

Лекция для студентов медицинского колледжа отделения «Фармация»

Особенности строения растительной клетки.

1. Современное представление о строении растительной клетки
2. Клеточная теория
3. Эукариотическая клетка, ее структура
4. Принципиальные отличия между растительной, грибной и животной клетками
5. Растительная клетка, ее строение.

Современное представление о строении растительной клетки

Основной структурно-функциональной единицей тела живого организма является *клетка* (cellula). Лишь вирусы лишены клеточной структуры. Клетка может существовать либо как отдельный (одноклеточный) организм (бактерии, многие водоросли и грибы), либо в составе тела животных, растений и грибов.

Исследование клетки стало возможно после изобретения в 1590 г. братьями Янсен первого светового микроскопа. Световой, или оптический, микроскоп оставался почти единственным инструментом изучения клетки на протяжении 350 лет. Лишь в 40-х годах прошлого (20-го) столетия ученые получили в руки новое мощное орудие изучения клетки — электронный микроскоп, позволивший сделать ряд крупнейших открытий. Электронный микроскоп обладает почти неограниченной разрешающей способностью.

Впервые клеточное строение у растений наблюдал и описал англичанин Роберт Гук (1665), рассматривая под микроскопом срез пробки. Открытие ядра и органоидов клетки, выяснение основных функций и структурных особенностей протопласта, т. е. живого содержимого клетки, было осуществлено главным образом в XIX и первой половине XX в. усилиями многих ученых. В конечном итоге сложилась особая наука о клетке, получившая название *цитологии* (от греч. слов китос — вместилище и логос — учение).

Клеточная теория

На рубеже 30-40-х гг. XIX в. немецкими учеными зоологом Т. Шванном и ботаником М. Шлейденом была сформулирована *клеточная теория*. Главный тезис клеточной теории — признание общего для всех организмов принципа клеточного строения и роста. Позднее, в 1858 г., немецкий ученый Р. Вирхов обосновал принцип преемственности клеток путем деления: «каждая клетка от клетки».

Современная клеточная теория рассматривает многоклеточный организм как сложно организованную интегрированную систему, состоящую из функционирующих и взаимодействующих клеток. Единство клеточного строения подтверждается как в сходстве строения различных клеток, так и в сходстве их химического состава и процессов обмена вещества.

Эукариотическая клетка, ее структура

Протопласт

Протопласт — активное живое содержимое клетки. Большую часть протопласта растительной клетки занимает цитоплазма, меньшую по массе — ядро. От вакуоли протопласт ограничен биологической мембраной, называемой *тонопластом*, от клеточной стенки — другой мембраной — *плазмалеммой*. В протопласте осуществляются все основные процессы клеточного метаболизма (обмена веществ). Наследственный материал клетки главным образом сосредоточен в ядре. От цитоплазмы ядро также отделено мембранами. Основными классами соединений, слагающими протопласт, являются белки, нуклеиновые кислоты, липиды и углеводы. В живой растительной клетке содержимое протопласта находится в постоянном движении, особенности которого различны (вращательное, струйчатое и др.). Можно видеть, как органоиды и другие включения вовлекаются в это движение, называемое *током цитоплазмы*, или *циклозом*. Циклоз прекращается в мертвых клетках. Следует сказать, что основное назначение циклоза неизвестно, хотя считается, что он обеспечивает лучшую "транспортировку" веществ и способствует аэрации клетки.

Продукты жизнедеятельности протопласта. В процессе жизнедеятельности протопласта возникают разнообразные вещества, получившие обобщенное название *эргастических* веществ. Они образуются непосредственно в протопласте и отчасти сохраняются в нем в растворенном виде либо в форме включений. В значительно больших количествах эргастические вещества концентрируются вне протопласта, образуя клеточную стенку. Другая часть накапливается в клеточном соке вакуоли в виде растворов или откладывается в цитоплазме в виде разного рода включений. Природа и основные функции эргастических веществ различны. Главнейшие из этих веществ: простые белки, некоторые углеводы, в частности глюкоза, сахароза и крахмал или близкий к нему *инулин*, а также целлюлоза, запасные жиры и жироподобные вещества — соединения первичного метаболизма; продукты вторичного метаболизма — *таннины*, *полифенольные соединения*, *алкалоиды*, *изопреппроизводные* и др. К эргастическим веществам относится также обычный во многих растениях оксалат кальция. Почти все эргастические вещества независимо от их природы в той или иной мере могут вновь вовлекаться в процессы активного метаболизма клетки. Поэтому деление этих веществ на ряд групп по их главнейшей функции в известной мере условно.

