

МИНИСТЕРСТВО ОБРАЗОВАНИЯ И НАУКИ РФ
ГОСУДАРСТВЕННОЕ ОБРАЗОВАТЕЛЬНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ
«ВОРОНЕЖСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ»

В.В. Негроров

РАСТИТЕЛЬНАЯ КЛЕТКА

Учебное пособие

Издательско-полиграфический центр
Воронежского государственного университета
2010

УДК 576.3:58

ББК 28.05

Н41

Р е ц е н з е н т

д-р биол. наук, проф. *В.Н. Попов*

Негробов В.В.

Н41 Растительная клетка : учебное пособие / В.В. Негробов. – Воронеж: Издательско-полиграфический центр Воронежского государственного университета, 2010. – 171 с.

Учебное пособие подготовлено на кафедре ботаники и микологии биолого-почвенного факультета Воронежского государственного университета. Рекомендуется для студентов 1 курса биолого-почвенного факультета

УДК 576.3:58

ББК 28.05

© Негробов В.В., 2010

© Издательско-полиграфический центр
Воронежского государственного
университета, 2010

ОГЛАВЛЕНИЕ

Условные сокращения	5
Словарь терминов	6
Глава I. Общая характеристика и план строения растительной клетки	19
Глава II. Протопласт	27
2.1 Ядро	27
2.2 Цитоплазма	32
2.2.1 Пограничные мембраны	32
2.2.2 Гиалоплазма	38
2.2.3 Органоиды	40
Глава III. Производные протопласта	74
3.1 Клеточная оболочка	74
3.1.1 Состав и организация клеточной оболочки	74
3.1.2 Химические видоизменения клеточной оболочки	80
3.1.3 Образование, рост и слоистость клеточной оболочки	82
3.2 Эргастические вещества или включения	91
3.2.1 Запасные питательные вещества	91
3.2.2 Кристаллы	103
3.2.3 Вещества вторичного синтеза	107
3.3 Клеточный сок	113
Глава IV. Морфогенез клеток и межклеточные контакты	116
4.1 Деление, рост и дифференциация клеток	116
4.2 Клеточные контакты	120
4.3 Неклеточные контакты	129
Глава V. Особенности эволюции клеток высших растений	132
Глава VI. Методы изучения растительной клетки	142
6.1 Световая микроскопия	142

6.2 Рентгеновская микроскопия	152
6.3 Электронная микроскопия	153
6.4 Сканирующая зондовая микроскопия	159
6.5 Цифровая микроскопия	160
6.6 Дифференциальное центрифугирование	162
6.7 Метод культуры клеток	160
Литература	163

Условные сокращения

англ.	английское
букв.	буквально
г.	год
греч.	греческое
ДНК	дезоксирибонуклеиновая кислота
и др.	и другие
иРНК	информационная РНК
и т. д.	и так далее
лат.	латинское
мкм	микрометр
млн.	миллион
мм	миллиметр
мРНК	матричная РНК
позднелат.	позднелатинское
р.	родился
рис.	рисунок
РНК	рибонуклеиновая кислота
см/ч	сантиметров в час
нм	нанометр
табл.	таблица
т. е.	то есть
ЭПР	эндоплазматический ретикулум
ЭПС	эндоплазматическая сеть
sp.	species (вид)

Словарь терминов

Автóлиз — разрушение или саморастворение компонентов клетки эндогенными ферментами.

Автотрóф — организм, источником питания которого, осуществляемого путем фотосинтеза или хемосинтеза, служат неорганические вещества (углекислый газ, водород и др.).

Адкрустáция — накопление веществ на наружной или внутренней поверхности клеточной оболочки.

Аксонéма — ось жгутика ("осевая нить"), состоящая из микротрубочек и соединяющих их белков.

Алейрóновые (протеи́новые) зёрна — гранулы белка, состоящие из оболочки и аморфной белковой массы внутри, часто с включениями. Содержатся в клетках семян злаков, бобовых и других растений.

Алкалóиды — азотсодержащие органические соединения преимущественно растительного происхождения, обладающие свойствами оснований. Многие алкалоиды – сильнейшие яды.

Амилóза — основной полисахарид крахмала, состоящий из цепочек остатков молекул глюкозы; растворима в воде.

Амилопекти́н — полисахарид, компонент крахмала, состоящий из разветвлённых цепочек остатков молекул глюкозы; нерастворим в воде.

Амилопла́ст — лейкопласт, содержащий зёрна вторичного крахмала.

Антиклина́льное делéние — деление клетки с образованием перегородки перпендикулярно поверхности органа (например, поверхности конуса нарастания).

Аперту́ра — отверстие, ведущее из полости клетки в пору.

Апопла́ст — система транспорта веществ по оболочкам клеток.

Аппози́ция — рост наложением, утолщение клеточной оболочки путём отложения новых слоёв веществ, образуемых протопластом, на ранее образованный слой, что приводит к слоистости оболочки.

Вакуо́ль — клеточная органелла в виде сферической полости в цитоплазме, заполненной водным раствором различных веществ.

Вези́кулы — образования в любой живой клетке, имеющие вид пузырьков различного размера и ограниченные от гиалоплазмы мембраной.

Включе́ния (эргастиче́ские вещества́) — необязательные компоненты клетки, пассивные производные протопласта, представляющие собой скопления веществ в твёрдой или жидкой форме, временно выведенные из обмена, или конечные продукты метаболизма клетки.

Втори́чная кле́точная оболочка́ — слои в составе клеточной оболочки, сформированные после прекращения роста клетки.

Гемицеллюло́зы — полисахариды матрикса клеточной оболочки, обладающие слабой растворимостью в воде.

Гиалопла́зма (цитозо́ль) — основное вещество цитоплазмы, её наименее дифференцированная часть.

Гиперплази́я — чрезмерное увеличение числа клеток ткани.

Гликозиды — группа органических соединений растительного происхождения, производные сахаров.

Глиоксисо́ма — тип микротельца, содержащего набор ферментов, необходимых для превращения липидов в углеводы.

Го́льджи аппара́т (Го́льджи компле́кс) — одномембранный органоид клетки, осуществляющий секрецию и синтез различных продуктов жизнедеятельности.

Гра́на — субъединица хлоропласта, состоящая из стопки уплощенных цистерн — тилакоидов.

Диктиосóма — структурно-функциональная единица аппарата Гольджи в виде плоского мембранного мешочка.

Дилатáция — разрастание паренхимы за счёт деления клеток или роста их объёма, приводящее к увеличению диаметра стебля или корня.

Дифференциáция клéтки — протекание физиологических и морфологических изменений в процессе развития клетки от меристематической до зрелой стадии.

Дрúзы — сложные кристаллы в виде шаровидных сростков кристаллов оксалата кальция.

Жгúтик — локомоторный органоид клетки в виде цилиндрического выроста.

Замыкáющая плéнка пóры (пóровая мембрáна) — часть межклеточного слоя (срединной пластинки) и первичной оболочки, которая ограничивает снаружи полость поры.

Изопренóиды — обширный класс природных соединений, рассматриваемых как продукт биогенного превращения изопрена. К ним относятся различные терпены, их производные – терпеноиды и стероиды. Некоторые изопреноиды – структурные фрагменты антибиотиков, некоторых витаминов, алкалоидов и гормонов животных.

Инкрустáция — процесс отложения включений внутри клеточной оболочки.

Инти'на – внутренняя оболочка спор и пыльцевых зёрен высших растений.

Интрузи'вный рост — тип роста, при котором растущая клетка внедряется своей вершиной между другими клетками, отделяя их одну от другой по срединной пластинке.

Интуссусцéпция — рост клеточной оболочки путем внедрения нового материала в ранее сформированную оболочку. Противопоставляется аппозиции.

Инули'н — водорастворимый полисахарид, молекула которого состоит из остатков фруктозы.

Каллбза — полисахарид, нерастворимый в воде и состоящий из остатков глюкозы. Входит в состав ситовидных трубок и клеточных оболочек некоторых водорослей и грибов.

Каллюс — 1) наплыв в местах травмирования тела семенного растения, возникающий путём деления и роста клеток повреждённых тканей; 2) образование, закупоривающее просвет каналца ситовидной трубки флоэмы.

Камеди — растворимые в воде углеводы, образующие вязкие и клейкие растворы; возникают камеди у растений в местах "естественных" повреждений (трещины в коре, повреждения животными и т.д.) или в результате специальных искусственных ранений, с целью интенсификации истечений.

Каротинбиды — тетратерпеноиды ($C_{40}H_{64}$), жирорастворимые растительные пигменты жёлтого, оранжевого и красного цвета, предшественники витамина А (провитамины А). Они делятся на каротины (ненасыщенные углеводороды, не содержащие кислород) и ксантофиллы (кислородсодержащие каротиноиды). Широко распространены в растениях α -, β - и γ -каротины, ликопин, зеаксантин, виолаксантин и др.

Катаболиты — конечные продукты диссимиляции.

Каучук — природный политерпеноид состава $(C_5H_{10})_n$.

Кинетосома (базальное тельце) — основание жгутика, расположенное в цитоплазме клетки; состоит из микротрубочек и связывающих их белков.

Клетка паренхимная — клетка изодиаметрической формы, т.е. имеющая примерно равные размеры по всем направлениям.

Клетка прозенхимная — клетка, в которой длина превышает ширину в десятки и сотни раз.

Клеточная оболочка — производное протопласта клетки, окружающее его снаружи. Состоит из целлюлозного каркаса, матрикса из полисахаридов и воды. Часто содержит включения.

Клёточная пласти́нка — перегородка, возникающая в фрагмопласте в телофазу митоза между двумя дочерними ядрами и характеризующая раннюю стадию деления клетки.

Клёточная стéнка — совокупность клеточных оболочек двух смежных клеток и расположенного между ними межклеточного вещества.

Клёточный сок — содержимое вакуоли, в виде водного раствора органических и неорганических веществ.

Крахма́л — высокополимерный углевод, представляющий собой сочетание двух полисахаридных комплексов – амилозы и амилопектина.

Крахма́льное зерно́ — форма накопления крахмала в клетке; содержит два полисахарида – амилопектин и амилозу, воду, липиды и минеральные вещества.

Кристалли́да — кристалл белка с менее четко выраженными углами, чем у минерального кристалла. Набухает в воде.

Кристалли́ческий песо́к — массовые отложения очень мелких кристаллов.

Криста́ллы — твёрдые отложения солей или кремнезёма в клетках растений.

Криста́ллы роза́новские — кристаллические отложения в растительной клетке, заключённые в твёрдую целлюлозосодержащую капсулу, соединяющуюся с клеточной оболочкой.

Кри́сты — гребневидные складки внутренней мембраны митохондрий.

Кути́кула — прозрачная плёнка, слой жироподобных веществ – кутина, растительного воска, малопроницаемый для воды и обычно находящийся на внешней стороне клеточной оболочки эпидермальных клеток.

Кутин — комплекс жировых веществ, откладывающихся в виде плёнки – кутикулы на поверхности, реже внутри оболочек клеток эпидермы.

Кутини́зация (кутикуляри́зация) — процесс отложения кутикулы клеткой.

Ламéлла — тонкая пластинка или слой.

Лáтекс — содержимое млечников, состоящее из различных органических и неорганических соединений.

Лейкопла́сты — не содержащие пигментов пластиды и запасующие питательные вещества (крахмал, липиды, белки).

Лигни́н — сложное органическое соединение ароматического ряда (или смесь веществ) с высоким содержанием углерода, производное фенилпропана; нерастворимое в воде. Вызывает одревеснение клеточных оболочек.

Лигнифика́ция (одревесне́ние) — процесс пропитывания оболочки лигнином.

Ли́зис (цитоли́з) — процесс распада и разрушения элементов клетки при участии различных агентов, главным образом — ферментов.

Лизосо́ма — одномембранная органелла, содержащая кислые гидролитические ферменты.

Литоци́ст — клетка с минерализованным внутренним выростом клеточной оболочки — цистолитом.

Макрофибри́ллы — нитевидные компоненты каркаса клеточной оболочки, состоящие из десятков и сотен тысяч микрофибрилл.

Ма́трикс — мелкозернистое однородное вещество, заполняющее внутриклеточные структуры и пространства между ними и служащее поддерживающей средой для них.

Мацерация́ — естественное или искусственное разъединение клеток ткани в результате разрушения межклеточного вещества.

Межклетни́к — пространство в ткани между двумя или более клетками.

Межклеточное вещество́ (среди́нная пласти́нка) — слой межклеточных веществ, преимущественно пектиновых, цементирующих первичные оболочки соседних клеток.

Микротельце́ — одномембранная органелла, содержащая разнообразные ферменты, за исключением гидролитических.

Микротрабекулярная решётка — трехмерная система тонких (3-6 нм) белковых тяжей, охватывающих весь протопласт клетки.

Микротрубочки — немембранные органеллы около 25 нм в диаметре и неопределённой длины, состоящие из белка тубулина.

Микрофибрилла — нитевидный компонент каркаса клеточной оболочки, состоящий из молекул целлюлозы и видимый только в электронный микроскоп.

Микрофиламенты — длинные нити, состоящие из сократительного белка актина.

Минерализация — процесс инкрустации и адкрустации клеточной оболочки минеральными веществами.

Митохондрия (хондриосома) — двумембранная органелла эукариотической клетки, обеспечивающая её энергией.

Мицеллы — участки микрофибриллы с параллельным расположением молекул целлюлозы, вследствие чего образуется кристаллическая решётчатая структура.

Нуклеоплазма (кариоплазма, кариолимфа) — гомогенное вещество, заполняющее пространство между обособленными структурами клеточного ядра.

Облитерация — сплющивание некоторых клеток, приводящее к полному исчезновению клеточной полости.

Олеопласты (элайопласты) — лейкопласты, содержащие липиды.

Органобиды (органеллы) — постоянные компоненты клетки, выполняющие определённые функции.

Ослизнёние — процесс перерождения полисахаридных компонентов клеточной оболочки.

Пекти́новые вещества́ — группа сложных углеводов, производных полигалактуроновой кислоты, входящих в состав срединной пластинки и матрикса клеточной оболочки.

Перви́чная кле́точная оболочка — оболочка растущей растительной клетки.

Перикли́нальное деление — деление клетки с образованием перегородки параллельно окружности или ближайшей поверхности органа. Противопоставляется антиклинальному делению.

Пероксисо́ма — одномембранная органелла из группы микротелец, участвующая в метаболизме гликолиевой кислоты, связанном с фотосинтезом.

Пиренóид — плотное образование белковой природы в хроматофорах, осуществляющее синтез органических веществ в ходе фотосинтеза.

Плазмалémma — наружная биологическая мембрана, образующая поверхностный слой протопласта.

Плазмодéсмы — тонкие цитоплазматические тяжи, соединяющие протопласты смежных клеток.

Плазмóлиз — отхождение протопласта от клеточной оболочки, происходящее при потере клеткой воды.

Пласти́ды — двумембранные органоиды, характерные только для клеток растений.

Пластоглóбула — шаровидное включение в пластиде, содержащее в качестве основного компонента липиды.

Полирибосóма (полисóма) — агрегация нескольких рибосом.

Пóлость клетки — пространство, окруженное клеточной оболочкой.

Пóлость поры — пространство в клеточной оболочке от поровой мембраны до полости клетки.

Полуокаймлённая па́ра пор — пара пор, состоящая из окаймлённой и простой пор.

Поперёчное деление клетки — деление клетки с образованием перегородки перпендикулярно продольной оси клетки.

Пора — тип межклеточной связи в виде канала во вторичной оболочке клетки.

Пропластида (эопласт) — пластида на самых ранних стадиях её развития.

Простая пара пор — две смежные простые поры, принадлежащие соседним клеткам.

Простая перфорационная пластинка — перфорационная пластинка в членике сосуда с одной единственной перфорацией.

Простая пора — пора, в которой полость на всем протяжении между наружным и внутренним отверстиями имеет равную ширину.

Простая ситовидная пластинка — ситовидная пластинка, имеющая одно ситовидное поле.

Протеинопласт — лейкопласт, содержащий запас белков.

Протопласт — организованное живое содержимое клетки, включающее протоплазматические и непротоплазматические компоненты (включения).

Рафиды — игловидные кристаллы, обычно собранные в пучки.

Рибосома — немембранный органоид, состоящий из белка и РНК и осуществляющий в комплексе с мРНК синтез белка.

Симпласт — система протопластов и протоплазматических связей между клетками.

Симпластический рост клетки — тип роста, при котором клеточная оболочка растёт равномерно на всем своем протяжении.

Ситовидное поле — зона в клеточной оболочке ситовидного элемента с каналами, обычно выстланными каллозой и заполненными протоплазматическим содержимым, связывающим протопласты соседних ситовидных элементов (ситовидных клеток или члеников ситовидных трубок).

Слизи — смеси высокополимерных углеводов (пентозанов и гексозанов), при взаимодействии с водой образующие густые слизистые растворы.

Сложная ситовидная пластинка — ситовидная пластинка, состоящая из нескольких ситовидных полей.

Смолы — дитерпеноиды ($C_{20}H_{32}$). Представлены кислотами (резиноловые кислоты), спиртами (резинолы) и углеводородами (резены). Различают собственно смолы (канифоль, даммара), масло-смолы (терпентин, канадский бальзам), камеде-смолы (гуммигут), масло-камеде-смолы (ладан, мирра, асафетида). Масло-смолы, представляющие собой раствор смол в эфирном масле и содержащие бензойную и коричную кислоты, называют бальзамами. В медицине применяют перувианский, толутанский, стираксовый бальзамы и др.

Специализация клетки — результат приобретения особых морфологических черт и физиологических свойств в процессе дифференциации.

Спородерма — оболочка спор высших растений.

Спорополленин — устойчивый циклический спирт, составляющий наружную оболочку спор или пыльцевых зёрен высших растений.

Стилбиды — форма кристаллов в виде сильно вытянутых призм.

Строма — бесцветный белковый матрикс пластид.

Суберин — жировое вещество в клеточной оболочке пробковой ткани и в пояске Каспари эндодермы.

Суберинизация — процесс отложения в толще клеточной оболочки суберина, приводящий к её опробковению.

Тангентальное деление — деление клетки с образованием перегородки перпендикулярно радиусу окружности органа. Может совпадать с периклиналильным.

Тани́ны — гетерогенная группа фенольных производных. Аморфное, сильно вязущее вещество, содержащееся в растениях.

Терпенóиды — соединения, по составу кратные изопрену $(C_5H_8)_n$. По числу изопреновых звеньев их делят на несколько групп: моно-, сескви-, ди-, три-, тетра- и политерпеноиды. Моно- и сесквитерпеноиды входят в состав эфирных масел. Дитерпены входят в состав смол, хлорофилла, витамина К и др. Тритерпены образуют стеринны и гликозиды. Тетратерпены входят в состав каротиноидов и витамина А. Политерпены – это каучук и гуттаперча.

Тилакóид — биологическая мембрана, содержащая фотосинтетические пигменты. В хлоропластах тилакоиды имеют вид уплощённых мешочков двух типов: одиночные – тилакоиды стромы и собранные в стопки – тилакоиды граны.

Тонопла́ст — биологическая мембрана, оболочка вакуоли.

Тóрус — утолщённая срединная часть замыкающей плёнки поры в окаймлённых порах хвойных растений. Имеет больший диаметр, чем внутреннее отверстие поры.

Транзитóрный крахмáл — вторичный крахмал, временно откладывающийся в виде мелких зёрен на путях передвижения сахаров из листьев к местам потребления или в хранилища запасов.

Тúргор — напряжённое состояние клеточной оболочки.

Фенóльные соединéния — многочисленный ряд веществ, содержащих ароматические кольца с гидроксильной группой, а также их функциональные производные. Различают соединения с одним ароматическим кольцом (простые фенолы, кумарины и др.), с двумя ароматическими кольцами (флавоноиды и др.), полимерные соединения (дубильные вещества).

Фототáксис — направленное перемещение организмов, отдельных клеток или органелл под влиянием односторонне действующего света.

Фрагмопла́ст — система микротрубочек, возникающая между дочерними ядрами в телофазе, в которой формируется клеточная пластинка – первичная перегородка между дочерними клетками.

Фрэты — тилакоиды стромы хлоропласта.

Хлоропла́сты — пластиды, содержащие два типа пигментов – хлорофиллы и каротиноиды. Осуществляют процесс фотосинтеза, служат местом накопления первичного крахмала.

Хромати́н — главный материал клеточного ядра в виде нуклеопротеидных нитей, составляющих основу хромосом.

Хроматофо́р — хлоропласт водорослей.

Хромопла́сты — пластиды, содержащие один тип пигментов – каротиноиды. Защищают клетку от избытка излучения и окисления.

Хромосо́мы — самовоспроизводящиеся структурные элементы ядра клетки, образующиеся из хроматина и видимые в световой микроскоп во время деления ядра клетки.

Целлюло́за — линейный полисахарид, состоящий из остатков глюкозы и образующий каркас клеточной оболочки.

Цикло́з — движение цитоплазмы в клетке.

Цистоли́ты — внутренние выросты клеточной оболочки, состоящие из ножки и мешковидного вздутия. Ножка пропитана кремнезёмом, а вздутие – карбонатом кальция.

Цитокине́з — процесс деления клетки.

Цитоли́з — процесс растворения и разрушения клеток.

Цитопла́зма — внеядерная часть протопласта.

Экзи́на — наружная оболочка спор и пыльцевых зёрен высших растений.

Экзоцито́з — выделение веществ из клетки в виде микрокапелек.

Элементарная мембрана — исторически сложившееся представление об основной структуре мембраны, состоящей из трёх слоёв: двух слоёв белка и расположенного между ними слоя липидов.

Эндоплазматический ретикулум — система мембран, имеющих форму цистерн или трубочек, разделяющих цитоплазму на отдельные "отсеки".

Этиопласт — пластида, развивающаяся из пропластиды без доступа света.

Эфирные масла — летучие жидкие смеси органических веществ, вырабатываемых растениями, обуславливающие их запах. В состав эфирных масел входят углеводороды, спирты, сложные эфиры, кетоны, лактоны, ароматические компоненты.

Ядро — двумембранная органелла эукариотической клетки, управляющая синтезом белка и всеми физиологическими процессами.

Ядрышко (нуклеола) — мелкое сферическое или эллиптическое тельце, находящееся в клеточном ядре.

Глава I. ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА И ПЛАН СТРОЕНИЯ РАСТИТЕЛЬНОЙ КЛЕТКИ

Живая клетка¹ – это структурная, функциональная и генетическая единица живого. Это гетерогенная система, характеризующаяся необычайной сложностью химического состава, постоянным самообновлением и изменчивостью в процессе жизнедеятельности. За период длительного эволюционного развития растительной клетки в ней оформились определённые структурно-функциональные подсистемы:

- защитно-опорная – **клеточная оболочка**;
- рецепторно-барьерно-транспортная – **плазмалемма и тонопласт**;
- сохранения, воспроизведения и реализации генетической информации – **ядро**;
- промежуточного обмена – **гиалоплазма**;
- ассимиляционная – **пластиды**;
- синтеза, сегрегации² и внутриклеточного транспорта биополимеров (кроме нуклеиновых кислот) – **вакуолярная система** (вакуоль, эндоплазматическая сеть, аппарат Гольджи, лизосомы, микротельца);
- энергообеспечения – **митохондрии**;
- каркасно-двигательная – **цитоскелет**.

С образом жизни и автотрофным (греч. áutos – сам; tropē – пища) питанием высшего растения тесно связаны специфические особенности строения и функционирования его клеток. К таким особенностям относятся:

- прочная **полисахаридная клеточная оболочка**, окружающая прото-

¹ Термин "клетка" (célula) в 1665 г. впервые применил английский естествоиспытатель Роберт Гук (1635-1703), характеризуя структуры, обнаруженные им в микроскоп при рассмотрении тонкого среза пробковой ткани. Клетки воспринимались им как пустоты в гомогенном веществе, из которого состояла изучаемая ткань. Данная точка зрения на клетку просуществовала в науке до XIX столетия.

² **Сегрегация** (позднелат. segregátion – отделение) – возникновение различий в составе и свойствах разных участков цитоплазмы в период роста клетки.

пласт;

— **пластидом** (пластидная система), возникший в связи с автотрофным типом питания;

— **первичные ассимиляты**, образующиеся в процессе фотосинтеза (в основном сахароза);

— **вакуом** (вакуолярная система), который в зрелых клетках обычно представлен крупной полифункциональной центральной вакуолью, занимающей до 95% объёма клетки;

— **эргастические вещества** или **включения** – пассивные продукты метаболизма протопласта, в особенности вещества вторичного синтеза;

— особый **тип роста клетки** путём растяжения (за счёт увеличения объёма вакуоли);

— **тотипотентность**³ (позднелат. totus – весь, целый, полный; лат. potentia – сила) – возможность регенерации полного растения из дифференцированной клетки;

— **отсутствие центриолей** и **фрагмопластный тип цитокинеза**. В формировании межклеточной пектиновой пластинки участвует фрагмопласт – система микротрубочек, расположенная в экваториальной плоскости материнской клетки;

— **функциональность мёртвой клетки**, т.е. способность осуществлять жизненно важные для растения процессы в мёртвом состоянии (водопроводящие, пробковые, механические клетки);

— **клеточные контакты**. Связь между соседними клетками осуществляется в большинстве случаев с помощью плазмодесм и пор.

Общие представления об основных компонентах растительной клетки оформлялись по мере развития световой и электронной микроскопической техники, а также таких методов изучения клетки, как метод клеточных культур, гистохимический, флуоресцентный, ультрамикротомный, замораживания и др.

При рассмотрении живой растительной клетки в световой микроскоп раз-

личимы её пять основных компонентов (рис. 1): клеточная оболочка, окружающая клетку снаружи; цитоплазма – живое содержимое клетки, исключая ядро; ядро, занимающее парietальное положение; одна крупная или несколько мелких прозрачных центральных вакуолей; органоиды цитоплазмы – пластиды и митохондрии.

Электронная микроскопия позволила установить тонкие и важные детали строения перечисленных компонентов клетки, а также обнаружить новые (рис. 2).

В структурно-функциональном отношении растительная клетка может быть рассмотрена как единство двух взаимодействующих компонентов:

- живого содержимого – протопласта;
- мёртвого элемента – производных протопласта (клеточной оболочки, клеточного сока и эргастических веществ).

Каждый из компонентов обладает сложной структурой и разнообразными функциями, характеризующими клетку как в ботаническом аспекте, так и в общебиологическом.

Важнейшими структурами протопласта являются пограничные мембраны (плазмалемма и тонопласт), гиалоплазма и органоиды. Протопласт принято разделять на ядро и цитоплазму. В состав цитоплазмы входят пограничные мембраны, гиалоплазма и органоиды.

Классификация органоидов осуществляется с учётом их формы, величины, функции, степени обособленности от гиалоплазмы.

По величине различают две группы органоидов:

- микроструктуры, видимые в световой микроскоп (ядро, вакуоль, пластиды, митохондрии);
- ультраструктуры, различимые в электронном микроскопе (аппарат Гольджи, эндоплазматическая сеть, лизосомы, микротельца и др.).

³ Синоним **омнипотентность** (лат. *omnia* – все; *potentia* – сила).

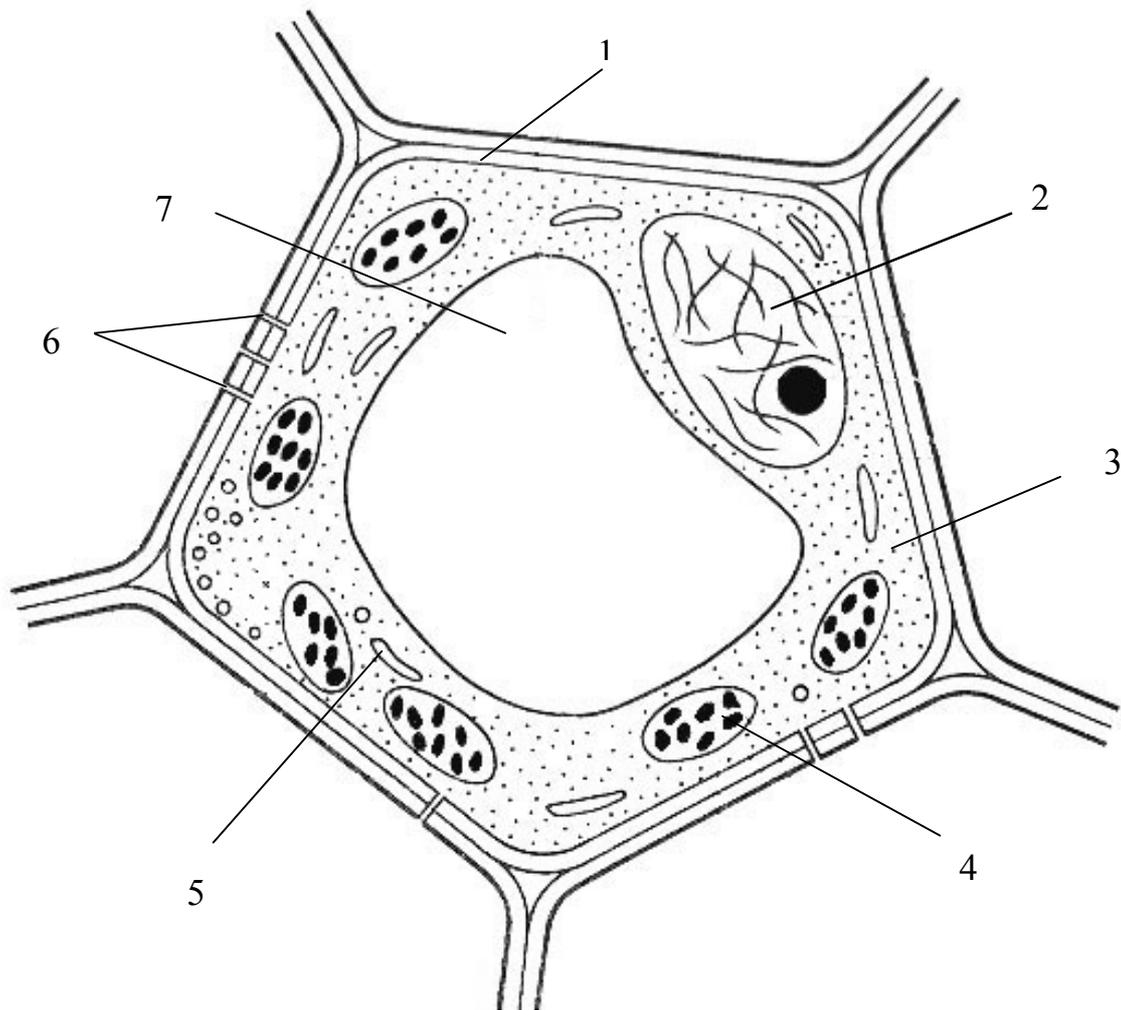


Рис. 1. Схема строения обобщённой растительной клетки под световым микроскопом (увеличение до 1500).

1 – клеточная оболочка; 2 – ядро; 3 – цитоплазма; 4 – хлоропласт; 5 – митохондрия; 6 – плазмодесмы; 7 – вакуоль.

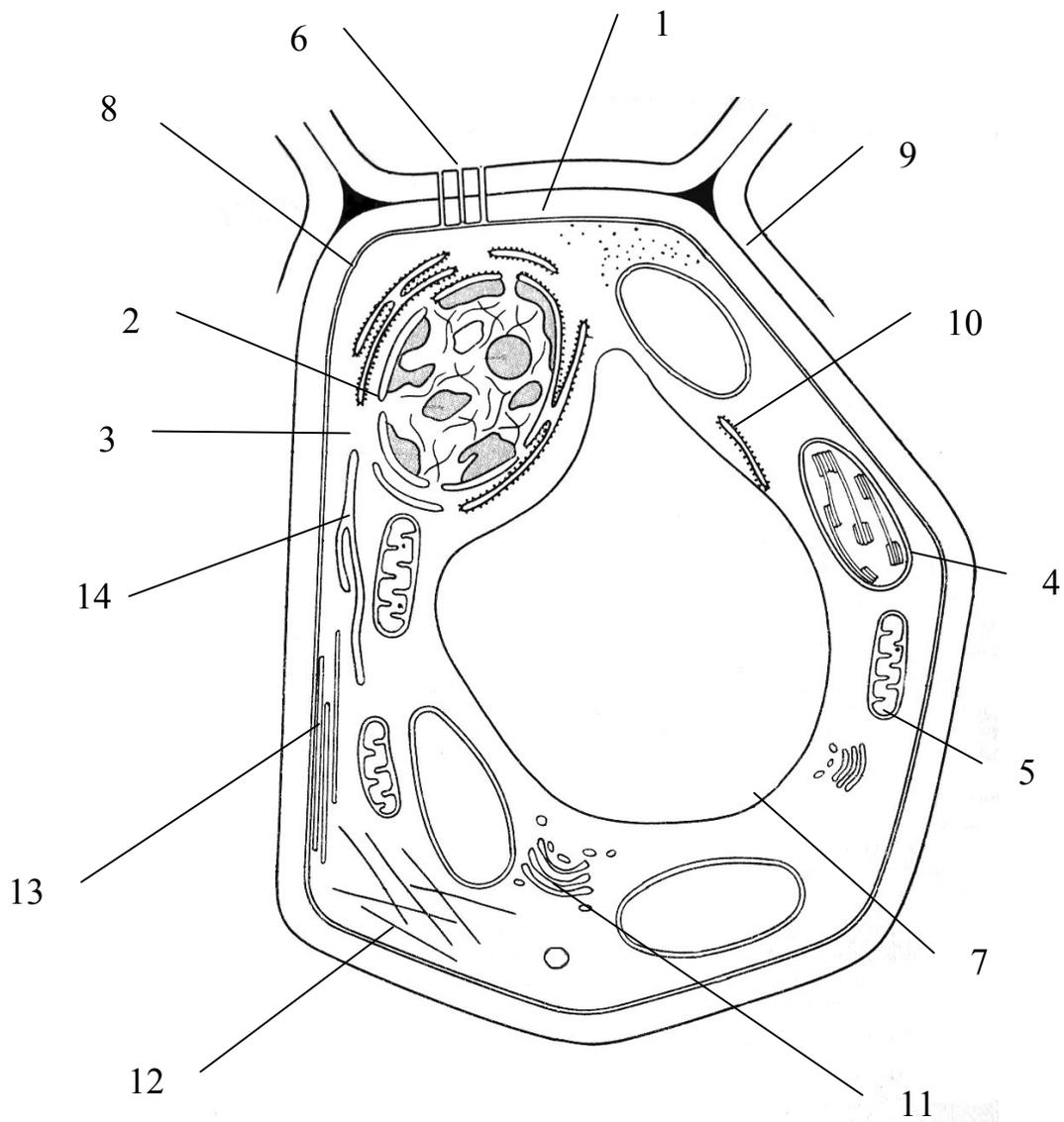


Рис. 2. Схема ультраструктуры обобщённой растительной клетки, установленной при помощи электронного микроскопа (увеличение до 250000).

1 – клеточная оболочка; 2 – ядро; 3 – цитоплазма; 4 – хлоропласт; 5 – митохондрия; 6 – плазмодесмы; 7 – вакуоль; 8 – плазмалемма; 9 – рибосомы; 10 – шероховатая эндоплазматическая сеть; 11 – аппарат Гольджи; 12 – микрофиламенты; 13 – микротрубочки; 14 – гладкая эндоплазматическая сеть.

По структуре выделяют органоиды:

— мембранные (имеют оболочку в виде биологической мембраны): одно-мембранные (вакуоль, лизосомы, эндоплазматическая сеть, аппарат Гольджи и др.), двумембранные (пластиды, митохондрии, ядро);

— немембранные (рибосомы, микротрубочки, микрофиламенты).

На рис. 3 представлена обобщённая схема структуры растительной клетки, которая во многом условна и искусственна. Однако наличие такой схемы необходимо для понимания строения и функционирования растительной клетки.

Внешнее строение растительной клетки высших растений характеризуется большим разнообразием. Главными характеристиками данного строения являются форма и размер растительных клеток.

Форма растительной клетки на срезе может быть самой различной: прямоугольной, звёздчатой, округлой, веретеновидной, нитевидной и пр. Наиболее распространённая из них – многогранник. Однако всё разнообразие форм растительных клеток высших растений можно свести к двум основным типам: паренхимные и прозенхимные клетки.

Паренхимные (от греч. παρά – около, вне и ёпχυμα – налитое, букв. – налитое рядом) – клетки, имеющие примерно равные размеры по всем направлениям, т.е. изодиаметрические (округлые, овальные, многогранные, дисковидные, таблитчатые, звёздчатые и др.). Паренхимные клетки, как правило, живые и тонкостенные. Они составляют основные ткани растения – сердцевину и первичную кору⁴ стебля и корня, ткани листа, цветка, семени, мякоть плодов.

Прозенхимные (от греч. πρός – по направлению и ёпχυμα) клетки вытянутые, длина их превышает ширину в десятки и сотни раз. Окончания клеток заострены, клеточные оболочки толстые, содержимое часто отсутствует. Прозенхимные клетки образуют, в основном, водопроводящие и механические ткани растений.

⁴ **Первичная кора** – анатомо-топографическая зона осевого органа (корня или побега), расположенная между покровной тканью и проводящим цилиндром.



Рис. 3. Схема, иллюстрирующая структуру обобщённой растительной клетки высшего растения (*жирным курсивом* выделены компоненты, определяющие специфику растительной клетки).

Размеры растительных клеток варьируют в широких пределах от 1-2 мкм (одноклеточные водоросли) до нескольких миллиметров в поперечнике (паренхимные клетки сочной мякоти плодов цитрусовых). Средняя величина большинства паренхимных растительных клеток находится в пределах 10-100 мкм в диаметре.

Прозенхимные клетки высших растений могут достигать нескольких десятков миллиметров (и даже сантиметров!) в длину при микроскопической толщине. Длина лубяных волокон льна, конопли составляет 20-40 мм, крапивы – 80 мм, рами – 200 мм, волоски хлопчатника – 65 мм, пыльцевые трубки некоторых цветковых – до 200 (300) мм!

⁵ Центриоли имеются только в клетках эукариотических водорослей.

Контрольные вопросы

1. Что называется растительной клеткой. Назовите её структурно-функциональные подсистемы.
2. Перечислите главные особенности строения и функционирования растительных клеток высших растений.
3. Перечислите структурные компоненты растительной клетки, относящиеся к протопласту и производным протопласта (продуктам его жизнедеятельности).
4. Охарактеризуйте многообразие форм и размеров растительных клеток.

Глава II. ПРОТОПЛАСТ

Протопласт (греч. *prōtos* – первый; *plastós* – вылепленный, образованный) – живое содержимое растительной клетки, которое снаружи окружает клеточная оболочка. Это содержимое представляет собой неоднородную студнеобразную массу с множеством различных постоянных структур (органоеидов) и разнообразных включений. Включения только условно причисляются к протопласту и содержат или представляют собой вещества, подлежащие накоплению или выделению. Протопласт обычно разделяют на ядро и цитоплазму.

Для обозначения живого содержимого растительной клетки может быть также применен общебиологический термин **протоплазма**⁶ (греч. *prōtos* – первый; *plásma* – вылепленное, оформленное), выступающий синонимом термина протопласт.

⁶ Термин "**протоплазма**" в 1825 г. впервые применил чешский биолог и медик Ян Эвангелиста Пуркинье (1787-1869) при характеристике структуры клеток зародышей животных. Широкое распространение этот термин получил после работ немецкого ботаника Гуго фон Моля (1805-1872), который ввёл его в 1844 г. для обозначения вещества растительных клеток. У простейших подробное описание протоплазмы было дано в 1835 г. французским зоологом Феликсом Дюжарденом (1801-1860), которую он называл термином "саркода". В 1850 г. немецким ботаником и бактериологом Фердинандом Коном (1828-1898) было доказано сходство "саркоды" и "протоплазмы". Таким образом, протоплазма – основное содержимое живой клетки, включая ядро и цитоплазму.

Термин "**протопласт**" был предложен в 1880 г. немецким ботаником И. фон Ганштейном (1822-1880) для обозначения живого содержимого отдельной клетки.

2.1 Ядро

Ядро⁷ – двумембранный органоид эукариотической клетки, содержащий её генетический материал. Ядро состоит из ядерной оболочки, нуклеоплазмы, хроматина (или хромосом) и ядрышек (рис. 4).

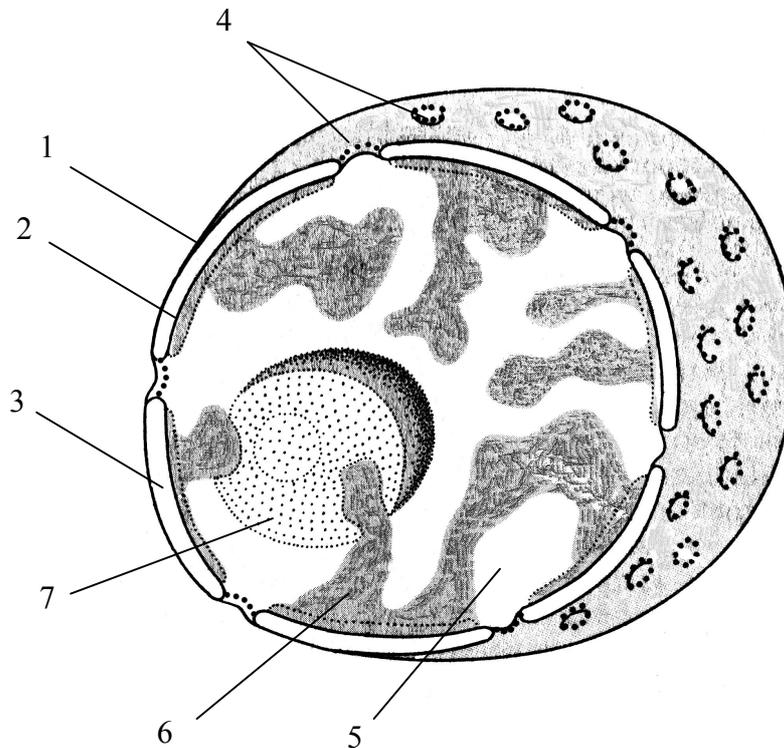


Рис. 4. Схема внутреннего строения ядра во время интерфазы.

1 – наружная мембрана; 2 – внутренняя мембрана; 3 – перинуклеарное пространство; 4 – ядерные поры; 5 – эухроматин; 6 – гетерохроматин; 7 – ядрышко.

⁷ Введение термина "ядро" (лат. *nucleus*) в 1831 г. и его признание в качестве обязательной части клетки является заслугой английского ботаника Роберта Броуна (1773-1858). Описания клеточных ядер под другими названиями и в иных аспектах встречаются во многих работах ученых-предшественников Р. Броуна. Первым исследователем, отметившим ядра в 1695 г. в клетках эритроцитов рыб, был голландский микроскопист Антони ван Левенгук (1632-1723).

Функции ядра:

1. Хранение наследственной информации.
2. Передача информации в цитоплазму с помощью транскрипции (лат. transcription – переписывание) – синтез переносящей информацию мРНК.
3. Передача информации дочерним клеткам при репликации (позднелат. ger- lication – повторение) – делении клеток и ядер.

Форма и размеры ядер в клетках высших растений очень разнообразны (рис. 5).

