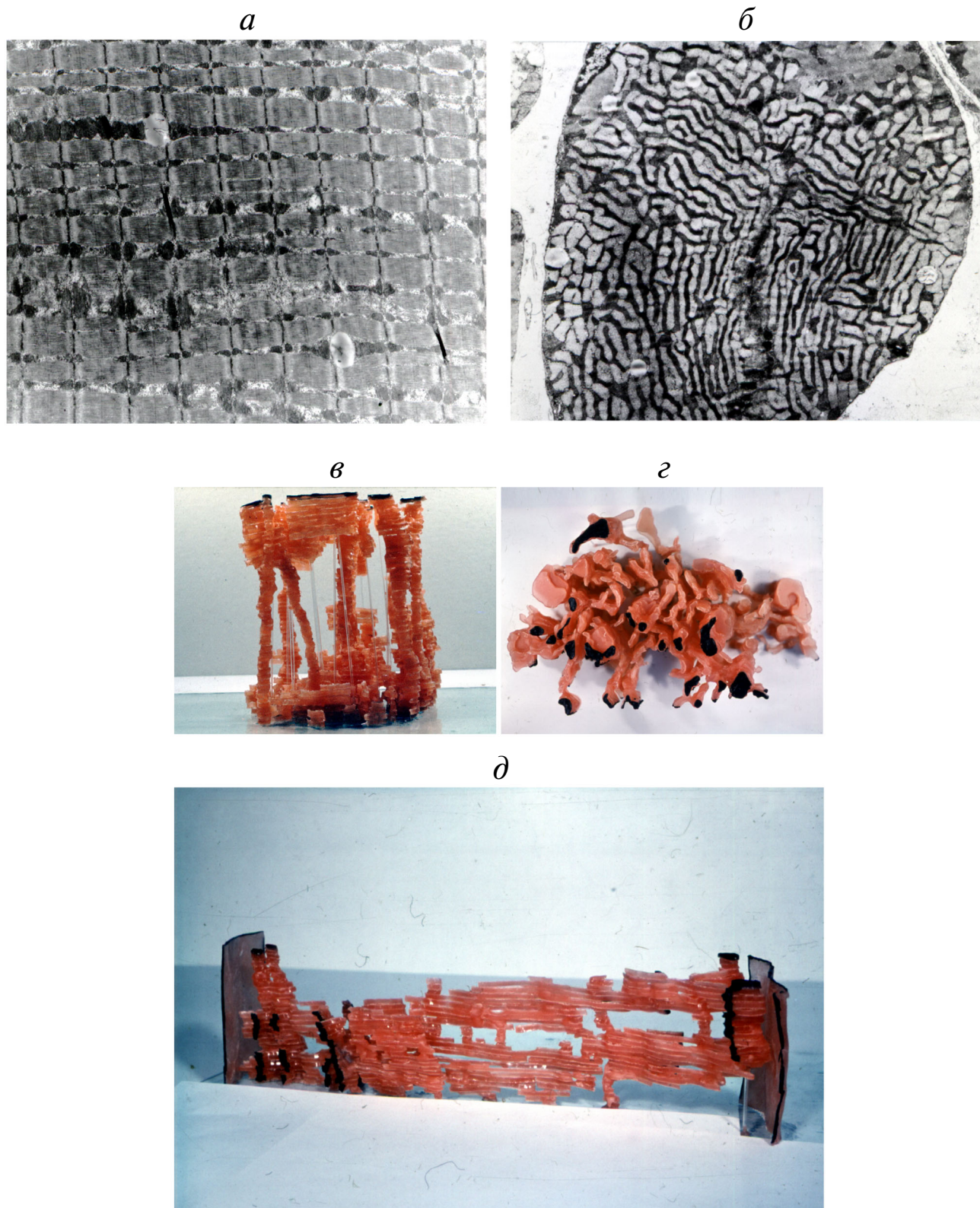


Рис. 1. Митохондриальный ретикулум в мышцах диафрагмы двухмесячной крысы. *a* – Продольный срез, *б* – поперечный срез через изотропную область. *в–д* – Трёхмерная реконструкция митохондрий мышц диафрагмы на основе серийных электронно-микроскопических срезов (*в* – саркомер, вид сбоку; *з* – саркомер, вид сверху; *д* – область миофибриллы вблизи Z-диска, вид сбоку). Источник: [22]. Дизайн изображений: Лаборатория Феликса Каспаринского (www.kasparinsky.pro). С цветными вариантами рис. 1, 3 и 5 можно ознакомиться в электронной версии статьи на сайте: <http://sciencejournals.ru/journal/biokhsm>.)