Важнейшая группа эргастических веществ — запасные вещества. Это белки, перечисленные выше углеводы, исключая целлюлозу, и жиры.

Большинство эргастических веществ физиологически активно. Многие из них накапливаются в значительных количествах и имеют исключительное значение в хозяйственной деятельности человека и в медицине.

Некоторые из эргастических веществ крайне ядовиты. Чаще это алкалоиды, некоторые гликозиды, полипептиды (у бледной поганки).

Принципиальные отличия между растительной, грибной и животной клетками

Все три основные группы организмов - животные, растения и грибы - являются эукариотами. Однако строение их клеток неодинаково. Эти различия наряду с особенностями питания легли в основу деления надцарства эукариот на три царства.

Большинство клеток растений и грибов, подобно клеткам прокариот, окружено твердой клеточной оболочкой, или стенкой, которой нет у животных клеток. Однако химический их состав различен. В то время как основой стенки растительной клетки является полисахарид целлюлоза, грибная клетка окружена стенкой, в значительной части состоящей из азотсодержащего полимера хитина.

В растительной клетке развита сеть вакуолей. Накапливающие клеточный сок вакуоли есть только в растительных клетках, в животных клетках они, если и присутствуют, выражены слабо. У грибной клетки такие вакуоли также есть, но они значительно меньше по объему и их большее количество.

Растительная клетка содержит особые органоиды — пластиды (а именно, хлоропласты, лейкопласты и хромопласты), а животная и грибная клетки их не содержат.

Резервным веществом у большинства растений служит полисахарид крахмал, а у основной массы грибов, как и у животных, - гликоген.

Растительная клетка, ее строение.

Размеры клеток большинства растений колеблются от 10 до 100 мкм. Гигантских размеров достигают лишь некоторые специализированные вытянутые клетки. Так, одноклеточные волоски семян у некоторых сортов хлопчатника достигают 5 см длины, а одноклеточные волокна растения рами — даже 55 см. Однако поперечник этих клеток составляет всего 50-100 мкм. Число клеток в теле высших растений очень велико. Сообщалось, что один крупный лист дерева содержит более 100 млн клеток.

По форме различают два основных типа растительных клеток: паренхимные и прозенхимные. *Паренхимные* клетки более или менее изодиаметричны, т. е. их размер приблизительно одинаков во всех трех измерениях. *Прозенхимные* клетки вытянуты в длину, которая превышает их ширину в 5-6 и более раз. *Соматическая* растительная клетка обычно окружена клеточной стенкой, состоящей в основном из целлюлозы. Живое содержимое клеток получило название протопласта. Основной компонент протопласта — белок. У многих зрелых растительных клеток центральную часть занимает крупная, заполненная клеточным соком вакуоль, главное содержимое которой — вода с растворенными в ней минеральными и органическими веществами. Кле-

точная стенка и вакуоль представляют собой продукты жизнедеятельности протопласта.

Цитоплазма — часть протопласта, заключенная между плазмалеммой и ядром. В цитоплазме осуществляется большая часть процессов клеточного метаболизма, исключая синтез нуклеиновых кислот, происходящий в ядре. Основу цитоплазмы составляет ее *матрикс* или *гиалоплазма*, — сложная бесцветная, оптически прозрачная коллоидная система, способная к обратимым переходам из гидрозоля в гель. Важнейшая роль гиалоплазмы заключается в объединении всех клеточных структур в единую систему и обеспечении взаимодействия между ними в процессах клеточного метаболизма.

В цитоплазме растительных клеток имеются небольшие тельца, или органоиды (органеллы), выполняющие специальные функции. Это пластиды, комплекс Гольджи, митохондрии и т. д. Вся цитоплазма пронизана так называемой *эндоплазматической сетью*, или *ретикулумом* (ЭР). В основе этой сети лежат биологические мембраны, которые также формируют оболочки большинства органоидов.