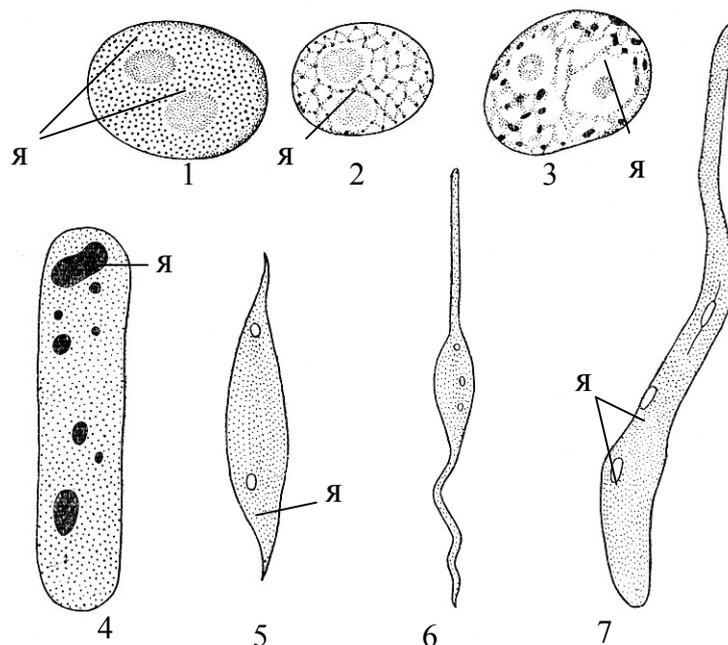


Рис. 5. Формы ядер растительных клеток.

1, 2, 3 – из клеток корня гиацинта (*Hyacinthus sp.*); 4 – из прозенхимной клетки птицемлечника (*Ornithogalum sp.*); 5, 6 – из клеток черешка листа пеларгонии (*Pelargonium sp.*); 7 – из слизевых клеток алоэ (*Aloe sp.*): я – ядрышки.

Чаще форма ядра шарообразная, но встречаются ядра продолговатые, веретеновидные, сильно удлинённые в одном направлении. Средний размер ядра в клетках высших растений составляет 5-20 мкм. Очень крупным ядром размером 0,5-0,6 мм обладают представители голосеменных – саговники (*Cycas sp.*). В процессе онтогенеза клетки соотношение между её объёмами протопласта и ядра

обычно изменяется. В молодых клетках ядра крупные – соотношение составляет 1:4-1:5, в зрелых и старых клетках – 1:20-1:200 соответственно.

В большинстве клеток высших растений содержится одно ядро. Некоторые специализированные клетки могут быть многоядерными либо только во время их развития, либо в течение всей жизни. В некоторых одноядерных клетках происходит многократная репликация ДНК, в результате чего ядро становится полиплоидным. Клетки эукариотических водорослей также одноядерны. Однако многоядерность типична для вегетативных клеток большинства багрянок и является нормой для сифональных золотистых (например, *Vaucheria*) и зелёных водорослей.

Ядерная оболочка или **кариолема** (греч. *káryon* – орех, ядро ореха; *lēmna* – заголовок) состоит из пары элементарных мембран (каждая толщиной 6-8 нм), между которыми находится перинуклеарное (греч. *peri* – вокруг, около, возле; лат. *nucleus* – ядро) пространство (шириной 10-40 нм). Мембраны ядерной оболочки непосредственно сообщаются с мембранами эндоплазматического ретикулума (ЭПР), и перинуклеарное пространство, таким образом, сообщается с пространством цистерн ЭПР. Ядерная оболочка имеет поры (30-100 нм в диаметре), которые открыты для молекул определённого размера и составляют около 5% поверхности ядра.

Внутреннее содержимое ядра заполнено матриксом или **нуклеоплазмой**⁸ (лат. *nucleus* – ядро; греч. *plásma* – вылепленное, оформленное). Она содержит жидкую часть (ферменты и промежуточные продукты метаболизма), ядерный матрикс и различные включения. Ядерный матрикс – трёхмерный "каркас", состоящий из кислых белков и пронизывающий всю нуклеоплазму и ядрышки. Включения, как правило, представлены гранулярными, нитевидными и спиральными рибонуклеопротеидными частицами, реже, кристаллическим белком, зёрнами крахмала.

В ядре содержатся **хромосомы** (греч. *chrōma* – цвет, краска; *sōma* – тело) –

⁸ Синонимы: **кариоплазма** (греч. *káryon* – ядро; *plásma* – вылепленное, оформленное), **кариолимфа** (греч. *káryon* – ядро; лат. *lymphā* – влага).

вытянутые в длину нуклеопротеидные структуры. На протяжении клеточного цикла (период между двумя делениями клетки) происходит смена двух физиологических форм хромосом: транспортной (во время деления ядер хромосомы компактные, палочковидные или колбасовидные, ясно различимые) и функциональной (в промежутках между делениями хромосомы в форме хроматина, разрыхленные, нитевидные, длинные и неразличимы по отдельности).

Хроматин (греч. chrōma (chrōmatos) – цвет; лат. tingo – красить) содержит около 40% ДНК, 40% гистонов, около 20% негистоновых хромосомных белков и небольшое количество РНК. В интерфазе часть хроматина остается плотно спирализованной, поэтому даёт интенсивное окрашивание при действии на него реактивами. Эту часть называют гетерохроматином (греч. héteros – другой; хроматин). Остальной хроматин, более рыхло спирализованный, называется эухроматином (греч. éu – хорошо, полностью; хроматин). Предполагается, что в нём сосредоточена ДНК, которая в интерфазе генетически активна.

У многих диплоидных видов растений ядро содержит два ядрышка. **Ядрышко**⁹ (нуклеола) – округлый, особенно уплотненный участок ядра диаметром менее 1 мкм, отвечающий за синтез рибосомальной РНК. Оно является производным хромосомы, одним из её локусов с наиболее высокой концентрацией и активностью синтеза РНК в интерфазе. Это самая плотная структура ядра. Ядрышко не является самостоятельной структурой или органоидом. В нём различают гранулярную (РНК, белки) и фибриллярную (ДНК) структуры.

⁹ Впервые ядрышко было описано в 1836 г. в работе чешского биолога Габриэля Валентина (1810-1883).

2.2 Цитоплазма

Цитоплазма¹⁰ (греч. kýtos – сосуд, клетка; plásma – вылепленное, оформленное) – внеядерная часть протопласта клетки. С обнаружением в цитоплазме обособленных структур – органоидов, в ней стали выделять:

- пограничные мембраны (плазмалемма и тонопласт);
- основное вещество – гиалоплазму (греч. hyálos – стекло; plásma – вылепленное, оформленное) или цитозоль (греч. kýtos – сосуд, клетка; лат. solutio – раствор);
- органоиды.

2.2.1 Пограничные мембраны растительной клетки

Пограничные мембраны (лат. membrana – перепонка) – это биологические мембраны, окружающие живое содержимое клетки снаружи и изнутри (плазмалемма и тонопласт).

Биологические мембраны – тонкие липопротеидные плёнки, состоящие из двойного слоя липидных молекул (греч. lípos – жир), в который включены молекулы белка (рис. 6). Мембраны обеспечивают компартментализацию¹¹ живого объёма клетки, что способствует пространственному разделению веществ и процессов в ней.

В весовом отношении в зависимости от типа мембран на долю липидов приходится 25-60%, на долю белков – 40-75%. В состав многих мембран входят углеводы, количество которых может достигать 2-10%.

¹⁰ Автором термина является немецкий гистолог и эмбриолог Рудольф Альберт Келликер (1817-1905), предложивший его в 1862 г.

¹¹ Компартментализация (англ. compartment – отделение, купе) – выраженное подразделение цитоплазмы клетки на множество обособленных биологической мембраной пространств.

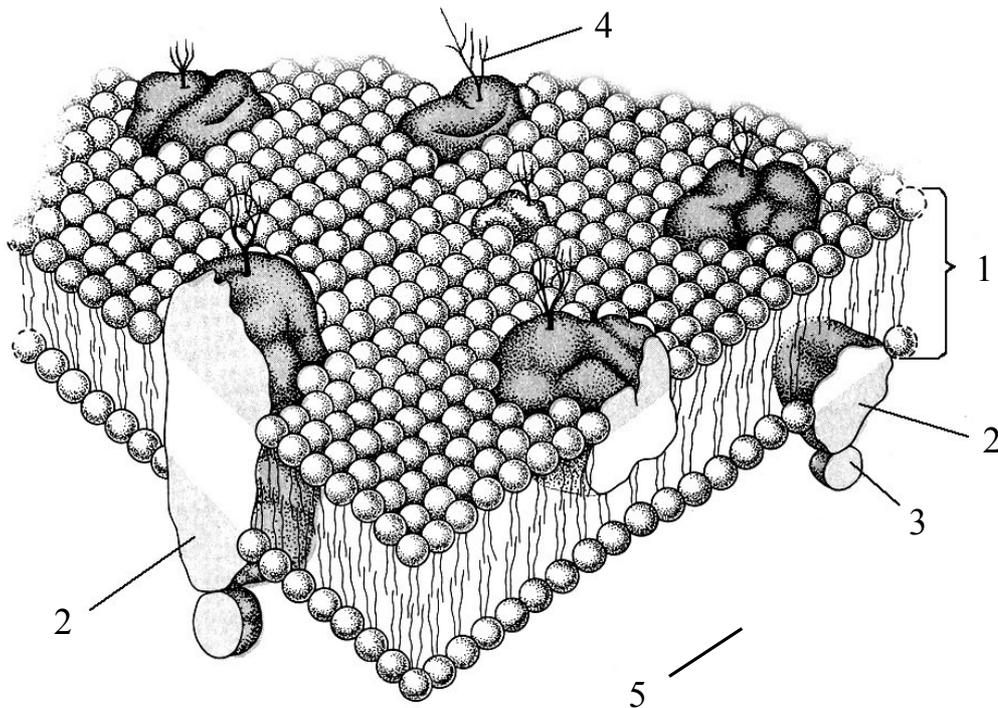


Рис. 6. Мозаичная модель («липидное озеро») биологической мембраны.

1 – бислой липидов; 2 – интегральный белок; 3 – периферический белок; 4 – углевод, связанный с молекулой белка; 5 – цитоплазма клетки.

Биологическая мембрана представляет собой тонкую липопротеидную пленку, состоящую из двойного слоя липидных молекул, в который включены молекулы белка.

Особенностью липидов является разделение их молекул на две функционально различные части: гидрофобные неполярные, не несущие зарядов «хвосты», состоящие из жирных кислот, и гидрофильные, заряженные полярные «головки».

Мембранные белки подразделяются на интегральные и периферические. Интегральный белок состоит из двух частей – участков, богатых полярными (несущими заряд) аминокислотами, и участков, обогащенных неполярными аминокислотами: глицином, аланином, валином, лейцином. Неполярный участок такого белка погружен в «жирную» часть мембраны, где находятся гидрофобные участки липидов. Полярные (гидрофильные) части этого белка взаимодействуют с головками липидов и обращены в сторону водной фазы. Выделить интегральные белки можно лишь путем разрушения мембраны и экстрагирования из гомогената липидов. С цитоплазматической стороны мембраны с интегральными белками связаны периферические белки.

Углеводы мембран входят в состав не в свободном состоянии, они связаны с молекулами липидов или белков. Такие вещества называются соответственно гликолипидами и гликопротеинами.

К липидам относится большая группа органических веществ, обладающих плохой растворимостью в воде (гидрофобность) и хорошей растворимостью в органических растворителях и жирах (липофильность). Состав липидов очень разнообразен. Характерными представителями липидов, встречающихся в кле-

точных мембранах, являются фосфолипиды (глицерофосфатиды), сфингомиелины и из стероидных липидов – холестерин.

Особенностью липидов мембран является разделение их молекул на две функционально различные части: гидрофобные неполярные, не несущие зарядов "хвосты", состоящие из жирных кислот, и гидрофильные заряженные полярные "головки". Это определяет способность липидов самопроизвольно образовывать двухслойные (билипидные) мембранные структуры толщиной 5-7 нм. Различные клеточные мембраны могут значительно отличаться друг от друга по липидному составу. Они различаются и набором белковых молекул.

Многие мембранные белки состоят из двух частей – участков, богатых полярными (несущими заряд) аминокислотами, и участков, обогащенных неполярными аминокислотами: глицином, аланином, валином, лейцином. Такие белки в липидных слоях мембран располагаются так, что их неполярные участки погружены в "жирную" часть мембраны, где находятся гидрофобные участки липидов. Полярная (гидрофильная) же часть этих белков взаимодействует с головками липидов и обращена в сторону водной фазы. Размер интегральных белков равен в среднем 8 нм, но встречаются крупные белки – до 35 нм (белок тилакоидов хлоропластов).

Кроме таких интегральных белков существуют белки, частично встроенные в мембрану – периферические (полуинтегральные или примембранные), не встроенные в билипидный слой. По биологической роли белки мембран можно разделить на белки-ферменты, белки-переносчики, рецепторные и структурные белки.

Углеводы мембран входят в состав не в свободном состоянии, они связаны с молекулами липидов или белков. Такие вещества называются соответственно гликолипидами и гликопротеинами. Количество их в мембранах обычно невелико.

Мембраны динамические, подвижные структуры, которые постоянно изменяют свою форму и площадь. На их подвижности основана концепция эндо-мембранной системы клетки (рис. 7).

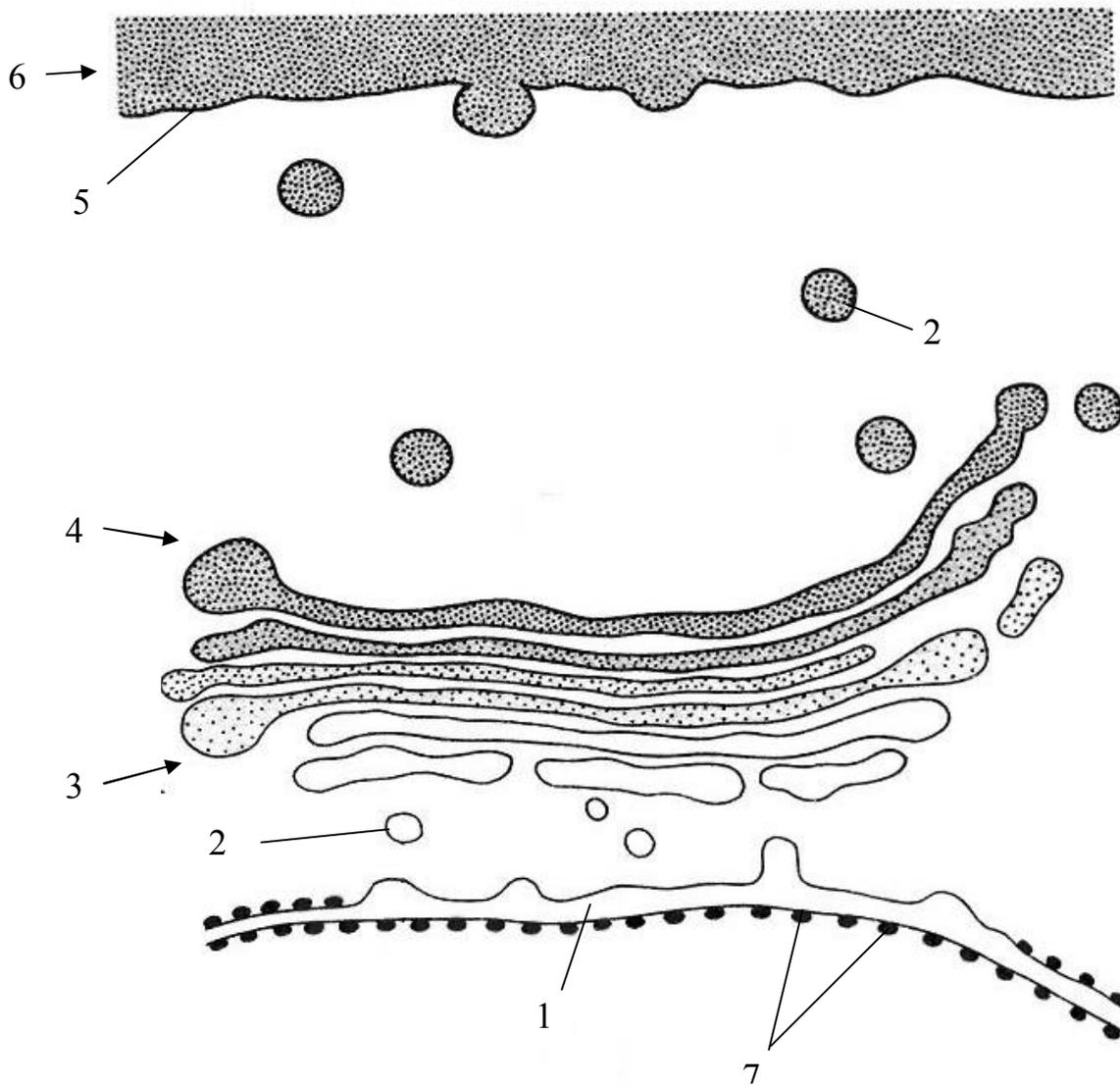


Рис. 7. Схематическое изображение эндомембранной концепции.

Новые мембраны клетки синтезируются на шероховатом эндоплазматическом ретикулуме (1). Мелкие промежуточные пузырьки (2) отпочковываются от гладкой поверхности ЭПР и переносят содержащиеся в них вещества и мембраны к регенерационному полюсу аппарата Гольджи (3). Секреторные пузырьки (везикулы), отпочковывающиеся от диктиосомы секреторного полюса аппарата Гольджи (4), мигрируют к плазмалемме (5) и сливаются с ней, добавляя новую порцию мембран и строительных материалов. 6 – клеточная оболочка; 7 – рибосомы.

Согласно этой концепции, внутренние мембраны цитоплазмы (за исключением мембран митохондрий и пластид) представляют собой единое целое и берут начало от эндоплазматического ретикулума (ЭПР). Новые цистерны диктиосом образуются из ЭПР через стадию промежуточных пузырьков, а секреторные пузырьки, отделяющиеся от диктиосом, в конечном итоге способствуют формированию плазматической мембраны.

Таким образом, ЭПР и диктиосомы образуют функциональное целое, в котором диктиосомы играют роль промежуточных структур в процессе преобразования мембран.

Плазмодесмы также являются частями единой эндомембранной системы, а ядерную оболочку можно рассматривать как специализированную часть ЭПР. Наружная мембрана ядерной оболочки в некоторых местах объединяется с ЭПР.

Вакуоли, лизосомы и микротельца непосредственно связаны с ЭПР и являются его производными. Важно отметить, что даже в тканях, клетки которых слабо растут и делятся, постоянно происходит обновление мембранных компонентов. Переход мембран из одного компонента в другой получил название тока мембран (англ. *membrane flow*), например, ЭПР – АГ (аппарат Гольджи) – ПЛ (плазмалемма). Ток мембран обеспечивает функциональную непрерывность и целостность мембранной системы.

Как бы ни было велико различие между мембранами по количеству и составу их липидов, белков и углеводов, мембраны обладают рядом общих свойств, определяемых их основной структурой. Все мембраны являются барьерными структурами, резко ограничивающими свободную диффузию веществ между цитоплазмой и средой, с одной стороны, и между гиалоплазмой и содержимым мембранных органоидов – с другой. Особенность же специфических функциональных нагрузок каждой мембраны определяется свойствами и особенностями белковых компонентов, большая часть из которых представляет собой ферменты или ферментные системы. Большую роль в функционировании мембран играют гликолипиды и гликопротеиды.

Плазмалемма (греч. plásma – вылепленное, оформленное; lémma – оболочка, кожа) – наружная пограничная мембрана клетки, ограничивающая протопласт. Имеет толщину около 7,5-10 нм. Содержит 40-50% липидов от массы мембраны, в которых преобладают стеролы.

Функции плазмалеммы:

1. Барьерно-транспортная.
2. Коммуникационная. Образование межклеточных контактов (плазмодесмы, ситовидные каналы).
3. Синтетическая. Синтез и обмен компонентов клеточной стенки.
4. Рецепторная. Рецепция растительных гормонов.

Тонoplast¹² (греч. tónos – напряжение, plastós – вылепленный, образованный) – внутренняя пограничная мембрана, отделяющая содержимое вакуоли от гиалоплазмы. Имеет толщину 8 нм. По сравнению с плазмалеммой он беднее стеролами и богаче фосфолипидами. Высокое содержание фосфолипидов придаёт тонoplastу большую эластичность. Он способен выдерживать значительное давление клеточного сока, растягиваться и спадать при изменении объёма вакуоли. Важнейшими функциями тонoplastа являются барьерная и функция избирательной проницаемости.

¹² Автор термина – голландский ботаник и генетик Гуго Де Фриз (1848-1935), предложивший его в 1885 г.

2.2.2 Гиалоплазма

Гиалоплазма (цитозоль) представляет собой вязко-упругий тиксотропный гель. Будучи вязко-упругим телом, она обладает одновременно свойствами вязкой жидкости, одно из проявлений которых – течение протоплазмы, и свойствами твёрдого тела (упругость). Тиксотропные гели при взбалтывании становятся жидкими (состояние золя) и твёрдыми в состоянии покоя (состояние геля). В гиалоплазме локальные процессы превращения золя в гель и обратно могут вызываться, например, изменениями pH или концентрации ионов, а также различными метаболическими реакциями.

Современные исследования в изучении организации гиалоплазмы позволили обнаружить в ней структуры, получившие название микротрабекулярной решётки¹³ (лат. *trabs* – небольшая балка), построенной из тонких (3-6 нм) белковых тяжей, охватывающих весь протопласт (рис. 8). Микротрабекулярная решётка делит живое содержимое клетки на две фазы: богатую белком (тяжи решётки) и богатую водой с растворимыми в ней белками, липидами, нуклеиновыми кислотами и другими веществами, заполняющими пространство между тяжами. К микротрабекулярной решётке прикреплены органоиды, она осуществляет связь между отдельными частями клетки, направляет внутриклеточный транспорт, организует работу ферментной системы гиалоплазмы.

Гиалоплазме растительной клетки, как и всем эукариотическим клеткам, присуще движение (течение, ток) – **циклоз** (греч. *kýklos* – круг), наблюдаемое по перемещению органоидов и других частиц (скорость 1-6 см/ч). Движение может быть круговым (вращательным) или струйчатым. При круговом движении гиалоплазма течёт в одном направлении вокруг крупной центральной вакуоли, увлекая органоиды (ядро, пластиды, митохондрии). При струйчатом движении гиалоплазма образует множество токов между мелкими вакуолями, расположенными в центральной части клетки.

¹³ Структура была обнаружена и изучена в 1980 г. Родни Робертом Портером (1917-1985).

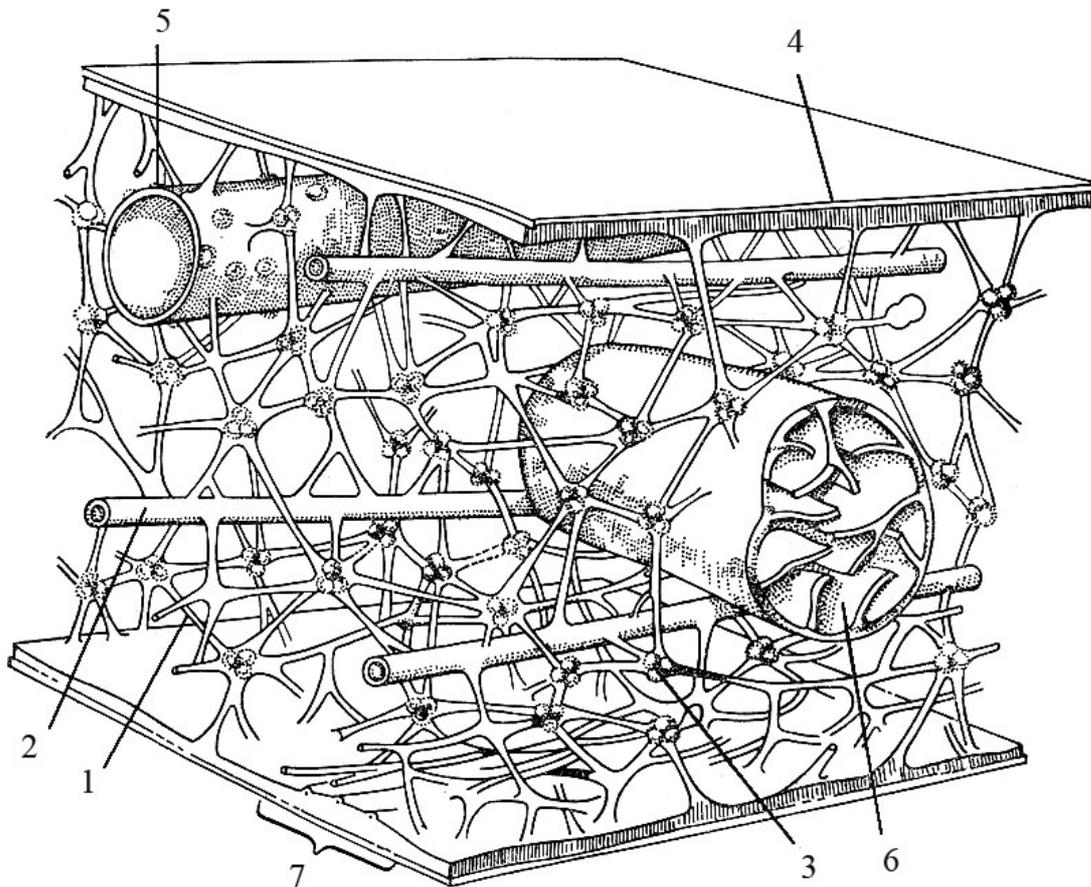


Рис. 8. Микротрабекулярная решётка гиалоплазмы (по Портеру, 1980 из Ченцова, 1995).
 1 – трабекулярные нити; 2 – микротрубочка; 3 – полисомы; 4 – плазматическая мембрана; 5 – эндоплазматический ретикулум; 6 – митохондрия; 7 – микрофиламенты.

При помощи мегавольтного электронного микроскопа была обнаружена микротрабекулярная сеть гиалоплазмы. Она представляет собой сеть из тонких фибрилл (толщиной 2-3 нм), пересекающую гиалоплазму в различных направлениях и связывающую собой все внутриклеточные компоненты: плазмалемму, мембранные органоиды, микротрубочки, различные фибриллярные структуры. В точках пересечения или соединения концов трабекул (перекладин) сети располагаются группы рибосом (полисомы). Трабекулярная система состоит из разных белков, образующих друг с другом сложные комплексы. Трабекулы создают в гиалоплазме две фазы: полимерную, богатую белками, и жидкую – в промежутках между нитями.

Функции гиалоплазмы:

1. Транспортная. Благодаря вязкости и способности к перемещению служит основной магистралью для передвижения метаболитов клетки.
2. Коммуникационная. Непосредственно примыкая к плазмалемме, заполняет пространство плазмодесменных каналов и, таким образом, обеспечивает межклеточные связи (симпласт).
3. Регулирующая. Вступая в непосредственные контакты с мембранами органоидов, регулирует физико-химические и ферментные связи между ними.
4. Механическая. Обеспечивает упругость и сократимость протопласта.

2.2.3 Органоиды

Органоиды¹⁴ (греч. *órganon* – орудие, инструмент; *eidós* – вид) – постоянно присутствующие и обязательные для всех клеток структуры протопласта, выполняющие жизненно важные функции. Различают мембранные органоиды: пластиды, митохондрии, эндоплазматический ретикулум, вакуоли, аппарат Гольджи, лизосомы; а также немембранные: свободные рибосомы и полисомы, микротрубочки, филаменты (микрофиламенты, промежуточные филаменты) и комплексные органоиды, в образовании которых принимают участие несколько структур. Например, компонентами ресничек, жгутиков являются плазматическая мембрана, гиалоплазма и погруженные в неё микротрубочки.

Мембранные органоиды.

Мембранные органоиды – это одиночные или связанные друг с другом отсеки цитоплазмы, отграниченные мембраной от окружающей их гиалоплазмы. Они обладают своим собственным содержимым, отличным по составу, свойствам и функциям от других частей клетки, т.е. это замкнутые, закрытые объёмные зоны – компартменты. В гиалоплазме мембранные органоиды распределены за-

¹⁴ Иногда термин "**органOID**" употребляют как синоним термина "**органелла**" (орган + лат. уменьшительный суффикс *-ella*), под которым понимают постоянный, четко дифференцированный участок тела одноклеточной особи.

кономерно. Митохондрии и пластиды отделены от гиалоплазмы двумя мембранами (двумембранные органоиды). Эндоплазматический ретикулум, различные вакуоли, возникающие из неё, составляют вакуолярную систему цитоплазмы, систему синтеза и внутриклеточного транспорта веществ. Кроме того, в её состав входят: комплекс Гольджи, лизосомы и микротельца. Для всех элементов вакуолярной системы характерно наличие одной ограничивающей мембраны (одномембранные органоиды).

Пластиды¹⁵ (греч. *plástides* – создающие, образующие) – двумембранные органоиды растительных клеток (рис. 9.).

Совокупность всех пластид клетки называется пластидомом. Все пластиды характеризуются рядом общих структурных особенностей:

- оболочка состоит из двух мембран – наружной и внутренней, между которыми располагается межмембранное пространство;
- внутренняя мембрана образует систему выростов – ламелл (лат. *lamella* – маленькая тонкая пластинка), различной сложности в зависимости от типа пластиды;
- внутреннее пространство пластиды заполнено стромой (греч. *strōma* – ложе) или матриксом (лат. *matrix* – основа) – содержимым, в котором расположены рибосомы, фибриллы ДНК и РНК, включения (пластоглобулы, зёрна крахмала, кристаллиды белка и др.).

¹⁵ Термин был впервые введён в науку в 1886 г. немецким биологом Эрнстом Геккелем (1834-1919), но в ином значении, чем принято в настоящее время. Э. Геккель разделял органический мир на три царства: животных, растений и протистов. Протисты, по его мнению, включали две группы – цистоды (или монеры) – "участки протопласта без ядра" и клетки – "протопластические комочки с ядром". Цистоды и клетки он назвал пластидами ("образователями") или индивидами первого порядка, которые являются единицами, из которых формируются индивиды высшего порядка – многоклеточные.

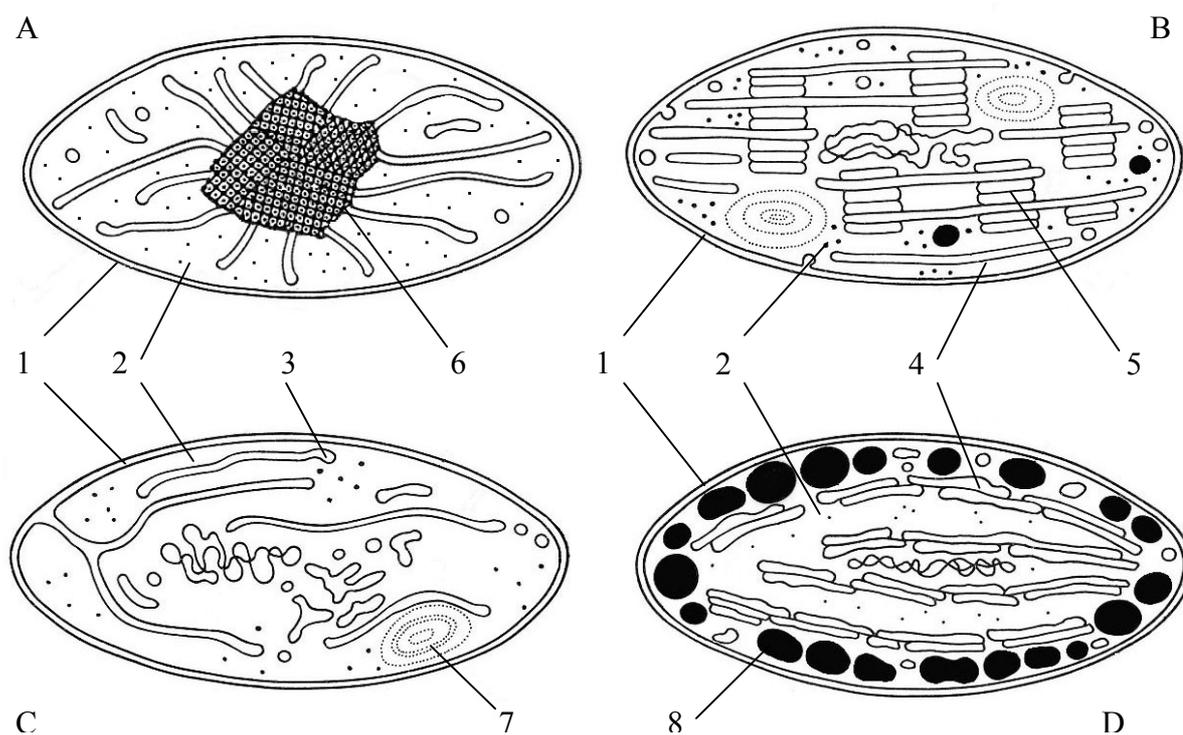


Рис. 9. Внутреннее строение этиопласта (А), хлоропласта (В), лейкопласта (С), хромопласта (D).

1 – оболочка (наружная и внутренняя мембраны); 2 – строма (матрикс); 3 – ламелла стромы; 4 – тилакоиды; 5 – грана; 6 – проламеллярное тело (пластидный центр); 7 – крахмальное зерно; 8 – пластоглобула.

Наиболее распространённой классификацией пластид является классификация¹⁶, основанная на различии окраски этих органоидов, т.е. содержании в них определённых фотосинтетических пигментов (лат. pigmentum – краска): бесцветные – лейкопласты (не содержат пигментов), зелёные – хлоропласты (содержат хлорофиллы и каротиноиды), жёлто-красные – хромопласты (содержат каротиноиды).

Пластиды всех типов возникают из протопластид – **эопластов** (греч. εὖος – заря; plastós – вылепленный, образованный) – бесцветных телец, размером не-

много крупнее митохондрий. В больших количествах они встречаются в меристематических (греч. *meristós* – делимый) клетках. В кончиках корней насчитывается 20-40 протопластид в клетке. Протопластиды имеют гомогенную строю и неразвитую мембранную систему, имеются лишь небольшие инвагинации (впячивания) внутренней мембраны. В зависимости от типа ткани они развиваются в хлоропласты или в производные от них, филогенетически более поздние формы пластид – хромопласты или лейкопласты. Протопластиды могут возникать путём отпочковывания от хлоропластов или перестройки целых хлоро- или лейкопластов. На свету протопластида развивается в хлоропласт, в темноте в лейкопластоподобный, лишённый крахмала, каротинсодержащий этиопласт (франц. *étioler* – делать хилым). Для него характерно наличие хорошо развитого пластидного центра (проламеллярного тельца) с кристаллической структурой, состоящего из скопления пузырьков или сети разветвлённых трубочек. На свету этиопласт превращается в хлоропласт. При половом размножении протопластиды у одних растений передаются обеими гаметами, у других – только яйцеклеткой.

Лейкопласты (греч. *leukós* – белый; *plastós* – вылепленный, образованный) (рис. 10). Впервые обнаружены Ф. Крюгером в 1854 г.

Особенности лейкопластов:

- полиморфность (шаровидные, эллипсоидные, гантелевидные, чашевидные, амёбовидные);
- слабое развитие внутренней мембранной системы (одиночные мембраны, без определённой ориентации и не содержащие фотосинтетические пигменты);
- отсутствие фотосинтетических пигментов;
- наличие в строю ДНК, пластоглобул, пластидного центра (проламеллярного тельца) – скопления пузырьков или сети разветвлённых мембранных трубочек;
- способность накапливать запасные вещества (крахмал, белки, липиды);
- синтез жирных кислот, эфирных масел.

¹⁶ Разработал данную классификацию немецкий ботаник Андреас Франц Вильгельм Шимпер (1856-1901).

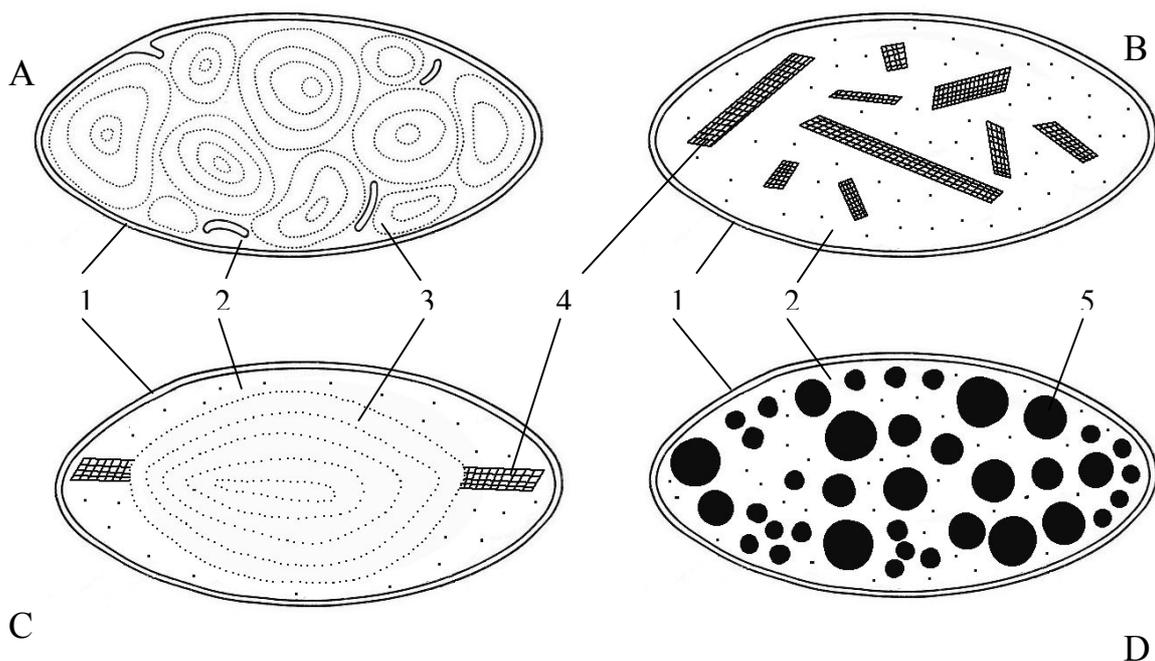


Рис. 10. Внутреннее строение различных типов лейкопластов.

А - амилопласт, В – протеинопласт, С – протеиноамилопласт, D – олеопласт (элайопласт). 1 – оболочка (наружная и внутренняя мембраны); 2 – строма (матрикс); 3 - крахмальные зёрна; 4 – кристаллический белок (кристаллиды); 5 – капля масла.

В зависимости от типа накапливаемых веществ лейкопласты подразделяют на **амилопласты** (греч. *amylon* – крахмал; *plastós* – вылепленный, образованный), содержащие вторичный крахмал в виде крахмальных зёрен (клетки клубней картофеля, зерновок пшеницы, ржи); **протеинопласты** (греч. *prōtos* – первый; *plastós* – вылепленный, образованный), содержащие белки в форме кристаллид или аморфных включений (клетки корня фасоли, ситовидные элементы однодольных растений, клетки низовых листьев канны), иногда вместе с крахмалом; **олеопласты** (лат. *oleum* – масло; греч. *plastós* – вылепленный, образованный) или элайопласты (греч. *elaion* – оливковое масло; *plastós* – вылепленный, образованный), содержащие жирные масла в виде пластоглобул. Белки и жирные масла накапливаются гораздо реже, чем крахмал.

Лейкопласты сосредотачиваются преимущественно в меристематических тканях зародыша, конусах нарастания корня и стебля, подземных органах растения, клетках некоторых водорослей (амилопласты) (рис. 11).

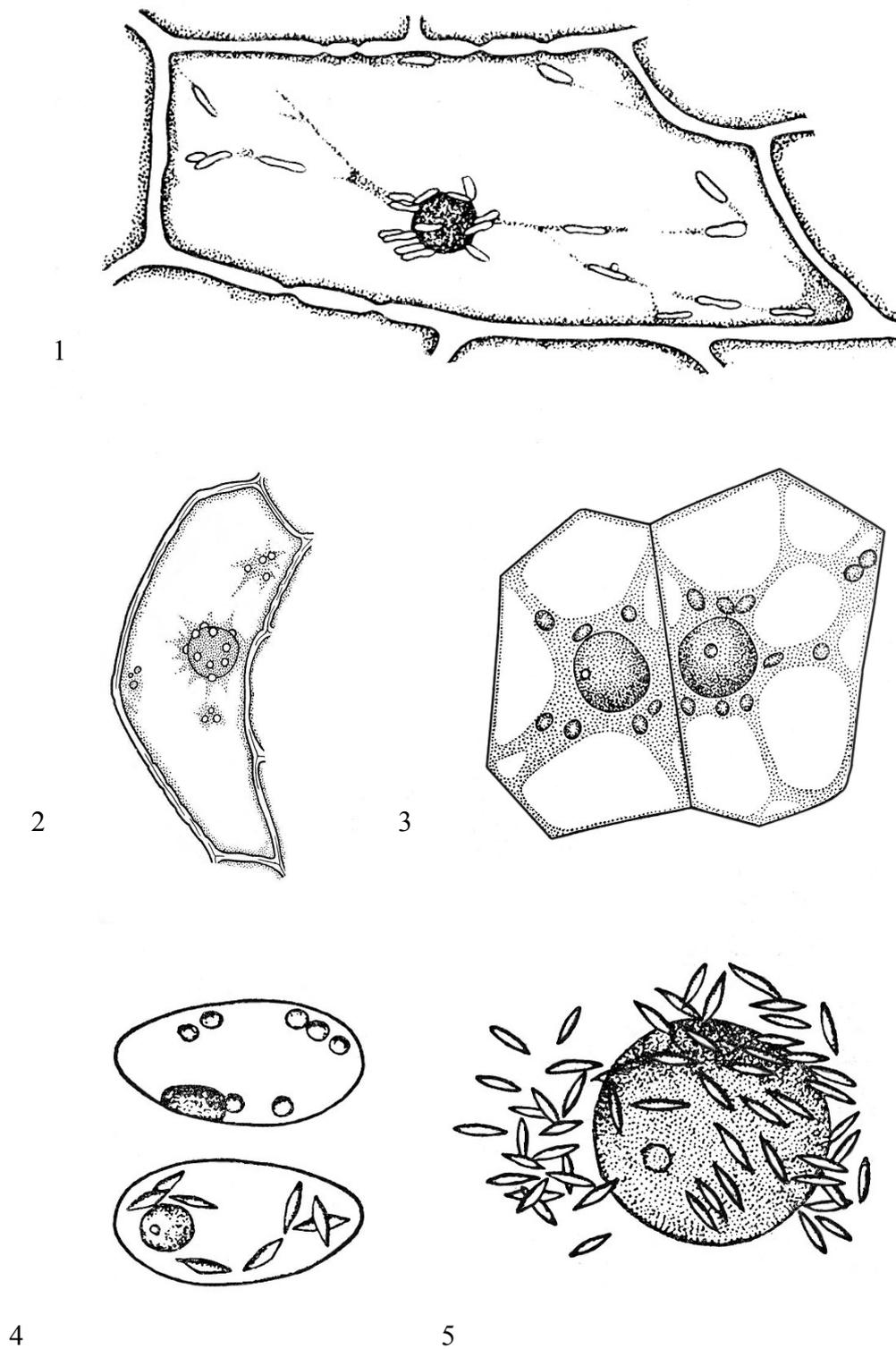


Рис. 11. Лейкопласты в клетках различных растений.

1 – в клетках эпидермы безвременника (*Colchicum sp.*); 2 – в клетках эпидермы традесканции (*Tradescantia sp.*); 3 – в клетках эпидермы филодендрона (*Philodendron grandifolium*); 4 – в клетках семени дремы (*Melandrium macrocarpum*); 5 – в клетках корня орхидеи (*Phajus grandifolius*).

Хлоропласты¹⁷ (греч. chloros – зелёный; plastós – вылепленный, образованный).