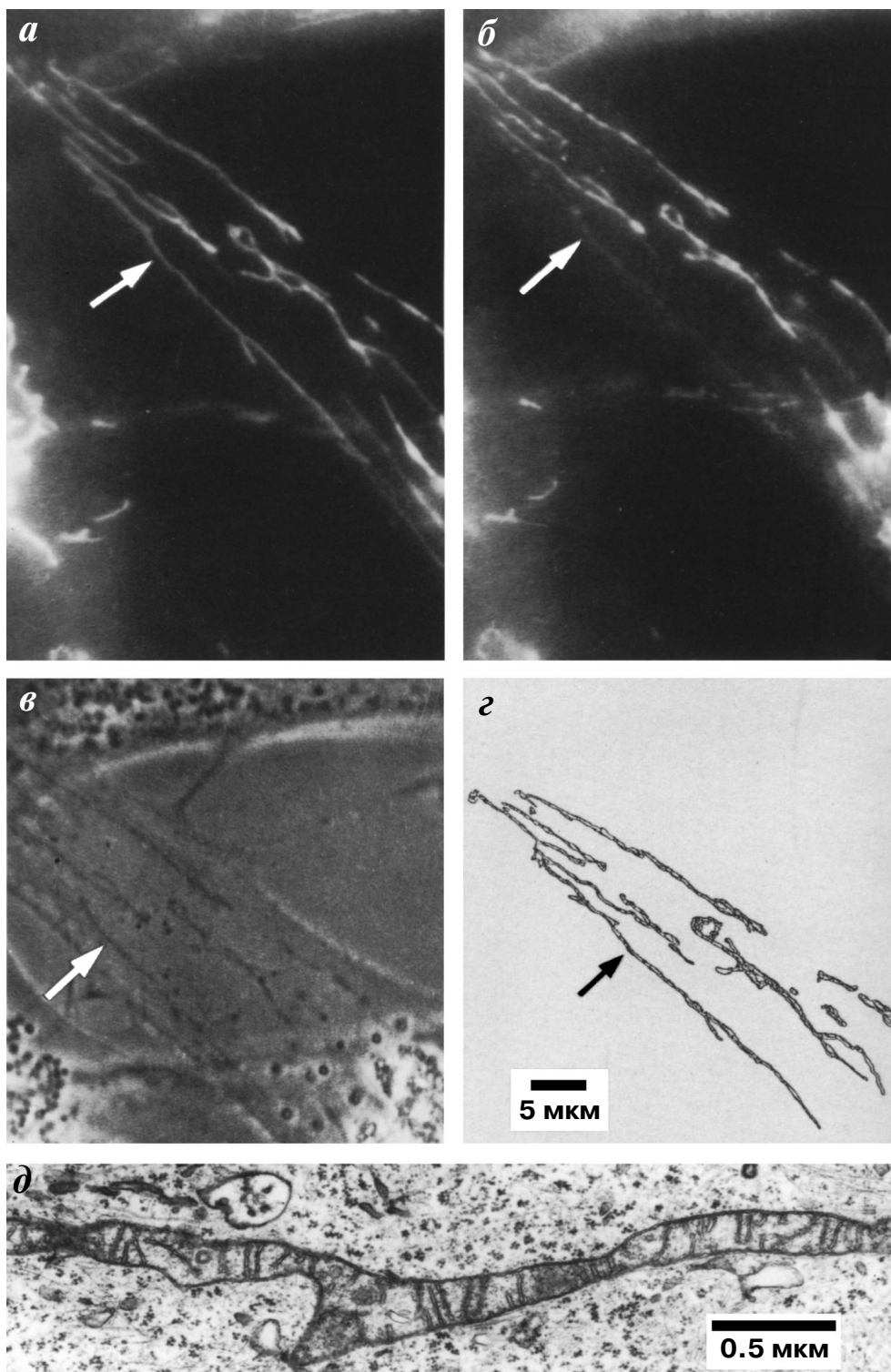


Рис. 2. «Укол» длинного (40 мкм) митохондриального филамента фибробласта человека узким ($\varnothing \leq 0,5$ мкм) лазерным лучом приводит к мгновенному исчезновению мембранного потенциала по всей длине филамента. В среду добавлен флуоресцентный краситель этилродамин, накапливающийся в митохондриях, обладающих трансмембранным электрохимическим потенциалом. Фотографии до (а) и после (б–д) «укола» митохондрии лазером (место «укола» указано стрелкой); а и б – флуоресцентная микроскопия; в – фазово-контрастная микроскопия; з – вид сверху на трёхмерную модель митохондриальной сети, полученную с использованием метода серийных электронно-микроскопических срезов; д – электронная микроскопия, показан участок «укола» лазером. Фотографии (в–д) показывают, что митохондрия в целом не повреждена. Источник: [22]. Дизайн изображений: Лаборатория Феликса Каспаринского (www.kasparinsky.pro)

низмов, является фотосинтетическая цепь переноса электронов. С точки зрения возможностей транспорта энергии мембранного потенциала, запасённого в ходе фотосинтеза, наиболее интересны цианобактерии, поскольку у этих организмов распространены многоклеточные нитчатые формы. Так, к нитчатым цианобактериям относятся виды родов *Anabaena*, *Lyngbya*, *Nostoc* и *Oscillatoria* [28]. Фотосинтетический аппарат в клетках цианобактерий содержится в мембранах, образующих отдельную систему — тилакоиды. Вопрос об электрической связи тилакоидов с плазматической мембраной не совсем ясен. Ранние работы и часть работ последнего времени указывают на наличие контактов между тилакоидами и внутренней плазматической мембраной, так что внутритилакоидный объём оказывается связан с периплазматическим пространством [29, 30]. В этом случае электрохимический потенциал, образованный фотосинтетическим аппаратом на тилакоидной мембране, может распространяться и на внутреннюю плазматическую мембрану. В то же время в некоторых работах показано, что тилакоиды представляют собой изолированную систему, причём как в одноклеточных [31, 32], так и в многоклеточных видах [32]. В этом случае прямой электрической связи между двумя мембранными системами нет, и она обеспечивается лишь за счёт восстановительных эквивалентов, генерируемых фотосинтетической электронтранспортной цепью тилакоидов и служащих субстратом для дыхательной цепи плазматической мембраны.

Между плазматическими мембранами клеток, образующих нить, имеются контакты — микроплазмодесмы. Сейчас известно, что они представляют собой относительно широкие каналы (\varnothing до 20 нм), проницаемые не только для ионов, но и для низкомолекулярных веществ [33]. Доказательство, что они, действительно, связывают клетки бактериальной нити (трихома) в единую электрическую систему, было получено в 1982 г. и стало важным свидетельством универсальности механизма передачи энергии по мембранным структурам живых клеток [34]. Эксперименты на трихомах нитчатой цианобактерии *Phormidium uncinatum* из семейства Oscillatoriaceae показали, что энергия, полученная освещёнными клетками в результате фотосинтеза, может эффективно передаваться вдоль трихома на макроскопические расстояния — как минимум, до 2 мм (длина трихома). Так, освещение лишь небольшой части (не более 5%) клеток, расположенных на одном конце трихома, приводило к возникновению энергозависимой подвижности клеток на другом конце трихома. Этот перенос энергии ингибировался протонфорами и ионофорами, устраняющими трансмембранный потенциал, и был независим от АТФ; об этом говорило как сохранение эффекта в присутствии ингибитора АТФ-синтазы, так и малое время (секунды) распространения энергии, невозможное при диффузионном распространении АТФ или других молекулярных форм запасённой энергии (рис. 3). Электрический механизм переноса энергии был также подтверж-

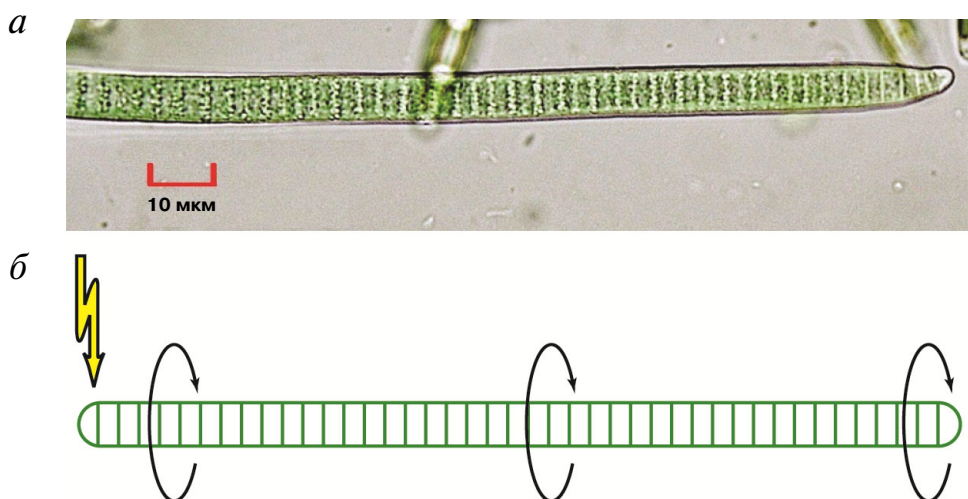


Рис. 3. Освещение незначительного участка (<5% длины) трихома нитчатой цианобактерии *P. uncinatum* приводит к быстрой (в секундной шкале) передаче энергии вдоль трихома и обеспечению энергозависимой подвижности клеток, удалённых от освещённой области. *а* — Часть трихома *P. uncinatum*, оптическая микрофотография (источник: фотоатлас цианобактерий, https://atlasofcyanobacteria.com/#Phormidium_uncinatum). *б* — Схема эксперимента по наблюдению подвижности клеток трихома при освещении его части. Круговые стрелки показывают светозависимую работу двигательного аппарата клеток трихома, которая в жидкой среде выявляется по вращению колец слизи, выделяемой клетками

дён прямыми экспериментами с использованием внеклеточных электродов.

Однако для эффективной передачи энергии мембранного потенциала на макроскопические расстояния становятся существенными электрические потери за счёт ограниченной проводимости цитоплазмы и токов утечки через мембрану. Количественный анализ показал, что при типичных электрических и геометрических характеристиках цианобактериальной клетки характерное расстояние распространения потенциала (при котором происходят потери половины передаваемой энергии) составляют ~ 7 мм, хотя эта величина может варьировать вместе с изменениями электрического сопротивления мембраны и цитоплазмы [34]. Что же касается интенсивности такого обмена энергией (или силы тока) между клетками в составе трихома, то она может быть оценена как 50 пА (3×10^8 элементарных зарядов в секунду [35]), что соответствует скорости производимой АТФ порядка $0,6 \times 10^8 \text{ с}^{-1}$ и сопоставимо со скоростью энергетического обмена одной цианобактериальной клетки [36].