Биологические мембраны — тончайшие (4-10 нм) пленки, построенные в основном из *фосфо-липидов* и *липопротеидов*. Структура и модели биологических мембран многократно уточнялись. По современным понятиям — это липидный би-слой, «начиненный» молекулами белка и заключенный в ажурный каркас, состоящий из гликопротеидов с разветвленными углеродными и гликолипидов с неразветвленными цепями. С внутренней стороны мембраны связаны с динамическим «цитоскелетом». Более толстые из элементов скелета, полые внутри, называют микротрубочками, а более тонкие — микрофиламентами.

Одно из основных свойств мембран клетки — их избирательная проницаемость (полупроницаемость): одни вещества проходят через нее с трудом или вообще не проходят, другие проникают легко. Избирательная проницаемость мембран создает возможность одновременного и независимого протекания различных биохимических реакций, нередко противоположных по направлению, в изолированных отсеках (цистернах), образованных эндоплазматической сетью.

Мембраны прежде всего отграничивают цитоплазму от клеточной стенки и вакуоли, а внутри цитоплазмы, как сказано, образуют *эндоплазматическую сеть* — систему мелких вакуолей и канальцев, соединенных друг с другом. В клетках, синтезирующих белки, цистерны эндоплазматической сети имеют форму плоских мешочков с многочисленными рибосомами, связанными с ее внешней поверхностью. Такая сеть с закрепленными группами рибосом, или *полисомами*, получила название *шероховатой* (гранулярной). *Полисомы* (*полирибосомы*) и шероховатая эндоплазматическая сеть — основные места синтеза белка. Клетки же, секретирующие липиды, имеют большую систему трубчатых цистерн, лишенных рибосом (*агранулярная, гладкая эндоплазматическая сеть*). Эндоплазматическая сеть функционирует как коммуникационная система клетки и используется для транспортиров-

ки веществ. Эндоплазматические сети соседних клеток соединяются через цитоплазматические тяжи — *плазмодесмы*. Эндоплазматическая сеть — основное место синтеза прочих клеточных мембран.

Рибосомы. В цитоплазме, а также в ядре, митохондриях и пластидах всегда находятся мельчайшие гранулы, выявляемые на ультратонких срезах под электронным микроскопом. Это *рибосомы*, представляющие собой безмембранные частицы, образованные рибонуклеопротеидами (рибосомной РНК) и молекулами белка. Их величина у эукариотических клеток колеблется от 17 до 23 нм. Каждая клетка содержит десятки и сотни тысяч рибосом. Располагаются рибосомы поодиночке либо группами (полисомы), где отдельные рибосомы связаны между собой нитевидной молекулой информационной РНК, несущей информацию о первичной структуре белка. Рибосомы эукариотических организмов состоят из двух неравных по величине субъединиц, по-видимому, объединенных ионами Mg^{+2} . Рибосомы нередко прикреплены к мембранам эндоплазматической сети или свободно располагаются в гиалоплазме. Рибосомы (точнее, полисомы) — центры синтеза белка. Сами рибосомы, возможно, образуются в ядре.

Комплекс Гольджи (аппарат Гольджи) назван в честь итальянского ученого К. Гольджи, впервые описавшего его. Комплекс состоит из отдельных *диктиосом* и *пузырьков Гольджи*. Диктиосомы представляют собой стопку плоских, не соприкасающихся друг с другом дисковидных цистерн, ограниченных мембранами. Часто диктиосомы переходят по краям в систему тонких ветвящихся трубок. Число диктиосом в растительной клетке обычно колеблется от одной до нескольких десятков. Пузырьки Гольджи отчленяются от краев диктиосомных пластинок или концов трубок и направляются обычно в сторону плазмалеммы или вакуоли. Считается, что в диктиосомах синтезируются полисахариды. Пузырьки Гольджи транспортируют образовавшиеся полисахариды, которые у растений нередко участвуют в формировании срединной пластинки и клеточной стенки. Кроме того, комплекс Гольджи, по-видимому, участвует в формировании вакуолей.