Структурно-функциональные особенности хлоропластов:

- имеют обычно форму диска диаметром 4-5 мкм, способны изменять форму и размеры (рис. 12, А, В);
- обладают фототаксисом (греч. phōs (phōtos) – свет; taxis – расположение по порядку) – двигательной реакцией на свет;
- имеют развитую систему внутренних фотосинтезирующих ламелл – тилакоидов (греч. thylacoïdes – мешковидный), часть из которых образует стопки – граны (лат. granum – зерно, крупинка);
- содержат фотосинтетические пигменты – хлорофиллы и каротиноиды, связанные с выростами внутренней мембраны;
- место протекания фотосинтеза;
- являются пространством для хранения временных запасов первичного крахмала;
- служат местом восстановления нитрита (NO_2^-) до аммиака (NH_3) за счёт энергии электронов, активированных светом.

Хлоропласты в клетках высших растений возникают либо в результате деления, либо, как и другие пластиды (лейкопласты, этиопласты и др.), в результате дифференцировки протопластид. Размножение хлоропластов связано с репликацией ДНК и последующим делением пластиды надвое. Деление хлоропластов у многих водорослей является правилом, у мхов встречается достаточно часто, у высших растений наблюдается тем реже, чем старше хлоропласт.

На свету хлоропласты образуются из протопластид (незрелых пластид, имеющих неправильную форму, окружённых двойной мембраной и способных к амёбоидному движению). Наиболее молодые протопластиды (до 50 нм) не имеют внутренних структур. В процессе развития они увеличиваются до 1 мкм. Син-

¹⁷ Обнаружены А. Компаретти в 1791 г., автор термина польский ботаник Эдвард Страсбургер (1844-1912).

тезируют крахмальные зёрна и кристаллы фитоферритина (предшественник хлорофилла), и у них образуются трубчатые или листовидные выросты внутренней мембраны.

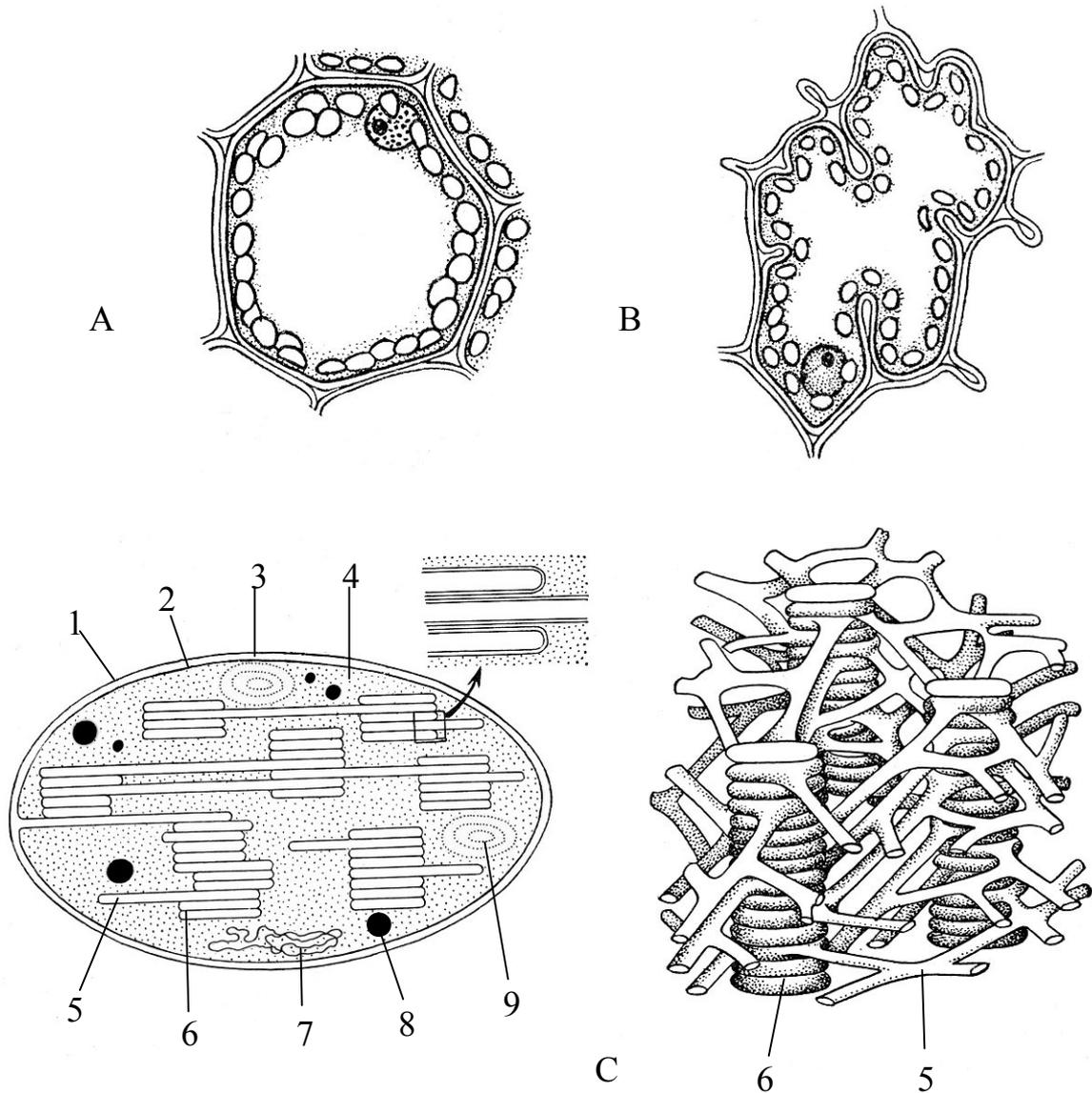


Рис. 12. Хлоропласты.

А – хлоропласты в клетке мезофилла хлорофитума (*Chlorophytum comosum*); В – хлоропласты в клетке складчатого мезофилла сосны (*Pinus silvestris*); С – внутреннее строение хлоропласта: 1 – наружная мембрана; 2 – внутренняя мембрана; 3 – межмембранное пространство; 4 – строма (матрикс); 5 – ламеллы (тилакоиды стромы или фретты); 6 – тилакоиды граны; 7 – кольцевая ДНК; 8 – пластоглобула; 9 – зерно первичного крахмала.

В одной клетке мезофилла ("середины листа") может находиться 40-50 хлоропластов, в 1мм² листа – около 500 000. В цитоплазме клетки хлоропласты обычно располагаются параллельно клеточной оболочке.

Живой хлоропласт содержит до 75% воды. Химический состав (на сухую массу) следующий: белка – 50%, липидов – 33%, хлорофиллов – 5-10%, каротиноидов – 1-2% и небольшое количество РНК и ДНК.

Хлоропласты ограничены двумя мембранами – наружной и внутренней, которые отделены друг от друга межмембранным пространством, равным 20-10 нм. Каждая мембрана имеет толщину около 7 нм. В зрелом хлоропласте высших растений имеется два типа внутренних мембран (рис. 12, С):

- тилакоиды стромы или фреты (лат. *fretum* – канал) – плоские, протяжённые мембраны;
- тилакоиды граны – плоские дисковидные вакуоли или мешочки, собранные в стопку, напоминающую стопку монет.

В каждой грани может быть до 100 тилакоидов, а общее количество гран в одном хлоропласте – 40-60.

Между тилакоидами находится бесцветная гидрофильная белковая основа – строма (матрикс), имеющая тонкозернистую структуру (рис. 12, С). В строме находятся рибосомы, ДНК (генофор), РНК, пластоглобулы, кристаллы фитоферритина (железосодержащего белка), зёрна крахмала (первичного). Пластоглобулы состоят из липидов (главным образом, гликолипидов) и накапливают хиноны: пластохинон, филлохинон (витамин К₁) и токоферилхинон (витамин Е).

Если у сосудистых растений хлоропласты крайне однообразны по своей структуре, то у водорослей их особенности имеют диагностическое значение на уровне класса. Хлоропласты водорослей носят название – **хроматофоры** (греч. *chrōma* – цвет; *phorós* – несущий).

Особенности строения хроматофоров:

- число хроматофоров в клетках водорослей может колебаться от одного (зелёные водоросли) до нескольких сотен (эвгленовые водоросли);
- наряду с париетальным, хроматофоры могут занимать центральное по-

ложение в клетке (*Chlamidomonas*);

— форма хроматофоров чрезвычайно разнообразна: чашевидная (*Chlamydomonas*), в виде кольца (*Ulothrix*), спиральной ленты (*Spirogyra*), звёздчатая (*Zygnema*) и т.д. (рис. 13);

— у некоторых групп водорослей хроматофоры могут иметь оболочку, состоящую из четырёх мембран, за счёт примыкания к хлоропласту канала ЭПР (бурые, золотистые, жёлто-зелёные водоросли);

— хроматофоры могут отличаться составом фотосинтетических пигментов. В них содержатся различные хлорофиллы, каротиноиды, ксантофиллы, фикобиллипротеиды, имеющие диагностическое значение на уровне отдела;

— в хроматофорах имеются особые погруженные органоиды – пиреноиды (греч. *pyrēn* – косточка; *idos* – вид), которые находятся внутри пластиды или выдаются за её пределы, но и в этом случае они заключены в его оболочку. Пиреноид имеет гранулярную белковую строму. Он представляет собой плотное образование белковой природы, окружённое снаружи обкладкой в виде сплошного кольца или отдельных пластинок в числе двух и более, различной химической природы. В зависимости от группы водорослей обкладка может быть представлена крахмалом, липидами, ламинарином, парамилоном, хризоламинарином, багрянковым крахмалом. Строма пиреноида плотнее стромы хроматофора и пронизана собранными в пачки дисками тилакоидов, которые являются продолжением дисков хроматофоров. Границей пиреноида условно служит его обкладка. Чаще хроматофор содержит только один пиреноид, но их может быть два и более, до нескольких десятков. Форма пиреноидов отличается крайним разнообразием: от круглой и многоугольной до палочковидной. Размеры колеблются в широких пределах: мелкие не превышают 3 мкм, а крупные достигают 10-15 мкм. Пиреноид является не просто местом скопления запасных веществ, но и зоной, в которой или при участии которой наиболее активно осуществляется их синтез.

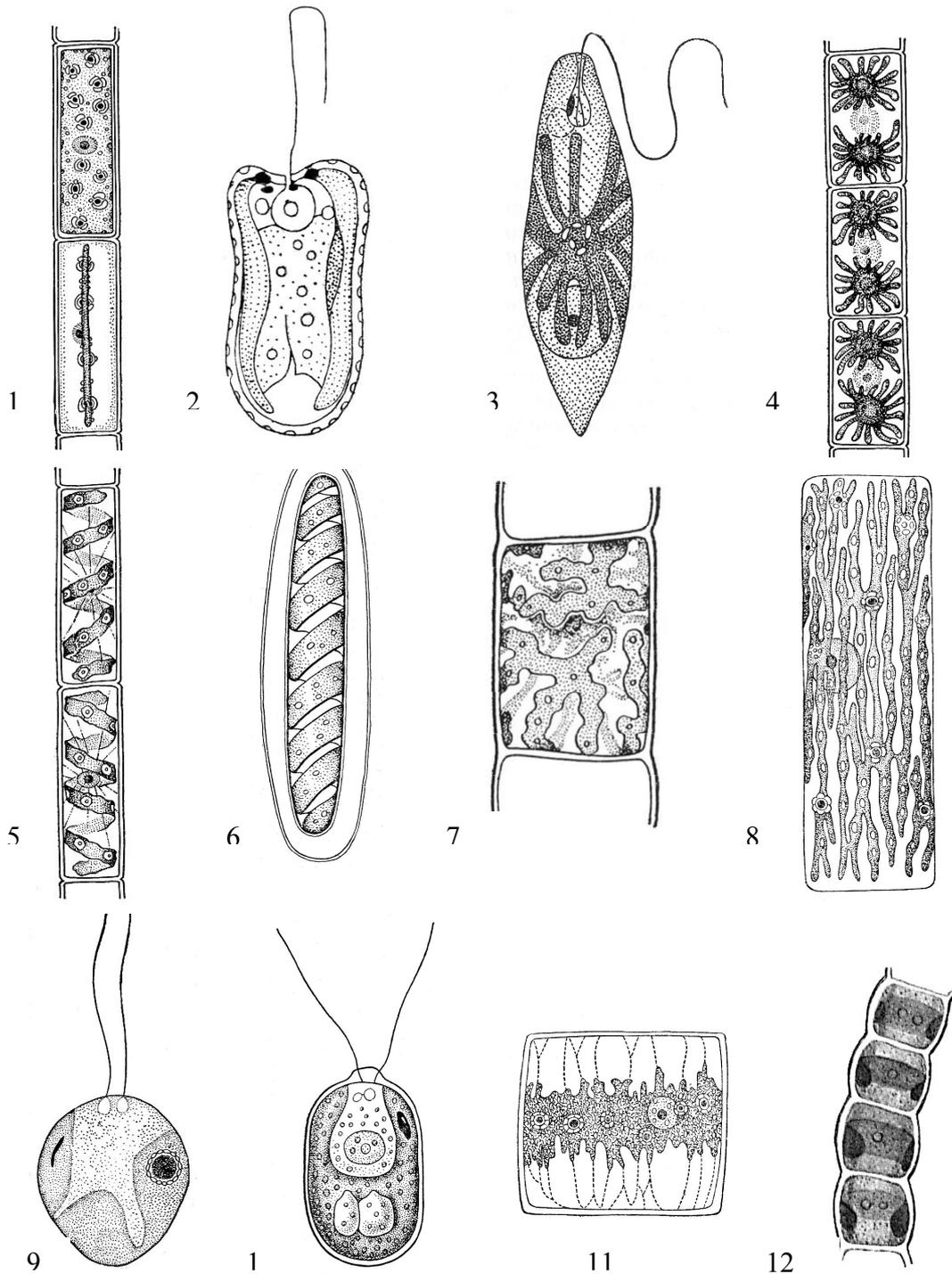


Рис. 13. Различные морфологические типы хроматофоров в клетках водорослей.

1 – пластинчатый (*Mougeotia sp.*, *Chlorophyceae*); 2 – цилиндрический (*Microglena sp.*, *Chrysophyta*); 3 – звездчатый (*Euglena sp.*, *Euglenophyta*); 4 – звездчатый (*Zignema sp.*, *Chlorophyta*); 5 – спиральный (*Spirogyra sp.*, *Chlorophyta*); 6 – спиральный (*Spirotaenia sp.*, *Chlorophyta*); 7 – лентовидный (*Ectocarpus siliculosus*, *Phaeophyta*); 8 – сетчатый (*Oedogonium sp.*, *Chlorophyta*); 9 – лопастной (*Chlorophyta*); 10 – чашевидный (*Chlamidomonas sp.*, *Chlorophyta*); 11 – в виде зубчатого кольца (*Draparnaldia sp.*, *Chlorophyta*); 12 – в виде незамкнутого кольца (*Ulothrix sp.*, *Chlorophyta*).

Хромопласты¹⁸ (греч. chrōma – цвет; plastós – вылепленный, образованный). Образуются из лейкопластов или хлоропластов. Особенности хромопластов:

- полиморфность (сферические, кольцевидные, многогранные, дисковидные, палочковидные, веретеновидные, кристаллоподобные) (рис. 14, I);
- внутренних мембран мало или совсем нет;
- пластидные центры (проламеллярные тельца) отсутствуют;
- окраска жёлтая, оранжевая, красная или бурая, в зависимости от состава пигментов каротиноидов и ксантофиллов. Пигменты не связаны с мембранами, а растворены в липидах стромы.

В отличие от других пластид хромопласты менее исследованы. Функциональное назначение хромопластов невыяснено. Предполагается их роль в защите клеточных структур от активных форм кислорода. В их состав входят: каротин 20-56%, липиды 58%, белки 22%, РНК 3,3%. Обнаружено свыше 50 каротиноидов (виолоксантин – анютины глазки, ликопин – помидоры, каротин – морковь). Хромопласты также содержат пластоглобулы, крахмальные зёрна, белковые кристаллоиды, пигменты.

В зависимости от формы накапливаемых каротиноидов различают три группы хромопластов (рис. 14, II):

- глобулярные – пигменты растворены в липидах пластоглобул (лепестки лютика ползучего, плоды перца, околоцветник тюльпана, плоды цитрусовых);
- трубчатые или фибриллярные – пигменты накапливаются в белковых фибриллах (красные плоды перца, гипантий розы);
- кристаллические – пигмент откладывается в виде кристаллид (корнеплод моркови, плод арбуза). Форма кристаллид при этом, как правило, определяет форму хромопластов. Она может быть зубчатой, серповидной, игловидной, пластинчатой, треугольной, ромбовидной, в виде параллелепипедов.

Хромопласты сосредотачиваются в тканях цветков (настурция, календула), плодов (арбуз, томат, хурма) и некоторых корней (морковь).

¹⁸ Впервые обнаружены Иенсом Якобом Берцелиусом (1779-1848) в 1837 г. и затем

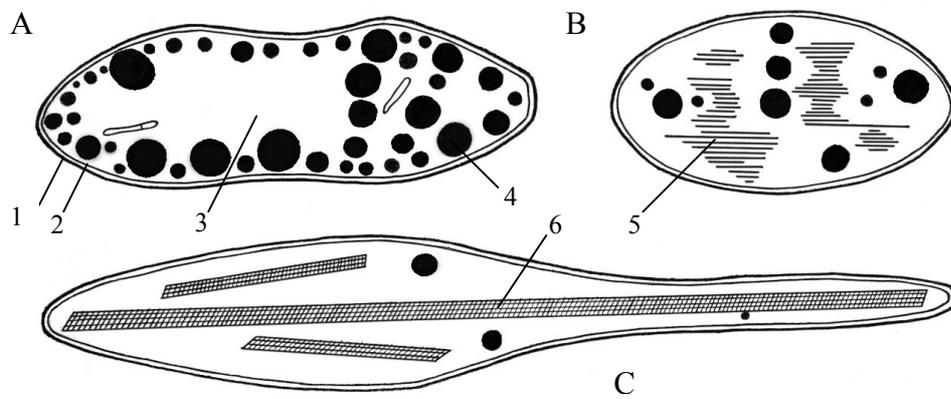
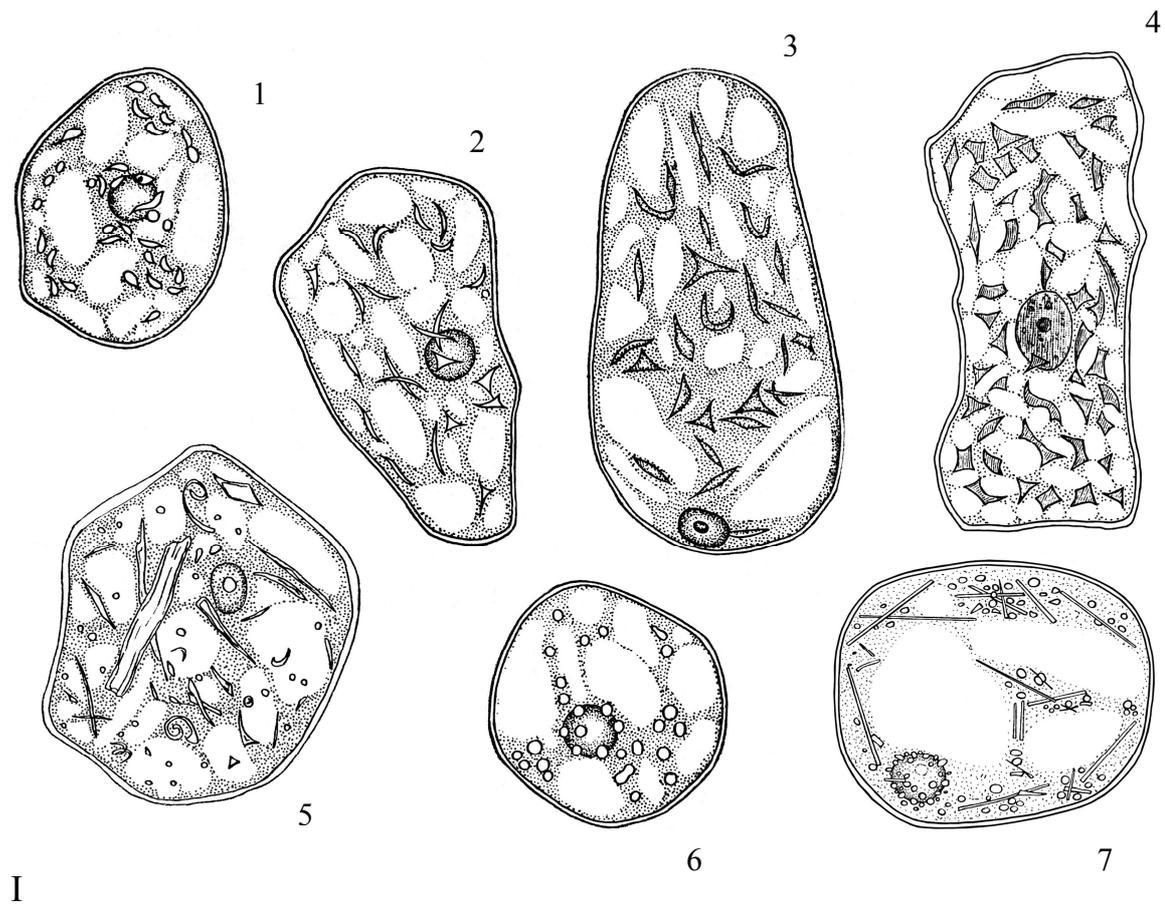


Рис. 14 . Хромопласты.

I – Хромопласты в паренхимных клетках плодов, корней, лепестков: 1 – шиповник (*Rosa sp.*); 2 – рябина (*Sorbus aucuparia*); 3 – боярышник (*Crataegus sp.*); 4 – настурция (*Tropaeolum sp.*); 5 – морковь (*Daucus sativa*); 6 – ландыш (*Convallaria majalis*); 7 – помидор (*Lycopersicon esculentum*).

II – Схема внутреннего строения хромопластов (по Хржановскому, 1982):

A – глобулярный тип; B – фибриллярный тип; C – кристаллический тип: 1 – наружная мембрана; 2 – внутренняя мембрана; 3 – строма; 4 – пластоглобула; 5 – фибриллы; 6 – кристалл.

Митохондрии¹⁹ (греч. mitos – нить; chondrion – зёрнышко, крупинка), хондриосомы (греч. chondrion – зёрнышко, крупинка; soma – тело) – двумембранные органоиды эукариотических клеток. Совокупность всех митохондрий клетки называется хондриомом. Форма митохондрий в большинстве случаев встречается от округлой до палочковидной. Размеры их от 0,5-1,0 мкм. В растительных клетках количество митохондрий варьирует от единиц до 1 500-2 000 на клетку, изменяясь в онтогенезе клетки и в зависимости от её функционального состояния.

Функции митохондрий:

1. Энергетическая. Синтез АТФ в результате окисления органических веществ.
2. Биосинтетическая. Синтез аминокислот (глутаминовой кислоты, цитруллина).
3. Активное накопление ионов.

Оболочка органоида состоит из двух мембран толщиной 7-10 нм. Между ними находится перимитохондриальное пространство, а внутри митохондрии – матрикс (рис. 15, А, В, С). Наружная мембрана проницаема для неорганических ионов и для относительно крупных молекул (с молекулярной массой менее 10 000), в частности для аминокислот, АТФ, сахарозы, промежуточных продуктов дыхания.

Внутренняя мембрана образует многочисленные листовидные выпячивания – кристы (лат. crista – гребень). Проницаемость внутренней мембраны очень мала, и через неё могут диффундировать только небольшие молекулы (с мол. массой 100). В данной мембране расположены мультиферментные комплексы дыхательной цепи (оксиредуктазы) и ферментный комплекс, образующий АТФ, – мембранная АТФаза.

¹⁹ Открыты немецким патологоанатомом Карлом Бенда (р.1857) в 1884 г. при исследовании сперматозоидов животных. В растительных клетках впервые обнаружены в 1910 г. русским ботаником и цитологом Григорием Андреевичем Левитским (1878-1942). Термин "**митохондрии**" предложил немецкий биолог Фридрих Мевес (1878-1923) в 1900 г., а термин "**хондриосомы**" – Юлеус Дюсберг (р.1881) в 1907 г.

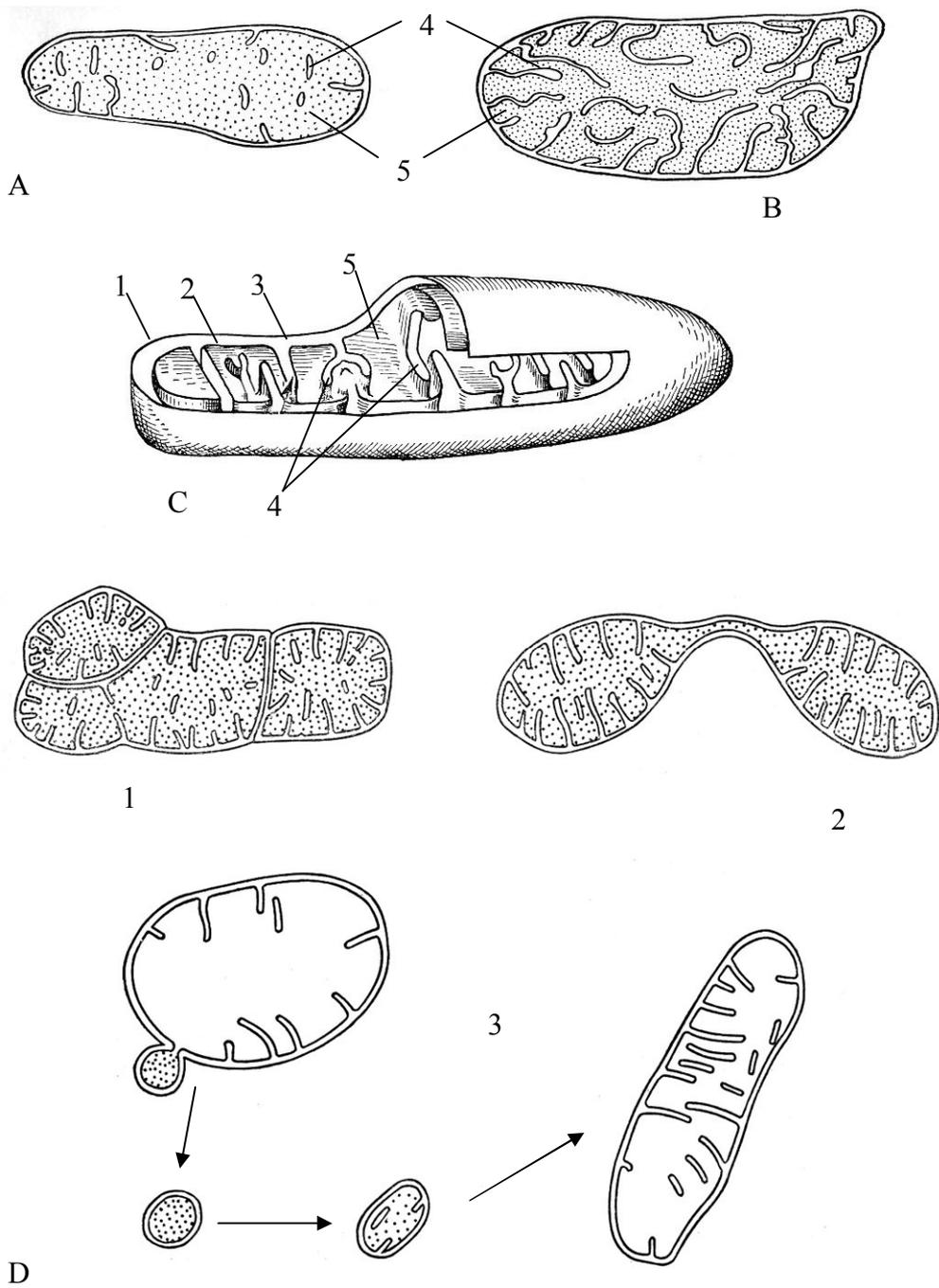


Рис. 15. Митохондрии.

А – митохондрия из эмбриональной клетки апекса корня; В – митохондрия из клетки листа элодеи; С – трехмерная схема внутреннего строения митохондрии: 1 – наружная мембрана; 2 – внутренняя мембрана; 3 – межмембранное пространство; 4 – кристы; 5 – матрикс; D – деление митохондрий: 1 – путем образования перегородок; 2 – перетяжкой; 3 – почкованием.

В перимитохондриальном пространстве осуществляется фосфорилирование с помощью АТФ различных веществ, например, нуклеозиддифосфатов, АМФ. Матрикс содержит промежуточные продукты обмена и некоторые ферменты цикла лимонной кислоты (цикл Кребса) и окисления жирных кислот. Кроме того, митохондрии содержат в матриксе ДНК, РНК и рибосомы и способны к репликации ДНК, транскрипции и биосинтезу белка.

Митохондрии находятся в постоянном движении. Они поворачиваются, изгибаются, перемещаются из одной части клетки в другую, а, кроме того, сливаются друг с другом и делятся простым делением.

Митохондрии живут только несколько дней. Они размножаются поперечным делением, но могут также развиваться из промитохондрий (рис. 15, D). Последние представляют собой очень мелкие пузырьки с плотным матриксом и двумя мембранами. Новые промитохондрии возникают путём деления промитохондрий и путём отпочковывания от зрелых митохондрий. Митохондриальная информация полностью сохраняется и при половом размножении. Яйцеклетки передают потомкам митохондрии или промитохондрии.

Одномембранные органоиды. Одномембранные органоиды морфологически многообразны и часто объединяются под неопределённым термином вакуолярная система. В её состав включают эндоплазматический ретикулум, аппарат Гольджи, вакуоли, лизосомы, микротельца.

Эндоплазматический ретикулум²⁰ (греч. *éndon* – внутри; *plásma* – вылепленное, оформленное; лат. *reticulum* – сеточка) – система трубчатых или уплощённых цистерн, пронизывающих всю цитоплазму и окружающих ядро, образуя ядерную оболочку. Возможный объём полостей ретикулума составляет до 16% объёма цитоплазмы (рис. 16).

Пузыревидные расширения цистерн могут достигать 100 нм в диаметре. Трубчатые цистерны проходят сквозь клеточную стенку в соседние клетки (см. плазмодесмы). Мембраны цистерн имеют толщину около 6 нм. Различают шероховатый (гранулярный) ЭПР, густо усеянный полисомами, и гладкий (агранулярный) ЭПР, состоящий, в основном, из трубчатых элементов, не связанный с рибосомами.

В гранулярном ЭПР происходит синтез белка, а также он осуществляет транспорт веществ внутри клетки и между клетками. В гладком ЭПР протекают различные этапы обмена углеводов, жирных кислот, жиров, терпеноидов и других веществ. Это центр синтеза липидов и место образования и регенерации всей системы эндомембран и плазматической мембраны. Кроме того, ЭПР в клетках высших растений обеспечивает организацию веретена деления, заменяя центриоли.

²⁰ Открыт канадо-американским исследователем Кейтом Робертсом Портером (р.1912) в 1945 г.

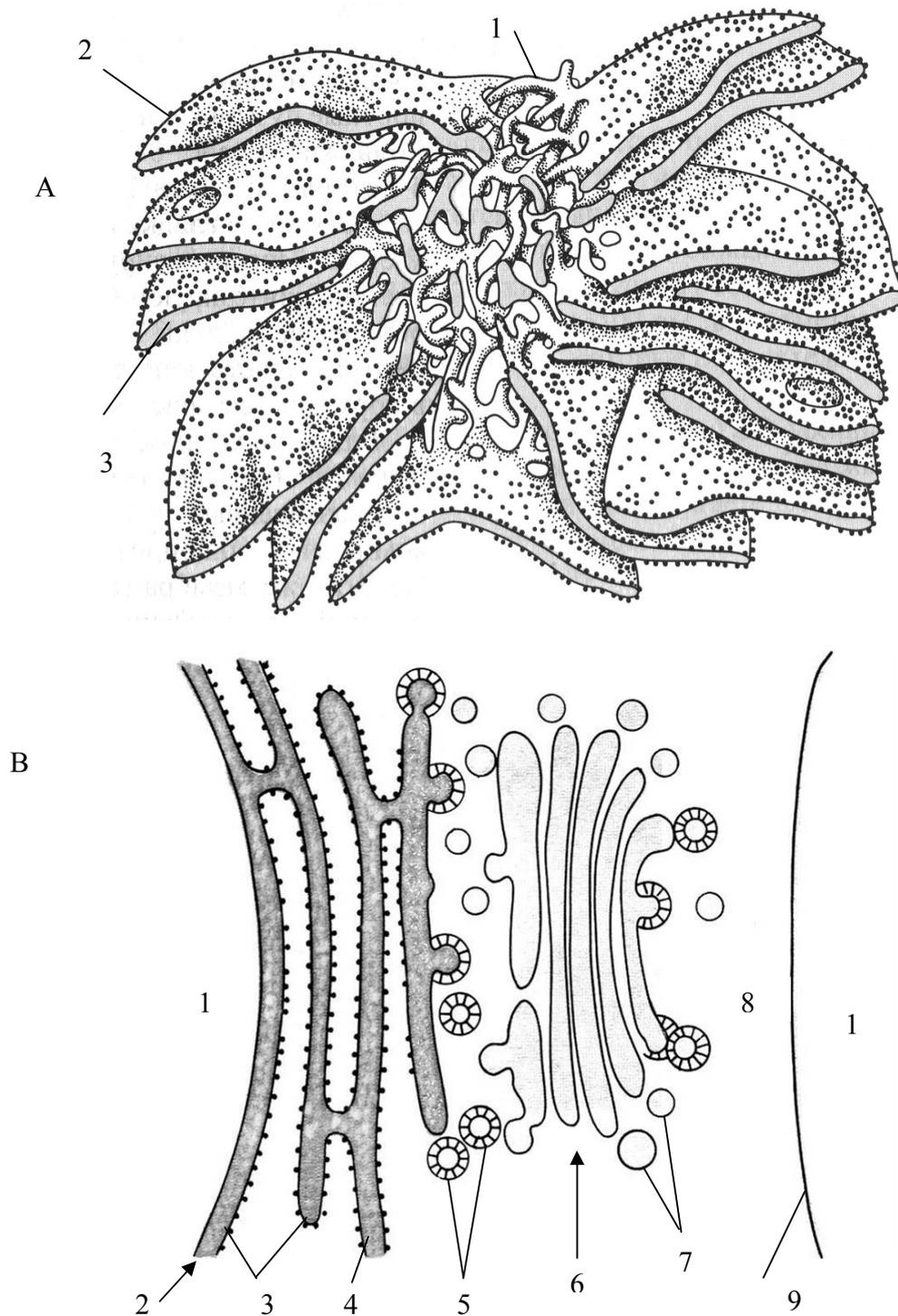


Рис. 16. Эндоплазматический ретикулум.

А – трехмерное схематическое изображение гладкого и шероховатого эндоплазматического ретикулума (ЭПР): 1 – гладкий ЭПР; 2 – шероховатый ЭПР; 3 – полость ЭПР.

В – связь полости ЭПР с другими внутриклеточными структурами. Полость ЭПР отделена от ядра и гиалоплазмы одной мембраной, а от полостей цистерн аппарата Гольджи и вакуоли – двумя мембранами: 1 – ядро; 2 – ядерная оболочка; 3 – рибосомы; 4 – полость ЭПР; 5 – промежуточные пузырьки; 6 – аппарат Гольджи; 7 – секреторные пузырьки; 8 - гиалоплазма; 9 – тонопласт; 10 - вакуоль.

Аппарат Гольджи²¹ (комплекс Гольджи) – одномембранный органоид, представленный тремя типами структур: диктиосомами, везикулами и межцистерными образованиями (рис. 17).

Диктиосомы (греч. dictyo – сеть; soma – тело) – уплощённые дискообразные цистерны (диаметром 0,2-0,5 мкм), расположенные пачками по 5-8 штук. Толщина мембран, ограничивающих цистерны, составляет 7-8 нм. Отдельные цистерны в стопке физически не связаны друг с другом и между ними существует определённое расстояние. В промежутках между цистернами находятся параллельно расположенные фибриллярные или трубчатые элементы.

Отличительной особенностью диктиосом является наличие у них полярности: один из полюсов называется регенерационным. Мембраны диктиосом здесь сходны с мембранами гладкого эндоплазматического ретикулума (толщина 6 нм), а сами цистерны упакованы достаточно плотно.

Другой полюс называется секреторным. От него отщепляются секреторные везикулы (лат. vesicula – пузырёк) – пузырьки Гольджи (диаметр около 20 нм), а мембраны по толщине и свойствам напоминают плазмалемму, то есть при переходе от регенерационного полюса к секреторному мембраны созревают (утолщаются).

В диктиосомах образуются пропектин и гемицеллюлоза для клеточной стенки, реже целлюлоза, а также полисахаридная слизь (слизь корневого чехлика, ловчая слизь насекомоядных растений). При клеточном делении пузырьки Гольджи скапливаются на новой границе между клетками и сливаются, их содержимое образует первичную клеточную стенку, а мембраны – плазмалемму. Путём экзоцитоза (греч. éxō – вне, снаружи; kýtos – сосуд, клетка) пузырьки Гольджи добавляют своё содержимое к клеточной стенке при её дальнейшем росте.

²¹ Открыт в 1898 г. итальянским гистологом Камилло Гольджи (1844-1926).

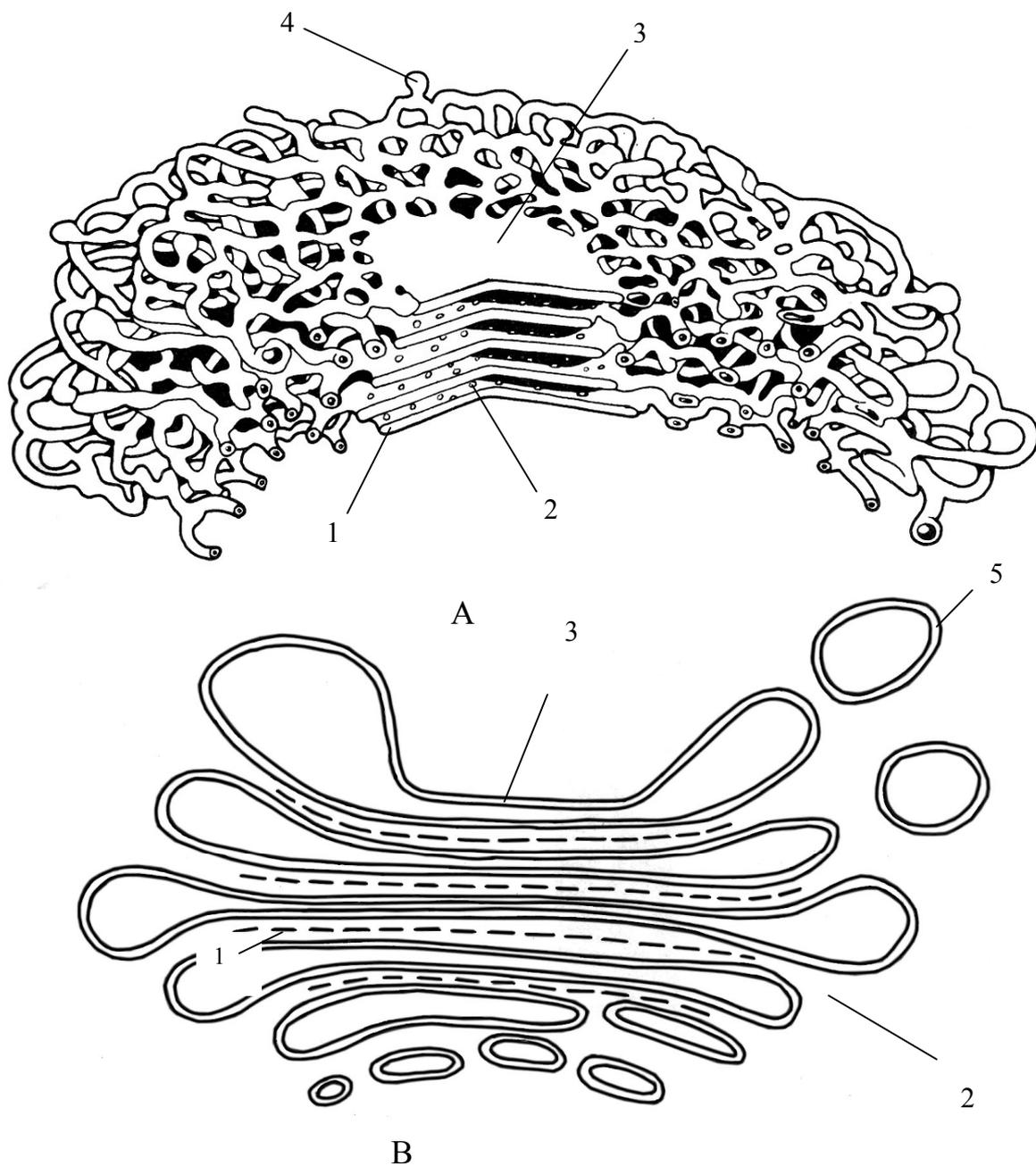


Рис. 17 . Аппарат Гольджи.

А – трехмерное схематическое изображение части аппарата Гольджи; В – схематическое изображение аппарата Гольджи в разрезе: 1 – молодая диктиосома регенерационного полюса; 2 – межцистерновые трубчатые образования; 3 – старая диктиосома секреторного полюса; 4 – отпочковывающаяся секреторная везикула (пузырек Гольджи); 5 – свободный пузырек Гольджи.

Таким образом, мембраны аппарата Гольджи и плазмалемма сходны как в онтогенетическом, так и в функциональном отношении. Аппарат Гольджи является связующим звеном между мембранами эндоплазматического ретикулума и плазмалеммой. Кроме того, для растительных клеток очень важно функционирование аппарата Гольджи в создании клеточной стенки на протяжении всего её онтогенеза.

Число аппаратов Гольджи в клетке варьирует от одной органеллы (например, в клетке одноклеточных водорослей *Prymnesium* sp. и *Chrysochromulina* sp., но с 30 или более цистернами) до десятков (например, 30 в паренхимной клетке корня кукурузы) и сотен (в секреторирующих слизь клетках корневого чехлика).

Аппараты Гольджи не обнаружены в зрелых ситовидных трубках, в сперматозоидах мхов и папоротникообразных.

Вакуоль (лат. *vacuus* – пустой) – одномембранный органоид в виде сферической полости в цитоплазме заполненной клеточным соком. Морфология вакуолей растительной клетки очень разнообразна – от мелких многочисленных пузырьков в меристематических клетках до крупной центральной вакуоли в дифференцированных клетках. Объём вакуоли обычно составляет более 30% от всего объёма клетки, однако эта величина непостоянна: в зависимости от типа клетки она может составлять от 5 до 90%.

Функции вакуолей:

1. Осмотическая (греч. *ōsmós* – толчок, давление). Играет основную роль в поглощении воды клеткой и создаёт осмотическое давление, обеспечивающее **тургор** (лат. *turgescere* – набухать) – напряжённое состояние клеточных стенок. С вакуолью связано явление **плазмолиза** (греч. *plásma* – вылепленное, оформленное; *lysis* – растворение, разложение, распад) – процесса отхождения протопласта от клеточной оболочки в результате потери воды вакуолью.

2. Регуляторная. Регулирует водный баланс клетки. Обеспечивает рост клеток путём влияния на их растяжение.

3. Депонирующая. Накопительное пространство для обособления растворимых промежуточных продуктов обмена (например, глюкозы, фруктозы, яб-

лочной и лимонной кислот, аминокислот), а также нерастворимых запасных веществ (например, белков). Место для экскретов – обособленных конечных продуктов обмена, например, некоторых пигментов (красных, фиолетовых и синих антоцианов, жёлтых флавонов и флавонолов), токсичных полифенолов, алкалоидов, гликозидов и других вторичных метаболитов.