ХЛОРОПЛАСТЫ

Распространение трансмембранного потенциала в тилакоидах. Хлоропласты – достаточно крупные органеллы, обладающие собственной внутренней мембранной системой – тилакоидами, в мембранах которых происходит генерация и латеральное распространение $\Delta\mu_{\text{H}^+}$. У большинства растений хлоропласты имеют размеры порядка нескольких микрометров, а у ряда растений, адаптированных к условиям глубокого затенения, были обнаружены хлоропласты размером до 20–30 мкм [37, 38]. При этом предполагается, что тилакоиды внутри хлоропласта образуют непрерывную сеть [39, 40]. Тилакоиды стромы «обматывают» грану подобно шарфу. Запутываясь по спирали, они соприкасаются со всеми тилакоидами стромы, образуя с ними шелеподобные контакты размером от 15×30 до 15×435 нм. По-видимому, длина «контактных зон» может регулироваться хлоропластом; тем самым растения могут регулировать поток не только крупных молекул через систему своих тилакоидов, но и ионов, которые определяют мембранный потенциал [40].

При этом распределение белковых комплексов – генераторов и потребителей $\Delta\mu_{\text{H}^+}$ вдоль поверхности тилакоидных мембран хлоропластов неоднородно [41]. Поэтому вопрос об эффективности распространения потенциала вдоль тилакоидной мембраны, пусть и не на

макроскопические расстояния, но всё же достаточно большие по клеточным меркам, возникает и в этом случае. В хлоропластах основной составляющей трансмембранного электрохимического протонного потенциала является не электрическая, а химическая составляющая – ΔpH . Характерные значения ΔpH оценивались по-разному в разное время и варьируют от $\sim 3,5$ до 2,0 единиц рН в зависимости от метаболического состояния хлоропласта [42, 43], что соответствует ~ 120 – 210 мВ. Впервые вопрос о том, что в состоянии интенсивного фотофосфорилирования тилакоидный $\Delta\mu_{\text{H}^+}$ может «не успевать» распространиться по всему тилакоиду и достичь равновесного значения во всех участках мембраны, был поставлен, насколько нам известно, в начале 1980-х гг. в работах De Kouchkovsky et al. [44, 45]. По их оценкам, различия в величине трансмембранной разности потенциалов между «потенциал-генерирующей» и «потенциал-потребляющей» областями тилакоида могут достигать от 0,2 [44] до 0,5 единиц рН [45], что соответствует 12–30 мВ. Недавние расчёты [46], проведённые с учётом стеккинга тилакоидов (т.е. образования «стопок» тилакоидов – гран), при котором мембраны соседних тилакоидов оказываются сближенными и образуют весьма узкую щель для водной фазы, показали, какие факторы определяют возникновение продольного градиента $\Delta\mu_{\text{H}^+}$. Во-первых, это диссипация $\Delta\mu_{\text{H}^+}$ (ΔpH) на краях тилакоида комплексами АТФ-синтазы, которая создаёт неоднородное распределение рН внутри тилакоида. Этот эффект может давать, как предполагается, до 1 единицы рН (60 мВ) [46]. Заметим, кстати, что аналогичный эффект был предсказан и для митохондриальных крист, в которых рассеяние $\Delta\mu_{\text{H}^+}$ при синтезе АТФ также ожидается преимущественно на краях кристы и может давать до 0,7 единиц рН (42 мВ) разницы между рН в центре кристы и вблизи её краёв [47]. Во-вторых, из-за того, что тилакоиды в грани очень плотно упакованы, диффузия протонов через узкую щель между мембранами соседних тилакоидов затруднена, и откачивание протонов из этой щели фотосинтетическим аппаратом может создавать там очень высокие локальные значения рН (до 10,2–10,8) [46]. В итоге ΔpH в центре грани может достигать 4,5 единиц, в то время как на участках мембраны, экспонированных в строму, снижаться до 1,0–2,3 единиц, в зависимости от интенсивности фосфорилирования. Это означает возможность образования значительных латеральных градиентов $\Delta\mu_{\text{H}^+}$ – от 2,2 до 3,5 единиц рН (130–210 мВ) [46]. Кроме метаболического состояния хлоропласта (состояние активного фосфорилирования или

состояние фотосинтетического контроля, в котором снижен отток протонов из внутритилакоидного люмена через АТФ-синтазу из-за отсутствия субстратов фосфорилирования), эта величина зависит также от того, насколько в люмене и/или в межтилакоидном пространстве затруднена диффузия протонов. При этом, как показывают расчёты, снижение скорости распространения потенциала и вызываемое им снижение трансмембранного потенциала в области локализации АТФ-синтаз негативно сказываются на скорости синтеза АТФ. Несмотря на то, что такой расчёт может лишь приблизительно учитывать геометрию взаимного расположения тилакоидов (преувеличенное соотношение толщины внутри- и межтилакоидных просветов – 10 вместо наблюдавшихся в эксперименте значений 1,3–2,9 [48, 49]; плоские цилиндрические тилакоиды стромы вместо спиральных; и т.п.), тем не менее, он даёт представление о возможных потерях в величине распространяющегося по мембране протонного потенциала и определяющих их факторах.

Таким образом, даже при таких относительно малых пространственных масштабах распространения мембранного потенциала, который имеет место в хлоропластах, могут возникать ситуации, когда его скорость лимитирует биоэнергетические процессы. При этом надо иметь в виду, что $\Delta\mu_{H^+}$ в тилакоидах, наряду с непосредственной энергетической функцией, несёт также и регуляторную функцию, определяя пространственное перераспределение фотосинтетических антенных комплексов в тилакоиде, снижая квантовую эффективность фотосинтетических реакционных центров, и др. [50–52].

Регуляция фотосинтетической активности хлоропластов за счёт распространения электрохимического потенциала по плазматическим мембранам клеток. Говоря о регуляторной функции $\Delta\mu_{H^+}$ на тилакоидной мембране, необходимо также упомянуть, что $\Delta\mu_{H^+}$ (и электрохимические потенциалы других ионов) на плазматической мембране эукариотической клетки также может выполнять регуляторную функцию по отношению к фотосинтетическим процессам в хлоропласте и, в частности, к генерации самой тилакоидной $\Delta\mu_{H^+}$. Наиболее изучены эти регуляторные процессы на гигантских клетках (до нескольких сантиметров длиной) харовых водорослей. Плазмалемма этих клеток осуществляет интеграцию внутриклеточных метаболических процессов за счёт изменений в распределении $\Delta\mu_{H^+}$ и проницаемости мембраны к другим ионам (в первую очередь, к кальцию) вдоль своей поверхности [53]. При этом мембранно-зависимая дистанционная регуляция использует два

разных механизма: протекание круговых электрических токов между функционально различными зонами клетки и проведение по клетке потенциала действия. Круговые токи обусловлены работой АТФ-зависимых протонных насосов, генерирующих $\Delta\mu_{H^+}$ и неравномерно распределённых по поверхности клетки (в соответствии с распределением функционально различных зон). Потенциал действия подавляет как работу протонных насосов, так и пассивное поглощение протонов на «другом полюсе» круговых токов, а также повышает концентрацию кальция в цитоплазме. Эти изменения, в свою очередь, вызывают повышение стационарной $\Delta\mu_{H^+}$ на тилакоидной мембране и рост теплового рассеяния поглощаемой хлоропластами световой энергии [54]. Регуляция теплового рассеяния поглощённой световой энергии потенциалом действия, распространяющимся по плазматическим мембранам клеток, обнаружена также у высших растений [55]. Потенциал действия распространяется по проводящим тканям, что позволяет ему осуществлять связь даже между разными листьями одного растения. Показано, что в регуляции также задействован кальций, однако в целом механизм регуляции в данном случае не изучен в достаточной степени.