Сферосомы — мелкие тельца, размером от 0,2 до 1,3 мкм, первоначально окруженные биологической мембраной и содержащие специфические ферменты. Функция сферосом состоит в накоплении жира. Зрелая сферосома обычно представляет собой каплю жира, окруженную биологической мембраной или белковой оболочкой.

Митохондрии и пластиды. Оба типа этих органоидов двумембранны. Существует гипотеза о том, что в известной степени автономные и несущие определенное количество собственной ДНК митохондрии и пластиды представляют собой видоизмененные мелкие прокариотические организмы, которые нашли «убежище» в более крупных гетеротрофных клетках — хозяевах, которые и стали предшественниками эукариотических клеток. Все или почти все ныне живущие эукариоты содержат в своих клетках митохондрии, а все автотрофные эукариоты также и пластиды. Нуклеотидные последовательности РНК рибосом митохондрий и пластид резко отличаются от последовательностей РНК, кодируемых в клеточном ядре. Возможно, митохондрии и

пластиды были приобретены в результате независимых случаев эндосимбиоза. И пластиды, и митохондрии способны синтезировать собственные белковые молекулы, так как обладают собственной ДНК.

Митохондрии — неотъемлемая часть почти всех живых эукариотических клеток. Форма, величина и их число постоянно меняются. Число митохондрий варьирует от нескольких до сотен тысяч. Особенно их много в секторных тканях растений. Длина этих органоидов не превышает 10 мкм. По форме они чаще всего эллиптические или округлые, но могут напоминать палочки, мелкие зерна и т. д. Снаружи митохондрии окружены оболочкой, состоящей из двух мембран, которые не связаны с эндоплазматической сетью цитоплазмы. Внутренняя мембрана образует выросты в полость митохондрии в виде листовидных пластин (кристов) или трубочек. Кристы и трубочки бывают различных типов. Пространство между кристами и трубочками заполнено однородным прозрачным веществом — *матриксом митохондрий* (рис. 13). В матриксе встречаются рибосомы, подобные по величине рибосомам прокариотических клеток, и собственная митохондриальная ДНК, которая не связана с гистонами в отличие от ДНК ядра и заметна под электронным микроскопом в виде тонких кольцевых нитей.

Митохондрии способны к независимому от ядра синтезу своих белков на собственных рибосомах под контролем митохондриальной ДНК. Митохондрии образуются, по-видимому, только путем самостоятельного деления, хотя и под контролем ядра.

Основная функция митохондрий состоит в обеспечении энергетических потребностей клетки в процессе дыхания. Богатые энергией молекулы АТФ синтезируются из АДФ при реакции *окислительного фосфорилирования*. Энергия, запасаемая АТФ, получается в результате окисления в митохондриях различных энергетически богатых веществ, главным образом сахаров.

Пластиды. Пластиды характерны лишь для растений. Ни грибы, ни животные пластид не имеют.

Впервые эти образования были описаны итальянским ученым А. Компаретти в 1791 г., а примерно через 100 лет немецкий ботаник А. Шимпер ввел и сам термин «пластиды».

Предшественниками пластид являются так называемые *пропластиды*, мелкие обычно бесцветные образования, находящиеся в делящихся клетках корней и побегов. В зависимости от окраски, связанной с наличием или отсутствием тех или иных пигментов, различают три основных типа пластид: *хлоропласты* (зеленого цвета), *хромопласты* (желтого, оранжевого или красного цвета) и *лейкопласты* (бесцветные). Обычно в клетке встречаются пластиды только одного типа. Однако установлено, что одни типы пластид могут переходить в другие.

Пластиды — относительно крупные образования клетки. Самые большие из них — хлоропласты у растений — достигают в длину 4-10 мкм и 2-4 мкм в ширину и хорошо различимы в световой микроскоп. Форма хлоропластов чаще всего линзовидная или эллипсоидальная. Лейкопласты и хромопласты могут иметь различную форму. В клетках встречаются, как правило,

несколько десятков пластид. Хлоропласты встречаются во всех зеленых органах растений, а также в зародышах части растений, лейкопласты весьма обычны в клетках органов, скрытых от солнечного света, — корнях, корневищах, клубнях, а также в ситовидных элементах некоторых покрытосемянных. Хромопласты содержатся в клетках лепестков многих растений, зрелых окрашенных плодах (томаты, шиповник, рябина и др.), иногда — в корнеплодах (морковь).