4. Гидролитическая. Пространство для автолиза (греч. *autós* – сам; *lysis* – растворение), в которое уже при самом образовании вакуолей поступают лизосомные ферменты из пузырьков Гольджи. Аналогична лизосоме животной клетки. При разрушении тонопласта происходит автолиз клетки.

5. Синтетическая. Участвует в процессах старения, дифференциации и мобилизации запасных веществ.

Вакуум или вакуолярная система клетки начинает своё развитие уже в эмбриональных клетках. Её первичные элементы обнаруживаются в них в виде небольших пузырьков – провакуолей, возникающих как расширения цистерн эндоплазматического ретикулума, которые затем от неё отщепляются.

По мере роста клетки провакуоли сливаются друг с другом, образуя единую вакуоль, увеличивающуюся в размерах. При этом у неё формируется вакуолярная мембрана – тонопласт. Он является производным мембран эндоплазматического ретикулума. Возникший тонопласт может образовывать инвагинации, что приводит к включению в вакуоль цитоплазматического материала клетки.

Пузырьки – производные аппарата Гольджи – не сливаются с мембраной вакуоли, а попадают в неё в результате инкапсуляции их тонопластом. Затем в полости вакуоли эти мембраны лизируются.

Лизосомы²² (греч. *lysis* – растворение, разложение, распад; *sōma* – тело) – одномембранные органоиды диаметром около 1 мкм, содержащие набор гидролитических ферментов. Они осуществляют деградацию (разрушение) участков цитоплазмы собственной клетки и гидролиз запасных питательных веществ.

Мембрана лизосомы полностью предотвращает выход ферментов из орга-

²² Открыты и названы бельгийским биохимиком Кристианом де Дювом (р.1917) в 1949 г.

ноида и способствует созданию оптимальных условий для их действия в нём. Лизосомы формируются в специализированных участках гладкого эндоплазматического ретикулума. Участок цитоплазмы с различными компонентами окружается мембраной ЭПР, и при этом возникает особая автолитическая вакуоль. Таким образом, образовавшаяся в результате автолиза вакуоль идентична лизосоме.

В растительных клетках определение лизосом затруднено, поскольку лизосомные функции выполняет вакуолярная система. Многие исследователи склонны не различать эти органоиды и считают, что специализированные вакуоли по переваривающей активности сравнимы с лизосомами животных.

Микротельца²³ – короткоживущие гладкостенные пузырьки величиной 0,1-1,5 мкм с относительно проницаемой мембраной, тонкозернистым матриксом (главный компонент – белок) и иногда с кристаллидами белка или аморфными включениями. Содержат ферменты, набор которых меняется в зависимости от типа клетки и степени её дифференциации (основной фермент – каталаза). Число микротелец в различных клетках неодинаково, но приближается или равно количеству митохондрий.

Микротельца образуются из расширенных, заполненных ферментом, цистерн ЭПР, которые отделяются от него. Наиболее известны пероксисомы и глиоксисомы. Все микротельца содержат флавинзависимую оксидазу и каталазу.

Пероксисомы (лат. per – приставка, означающая усиление, избыток чего-либо; oxigenium – кислород; греч. sōma – тело) содержат оксидазы. Многочисленны в клетках листьев, где они тесно связаны с хлоропластами. В них происходят реакции светового дыхания (фотодыхания) – поглощение O₂ и выделение CO₂ на свету, т.е. процесс, противоположный световым реакциям фотосинтеза.

Глиоксисомы (греч. glykùs – сладкий; лат. oxigenium – кислород; греч. sōma – тело) содержат набор ферментов, участвующих в превращении жирных масел запасующих тканей в сахара. Характерны для жирозапасующих тканей

²³ Микротельца у растений впервые были описаны в 1958 г. Л. Женева, А. Ланс и Р. Бюва в меристематических клетках корня и побега и в листьях ряда растений.

растений (например, прорастающих семян).

Функции вакуолярной системы. Внутриклеточная (цитоплазматическая) система мембран осуществляет в клетке целый ряд важных функций:

1. Механическую. Жидкое содержимое клетки благодаря мембранам разделено на отсеки, что увеличивает прочность протопласта.

2. Разделения процессов. Компарментализация протопласта позволяет объединять и разделять ферменты и другие продукты клетки.

3. Обменную. Мембраны регулируют перенос веществ между гиалоплазмой и содержимым компонентов вакуолярной системы.

4. Каталитическую. В мембраны встроены или связаны с ними определённые группы ферментов.

5. "Течение" мембран. В результате "течения" или "тока" мембран перемещаются как компоненты самой мембраны, так и любые, прикрепленные к ней, молекулы или частицы, при этом осуществляется внутриклеточная циркуляция и секреция веществ.

Сферосомы – это мембранные пузырьки, которые в световом и фазово-контрастном микроскопе выглядят сферическими, сильно преломляющими свет частицами диаметром до 0,5 мкм. Они содержат липиды, так что чаще их считают липидными каплями. Сферосомы (олеосомы) являются производными эндоплазматического ретикулума, у которых элементарная мембрана утрачивает типичное строение.

Немембранные органоиды. Рибосомы²⁴ (лат. *ribes* – поток, струя; греч. *sōma* – тело) – частицы диаметром 17-23 нм – место синтеза белков из аминокислот. Состоят из двух субъединиц различной величины, удерживающихся вместе благодаря присутствию в них ионов магния. Содержат примерно равное количество белка и рибосомальной РНК (рис. 18, А).

²⁴ Обнаружены и описаны американским физиологом и цитологом Георгом Эмилом Паладе (р.1912) в 1953 г.

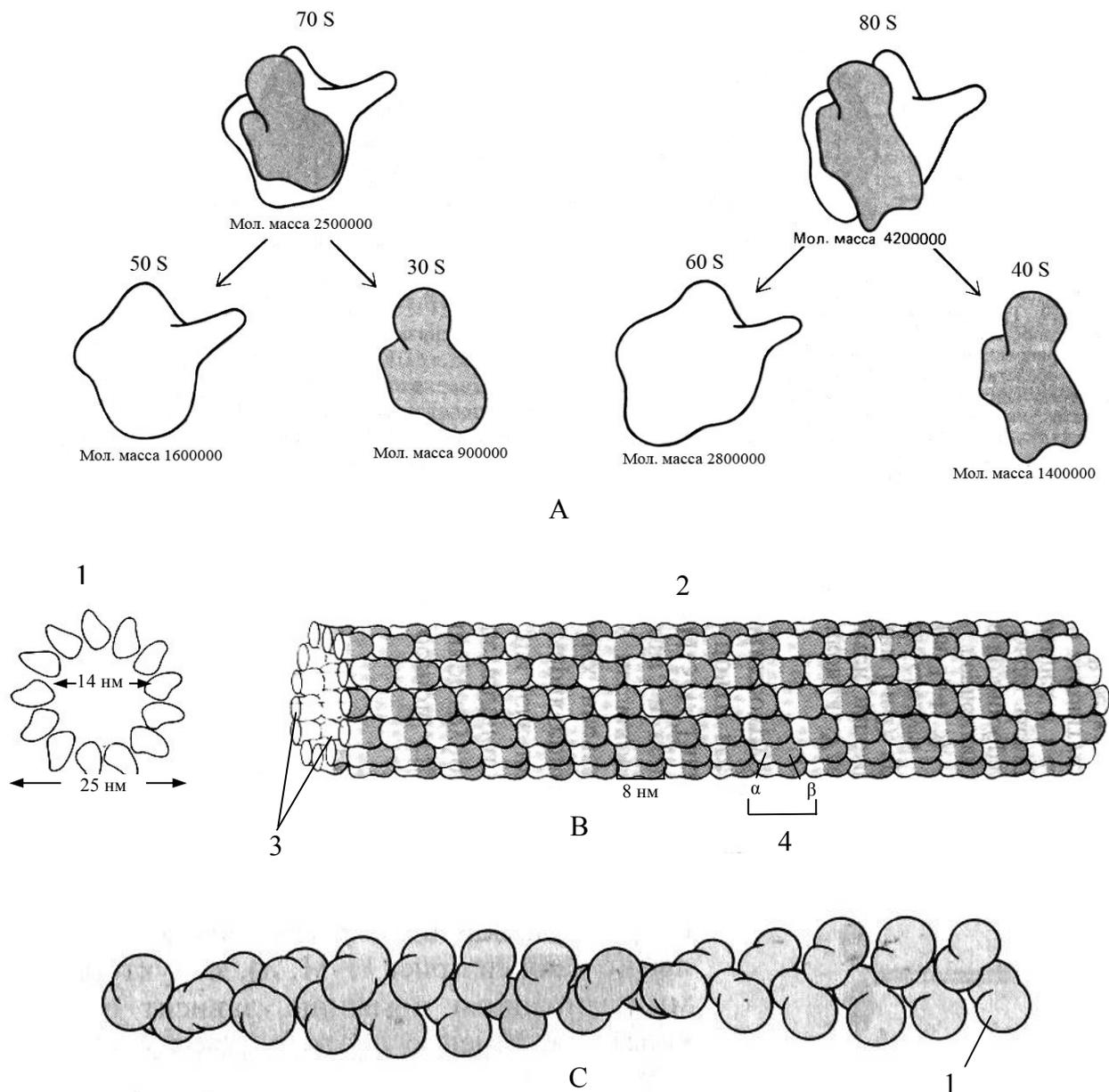


Рис. 18. Немембранные органоиды.

А. Сравнение структуры рибосом пластид (70 S) и рибосом цитоплазмы (80 S). Для обозначения различных компонентов рибосом используется величина S (сведберг), характеризующая скорость их оседания в ультрацентрифуге. Оба типа рибосом: 70S и 80S, состоят из двух субъединиц различной величины – малой и большой, удерживающихся вместе благодаря присутствию в них ионов магния. Субъединицы содержат примерно равное количество белка и рибосомальной РНК.

В. Микротрубочка. 1 – поперечный срез микротрубочки, представляющий кольцо из 13 субъединиц, каждая из которых соответствует отдельной молекуле тубулина; 2 – вид сбоку короткого отрезка микротрубочки с уложенными в продольные ряды (протофиламенты) молекулами тубулина; 3 – протофиламенты; 4 – молекула тубулина.

С. Актиновый филамент (F-актин). Молекулы упакованы в плотную спираль; на один оборот приходится приблизительно два мономера актина; 1 – мономер актина (G-актин).

Рибосомы подразделяются на свободные (располагающиеся в гиалоплазме) и прикрепленные к наружной (обращенной к гиалоплазме) поверхности мембран ЭПР и к наружной ядерной оболочке. Субъединицы рибосом обозначают по величине коэффициентов седиментации²⁵.

В цитоплазме локализованы 80S²⁶ рибосомы. В хлоропластах содержатся 70S рибосомы, в митохондриях 80S, но отличающиеся от цитоплазматических.

Рибосомы могут располагаться поодиночке или объединяться в группы по 4-40 единиц, образуя цепочки – полисомы (греч. poly – много; soma – тело) или полирибосомы, в которых отдельные рибосомы связаны между собой нитевидной молекулой информационной РНК.

Микротрубочки – полые трубки, состоящие из белковых субъединиц (тубулина), их внешний диаметр составляет около 25 нм, внутренний просвет имеет ширину 14 нм (рис. 18, В). Микротрубочки участвуют в создании формы клетки и в процессах, связанных с внутриклеточными движениями. Это динамические структуры, они регулярно разрушаются и образуются вновь на определенных стадиях клеточного цикла. В клетках микротрубочки принимают участие в создании ряда временных (цитоскелет интерфазных клеток, веретено деления, фрагмопласт) или постоянных структур (центриоли, жгутики).

Микротрубочки, выделенные из разных источников (жгутики водорослей, спермии, веретено деления), имеют сходный состав и содержат белки – тубулины. Стенка микротрубочки построена из молекул тубулина, каждая из которых представляет собой гетеромер, образованный двумя прочно связанными глобулярными субъединицами величиной около 8 нм. Эти субъединицы – родственные белки (около 450 аминокислот в каждом), получившие название α - и β - тубулинов.

²⁵ **Седиментация** (лат. sedimentum – оседание) – оседание мелких частиц какого-либо тела в жидкости или газе под действием гравитационного поля или центробежных сил.

²⁶ S (сведберг) – единица измерения коэффициента седиментации, являющегося мерой массы макромолекулы и органеллы. Его находят, измеряя скорость осаждения молекул в центробежном поле.

В ходе сборки микротрубочек молекулы тубулина образуют линейные протофиламенты (греч. *prōtos* – первый; позднелат. *filamentum* – нить), в которых α -тубулин одного димера контактирует с β -тубулином следующего. В электронном микроскопе на поперечном сечении микротрубочка содержит 13 протофиламентов, выстроенных в виде однослойного кольца.

Очищенные тубулины способны при определённых условиях собираться в микротрубочки с такими же параметрами, какие характерны для микротрубочек внутри клеток. Добавление алкалоида колхицина предотвращает самосборку микротрубочек или приводит к разборке уже существующих. Демполимеризация тубулинов или торможение их полимеризации также вызывается понижением температуры, но после повышения температуры до 37 °С снова происходит самосборка микротрубочек. Демполимеризация тубулинов и исчезновение микротрубочек происходит при действии на живую клетку колхицина или в результате охлаждения.

Микрофиламенты (греч. *micros* – малый; лат. *filamentum* – нить) – длинные нити, состоящие из сократительного белка актина (лат. *actus* – движение, деятельность) (молекулярная масса 42 000) (рис. 18, С). Пучки микрофиламентов играют ведущую роль в токах цитоплазмы – циклозе, а вместе с микротрубочками формируют гибкую сеть, называемую цитоскелетом (греч. *kýtos* – сосуд, клетка; *skeletós* – высохший).

Актиновые филаменты на электронных микрофотографиях выглядят как однородные нити толщиной около 8 нм. Каждый филамент (F-актин) представляет собой тонкую спираль, собранную из однотипно ориентированных мономеров глобулярного актина (G-актин).

Комплексные органоиды. Жгутики²⁷ – органоиды движения в виде цилиндрического выроста протопласта диаметром 100-300 нм и длиной 100 мкм. Основными элементами жгутика являются аксонема и базальное тельце (кинето-сома) (рис. 19).

Аксонема ("осевая нить") (греч. *áxōn* – ось; *nēta* – нить) – это ось жгутика, состоящая из микротрубочек и соединяющих их белков. Число микротрубочек, входящих в состав аксонемы у всех эукариот постоянно и равно 20. В создании аксонемы принимает участие более сотни различных белков (тубулин, динеин, нексин и т.д.) (табл. 1).

Таблица 1.

Основные белковые структуры аксонемы жгутика

Компоненты аксонемы	Функции
Тубулин (8 нм)	Главный компонент микротрубочек.
Динеин (24 нм)	Образует "ручки", выступающие из дуплетов микротрубочек и при взаимодействии с соседними дуплетами вызывающие изгибание.
Нексин (86 нм)	Образует связки, удерживающие соседние дуплеты микротрубочек вместе.
Радиальные спицы (29 нм)	Тянутся от каждого из 9 периферийных дуплетов по направлению к центральному дуплету.

²⁷ В ряде научных работ жгутик эукариот получил название – ундулиподия (лат. *undula* – волна; греч. *podós* – нога), что подчеркивает различие строения жгутиков эукариотических и прокариотических клеток.

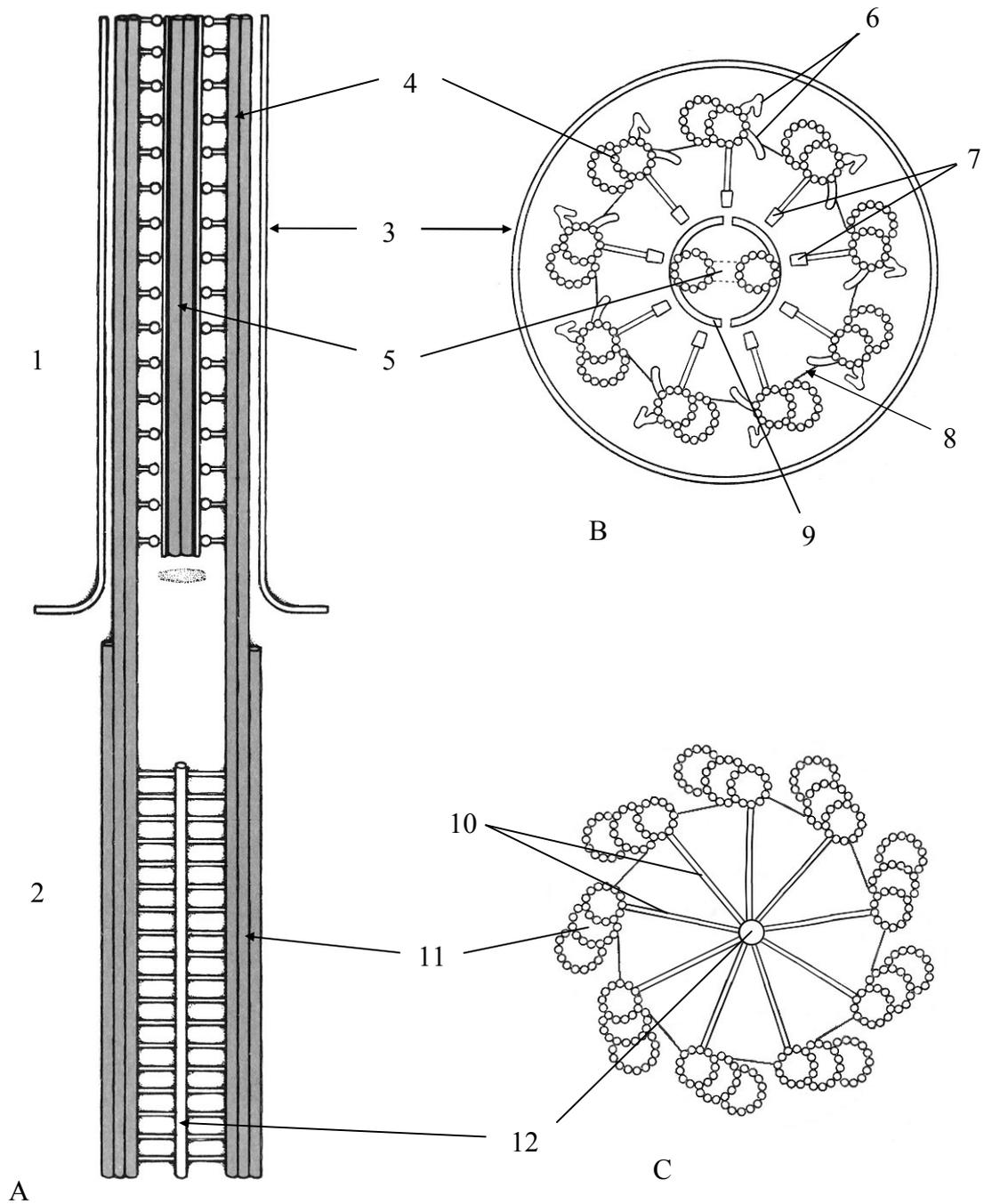


Рис. 19. Схематическое строение жгутика растительной клетки.

А – жгутик на продольном разрезе; В – поперечный разрез жгутика в области аксонемы; С – поперечный разрез жгутика в области базального тельца (кинетосомы): 1 – аксонема; 2 – базальное тельце; 3 – плазмалемма; 4 – периферийный дуплет микротрубочек; 5 – центральный дуплет микротрубочек; 6 – динеиновые ручки; 7 – радиальные спицы; 8 – нексिनные связи; 9 – внутренняя капсула; 10 – радиальные пластинки; 11 – периферийный триплет микротрубочек; 12 – центральный цилиндр.

В аксонеме микротрубочки объединены в 10 дуплетов – 9 периферийных и один центральный. В целом систему микротрубочек аксонемы описывают как $(9 \times 2) + 2$. Центральный дуплет обеспечивает опорную функцию, а периферийные, сокращаясь, осуществляют движение жгутика. Снаружи аксонема от основания до вершины покрыта плазмалеммой. Пространство между дуплетами, аксонемой и плазмалеммой заполнено гиалоплазмой.

Базальное тельце или кинетосома (греч. kinētos – подвижный; sōma – тело) – система микротрубочек и связывающих их белков, расположенных в цитоплазме клетки. Данная структура состоит из 27 микротрубочек, образующих 9 периферических триплетов. Её система микротрубочек может быть описана как $(9 \times 3) + 0$. Базальное тельце и аксонема структурно связаны друг с другом и составляют единое целое: две микротрубочки триплетов базального тельца являются микротрубочками дублетов аксонемы. Базальное тельце обеспечивает рост жгутика.

У высших растений жгутики характерны только для мужских половых клеток моховидных, плауновидных, хвощевидных, папоротниковидных и некоторых голосеменных (рис. 20).

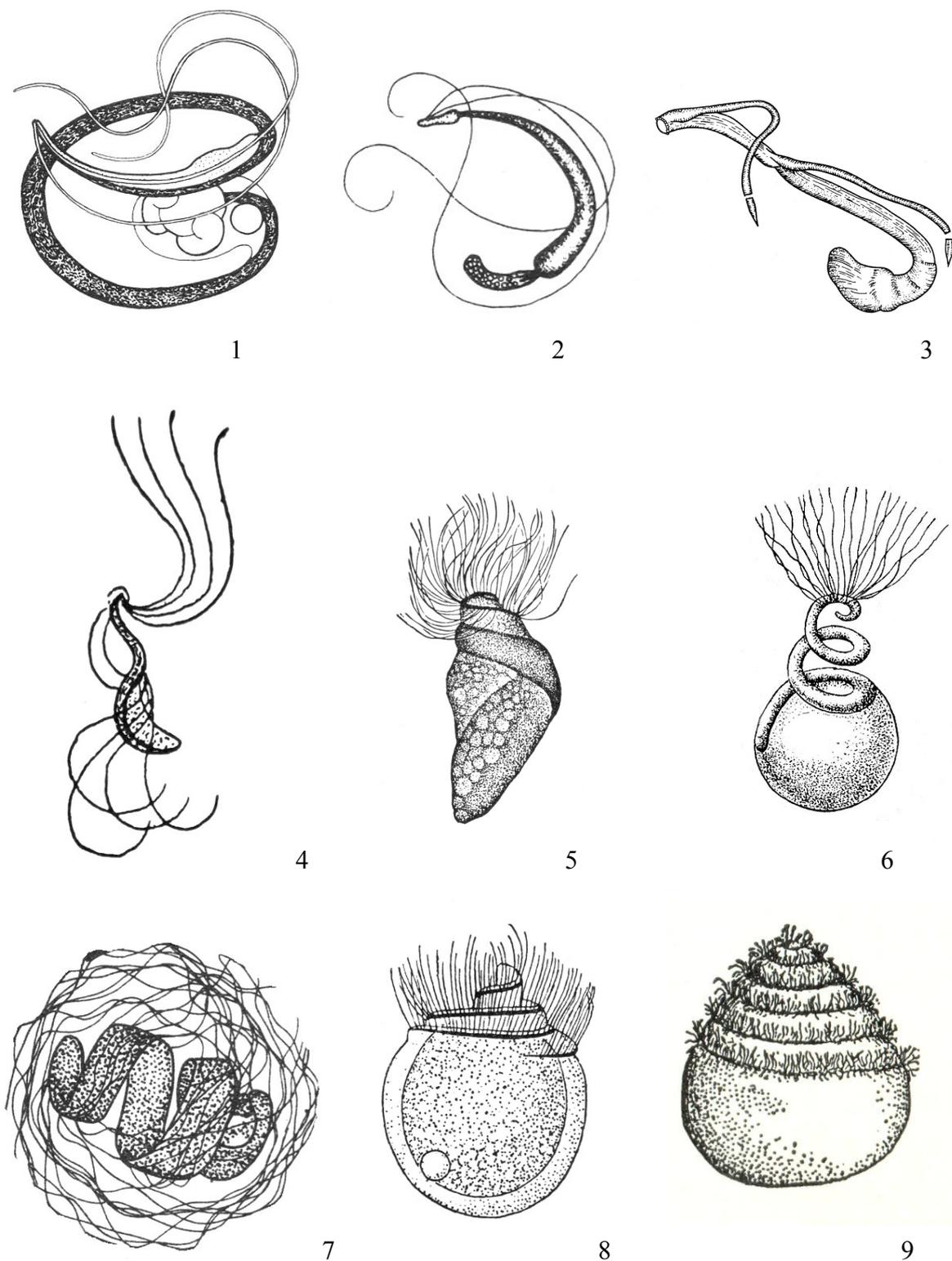


Рис. 20. Сперматозоиды различных представителей высших растений.

1 – бриевый мох (*Brium* sp.); 2 – маршанция (*Marchantia polymorpha*); 3 – селягинелла (*Selaginella stolonifera*); 4 – полушник озерный (*Isoetes lacustris*); 5 – хвощ полевой (*Equisetum pratense*); 6 – щитовник мужской (*Driopteris filix mas*); 7 – полиподиум (*Polypodium* sp.); 8 – гинкго двулопастный (*Ginkgo biloba*); 9 – замия флоридская (*Zamia floridana*).

Контрольные вопросы

1. Что такое протопласт и протоплазма?
2. В чём особенности строения и функций ядра клетки?
3. В чём особенности строения цитоплазмы? Раскройте особенности организации и функционирования гиалоплазмы.
4. Каковы особенности строения и функций биологических мембран? В чём сходство и различие между плазмалеммой и тонопластом?
5. Что такое органоиды клетки? Как классифицируют органоиды растительных клеток?
6. Что такое пластиды? Каково их строение и функции в клетке? В чём сходство и различие между хлоропластами высших растений и хроматофорами водорослей?
7. Какую роль выполняют в клетке митохондрии?
8. Какие органоиды относят к эндомембранной системе клетки? Каковы их черты строения и особенности функционирования?
9. Что такое вакуоль? Каковы её функции?
10. Какие органоиды входят в вакуолярную систему клетки? Каковы их главные функции?
11. Охарактеризуйте немембранные органоиды растительной клетки?
12. Как устроен и функционирует жгутик?

Глава III. ПРОИЗВОДНЫЕ ПРОТОПЛАСТА

3.1 Клеточная оболочка

Клеточная оболочка – мертвый продукт жизнедеятельности протопласта, окружающий его снаружи. Клеточная стенка – совокупность клеточных оболочек двух смежных клеток и расположенного между ними межклеточного вещества.

Функции клеточной оболочки (стенки):

1. Структурная. Определение формы и размера клетки, ограничение растяжения протопласта.
2. Защитная. Защита от механических воздействий, высыхания, инфекций.
3. Механическая. Создание тургора.
4. Скелетная. Образование опорной системы наземных растений.
5. Транспортная. Обеспечение апопластного (греч. *από* – без; *plastós* – вылепленный) транспорта веществ.
6. Коммуникационная. Образование межклеточных связей.
7. Выделительная. Место для экскретов.
8. Запасаящая. Накопление запасных углеводов – гемицеллюлоз.
9. Регуляторная. Влияние на транспирацию (лат. *trans* – через; *spiro* – дышу, выдыхаю), поглощение, транспорт, секрецию.

3.1.1 Состав и организация клеточной оболочки

Клеточная оболочка растительных клеток обладает сложным химическим составом веществ, которые можно разделить на две главные группы:

- вещества каркаса, создающие основу клеточной оболочки, её арматуру;
- вещества матрикса, заполняющие пространство в каркасе клеточной оболочки и усиливающие её прочность.

Вещества каркаса. У водорослей, имеющих клеточные оболочки, веществ-

вами каркаса могут быть ксилан, маннан и целлюлоза. У высших растений каркас образован только целлюлозой (клетчаткой). В целлюлозе заключено 50% углерода, находящегося в растениях, и по общей своей массе целлюлоза в биосфере занимает первое место среди всех органических соединений. Подсчитано, что при сжигании всей клетчатки, содержащейся в составе растений в биосфере, количество CO_2 в атмосфере возросло бы в 2 раза. В листьях растений содержится 15-30% целлюлозы, в древесине – 50-70%.

Целлюлоза (клетчатка) – полисахарид с эмпирической формулой $(\text{C}_6\text{H}_{10}\text{O}_5)_n$, n – коэффициент полимеризации. Молекулы целлюлозы включают 1 000-30 000 остатков β -D глюкозы, соединенных между собой гликозидными связями. Максимальный диаметр таких молекул равен 8 \AA^{28} . Наличие гликозидных связей создаёт возможность образования поперечных сшивок между молекулами. Благодаря этому, длинные и тонкие молекулы целлюлозы способны объединяться в пучки (рис. 21, 1). Синтезируются молекулы целлюлозы специальными ферментами, встроенными в плазмалемму.

В химическом отношении целлюлоза является относительно инертным веществом. Она нерастворима в воде, спирте, эфире, слабых кислотах и щелочах, других растворителях. Молекула целлюлозы прочна и эластична, устойчива к температурным воздействиям (выдерживает температуру до $200 \text{ }^\circ\text{C}$).

Формируя каркас, целлюлоза, в первую очередь, определяет архитектуру клеточной оболочки. Каркас представляет собой систему фибрилл различной сложности (рис. 22). Фибриллы – это пучки молекул целлюлозы, соединённых водородными связями.

В зависимости от размера различают три класса фибрилл:

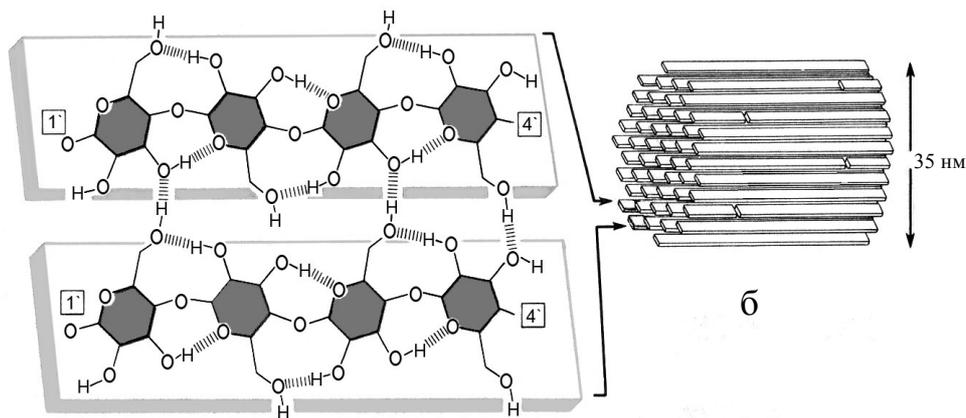
1. Элементарные фибриллы или мицеллы (лат. *micella* – уменьшительное от *micra* крошка, крупица). В состав такой фибриллы входит 60-100 параллельно расположенных молекул целлюлозы. Её поперечное сечение составляет 6-7 нм, а длина – около 60 нм.

²⁸ \AA (ангстрем) – внесистемная единица длины, $1 \text{ \AA} = 10^{-10} \text{ м} = 10^{-8} \text{ см} = 0,1 \text{ нм}$, введена шведским физиком А.Й. Ангстремом в 1868 г.

2. Микрофибриллы. Образуются в результате объединения между собой элементарных фибрилл и включают 2 000 молекул целлюлозы. Поперечное сечение микрофибриллы составляет 10-35 нм (у водорослей в 10 раз больше), а длина – несколько сот нанометров.

3. Макрофибриллы. Микрофибриллы (около 400), в свою очередь, перевииваются между собой как пряди в канате и объединяются в макрофибриллы, которые содержат 500 000 молекул целлюлозы. Макрофибриллы имеют толщину около 0,5 мкм и могут достигать в длину 4 мкм. Они так же прочны, как равная им по толщине стальная проволока.

Вещества матрикса. Гемицеллюлозы, пектин и вода формируют основное вещество клеточной оболочки или матрикса. В состав матрикса клеточных оболочек помимо углеводных компонентов входит также структурный белок – экстенсин. Он является гликопротеином с высоким содержанием оксипролина и олигосахаридными боковыми цепями из арабинозы. Кроме того, в составе клеточных оболочек отмечаются ферменты, инкрустирующие и адкрустирующие вещества.

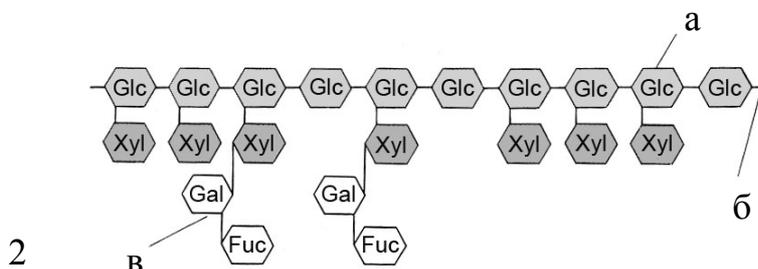


1

a

б

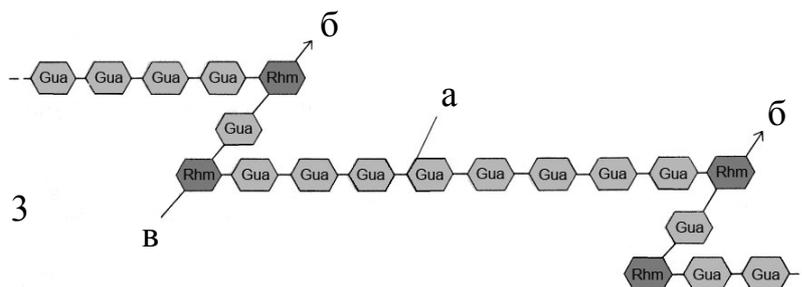
35 нм



2

B

б



3

B

a

б

Рис. 21. Структура углеводов клеточной стенки высших растений.

1 – структура целлюлозы: а – фрагмент двух молекул целлюлозы, каждая из которых состоит из длинной плоской цепи, составленной из остатков глюкозы. Эти цепи достигают в длину многих микрометров. Внутримолекулярные водородные связи стабилизируют каждую цепь, межмолекулярные водородные связи прочно сшивают между собой соседние цепи; б – целлюлозная микрофибрилла (мицелла), состоящая из множества параллельно расположенных молекул целлюлозы, соединенных водородными связями. 2 – схема строения гемицеллюлозы (ксилоглюкана): а – целлюлозоподобный остов молекулы, состоящий из остатков глюкозы, взаимодействующий с молекулой целлюлозы посредством водородных связей; б – конец молекулы, который может присоединяться к молекуле нейтрального пектина; в – выступающая боковая олигосахаридная цепь. 3 – схема строения кислого пектина (рамногалактуронана): а – осевая цепь из остатков галактурановой кислоты; б – места прикрепления молекул нейтрального пектина; в – включенный в осевую цепь пектина остаток рамнозы, вызывающий ее изгиб. Fuc – фукоза; Gal – галактоза; Glc – глюкоза; Gua – галактурановая кислота; Rhm – рамноза; Xyl – ксилоза.

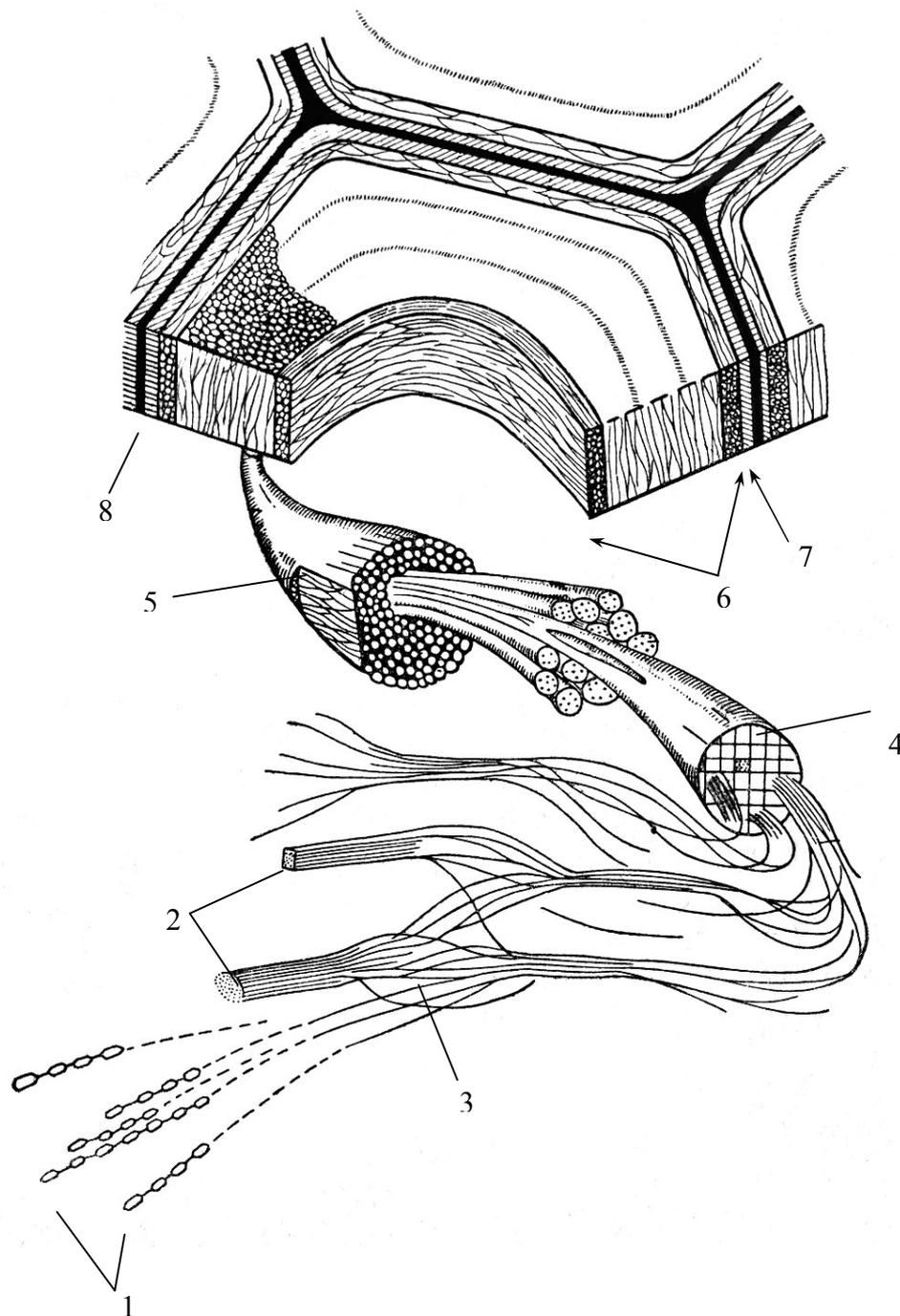


Рис. 22. Структура клеточной оболочки.

Основная структурная единица клеточной оболочки – микрофибрилла. Микрофибрилла состоит из молекул целлюлозы, которые в определённых её участках имеют упорядоченное строение и приобретают свойства кристаллов. Такие участки микрофибрилл называют мицеллами или элементарными фибриллами. Между мицеллами и вокруг них находятся менее упорядоченно расположенные молекулы целлюлозы, образующие паракристаллические участки микрофибриллы. 1 – молекулы целлюлозы; 2 – элементарные фибриллы (мицеллы); 3 – паракристаллический участок микрофибриллы; 4 – микрофибрилла; 5 – макрофибрилла; 6 – трехслойная вторичная оболочка; 7 – первичная оболочка; 8 – срединная пластинка (межклеточное вещество).

Гемицеллюлозы (полуклетчатки).

По строению гемицеллюлозы напоминают целлюлозу и крахмал (это тоже полимеры). Их цепи состоят из остатков гексоз или пентоз, связанных кислородными мостиками. Но если молекулы целлюлозы насчитывают в своем составе от 1 000 до 30 000 мономеров, то цепочки гемицеллюлоз состоят из 150-300 молекул мономеров (рис. 21, 2). Они значительно короче. Именно поэтому гемицеллюлозы нередко называют полуклетчатками. Основными гексозами гемицеллюлоз являются D-глюкоза и D-галактоза; пентозами – L-ксилоза и L-арабиноза.

По отношению к химическим агентам гемицеллюлозы гораздо менее стойки, чем целлюлоза: они растворяются в слабых щелочах без подогревания, а в глицерине – при температуре 300 °С; гидролизуются с образованием сахаров в слабых растворах кислот.

Гемицеллюлозы выполняют:

— механическую роль, участвуя наряду с целлюлозой и другими веществами в построении клетчатых стенок;

— роль запасных веществ, отлагающихся, а затем расходующихся. При этом функцию запасного материала несут преимущественно гексозы, а гемицеллюлозы с механической функцией обычно состоят из пентоз. В качестве запасных питательных веществ гемицеллюлозы отлагаются также в семенах многих растений, особенно у однодольных, например, в клеточных стенках эндосперма многих пальм (в частности, финиковой пальмы).

Пектиновые вещества.

Пектиновые вещества (греч. *pēctos* – свернувшийся, студнеобразный) имеют довольно сложный химический состав и строение. Химики определяют их как кальциевые-магниевые соли полимерной α -D галактуроновой кислоты, соединенные α -1,4-связями, т.е. мономером является галактуроновая кислота (рис. 21, 3). Характерная особенность: пектиновые вещества сильно набухают в воде, а некоторые даже в ней растворяются. Легко они разрушаются и под действием щелочей и кислот.

Пектиновые вещества встречаются в трёх формах – протопектин, пектин и

пектовая кислота. Это аморфные коллоидные соединения, пластичные и в высшей степени гидрофильные. Выполняют структурную (заполняют пространство между фибриллами) и транспортную функции.

Аморфные вещества матрикса, гемицеллюлозы и пектины синтезируются в вакуолях аппарата Гольджи и выделяются через плазмалемму наружу.

3.1.2 Химические видоизменения клеточной оболочки

Химические видоизменения клеточной оболочки могут происходить тремя путями – инкрустацией, адкрустацией и химическим перерождением её компонентов. Инкрустация (лат. in – в; crusta – корка) – процесс отложения веществ внутри клеточной оболочки. Адкрустация (лат. ad – до, по; crusta – корка) – накопление веществ на наружной или внутренней поверхности клеточной оболочки. Химическое перерождение веществ включает метаморфоз (греч. metamórphōsis – превращение) ранее сформированных компонентов каркаса и матрикса клеточной оболочки в новые соединения.

1. Лигнификация (одревеснение) (лат. lignum – древесина) – процесс инкрустации клеточной оболочки лигнином. Лигнин – ароматическое соединение, основным компонентом которого является оксигидроконифероловый спирт. Одревесневшие клеточные стенки приобретают жёсткость и прочность. Лигнифицированные клеточные стенки характерны для клеток водопроводящих и механических тканей. Древесина хвойных содержит 27-30% лигнина (до 34% у сосны), лиственных – 18-27%.

2. Суберинизация (опробковение) (лат. suber – пробка) – процесс инкрустации клеточной оболочки суберином. Суберин – сетевидный полимер, состоящий из ненасыщенных жирных кислот и жирных гидроксикислот. Пропитанные суберином клеточные стенки становятся полностью непроницаемыми для воды и воздуха. Суберинизация характерна для вторичных покровных тканей, тканей патологических образований.

3. Кутинизация (лат. cutis – кожа) – процесс адкрустации, реже инкруста-

ции клеточной оболочки кутином, воском. Кутин – сетевидный полимер, состоящий из жирных гидроксикислот. Воск – смесь эфиров высокомолекулярных кислот и высокомолекулярных спиртов (преимущественно глицеридов жирных кислот, т.е. жиров). Слой кутина и восков защищает клетку от избыточного испарения, инфекций и смачивания водой (например, листьев). Кутинизация характерна для эпидермы листьев, стеблей, плодов, а также мезофилла листа.