Гипотезы о единой мембранной сети хлоропластов. В отличие от митохондрий, способных к образованию электрически связанных систем, пронизывающих всю клетку, для хлоропластов такие образования не характерны, несмотря на то, что гипотезы о существовании в растительных клетках связанных между собой хлоропластов или даже единой хлоропластной сети, пронизывающей симпласт, высказывались неоднократно. История возникновения представлений о том, что хлоропласты в клетке образуют сеть, отчасти похожа на историю открытия митохондриальной сети. Впервые цепочки хлоропластов, соединённые тонкими нитями (Plasmatränge) длиной до 30 мкм, были обнаружены и исследованы ещё в конце 19-го – начале 20-го веков [56, цит. по 57; 58] (рис. 4); причём были изучены особенности их расположения в клетке, зависимость образования от фазы развития клетки, и др. Относительно происхождения этих цепочек был сделан вывод, что они являются результатом незавершённого деления хлоропластов [56, цит. по 59]. В 1960-х гг., т.е. в тот же период, когда были повторно открыты нитчатые митохондрии и возникало представление о единой митохондриальной сети, используя оптическую фазово-контрастную микроскопию, обнаружили, что хлорофилл-содержащие структуры хлоропластов окружены очень подвижным бесцветным чехлом, который спо-

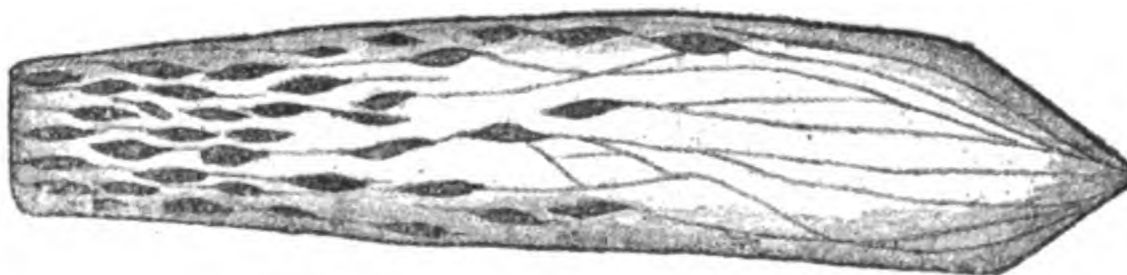


Рис. 4. Старая клетка мха *Funaria hygrometrica*, с веретенообразными хлоропластами, соединёнными тонкими нитями (Plasmastränge). Увеличение приблизительно 500×. Рисунок из книги [58]

собен образовывать длинные «протуберанцы» (выросты, выдающиеся в цитоплазму). Протуберанцы затем могли фрагментироваться на сегменты, неотличимые в световой микроскоп от митохондрий [60]. Однако, в отличие от аналогичных открытий в области строения митохондриальной системы клетки, обнаружение этих структур не привело к революционным интерпретациям их роли в образовании «хлоропластного ретикулула» вплоть до 1990-х гг. [57].

В 1994 г. были переоткрыты трубчатые выросты хлоропластов, соединяющие их в хлоропластную «сеть», впервые описанные в конце 19-го века [56; цит. по 57; 58]. В гигантских клетках одноклеточной водоросли *Acetabularia cliftonii* методами электронной микроскопии и конфокальной лазерной сканирующей микроскопии с использованием прижизненной окраски 3,3'-дигексилоксакарбоцианином обнаружили, наряду с трубчатыми митохондриями, также трубчатые мембранные образования $\varnothing \sim 0,5$ мкм, соединяющие между собой хлоропласты и достигающие в длину до сотен микрометров [61]. Причём большая часть хлоропластов клетки образовывала сеть; хлоропластов, не связанных с другими, было меньшинство. В данном случае предположения о возможной функции межхлоропластных трубок были основаны на наблюдаемом Menzel [61] характере движения хлоропластов и касались лишь их участия в движении: хлоропласты плыли друг за другом, словно лодки, связанные бечёвкой. Это наблюдение предполагало также, что, наряду с мембраной, в формировании этой структуры участвуют, внутри или снаружи от мембраны, и элементы цитоскелета.

Вскоре после этого появились гипотезы о том, что с помощью мембранных трубок хлоропласты способны образовывать единое пространство стромы, и по межпластидным трубкам могут обмениваться содержимым [62], причём не только низкомолекулярным, но и белками вплоть до 550 кДа [63]. Такой вывод был сделан

на основе экспериментов с трансгенными растениями табака и петунии, в которые был введён зелёный флуоресцентный белок (GFP) с хлоропластным сигнальным пептидом [62] или GFP-меченые хлоропластные белки (в том числе Rubisco) [63]. Авторы наблюдали перемещение белка по мембранным трубкам между хлорофилл-содержащими органеллами, которые они интерпретировали как отдельные хлоропласты. При этом сама трубчатая мембранная структура, по мнению авторов, напоминала бактериальные пилы. (О бактериальных пили-подобных структурах, обнаруженных у металловосстанавливающих протеобактерий *Shewanella oneidensis* и имеющих мембранное строение, будет рассказано во втором обзоре данной серии: «Электрические кабели клеток. II. Бактериальные электронные проводники».) Эти данные о перемещении между хлоропластами белков, локализованных в строме, были интерпретированы как свидетельствующие о заполнении трубок содержимым стромы, за что они и получили название: стромулы (stromules: stroma filled tubules) [64].

Вслед за этим также были высказаны предположения о том, что стромулы ограничены не внешней и внутренней тилакоидными мембранами, а мембраной эндоплазматического ретикулула (ЭПР), предположительно окружающей хлоропласты [57]. Это предположение основано на гипотезе о том, что хлоропласт, имеющий симбиотическое происхождение, наряду с собственной двойной мембраной (наследницей двойной плазматической мембраны эндосимбиотической цианобактерии), должен иметь фагоцитарную мембрану клетки-хозяина, и у современных растений эта мембрана могла бы быть представлена мембраной ЭПР [57, 65]. При этом, поскольку давно известно, что плазмодесмы связывают между собой в единую систему не только цитоплазму соседних клеток, но и их ретикулярные системы за счёт десмотрубочек — мембранного канала, образованного ЭПР и