Строение пластид может быть рассмотрено на примере хлоропластов. Они имеют оболочку, образованную двумя мембранами: наружной и внутренней. Наружная мембранная оболочка ограничивает все содержимое хлоропласта от гиалоплазмы клетки, внутренняя — содержимое хлоропласта, называемое стромой, или матриксом. Эта внутренняя мембрана вдается в полость хлоропласта выростами. Как строма, так и выросты внутренней мембраны формируют в полости хлоропласта сложную систему мембранных поверхностей, ограничивающих особые плоские мешки, называемые *тилакоидами*, или *ламеллами*. Группы дисковидных тилакоидов связаны друг с другом таким образом, что их полости оказываются непрерывными. Эти тилакоиды образуют стопки (наподобие стопки монет), или *граны*. Тилакоиды стромы объединяют граны между собой. В мембранах тилакоидов сосредоточен главнейший пигмент зеленых растений — хлорофилл и вспомогательные пигменты — каротиноиды.

Внутренняя структура хромопластов и лейкопластов проще. Граны в них отсутствуют.

В стромах хлоропластов содержатся ферменты и рибосомы, отличающиеся от рибосом цитоплазмы меньшими размерами и иной нуклеотидной последовательностью. Часто имеются одно или несколько небольших зерен первичного ассимиляционного крахмала. Генетический аппарат хлоропластов автономен, они содержат свою собственную ДНК в виде кольцевых нитей.

Основная функция хлоропластов — фотосинтез. Центральная роль в этом процессе принадлежит пигменту хлорофиллу. Помимо фотосинтеза, в хлоропластах осуществляется синтез АТФ из АДФ, синтез и гидролиз липидов, ассимиляционного крахмала и белков, откладывающихся в стромах.

В лейкопластах пигменты отсутствуют, но здесь может осуществляться синтез и накопление запасных питательных веществ, в первую очередь крахмала, иногда белков, редко жиров. Очень часто на основе лейкопластов формируются зерна вторичного запасного крахмала.

Лейкопласты, где синтезируется и накапливается вторичный крахмал, называют амилопластами, белок — протеинопластами, липиды — элайопластами.

Лейкопласты на свету могут превращаться в хлоропласты.

Красноватая или оранжевая окраска хромопластов связана с присутствием в них каротиноидов. Считается, что хромопласты — конечный этап в развитии пластид, иначе говоря, это стареющие хлоропласты и лейкопласты.

Наличие хромопластов отчасти определяет яркую окраску многих цветков, плодов и осенних листьев. Точные функции хромопластов неизвестны.

Ядро. *Ядро* — обязательная и существеннейшая часть живой клетки всех эукариотических организмов. Это место хранения и воспроизведения наследственной информации, определяющей признаки данной клетки и в конечном итоге всего организма в целом. Ядро служит также центром управления обменом веществ и почти всех процессов, происходящих в клетке. Клетки с удаленным ядром, как правило, быстро погибают. В живых клетках ядро отсутствует в норме лишь в зрелых члениках ситовидных трубок флоэмы. Снаружи оно окружено двойной мембраной — ядерной оболочкой, пронизанной порами, на краях которых наружная мембрана переходит во внутреннюю. Наружная мембрана ядерной оболочки в некоторых местах объединяется с эндоплазматической сетью. По-видимому, ядерная оболочка — специализированная часть этой сети. Содержимое неделящегося ядра составляет *кариоплазма* (или *ядерный сок*), близкая по структуре к гиалоплазме. В кариоплазму погружены оформленные элементы: хроматин (плотное вещество ядра, хорошо окрашиваемое основными красителями) и ядрышки, а также рибосомы. В процессе клеточного деления хроматин все более уплотняется и, в конце концов, собирается в хромосомы.

