

Lehrbuch der **Botanik**

für Hochschulen

Begründet von
E. Strasburger · F. Noll
H. Schenck · A. F. W. Schimper

35. Auflage

neubearbeitet von
Peter Sitte
Elmar W. Weiler
Joachim W. Kadereit
Andreas Bresinsky
Christian Körner

Ботаника

Учебник для вузов

На основе учебника

Э. Страсбургера, Ф. Нолля, Г. Шенка, А. Ф. В. Шимпера

35-е издание

Издание переработано

П. Зитте, Э. В. Вайлером, Й. В. Кадерайтом,

А. Брезински, К. Кёрнером



Москва

Издательский центр «Академия»

2007

П. ЗИТТЕ, Э. В. ВАЙЛЕР, Й. В. КАДЕРАЙТ,
А. БРЕЗИНСКИ, К. КЁРНЕР

Ботаника

Учебник для вузов

На основе учебника

Э. Страсбургера, Ф. Нолля, Г. Шенка, А. Ф. В. Шимпера

В четырех томах

Перевод с немецкого

Под редакцией

А. Г. Еленевского,

В. Н. Павлова,

А. К. Тимониной,

И. И. Сидоровой,

В. В. Чуба



Москва
Издательский центр «Академия»
2007

П. ЗИТТЕ, Э. В. ВАЙЛЕР, Й. В. КАДЕРАЙТ,
А. БРЕЗИНСКИ, К. КЁРНЕР

Ботаника

Учебник для вузов

Том 1

Клеточная биология. Анатомия. Морфология

Под редакцией
А. К. Тимонина,
В. В. Чуба

*Допущено
Учебно-методическим объединением
по классическому университетскому образованию
в качестве учебника для студентов высших учебных заведений,
обучающихся по направлению 020200 «Биология»
и биологическим специальностям*



Москва
Издательский центр «Академия»
2007

УДК 58(075.8)
ББК 28.5я73
Б86

Рецензенты:

проф. *Г. Н. Огуреева* (Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова);
чл.-кор. РАН, проф. *Р. В. Камелин*

Ботаника. Учебник для вузов : в 4 т. / П. Зитте, Э. В. Вайлер, Й. В. Каде-
Б86 райт, А. Брезински, К. Кёрнер ; на основе учебника Э. Страсбургера [и др.] ;
пер. с нем. Н. В. Хмелевской, К. Л. Тарасова, К. П. Глазуновой, А. П. Сухору-
кова. — М. : Издательский центр «Академия», 2007. — 368 с.

Т. 1. Клеточная биология. Анатомия. Морфология / под ред. А. К. Тимони-
на, В. В. Чуба

ISBN 978-5-7695-2741-8 (рус.)

ISBN 978-5-7695-2744-9 (Т. 1) (рус.)

ISBN 3-8274-1010-X (Elsevier GmbH)

Множественно переиздававшийся в Германии, переведенный на многие языки учебник «Ботаника» Э. Страсбургера уникален своей исторической преемственностью, широтой охвата материала и ультрасовременностью приводимых данных: каждое издание, в том числе и последнее, полностью перерабатывается и обновляется по сравнению с предыдущим.

На русском языке учебник выходит в четырех томах. Первый том посвящен описанию структуры растительного организма.

Для студентов высших учебных заведений. Может быть полезен преподавателям и научным работникам.

УДК 58(075.8)
ББК 28.5я73

Предисловие к 35-му немецкому изданию

Учебник «Ботаника» для высшей школы (35-е издание) Эдуарда Страсбургера вступает в новую фазу своей более чем 100-летней истории. Два соавтора, Хуберт Циглер и Фридрих Эрендорфер, активно участвовавшие соответственно более двадцати и тридцати лет в создании данного труда, выбыли из страбургерской команды по возрасту. Мы, а также большая армия читателей курируемых Циглером и Эрендорфером разделов благодарны им за их выдающиеся достижения. Теперь авторами этих разделов стали более молодые эксперты. Часть материала по физиологии переработана и дополнена главой по аллелофизиологии Эльмаром В. Вайлером (Бохум), который, кроме того, обновил главу по молекулярным основам в структурной части. Материал в области эволюции и методы систематики переработал Йоахим В. Кадерайт (Майнц), взявший на себя также обзор семенных растений и историю растений. Наконец, Кристианом Кёрнером (Базель) в значительной мере заново составлены главы по экологии (экология растений, растения в биосфере, популяционная и вегетативная экология).

Новая команда старалась соответствовать задачам академического преподавания ботаники — представить на хорошем уровне все существенные основы этого предмета, а также проинформировать читателей о достаточно достоверных новых результатах исследований и их применении (например, трансгенные растения или биомасса и продуктивность). Неизменной осталась и цель — достойно отразить все разделы науки о растениях и смежные области. В соответствии с этим в учебнике уделяется большое внимание не только фотоавтотрофным, «зеленым», организмам, но и всем тем гетеротрофным груп-

пам, которые происходят от автотрофных или важны для понимания филогении, физиологии и экологии автотрофов (прокариоты, грибы). Кроме того, мы стремились улучшить и так богатый иллюстративный материал (например, с помощью четырехцветных иллюстраций, унификации всех химических формул), а также структуру учебника (например, используя численное членение, обзоры содержания в начале каждой главы, ссылки, вставки по важным специальным темам и, наконец, перечни вставок и таблиц в оглавлении). Ссылки на новую литературу делают возможным углубление в предмет там, где более подробное обсуждение выходит за рамки учебника. Многочисленные ссылки экономят время студента на обращение к указателю, но в основном обозначают связи между дисциплинами и создают систему материала, вынужденно предложенного линейно. Наконец, набор некоторого материала мелким шрифтом позволяет «перепрыгнуть» те места в книге, содержание которых менее важно, прежде всего для начинающего. Поэтому учебник представлен как бы в двух вариантах: один для младших курсов, другой для старших.