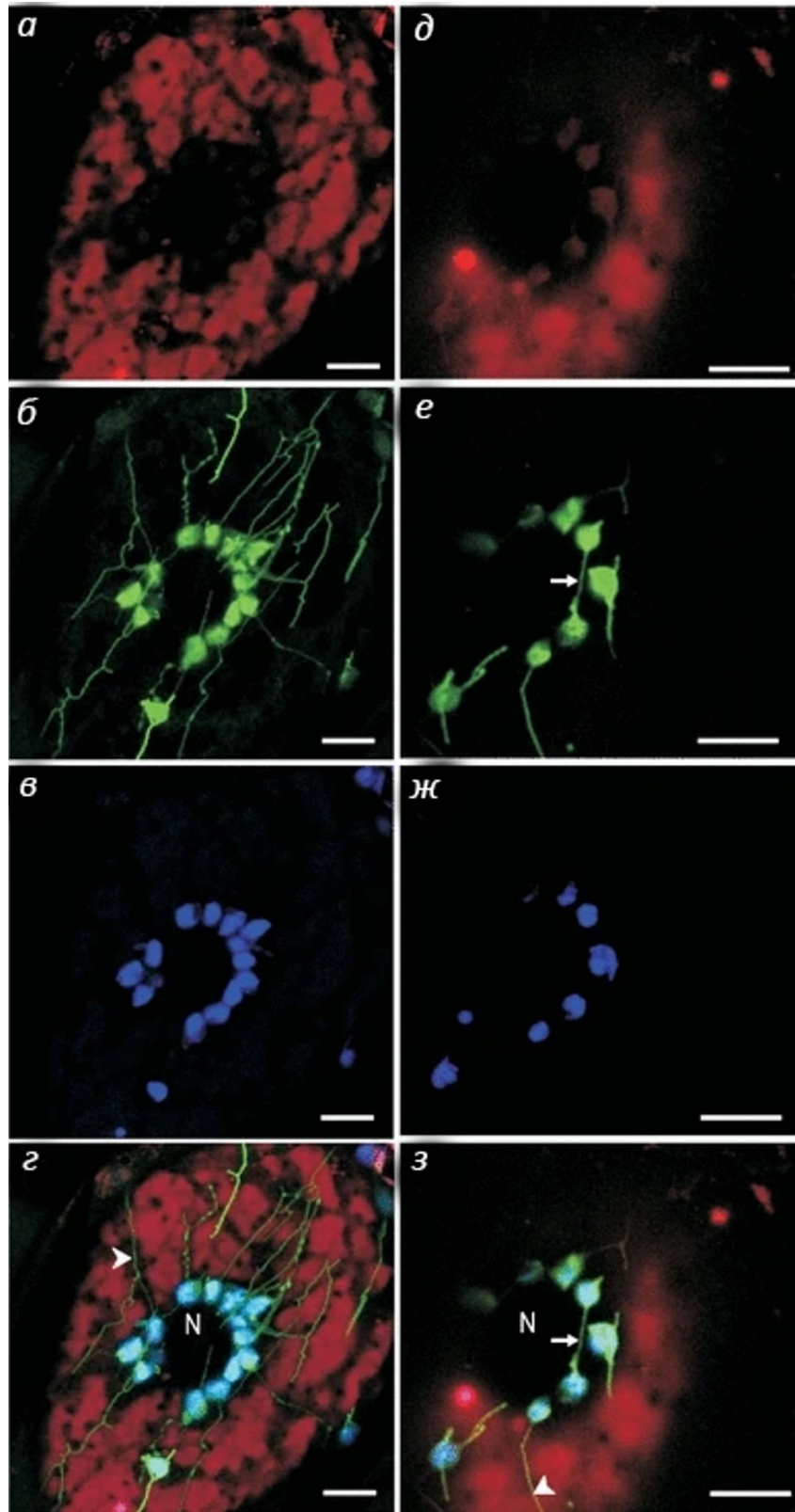


Рис. 5. *a* и *д* – Визуализация вакуолярной системы (автофлуоресценция антоцианов, красный псевдоцвет), (*б* и *е*) – стромул (флуоресценция карбоксифлуоресцеина, зеленый псевдоцвет) и (*в* и *ж*) – хлорофилла (автофлуоресценция, синий псевдоцвет) в клетках феллодермы клубней красного картофеля (св. Rosalinde). *z* и *z* – Объединение изображений (*a–в*) и (*е–ж*) соответственно. N – ядро, наконечники стрелок – стромулы, стрелки – межхлоропластные анастомозы. Масштабный отрезок 10 мкм. Рисунок из статьи [69]

пронизывающего канал плазмодесмы [66] — стромулы, в связи с этими представлениями, могли бы связывать хлоропласты разных клеток в единый «хлоропластный симпласт».

Наконец, наиболее радикальная гипотеза о передаче сигнала между тилакоидными мембранами в разных листьях по единой мембранной сети растения была высказана в связи с изучением регуляции фотосинтетического аппарата растений в условиях светового стресса. В работе Szechynska-Hebda et al. [55] было показано наличие быстрой дальнедействующей системы регуляции механизмов защиты от избыточного освещения в листьях *Arabidopsis*. Освещение одного листа интенсивным светом и активация в нём фотозащитных механизмов позволяла активировать их и в остальных листьях, даже если они не подвергались освещению. При этом регуляция имела фотоэлектрофизиологическую природу, т.е. была связана с распространением по растению электрического (электрохимического) сигнала. Между листьями сигнал распространялся в виде электрохимического мембранного потенциала по плазматическим мембранам клеток обкладки проводящего пучка со скоростью 0,2–0,3 см/с, причём временные и пространственные характеристики распространения определялись трансмембранной разностью рН в тилакоидах клеток освещённого листа. Авторы предположили, что эффективная регуляция за счёт распространения электрического сигнала по растению была возможна только при наличии единой внутри- и межклеточной мембранной системы, включая стромулы и их контакты с плазматической мембраной [55].

Однако все эти гипотезы, рассматривающие возможность существования в растении, в листе или хотя бы в отдельной клетке сети хлоропластов, недостаточно обоснованы. Так, даже представление об обмене содержимым стромы между соединёнными стромулой хлоропластами, имеющее, казалось бы, наиболее весомое экспериментальное обоснование, подвергается очень серьёзной критике [59]. Так, при интерпретации экспериментов по перемещению GFP-меченых белков через стромулы два совершенно разных цитологических явления: (i) формирующиеся хлоропласты или хлоропласты на поздних стадиях деления, образующие кажущиеся цепочки и открытые в конце 19-го века [56, цит. по 57; 58], с одной стороны, и (ii) выросты («протуберанцы») хлоропластной мембраны, открытые в 1960-х, с другой [60], — были, по-видимому, ошибочно, объединены в одно. При этом выросты хлоропластной мембраны (а только их и правомерно называть стромулами [59]) подвиж-

ны и достаточно распространены, но они не соединяют между собой разные хлоропласты. В то же время в формирующихся или делящихся хлоропластах, действительно, происходит перенос GFP-меченого белка по анастомозам между хлоропластами, но их, строго говоря, нельзя считать разными органеллами, и само образование таких цепочек хлоропластов — относительно редкое явление для зрелых хлоропластов в не подверженных старению или заболеванию тканях растения (рис. 5). Что же касается электрофизиологической регуляции фотосинтетических процессов на уровне всего растения, то тут гораздо более обоснованным выглядит сценарий, при котором изменения тилакоидного $\Delta\mu_{H^+}$ через какие-либо химические сигналы (например, через активные формы кислорода) стимулируют возникновение регуляторного сигнала на плазматической мембране, распространяющегося далее в виде электрохимического трансмембранного потенциала действия по плазматическим мембранам клеток проводящих тканей [67, 68].