4. Минерализация – процесс инкрустации и адкрустации клеточной оболочки минеральными веществами. Эти включения могут составлять до 75% массы клеточной оболочки. В качестве инкрустирующих веществ выступают кремнезём, соли карбоната и оксалата кальция и магния. Богаты кремнезёмом клетки кожицы стеблей и листьев хвощей, злаков, осок. Окремнение стенок свойственно и многим растениям из двудольных, особенно из семейства мареновых. Окремнению подвергаются жгучие волоски у крапивы двудомной. Кальций встречается в клеточных оболочках в виде углекислой, щавелевокислой и пектиновокислой извести.

5. Ослизнение²⁹ – процесс образования в клеточных оболочках камедей и слизей – сложных углеводов пентозанов $((C_5H_8O_4)_n)$ и гексозанов $((C_6H_{10}O_5)_n)$ и их производных. Слизистые вещества могут накапливаться путём адкрустации или химического перерождения материала клеточной оболочки. Эти вещества близки к пектиновым соединениям и обладают высокой способностью к набуханию. Ослизнение бывает или нормальным явлением в жизни растения, или же происходит как патологический процесс. Путём ослизнения участков клеточной оболочки, с последующим удалением слизи происходит образование перфораций в члениках сосудов.

Камеди являются продуктами экссудативными (лат. *exsuda* – выделяю), образуются в местах повреждений растения и в набувшем от воды состоянии обычно клейки и вытягиваются в нити. Камедь образуется в результате слизисто-

²⁹ Ослизнение также может представлять собой не процесс химического перерождения клеточной стенки, а видоизменение живого содержимого клетки – протопласта. Такой тип ослизнения наблюдается у периферических клеток корневого чехлика, семенной кожуры семян льна и др.

го перерождения целлюлозных оболочек клеток паренхимной ткани сердцевинны и сердцевинных лучей. Известны случаи слизистого перерождения и в области коровой паренхимы.

Образование камедей отмечено у представителей 40 семейств. Наиболее богаты камеденосами семейства бобовые, розанные, рутовые, мелиевые, анакардовые. Способность к образованию камедей свойственна, как правило, многолетним древесным формам. Камедь могут продуцировать различные части растения – корни, стебли, листья, плоды, семена. При травмировании органов растений камеди выполняют защитную функцию (например, камедетечение у вишен, слив, персиков).

Слизи сильно расплываются в воде и в нити не вытягиваются. Кроме того, в химическом отношении в слизях наблюдается преобладание пентозанов (их количество может достигать до 90%) над гексозанами. Функции слизей, смотри подглаву 3.2.1.

3.1.3 Образование, рост и слои клеточной оболочки

При делении клетки, после кариогенеза, между дочерними ядрами в экваториальной плоскости материнской клетки формируется система микротрубочек – **фрагмопласт** (греч. phragmós – перегородка; plastós – вылепленный) (рис. 23, D). Фрагмопласт обеспечивает упорядоченное поступление и размещение мелких мембранных секреторных пузырьков от диктиосом и ЭПР в центр экваториальной области материнской клетки. Поступившие мелкие пузырьки начинают сливаться друг с другом в центральной части клетки, образуя единую вакуоль-перегородку между дочерними ядрами, называемую клеточной пластинкой (рис. 23, D). Секреторные пузырьки переносят полисахариды, которые служат строительным материалом для клеточной пластинки.

Мембрана клеточной пластинки, образуемая из мембран сливающихся пузырьков, напоминает плазмалемму. Клеточная пластинка имеет форму диска, взвешенного в фрагмопласте и наполненного пектиновыми веществами. На этой

стадии фрагмопласт не доходит до клеточной оболочки материнской клетки и клеточная пластинка не соприкасается с ней. Микротрубочки фрагмопласта начинают исчезать там, где уже произошло образование клеточной пластинки, и восстанавливаться у её свободных краев. Растущий к периферии фрагмопласт, позволяет клеточной пластинке в итоге присоединиться к плазмалемме и клеточной оболочке материнской клетки.

Слившиеся мембраны клеточной пластинки и материнской клетки становятся частями плазмалемм двух новых клеток, а содержимое клеточной пластинки, в котором преобладают пектиновые вещества, образует срединную пластинку. С обеих сторон этой пластинки, снаружи от вновь образовавшихся плазматических мембран происходит отложение целлюлозы и формирование первичных клеточных оболочек. Если срединная пластинка – продукт активности материнской клетки, то первичные клеточные оболочки образуются за счёт деятельности дочерних клеток.

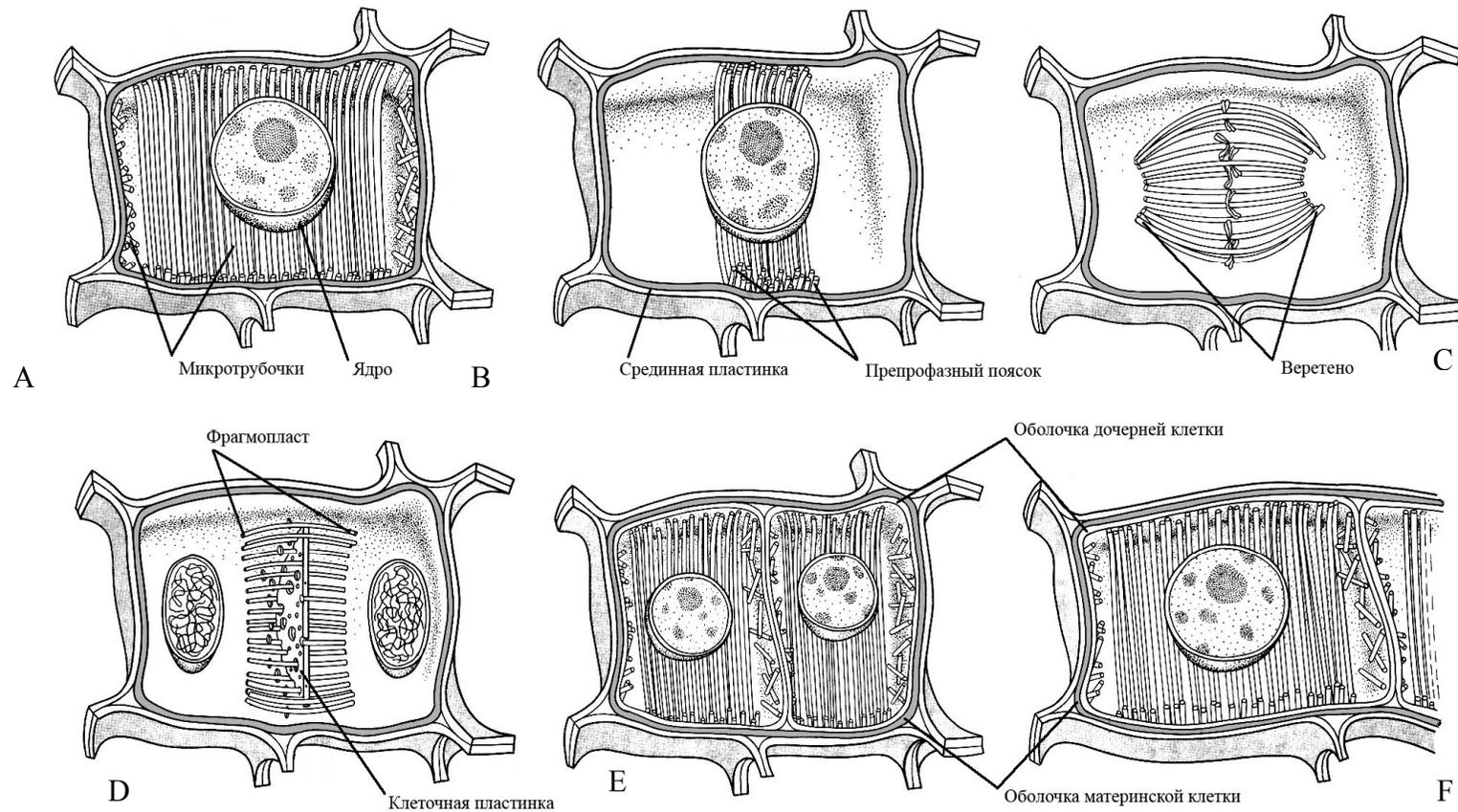


Рис. 23. Перераспределение микротрубочек в течение клеточного цикла и по мере образования клеточной стенки (по Рейвну и др., 1990). А. В интерфазе, во время роста и дифференцировки клеток микротрубочки лежат непосредственно под плазматической мембраной. В. Перед профазой кольцевой пояс микротрубочек или препрофазный поясок окружает ядро в экваториальной плоскости будущего митотического веретена. С. В метафазе микротрубочки образуют веретено. D. Когда микротрубочки веретена исчезают, новые микротрубочки образуют между дочерними ядрами фрагмопласт. Клеточная пластинка формируется в экваторе фрагмопласта между двумя ядрами и растет от центра, пока не достигнет оболочки делящейся клетки. E. Каждая из дочерних клеток формирует собственную первичную оболочку. F. По мере роста дочерних клеток (здесь показана только верхняя) оболочка материнской клетки разрушается. E и F. Микротрубочки опять лежат под плазматической мембраной.

Рост клеточной оболочки может осуществляться в двух направлениях:

- в поверхность (рост растяжением);
- в толщину (аппозиция и интуссусцепция).

Поверхностный рост клеточной оболочки, или рост растяжением, происходит в клетках, которые продолжают увеличиваться в размерах. Такие клетки имеют нелигнифицированные первичные оболочки со сравнительно небольшим содержанием целлюлозы. Микрофибриллы реагируют на рост клеточной оболочки растяжением, изменяя свою ориентацию: от почти горизонтального положения, которое они занимают в начале, они постепенно переходят к вертикальному. Последующие слои целлюлозы, откладываемые поверх старых слоев, растягиваются все в меньшей степени.

Рост клеточной оболочки в толщину происходит двумя способами – аппозицией (лат. *appositio* – приложение, наложение) и интуссусцепцией (лат. *intus* – внутрь; *susceptio* – принятие на себя) (рис. 24).

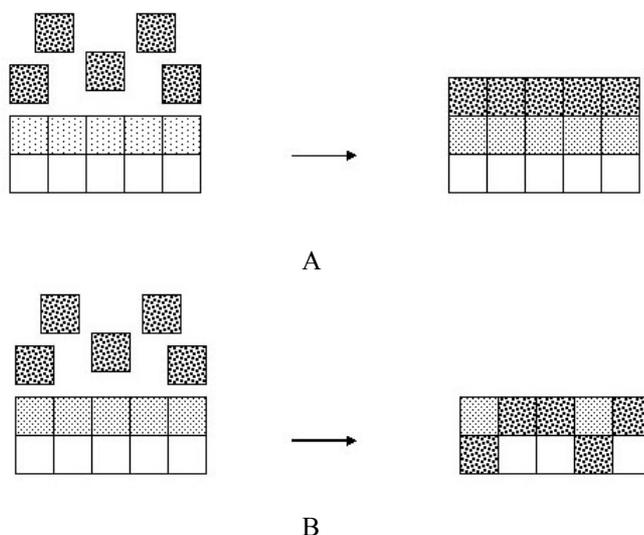


Рис. 24. Способы роста клеточной оболочки растительной клетки в толщину.

А – аппозиция. Строительные блоки оболочки размещаются один над другим; В – интуссусцепция. Частицы нового материала встраиваются в уже имеющуюся структуру.

При аппозиции (наложении) строительные блоки размещаются один над другим, при интуссусцепции частицы нового материала включаются в уже имеющуюся структуру.

Способ и интенсивность роста клеточной оболочки, а также расположение

в ней микрофибрилл, обуславливает в ней более или менее выраженную слоистость. В каждом протопласте рост клеточной оболочки происходит по направлению снаружи вовнутрь, поэтому самый старый слой данной оболочки занимает самое наружное положение в клетке, а наиболее молодой – самое внутреннее, непосредственно перед протопластом. Слои, образовавшиеся первыми, составляют первичную клеточную оболочку. Во многих типах клеток откладываются дополнительные слои, которые образуют вторичную клеточную оболочку (рис. 25).

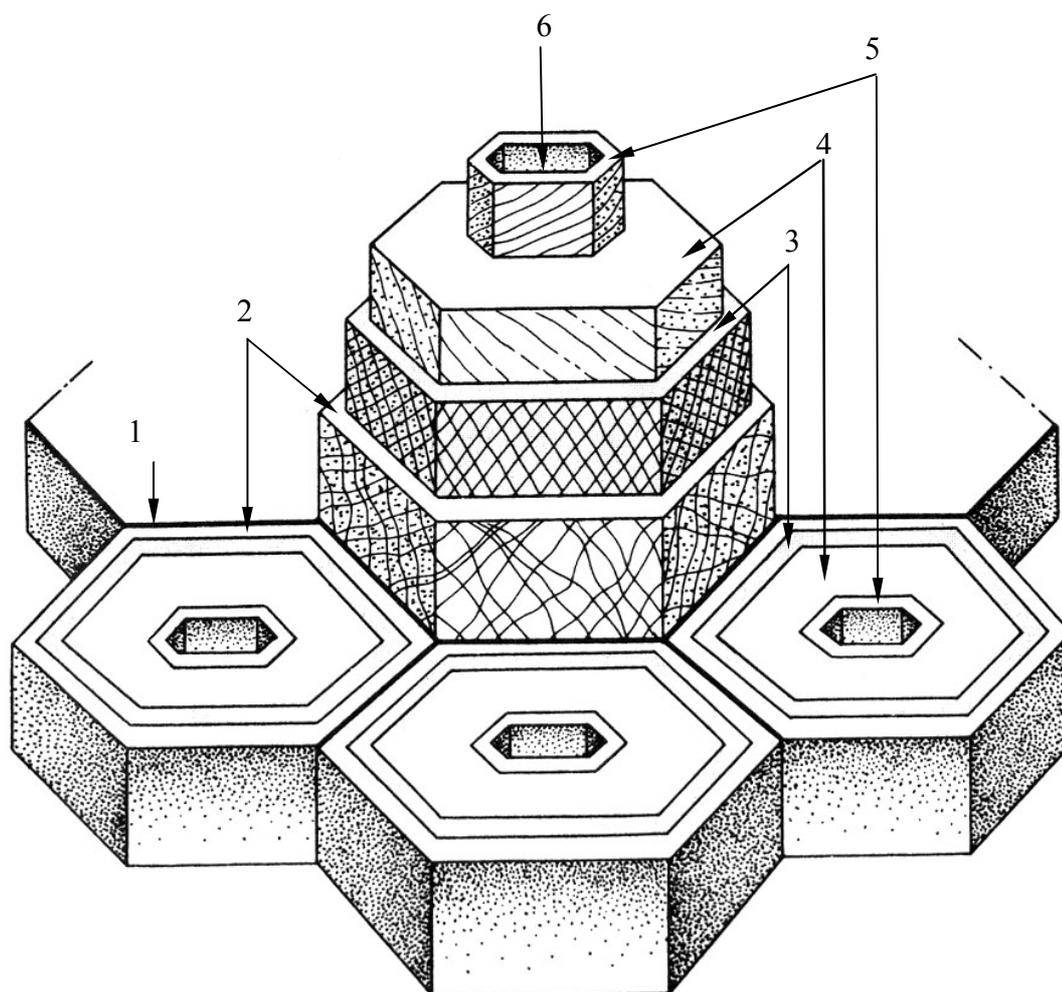


Рис. 25. Схематическое строение клеточной оболочки (по Рейвну, 1990).

1 – срединная пластинка; 2 – первичная оболочка; 3 – наружный слой вторичной оболочки (S_1); 4 – средний слой вторичной оболочки (S_2); 5 – внутренний слой вторичной оболочки (S_3); 6 – полость клетки.

Первичная клеточная оболочка – это преимущественно оболочка делящихся и растущих клеток. Образование первичных оболочек начинается уже в период заложения клеточной пластинки и заканчивается к моменту её образования. Рост первичной клеточной оболочки, как правило, заканчивается при переходе растущей клетки в фазу дифференциации.

Первичная клеточная оболочка имеет толщину 0,1-0,5 мкм и содержит 60-90% воды. В её сухом веществе содержится 60-70% матричных полисахаридов, 30% – целлюлозы, 10% – структурного белка, лигнин отсутствует. Она легко проницаема для растворимых веществ. Микрофибриллы целлюлозы в ней располагаются беспорядочно (рис. 25) и закрепляются только водородными связями, что позволяет им скользить относительно друг друга при росте первичной клеточной оболочки. Молекулы целлюлозы, образующие фибриллы, насчитывают около 2 000 глюкозных остатков. Микрофибриллы переплетаются, но при этом преобладает расположение по виткам пологой спирали, которая при росте клеточной оболочки становится более крутой.

В метаболически активных паренхимных клетках различных типов первичная оболочка сохраняет тонкое строение (например, фотосинтезирующие или запасные клетки). При высокой специализации клеток первичная клеточная оболочка может достигать значительной толщины, что можно наблюдать в клетках колленхимы³⁰ стеблей и листьев, клетках запасной паренхимы семян ряда растений (спаржа, кофейное дерево, хурма, финиковая пальма). Углеводы данных оболочек служат запасными питательными веществами, используемыми для развития зародыша во время прорастания семени. У толстых первичных клеточных оболочек может наблюдаться слоистость, вызванная различным соотношением в них целлюлозы, нецеллюлозных компонентов и воды.

Зона соединения первичных клеточных оболочек двух смежных клеток называется срединной пластинкой или межклеточным веществом. Она преимуще-

³⁰ **Колленхима** – механическая ткань, состоящая из более или менее вытянутых живых клеток с неравномерно утолщенными нелигнифицированными первичными клеточными оболочками.

ственно состоит из пектина.

Вторичная клеточная оболочка – это оболочка специализированных клеток, прошедших фазу дифференциации. Вторичная клеточная оболочка может рассматриваться как дополнительная, выполняющая, главным образом, механическую, опорную или защитную функции. Её толщина может составлять десятки микрометров. В сухом веществе она содержит 20-30% – гемицеллюлоз и незначительное количество пектиновых веществ, 25-30% – лигнина, 40-98% – целлюлозы.

Молекулы целлюлозы состоят из 14 000 и более глюкозных остатков. Микрофибриллы располагаются параллельно по крутым спиральям, противоположное направление которых в соседних слоях повышает прочность. Толщина вторичной клеточной оболочки тканеспецифична, нередки её локальные утолщения.

В клетках с развитой одревесневшей вторичной клеточной оболочкой выделяют три концентрических слоя, различающихся по мощности, химическому составу и физическим свойствам (рис. 25).

Наружный – узкий слой, прилегающий к первичной клеточной оболочке. В данном слое фибриллы образуют тупой угол с продольной осью клетки так, что микрофибриллы оказываются расположенными почти горизонтально. Средний слой, самый мощный, в котором фибриллы ориентированы под острым углом. Внутренний слой – узкий, содержащий фибриллы, расположенные под тупым углом к продольной оси клетки.

При изучении клеточной оболочки в её структуре наблюдаются явления слоистости и штриховатости. Слоистость – явление концентрического строения оболочки, наблюдаемого на её поперечном разрезе. Слои могут различаться толщиной, силой преломления света, химизмом. Штриховатость (полосатость) – явление тонкой исчерченности оболочки при рассмотрении её с поверхности (в плане). Штриховатость связана с параллельным расположением фибрилл в слое клеточной оболочки. Микрофибриллы разных слоев могут располагаться под разными углами относительно продольной оси клетки.

Утолщение клеточных оболочек может быть и наружным! У высших растений при образовании спор и пыльцевых зёрен наблюдается процесс наружного утолщения клеточной оболочки (спородермы) (рис. 26). Новые слои клеточной оболочки формируются, главным образом, за счёт деятельности клеток выстилающего слоя спорангия (тапетума). Однако часть веществ оболочки споры и пыльцевые зёрна производят самостоятельно. Важнейшим структурным компонентом спородермы является спорополленин – вещество, образующееся в реакциях окислительной сополимеризации смеси каротиноидов и их эфиров. В химическом отношении спорополленин – исключительно стойкое соединение из органических природных веществ.

Примером наружного утолщения оболочки растительной клетки служит процесс формирования спородермы. Спородерма (греч. *spora* – семя, и *derma* – кожа) – оболочка спор и пыльцевых зёрен высших растений. Образование оболочки происходит в центробежном направлении и не отражается непосредственно на величине объёма и поверхности протопласта.

У большинства цветковых растений спородерма состоит из двух слоев – экзины и интины.

Экзина – наружный слой оболочки пыльцы – состоит, главным образом, из спорополленина. Он образуется в клетках стенки спорангия путём окислительной полимеризации каротиноидов и каротиноидных эфиров. Экзина имеет сложное внутреннее строение и разнообразные скульптурные образования на внешней поверхности – выросты. В экзине имеются также сквозные отверстия или же места, легко растягивающиеся под давлением. Они носят название апертур (лат. *aperture* – отверстие). Апертуры различают по форме, местоположению, по их числу, строению и используются при выделении морфологических типов пыльцы. Тип апертур характерен для определённых систематических групп растений.

Интина – внутренний слой оболочки пыльцевого зерна. Она окружает его содержимое и служит материалом для образования пыльцевой трубки. Интина обладает эластичностью, бесцветна. Её наружный слой образован, в основном,

пектином, а внутренний слой составляет целлюлоза с пектином. Также имеются белки, наибольшая концентрация которых наблюдается под аперттурами.

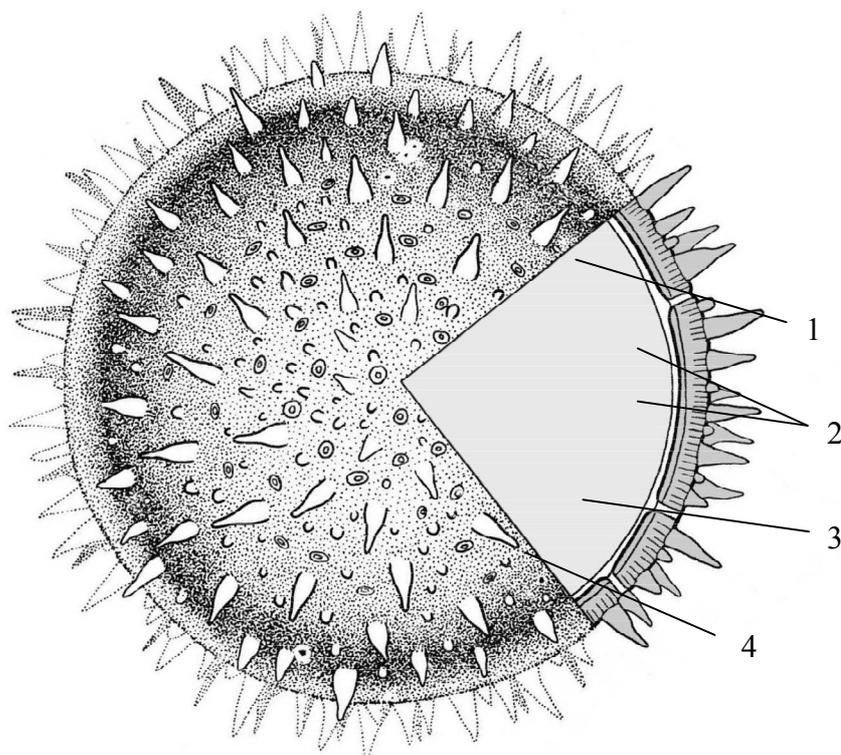


Рис. 26. Строение пыльцевого зерна мальвы (по Борзовой, 1979).

1 – экзина; 2 – выросты экзины; 3 – апертюра; 4 – интина.

3.2 Эргастические вещества или включения

Эргастические вещества (греч. ergon – работа) или **включения** – необязательные компоненты клетки, пассивные производные протопласта, представляющие собой скопления веществ в твёрдой или жидкой форме, временно выведенные из обмена, или катаболиты. Главнейшими из этих веществ являются запасные вещества и продукты вторичного метаболизма. Часть этих веществ сосредотачивается внутри протопласта, другая – концентрируется снаружи протопласта, в клеточной оболочке.

Практически все эргастические вещества независимо от их природы могут вновь вовлекаться в процессы активного метаболизма клетки, поэтому их подразделение на ряд функциональных групп (структурные, защитные, запасные, катаболиты) достаточно условно.

3.2.1 Запасные питательные вещества

Запасные питательные вещества – соединения, богатые энергией и находящиеся в клетке в пассивном состоянии. К ним относятся белки, липиды, углеводы (табл. 2).

Белковые включения. Белковые вещества в клетках растений накапливаются в твёрдом виде (кристаллическом) или в форме аморфных, мягких (пластичных или упругих) отложений.

Твёрдые отложения белка – кристаллиды³¹ (от греч. krystallos, первонач. – лед) – чаще наблюдаются в ядрах, реже – в гиалоплазме, стромах пластид (хлоро-, хромо-, лейкопластах), вакуолях, в расширениях цистерн ЭПР, матриксе пероксисом и митохондрий (рис. 27). Аморфные белковые включения наблюдаются в вакуолях.

³¹ Отложения белков в кристаллической форме было предложено называть "**кристаллидами**" (Раздорский, 1949), чтобы отличать коллоидные образования от настоящих кристаллов.

Локализация включений запасных питательных веществ в растительных клетках
высших растений

Компоненты клетки	Формы запасных питательных веществ		
	Углеводы	Белки	Липиды
Ядро	зёрна вторичного крахмала	кристаллиды	—
Гиалоплазма	сахара, зёрна вторичного крахмала	кристаллиды	липидные ка- пли
Хлоропласты	зёрна первичного крахмала	кристаллиды	пластоглобулы
Хромопласты	зёрна вторичного крахмала	кристаллиды	пластоглобулы
Лейкопласты	зёрна вторичного крахмала	кристаллиды	пластоглобулы
Митохондрии	вторичный крахмал	кристаллиды	—
Вакуоль	инулин, сахара, вторичный крахмал	кристаллиды и аморфный белок	—
Пероксисома	—	кристаллиды	—
ЭПР	—	кристаллиды	—
Клеточная оболочка	гемицеллюлозы, слизи	—	—

В ядре число кристаллид может насчитывать десятки и сотни. Они очень мелкие (сравнимы с размерами ядрышек) и характеризуются призматической формой. В гиалоплазме форма кристаллид более разнообразна: кубическая, октаэдрическая, в виде гексагональных пирамид, сферическая, веретеновидная, кольцевая и др. В пластидах всех типов наблюдаются кристаллиды изодиаметрической формы: призмы, таблички, иглы.

Накопление белков в вакуолях может приводить к формированию особых структур, которые получили название **белковых телец** или **алеироновых зёрен** (греч. *áleuron* – мука) (рис. 27). Их размеры колеблются от 1 до 55 мкм. Алейроновое зерно состоит из оболочки (формируется из тонопласта) и расположенной под ней аморфной белковой массы, в которой могут быть включения трех типов – кристаллиды белка (один, реже 2-3), глобоиды, кристаллы оксалата кальция.

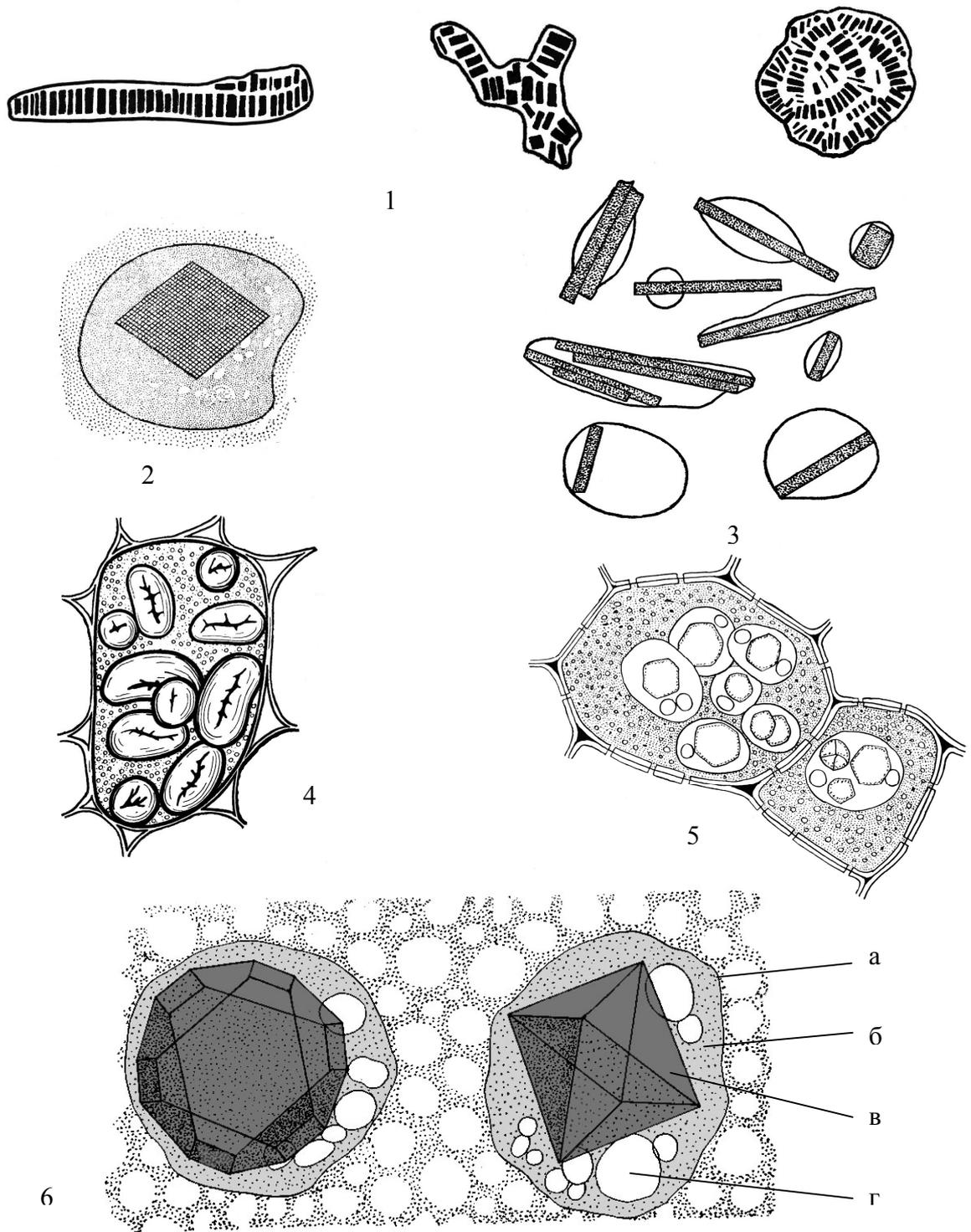


Рис. 27. Белковые включения.

1 – ядра с кристаллидами из клеток волосков чашелистиков марьянника (*Melampyrum nemorosum*); 2 – пероксисома с кристаллидой белка; 3 – вакуоли с кристаллидами из млечного сока банана (*Musa chinensis*); 4 – клетка паренхимы семядоли фасоли с мелкими простыми алейроновыми зёрнами и крупными зёрнами крахмала; 5 – клетка паренхимы эндосперма семени клещевины (*Ricinus communis*) с алейроновыми зёрнами; 6 – строение алейронового зёрна клещевины: а – оболочка; б – аморфный белок; в – кристаллида; г – глобод.

Кристаллиды имеют ромбоэдрическую форму. Глобоиды имеют сферическую форму и встречаются по несколько в одном зерне. Они состоят из фитина – калиево-магниевое-кальциевой соли инозитгексафосфорной кислоты. Кристаллы оксалата кальция в составе алейроновых зерен представлены реже (семейство сельдерейные). Они имеют вид друз, игольчатых или таблитчатых включений.

Алейроновые зёрна, содержащие кристаллиды, называются сложными белковыми тельцами (семена льна, подсолнечника, тыквы, клещевины). Белковые тельца, состоящие только из аморфного белка, называются простыми (бобовые, рис, кукуруза).

Алейроновые зёрна формируются в клетках запасующих тканей семян растений. Наиболее крупные они в семенах, богатых маслами (клещевина), сравнительно мелкие – в крахмалистых семенах (злаки, бобовые).

Липидные включения. Запасными формами липидов у растений выступают жиры и масла – глицериды глицерина и органических кислот (стеариновой, пальмитиновой, олеиновой, масляной, линолевой и др.). Жиры и масла чаще различают по физическим свойствам: жиры при обычной температуре твёрдые вещества, масла – жидкие.

Жиры и масла. Наиболее распространены у растений липидные включения в виде масел. Они образуют мелкие капли в строме пластид и гиалоплазме клеток. Жиры известны у ряда тропических растений (плоды кокосовой пальмы – *Cocos nucifera*, шоколадного дерева – *Theobroma cacao*, мускатника душистого – *Myristica fragrans*). Кристаллический жир встречается редко, например, игловидные кристаллы жира наблюдаются в клетках эндосперма семян масляной пальмы (*Elaeis sp.*).

Воски – жироподобные аморфные вещества, состоящие, главным образом, из сложных эфиров высших жирных кислот и одноатомных спиртов. Температура плавления восков 40-90 °С. Обычно воск выделяется на поверхности эпидермальных клеток (смотри кутинизацию, подглава 3.1.2), но может сосредотачиваться и внутри клеток. У представителей семейства баланофоровых воск накапливается в стеблях и плодах. Жидкий воск встречается в клетках семядолей се-

мян симмондсии китайской или хохобы (*Simmondsia chinensis*), по качеству он сходен с кошалотовым жиром (спермацетом).

Наибольшее количество липидов сосредотачивается в спорах и семенах растений. Среди цветковых 90% видов имеют липиды в качестве запасных веществ в семенах. У некоторых растений запасные масла откладываются в клетках вегетативных органов – корневищ (черный папоротник, ирисы, купальницы), стеблевых клубней (цикламен, таро), корневых шишек (чуфа – *Cyperus esculentus*).

Включения углеводов. Запасные углеводы накапливаются в растительных клетках в растворимой и нерастворимой формах, что определяется особенностями образования и строения этих веществ. Растворимые запасные углеводы – сахара, инулин, сосредотачиваются преимущественно в клеточном соке вакуолей, нерастворимые – крахмал, гемицеллюлозы – в органоидах, гиалоплазме, клеточной оболочке (табл. 3).

К растворимым запасным углеводам растительной клетки относятся сахара (моно- и олигосахариды) и инулин.

D-глюкоза (от греч. *glykys* – сладкий), декстроза, виноградный сахар. Моносахарид ($C_6H_{12}O_6$), содержащийся в растительных клетках в свободном виде и в составе олиго- (сахарозы, мальтозы) и полисахаридов (целлюлозы, крахмала). Значительные количества глюкозы содержатся в вакуолях паренхимы плодов, выделениях нектарников.

D-фруктоза, левулёза, плодовый или фруктовый сахар. Моносахарид ($C_6H_{12}O_6$), присутствующий в клетках в свободном виде и в составе сахарозы и инулина. Содержится в клеточном соке клеток плодов, нектаре.

D-манноза. Моносахарид ($C_6H_{12}O_6$), изомер глюкозы. В клетках присутствует в свободном виде в клеточном соке плодов (например, цитрусовых), а также в составе полисахаридов (маннаны и др.).

Запасные углеводы растительной клетки

Примеры углеводов	Места концентрации в клетке
РАСТВОРИМЫЕ:	
Сахара (D-глюкоза, D-фруктоза, D-манноза, сахароза, мальтоза)	Вакуоль, гиалоплазма
Инулин	Вакуоль
Слизи	Клеточная оболочка, межклетники
НЕРАСТВОРИМЫЕ:	
Крахмал	Пластиды, гиалоплазма, ядро
Гемицеллюлозы	Клеточная оболочка

Сахароза, свекловичный или тростниковый сахар. Дисахарид ($C_{12}H_{22}O_{11}$), состоящий из остатков глюкозы и фруктозы. Сахароза – важная транспортная форма углеводов в растении: в виде сахарозы углеводы перемещаются из листьев в семена, плоды, корни, клубни, луковицы и т.д., где сахароза легко превращается в запасные полисахариды – крахмал или инулин. В свободном виде сахароза присутствует в клеточном соке, гиалоплазме, нектаре.

В значительных количествах сахароза накапливается у ряда растений, получивших название сахароносков. В клетках паренхимы стеблей сахарного тростника (*Saccharum officinarum*) накапливается от 12 до 26% сахарозы, сахарного сорго (*Sorghum saccharatum*) – 11,25%, в паренхиме корней сахарной свеклы (*Beta vulgaris* var. *saccharifera*) – 20-24%, в ситовидных трубках соцветий сахарной пальмы (*Arenga saccharifera*) – 12-17%.

Мальтоза, солодовый сахар. Дисахарид ($C_{12}H_{22}O_{11}$), состоящий из двух остатков глюкозы. В свободном виде присутствует в прорастающих семенах (например, злаков). Структурный элемент крахмала.

Инулин (C₆H₁₀O₅)_n – сложный углевод, построенный из остатков D-фруктозы (96%) и D-глюкозы (4%). Отмечается у представителей ряда семейств сложноцветных, колокольчиковых, луковых и др. Инулин накапливается в клеточном соке преимущественно подземных органов (топинамбур, георгина, девясил). Реже инулин встречается в стеблях и листьях (цикорий, подбел).

Крахмал (C₆H₁₀O₅)_n – высокополимерный углевод. Запасается в нерастворимом состоянии в виде крахмальных зёрен. Местами накопления крахмала в клетках растений служат пластиды, реже ядра, гиалоплазма. В хлоропластах образуются зёрна первичного крахмала (ассимиляционного), который со временем разрушается и синтезируется вновь в лейкопластах (амилопластах), образуя зёрна вторичного крахмала. Кроме этих двух физиологических форм у растений различают крахмал транзиторный и оберегаемый (клетки колумеллы³² корневого чехлика, эндодермы³³ первичной коры, латекс³⁴ млечников).

По строению крахмальные зёрна очень разнообразны (рис. 28). При их микроморфологическом анализе учитывают ряд основных признаков: 1) величину, 2) форму, 3) число и положение образовательных центров, 4) слоистость, 5) наличие или отсутствие трещин. Наряду с этим, определяют тип крахмальных зерен (простое, полусложное, сложное) и способность к образованию агрегатов.

Крупные крахмальные зёрна образуются у картофеля (100-145 мкм), канны (180 мкм), петрова креста (275 мкм). Мелкие зёрна у какао (3-8 мкм), риса (2-8 мкм), гречихи (6-8 мкм) (табл. 4). Молодые крахмальные зёрна имеют шаровидную или близкую к ней форму. У старых крахмальных зерен форма более разнообразна: яйцевидная (картофель), округлая (пшеница), угловатая (овес), эллип-

³² **Колумелла** (лат. *columella* – колонка) – центральная часть корневого чехлика, в которой клетки располагаются продольными рядами и содержат множество крахмальных зёрен. Предполагают, что эти зёрна способны перемещаться в клетке при изменении положения кончика корня в пространстве, благодаря чему корень изгибается и растёт в прежнем направлении.

³³ **Эндодерма** (греч. – внутри; – кожа) – внутренний слой первичной коры, окружающий проводящий цилиндр.

³⁴ **Латекс** (лат. *latex* – сок) – жидкое содержимое, заполняющее млечники. Включает разнообразные органические и неорганические вещества (белки, сахара, крахмал, алкалоиды, камеди, каучук, смолы и др.)

тическая (горох). Форма крахмальных зерен является постоянным родовым признаком.

Таблица 4.

Сравнительная характеристика крахмальных зёрен некоторых представителей покрытосеменных растений

Размер крахмальных зёрен, в мкм	Тип крахмальных зёрен	Локализация в растении	Название растения
3-8	простые	семя	какао (<i>Theobroma cacao</i>)
6-8	простые, сложные*	плод	гречиха (<i>Fagopyrum esculentum</i>)
2-8, 15-30*	простые, сложные*	плод	рис (<i>Oryza sativa</i>)
8-16, 35-45*	простые, сложные*	плод	овёс (<i>Avena sativa</i>)
5-35	простые	плод	кукуруза (<i>Zea mays</i>)
7-30	простые	семя	чечевица (<i>Lens culinaris</i>)
20-35	простые	плод	ячмень (<i>Hordeum vulgare</i>)
до 40	простые, сложные	семя	горох (<i>Pisum sativum</i>)
2-50	простые	плод	пшеница (<i>Triticum durum</i>)
2-50	простые	плод	рожь (<i>Secale cereale</i>)
до 60	простые	семя	фасоль (<i>Phaseolus vulgaris</i>)
до 70	простые	семя	русские бобы (<i>Vicia faba</i>)
1-145	простые, сложные, полусложные	клубень	картофель (<i>Solanum tuberosum</i>)
14-180	простые, сложные полусложные	корневище	канна (<i>Canna edulis</i>)
165x275	простые	корневище	петров крест (<i>Lathraea squamaria</i>)

* – сложные крахмальные зёрна у данных растений являются агрегатами – скоплениями плотно прилегающих друг к другу мелких простых крахмальных зёрен, которые легко отделяются друг от друга при механическом воздействии на них.

В водном растворе крахмальные зёрна часто обнаруживают слоистое строение вокруг одной точки, называемой образовательным центром или ядром, который может находиться в центре или сбоку зерна. Расположение слоёв вокруг образовательного центра в крахмальном зерне может быть концентрическим (пшеница, горох, чечевица) или эксцентрическим (картофель, банан, батат).

От образовательного центра зерна в радиальных направлениях могут расходиться трещины, возникающие в результате его обезвоживания (горох, фасоль, пшеница, рожь).

Слоистость крахмального зерна связана с наличием в нём двух различных полисахаридных комплексов, называемых амилоза и амилопектин. Амилоза – полисахарид, линейные молекулы которого построены из остатков α -D-глюкозы. Молекулярная масса до 200 000. Амилопектин – полисахарид, многократно разветвлённые молекулы которого построены из остатков α -D-глюкозы. Молекулярная масса несколько миллионов. Амилоза лучше растворяется в воде, чем амилопектин, поэтому в воде различие в набухании этих веществ делают слоистость более выраженной. Соотношение амилозы и амилопектина зависит от вида растения, а их чередование обусловлено суточным ритмом и эндогенными факторами. Количество амилозы в крахмальном зерне у риса составляет 17%, у кукурузы – 21%, у картофеля – 22%, у пшеницы – 24%.

Если в амилопласте возникает одно крахмальное зерно, оно называется простым (горох, пшеница). При возникновении в пластиде нескольких крахмальных зёрен образуется сложное крахмальное зерно (картофель, канна, горох). Полусложное крахмальное зерно вначале возникает как сложное, а затем формирует общие крахмальные слои как в простом зерне (картофель, канна). У ряда растений образуются сложные крахмальные зёрна в виде агрегатов (овёс, гречиха, рис и др.). Агрегаты – это скопления мелких простых крахмальных зёрен плотно прилегающих друг к другу, которые при слабом надавливании распадаются на составные части. Количество зёрнышек в агрегатах может быть очень большим: несколько десятков или сотен (у овса до трёхсот), несколько тысяч (у мыльнянок, *Saponaria sp.*, до 6 000), несколько десятков тысяч (у щириц, *Amaranthus sp.*, до 15 000, у шпината, *Spinacia sp.*, до 30 000). Образование агрегатов объясняют групповым крахмалистым перерождением белковых вакуолей (алеяроновых зерен).