По химическому составу ядро отличается высоким содержанием ДНК. Большая часть ДНК клетки находится в ядре, в комплексах с ядерными белками. Основная масса ДНК сосредоточена в *хроматине* — особых нуклеопротеидных нитях, рассеянных по всему ядру. В ядре заметно одно или несколько *ядрышек*. Подобно хроматину, ядрышки не имеют мембраны и свободно лежат в кариоплазме, состоя в основном из белка. Они содержат около 5 % РНК и имеют большую плотность, чем ядро. Основная функция ядрышек — синтез некоторых форм РНК (в основном рибосомной) и формирование предшественников рибосом (субъединиц).

Клеточная стенка *Клеточная* стенка у растений — это структурное образование, располагающееся по периферии клетки, за пределами плазмалеммы, придающее клетке прочность, сохраняющее ее форму и механически защищающее протопласт. Клеточная стенка растений противостоит высокому осмотическому давлению большой центральной вакуоли и препятствует разрыву клетки. Кроме того, совокупность прочных клеточных стенок выполняет роль своеобразного внешнего скелета, поддерживающего форму растения и придающего ему механическую прочность. Клеточная стенка, обладая большой прочностью, в то же время способна к росту.

Клеточная стенка, как правило, прозрачна и хорошо пропускает солнечный свет. Через нее легко проникает вода и низкомолекулярные вещества, но для высокомолекулярных веществ она полностью или частично непроницаема. У многоклеточных организмов стенки соседних клеток скреплены между собой пектиновыми веществами, образующими *срединную пластинку*.

При специальной обработке растительных тканей некоторыми веществами (крепкие щелочи, азотная кислота) стенки соседних клеток разъединяются в результате разрушения срединной пластинки. Этот процесс называ-

ется *мацерацией*. Естественная мацерация происходит у перезрелых плодов груши, дыни, персика и др.

В результате тургорного давления стенки соседних клеток в углах могут округляться и между ними образуются межклетники.

Стенка клетки представляет собой продукт жизнедеятельности ее протопласта. Поэтому стенка может расти, только находясь в контакте с ним. Однако при отмирании протопласта стенка сохраняется, и мертвая клетка может продолжать выполнять функции проведения воды или играть роль механической опоры.

Основу клеточной стенки составляют высокополимерные углеводы, молекулы *целлюлозы* (клетчатки), собранные в сложные пучки — *фибриллы*, образующие каркас, погруженный в основу — *матрикс*, состоящий из гемицеллюлоз, пектинов и гликопротеидов. Молекулы целлюлозы состоят из большого числа линейно расположенных мономеров — остатков глюкозы. Целлюлоза очень стойка, не растворяется в разбавленных кислотах и даже в концентрированных щелочах. Эластичный целлюлозный скелет придает клеточной стенке механическую прочность.

По завершении роста стенки некоторых клеток в стенке откладывается лигнин. Процесс отложения лигнина получил название *одревеснения*, или *лигнификации*. Стенка, пропитанная лигнином, очень прочна и тверда. Лигнифицируются чаще всего стенки клеток, подвергающихся механическим нагрузкам. Такие клетки обычно отмирают.

Стенки некоторых типов клеток могут включать слои липидов: *воска*, *кутина* и *суберина*. Кутин и воск обычно покрывают наружные стенки клеток эпидермы. Слой кутина создает на поверхности растения водо- и воздухо непроницаемый слой кутикулы. Суберин пропитывает стенки. Он непроницаем для воды и газов, поэтому такая суберинизированная, или опробковевшая, клетка обычно отмирает.

Для многих клеток отложение новых слоев оболочки прекращается с прекращением роста клетки. У других клеток отложение оболочки изнутри продолжается и по достижении окончательного размера. При этом толщина клеточной стенки увеличивается за счет наложения, а объем полости клетки сокращается. Такой процесс носит название *вторичного утолщения клеточной стенки*, а сама оболочка называется *вторичной*. Вторичная оболочка выполняет главным образом механическую функцию. Наиболее обычна она в клетках опорных тканей. Химический состав вторичной оболочки иной, чем у первичной. В ней содержится меньше воды, а количество целлюлозы достигает 40-50 % от массы сухого вещества. Вторичная оболочка иногда откладывается неравномерно. У части сосудов она имеет вид отдельных колец или спиралей. Это позволяет клеткам сохранить способность к растяжению в длину.