Сердечно благодарим тех, кто помогал нам конструктивной критикой и представлением иллюстраций. (Их имена частично раскрываются в благодарностях, помещенных в начале текстовой части, и в подписях к рисункам. Иллюстрации, авторы которых не названы, делали мы сами.) В работе над книгой нам основательно помогал доктор Андреас Буль (Халле). Решающей помощью было для нас необычное приглашение к работе лектора Инги Айкен (Штутгарт) и госпожи Эльке Литманн из производственного отдела изда-

тельства. Издательство Spektrum Verlag, возглавляемое доктором Ульрихом Г. Мольтманном, несмотря на давление постоянно обостряющейся конкуренции, не только полностью поддержало новое оформление традиционного труда, но и со своей стороны энергично продвигало его вперед. Обновление в этой области касается пакетных предложений, благодаря которым в Германии книга может быть получена вместе с уже зарекомендовавшей себя брошюрой «Помощь в обучении. Ботаника», а

также со «Словарем по ботанике» Г. Вагеницца (Геттинген) на CD-ROM и/или постером «Систематика: Ботаника» А. Брезински и Й. В. Кадерайта.

Мы желаем всем читателям успешно освоить с помощью учебника «Ботаника» эту науку, важность которой растет вместе с ее комплексностью.

Фрайбург, Бохум, Майнц, Регенсбург
и Базель, февраль 2002 г.

Авторы

Предисловие к 1-му немецкому изданию

Авторы учебника «Ботаника» уже много лет работают доцентами ботаники в университете г. Бонна. Они постоянно обмениваются научными мыслями и методическими предложениями. Теперь авторы пытаются совместно изложить в книге свой научный опыт, накопленный в течение жизни. Материал учебника был распределен так: Эдуард Страсбургер взял на себя обязанность по написанию введения и морфологии, Фритц Нолль — физиологии, Генрих Шенк — материала о споровых растениях, А. Ф. В. Шимпер — явнотрачных растениях.

Даже если каждый автор несет научную ответственность только за написанную им часть, единообразие всех частей обеспечивалось постоянным согласованием. Поэтому книгу, несмотря на то что у нее есть несколько авторов, можно считать единым произведением.

Учебник «Ботаника» предназначен для студентов вузов и должен прежде всего

пробудить у них научный интерес, стимулировать научные знания и выводы. Но одновременно авторы обращают внимание на практические требования обучения и удовлетворяют потребности медиков и фармацевтов. Так, медик сможет из цветных иллюстраций получить сведения о ядовитых растениях, важных для него, фармацевт — найти в книге необходимые указания на лекарственные растения и наркотики.

Многочисленные иллюстрации были подготовлены в основном авторами учебника, ряд иллюстраций имеют других авторов.

Нельзя недооценить любезность господина издателя, который не жалел расходов на цветные иллюстрации в тексте и прилагал все усилия, чтобы придать книге законченный вид.

Бонн, июль 1894 г.

Авторы



Эдуард Страсбургер
*01 02 1844, Варшава — †19 05 1912, Бонн
основоположник учебника для высшей школы «Ботаника»

После изучения естественных наук в Париже, Бонне и Йене, а также написания докторской диссертации в Йене Эдуард Страсбургер защитил докторскую диссертацию в 1867 году в Варшаве и в 1869 году в возрасте 25 лет был приглашен в качестве профессора ботаники в университет Йены, а в 1881 году — в университет Бонна. Под его руководством Ботанический институт в Поппельсдорфском замке вошел в список международных центров ботаники. Здесь Э Страсбургер со своими сотрудниками Ф Ноллем, Г Шенком и А Ф В Шимпером написал в 1894 году учебник для высшей школы «Ботаника» (раньше коротко называемый «Боннский учебник»). Этот учебник вместе с много-

кратно издававшимся «Малым ботаническим практикумом» и более обширным «Ботаническим практикумом» отразили ботаническо-микроскопическую практику того времени в вузах. Исследовательская работа Страсбургера в первую очередь была важна и для истории развития цитологии. Ученый установил, что процессы деления ядра (образование, расщепление и движение хромосом) у растений протекают так же, как у животных, т е одинаково у всех организмов (1875). Он впервые наблюдал у цветковых растений процессы оплодотворения и слияния мужского ядра с ядром яйцеклетки и сделал вывод, что клеточное ядро — важнейший носитель наследственных структур (1884).

Авторы учебника «Ботаника»

Учебник «Ботаника» был написан в 1894 году учеными-ботаниками, работавшими в Бонне: Эдуардом Страсбургером, Фритцем Ноллем, Генрихом Шенком, А. Ф. Вильгельмом Шимпером, и в последующее время ими, а также ниже названными авторами переиздание учебника было продолжено.