Наконец, необходимо отметить, что, независимо от наличия каких-либо контактов хлоропластных мембран между собой или с другими мембранными структурами клетки, главные энергетические мембраны хлоропластов (тилакоиды) остаются изолированными структурами в отличие от митохондрий, где кристы, гомологичные тилакоидным мембранам, сохраняют связь с внутренней мембраной органеллы и несут общий потенциал. Внутренняя мембрана хлоропласта, тем не менее, несёт трансмембранный потенциал, используемый для энергетически независимого транспорта, например для потенциально независимого унипорта ионов [70, 71]. Были предположения, что возможен перенос протонного градиента от мембран периферических тилакоидов на внутреннюю хлоропластную мембрану за счёт отдельных каналов, соединяющих люмен тилакоида с межмембранным пространством хлоропласта [72], и такие каналы как будто наблюдались [73, цит. по 74]. Несмотря на то что, как правило, связь между внутренними мембранными структурами и мембраной оболочки хлоропласта наблюдается лишь в процессе формирования пластиды, но не в зрелых органеллах [75], тем не менее изредка контакты между мембраной тилакоида стромы и внутренней хлоропластной мембраной наблюдаются и в зрелых хлоропластах [76]. В хлоропластах, действительно, происходит светозависимый перенос протонов через внутреннюю хлоропластную мембрану из стромы в цитозоль [77], что приводит к образованию электрохимического потенциала ($\Delta\mu_{H^+}$) на внутренней хлоропластной мембране. Однако его

первичным генератором является АТФ-зависимый протонный насос [78]. Таким образом, генерация $\Delta\mu_{H^+}$ на внутренней хлоропластной мембране, хотя и, действительно, является следствием фотосинтетической генерации $\Delta\mu_{H^+}$ на тилакоидной мембране, но опосредована образованием АТФ в световых реакциях фотосинтеза.

Приведённые здесь примеры, разумеется, не исчерпывают все случаи переноса энергии вдоль мембран в живых организмах в форме трансмембранного протонного потенциала ($\Delta\mu_{H^+}$). Однако они демонстрируют универсальность данного механизма, как в отношении систематической и экологической распространённости, так и в отношении «обслуживаемых» биоэнергетических процессов первичной генерации $\Delta\mu_{H^+}$ (фотофосфорилирование и окислительное фосфорилирование). Эта универсальность не удивительна в свете представления о том, что удачные решения, найденные в ходе эволюции, могут широко распространяться по всему живому миру практически вплоть до унификации.

Однако для решения специфической задачи мембранной биоэнергетики — соединения двух полуреакций окислительно-восстановительной реакции в ходе окислительного фосфорилиро-

вания — потребовался совершенно иной механизм электрической проводимости: электронная проводимость белковых структур. В настоящее время разнообразие форм жизни, в которых обнаружен этот механизм, ограничено относительно узкой экологической и биохимической группой микроорганизмов, но не исключено, что дальнейшие исследования существенно расширят наши представления о его распространённости. Подробному описанию этого механизма и истории его открытия посвящена вторая статья из данной серии (Электрические кабели клеток. II. Бактериальные электронные проводники).

Финансирование. Исследование выполнено при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований в рамках научного проекта № 19-14-50558.

Конфликт интересов. Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов в финансовой или какой-либо иной сфере.

Соблюдение этических норм. Настоящая статья не содержит описания выполненных автором исследований с участием людей или использованием животных в качестве объектов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Galvani, L. (1792) De viribus electricitatis in motu musculari comentarius cum joannis aldini dissertatione et notis; accesserunt epistolae ad animalis electricitatis theoriam pertinentes, *Apud Societatem Typographicam*.
- Hodgkin, A. L., and Huxley, A. F. (1952) A quantitative description of membrane current and its application to conduction and excitation in nerve, *J. Physiol.*, **117**, 500-544.
- Mitchell, P. (1961) Coupling of phosphorylation to electron and hydrogen transfer by a chemi-osmotic type of mechanism, *Nature*, **191**, 144-148.
- Mitchell, P. (1966) Chemiosmotic coupling in oxidative and photosynthetic phosphorylation, *Biol. Rev.*, **41**, 445-501.
- Liberman, E. A., Topaly, V. P., Tsofina, L. M., Jasaitis, A. A., and Skulachev, V. P. (1969) Mechanism of coupling of oxidative phosphorylation and the membrane potential of mitochondria, *Nature*, **222**, 1076-1078.
- Green, D. E. (1974) The electromechanical model for energy coupling in mitochondria, *Biochim. Biophys. Acta*, **346**, 27-78.
- Skulachev, V. P. (1971) Energy transformations in the respiratory chain, *Curr. Top. Bioenerg.*, Elsevier, pp. 127-190.
- Skulachev, V. P. (1980) Integrating functions of biomembranes. Problems of lateral transport of energy, metabolites and electrons, *Biochim. Biophys. Acta*, **604**, 297-320.
- Reguera, G., McCarthy, K. D., Mehta, T., Nicoll, J. S., Tuominen, M. T., and Lovley, D. R. (2005) Extracellular electron transfer via microbial nanowires, *Nature*, **435**, 1098-1101.
- Nielsen, L. P., Risgaard-Petersen, N., Fossing, H., Christensen, P. B., and Sayama, M. (2010) Electric currents couple spatially separated biogeochemical processes in marine sediment, *Nature*, **463**, 1071-1074.
- Filman, D. J., Marino, S. F., Ward, J. E., Yang, L., Mester, Z., Bullitt, E., Lovley, D. R., and Strauss, M. (2019) Cryo-EM reveals the structural basis of long-range electron transport in a cytochrome-based bacterial nanowire, *Commun. Biol.*, **2**, 1-6.
- Wang, F., Gu, Y., O'Brien, J. P., Sophia, M. Y., Yalcin, S. E., Srikanth, V., Shen, C., Vu, D., Ing, N. L., Hochbaum, A. I., Egelman, E. H., and Malvankar, N. S. (2019) Structure of microbial nanowires reveals stacked hemes that transport electrons over micrometers, *Cell*, **177**, 361-369.
- Гилёв В., Мельникова Е. (1969) Митохондрия и процесс возбуждения-сокращения в мышечном волокне, *Цитология*, **11**, 117-120.
- Margreth, A., Muscatello, U., and Andersson-Cedergren, E. (1963) A morphological and biochemical study on the regulation of carbohydrate metabolism in the muscle cell, *Exp. Cell Res.*, **32**, 484-509.
- Walker, S. M., and Schrodt, G. R. (1966) Evidence for connections between mitochondria and the sarcoplasmic