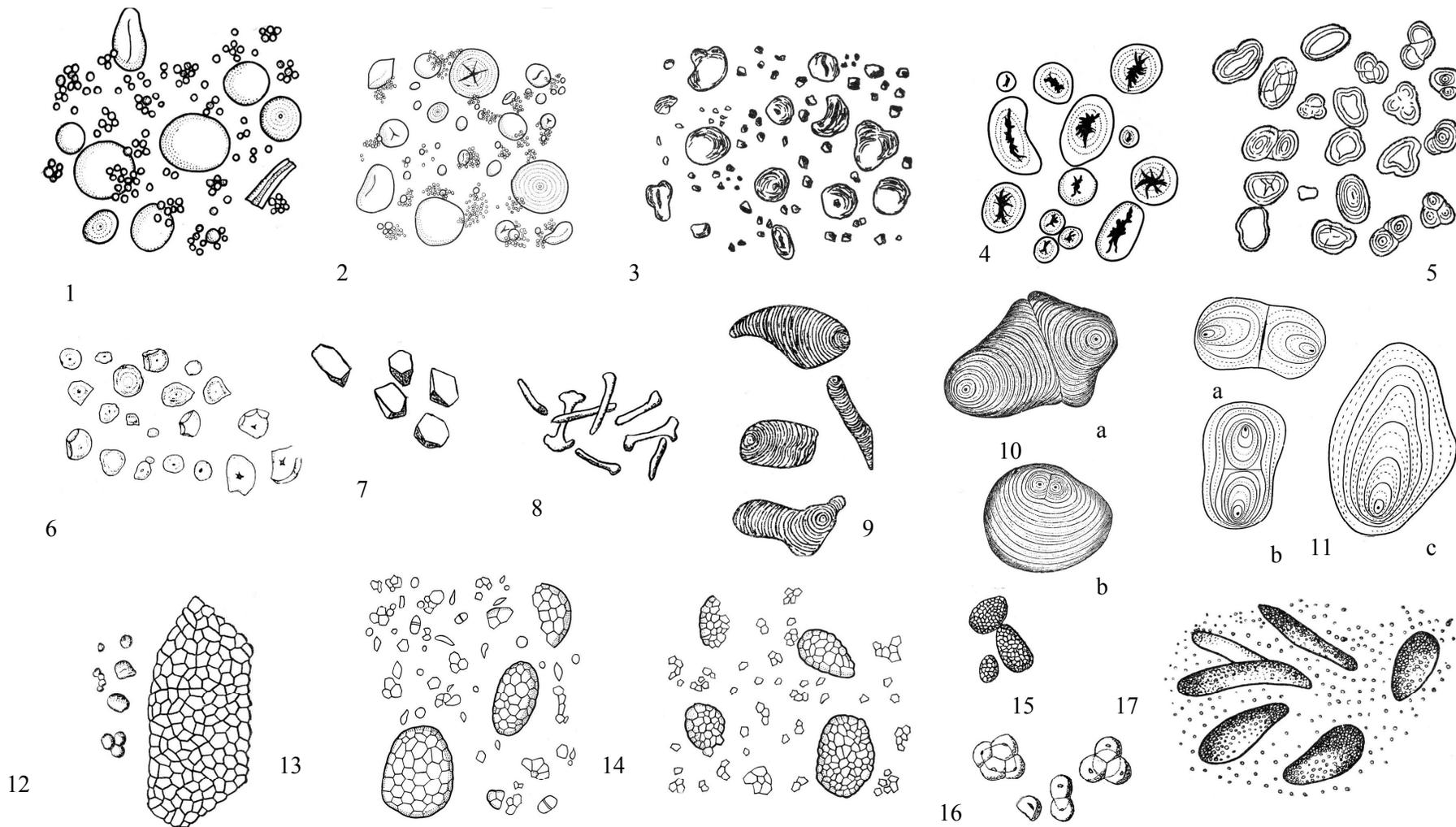


Рис. 28. Крахмальные зерна. 1, 2, 3 – крупные и мелкие простые зерна из зерновок пшеницы (*Triticum sp.*), ржи (*Secale sp.*), ячменя (*Hordeum sp.*); 4 – простые зерна из семени фасоли (*Phaseolus sp.*); 5 – простые и сложные зерна из семени гороха (*Pisum sativum*); 6, 7 – простые зерна из зерновок кукурузы (*Zea mays*), проса (*Panicum sp.*); 8 – простые зерна из млечного сока молочая (*Euphorbia splendens*); 9 – простые крахмальные зерна из околоплодника банана (*Musa sp.*); 10 – сложное (а) и полусложное (b) зерна из корня канны (*Canna indica*); 11 – сложное (а), полусложное (b), простое (с) зерна из клубня картофеля (*Solanum tuberosum*); 12, 13, 14 – сложные и простые зерна из плода гречихи (*Fagopyrum sp.*), зерновок овса (*Avena sp.*), риса (*Oryza sp.*); 15 – сложные зерна из зерновки плевела (*Lolium sp.*); 16 – сложные зерна из клубнелуковицы безвременника (*Colchicum autumnale*); 17 – сложные и простые зерна из семени куколя (*Agrostemma githago*).

Крахмал накапливается в семенах, в подземных побегах (клубнях, луковицах, корневищах), в корнях, в надземных дву- и многолетних побегах. В семенах крахмал отмечается у сравнительно немногих семенных растений (около 10%), в том числе у злаковых, бобовых, гречишных. Его количество в семенах может составлять $\frac{2}{3}$ (рожь, пшеница) и даже $\frac{3}{4}$. Из подземных органов богаты крахмалом клубни картофеля (18-20%), луковицы гиацинта, корневище купены, корни батата, алтея аптечного. Содержание крахмала в паренхимных клетках саговой пальмы (*Medesmia nobilis*) может составлять до $\frac{2}{3}$ от сухого веса ствола.

Крахмальное зерно, кроме полисахаридов, содержит воду (10-20%), жирные кислоты, липиды, небольшое количество минеральных солей (0,3-0,4%), главным образом, фосфорной и кремниевой кислот.

Гемицеллюлозы (от греч. hemi- – полу- и целлюлоза), полуклетчатки – высокомолекулярные полисахариды, нерастворимые в воде. Входят в состав клеточных оболочек. Содержание гемицеллюлоз в оболочках клеток древесины может быть от 17-47%, в кожуре семян – 25%. Кроме функции резервных питательных веществ гемицеллюлозы выполняют опорную функцию и способствуют защите клеток от инфекций.

Гемицеллюлозы откладываются в клетках семян финиковой пальмы, многих лилейных и ирисовых, бобовых. Кроме семян, отложения полуклетчатки наблюдаются и в других частях растений. Например, характерны отложения гемицеллюлоз в паренхимных клетках первичной коры и луба древесных растений (берёза, ольха, ива, белая акация, орешник и др.). Живые древесинные волокна часто содержат запасные гемицеллюлозы в качестве внутренних слоев клеточной оболочки, которые в весенний период растворяются.

Слизи – это смеси высокополимерных углеводов (пентозанов и гексозанов), при взаимодействии с водой образующих густые слизистые растворы. От крахмала они отличаются отсутствием характерных зёрен и реакции с раствором йода, от пектиновых веществ – отсутствием полигалактуроновых кислот и желеобразующей способности. Слизи могут возникать в растении путём перерождения: 1)

клеток пограничных тканей (эпидерма, корневой чехлик), 2) отдельных клеток коровой и древесной паренхимы (слизистые идиобласты³⁵), 3) клеточных оболочек и межклеточного вещества.

Слизи для растения – это, прежде всего, резерв углеводов, воды и защитные биокolloиды. В вегетативных органах (клубни орхидных, корни окопника), семенной кожуре (семена цареградских рожков – *Ceratonia siliqua*) слизь – запас питательных веществ. Слизь кожуры семян полифункциональна: защита от высыхания, удержание влаги, закрепление семени в почве, участие в распространении. У розы персидской мощный слой слизи покрывает листья. У насекомоядных растений (например, у росянок) слизь выполняет ловчую функцию.

3.1.2 Кристаллы

Кристаллы – это твёрдые отложения солей или кремнезёма в клетках растений. Наиболее распространёнными включениями данной группы являются кристаллы солей щавелевоуксусной кислоты (оксалата кальция) – CaC_2O_4 . Кристаллы оксалата кальция образуются в гиалоплазме, но при дальнейшем формировании они могут проникать в вакуоль. Известно образование кристаллов в результате перерождения ядер. Кристаллы оксалата кальция могут иметь разнообразную форму и располагаться в клетке по одиночке или группами (рис. 29).

Одиночные кристаллы встречаются в виде прямоугольных или пирамидальных призм (листья бегонии, белены, чины), стилоидов (греч. *stýlos* – палочка; *idos* – вид) – сильно вытянутых призм, занимающих клетку целиком (листья агавы, ландыша, эйхорнии), сферитов (греч. *spháira* – шар) – шаровидных тел с ярко выраженной слоистостью (стебель филлокактуса).

³⁵ **Идиобласт** (греч. *idio* – собственный, особенный; *blásto* – побег, росток) – одиночная клетка в ткани, резко отличающаяся морфологически и физиологически от соседних клеток той же ткани.

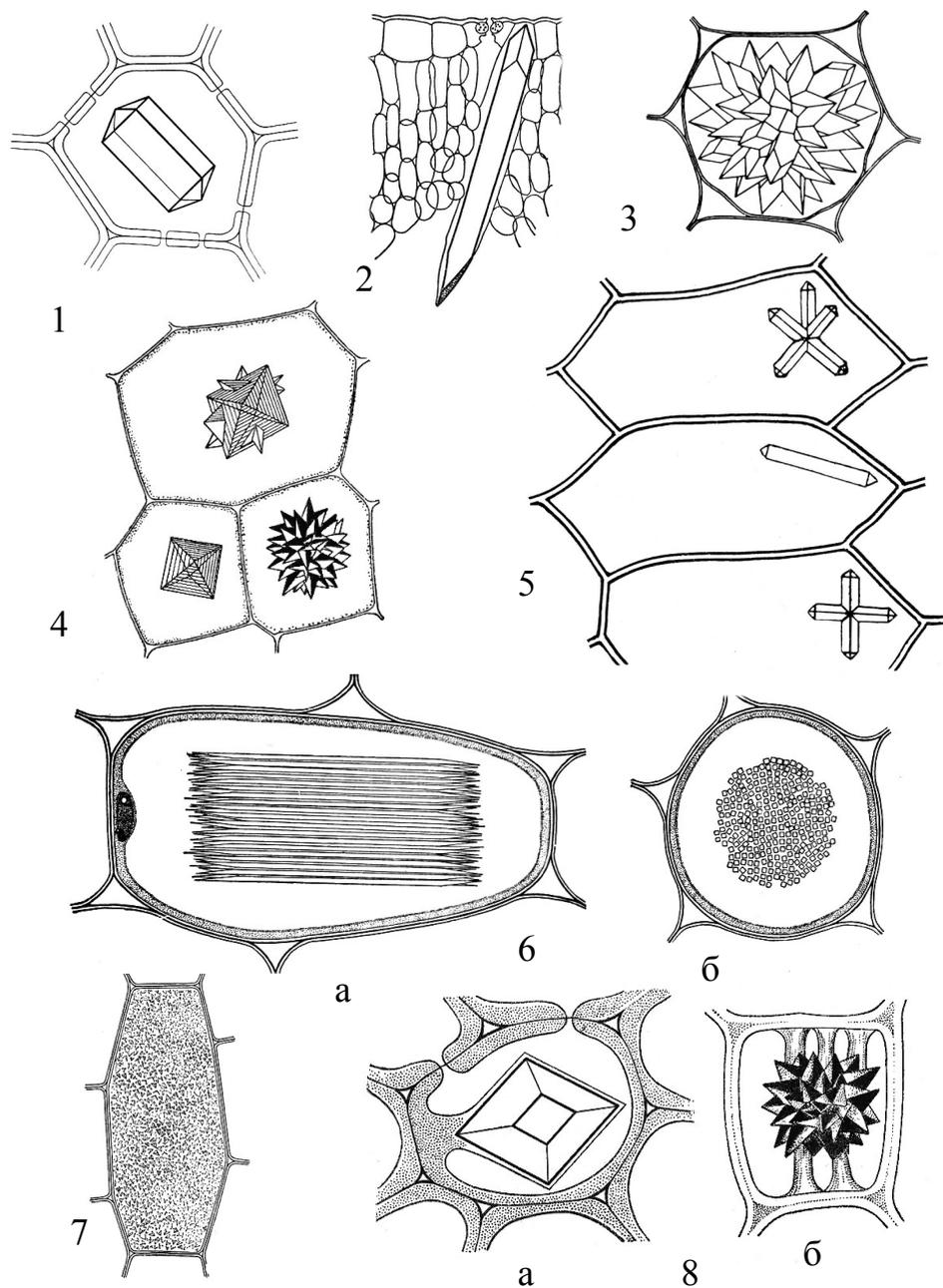


Рис. 30. Кристаллы.

1 – одиночный кристалл в эпидерме листа ванили (*Vanilla sp.*); 2 – стилоид в клетке листа эйхорнии (*Eichornia crassipes*); 3 – друза в клетке стебля опунции (*Opuntia sp.*); 4 – одиночный кристалл, сросток кристаллов и друза в клетках листового черешка бегонии (*Begonia sp.*); 5 – одиночный, двойниковый и тройниковый кристаллы в клетках сухой чешуи лука (*Allium cepa*); 6 – пучок рафид в клетках корневища купены (*Polygonatum sp.*): а - вид сбоку; б – поперечный разрез; 7 – кристаллический песок в клетке стебля паслёна (*Solanum*); 8 – розановские кристаллы: а – в клетке листового черешка лимона; б – в клетке сердцевины стебля керрии (*Kerria japonica*).

Часто кристаллы оксалата кальция образуют в клетках разнообразные скопления. К ним можно отнести друзы (чешск. *druza* – группа) – шаровидные сростки призматических кристаллов (листья дурмана, черешок бегонии), рафиды (греч. *raphis* – игла) – игольчатые, на обоих концах заострённые кристаллы, лежащие в клетке в виде стопки (листья винограда, стебель традесканции, корневище купены), двойниковые или тройниковые сростки призматических кристаллов (сухая чешуя лука), кристаллический песок – мелкие кристаллики неопределённой формы (стебель аукубы, бузины, листья красавки).

В одних случаях кристаллы оксалата кальция являются инкреторными веществами, в других – способны вновь включаться в обменные процессы. Например, большое количество кристаллов может наблюдаться в незрелых плодах растений, а в процессе их созревания они исчезают.

Для друз и одиночных призматических кристаллов известны случаи, когда кристаллические отложения окружаются твёрдой капсулой (содержит целлюлозу), соединяющейся с клеточной оболочкой. Данное образование получило название розановских кристаллов (стебель конопли, липы, листья и черешки цитрусовых) (рис. 29, 8).

В особых клетках (литоцистах) немногих растений клеточная оболочка образует мешковидный вырост, обращенный в полость клетки, который содержит скопления минеральных веществ – карбонат кальция или кремнезём, либо оба этих вещества (рис. 30).

Данное образование получило название цистолита (от греч. *kýstis* – пузырь, *lithos* – камень). Цистолиты разнообразны по форме: гроздевидные (фикус), веретеновидные (крапива), шаровидные (конопля) и т.д.

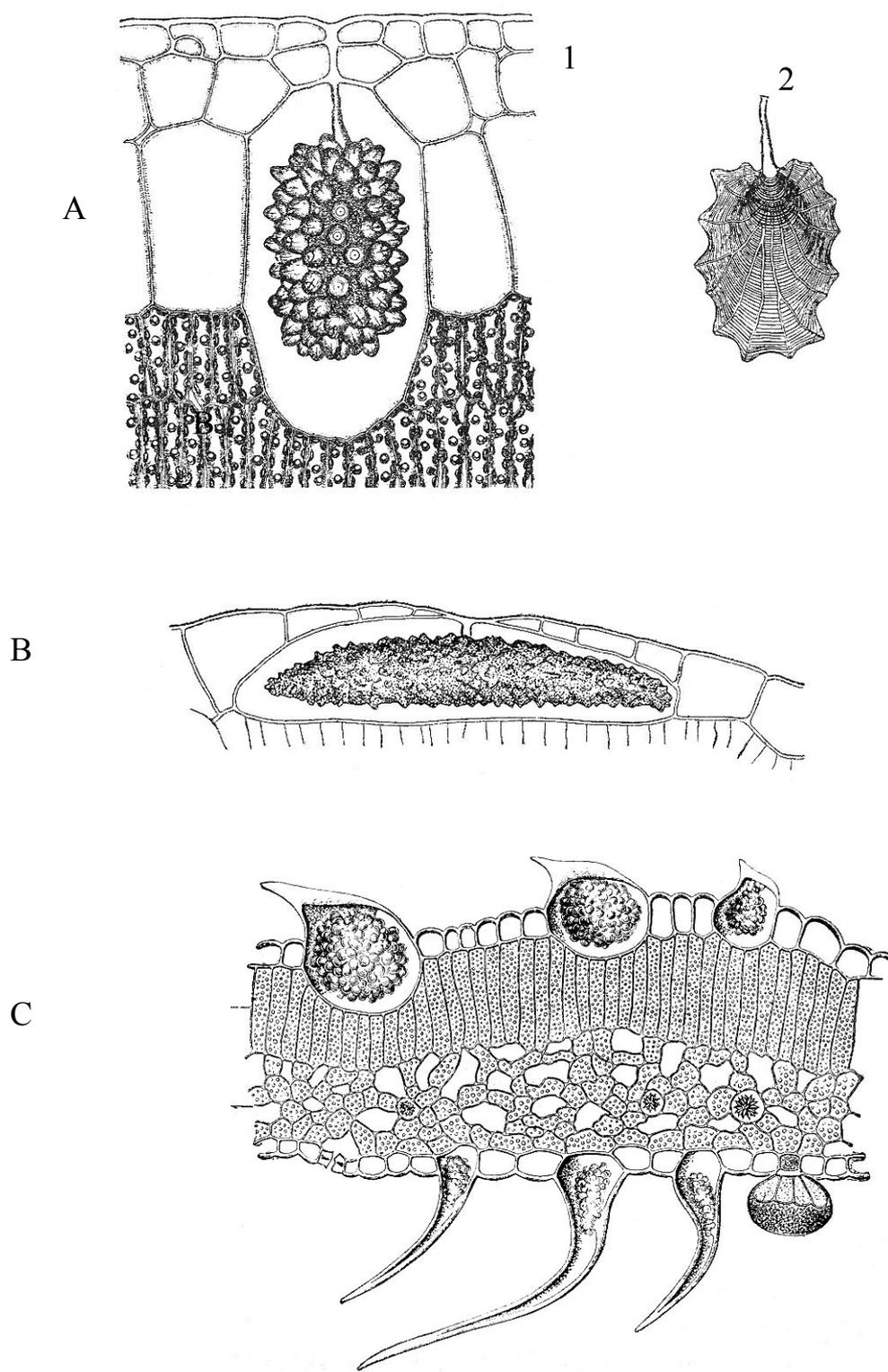


Рис. 30. Цистолиты.

А – часть поперечного разреза листа фикуса (*Ficus elastica*): 1 – клетка с цистолитом; 2 – целлюлозная основа цистолита после обработки кислотой, в оптическом разрезе. В – клетка с цистолитом верхней эпидермы листа крапивы (*Urtica macrophylla*). С – поперечный разрез листа конопли (*Cannabis sativa*) с цистолитами, расположенными в волосковых клетках верхней и нижней эпидермы.

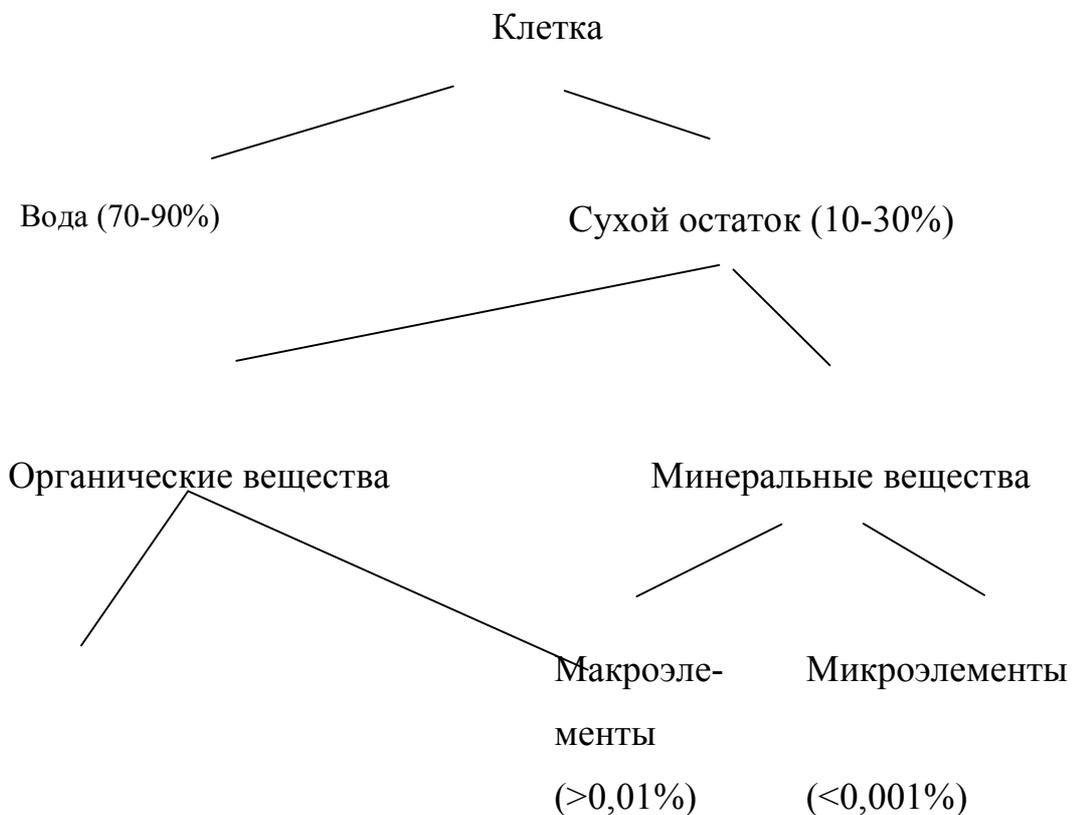
Твёрдые отложения иных солей встречаются реже, но достаточно разнообразны. Кристаллы виннокислого кальция образуются в старых листьях виноградной лозы. Кристаллы гипса ($\text{CaSO}_4 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$) обнаруживаются в клетках тамарисковых и некоторых видов каперсов. Отложения фосфата кальция найдены в листьях сои и робинии. Углекислая известь (карбонат кальция) характерна для некоторых гераниевых, а также для древесины многих древесных пород (вязов, буков, груш и т.д.). Щавелевокислый магний (оксалат магния) MgC_2O_4 отмечен в листьях злака щетинника (*Setaria sp.*), плодах чёрного перца.

Твёрдые отложения кремнезёма (SiO_2) могут формироваться снаружи клеток (эпидерма крапивы, хвощей, осок) или внутри клеток (пальмы, орхидные).

3.1.3 Вещества вторичного синтеза

Веществами первичного биосинтеза в клетках растений являются белки, витамины, липиды, нуклеиновые кислоты, углеводы и ферменты. Еще более многочисленными и разнообразными по химической природе являются вторичные метаболиты (рис. 31). Роль продуктов вторичного метаболизма и причины их появления в той или иной группе высших растений различны. В самой общей форме им приписывается адаптивное значение и в широком смысле – защитные свойства.

Синтезируются они на основе первичных соединений и могут накапливаться либо в свободном виде, либо в ходе реакций обмена подвергаться гликозилированию, т.е. связываться с каким-либо сахаром.



Вещества первичного синтеза:

- Аминокислоты
- Органические кислоты
- Витамины
- Углеводы
- Белки
- Липиды

Вещества вторичного синтеза:

- Изопреноиды
- Алкалоиды
- Гликозиды
- Фенольные соединения

Рис. 31. Схема химического состава обобщённой растительной клетки высших растений.

Изопреноиды, или терпеноиды. Вещества этой группы интересны с точки зрения биохимии и экономики. Это углеводороды, построенные из разного числа изопреновых единиц. К ним относятся эфирные масла, смолы, каротиноиды и каучук.

Эфирные масла. Летучие жидкие смеси органических веществ, вырабатываемых растениями, обуславливающие их запах. В состав эфирных масел входят углеводороды, спирты, сложные эфиры, кетоны, лактоны, ароматические компоненты.

Эфирные масла – источник большинства запахов цветков, плодов и древесины многих растений. Наиболее часто они встречаются в видах семейств сосновые, сельдерейные, миртовые, лавровые, рутовые, яснотковые и астровые. Содержать эфирные масла могут все органы растений, в том числе кора³⁶, древесина и листья. Часто эфирные масла образуются в группах железистых клеток или в железистых волосках цветков, листьев и стеблей. Иногда они выделяются в специализированные вместилища или каналы листьев, стеблей, корней.

Смолы. Это разнородная смесь смоляных кислот, жирных кислот, эфиров этих кислот, стеролов, спиртов, восков и резенов. Хвойные и лиственные деревья синтезируют смолы, но у хвойных их обычно намного больше. Выход смолы у хвойных деревьев составляет от 0,8 до 25% по сравнению с 0,7-3% у лиственных деревьев. Большую часть используемой в промышленности смолы получают из деревьев семейств сосновые, бобовые и диптерокарповые. Копалы – это известные твёрдостью и высокой точкой плавления смолы, экстрагируемые из деревьев семейства бобовые. Деревья семейства диптерокарповые образуют смолу под торговым названием даммар. Другую важную для промышленности смолу, каури, получают из дерева агатис (*Agathis australis*), растущего в Новой Зеландии. Балтийский янтарь – это ископаемая смола видов сосен, произраставших 40-50 млн. лет назад.

Большая часть смол выделяется в специальные каналы (смоляные ходы) с окружающим их слоем паренхимных (эпителиальных) клеток. Смолы иногда об-

наруживаются внутри клеток и в клеточных оболочках.

Каротиноиды. Единственными природными тетратерпенами являются каротиноиды. Каротины – это группа углеводов, в которую входят встречающиеся во всех органах растений красные, оранжевые и жёлтые пигменты. Они участвуют в поглощении света и, вероятно, защищают хлорофилл от фотоокисления. Ксантофиллы – жёлтые или коричневые пигменты, встречающиеся в листьях и водорослях.

Каучук. Это политерпен, состоящий из соединённых линейно 500-5 000 изопреновых единиц. Каучук чаще присутствует в растении в виде глобул более или менее сферической формы с диаметром 5-6 мкм, взвешенных в латексе – сложной жидкой системе, содержащей множество растворенных или суспендированных веществ. Среди них: производные терпенов, сахара, крахмальные зёрна, органические кислоты, стеролы и ферменты. Точный состав сильно различается у разных видов и даже у отдельных растений одного и того же вида. Крахмальные зёрна встречаются в латексе молочая, но их нет в гевее. В латексе фикуса много белка, в латексе мака снотворного много алкалоидов опиума. Из латекса дынного дерева получают фермент папаин. Сырьё для изготовления жевательной резинки добывают из латекса тропического дерева *Achras zapota*, растущего в Мексике, Центральной Америке и Венесуэле.

Каучук образуют около 2 000 видов растений, в том числе травы, кустарники, деревья и лианы. Он синтезируется только двудольными покрытосеменными растениями и не образуется у однодольных, голосеменных или низших растений. Особенно широко представлены каучуконосные виды в семействах молочайные, тутовые, кутровые, ластовневые и астровые. Большинство древесных каучуконосцев произрастает в тропиках. Единственное древесное растение умеренной зоны, образующее достаточно каучука для промышленного получения, – гваюла (*Parthenium argentatum*). Основным источником натурального каучука – тропическое дерево *Hevea brasiliensis* из семейства молочайные. Транс-изомер каучука – гуттаперчу – добывают, в основном, из гуттаперчевого дерева

³⁶ **Кора** – комплекс тканей, расположенных снаружи от камбия.

(*Palaquium gutta*), принадлежащего к семейству сапотовые.

Ни латекс, ни каучук не используются растениями в качестве запасных питательных веществ. Латекс редко образуется в паренхимных клетках (как у гваюлы), но синтезируется в млечных сосудах – каналах, образованных удлинением одиночных клеток или объединением многих специализированных клеток в сложные системы. У древесных растений (например, у гевеи) млечники находятся в коре в виде вертикальных трубок длиной до нескольких метров.

Алкалоиды. Составляют большую и сложную группу циклических соединений, содержащих азот. Строение молекул алкалоидов весьма разнообразно и нередко довольно сложно. Азот, как правило, располагается в гетероциклах, но иногда находится в боковой цепи. Чаще всего алкалоиды классифицируют на основе строения этих гетероциклов, либо в соответствии с их биогенетическими предшественниками – аминокислотами. Уже выделено около 2 000 различных соединений этой группы, некоторые из которых представляют интерес для фармакологии, например, морфин, стрихнин, атропин, колхицин, эфедрин, хинин и никотин. Наиболее часто они встречаются в травянистых растениях, некоторые обнаруживаются и в деревьях, в основном, тропических видов.

Алкалоиды накапливаются в отдельных органах: листьях, коре или корнях. Например, никотин синтезируется в корнях табака, но 85% его находится в листьях. Алкалоиды хинного дерева добывают из коры. Иногда алкалоиды встречаются в древесине. Древесина некоторых видов из семейств анакардовые, кутровые, молочайные, бобовые, рутовые, мареновые содержит так много алкалоидов, что вызывает дерматиты. Среди алкалоидов, добываемых из деревьев, наиболее известны алкалоиды хинного дерева, используемые для борьбы с малярией. Они встречаются у растущих в Андах представителей родов *Chinchona* и *Remijia* семейства мареновые. Некоторые алкалоиды – сильные яды (например, алкалоиды кураре).

Несмотря на широкое распространение алкалоидов в растениях, не обнаружена их существенная физиологическая роль.

Гликозиды. Широко распространённые природные соединения, состоя-

щие из углеводной части – гликона и остатка органического соединения, не относящегося к сахарам – агликона. Между собой гликозиды могут отличаться как структурой агликона, так и строением сахарной цепи. Своеобразными группами природных соединений являются цианогенные гликозиды. Широкое распространение они имеют среди растений семейства розанные, подсемейства сливовые, концентрируясь преимущественно в их семенах и косточках (например, гликозиды амигдалин и пруназин в семенах миндаля – *Amygdalus communis*).

Группа сердечных гликозидов, оказывающих стимулирующее влияние на сердечную мышцу, обнаружена у представителей 13 семейств растений. Наиболее изучены гликозиды семейств крестоцветные (желтушник, *Erysimum sp.*), кутровые (строфант, *Strophanthus sp.*), норичниковые (наперстянка, *Digitalis sp.*), ландышевые (ландыш, *Convallaria sp.*).

Сапонины – гликозиды, обладающие гемолитической и поверхностной активностью (детергенты), а также токсичностью для холоднокровных. Обнаружены у представителей 70 семейств растений, среди которых ведущее место занимают семейства гвоздичные и первоцветные.

Фенольные соединения. Представляют собой один из наиболее распространённых и многочисленных классов вторичных соединений с различной биологической активностью. К ним относятся вещества ароматической природы, которые весьма неоднородны по химическому строению и встречаются в растениях в виде мономеров, димеров, олигомеров и полимеров. К соединениям фенольной природы относятся кумарины, флавоноиды, хромоны, димерные соединения – лигнаны и полимерные соединения – лигнины.

Широко распространённой гетерогенной группой фенольных производных выступают танины. Особенно богаты танинами листья многих растений, проводящие ткани, перидерма, незрелые плоды, семенная кожура и патологические образования. Они встречаются в гиалоплазме, вакуолях и могут также импрегнировать (лат. *impraegno* – пропитывать) клеточные оболочки. Иногда они имеются во многих клетках данной ткани, а иногда лишь в одиночных клетках (танниновые идиобласты), разбросанных по всей ткани. Они могут локализоваться в

очень крупных клетках – танниновых мешках или полостях межклетников.

О функциях многих из синтезируемых растениями вторичных соединений, особенно терпенов и алкалоидов, известно мало. Терпены и алкалоиды – наиболее разнообразные соединения, чем любые другие группы веществ растительного происхождения. Каротиноиды, абсцизовая и гибберелловая кислоты выполняют важные физиологические функции в растениях, а некоторые эфирные масла и компоненты живицы, по-видимому, отпугивают вредителей или привлекают опылителей. В процессе эволюции растениями большое внимание уделялось возможным защитным функциям алкалоидов, гликозидов, фенольных и других соединений против патогенных организмов и фитофагов.

3.3 Клеточный сок

Клеточный сок – концентрированный водный раствор различных веществ. Формируется клеточный сок благодаря деятельности цитоплазмы, но его состав и консистенция значительно отличается от её свойств. Значение рН клеточного сока у большинства растений колеблется в пределах от 3,5-5,5, а рН цитоплазмы приближается к 7,0.

Состав и концентрация клеточного сока зависят от многих факторов: возраста, типа, функции клетки, условий среды обитания растения и его видовых особенностей. Вода составляет в клеточном соке более 90%. В ней растворены разнообразные минеральные и органические соединения (табл. 5). Вещества клеточного сока находятся в состоянии истинных или коллоидных растворов, реже принимают форму твёрдых включений (кристаллы, алейроновые зёрна) или капель (эфирные масла).

Соли органических кислот и минеральные ионы клеточного сока играют важную роль в осмотических процессах клетки. В клеточном соке накапливаются и хранятся ионы и различные соединения, которые могут нарушить метаболизм клетки. Примером таких веществ могут служить органические кислоты и их соли (оксалат кальция), пигменты (антоцианы), фенольные соединения (танины).

Состав клеточного сока вакуолей в клетках высших растений

I. ОРГАНИЧЕСКИЕ ВЕЩЕСТВА	
АЗОТИСТЫЕ	
Белки	протеины, протеиды
Ферменты	кислая фосфотаза, амилаза, глюкозидаза, протеиназа, РНКаза.
Аминокислоты	аспарагин, лейцин, тирозин и др.
Алкалоиды	хинин, морфин, никотин, колхицин, кофеин, кодеин, папаверин и др.
Гликоалкалоиды	соланин, дигиталин
БЕЗАЗОТИСТЫЕ	
Углеводы:	
моносахариды	глюкоза, фруктоза
дисахариды	сахароза, мальтоза
полисахариды	инулин, пектины, декстрины
Гликозиды	синигрин, амигдалин, кумарин, гесперидин, сапонин, ванилин
пигменты	антоцианы, антохлоры, флавоны
Дубильные вещества	танин, катехин и др.
Органические кислоты	щавелевая, яблочная, винная, лимонная, янтарная, салициловая, бензойная
Соли органических кислот	оксалаты, цитраты и др.
Терпеноиды, эфиры и др.	
II. НЕОРГАНИЧЕСКИЕ ВЕЩЕСТВА	
Вода	
Фосфаты калия, натрия, кальция	
Нитраты (селитры) калия, натрия	
Хлориды калия, натрия	
Сульфат кальция	
Иод, бром	

Контрольные вопросы

1. Что такое производные протопласта?
2. Что называется клеточной оболочкой, и какие функции она выполняет?
3. Охарактеризуйте химический состав и особенности организации клеточной оболочки.
4. Какие химические видоизменения клеточной оболочки существуют в природе?
5. Опишите процесс образования и роста клеточной оболочки.
6. В чём различие между первичной и вторичной оболочками клетки?
7. Что такое эргастические вещества клетки?
8. Запасные вещества клетки и особенности их локализации.
9. Кристаллы и вторичные метаболиты клетки, их многообразие и локализация.
10. В чём особенности химического состава клеточного сока.

Глава IV. МОРФОГЕНЕЗ КЛЕТОК И МЕЖКЛЕТОЧНЫЕ КОНТАКТЫ

4.1 Деление, рост и дифференциация клеток

Морфогенез (греч. *morphé* – вид, форма; *gnesis* – происхождение, возникновение) растительной клетки – процесс формообразования, возникновение новых форм и структур как в онтогенезе, так и в ходе исторического развития. Морфогенез растительных клеток определяется совместным действием факторов, специфичных для данного растения и общих для всех организмов (полярность, симметрия, морфогенетическая корреляция).

В онтогенезе клетки выделяют три главные стадии – деления, растяжения (роста) и дифференциации.

Для организованного роста растения необходимо, чтобы клетки в специализированных участках делились в определённой плоскости и в определённое время. Плоскость деления клетки обуславливается строением её цитоскелета и структурой полярности³⁷ (клетки, ткани, органа). Форма различных морфогенетических структур растения определяется вариациями в относительных соотношениях плоскостей деления клеток, в сочетании с растяжением клеток в определённом направлении.

Различают три типа деления клеток относительно условной оси клетки или части растения: поперечное, периклиналильное, антиклиналильное (рис. 32).

Поперечное деление – деление, перпендикулярное продольной оси клетки или данной части растения. Приводит к удлинению структуры, т.е. её росту в длину.

Периклиналильное деление (греч. *peri* – вокруг; *clino* – выгибаю, наклоняю) – деление клетки, параллельное окружности или ближайшей поверхности органа. Способствует утолщению структуры.

³⁷ Полярность (лат. *polaris*) – ориентация в пространстве морфологических процессов и структур организмов, приводящая к возникновению морфофизиологических различий на противоположных полюсах клеток, тканей, органов и организма в целом.

Антиклинальное деление (греч. *anti* – против; *clíno* – выгибаю, наклоняю) – деление клетки, перпендикулярное к ближайшей поверхности органа. Благодаря данному делению происходит увеличение площади поверхности структуры.

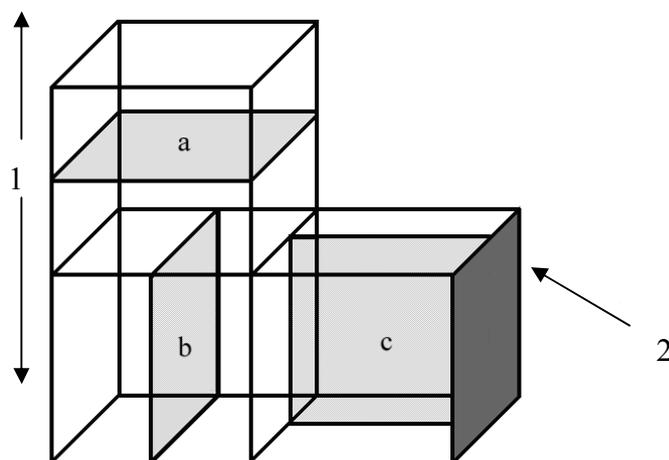


Рис. 32. Три плоскости деления клеток в типичном органе высшего растения.

1 – продольная ось органа; 2 – поверхность органа; а – поперечное деление (увеличение органа в длину); b – периклинальное деление (увеличение органа в толщину); с – антиклинальное деление (увеличение поверхности органа).

При характеристике осевых органов (корня, стебля, оси цветка или соцветия) вместо термина "периклинальное" деление обычно используют термин тангентальное деление (лат. *tangens* – касающийся) – деление, перпендикулярное радиусу, а антиклинальное деление называют радиальным (лат. *radius* – луч), происходящим параллельно радиусу.

Рост растительных клеток связан со скоростью растяжения участков клеточной оболочки, под воздействием вакуоли. Первый тип роста – симпластический (греч. *syn* – вместе; *plastós* – вылепленный), он характеризуется равномерным ростом оболочки на всем протяжении клетки (рис. 33, А). Второй тип роста – интрузивный (лат. *intrusus* – втолкнуемый), он проявляется в том, что отдельные участки клеточной оболочки имеют более высокую скорость роста, чем другие (образование разветвлённых и прозенхимных клеток) (рис. 33, В, С).

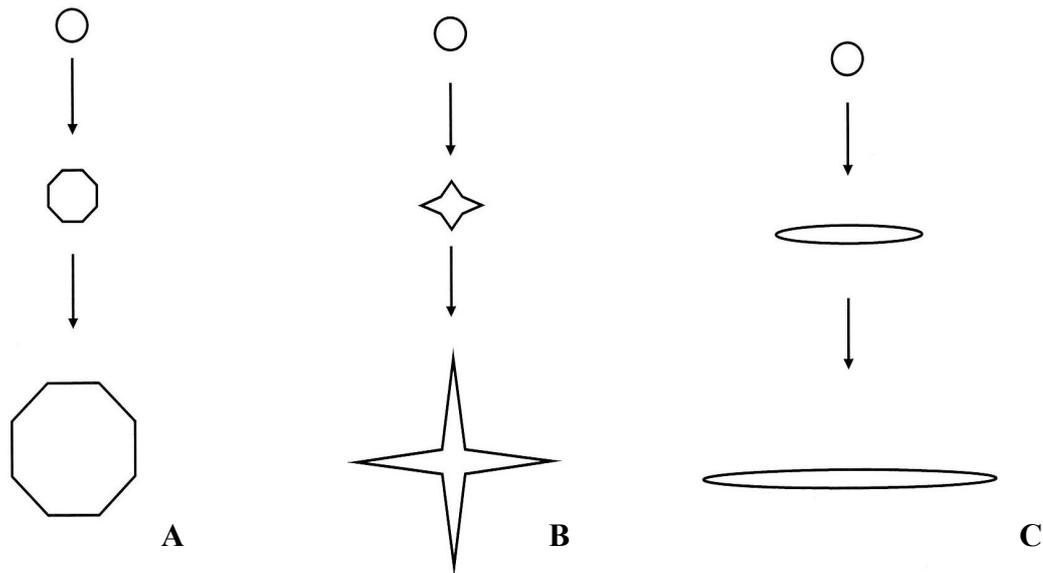


Рис. 33. Типы роста растительных клеток.

A – симластический рост. Оболочка растёт равномерно по всей поверхности клетки. B, C – интрузивный рост. Отдельные участки оболочки клетки имеют более высокую скорость роста, чем другие (A – паренхимная многогранная клетка; B – паренхимная звёздчатая клетка; C – прозенхимная клетка).

Дифференциация клетки — протекание физиологических и морфологических изменений в процессе развития клетки от меристематической до зрелой стадии, приводящих к приобретению клеткой определённой функции, т.е. клетка становится специализированной. В процессе дифференциации происходят существенные преобразования как протопласта, так и оболочки клетки. При прогрессивной дифференциации происходит усложнение строения протопласта (например, увеличивается ploидность). При регрессивной дифференциации происходит разрушение компонентов протопласта в результате лизиса, и клетка сохраняет лишь оболочку (покровные, водопроводящие, механические и др. клетки).

Основная функция ткани определяется характером дифференциации большинства из входящих в неё клеток. Но в составе ткани могут также присутствовать клетки другого строения, что приводит к неоднородности ткани и её полифункциональности.

При изучении строения тканей органов и частей растения, а также особенностей деления клеток этих структур часто применяют некоторые специальные термины:

Гиперплазия (греч. hyper – над, сверх; plasis – образование) – увеличение числа структурных элементов тканей вследствие избыточного новообразования клеток.

Дилатация (лат. dilatatio – расширение) – разрастание паренхимы за счёт деления клеток или роста их объёма, приводящее к увеличению диаметра стебля или корня.

Облитерация (лат. obliteratio – уничтожение) – сплющивание клеток или тканей у растений.

4.2 Клеточные контакты

Жёсткая клеточная стенка сильно ограничивает возможности взаимодействия клеток друг с другом в многоклеточном организме. Однако для преодоления этих ограничений клетками сформированы разнообразные структуры – межклеточные контакты. К ним относятся плазмодесмы, поры, ситовидные каналы и перфорации.

Плазмодесмы (от греч. *plásma* – вылепленное, оформленное; *desmós* – связь) (Э. Руссов, И. Горожанкин, 1879) – цитоплазматические тяжи в клеточной стенке, связывающие протопласты смежных клеток (рис. 34). Места скопления плазмодесм в первичной клеточной оболочке называют первичными поровыми полями.

Под электронным микроскопом плазмодесмы выглядят как узкие каналы (диаметром от 30 до 60 нм), выстланные плазматической мембраной (рис. 34, С, D). По оси канала из одной клетки в другую тянется цилиндрическая трубочка меньшего размера – десмотрубочка (десмотубула) (греч. *desmós* – связка), которая сообщается с эндоплазматическим ретикулумом обеих смежных клеток.