Введение и морфология, или структура:

- 1—11-е издания (1894—1911) — Эдуард Страсбургер
12—26-е издания (1913—1954) — Ганс Фиттинг
27—32-е издания (1958—1983) — Дитрих фон Денффер
33—35-е издания (1991—2002) — Петер Зитте

Физиология:

- 1—9-е издания (1894—1908) — Фритц Нолль
10—16-е издания (1909—1923) — Людвиг Йост
17—21-е издания (1928—1939) — Германн Зирп
22—30-е издания (1944—1971) — Вальтер Шумахер
31—34-е издания (1978—1998) — Хуберт Циглер
35-е издание (2002) — Эльмар В. Вайлер

Эволюция и систематика, общие основы:

- 30—34-е издания (1971—1998) — Фридрих Эрендорфер
35-е издание (2002) — Йоахим В. Кадерайт

Низшие растения:

- 1—16-е издания (1894—1923) — Генрих Шенк
17—28-е издания (1928—1962) — Рихард Хардер
29—31-е издания (1967—1978) — Карл Мэгдле-фрау
32—35-е издания (1983—2002) — Андреас Брезински

Семенные растения:

- 1—5-е издания (1894—1901) — А. Ф. В. Шимпер
6—19-е издания (1904—1936) — Георг Карстен
20—29-е издания (1939—1967) — Франц Фирбас
30—34-е издания (1971—1998) — Фридрих Эрендорфер
35-е издание (2002) — Йоахим Кадерайт

География растений, геоботаника или экология:

- 20—29-е издания (1939—1967) — Франц Фирбас
30—34-е издания (1971—1998) — Фридрих Эрендорфер
35-е издание (2002) — Кристиан Кёрнер

Издания на иностранных языках

Английский:

Лондон: 1896, 1902, 1907, 1911, 1920, 1930, 1965, 1971, 1975

Итальянский:

Милан: 1896, 1913, 1921, 1928, 1954, 1965, 1982, 2002

Польский:

Варшава: 1960, ND 1962, 1967, 1971, ND 1973

Испанский:

Барселона: 1923, 1935, 1943, 1953, 1960, 1974, 1986, 1994

Сербско-хорватский:

Загреб: 1980, 1982, 1988, ND 1991

Турецкий:

Стамбул: 1998

Хронология

ок. 300 до н.э.	«Естественная история растений»: Теофрастос Эрезиос (371 — 286 до н. э.)	1835	Деление клетки у растений: Гуго фон Моль
1151 — 1158	Описание 300 лекарственных и сельскохозяйственных растений, пряностей и наркотиков «De plantis», «De arboribus»: Хильдегард фон Бинген	1838	Основание клеточной теории: Маттиас Якоб Шляйден совместно с анатомом и физиологом Теодором Шванном
после 1530	Старейшая «Книга трав»: Отто Брунфельс, Иеронимус Бок, Леонхарт Фукс	1839	Минеральное питание растений, опровержение гумусовой теории: Юстус фон Либих
1533	Первая кафедра ботаники в Падуе	1846	Термин «протоплазма»: Гуго фон Моль
1583	Первый общий учебник ботаники «De Plantis»: Андреа Чезальпино	1851	Сходства в смене поколений у растений: Вильгельм Хофмайстер
1590	Изобретение микроскопа: Йоханнес и Захариас Янссен	1855	«Omnis cellula e cellula»: Рудольф Вирхов
1665	Открытие клеточного строения тканей «Micrographia»: Роберт Гук	1858	Мицеллярная теория: Карл Нэгели
1675	«Anatome plantarum»: Марселло Мальпиги	1859	«Происхождение видов ...»: Чарлз Дарвин
1682	«Анатомия растений»: Несмия Грю	1860	Водная культура: Юлиус Сакс
1683	Первое изображение бактерий: Антони ван Левенгук	1860	Опровержение теории абиогенеза: Херманн Хоффманн, Луи Пастер
1694	Наличие полов у растений: Рудольф Якоб Камерариус	1862	Крахмал как продукт фотосинтеза: Юлиус Сакс
1735	Бинарная номенклатура. «Systema naturae»; «Species plantarum» (1753): Карл фон Линней (Каролус Линнеус, 1707—1778)	1866	«Опыты с растительными гибридами», правила наследования: Грегор Мендель (1822—1884)
1779	Открытие фотосинтеза: Ян Ингенхаус	1866	Концепция экологии: Эрнст Геккель
1790	«Метаморфоз растений»: Иоганн Вольфганг фон Гёте	1867—1869	Двойственная природа лишайников: Симон Швенденер
1793	Основание экологии цветков: Кристиан Конрад Шпренгель	1869	Открытие ДНК, фосфорсодержащий «нуклеин»: Фридрих Мишер
1804	Открытие растительного газообмена: Николая Теодор де Соссюр	1875	Открытие деления ядра у растений: Эдуард Страсбургер
1805	Основание географии растений: Александр фон Гумбольдт	1877	«Осмотические исследования»: Вильгельм Пфедфер
1809	«Philosophie zoologique», учение о происхождении видов: Жан Батист де Ламарк	1883	Пластиды как самореплицирующиеся органеллы, возможные потомки внутриклеточных симбионтов: Андреас Ф. В. Шимпер, Ф. Шмитц
1822	Открытие осмоса: Анри Дютроше		
1831	Открытие клеточного ядра: Роберт Браун		