В стенках соседних клеток, как правило, одна против другой, образуются поры. Они чаще всего закладываются там, где есть первичные поровые поля. Порами называют отверстия во вторичной оболочке, где разделяют лишь первичная оболочка и срединная пластинка. Участки первичной обо-

лочки и срединную пластинку, разделяющие соседствующие поры смежных клеток, называют *поровой мембраной*, или *замыкающей пленкой поры*. Замыкающую пленку поры пронизывают *плазмодесменные канальцы*, но сквозного отверстия в порах обычно не образуется.

Содержимое соседних клеток связано друг с другом через специальные цитоплазматические тяжи — *плазмодесмы*. Посредством плазмодесм осуществляется передача раздражений и активное передвижение некоторых веществ от клетки к клетке.

Каждая пора имеет *поровую камеру*. В тех случаях, когда откладывается мощная вторичная оболочка, камеры превращаются в узкие *поровые каналы*. Поры, диаметр которых почти не изменяется по всей толще вторичной оболочки, называются *простыми*. В водопроводящих элементах — сосудах и трахеидах — вторичная оболочка нередко нависает над камерой в виде свода, зрительно образуя *окаймление*. Такие поры получили название *окаймленных*.

Вакуоль

Вакуоли — полости в протопласте эукариотических клеток. У растений вакуоли — производные эндоплазматической сети, ограниченные мембраной — *тонопластом* и заполненные водянистым содержимым — *клеточным соком*. По-видимому, существенную роль в образовании вакуолей имеет деятельность аппарата Гольджи.

В молодых делящихся растительных клетках вакуоли представляют систему канальцев и пузырьков (*про-вакуоли*), по мере роста клеток они увеличиваются, а затем сливаются в одну большую центральную вакуоль. Она занимает от 70 до 90 % объема клетки, в то время как протопласт располагается в виде тонкого постенного слоя. В основном увеличение размеров клетки происходит за счет роста вакуоли. В результате этого возникает тургорное давление и поддерживается упругость клеток и тканей.

Содержимое вакуоли — *клеточный сок* — представляет собой слабощелочной (рН 3-5) водный раствор различных органических и неорганических веществ. По химическому составу и консистенции клеточный сок существенно отличается от протопласта. Эти различия связаны с избирательной проницаемостью тонопласта, выполняющего барьерную функцию.

Функции вакуолей многообразны. Они формируют внутреннюю водную среду клетки, и с их помощью осуществляется регуляция водно-солевого обмена. В этом плане очень важна роль тонопласта, участвующего в активном транспорте и накоплении в вакуолях некоторых ионов.

Другая важнейшая роль вакуолей состоит в поддержании тургорного гидростатического давления внутриклеточной жидкости в клетке. Наконец, третья их функция — накопление запасных веществ и «захоронение» отбросов, т. е. конечных продуктов метаболизма клетки.

Тургорное давление в растительных клетках способствует поддержанию формы неодревесневших частей растений. Оно служит также одним из факторов роста, обеспечивая рост клеток растяжением. Потеря тургора вызывает

увядание растений. Тургорное давление связано с избирательной проницаемостью тонопласта для воды и явлением осмоса. *Осмос* — это односторонняя диффузия воды через полупроницаемую перегородку в сторону водного раствора солей большей концентрации. Поступающая в клеточный сок вода оказывает давление на цитоплазму, а через нее — на стенку клетки, вызывая упругое ее состояние, т. е. обеспечивая *тургор*. Недостаток воды в растении и тем самым в отдельной клетке ведет к *плазмолизу*, т. е. к сокращению объема вакуоли и отделению протопласта от оболочки. Плазмолиз может быть вызван искусственно при погружении клетки в гипертонический раствор какой-либо соли или сахара. Плазмолиз обычно обратим, и может служить показателем живого состояния протопласта.