Десмотрубка напоминает цитоплазматические микротрубочки или жгутики простейших. Она состоит из 11 спирально расположенных белковых субъединиц. Вокруг десмотрубки локализуется гиалоплазма, которая во многих типах плазмодесм непосредственно не соединяется с цитоплазмой клеток. Иногда между клеточной стенкой и десмотрубкой откладывается особый углевод – каллоза. В плазмодесмах обнаружена АТФ-азная активность.

Плазмодесмы возникают в период образования клеточной пластинки, по причине неполного слияния секреторных пузырьков, поступающих к микротрубочкам фрагмопласта.

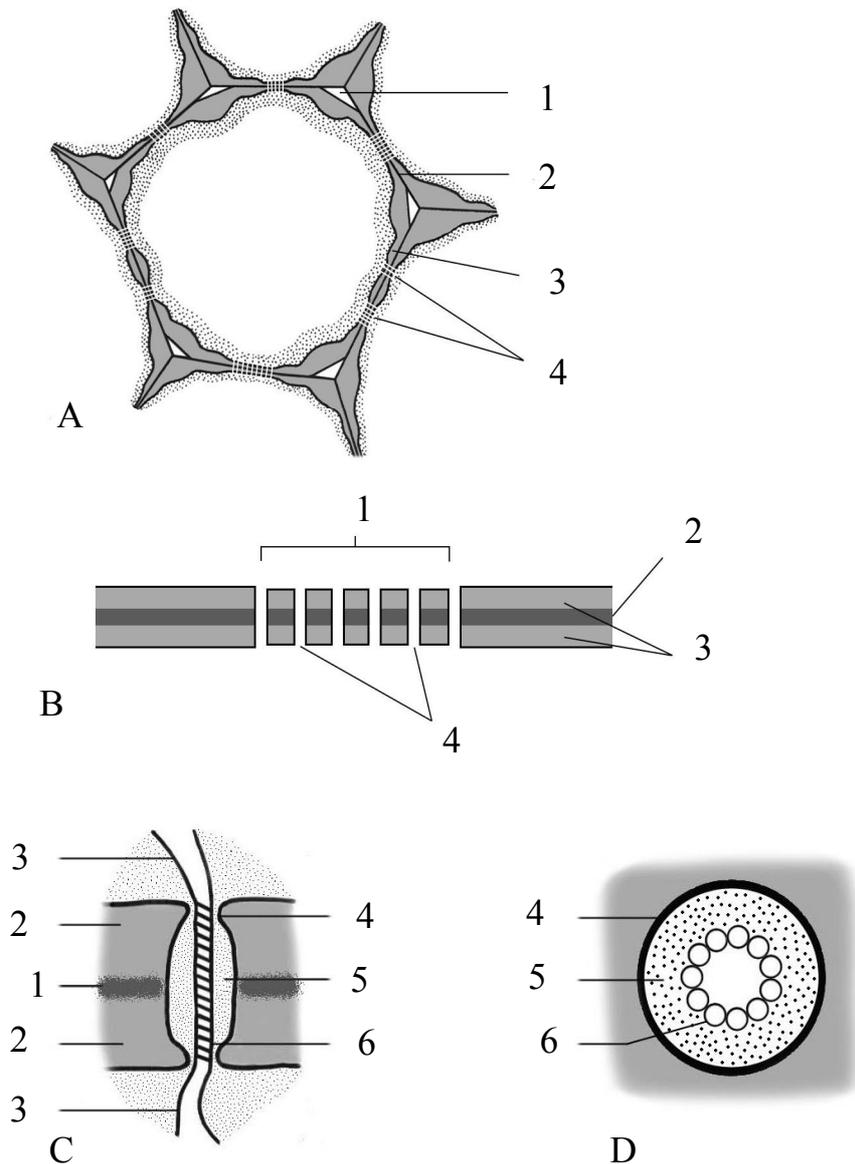


Рис. 34. Плазмодесмы.

А – паренхимная клетка с первичной оболочкой и поровыми полями: 1 – межклетник; 2 – срединная пластинка; 3 – первичная оболочка; 4 – плазмодесмы в первичных поровых полях.

В – разрез клеточной стенки в области первичного порового поля: 1 – первичное поровое поле; 2 - срединная пластинка; 3 – смежные первичные оболочки двух соседних клеток; 4 – плазмодесмы.

С, D – продольный и поперечный разрезы плазмодесмы: 1 – срединная пластинка; 2 – первичная оболочка; 3 – канал ЭПР; 4 – плазмалемма; 5 – гиалоплазма; 6 – десмотрубка.

Наличие плазмодесм обеспечивает непрерывность гиалоплазмы клеток, составляющих органы и ткани. Такая непрерывная система называется симпласт (греч. *sým* – вместе; *plastos* – вылепленный). Кроме того, за счёт плазмодесм обеспечивается единство эндоплазматического ретикулума, переходящего из клетки в клетку. Единый эндоплазматический ретикулум получил название эндопласт.

Таким образом, выделяется три непрерывных компартмента в живых растительных тканях – это:

- единая протоплазма – симпласт;
- непрерывный ретикулум – эндопласт;
- клеточные стенки и межклетники – апопласт.

Плазмодесмы обнаружены у всех групп растений – от водорослей до покрытосеменных. Нет их лишь в репродуктивных клетках. Плазмодесмы размещаются в стенке группами или равномерно по всей стенке. Обычно в стенках, расположенных под прямым углом к продольной оси клетки, их больше, чем на боковых. Так, в поперечных стенках коры листьев табака обнаружено 21-24 плазмодесмы на 100 мкм^2 , а на боковых – 7-9. В среднем насчитывается от 0,02 до 140 плазмодесм в квадратном микрометре стенки.

Поры (греч. *poros* – отверстие) – перерывы во вторичной клеточной оболочке. Пора представляет собой канал соединяющий внутреннюю часть вторичной оболочки с наружной частью первичной. Поры двух смежных клеток обычно располагаются друг против друга, образуя пару пор (рис. 35).

Пора имеет два отверстия: внутреннее, открывающееся во внутрь клетки, и наружное, обращенное к первичной клеточной оболочке. Между наружным и внутренним отверстиями поры находится полость, имеющая вид канала или камеры. Наружное отверстие поры ограничено поровой мембраной (замыкающей пленкой поры) – совокупностью первичных оболочек смежных клеток и расположенной между ними срединной пластинкой.

По форме полости обычно различают поры 2-х типов: простые и окаймлённые. На срезе у клетки с мощной вторичной оболочкой простые поры имеют

вид радиальных каналов. Поровые каналы имеют одинаковый диаметр от наружного до внутреннего отверстия. На поперечном разрезе простой поры эти каналы могут иметь разную форму: чаще – округлую, реже – щелевидную (эллиптическую или крестообразную). Округлые каналы простых пор обычно формируются в паренхимных клетках, щелевидные – в прозенхимных. Обычно к простым порам в живых клетках приурочены и плазмодесменные каналы, которые сосредотачиваются на тонких участках первичных оболочек – первичных поровых полях. В поровой мембране могут насчитываться десятки плазмодесм.

У окаймлённых пор выросты вторичных клеточных оболочек формируют окаймление, нависая над поровой мембраной, и образуют камеру поры. Поровая камера, ограниченная окаймлением, открывается в полость клетки через внутреннее отверстие в окаймлении – апертуру поры. Диаметр апертуры намного меньше диаметра наружного отверстия окаймлённой поры. Окаймлённые поры характерны для водопроводящих элементов древесины.

У голосеменных растений у окаймлённой поры в средней части поровой мембраны образуется линзовидное утолщение – торус (лат. *torus* – выпуклость), а её периферическая часть становится рыхлой и эластичной (рис. 35, В). При изменении давления воды в смежных водопроводящих элементах древесины торус смещается и закрывает апертуру поры. В таком состоянии пора не функционирует и называется закрытой.

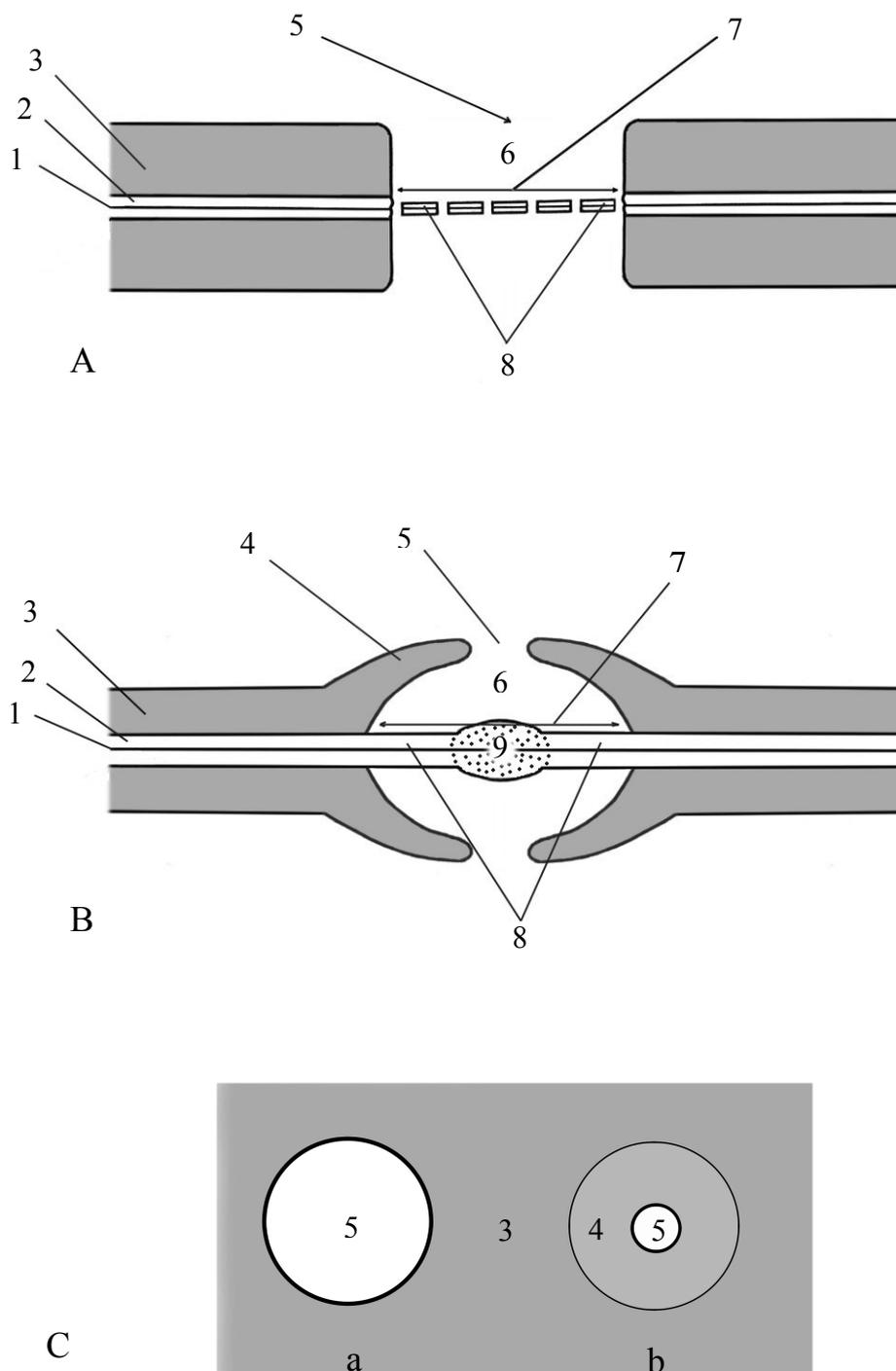


Рис. 35. Строение пор.

А – схема строения пары простых пор; В – схема строения пары окаймлённых пор; С – вид простой (а) и окаймлённой (б) пор в плане (из полости клетки):

1 – срединная пластинка; 2 – первичная оболочка; 3 – вторичная оболочка; 4 – окаймление (часть вторичной оболочки, нависающая над полостью поры в форме свода); 5 – внутреннее отверстие поры; 6 – полость поры; 7 – наружное отверстие поры; 8 – замыкающая пленка поры или поровая мембрана (совокупность двух первичных оболочек и срединной пластинки); 9 – торус (центральная утолщенная часть замыкающей пленки поры, состоящая из срединной пластинки и двух первичных оболочек).

Перфорации (лат. *perforo* – пробиваю) – сквозные отверстия в стенках сосудов, предназначенные для прохождения воды (рис. 36). Сосуд – это длинная трубка, составленная из мёртвых специализированных клеток – члеников сосудов. Перфорации у члеников сосудов обычно располагаются на их поперечных стенках (реже и на боковых). Боковые стенки сосуда (членика) содержат поры простые или окаймлённые. Образование перфораций происходит путём ослизнения клеточных оболочек.

Часть стенки сосуда с перфорациями называется перфорационной пластинкой. Перфорационная пластинка может иметь одну или несколько перфораций.

Ситовидные каналцы – каналы в клеточных стенках ситовидных элементов флоэмы, через которые проходят цитоплазматические тяжи (рис. 37). В структурном отношении они сходны с плазмодесмами, но имеют больший диаметр, от 0,15 мкм до 15 мкм. К ситовидным элементам относятся ситовидные клетки и ситовидные трубки. Ситовидная трубка представляет собой продольный ряд высокоспециализированных клеток – члеников (элементов) ситовидной трубки.

Морфологическая специализация ситовидных элементов выражается в образовании на их клеточных оболочках ситовидных полей и в изменении состояния протопластов (разрушения ядра, тонопласта, диктиосом и др.). Ситовидное поле – это участок клеточной стенки, пронизанный многочисленными ситовидными каналцами, через которые сообщаются протопласты соседних ситовидных элементов. По строению ситовидные поля напоминают первичные поровые поля, пронизанные плазмодесмами, которые характерны для первичных оболочек живых паренхимных клеток.

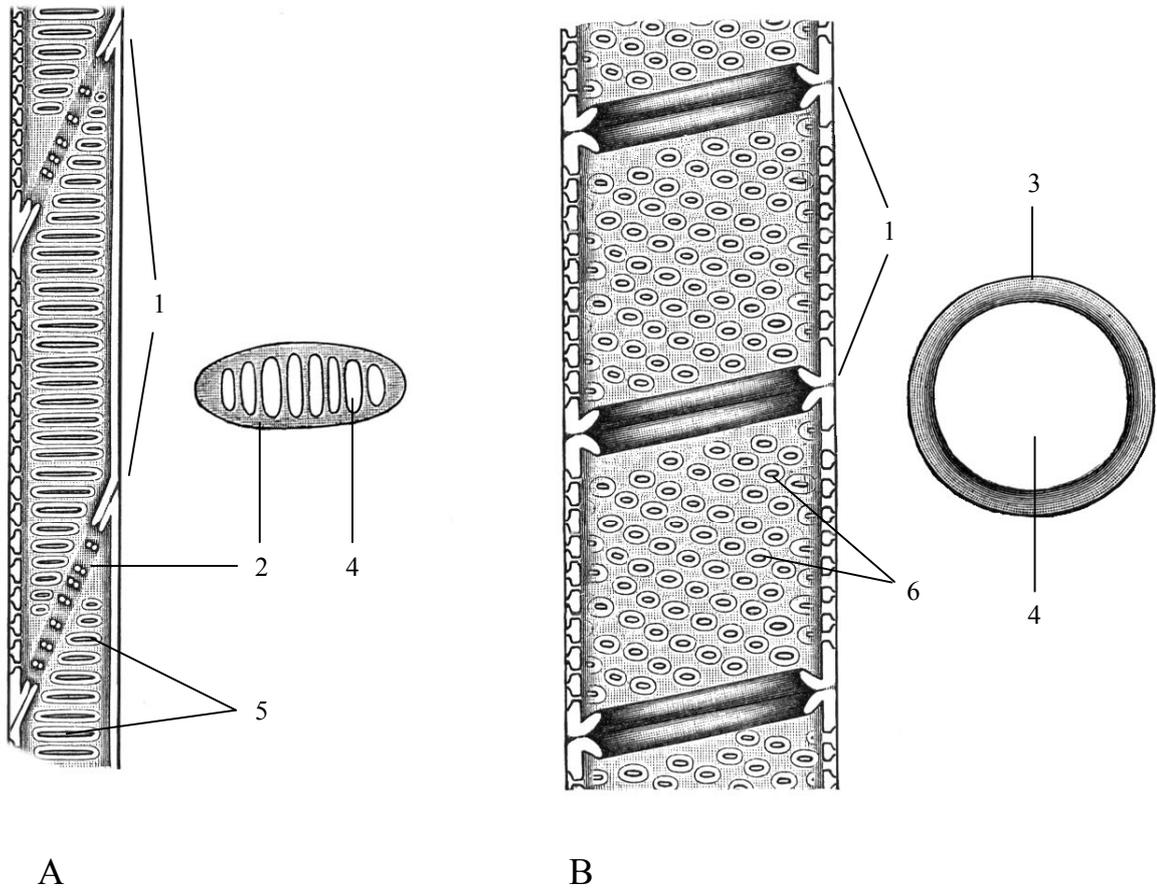


Рис. 36. Перфорации.

А – лестничный сосуд на продольном разрезе; В – точечный сосуд на продольном разрезе.

1 – членик сосуда; 2 – сложная перфорационная пластинка; 3 – простая перфорационная пластинка; 4 – перфорация; 5 - простые поры; 6 – окаймленные поры.

Особенностью ситовидного канальца является наличие в его стенке каллозы³⁸, которая откладывается снаружи плазмалеммы. При рассмотрении с поверхности (изнутри ситовидного элемента) ситовидное поле выглядит как углубление в оболочке клетки с темными точками, представляющими собой заполненные содержимым отверстия ситовидных канальцев, каждое из которых окружено кольцом каллозы. На срезе ситовидные поля выглядят также как тонкие места в клеточной стенке, пронизанные канальцами, соединяющими одну клеточную полость с другой. Канальцы выстланы каллозой и заполнены гиалоплазмой.

Части клеточной стенки, несущие высокоспециализированные ситовидные поля (с бóльшим диаметром ситовидных канальцев), называют ситовидными пластинками. Ситовидная клетка – это элемент с относительно малоспециализированными ситовидными полями, не отличающимися резко друг от друга во всех местах оболочки клетки. Членик ситовидной трубки – это элемент, у которого имеются высокоспециализированные ситовидные поля в определённых участках клетки. Такие участки называются ситовидными пластинками. Членики ситовидных трубок, смыкаясь концами, образуют длинные ряды (ситовидные трубки); при этом общие части клеточных оболочек несут ситовидные пластинки. На боковых клеточных оболочках, общих для двух соседних ситовидных трубок, развиваются малоспециализированные ситовидные поля (иногда и на этих стенках могут встречаться ситовидные пластинки).

³⁸ Каллоза – это углевод, полимер, состоящий из остатков глюкозы, соединённых β -1,3-связями в спиральную цепочку. В молекуле целлюлозы гликозидные остатки соединены β -1,4-связями в прямую цепочку.

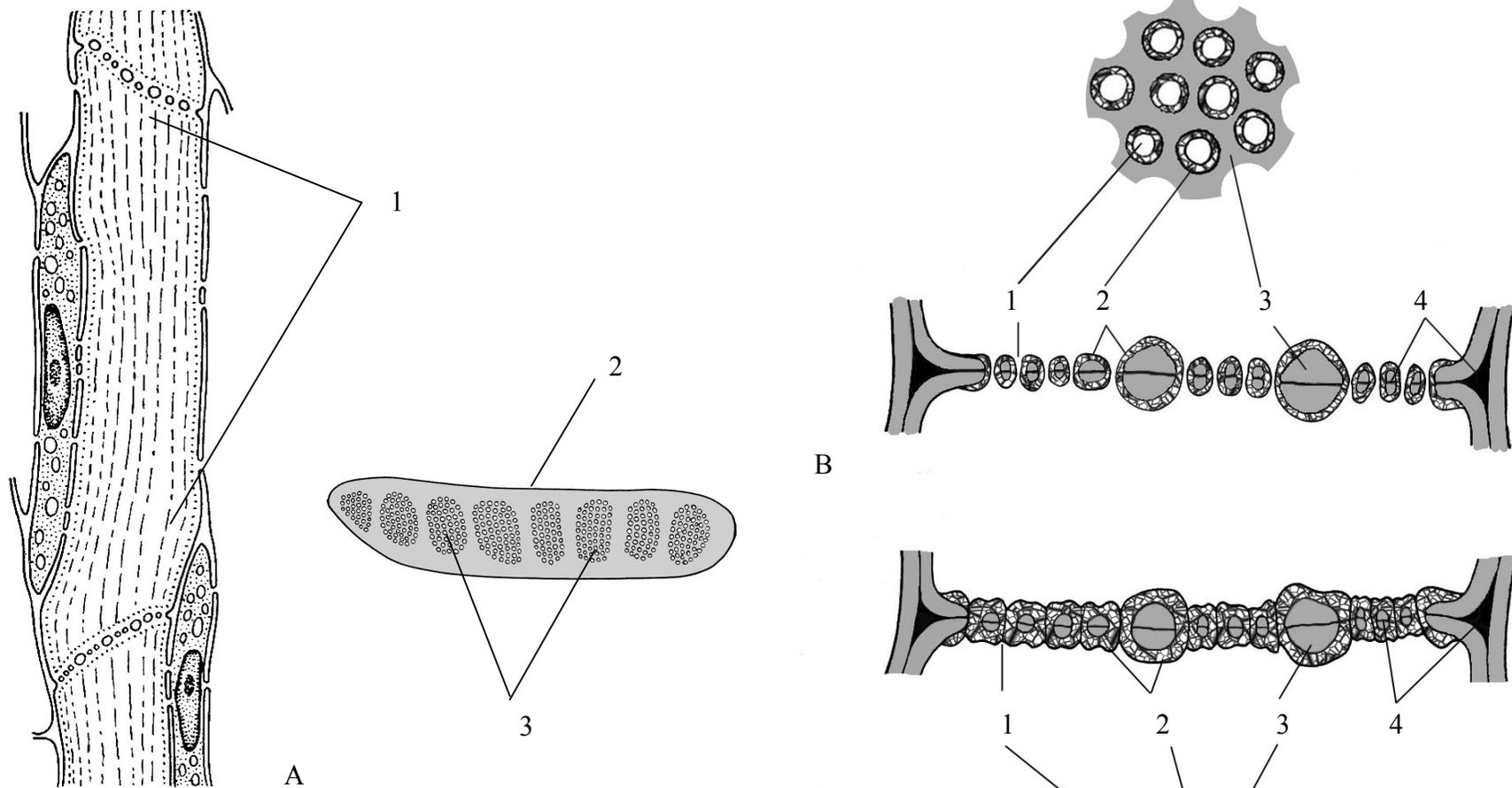


Рис. 36. Ситовидные каналцы.

А – Фрагмент ситовидной трубки: 1 – членик ситовидной трубки; 2 – ситовидная пластинка; 3 – ситовидные поля. В – Схематическое изображение ситовидной пластинки на продольных и поперечных срезах при разном содержании каллозы в ситовидных каналах: 1 – содержимое ситовидного каналца; 2 – каллоза; 3 – целлюлоза; 4 – срединная пластинка.

4.3 Неклеточные контакты

Рост и изменение формы клеток в дифференцирующейся ткани сопровождается разнообразными перестройками в расположении клеток. Одним из примеров таких процессов может служить образование межклетников. Межклетники – пространства, образующиеся между первичными клеточными оболочками трёх и более соседних клеток ткани. Обычно межклетники характерны для зрелых тканей, но могут встречаться также и в меристематических тканях, где делящиеся клетки активно дышат. В определённых случаях развитие межклетников не нарушает общего расположения клеток, в других – морфология развития ткани в результате формирования межклетников сильно изменяется. Межклетники характерны для фотосинтезирующих тканей всех групп наземных растений от печеночников до покрытосеменных. Более или менее богата межклетниками паренхима корней, сердцевина стеблей. Развитая сеть межклетников формируется в теле водных и болотных растений.

Причинами формирования межклетников могут быть: неравномерный рост клеточных оболочек; высокая скорость роста отдельных клеток ткани, по сравнению с соседними; биохимические процессы, приводящие к лизису и разрушению клеток; механические напряжения в теле растения, вызывающие разрыв клеточных оболочек или отрыв клеток от соседних, мацерация тканей.

В зависимости от способа формирования различают три основных вида межклетников.

1. Схизогенные (греч. *schízo* – раскалываю; *génos* – происхождение) образуются путём расхождения смежных первичных клеточных оболочек³⁹ (устычные щели, полости фотосинтезирующей ткани листа, воздухоносные продольные ходы в органах водных растений, смоляные каналы зонтичных, многих сложно-

³⁹ Расхождение оболочек смежных клеток при образовании межклетника, происходящее вследствие растворения срединной пластинки, носит название **мацерация** (лат. *masceo* – размягчаю).

цветных, хвойных).

2. Рексигенные (греч. *rexís* – разрыв; *génos* – происхождение) образуются путём разрыва клеточных оболочек (полости в междоузлиях стеблей злаков, губоцветных).

3. Лизигенные (греч. *lysis* – растворение; *génos* – происхождение) образуются путём растворения и распада целых клеток (воздухоносные полости в корнях злаков и осок, секреторные вместилища околоплодника citrusовых, листьев эвкалипта, руты, хлопчатника).

У некоторых растений межклетники могут образовываться смешанным путём. Например, у кипарисовых смоляные вместилища формируются в начале схизогенным путём, а затем – лизигенным. В стеблях рододендронов крупные межклетники возникают рексигенно-лизигенно. Крупные кристаллоносные клетки, находящиеся в тканях стебля, начинают в определённый момент разрушаться. Данный процесс сопровождается разрывом клеточных оболочек (из-за их чрезмерного увеличения объёма) и их растворением.

Схизогенные межклетники имеют ровные очертания и иногда характеризуются симметричным расположением. Лизигенные и рексигенные пространства ограничены разрушенными стенками и поэтому имеют неопределённую форму и распределены несимметрично.

Пространство межклетника может быть заполнено воздухом или различными веществами, выделяемыми из клеток окружающих полость. Полости межклетников могут иметь разнообразную форму: шарообразную, продолговатую, в виде длинных каналов или ходов. Часто полости отдельных межклетников объединяются в единую систему, пронизывающую все тело растения от корней до листьев.

На основании изучения проницаемости растительных органов высших растений для различных газов, была предложена концепция, согласно которой у растений существует две системы межклетников – сплошная и прерывистая.

Функции межклетников:

1) пространства для депонирования продуктов секреции (слизей, терпенов,

бальзамов, таннинов и т.п.);

2) воздухопроводы для газообмена в тканях и органах;

3) структурная – облегчение веса тела и сохранение прочности структур (например, у водных растений).

Контрольные вопросы

1. Какие типы деления клеток вы знаете? В чём их особенность?
2. Как происходит рост и дифференциация растительных клеток?
3. Что такое плазмодесмы? Каково их строение?
4. Что такое поры? В чём различие между простой и окаймлённой порой?
5. В чём различие между перфорацией и ситовидным канальцем?
6. Что называется межклетниками и каковы их функции? Какие существуют способы образования межклетников?

ГЛАВА V. ОСОБЕННОСТИ ЭВОЛЮЦИИ КЛЕТОК ВЫСШИХ РАСТЕНИЙ

Происхождение высших наземных растений (эмбриофитов) связывают с разными отделами водорослей, и на этот счёт существует целый ряд гипотез. На современном этапе претендентами на роль предков высших растений выступают два отдела водорослей – зелёные и харовые. Основным признаком, указывающим на родство между данными таксонами водорослей и высшими растениями, принимается фрагмопластный тип цитокинеза.

В эволюции высших растений на клеточном и тканевом уровнях можно выделить ряд важных направлений, отражающих их успех в адаптации к наземным условиям:

1. Изменение клеточных структур.
2. Развитие процессов дифференциации и специализации клеток, в том числе появление функционирующих мёртвых клеток.
3. Формирование новых типов межклеточных связей.
4. Развитие неклеточных структур – межклетников.
5. Образование быстрого и однонаправленного движения веществ между клетками (апопласт, симпласт) за счёт формирования транспортной системы.
6. Интеграция клеток (трофическая, механическая, защитная).

Успех освоения высшими растениями суши связан с глобальными перестройками организма на клеточном уровне и с усложнением строения тела – появлением систем тканей и органов. Адаптируясь к новой среде, растения столкнулись с целым рядом сложных проблем.

Проблема 1 – изменение плотности среды и усиление влияния гравитации на отдельные клетки и организм в целом. Возникла необходимость в стабилизации формы клеток и в опоре для многоклеточного тела.

Решение проблемы. Целлюлозная клеточная оболочка, тургесцентность клеток, лигнификация клеточной оболочки, появление мёртвых специализированных клеток (механические клетки).

Проблема 2 – опасность обезвоживания клеток. Требуется сохранение влаги в организме.

Решение проблемы. Кутинизация и суберинизация клеточной оболочки, крупная вакуоль.

Проблема 3 – увеличение содержания кислорода в среде и изменение количества световой энергии и спектрального состава света. Интенсификация обмена веществ.

Решение проблемы. Изменение фотосинтетического аппарата, специализация клеток (фотосинтезирующие клетки).

Проблема 4 – неравномерность распределения в жизненном пространстве основных ресурсов: воды, минеральных веществ, света, углекислого газа. Различные части растения получают неодинаковый доступ к ресурсам.

Решение проблемы. Межклеточные связи, специализация клеток (эпидермальные, ассимилирующие, всасывающие, проводящие клетки), появление мёртвых клеток и межклетников.

Проблема 5 – агрессивное воздействие ряда факторов среды (перепад температуры, влажности, биотические воздействия и др.).

Решение проблемы. Химические видоизменения клеточной оболочки, функциональность мёртвых клеток.

Рассмотрим некоторые эволюционные изменения структур растительной клетки, определяющих её специфику: клеточной оболочки, пластидной и вакуолярной систем, включений.

1. Клеточная оболочка. Клеточная оболочка высших растений сформировалась путём усовершенствования структур, полученных от их водных предков – водорослей. В отделе зелёных водорослей клеточная оболочка подробно изучена у относительно немногих его представителей, но, тем не менее, установлено большое разнообразие её структуры и состава. Выделено три основные категории организации клеточных оболочек:

- 1) оболочки, состоящие преимущественно из фибрилл целлюлозы (кладофоровые, сифонокладиевые);

- 2) оболочки с нечеткой организацией фибрилл целлюлозы и большой долей веществ матрикса (ульвовые, эдогониевые);
- 3) оболочки, не содержащие целлюлозных фибрилл (вольвоксовые). Роль каркаса выполняют фибриллы ксиланы (каулерпа) или маннозы (ацетобулярия, кодиум), погруженные в матрикс.

Клеточные оболочки представителей отдела харовых состоят из целлюлозных микрофибрилл и в большинстве случаев пропитаны известью.

Таким образом, клеточная оболочка рассмотренных водорослей двухкомпонентная и включает аморфное основное вещество (матрикс) и погруженные в него фибриллы полисахаридов (каркас) целлюлозы или ксилана, маннана. Для клеточной оболочки характерны неоднородность и слоистость. Слои могут отличаться по толщине, плотности, химическому составу. В наружных слоях преобладают пектиновые компоненты и полимерные полисахариды (например, хитин у хлореллы, эдогониума), спорополленин (хлорелла, сценедесмус, тетраструм), во внутренних – фибриллярные.

Отсутствие фибрилл делает клеточные оболочки гомогенными (вольвокс). Если фибриллярный компонент развит слабо или отсутствует, клеточная оболочка может интенсивно пропитываться (инкрустироваться) различными веществами, которые заимствуются из окружающей среды, например, соли железа (вольвокс) или кальция (харовые). Может наблюдаться и адкрустация клеточной оболочки, например, кутинизация оогония у эдогониума, ослизнение одноклеточных зелёных водорослей (пальмелла, диктиосфериум, факотус).

Выход растений на сушу поставил клетку перед необходимостью усиления фибриллярного аппарата её клеточной оболочки. Это обстоятельство, с одной стороны, было вызвано новыми условиями окружающей среды (уменьшение плотности среды и усиление воздействия гравитации, действие механических факторов), а с другой – изменениями растительного организма – увеличением размера тела растения, как залога успеха в освоении пространства и производства зачатков расселения.

В сложившихся условиях оптимальным веществом для формирования каркаса становится целлюлоза. Ни хитин, ни структурные гемицеллюлозы не смогли выполнить новую задачу, судя по небольшим размерам ныне живущих растений, содержащих в клеточных оболочках эти вещества. Хитин остается структурным компонентом наземных и водных организмов, осуществляющих гетеротрофное или миксотрофное питание. Доступность органических форм азота позволяет этим организмам не "экономить" азот и использовать азотсодержащие соединения для создания клеточных оболочек.

В процессе эволюции растений на суше в клеточной оболочке изменяется соотношение веществ каркаса и матрикса, расположение фибриллярных элементов, состав инкрустирующих и адкрустирующих веществ в зависимости от специализации растительных клеток.

2. Пластидная система. Эволюция фотосинтетического аппарата на клеточном уровне сопряжена с увеличением ассимилирующей поверхности клеток (за счёт усложнения ультраструктуры, размера и количества хлоропластов) и фотохимической активности самих пластид.

Хлоропласты в наземных условиях претерпели изменения в сторону стабилизации формы и размера. Форма стала дисковидной в виде двояковыпуклой линзы, размер – в пределах 5 мкм. Количество зелёных пластид в клетке может варьировать от одной у антоцероса (моховидные), 2-3 – у пиперомии (покрытосеменные), до 100 и более у мниума (моховидные), но в среднем составляет несколько десятков. Расположение пластид в клетке только париетальное (лат. *parietalis* – стенной).

Набор пигментов хлоропласта представлен хлорофиллом а (основной пигмент синевато-зелёного цвета) и хлорофиллом b (вспомогательный пигмент жёлто-зеленого цвета), содержащимися примерно в соотношении 3:1, а также другими вспомогательными пигментами – каротиноидами и ксантофиллами.

Фотосинтетической единицей хлоропласта является грана. Функциональный аналог граны – пиреноид, который характерен для многих хроматофоров

водорослей, у наземных растений исчезает и заменяется граной (сохраняются пиреноиды у представителей моховидных класса антоцеротовых).

У наземных растений усложняется онтогенез пластид, и возникают их разнообразные формы, различающиеся по содержанию фотосинтетических пигментов, строению и функциям: хлоропласты – ассимилирующие пластиды, лейкопласты – запасные, хромопласты – защитные. В онтогенезе пластиды связаны взаимными превращениями (рис. 38).

Развитие всех пластид начинается с их незрелых предшественников – зопластов (пропластид), присутствующих в эмбриональных клетках. Судьба зопластов определяется потребностями дифференцированных клеток и внешними факторами. В темноте зопласты превращаются в этиопласты, внутренние мембраны которых формируют кристаллоподобную структуру (проламеллярное тельце), содержащую протохлорофилл (предшественник хлорофилла жёлтого цвета). На свету этиопласты преобразуются в хлоропласты, в результате превращения протохлорофилла в хлорофилл и синтеза новых мембран, пигментов, фотосинтетических ферментов, компонентов электронтранспортной цепи.

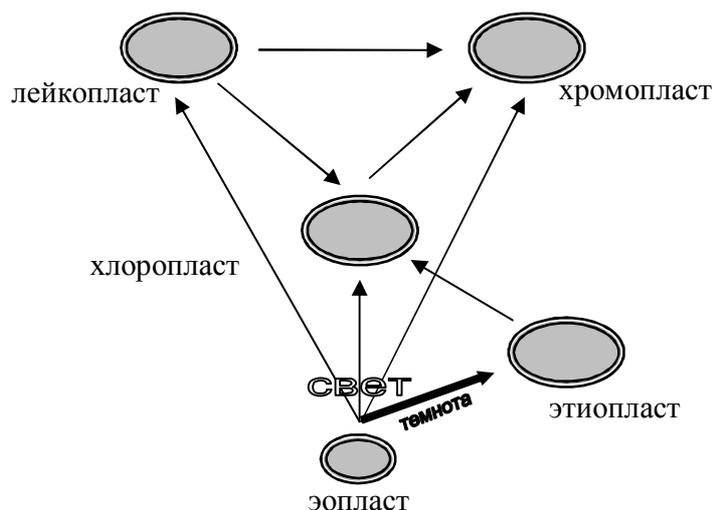


Рис. 38. Схема превращения пластид у высших растений.

Лейкопласты возникают из эопластов и кроме крупных размеров немногим отличаются от них. Они характерны для зрелых клеток, закончивших рост и дифференциацию. Хромопласты образуются из хлоропластов и значительно реже из лейкопластов (например, в клетках корня моркови). В основном хромопласты представляют собой дегенерирующие формы пластид, подвергнувшиеся липофанерозу (греч. lípos – жир; phanerós – явный, открытый) – распаду липопротеидных комплексов. При разрушении ламелл хлоропластов выделяются липидные капли, в которых хорошо растворяются различные пигменты (например, каротиноиды).

Хотя пока еще точно не установлено, чем определяется превращение эопласта в ту или иную форму пластид, известно, что существенную роль в регуляции этого процесса играет ядерный геном.

3. Вакуолярная система. В типичной живой специализированной клетке вакуоль становится важнейшей структурой в вакуолярной системе. Она занимает центральное положение в клетке и её основной объём. Гиалоплазма и органоиды оттесняются к периферии клетки и оказываются расположенными между двумя мембранами – плазмалеммой и тонопластом. В условиях интенсивного обмена веществ такое строение клетки позволяет живому содержимому, где протекают основные метаболические процессы, эффективно обмениваться веществом и энергией с внешней средой, соседними клетками, клеточным соком (внутренней средой). Вакуоль в новых условиях выступает пространством для воды и других соединений и оказывает влияние на водный баланс клетки и её метаболизм в целом. Таким образом, вакуоль становится одной из главных структур клетки, обеспечивающих её гомеостаз.

Вакуоль обеспечивает рост клетки. В большинстве случаев увеличение объёма клетки происходит неравномерно, в основном за счёт увеличения объёма вакуоли, а не цитоплазмы. Сохранение постоянного количества цитоплазмы, обогащенной азотом, снижает метаболические затраты на создание больших клеток. Это даёт преимущества в наземных условиях, где азот выступает лимитирующим фактором.

Тем не менее, рост клетки это сложный процесс, который не сводится лишь к простому увеличению объёма клетки. Клеточный рост определяется двумя основными процессами:

- растяжение клеточной стенки и восстановление тургора;
- приобретение клеткой определённой формы, за счёт жесткости одних областей клеточной оболочки и размягчения и растяжения других участков.

4. Включения или эргастические вещества. Наземные условия повлияли не только на структуру растительной клетки, но и на обменные процессы, протекающие в ней. Ярким отражением метаболических преобразований в клетках высших растений служат их включения или эргастические вещества, многие из которых тесно связаны с процессом специализации клеток.

Запасные питательные вещества. В процессе существования растительного организма на суше накопление резервов питательных веществ необходимо для выживания в условиях изменения жизненно необходимых факторов. Хотя главным запасным продуктом у наземных растений является крахмал, запасаются и другие вещества, в том числе липиды, белки, растворимые углеводы, гемицеллюлозы. Запасные углеводы накапливаются преимущественно в клетках паренхимы.

Вещества клеточной оболочки. В наземных условиях оболочка растительной клетки приобрела ряд важных компонентов, накопление которых способствует изменению её свойств и специализации клетки в целом. Эволюционное развитие автотрофного типа питания привело к возрастанию доли безазотистых соединений в клеточной стенке.

Липидными компонентами клеточной оболочки, появившимися в процессе эволюции на суше, являются кутин, суберин и воск.

Кутин и воск образуют кутикулу, прикрепленную к оболочке эпидермальной клетки слоем пектина. Помимо роли в уменьшении потерь воды, по мнению некоторых исследователей, кутикула служит преградой для вторжения патогенных организмов, избытка влаги и ультрафиолета. Появление кутикулы снизило потери воды клетками растения, но затруднило их газообмен. Это обстоятельство

во стимулировало процесс дифференциации и специализации покровных клеток растения на эпидермальные покровные и парные устьичные, разделённые межклетником – устьичной щелью.

Суберин накапливается в виде слоя – пластинки во вторичной оболочке клетки, но всегда изолирован от полости клетки целлюлозным слоем. Слои суберина обычно чередуются со слоями воска. Опробковевшие клетки составляют периферические ткани растения, защищая его от потери воды и других неблагоприятных факторов, в том числе паразитов и инфекций. Кроме того, суберинизация характерна для клеток, сосредоточенных в местах травмирования растения.

Широко распространённым вторичным соединением наземных растений, которое появляется в связи с наземным образом жизни, является лигнин. Это высокополимерное аморфное ароматическое соединение вызывает одревеснение клеточной оболочки. Интенсивность одревеснения клеточной оболочки уменьшается по мере увеличения в ней количества целлюлозы, т.е. от её наружных слоев к внутренним (от первичной клеточной оболочки к вторичной). Сильному одревеснению подвергается также срединная пластинка. Процесс одревеснения заключается в вытеснении веществ матрикса лигнином. Благодаря лигнификации оболочка клетки наземных растений приобрела твёрдость и прочность на сжатие, что позволило обеспечить растение новой механической системой – склеренхимной (наряду с уже существовавшей тургорной) и новой системой проведения воды и минеральных веществ при помощи трахеид и сосудов.

Лигнин не обнаружен у ископаемых океанских и современных водных растений. У вторичноводных растений лигнин практически полностью исчезает (например, у кувшинки и кубышки). У современных наземных растений его нет у слоевищных и мхов. У некоторых мхов обнаружено незначительное количество ароматических соединений в клеточной стенке, но настоящий лигнин появляется только у высших споровых.

В целом разнообразие вторичных метаболитов клеток высших растений очень велико. Фенолы, танины, алкалоиды, терпеноиды играют важную роль в иммунитете растений против патогенной микрофлоры. Возможная роль алка-

лоидов также заключается в поддержании рН клетки, в транспорте и резервации азота, а также они выступают субстратом для дыхания. Индольные и фенольные соединения принимают участие в регуляции роста и аллелопатии.

Биосинтез вторичных соединений имеет значение и для выведения балласта. Совершенно очевидно, что часть вторичных соединений используется для детоксикации избыточных и ненужных соединений клетки, для обеспечения эффективного взаимодействия организмов в экосистеме или для биосинтеза веществ, выполняющих роль медиаторов. В то же время роль многих вторичных метаболитов до сих пор неясна.

Контрольные вопросы

1. Перечислите основные направления в эволюции высших растений на клеточном и тканевом уровнях.
2. Какие изменения претерпела в процессе эволюции клеточная оболочка высших растений по сравнению с водорослями?
3. В чём проявилась эволюция пластидной системы высших растений?
4. Охарактеризуйте с эволюционной точки зрения роль вакуоли и эргастических веществ у высших растений.

Глава VI. МЕТОДЫ ИЗУЧЕНИЯ РАСТИТЕЛЬНОЙ КЛЕТКИ

Для изучения растительных клеток в настоящее время разработано и применяется множество методов, возможности которых определяют уровень наших знаний в этой области. Успехи в изучении биологии клетки, включая наиболее выдающиеся достижения последних лет, как правило, связаны с разработкой и применением новых методов. Поэтому для более полного понимания науки о клетке необходимо иметь представление и о методах её исследования.

6.1. Световая микроскопия

Самым ранним, наиболее доступным и распространённым методом изучения клетки является микроскопия. Начало изучения клетки фактически было положено с изобретением светового оптического микроскопа⁴⁰.

Невооруженный человеческий глаз имеет разрешающую способность около $\frac{1}{10}$ мм. Это означает, что если смотреть на две линии, которые находятся друг от друга на расстоянии меньше 0,1 мм, они сливаются в одну. Чтобы различить структуры, расположенные более тесно, применяют оптические приборы, например, микроскоп.