1884	«Физиологическая анатомия растений»: Готтлиб Хаберландт	1928	Открытие пенициллина: А. Флеминг
1884	«Сравнительная морфология и биология грибов, миксомицетов и бактерий»: Антон де Бари	1928	Трансформация пневмококков: Ф. Гриффит
1884	Открытие слияния ядер при оплодотворении цветковых растений: Эдуард Страсбургер	1928	Эу- и гетерохроматин: Э. Хайтц
1887	Мейоз: Теодор Бовери	1930	Теория флоэмного транспорта: Э. Мюнх
1888	Функция корневых клубеньков бобовых: Х. Хелльригель и Х. Вильфарт, М. В. Байеринк, А. Празмовски	1930	Экспериментальный ресинтез аллотетраплоидного гибридного вида <i>Galeopsis tetrahit</i> : А. Мюнтцинг
1894	Первое издание учебника Эдуарда Страсбургера «Ботаника»	1930—1934	Физический анализ транспирации, транспирационные сопротивления: А. Зейбольд
1897	Сбраживание с помощью бесклеточного дрожжевого экстракта: Эдуард Бухнер	1930—1950	Синтез генетики и эволюционной теории: Р. А. Фишер, Дж. С. Холдейн, Ф. Г. Добжански, Э. Майр, Д. С. Хаксли, Дж. Г. Симпсон, Дж. Л. Стеббинс
1900	Переоткрытие менделевских правил наследования: Эрих Чермак фон Сейсенегг, Карл Корренс и Гуго де Фриз	1931	Фотосинтетический O ₂ происходит из воды: К. ван Нил
1901	Мутационная теория: Гуго де Фриз	1931	Первый электронный микроскоп: Э. Руска; с 1939 г. коммерческое изготовление «сверхмикроскопов» по Э. Руске и Б. фон Боррису на заводе Siemens, по Х. Малю и др. на заводе AEG
1902	Симбиогенез, пластиды как потомки цианобактерий: Константин Мережковский	1933	Теория клеточного дыхания: Х. Виланд
1904	Концепция экосистем: Т. А. Тэнсли	1934	Концепция ниш сосуществования организмов: Г. Ф. Гаузе
1909	Пластиды как носители наследственных структур: Карл Корренс и Эрвин Баур	1935	Физиологические основы производства лесов: П. Бойсен-Йенсен
1910	Полиплоидия: Эдуард Страсбургер	1935	Кристаллизация вируса табачной мозаики: У. М. Стэнли
1913	Объяснение структуры хлорофилла: Рихард Вилльштеттер	1935	Первое использование изотопов для исследований обмена веществ: Р. Шёнхаймер и Д. Риттенберг
1913	«Микрохимия растений»: Ганс Молиш	1937	Цикл лимонной кислоты: Х. А. Кребс
1916	Экспериментальное производство полиплоидного томата: Ганс Винклер	1937	Фотолиз воды с помощью изолированных хлоропластов: Р. Хилл
1917	Математика формообразования, аллометрия: «О росте и форме»: Д'Арсси В. Томпсон	1937—1943	«Сравнительная морфология высших растений»: В. Троль
1920	Первые систематические исследования фотопериодизма: В. Гарнер и Х. А. Аллард	1938	«Субмикроскопическая морфология протоплазмы и ее производных»: А. Фрай-Висслинг
после 1920	Макромолекулярная химия: Х. Штаудингер	1938—1947	Цитогенетическая биосистематика и эволюционные исследования у сосудистых растений: Э. Б. Бэбкок, Дж. Л. Стеббинс
1922	Генотипическая концепция растительной адаптации: Г. Турессон		
1925	Двухслойная модель биомембран: Э. Гортер, Ф. Грендель		
1926	Доказательство образования фактора роста (гиббереллин) <i>Gibberella fujikuroi</i> : Э. Куросава		

- 1939—1941 Центральная роль АТФ в энергетическом балансе клетки: Ф. Липманн
- 1939—1953 Изменение ^{13}C у растений: А. Нир и Э. Гульбрансон, Х. К. Урей, М. Кальвин, Й. В. Вайгель, П. Берчи
- 1941 Данные по живым экземплярам *Metasequoia*, которая до этого была известна только как ископаемая: Т. Кан, В. Вонг, К. Ву. Описание *M. glyptostroboides* в 1948 г. Х. Х. Ху и В. К. Ченг
- 1943 Доказательство генетического действия ДНК: О. Т. Эвери, К. М. МакЛеод и М. МакКарти
- 1947—1949 САМ-метаболизм: В. и Й. Боннер, М. Томас
- 1950 Прыгающие гены у кукурузы: Барбара МакКлинток
- 1950 Кладистические методы биосистематики: В. Хенниг
- 1952 9 + 2-строение жгутиков: Ирэнэ Мантон
- 1952 Доказательство трансдукции наследственных структур у бактерий: Й. Ледерберг
- 1952—1953 Методы фиксации и тонких срезов для электронной микроскопии: К. Р. Портер, Ф. С. Сёстранд, Г. Э. Паладе
- 1952—1954 Фитохромная система: Х. А. Бортовик, С. Б. Хендрикс
- 1953 Абиогенный синтез аминокислот в условиях первичной земли: С. Миллер
- 1953 Двуспиральная модель ДНК: Дж. Д. Уотсон, Ф. Х. К. Крик
- 1953 Закономерности использования света в растительных травостоях: М. Монси, Т. Сэки
- 1954 Фотофосфорилирование: Д. Арнон
- 1954 Инфракрасный газоанализатор для непрерывного измерения фотосинтеза: К. Эгле и А. Эрнст
- 1954 Выделение веществ с цитокининовым действием: Ф. Скруг, К. О. Миллер
- 1954—1966 Открытие C_4 -фотосинтеза: Х. П. Корчак, И. С. Карпилов, М. Д. Хэтч и К. Р. Слэк
- 1955 Первое доказательство «self-assembly»/самосборки (у ВТМ): Х. Френкель-Конрат и Р. Вильямс
- 1957 Цикл фотосинтеза: М. Кальвин
- 1958 Экспериментальное доказательство полуконсервативной репликации ДНК: М. Мезельсон и Ф. В. Шталь
- 1960 Выделение протопластов: Э. К. Кокинг
- 1960—1961 Две световые реакции в эукариотических фототрофных организмах: Р. Хилл, Л. Н. М. Дуйсенс, Х. Т. Витт, Б. Кок
- 1961 Хемосмотическая теория образования АТФ: П. Д. Митчелл
- 1961 Генетический код объяснен: М. В. Ниренберг, Й. Х. Маттэи и др.; универсальность кода: Ф. Х. К. Крик, Л. Барнетт, С. Бреннер и Р. Й. Уоттс-Тобин
- 1961 Модель регуляции активности генов: Ф. Жакоб и Й. Моно
- 1961 «Жизнь, ее природа, происхождение и развитие»: А. И. Опарин
- 1961 ДНК-гибридизация: С. Шпигельман
- 1962 Фотодыхание: Н. Е. Толберт
- 1962 Хемотаксономия растений: Р. Хегнауэр
- 1963—1964 Открытие абсцизовой кислоты: П. Ф. Уоринг и Ф. Т. Эддикотт
- 1964 Закономерности компартментации у настоящих клеточных: Э. Шнепф
- 1964—1966 Гаплонтные культуры: С. Гупта и С. К. Магешвари
- 1965 Первый коммерческий растровый электронный микроскоп: К. Оатс, Cambridge Instr.
- 1968 Повторяющиеся последовательности в составе генов эукариот: Р. Й. Бриттен и Д. Э. Конне
- 1970 Про- и эукариоты как отдельные империи организмов: Р. Й. Стейнер
- 1970 Современная формулировка эндосимбиотической теории: Линн Маргулис