- reticulum and evidence for glycogen granules within the sarcoplasmic reticulum, *Am. J. Phys. Med.*, **45**, 25-44.
16. Bubenzer, H. J. (1966) The thin and the thick muscular fibers of the rat diaphragm, *Z. Zellforsch. Mikrosk. Anat.*, **69**, 520.
 17. Gauthier, G. F. (1969) On the relationship of ultrastructural and cytochemical features to color in mammalian skeletal muscle, *Z. Zellforsch. Mikrosk. Anat.*, **95**, 462-482.
 18. Bakeeva, L. E., Chentsov, Y. S., and Skulachev, V. P. (1978) Mitochondrial framework (reticulum mitochondriale) in rat diaphragm muscle, *Biochim. Biophys. Acta*, **501**, 349-369.
 19. Bakeeva, L. E., Chentsov, Y. S., and Skulachev, V. P. (1981) Ontogenesis of mitochondrial reticulum in rat diaphragm muscle., *Eur. J. Cell Biol.*, **25**, 175-181.
 20. Bakeeva, L. E., Chentsov, Y. S., and Skulachev, V. P. (1983) Intermitochondrial contacts in myocardiocytes, *J. Mol. Cell. Cardiol.*, **15**, 413-420.
 21. Glancy, B., Hartnell, L. M., Malide, D., Yu, Z. X., Combs, C. A., Connelly, P. S., Subramaniam, S., and Balaban, R. S. (2015) Mitochondrial reticulum for cellular energy distribution in muscle, *Nature*, **523**, 617-620.
 22. Скулачев В. П., Богачев А. В., Каспаринский Ф. О. (2011) *Мембранная биоэнергетика*, Издательство МГУ, Москва.
 23. Amchenkova, A. A., Bakeeva, L. E., Chentsov, Y. S., Skulachev, V. P., and Zorov, D. B. (1988) Coupling membranes as energy-transmitting cables. I. Filamentous mitochondria in fibroblasts and mitochondrial clusters in cardiomyocytes, *J. Cell Biol.*, **107**, 481-495.
 24. Драчёв В., Зоров Д. (1986) Митохондрия как электрический кабель. Экспериментальная проверка гипотезы, *Доклады Академии Наук СССР*, **287**, 1237-1238.
 25. Osafune, T. (1973) Three-dimensional structures of giant mitochondria, dictyosomes and "concentric lamellar bodies" formed during the cell cycle of *Euglena gracilis* (Z) in synchronous culture, *Microscopy*, **22**, 51-61.
 26. Burton, M. D., and Moore, J. (1974) The mitochondrion of the flagellate, *Polytomella agilis*, *J. Ultrastruct. Res.*, **48**, 414-419.
 27. Hoffmann, H.-P., and Avers, C. J. (1973) Mitochondrion of yeast: ultrastructural evidence for one giant, branched organelle per cell, *Science*, **181**, 749-751.
 28. Komárek, J., and Johansen, J. R. (2015) Filamentous cyanobacteria, *Freshwater Algae of North America*, Elsevier, pp. 135-235.
 29. Schnepf, E. (1964) Zur feinstruktur von geosiphon pyri-forme, *Arch. Mikrobiol.*, **49**, 112-131.
 30. Van De Meene, A. M. L., Hohmann-Marriott, M. F., Vermaas, W. F. J., and Roberson, R. W. (2006) The three-dimensional structure of the cyanobacterium *Synechocystis* sp. PCC 6803, *Arch. Microbiol.*, **184**, 259-270.
 31. Schneider, D., Fuhrmann, E., Scholz, I., Hess, W. R., and Graumann, P. L. (2007) Fluorescence staining of live cyanobacterial cells suggest non-stringent chromosome segregation and absence of a connection between cytoplasmic and thylakoid membranes, *BMC Cell Biol.*, **8**, 1-10.
 32. Nevo, R., Charuvi, D., Shimoni, E., Schwarz, R., Kaplan, A., Ohad, I., and Reich, Z. (2007) Thylakoid membrane perforations and connectivity enable intracellular traffic in cyanobacteria, *EMBO J.*, **26**, 1467-1473.
 33. Flores, E., Nieves-Mori6n, M., and Mullineaux, C. W. (2019) Cyanobacterial septal junctions: properties and regulation, *Life*, **9**, 1.
 34. Chailakhyan, L. M., Glagolev, A. N., Glagoleva, T. N., Murvanidze, G. V., Potapova, T. V., and Skulachev, V. P. (1982) Intercellular power transmission along trichomes of cyanobacteria, *Biochim. Biophys. Acta*, **679**, 60-67.
 35. Попапова Т., Кокшарова О. (2020) Нитчатые цианобактерии как прототип многоклеточных организмов, *Физиология растений*, **67**, 20-34.
 36. Chapman, A. G., and Atkinson, D. E. (1977) Adenine nucleotide concentrations and turnover rates. Their correlation with biological activity in bacteria and yeast, *Adv. Microb. Physiol.*, **15**, 253-306.
 37. Nasrulhaq-Boyce, A., and Duckett, J. G. (1991) Dimorphic epidermal cell chloroplasts in the mesophyll-less leaves of an extreme-shade tropical fern, *Teratophyllum rotundifoliatum* (R. Bonap.) Holtt.: a light and electron microscope study, *New Phytol.*, **119**, 433-444.
 38. Sheue, C.-R., Sarafis, V., Kiew, R., Liu, H.-Y., Salino, A., Kuo-Huang, L.-L., Yang, Y.-P., Tsai, C.-C., Lin, C.-H., Yong, J. W. H., and Ku, M. S. B. (2007) Bizonoplast, a unique chloroplast in the epidermal cells of microphylls in the shade plant *Selaginella erythropus* (*Selaginellaceae*), *Am. J. Botany*, **94**, 1922-1929.
 39. Paolillo, D. J. (1970) The three-dimensional arrangement of intergranal lamellae in chloroplasts, *J. Cell Science*, **6**, 243-253.
 40. Austin, J. R., and Staehelin, L. A. (2011) Three-dimensional architecture of grana and stroma thylakoids of higher plants as determined by electron tomography, *Plant Physiol.*, **155**, 1601-1611.
 41. Anderson, J. M. (2012) Lateral heterogeneity of plant thylakoid protein complexes: early reminiscences, *Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.*, **367**, 3384-3388.
 42. Rottenberg, H., and Grunwald, T. (1972) Determination of ΔpH in chloroplasts: 3. Ammonium uptake as a measure of ΔpH in chloroplasts and sub-chloroplast particles, *Eur. J. Biochem.*, **25**, 71-74.
 43. Tikhonov, A. N., Agafonov, R. V., Grigor'ev, I. A., Kirilyuk, I. A., Ptushenko, V. V., and Trubitsin, B. V. (2008) Spin-probes designed for measuring the intrathylakoid pH in chloroplasts, *Biochim. Biophys. Acta*, **1777**, 285-294.
 44. De Kouchkovsky, Y., and Haraux, F. (1981) ²H₂O effect on the electron and proton flow in isolated chloroplasts: an indication for lateral heterogeneity of membrane pH, *Biochem. Biophys. Res. Commun.*, **99**, 205-212.
 45. De Kouchkovsky, Y., Haraux, F., and Sigalat, C. (1982) Effect of hydrogen-deuterium exchange on energy-coupled processes in thylakoids: a new illustration of the hypothesis of local proton gradients with the energy-transducing biomembranes, *FEBS Lett.*, **139**, 245-249.
 46. Vershubskii, A. V., Trubitsin, B. V., Priklonskii, V. I., and Tikhonov, A. N. (2017) Lateral heterogeneity of the proton potential along the thylakoid membranes of chloroplasts, *Biochim. Biophys. Acta*, **1859**, 388-401.