Микроскоп (от греч. *micrós* – малый; *scopéō* – смотрю) – прибор, позволяющий получать увеличенное изображение объектов и структур, недоступных глазу человека. В практике медико-биологических исследований применяются методы световой и электронной микроскопии. Световые микроскопы могут увеличивать объект размером от 0,5 мкм с разрешением элементов объекта до 0,1 мкм более чем в 1500 раз, а электронные микроскопы – в 20 000 раз. Таким обра-

⁴⁰ Изобретение микроскопа обусловлено скачком в развитии оптики в XVI-XVII вв. Первый микроскоп был смонтирован в Нидерландах потомственными оптиками Захарием и Хансом Янсенами в 1590 г. в виде трубки с двумя выпуклыми линзами и имел увеличение от 3 до 10 раз. Г. Галилей (1610 г.) сконструировал микроскоп путём сочетания линз в свинцовой трубке с разрешением от 40 до 300 раз. Антони ван Левенгук в 1674 г. изготовил линзы с разрешением почти в 300 раз, что позволило ему проводить простые научные наблюдения.

зом, лучший световой микроскоп примерно в 500 раз улучшает человеческий глаз. Теоретически построить световой микроскоп с большим разрешением невозможно, так как предел его разрешения определяется длиной световой волны.

Арсенал современных световых микроскопов разнообразен и может быть классифицирован по разным признакам. По строению оптической системы различают прямые микроскопы (объективы, насадка и окуляры расположены над объектом), инвертированные микроскопы⁴¹ (объект находится над оптической системой, формирующей изображение) и стереомикроскопы (оптическая схема имеет два расположенных под углом друг к другу микроскопа и формирует объёмное изображение объекта). Эти три основные категории микроскопов можно разделить параллельно на две группы: по способам освещения и по методам контраста.

По способам освещения микроскопы могут быть проходящего света (свет проходит через объект) и падающего (отраженного) света (свет отражается от объекта). По методам получения контраста существуют микроскопы светлого поля, тёмного поля, фазового контраста, флуоресценции, поляризованного света и др.

Светлопольный микроскоп проходящего света применяется при исследовании прозрачных препаратов, у которых различные участки структуры по-разному поглощают свет (например, тонкие окрашенные срезы растительных тканей).

Пучок лучей из осветительной системы проходит препарат и объектив и даёт равномерно освещенное поле в плоскости изображения. Элементы структуры препарата частично поглощают и отклоняют падающий на них свет, что и обуславливает появление изображения.

⁴¹ Толщина объекта для прямых микроскопов плоского поля имеет определённые ограничения, что связано с рабочим расстоянием объективов. Для инвертированных (перевернутых) микроскопов толщина объекта не играет большой роли. На них можно исследовать габаритные объекты или объекты, расположенные в специальной посуде (чашках Петри, колбах). Кроме того, на инвертированных микроскопах можно производить работы с объектом при помощи специальных устройств – манипуляторов.

Метод может быть полезен и при наблюдении непоглощающих объектов, но лишь в том случае, если они рассеивают освещающий пучок настолько сильно, что значительная часть его не попадает в объектив.

Светлопольный микроскоп отраженного света применяется для наблюдения непрозрачных объектов. Освещение препарата производится сверху, через объектив, который одновременно выполняет и роль осветительной системы.

Изображение, как и при проходящем свете, создаётся за счёт того, что разные участки препарата неодинаково отклоняют падающий на них свет, а отражённые лучи имеют различную интенсивность.

Традиционно в отечественной литературе микроскопы проходящего света плоского поля называют биологическими микроскопами, несмотря на то, что они давно нашли своё применение в других областях науки и техники (в медицине, микроэлектронике, геологии и др.). С помощью микроскопов проходящего света плоского поля можно рассматривать прозрачные и полупрозрачные объекты. В настоящее время традиционные методы контрастирования изображения объекта (изменение различными способами интенсивности света, проходящего через объект) реализуются с помощью дополнительных узлов, которыми микроскопы комплектуются по требованию потребителя. Это относится к таким методам, как косое освещение, тёмное поле, фазовый контраст, дифференциально-интерференционный контраст (сочетание эффекта фазового контраста и исследования в поляризованном свете), переменный контраст (плавный переход от метода тёмного поля к методу фазового контраста) и др.

Метод косого освещения основан на освещении объекта пучком косых лучей, получаемых при помощи вспомогательной оптической системы – конденсора. Косое падение освещающего пучка лучей увеличивает разрешающую способность микроскопа вдвое. При этом на относительно сером фоне наблюдается контрастное, более тёмное изображение объекта с игрой светотени на контурах.

Метод тёмного поля. Впервые был предложен австрийскими учеными Р. Зигмонди и Р. Зидентопфом в 1903 г. Он основан на эффекте Тиндаля, известным

примером которого служит обнаружение пылинок в воздухе при освещении их узким лучом солнечного света.

Метод тёмного поля в проходящем свете применяется в биологии, медицине, коллоидной химии, минералогии и других областях для получения изображений прозрачных, непоглощающих, а поэтому и не видимых при наблюдении в светлом поле объектов. Пучок лучей, освещающих препарат, непосредственно в объектив не попадает. Изображение создаётся только светом, который рассеивается мелкоструктурными элементами препарата. В поле зрения микроскопа на тёмном фоне видны светлые изображения мелких деталей, тогда как у крупных деталей видны только светлые края, которые рассеивают освещающие лучи.

Метод тёмного поля в отраженном свете осуществляется путём освещения препарата, например биологической ткани или шлифа металла, сверху с помощью специальной кольцевой зеркальной системы, расположенной вокруг объектива. Так же как и при проходящем свете, изображение создаётся только лучами, рассеянными объектом, тогда как лучи света, отразившиеся от поверхности объекта, в объектив не попадают.

Однако тёмнополевая микроскопия позволяет увидеть только контуры объекта, но не даёт возможности изучить внутреннюю структуру. С помощью тёмнополевой микроскопии изучают препараты типа "раздавленная капля". Предметные стёкла должны быть не толще 1,1-1,2 мм, покровные 0,17 мм, без царапин и загрязнений.

Метод фазового контраста. Был разработан в 1932 г. Ф. Зернике. Метод связан с изменением условий освещения при наблюдении слабоконтрастных биологических объектов (микроорганизмов, растительных клеток) в неокрашенном состоянии с целью их визуализации (контрастирования).

В отличие от метода тёмного поля, выявляющего лишь контуры объекта, метод фазового контраста позволяет увидеть элементы внутренней структуры рассматриваемого прозрачного объекта.

Принцип действия метода основан на том, что незаметные для глаза изменения фазы пучка, прошедшего через объект, можно преобразовать в видимое

изменение интенсивности. На пути лучей, не отклонённых из-за дифракции на объекте, располагается так называемая "фазовая пластинка", увеличивающая разность фаз до половины длины волны. Таким образом, лучи могут интерферировать, и прежде не видимый объект проявляется на тёмном или светлом фоне.

Благодаря применению этого способа микроскопии контраст живых неокрашенных микроорганизмов резко увеличивается, и они выглядят тёмными на светлом фоне (позитивный фазовый контраст) или светлыми на тёмном фоне (негативный фазовый контраст).

Фазово-контрастная микроскопия применяется также для изучения клеток культуры ткани, наблюдения действия различных вирусов на клетки и т.п. В этих случаях часто применяют биологические микроскопы с обратным расположением оптики – инвертированные микроскопы.

Хоффмановский контраст (ХК) – метод освещения, повышающий контраст в окрашенных и неокрашенных препаратах за счёт образования градиента оптических фаз. ХК позволяет наблюдать трехмерное изображение живых образцов в пластиковых чашках с высокой чёткостью, что даёт расширенные возможности для решения научных и специальных биологических и медицинских задач. За счёт использования больших рабочих расстояний и высоких числовых апертур⁴² метод позволяет точно отслеживать движение в поле зрения, например, при проведении микроманипуляций.

При исследовании толстых образцов ХК помогает решить задачу послойного изучения образца путём выбора последовательности фокальных планов. При этом каждый верхний фокальный план не несёт информации о нижележащем плане.

⁴² Апертура (лат. aperture – отверстие) – в оптике действующее отверстие оптического прибора, определяемое размерами линз или диафрагмами. Угловая апертура – угол α между крайними лучами конического светового пучка, входящего в систему. Числовая апертура – число $A = n \cdot \sin(\alpha/2)$ (n – показатель преломления среды); определяет освещенность изображения, пропорциональную A^2 , и разрешающую способность прибора, пропорциональную A .

ХК может быть применён на микроскопе с флуоресцентным осветителем. Изучение морфологии с применением флуоресценции или без таковой возможно без смены объективов и образца.

Стоит отметить преимущество Хоффмановского контраста по сравнению с фазовым контрастом. Известно, что фазовому контрасту присущ эффект Гало – появление светящегося ореола по контуру изображения объекта. В результате можно потерять важную информацию. ХК не даёт Гало, что позволяет легко определять свойства краевых структур, например, точно измерять углы или расстояния.

Интерференционный микроскоп⁴³ даёт возможность исследовать объекты с низкими показателями преломления света и чрезвычайно малой толщины. В отличие от фазово-контрастного устройства, в интерференционном микроскопе луч света, входящий в микроскоп, раздваивается. Часть проходит через исследуемый объект, а другая – мимо. В окулярной части оба луча соединяются и интерферируют, что позволяет увидеть исследуемую структуру.

Поляризационный микроскоп. Особенностью поляризационного микроскопа является наличие в оптической схеме поляризаторов: в осветительной части – поляризатора, а в промежутке между объективом и окуляром – анализатора. Наблюдение производится тогда, когда оба поляризатора развернуты друг относительно друга, и при этом в выходном зрачке микрообъектива наблюдается максимальное затемнение. Метод исследования в поляризованных лучах применяется в проходящем и в отраженном свете для так называемых анизотропных объектов, обладающих двойным лучепреломлением или отражением. В поле зрения наблюдается ярко окрашенное в различные цвета или оттенки изображение объекта. Такими объектами являются некоторые растительные и животные ткани и клетки, искусственные и естественные волокна, многие минералы, угли.

Люминесцентный микроскоп. Люминесцентная (флуоресцентная, эпифлуоресцентная) микроскопия основана на способности некоторых веществ люминесцировать, т.е. светиться при освещении невидимым ультрафиолетовым

или синим светом. Цвет люминесценции смещён в более длинноволновую часть спектра по сравнению с возбуждающим её светом (правило Стокса).

По сравнению с методами обычной микроскопии исследование в свете люминесценции обладает рядом преимуществ: цветное свечение, высокая степень контрастности светящихся объектов на тёмном фоне, возможность исследования как прозрачных, так и непрозрачных живых объектов, а также различных жизненных процессов в динамике их развития, обнаружения и установления локализации отдельных микробов и вирусов.

Конфокальный микроскоп (лазерный сканирующий, 3D-микроскоп). Данный метод основан на активации лазерным лучом объекта в заданной плоскости и последующей регистрации свечения (флуоресценции) объекта высокочувствительной камерой. Применение системы лазеров, в т.ч. ультрафиолетового с соответствующим набором фильтров, позволяет производить послойное сканирование объектов по глубине, что обеспечивает регистрацию изображения, аналогично электронному микроскопу. С помощью данного метода удаётся получать виртуальные трёхмерные изображения (3D-микроскопия) высокого разрешения, которые по информативности несопоставимы с обычными двухмерными картинками.

Применение микроскопа того или иного типа, а также обеспечение его устройствами для различных методов исследования и контрастирования определяется физико-химическими свойствами объекта наблюдения. По отношению к свету можно выделить целый ряд различных объектов.

Непрозрачный объект. Энергия световой волны, падающая на непрозрачный объект, максимально отражается от его поверхности.

Полностью прозрачный или полупрозрачный объект. Энергия световой волны частично отражается от поверхности прозрачного объекта, при этом большая её часть проникает в сам объект. В зависимости от соотношения прошедшей и отразившейся частей световой энергии можно говорить о полностью прозрачном или полупрозрачном объекте. Объекты, кроме указанных свойств,

⁴³ Впервые разработан и создан в 1930 году А.А. Лебедевым.

имеют способность к поглощению. Поглощение характеризуется светопропусканием (прозрачностью или плотностью) объекта. С помощью этого свойства можно оценить глубину или толщину объекта. Биологические неокрашенные объекты обычно прозрачны для видимого света.

Анизотропные объекты. При прохождении света через анизотропный объект происходит разделение светового пучка на обыкновенные и необыкновенные лучи с изменением скорости распространения световых волн по двум разным направлениям колебания, т.е. объект обладает способностью к изменению электромагнитных свойств света (поляризации света). К анизотропным объектам можно отнести кристаллы и волокна.

Изотропный объект. Изотропный объект не поляризует свет, прошедший через него, однако, при отражении от такого объекта свет может поляризоваться (закон Брюстера).

Амплитудный объект. Амплитудный объект поглощает свет и в физическом смысле меняет амплитуду и интенсивность световой волны (количество прошедшего через объект света), проходящей через него. К амплитудным объектам относятся все окрашенные препараты, которые изображаются микроскопом достаточно контрастно.

Фазовый объект. При прохождении света через фазовый объект амплитуда световой волны практически не меняется, а изменяется только фаза колебания (скорость прохождения света через объект). Эти изменения не фиксируются глазом. Фазовый объект, обладающий определённой толщиной, имеет показатель преломления, близкий к показателю преломления среды, в которой находится. К фазовым объектам относятся живые неокрашенные микроорганизмы, изображения которых в обычном микроскопе отличаются малой контрастностью.

Фазово-амплитудный объект. Фазово-амплитудные объекты обладают свойствами, которые приводят к фазовым изменениям в световой волне (скорости распространения) и вызывают изменения её амплитуды (интенсивности света). Большинство объектов являются фазово-амплитудными.

Люминесцирующий объект (частицы). Люминесцирующие объекты или частицы обладают способностью к свечению. Возбуждаясь под действием света одной длины волны, эти объекты или частицы начинают светиться, испуская свет другой длины волны. При этом длина волны света люминесценции объекта, как правило, больше, чем длина волны, вызвавшая это возбуждение. Свечение объектов, не обладающих собственной люминесценцией, можно вызвать с помощью специальных красителей – флюорохромов. К люминесцирующим объектам относятся масла, воски, опухолевые (пораженные) клетки, бактерии, некоторые минералы.

Препарат представляет собой предметное стекло, на котором располагается объект, определённым способом (технология микрофотографирования) подготовленный для наблюдения под микроскопом. Объект может быть накрыт защитным покровным стеклом.

Многие компоненты клетки близки по своей оптической плотности и без специальной обработки практически не видны в обычный световой микроскоп. Для того чтобы сделать их видимыми, используют окрашивание различными красителями, обладающими определённой избирательностью. Например, слабый раствор йода в йодистом калии окрашивает крахмальные зёрна в синий цвет, а краситель судан III придаёт опробковевшим клеточным оболочкам розовую окраску.

Для проведения микроскопических исследований большую часть объектов перед окраской фиксируют. После фиксации клетки становятся проницаемыми для красителей, а их структура стабилизируется. Одним из наиболее распространённых фиксаторов в ботанике является этиловый спирт.

Фиксация и окрашивание не единственные процедуры, используемые для приготовления препаратов. Толщина большинства тканей слишком велика, чтобы их сразу можно было наблюдать при высоком разрешении. Поэтому выполняют тонкие срезы на микротоме. Для растительных тканей изготавливают чуть более толстые срезы, чем для животных, поскольку клетки растений обычно крупнее. Толщина срезов растительных тканей для световой микроскопии около

10-20 мкм. Некоторые ткани слишком мягкие, чтобы из них сразу же можно было получить срезы. Поэтому после фиксации их заливают в расплавленный парафин или специальную смолу, которые пропитывают всю ткань. После охлаждения образуется твёрдый блок, который затем режется на микротоме.

Заливка может нарушить структуру клетки, поэтому применяют ещё и другой метод, где эта опасность уменьшена – быстрое замораживание. Замораживание позволяет обойтись без фиксации и заливки. Замороженную ткань режут на специальном микротоме (криотоме). Замороженные срезы, приготовленные таким способом, имеют явное преимущество, поскольку в них лучше сохраняются особенности естественной структуры. Однако их труднее готовить, а присутствие кристаллов льда все же нарушает некоторые детали.

6.2 Рентгеновская микроскопия

Рентгеновская микроскопия представляет совокупность методов исследования микроскопического строения объектов с помощью рентгеновского излучения. В рентгеновской микроскопии используют специальные приборы – рентгеновские микроскопы. Их предел разрешения может быть на 2-3 порядка выше, чем световых, поскольку длина волны рентгеновского излучения на 2-3 порядка меньше длины волны видимого света.

Специфичность взаимодействия рентгеновских лучей с веществом обуславливает отличие рентгеновских оптических систем от оптических систем для световых волн и для электронов. Различают отражательные и проекционные рентгеновские микроскопы.

Отражательный рентгеновский микроскоп содержит микрофокусный источник рентгеновского излучения, изогнутые зеркала-отражатели из стекла (кварца с нанесённым на него слоем золота) или изогнутые монокристаллы и детекторы изображения (фотоплёнки, электроннооптические преобразователи). Отражательные рентгеновские микроскопы не получили широкого распространения из-за технических сложностей их изготовления и эксплуатации.

Проекционный рентгеновский микроскоп состоит из сверхмикрофокусного источника рентгеновских лучей (например, специальная микрофокусная рентгеновская трубка), камеры для размещения исследуемого объекта и регистрирующего устройства. Проекционные рентгеновские микроскопы находят широкое применение для исследований микроскопического строения различных объектов: в биологии, медицине, в минералогии, в металловедении и других областях науки и техники. Они позволяют получать микрорентгенографии биологических срезов толщиной до 200 мкм. Применение в рентгеновских микроскопах различных преобразователей рентгеновских изображений в видимые в сочетании с телевизионными системами позволяет осуществлять оперативный контроль объектов в научно-исследовательских и производственных условиях.

6.3. Электронная микроскопия

Электронная микроскопия обеспечивает получение электронно-оптического изображения с помощью потока электронов. Построение изображения основывается на законах геометрической и волновой оптики, а также теории электромагнитных полей. Электронная микроскопия делает возможным исследование объектов, размеры которых лежат за пределами разрешающей способности светового микроскопа (менее 0,2 мкм), и находит применение для изучения вирусов, бактериофагов, тонкого строения клеток, микроорганизмов и других субмикроскопических объектов, а также макромолекулярных структур. Электронный микроскоп (ЭМ) появился в конце 30-х годов⁴⁴. В эти годы к его серийному выпуску приступила немецкая фирма SIEMENS. В 1940 году в ГОИ имени С.И. Вавилова (Ленинград) был создан первый отечественный электронный микроскоп с увеличением до 10 000 раз и разрешением порядка 400 Å. С 50-х годов благодаря разработке методов фиксации и изготовления тонких срезов началась новая эра микроскопии – исследование ультраструктуры клеток.

Существуют три основных вида электронных микроскопов. В 1930-х годах был изобретен обычный трансмиссионный (просвечивающий) электронный микроскоп (ТЭМ), в 1950-х годах – растровый (сканирующий) электронный микроскоп (РЭМ), а в 1980-х годах – растровый туннельный микроскоп (РТМ). Эти три вида микроскопов дополняют друг друга в исследованиях структур и материалов разных типов.

Трансмиссионный электронный микроскоп (ТЭМ). ТЭМ во многом подобен световому микроскопу, но только для освещения образцов в нём используется не свет, а пучок электронов. Электронное изображение формируется электрическими и магнитными полями примерно так же, как световое – оптическими линзами. Прибор включает электронный прожектор (источник электронов), магнитные линзы (ряд конденсорных и объективную) и проекционную систему, ко-

⁴⁴ Первый электронный микроскоп сконструирован в 1931 г. Эрнстом Руска с соавторами в Германии.

торая соответствует окуляру, но проецирует действительное изображение на люминесцентный экран или фотографическую пластинку. Источником электронов обычно служит нагреваемый катод из вольфрама или гексаборида лантана. Катод электрически изолирован от остальной части прибора, и электроны ускоряются сильным электрическим полем. Для создания такого поля катод поддерживают под потенциалом порядка – 100 000 вольт относительно других электродов, фокусирующих электроны в узкий пучок.

Полученный таким образом пучок электронов пропускают через ультратонкий объект, обычно помещенный на очень мелкую сетку, вкладываемую в специальный держатель. Держатель можно механическим или электрическим способом плавно перемещать вверх-вниз и вправо-влево.

Увеличение, создаваемое в современных ТЭМ, в 400 раз больше светового и составляет от менее 1 000 до ~1 000 000. Эти микроскопы имеют разрешающую способность около 0,5 нм (для сравнения: диаметр атома водорода около 0,1 нм).

Несмотря на столь высокое разрешение, ТЭМ имеют крупные недостатки: материал должен быть фиксированный, т.к. живые объекты сгорают от пучка электронов; изображение на экране двумерное (плоское); при обработке объектов тяжёлыми металлами разрушаются и видоизменяются некоторые клеточные структуры.

Растровый (сканирующий) электронный микроскоп (РЭМ). РЭМ, ставший важнейшим прибором для научных исследований, служит хорошим дополнением ТЭМ. В РЭМ применяются электронные линзы для фокусировки электронного пучка в пятно очень малых размеров. Можно отрегулировать РЭМ так, чтобы диаметр пятна в нём не превышал 0,2 нм но обычно, он составляет единицы или десятки нанометров. Это пятно непрерывно обегает некоторый участок образца аналогично лучу, обегавшему экран телевизионной трубки. Электрический сигнал, возникающий при бомбардировке объекта электронами пучка, используется для формирования изображения на экране телевизионного кинескопа или электронно-лучевой трубки. Увеличение в данном случае пони-

мается как отношение размера изображения на экране к размеру области, обегаемой пучком на образце. Это увеличение составляет от 1 до 10 миллионов.

Отражательный РЭМ (ОРЭМ). ОРЭМ предназначен для исследования массивных образцов. Поскольку контраст, возникающий при регистрации отраженных, то есть обратно-рассеянных и вторичных электронов, связан в основном с углом падения электронов на образец, на изображении выявляется поверхностная структура. Оба эти сигнала несут информацию об общих характеристиках образца. Благодаря малой сходимости электронного пучка можно проводить наблюдения с гораздо большей глубиной резкости, чем при работе со световым микроскопом и получать прекрасные объёмные изображения поверхностей с весьма развитым рельефом. Регистрируя рентгеновское излучение, испускаемое образцом, можно в дополнение к данным о рельефе получать информацию о химическом составе образца в поверхностном слое глубиной $\sim 0,001$ мм.

Просвечивающий РЭМ (ПРЭМ). ПРЭМ – это особый вид РЭМ. Он рассчитан на тонкие образцы, такие же, как и исследуемые в ТЭМ. Работа ПРЭМ отличается от работы ТЭМ только тем, что в ней нет детекторов, расположенных выше образца. Поскольку изображение формируется бегущим пучком (а не пучком, освещающим весь исследуемый участок образца), требуется высокоинтенсивный источник электронов, чтобы изображение можно было зарегистрировать за приемлемое время. В ПРЭМ высокого разрешения используются источники высокой яркости.

Высоковольтная микроскопия. В настоящее время промышленность выпускает высоковольтные варианты ОПЭМ и РПЭМ с ускоряющим напряжением от 300 до 400 киловольт. Такие микроскопы имеют более высокую проникающую способность, чем у низковольтных приборов, причем почти не уступают в этом отношении микроскопам с напряжением 1 млн. вольт, которые строились в прошлом. Современные высоковольтные микроскопы достаточно компактны и могут быть установлены в обычном лабораторном помещении. Их повышенная проникающая способность оказывается очень ценным свойством при исследовании дефектов в более толстых кристаллах, особенно таких, из которых невоз-

можно сделать тонкие образцы. В биологии их высокая проникающая способность даёт возможность исследовать целые клетки, не разрезая их. Кроме того, с помощью таких микроскопов можно получать объёмные изображения толстых объектов.

Электронная микроскопия широко применяется в биологических и медицинских исследованиях. Разработаны методики фиксации, заливки и получения тонких срезов тканей для исследования в ТЭМ и ПРЭМ и методики фиксации для исследования объёмных образцов в ОРЭМ. Эти методики дают возможность исследовать компоненты клетки и детали строения мембран, митохондрий, эндоплазматической сети, рибосом и множества других органелл, входящих в состав клетки.

Сложности электронной микроскопии состоят в том, что для исследования биологических образцов необходима специальная обработка препаратов.

Первая трудность заключается в том, что электроны обладают очень ограниченной проникающей способностью, поэтому следует изготавливать ультратонкие срезы, толщиной 50-100 нм. Чтобы получить столь тонкие срезы, ткани в начале пропитывают смолой: смола полимеризуется и формирует твёрдый пластмассовый блок. Затем с помощью острого стеклянного или алмазного ножа срезы нарезают на специальном микротоме.

Есть еще одна трудность: при прохождении через биологическую ткань электронов не получается контрастного изображения. Чтобы получить контраст, тонкие срезы биологических образцов пропитывают солями тяжелых металлов.

ОРЭМ основаны на другом принципе получения изображения. Образец для микроскопирования фиксируют и высушивают, после чего покрывают тонким слоем металла – операция называется оттенением (образец оттеняют). Подготовленный объект сканируется сверхмалым зондом, при помощи сфокусированного электронного пучка. В результате металлическая поверхность образца испускает вторичные электроны слабой энергии, которые регистрируются и используются для формирования трёхмерной топографии поверхности объекта с помощью ЭВМ.

Метод замораживания-скалывания⁴⁵. С помощью этого метода исследуются тончайшие детали строения клетки, при этом получается объёмное изображение в трансмиссионном электронном микроскопе.

При обычном замораживании в клетках образуются кристаллики льда, которые заметно искажают их структуру. Во избежание этого клетки замораживают очень быстро при температуре жидкого азота ($-196\text{ }^{\circ}\text{C}$). При таком мгновенном замораживании кристаллы льда не успевают образоваться, и клетка не испытывает деформаций.

Замороженный блок раскалывают лезвием ножа (отсюда и название метода). Затем, обычно в вакуумной камере, избыток льда удаляют возгонкой. Эта операция называется травлением. После травления более резко обозначается рельеф в плоскости скола. Полученный образец оттеняется, то есть на поверхность образца напыляется тонкий слой тяжелых металлов. Главная особенность состоит в том, что напыление производится под углом к поверхности образца. В результате появляется эффект тени, и изображение выглядит объёмным.

В трансмиссионном микроскопе электронный луч способен проникнуть только через очень тонкие срезы. Обычная толщина оттененных образцов чрезмерно велика, поэтому органическую материю, подстилающую слой металла, растворяют. В итоге остается тонкая металлическая реплика (или отпечаток) с поверхности образца. Реплику и используют в трансмиссионном микроскопе.

Данный метод позволил увидеть и изучить внутреннее строение мембран клетки.

⁴⁵ Метод был разработан Мартином Стиром и усовершенствован в 1957 году Гансом Муром и Куртом Мюреталером.

6.4 Сканирующая зондовая микроскопия

Сканирующая зондовая микроскопия (СЗМ) – один из мощных современных методов исследования морфологии и локальных свойств объектов с высоким пространственным разрешением.

Растровый туннельный микроскоп (РТМ) – первый из семейства зондовых микроскопов – был изобретен в 1981 году швейцарскими учеными Гердом Биннигом и Генрихом Рорером. Вслед за туннельным микроскопом в течение короткого времени были созданы атомно-силовой микроскоп (АСМ), ближнепольный оптический микроскоп (БОМ) и многие другие приборы, имеющие сходные принципы работы и называемые сканирующими зондовыми микроскопами.

В сканирующих зондовых микроскопах исследование микрорельефа поверхности объекта и её локальных свойств проводится с помощью специальным образом приготовленных зондов в виде игл. Рабочая часть таких зондов (острие) имеет размеры порядка десяти нанометров. Характерное расстояние между зондом и поверхностью образцов в зондовых микроскопах по порядку величин составляет 0,1-10 нм. В основе работы зондовых микроскопов лежат различные типы взаимодействия зонда с поверхностью.

Растровый туннельный микроскоп (РТМ). Принцип работы РТМ основан на явлении туннелирования электронов через узкий потенциальный барьер между металлическим зондом и проводящим образцом во внешнем электрическом поле. В РТМ зонд подводится к поверхности образца на расстоянии в нескольких ангстрем.

Ближнепольный оптический микроскоп (БОМ)⁴⁶. В основе работы данного прибора используется явление прохождения света через субволновые диафрагмы (отверстия с диаметром много меньше длины волны падающего излучения). По своему исполнению стандартный оптический ближнепольный микроскоп напоминает РТМ, только в качестве зонда используется заостренное опто-

⁴⁶ Изобретен Дитером Полем (лаборатория фирмы IBM, г. Цюрих, Швейцария) в 1982 году сразу вслед за изобретением туннельного микроскопа.

волокно, покрытое с боков металлической плёнкой. Диаметр выходного отверстия может быть много меньше длины волны, а сам зонд должен располагаться в непосредственной близости от поверхности исследуемого образца, чтобы имелась возможность регистрации ближнего поля. Оптический ближнепольный микроскоп работает с разрешением около 10 нм.

Основные области применения ближнепольных оптических микроскопов – это исследование локальных оптических и фотоэлектрических свойств полупроводниковых фоточувствительных структур, исследование биологических объектов, нанотехнология.

Атомно-силовой микроскоп (АСМ)⁴⁷. В основе работы АСМ лежит силовое взаимодействие между зондом и поверхностью, для регистрации которого используются специальные зондовые датчики, представляющие собой упругую консоль с острым зондом на конце. Сила, действующая на зонд со стороны поверхности, приводит к изгибу консоли. Регистрируя величину изгиба, можно контролировать силу взаимодействия зонда с поверхностью.

⁴⁷ Создан в 1986 году Гердом Биннигом, Кэлвином Куэйтом и Кристофером Гербером.

6.5. Цифровая микроскопия

Цифровая микроскопия – новейшее направление современной микроскопии, базируется на анализе изображений, получаемых с помощью цифровых комплексов. Цифровой комплекс состоит из цифрового микроскопа и компьютера со специальным программным обеспечением.

Цифровой микроскоп состоит из микроскопа и системы ввода изображения (фото- или видеокамеры). Получить достойное изображение исследуемого объекта можно только на профессиональном оборудовании. Основным критерием оценки микроскопа и системы ввода изображения является уровень используемой оптики. Также немаловажная характеристика системы ввода изображения – разрешающая способность. В цифровой микроскопии не допускается использование низкокачественной оптики и цифровых камер низкого разрешения.

Для соединения микроскопа и камеры могут использоваться специальные адаптеры. Адаптер служит не только для механической установки камеры, но и обеспечивает передачу изображения без искажений и с максимальным процентом видимого поля микроскопа на светочувствительную матрицу камеры. Необходимо помнить, что цифровой микроскоп – это единый модуль, в котором элементы комплекса подбираются по совместимости оптических свойств.

Для удобства работы цифровой микроскоп может комплектоваться тринокулярной насадкой, дающей возможность проводить съёмку объекта наблюдения без дополнительных трансформаций микроскопа.

Соединение в единую систему отдельных приборов позволяет получить новые возможности, которыми не обладает ни одна из составляющих сама по себе. Например, ни камера, ни микроскоп, ни компьютер в отдельности не могут измерять оптические параметры объекта, а цифровой микроскоп, собранный на их основе, обладает свойством проведения фотометрических измерений.

Цифровые микроскопы широко применяются в биологии, медицине, электронике, материаловедении и на производстве.

Достоинствами цифровых микроскопов являются:

- возможность использования компьютерных методов анализа и редактирования изображения;
- сохранение промежуточных и конечных результатов исследований;
- возможность без дополнительных трансформаций микроскопа производить наблюдения как визуально, так и на экране монитора;
- возможность передачи результатов исследований на расстоянии.

6.6 Дифференциальное центрифугирование

Помимо микроскопии другим основным и широко распространённым методом изучения клеток является дифференциальное центрифугирование или фракционирование⁴⁸.

Принцип метода состоит в том, что при центрифугировании развивается центробежная сила, под воздействием которой взвешенные частицы оседают на дно центрифужной пробирки.

После того, как в начале 40-х годов XX века начали использовать ультрацентрифугу, разделение клеточных компонентов стало вполне реальным.

Перед центрифугированием растительные клетки разрушают. Для этого используют различные методы: ультразвуковую вибрацию, продавливание через маленькие отверстия или самое обычное измельчение растительных тканей пес-тиком в фарфоровой ступе. При осторожном применении методов разрушения можно сохранить некоторые органеллы целыми.

При высокоскоростном центрифугировании крупные компоненты клетки (например, ядра) быстро оседают (седиментируют) уже при относительно низких скоростях и образуют осадок на дне центрифужной пробирки. При более высоких скоростях в осадок выпадают более мелкие компоненты, такие как хлоропласты и митохондрии. Таким образом, при центрифугировании компоненты клетки распадаются на фракции: крупные и мелкие, поэтому второе название метода – фракционирование. При этом, чем выше скорость и длительность центрифугирования, тем мельче полученная фракция. Скорость седиментации (осаждения) компонентов выражается с помощью коэффициента седиментации, обозначаемого символом S .

Этапы дифференциального центрифугирования: низкая скорость (ядра, цитоскелет), средняя скорость (хлоропласты), высокая скорость (митохондрии, рибосомы, микротельца), очень высокая скорость (рибосомы).

⁴⁸ Аналитическая центрифуга была изобретена Теодором Сведбергом в 1926 году.

Фракционированные клеточные экстракты, называемые также бесклеточными системами, широко используются для изучения внутриклеточных процессов. Только работая с бесклеточными экстрактами, можно установить детальный молекулярный механизм биологических процессов. Например, использование именно этого метода принесло триумфальный успех в изучении биосинтеза белка.

6.7 Метод культуры клеток

Метод клеточных культур – это культивирование клеток вне организма на специальных питательных средах. Изучая многообразие клеток, ученым удалось разработать методы разделения тканей на отдельные клетки и методы выделения отдельных типов клеток. Полученную относительно гомогенную популяцию клеток можно подвергать анализу непосредственно, либо предварительно размножив их путём культивирования.

Клетки животных, выделенные в культуру (то есть помещенные на питательную среду), погибают после определённого числа делений, поэтому считаются трудным и неудобным объектом для культивирования. Клетки растений, способные делиться неограниченное число раз, выступают более перспективным объектом. Метод культуры клеток облегчает изучение механизмов клеточной дифференциации у растений.

Идея о возможности культивирования растительных клеток была высказана еще в конце XIX начале XX веков немецкими учеными Х. Фехтингом (1892), С. Рехингером (1893) и Г. Габерландтом (1902). Однако лишь в 1922 американскому исследователю В. Роббинсу удалось в течение нескольких недель культивировать корневые меристемы томатов. Начало же успешному развитию метода культуры клеток и тканей растений положили работы Р. Готре (Франция) и Ф. Уайта (США), показавших в 30-е годы XX века способность каллюсных культур (лат. *callus* – мозоль) к неограниченному росту. Американский ученый Ф. Стюард, работая с культурой изолированной флоэмы моркови, получил из неё в 1958 году целые растения. Значительный вклад в развитие культуры клеток и тканей растений в нашей стране внесли исследования Р. Г. Бутенко и её сотрудников, использовавших эти методы для изучения физиологии растительных клеток и морфогенеза (греч. *morphē* – форма; *génésis* – происхождение, возникновение) растений.

Культивирование растительных клеток и тканей *in vitro* проводят на агаризованных, либо жидких питательных средах, содержащих в качестве одного из

основных компонентов фитогормоны (греч. *phytón* – растение; *hormáō* – возбуждаю, привожу в движение). Разработаны способы выращивания отдельных клеток. Изменяя условия культивирования, прежде всего, концентрацию и соотношение различных гормонов, можно либо длительно поддерживать неорганизованный рост каллюсной ткани, либо индуцировать в ней образование различных органов. Клетка из практически любой ткани растения, в отличие от животной клетки, способна в условиях *in vitro* к делению и дифференцировке с последующим формированием целого растения (благодаря тотипотентности). Важным этапом в развитии методов культуры клеток растений явилась разработка в 1960 году профессором Ноттингемского университета Э. Коккингем (Великобритания) метода ферментативного изолирования протопластов, которые оказались способными в асептической культуре к регенерации в целое растение. Изолированные протопласты, по выражению американского исследователя А. Галстона, вывели растительную клетку из "деревянной тюрьмы" и открыли перспективы различных манипуляций с ней клеточной инженерии.

Метод культивирования клеток вне организма широко используется не только для цитологических, но и для генетических, вирусологических и биохимических исследований.

Контрольные вопросы

1. Какие методы микроскопии вам известны?
2. Что такое световая микроскопия? Какие виды световой микроскопии существуют?
3. Классификация объектов наблюдения по отношению к свету.
4. В чём состоит принцип рентгеновской микроскопии?
5. Электронная микроскопия и типы микроскопов.
6. Каковы принципы сканирующей микроскопии?
7. Цифровая микроскопия и её перспективы.
8. Что такое дифференциальное центрифугирование и для чего оно применяется?
9. В чём сущность метода культуры тканей?

Литература

1. Александров В. Г. Анатомия растений. – М. : Советская наука, 1954. – 499 с.
2. Арронет Н. И. Растительная клетка / Жизнь растений. В 6-ти томах. – М. : Просвещение, 1978. – Т. 1. – С. 25-49.
3. Биологический энциклопедический словарь. – М. : Советская энциклопедия, 1989. – 864 с.
4. Ботаника. В 2-х т. Т. 1. Анатомия и морфология растений / Л. И. Курсанов, Н. А. Комарницкий, В. Ф. Раздорский, А. А. Уранов. – М. : Просвещение, 1966. – 424 с.
5. Ботаника: Морфология и анатомия растений: Учеб. пособие для студентов пед. ин-тов по биол. и хим. спец. / А. Е. Васильев, Н. С. Воронин, А. Г. Еленевский и др. – М. : Просвещение, 1988. – 480 с.
6. Бхандари Н. Н. Микроспорангий / Эмбриология растений: использование в генетике, селекции, биотехнологии : в 2-х т. – М. : Агропромиздат, 1990. – Т. 1. – С. 66-135.
7. Вермель З. С. История учения о клетке. – М. : Наука, 1970. – 259 с.
8. Грин Н., Стаут У., Тейлор Д. Биология : В 3-х т. – М. : Мир, 1990. – Т. 1. – 368 с.
9. Даддингтон К. Эволюционная ботаника. М. : Мир, 1972. – 308 с.
10. Де Дюв К. Путешествие в мир живой клетки. – М. : Мир, 1987. – 256 с.
11. Жербак А. Р. Курс ботаники : Учебн. для студ. фарм. ин-тов и фак. : М. : Медгиз, 1959. – 524 с.
12. Журбин А. И. Ботаника с основами общей биологии : Учебник для студ. фармацевт. ин-тов (факультетов). – М. : Медицина, 1968. – 504 с.
13. Забинкова Н. Н., Кирпичников М. Э. Справочное пособие по систематике высших растений : латинско-русский словарь для ботаников. – М.-Л. : Изд-во АН СССР, 1957. – Вып. II. – 335 с.
14. Имс А. Дж., Мак Даниэльс Л. Г. Введение в анатомию растений. – М.-Л. : Изд-во совхозной и колхозной литературы, 1935. – 332 с.
15. Кисилева Н. С. Анатомия и морфология растений : Курс лекций. – Минск, Высшая школа, 1971. – 320 с.

16. Кисилева Н. С., Шелухин Н. В. Атлас по анатомии растений. – Минск : Высшая школа, 1969. – 288 с.
17. Кирпичников М. Э., Забинкова. Н. Н. Русско-латинский словарь для ботаников. – Л. : Наука, 1977. – 855 с.
18. Комаров В. Л. Практический курс анатомии растений. – М.-Л. : Изд-во АН СССР, 1941. – 312 с.
19. Куприянова Л. А. Оболочка пыльцевых зерен. / Жизнь растений. В 6-ти томах. – М. : Просвещение, 1978. – Т. 5(1). – С. 45-47.
20. Лотова Л. И. Морфология высших растений. – М. : Эдиториал УРСС, 2001. – 426 с.
21. Мейер Н. Р. Спородерма / Жизнь растений. В 6-ти томах. – М. : Просвещение, 1978. – Т. 4. – С. 29-32.
22. Метлицкий Л.В. Основы биохимии плодов и овощей. М.: Экономика, 1976. – 349 с.
23. Муравьева Д. А. Фармакогнозия (с основами биохимии лекарственных растений). – М : Медицина, 1978. – 656 с.
24. Нокс Р. Б. Пыльцевое зерно / Эмбриология растений : использование в генетике, селекции, биотехнологии : в 2-х томах. – М. : Агропромиздат, 1990. – Т. 1. – С. 224-305.
25. Нокс Р.Б. Пыльцевое зерно / Эмбриология растений: использование в генетике, селекции, биотехнологии. В 2-х томах. – М. : Агропромиздат, 1990. – Т. 1. – 509 с.
26. Основы общей биологии: Под общей ред. Э. Либберта. – М. : Мир, 1982. – 440 с.
27. Паламарчук И.А. Цитология растений: Курс лекций. М.: Изд-во МГУ, 1969. – 156 с.
28. Паламарчук И. А., Веселова Т. Д. Изучение растительной клетки. Пособие для учителей. М. : Просвещение, 1969. – 143 с.
29. Практикум по анатомии растений: Учеб. пособие для студентов биол. спец. вузов / Барыкина Р. П., Кострикова Л. Н., Кочемарова И. П. и др. : Под ред. Транковского Д. А. – М. : Высшая школа, 1979. – 224 с.
30. Прозина М. Н. Ботаническая микротехника. – М. : Высшая школа, 1960. – 206 с.
31. Раздорский В. Ф. Анатомия растений. – М. : Советская наука, 1949. – 524 с.

32. Рейвн П., Эверт Р., Айкхорн С. Современная ботаника : В 2-х томах. - М. : Мир, 1990. – Т. 1. – 348 с.
33. Саут Р., Уиттик А. Основы альгологии. – М. : Мир, 1990. – 595 с.
34. Седова Т. В. Клетка водорослей / Жизнь растений. В 6-ти томах. – М. : Просвещение, 1978. – Т. 3. – С. 16-32.
35. Хржановский В.Г. Курс общей ботаники (цитология, гистология, органография, размножение). В 2-х томах. – М. : Высшая школа, 1982. – 384 с.
36. Ченцов Ю.С. Общая цитология. М. : Изд-во МГУ, 1995. – 384 с.
37. Эзау К. Анатомия растений. В 2-х томах. – М. : Мир, 1980. – Т. 1. – 218 с.
38. Юсуфов А. Г. Лекции по эволюционной физиологии растений. – М. : Высшая школа, 1985. – 104 с.
39. Яковлев Г. П., Челомбитько В. А. Ботаника. – СПб. : Спецлит, Изда-во СПХФА, 2001. – 680 с.
40. Яценко-Хмелевский А.А. Эволюция проводящих клеток и тканей / Жизнь растений. В 6-ти томах. – М. : Просвещение, 1978. – Т. 4. – С. 15-27.

Учебное издание

Негробов Владимир Викторович

РАСТИТЕЛЬНАЯ КЛЕТКА

Учебное пособие

Редактор С.Ю. Дробина

Подписано в печать 14.10.2010. Формат 60x84/16. Усл. Печ. Л. 9,9.
Тираж 100 экз. Заказ 960.

Издательско-полиграфический центр
Воронежского государственного университета.
394088, г. Воронеж, пл. им. Ленина, 10. Тел. (факс) +7 (432) 598-026
<http://www.ppc.vsu.ru>; e-mail: pp_center@ppc.vsu.ru

Отпечатано в типографии Издательско-полиграфического центра
Воронежского государственного университета.
394088, г. Воронеж, ул. Пушкинская, 3