- 1970 Родословные древа последовательностей: Маргарет О. Дейхофф
- 1971 Получение высших растений из протопластов листа: И. Такебе и Г. Мельхерс
- 1971—1972 Сигнальные последовательности при транспорте белков через мембраны: Г. Блобел и Б. Добберштайн, К. Мильштайн
- 1972 Жидкостно-мозаичная модель биомембраны: С. Й. Сингер и Г. Л. Николсон
- 1974 Рестрикционные эндонуклеазы как инструменты анализа ДНК: В. Эрбер
- 1976 Пэтч-кламп-техника для изучения ионных каналов в мембранах: Э. Неер, Б. Сакманн
- 1977 Секвенирование ДНК: В. Гилберт, Ф. Сэнгер
- 1977 Особое положение архебактерий: К. Р. Вёзе, О. Кандлер
- 1977 Мозаичные гены, интрон/экзонная структура генов: С. Хогнесс, Й. Л. Мандель, П. Чамбон
- 1979 *Arabidopsis thaliana* как модельное растение для молекулярной биологии («растительная дрозофила»): К. Р. Сомервилл, Э. М. Мейеровитц и др.
- 1979 *Agrobacterium tumefaciens* как переносчик генов: Й. Шелл, М. ван Монтагю и др.
- 1980 Реконструкция гаметофита псилофитов: В. Реми
- 1982 Объяснение структуры бактериального фотосинтетического реакционного центра: Й. Дайзенхофер, Х. Михель, Р. Хубер
- 1982 «Рибозимы», РНК как энзимы: Т. Р. Чех, С. Альтман
- 1985 Полимеразная цепная реакция: К. Муллис
- 1986 Первые полные секвенирования хлоропластной ДНК (*Nicotiana*: М. Сугиура с сотр.; *Marschandia*: К. Охайама с сотр.)
- 1991 Генетическая регуляция образования цветка гомеотическими генами, «АВС-модель»: Э. М. Мейеровитц, Э. С. Коэн, Х. Седлер
- 1993 Молекулярная кладограмма покрытосеменных на основе ДНК-последовательностей хлоропластного гена *rbcL*: М. Чейз с сотр.
- 1995 Первые полные ДНК-последовательности геномов бактерий (*Haemophilus influenzae* и *Mycoplasma genitalium*: Й. К. Вентер с сотр.)
- 1996 Первые полные ДНК-последовательности геномов архебактерий (*Methanococcus jannaschii*: Й. К. Вентер) и эукариот (дрожжи, *Saccharomyces cerevisiae*: участвовали свыше 100 лабораторий)
- 1999 Идентификация Amborellaceae как базальной группы покрытосеменных: С. Мэтьюс и М. Донохью; П. С. Солтис с сотр.; Й.-Л. Кью с сотр.
- 2000 Первая полная ДНК-последовательность высшего растения резушки Таля *Arabidopsis thaliana*: The Arabidopsis Genome Initiative, участвовали 27 лабораторий в США, Европе и Японии
- 2001 «Золотой рис»: первое введение пути биосинтеза (провитамина А) в особенно важную для человеческого питания растительную ткань, эндосперм риса, путем трансформации: И. Потрикус и П. Бейер

Предисловие к русскому изданию

Предлагаемая вниманию читателей книга Э. Страсбургера «Ботаника» впервые вышла в свет более 100 лет назад и быстро получила признание мировой научной общественности за фундаментальность и широту охвата материала, оригинальность и наглядность его представления, доступность изложения, став классическим пособием для многих поколений исследователей. Жизнь растений во всем многообразии ее проявлений, сложность структурно-функциональных взаимосвязей, обеспечивающих роль и место растений в биосфере, становились более понятными и зримыми после прочтения книги. Переиздание книги после кончины Э. Страсбургера поддерживается международными коллективами авторитетных ученых, которые, сохраняя принципы построения книги, наполняют ее новым фактическим материалом, поддерживают теоретический уровень изложения согласно времени переиздания.

Постоянное обновление издания обеспечило ему необычно долгую жизнь. И настоящее издание очень отличается от предыдущих: в переработке четырех основных разделов из шести приняли участие новые авторы. Перевод 35-го издания этой оригинальной книги, без сомнения, классической сводки по ботанике, должен стать полезным и необходимым пособием для русскоязычных читателей, изучающих ботанику как интегральную науку о жизни растений. Его нельзя рассматривать в качестве стандартного учебника. Это пособие для всех тех, кто выбрал для себя растительный мир как интересный объект исследования и хочет получить о нем новейшие научные представления, что важно и для начинающего ботаника, и для опытного натуралиста-исследователя, и особенно для студентов, аспирантов, преподавателей вузов.