Включения. *Включения* — компоненты клетки, представляющие собой отложения веществ, временно выведенных из обмена, или конечные его продукты. Большинство включений видимы в световой микроскоп и располагаются либо в гиалоплазме и органоидах, либо в вакуоли. Существуют жидкие и твердые включения. К образованию включений ведет избыточное накопление веществ. Очень часто в виде включений откладываются запасные питательные вещества. Главнейшее и наиболее распространенное из них — полисахарид *крахмал*. Рост крахмальных зерен происходит путем наложения новых слоев крахмала на старые, поэтому они имеют слоистую структуру. Если имеется один центр, вокруг которого откладываются слои крахмала, то возникает *простое зерно*, если два и более — то образуется *сложное зерно*, состоящее как бы из нескольких простых. *Полусложное зерно* формируется в тех случаях, когда крахмал вначале откладывается вокруг нескольких точек, а затем после соприкосновения простых зерен вокруг них возникают общие слои. Расположение слоев может быть концентрическим (например, у пшеницы) или эксцентрическим (у картофеля), что также определяет особенности строения крахмальных зерен.

Липидные (жировые) капли обычно располагаются в гиалоплазме и встречаются практически во всех растительных клетках. Это основной тип запасных питательных веществ многих растений, а также части водорослей. В семенах некоторых из покрытосемянных (подсолнечник, хлопчатник, арахис, соя) масло составляет до 40 % массы сухого вещества.

Запасные белки относятся к категории простых белков — протеинов в отличие от сложных белков — протеидов, составляющих основу протопласта. Наиболее часто запасные белки откладываются в семенах. Чаше запасные белки накапливаются в вакуолях и выпадают в осадок при потере влаги в процессе созревания семян. Обычно осаждающиеся белки образуют зерна округлой или эллиптической формы, называемые *алейроновыми*. Если алейроновые зерна не имеют заметной внутренней структуры, их называют простыми. Иногда же в алейроновых зернах среди аморфного белка заметны одна или несколько кристаллоподобных структур (*кристаллоидов*), способных в отличие от настоящих кристаллов набухать в воде. Помимо кристаллоидов, в алейроновых зернах встречаются блестящие бесцветные тельца округлой формы — *глобоиды*. Алейроновые зерна, содержащие кристаллоиды

и глобоиды, называют сложными. У каждого вида растений они, подобно зернам крахмала, имеют определенную структуру.

Растения в отличие от животных не имеют специальных выделительных органов и нередко накапливают конечные продукты жизнедеятельности протопласта в виде солей *оксалата* или *карбоната* кальция. Кристаллические включения такого типа в значительных количествах накапливаются в тканях и органах, которые растения периодически сбрасывают (листья, кора). Они откладываются исключительно в вакуолях. Форма этих включений достаточно разнообразна: одиночные многогранники, палочковидные кристаллы, пучки игольчатых кристаллов — *рафиды*, скопления множества мелких кристаллов — «кристаллический песок», сростки кристаллов — *друзы*. Форма кристаллов нередко специфична для определенных таксонов и иногда используется для их микродиагностики.

К кристаллическим включениям близки *цистолиты*. Они чаще всего состоят из карбоната кальция или *кремнезема* и представляют собой гроздевидные образования, возникающие на выступах клеточной стенки, вдающейся внутрь клетки. Цистолиты характерны для растений семейств крапивных, тутовых и др. возможно, кристаллы и цистолиты выполняют также и защитную функцию, уменьшая шансы поедания этих растений животными.

Литература

1. Яковлев Г.П., Челомбитько В.А. Ботаника. М.: Высш. шк., 1990.
2. Журбин А.И. Ботаника с основами общей биологии. М., 1968.
3. Хржановский В.Г., Пономаренко С.Ф. Практикум по курсу общей ботаники. М., 1979.
4. Жуковский П.М. Ботаника. Изд 75-е перераб. и доп. М., 1982
5. Грин Н., Стаут У., Тейлор Д. Биология. т 1-3, М.: "Мир", 1990.
6. Рейвн П., Эверт Р., Айкхорн С. Современная ботаника, т.1-2. М.: "Мир", 1990.
7. Фрей-Вислинг А., Мюллетагер К., Ультраструктура растительной клетки.-М.: "Мир", 1968.
8. Биологический энциклопедический словарь. Под общей редакций Гилярова М.С., М.: "Советская энциклопедия", 1989.
9. Васильев А.Е., Воронин Н.С, Еленевский А.Г и др. Ботаника: Морфология и анатомия растений: Учеб. пособие для студентов пед. инс-тов. по биол. и хим. спец. — 2 изд., перераб. М.: "Просвещение", 1988.