47. Rieger, B., Junge, W., and Busch, K. B. (2014) Lateral pH gradient between OXPHOS complex IV and F₀F₁ ATP-synthase in folded mitochondrial membranes, *Nat. Commun.*, **5**, 1-7.
48. Kirchhoff, H., Hall, C., Wood, M., Herbstová, M., Tsabari, O., Nevo, R., Charuvi, D., Shimoni, E., and Reich, Z. (2011) Dynamic control of protein diffusion within the granal thylakoid lumen, *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **108**, 20248-20253.
49. Daum, B., Nicastro, D., Austin, J., McIntosh, J. R., and Kühlbrandt, W. (2010) Arrangement of photosystem II and ATP synthase in chloroplast membranes of spinach and pea, *Plant Cell*, **22**, 1299-1312.
50. Takizawa, K., Cruz, J. A., Kanazawa, A., and Kramer, D. M. (2007) The thylakoid proton motive force *in vivo*. Quantitative, non-invasive probes, energetics, and regulatory consequences of light-induced pmf, *Biochim. Biophys. Acta*, **1767**, 1233-1244.
51. Jahns, P., Latowski, D., and Strzalka, K. (2009) Mechanism and regulation of the violaxanthin cycle: the role of antenna proteins and membrane lipids, *Biochim. Biophys. Acta*, **1787**, 3-14.
52. Ptushenko, V. V., Ptushenko, E. A., Samoilo, O. P., and Tikhonov, A. N. (2013) Chlorophyll fluorescence in the leaves of *Tradescantia* species of different ecological groups: induction events at different intensities of actinic light, *Biosystems*, **114**, 85-97.
53. Bulychev, A. A., and Komarova, A. V. (2014) Long-distance signal transmission and regulation of photosynthesis in characean cells, *Biochemistry (Moscow)*, **79**, 273-281.
54. Krupenina, N. A., and Bulychev, A. A. (2007) Action potential in a plant cell lowers the light requirement for non-photochemical energy-dependent quenching of chlorophyll fluorescence, *Biochim. Biophys. Acta*, **1767**, 781-788.
55. Szechynska-Hebda, M., Kruk, J., Górecka, M., Karpińska, B., and Karpiński, S. (2010) Evidence for light wavelength-specific photoelectrophysiological signaling and memory of excess light episodes in *Arabidopsis*, *Plant Cell*, **22**, 2201-2218.
56. Haberlandt, G. (1888) *Die Chlorophyllkörper der Selaginellen*, Neubauer.
57. Великанов Г. (2009) Стромулы: их природа, структура и функции в растительной клетке, *Биол. Мембр.: Журн. Мембр. Клет. Биол.*, **26**, 468-478.
58. Senn, G. (1908) *Die Gestalts- und Lageveränderung der Pflanzen-Chromatophoren: Mit einer Beilage: Die Lichtbrechung der Lebenden Pflanzenzelle*, Engelmann, W., p. 397.
59. Schattat, M. H., Barton, K. A., and Mathur, J. (2015) The myth of interconnected plastids and related phenomena, *Protoplasma*, **252**, 359-371.
60. Wildman, S. G., Hongladarom, T., and Honda, S. I. (1962) Chloroplasts and mitochondria in living plant cells: cinephotomicrographic studies, *Science*, **138**, 434-436.
61. Menzel, D. (1994) An interconnected plastidom in *Acetabularia*: implications for the mechanism of chloroplast motility, *Protoplasma*, **179**, 166-171.
62. Köhler, R. H., Cao, J., Zipfel, W. R., Webb, W. W., and Hanson, M. R. (1997) Exchange of protein molecules through connections between higher plant plastids, *Science*, **276**, 2039-2042.
63. Kwok, E. Y., and Hanson, M. R. (2004) GFP-labelled Rubisco and aspartate aminotransferase are present in plastid stromules and traffic between plastids, *J. Exp. Bot.*, **55**, 595-604.
64. Köhler, R. H., and Hanson, M. R. (2000) Plastid tubules of higher plants are tissue-specific and developmentally regulated, *J. Cell Sci.*, **113**, 81-89.
65. Великанов Г., Леванов В., Белова Л., Пономарева А., Ильина Т. (2012) Регулируемое русло для диффузии между вакуолями соседних клеток: вакуолярный симпласт, *Усп. Совр. Биол.*, **132**, 36-50.
66. Robards, A. W. (1976) Plasmodesmata in higher plants, in *Intercellular Communication in Plants: Studies on Plasmodesmata* (Gunning, B. E. S., and Robards, A. W., eds.) Springer, pp. 15-57.
67. Carmody, M., and Pogson, B. (2013) Systemic photooxidative stress signalling, in *Long-distance Systemic Signaling and Communication in Plants* (Baluska, F., ed.) Springer, pp. 251-274.
68. Hedrich, R., Salvador-Recatalà, V., and Dreyer, I. (2016) Electrical wiring and long-distance plant communication, *Trends Plant Sci.*, **21**, 376-387.
69. Borucki, W., Bederska, M., and Sujkowska-Rybkowska, M. (2015) Visualisation of plastid outgrowths in potato (*Solanum tuberosum* L.) tubers by carboxyfluorescein diacetate staining, *Plant Cell Rep.*, **34**, 853-860.
70. Roh, M. H., Shingles, R., Cleveland, M. J., and McCarty, R. E. (1998) Direct measurement of calcium transport across chloroplast inner-envelope vesicles, *Plant Physiol.*, **118**, 1447-1454.
71. Shingles, R., North, M., and McCarty, R. E. (2002) Ferrous ion transport across chloroplast inner envelope membranes, *Plant Physiol.*, **128**, 1022-1030.
72. Heber, U., and Heldt, H. W. (1981) The chloroplast envelope: structure, function, and role in leaf metabolism, *Annu. Rev. Plant Physiol.*, **32**, 139-168.
73. Carde, J. P., Joyard, J., and Douce, R. (1982) Electron microscopic studies of envelope membranes from spinach plastids, *Biol. Cell*, **44**, 315-324.
74. Douce, R., and Joyard, J. (1990) Biochemistry and function of the plastid envelope, *Annu. Rev. Cell Biol.*, **6**, 173-216.
75. Vothknecht, U. C., and Westhoff, P. (2001) Biogenesis and origin of thylakoid membranes, *Biochim. Biophys. Acta*, **1541**, 91-101.
76. Shimoni, E., Rav-Hon, O., Ohad, I., Brumfeld, V., and Reich, Z. (2005) Three-dimensional organization of higher-plant chloroplast thylakoid membranes revealed by electron tomography, *Plant Cell*, **17**, 2580-2586.
77. Heldt, H. W., Werdan, K., Milovancev, M., and Geller, G. (1973) Alkalization of the chloroplast stroma caused by light-dependent proton flux into the thylakoid space, *Biochim. Biophys. Acta*, **314**, 224-241.
78. Berkowitz, G. A., and Peters, J. S. (1993) Chloroplast inner-envelope ATPase acts as a primary H⁺ pump, *Plant Physiol.*, **102**, 261-267.

**ELECTRIC CABLES OF LIVING CELLS. I. ENERGY TRANSFER
ALONG COUPLING MEMBRANES****Review****V. V. Ptushenko^{1,2}**¹ *Belozersky Institute of Physico-Chemical Biology, Lomonosov Moscow State University,
119992 Moscow, Russia; E-mail: ptush@belozersky.msu.ru*² *Emanuel Institute of Biochemical Physics, Russian Academy of Sciences, 119334 Moscow, Russia*

Received May 17, 2020

Revised June 14, 2020

Accepted June 15, 2020

The concept of “electric cables” involved in bioenergetic processes in a living cell was proposed half a century ago [Skulachev, V. P. (1971) *Curr. Top. Bioenerg.*, Elsevier, pp. 127-190]. Membrane structures of a cell were considered as probable pathways for transferring transmembrane electrochemical potential. Further studies have shown that coupling membranes (inner mitochondrial membrane or bacterial cell membrane), i.e., those involved in the generation of membrane potential, can also serve for its transfer. A wide range of organisms from almost all major taxa have been discovered to employ the energy-transmitting function of coupling membranes. Macroscopic (millimeter or even centimeter in length) cable-like structures have been found, the most striking examples of which are giant mitochondria of some unicellular organisms (algae, fungi, protozoa) and animal tissues, filamentous mitochondria, mitochondrial reticulum in animal muscle tissue, and trichomes of cyanobacteria. The importance of such “electric cables” in cells or multicellular structures is determined by their ability to provide rapid energy exchange between metabolic counterparts, energy producers and energy consumers, as the diffusive transport of soluble macroergic molecules (ATP, etc.) requires much longer time. However, in the last 10-15 years, a new type of bacterial “electric cables” of presumably proteinaceous nature has been discovered, which serve a quite different purpose in cell bioenergetics. The molecular structure and functions of these cables will be discussed in the second part of the review (“Electric cables of living cells. II. Bacterial electron conductors”).

Keywords: transmembrane electrochemical potential, mitochondria, chloroplasts, cyanobacteria, stromules, nanowires