Книга начинается с описания структуры и свойств воды и биохимии полимеров растительной клетки (нуклеиновых кислот, белков, полисахаридов, липидов), что является достаточно обоснованным и позволяет при изучении последующих разделов — цитологического, морфологических и анатомических — лучше понять принципы функциональной организации клетки и растительного организма. В разделе о строении клетки дается описание методологии ее изучения, приводятся современные представления о биохимии, физикохимии и работе мембран, о компартментации и клеточных компартментах, их эволюции.

Значительная часть книги — это описание физиологических функций растительного организма, их метаболических систем, составляющих основу жизнедеятельности и обеспечивающих существование организма в разнообразных условиях среды. Такие метаболические системы находятся в сложных взаимоотношениях друг с другом, и координация их функционирования во времени и пространстве представлена на современном уровне.

Обменные реакции в организме требуют значительных затрат энергии, источником которой служат универсальные для клеток бактерий, хлоропластов и митохондрий растений и животных процессы трансформации энергии. Во всех этих системах световая энергия, или энергия окисляемых субстратов, используется для организации электронного транспорта в мембране, сопряженного с созданием протонного градиента, который применяется для синтеза молекул АТФ. Поэтому нужно понять общие принципы организации электрон-транспортных цепей в сопрягающих мембранах и дать характеристику основным компонентам, участвующим в переносе

электрона. Это возможно при внимательном изучении соответствующих глав. Важную роль в жизни растительного организма играют взаимодействия митохондрий и хлоропластов, во время которых между ними устанавливаются системы прямых и обратных связей, имеющих существенное значение для поддержания клетки как целостной функциональной единицы, гибко приспосабливающей интенсивность дыхания к действию различных эндогенных и экзогенных факторов. Важнейшей задачей для понимания сущности процессов жизнедеятельности растения является изучение современных представлений в области фотосинтеза как физиологической функции, составляющей основу биоэнергетики. Фундаментальные процессы фотосинтеза — структурно-функциональная организация фотосинтетического аппарата, молекулярная структура и физико-химические свойства пигментных систем, механизм первичных процессов преобразования энергии и представления о структуре и функционировании реакционных центров — подверглись в последние годы переследованию, что нашло отражение в соответствующих главах.

Растения — это компоненты биосферы, которые выполняют огромную геохимическую работу, обусловленную прежде всего их способом минерального питания и водообмена. За последние годы существенно изменились наши представления о поступлении ионов и воды в растение, значительно расширились знания о функциях элементов минерального питания. Большой объем материала о механизмах поступления ионов и воды в апопласт, системах их транспорта через мембраны, транспорте веществ на ближние и дальние расстояния и их круговороте по растению, изложенный в книге, позволяет понять роль этих процессов в формировании функционально-целостной системы.

Рост и развитие растений представляют собой интегральные физиологические функции, в которых раскрываются генетические возможности организма, обеспечивающие адаптивный и репродуктивный потенциал вида. Изучение принципов гормональной, световой, термо- и других ви-

дов регуляции роста и развития растений составляет важнейший раздел ботаники. Жизнь растительного организма протекает в постоянном взаимодействии как с абиотическими (физическими, химическими), так и с биотическими (другими растениями, животными, микроорганизмами) факторами внешней среды. И эти взаимодействия могут существенно модифицировать развитие растения и его потенции к воспроизведению. Очевидны возможные изменения в структуре ценозов, обусловленные гипервлинием абиотических и биотических факторов. Эволюция выработала множество механизмов, позволяющих растению преодолеть неблагоприятные воздействия и сохранить потенциал размножения и распространения. Действие каждого стресс-фактора рассматривается как с позиций его повреждающего эффекта, так и с точки зрения ответных реакций растительного организма, направленных на формирование механизмов адаптации, которые позволяют преодолевать или избегать неблагоприятные воздействия.

Помимо текста несомненным достоинством книги является широкое использование многочисленных схем, таблиц и разнообразных иллюстраций: рисунков, микрофотографий высокого разрешения, карт и фотографий ландшафтной растительности. Можно отметить существенное увеличение объема раздела «Экология», включившего в этом издании все основные сведения современной науки о растительном покрове Земли, а также систематику растений в рамках системы, основанной на учете новейших молекулярно-генетических исследований родственных связей между различными таксонами. Разработанные ботаниками в последние годы подходы позволили значительно продвинуться в понимании принципов функционирования растительного организма или растительных сообществ как целостных биологических систем, что отражено в данной книге и несомненно будет интересно широкому кругу читателей.

*Профессор Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова
И. П. Ермаков*

Предисловие научного редактора

Начальные главы учебника Э.Страсбургера «Ботаника», представленные в первом томе, по традиции посвящены описанию структуры растительного организма. Перед читателем проходит последовательный «синтез» растения с более низких уровней организации до уровня целостного организма.

Так, глава 1 начинается с изложения первичного химического строения биополимеров и липидов, далее рассматриваются самоорганизация молекул, возникновение вторичной и третичной структур, объединение белков в комплексы со сложной четвертичной структурой и затем интеграция различных молекул в составе мембран.

В главе 2 подробно изложены надмолекулярные структуры — те основные «молекулярные машины», которые обеспечивают подвижность различных внутриклеточных образований и клетки как целого, реализацию и правильное распределение наследственной информации, разделение и обмен метаболитами между компартаментами клетки, синтез экстрацеллюлярных компонентов, образующих клеточную стенку, а также энергетику всех процессов жизнедеятельности. В конце главы представлен обзор строения прокариотической клетки, в котором клетка растения вновь «подвергается синтезу» в рамках теории симбиогенеза. Поэтому рассмотрение бактериальной клетки — не только дань вековой традиции изложения материала, но и вполне оправданный элемент сравнительного анализа, необходимый для понимания эволюционного происхождения пластид и митохондрий.

Глава 3 продолжает линию последовательного усложнения структуры: из отдельных клеток воссоздаются ткани рас-

тения. Обзор тканевого строения начинается с меристем — основных зон клеточных делений в растении. Далее перед читателем разворачивается картина формирования покровных, механических и проводящих тканей из недифференцированного материала, и в конце главы приводятся примеры высокоспециализированных тканей (млечников, смоляных ходов, эфиромасличных вместилищ, железистых волосков и др.), которые встречаются не во всех растениях.

В главе 4 отдельные ткани уже объединены в органы осевой и листовой природы. Даны традиционные представления о филлотаксисе, типах ветвления побеговых систем, структуре соцветий, жизненных формах. В связи с жизненными формами рассмотрены вопросы об анатомических различиях побегов у растений, особенностях первичного и вторичного утолщения, различиях в строении древесины, имеющих подчас важное промышленное значение. От внешнего многообразия строения листьев и их анатомического строения авторы переходят к листовым сериям и видоизменениям структуры листа, вводят понятие о метаморфозе. В заключении главы дано описание строения корня, показаны особенности образования боковых корней и вторичного строения.

Глава 5 скорее отдает дань старинной традиции, рассматривая строение низших растений в одной книге вместе с высшими растениями. Здесь приведены сведения о строении одноклеточных и многоклеточных водорослей, уделено внимание сифональной организации, формированию нитчатых и тканевых талломов, строению организма мохообразных. Сюда же включены разделы, посвященные строению мицелия у грибов, хотя сегодня вы-

деление грибов в отдельное царство ни у кого не вызывает сомнения.

Для изложения материала учебника в целом характерен синтез классических представлений и современных данных. В каждой главе можно найти краткий обзор, учитывающий многие новейшие достижения, которые в оригинальной научной литературе существуют лишь в виде разрозненных публикаций. Таким образом, очередное переиздание учебника Э.Страсбургера «Ботаника» и тем более перевод его на русский язык — неоценимая интегральная сводка по биологии растений для студентов и преподавателей вузов, исследователей, стремящихся расширить свой кругозор в смежных отраслях ботаники. Однако в погоне за новизной приведенные интерпретации порой оказываются недостаточно полными, дискуссионными или не являются общепринятыми. В этих случаях мы прилагаем собственный комментарий, где изложены дополняющие сведения или альтернативные гипотезы.

Следует отметить, что немецкая терминология не всегда совпадает с принятой в России, а при обсуждении самых современных данных прочно устоявшейся терминологии пока не существует. Даже в немецком тексте авторам приходится давать кальку английских терминов из оригинальных работ или давать англоязычные параллели в скобках. В сложных вопросах терминологии мы стремились сохранить авторский подход, однако при несовпадении наших научных традиций приводим редакционные комментарии. Как правило, это касается терминов, которые в тексте книги упоминаются однократно и не имеют большого значения для дальнейшего изложения. В некоторых местах мы взяли на себя смелость расшифровать исходно англоязычные аббревиатуры, которые похоже звучат по-немецки, но не могут быть прямо транслитерированы на русский. Особенно это касается сокращенных названий генов, белков, полисахаридов и др.

«Ботанику» Э.Страсбургера в полной мере можно назвать немецкой национальной книгой, в которой подчеркнут вклад именно немецкой исследовательской шко-

лы в развитие различных областей ботаники. Этот вклад невозможно отрицать. Действительно, в области практической микротехники и окраски препаратов, в области клеточной теории и, можно сказать, в создании морфологии растений как науки немецкие ученые обладают несомненным приоритетом. Однако в русскоязычном издании нам показалось некорректным оставить без внимания достижения ученых из России. Так, общепризнано, что исходно идея о симбиотическом происхождении пластид была выдвинута русским ученым М.Д.Мережковским, но из-за того что эта идея сильно опередила свое время, она не была принята современной на тот период наукой. Открытие митоза принадлежит И.Д.Чистякову, однако ученый работал на плохом микроскопе, не применял красителей и к тому же опубликовал результаты своей работы лишь в малоизвестном итальянском журнале. По-видимому, этим объясняется отчасти тот факт, что открытие И.Д.Чистякова в Европе слепо приписывают Э.Страсбургеру. В соответствующих местах учебника мы дали исторические комментарии, хотя в авторской версии такие справки сведены к минимуму.

Дополнительные сведения в книге набраны петитом. Сюда относятся уточнения, углубленные теоретические рассуждения и расчеты (количественная оценка гипотез), информация о практическом использовании обсуждаемого явления. Целостные небольшие разделы, которые прямо не включены в текст, даны на врезках — боксах. Такая структура позволяет, с одной стороны, быстро ознакомиться с основными идеями, не отвлекаясь на детали (что важно при подготовке студентов к экзаменам), а с другой стороны — легко находить справочные сведения, которые несомненно делают книгу особенно интересной.

Все главы «Ботаники» хорошо иллюстрированы, так что учебник может служить в качестве наглядного атласа по клеточной биологии, анатомии и морфологии растений. Важную роль играют разделы, посвященные методологии исследования (световая и электронная микроско-

пия в цитологии; гомология и аналогия в морфологических исследованиях). Кроме того, в отдельных боксах даны представления о наиболее распространенных экспериментальных методиках. По ходу текста, а также в подрисуночных подписях, как правило, приводятся методы, с помощью которых был получен тот или иной экспериментальный результат. Рассмотрение структуры растений на разных уровнях невозможно без представлений о функциях, выполняемых молекулами, клет-

ками, тканями или органами, отсюда неизбежны краткие экскурсы в физиологию растений. Текст учебника снабжен развитым перекрестным ссылочным аппаратом, в связи с чем читатель легко найдет дополнительный материал по обсуждаемым проблемам в главах следующих томов книги.

*Доцент Московского государственного
университета им. М. В. Ломоносова
В. В. Чуб*

Введение

Ботаника как биологическая наука

Ботаника — наука о растениях. Название это было дано Диоскоридом (I столетие н.э.), который понимал под ним науку, изучающую (лекарственные) травы. Фактически греческое слово «*botáne*» означает злак, причем любое кормовое или полезное растение. Общее же греческое название для растения — «*phýton*», поэтому уже многократно предлагалось назвать биологию растений «фитология», противопоставляя ее зоологии как науке о животных.

Понятие «**растения**» первоначально охватывало все те организмы, клетки которых, наряду с настоящим клеточным ядром, имеющим оболочку и несколько хромосом, содержат еще **пластиды**. Они или присутствуют в виде хлоропластов или в соответствующих условиях могут превращаться в них. Хлоропласты — это органеллы (клеточные органы), осуществляющие **фотосинтез**, т.е. превращение световой энергии в химическую и связанный с этим синтез органических соединений (**ассимиляция углерода**). Зеленые растения фотолитотрофны (фотоавтотрофны). В противоположность животному и всем прочим гетеротрофным (хемоорганогетеротрофным) организмам, зеленые растения обходятся без органического питания.

К растительному царству традиционно относят и **грибы**, хотя они и не имеют пластид. Грибы гетеротрофны и питаются либо мертвым органическим материалом (сапротрофно), либо живыми организмами (паразитно). (Авторы используют здесь более старый термин «сапрофитно». В научной литературе, в том числе и отечественной, в настоящее время все шире используется термин «сапротрофно». Действительно, слово «сапрофит» означает ра-

стение, питающееся мертвым материалом. Поскольку многие из этих организмов сейчас растениями не считаются (в частности, грибы), был предложен более обтекаемый термин «сапротроф», означающий просто «питающийся мертвым». — *Примеч. пер.*) Грибы эволюционно ближе к животным, но у них есть особенности, общие с растениями: например, вакуоли в клетках, одетых прочной клеточной стенкой, и поглощение питательных веществ в растворенной форме.

В группе одноклеточных организмов (**протистов**) различие растения и животного проблематично. У жгутиковых иногда в одном и том же роде — следовательно, у близко родственных видов — имеются формы без пластид и формы с хлоропластами: соответственно зоо- и фитофлагелляты (например, *Euglena*, рис. 1). У бактерий и архебактерий (архей) сколько-нибудь целесообразное отнесение к растительному или животному царству вообще невозможно. Эти организмы имеют клетки, которые в целом мельче и организованы принципиально проще, чем клетки всех животных, грибов и растений, даже одноклеточных (рис. 2). Бактерии и архебактерии не имеют настоящего клеточного ядра, здесь нет деления ядра и клетки в том виде, в каком они встречаются у прочих организмов, фототрофные формы не имеют пластид и т.д. Поэтому клетки этих групп иногда называют **процитатами** в противоположность **эуцитатам** всех прочих организмов. Бактерии и архебактерии как **прокариоты** противопоставляют **эукариотам** (растениям, грибам, животным; всем протистам с настоящим клеточным ядром). Между про- и эукариотами в современном (рецентном) мире живых организмов нет никаких переходов.

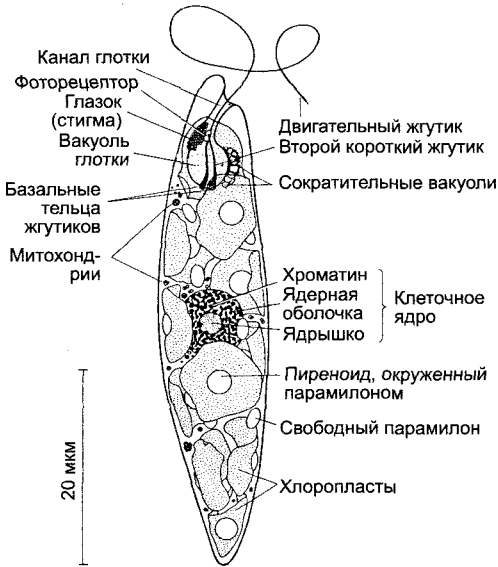


Рис. 1. *Euglena gracilis* (по G.F. Leedale).

Это эукариотический одноклеточный организм с хлоропластами, которые образуют в качестве запасного вещества близкий к крахмалу парамилон. Двигательный жгутик выходит наружу из «глотки» (передней камеры). Его движения управляются светочувствительным органом (красной стигмой, часто неправильно называемой глазком, плюс фоторецептором на неподвижном коротком жгутике). Клеточная стенка отсутствует. Сократительные вакуоли обеспечивают выделение воды. Эвглены могут не только плавать, но и ползать, сильно изменяя при этом свою форму (2100х)

И все же древнейшие эукариоты развились из прокариот. Исследованию микроскопически малых организмов — как эу-, так и прокариотических — посвящена специальная биологическая наука — микробиология. В изучаемую этой наукой область входят и вирусы — субклеточные системы, которые находятся на границе живого и неживого.

Несмотря на все различия между прокариотическими и эукариотическими клетками, имеется много принципиально общих особенностей между ними, а еще больше — между клетками высших животных и растений, часто имеющими совершенно разные облик и функции. Повсюду мы встречаем сходные классы молекул, а

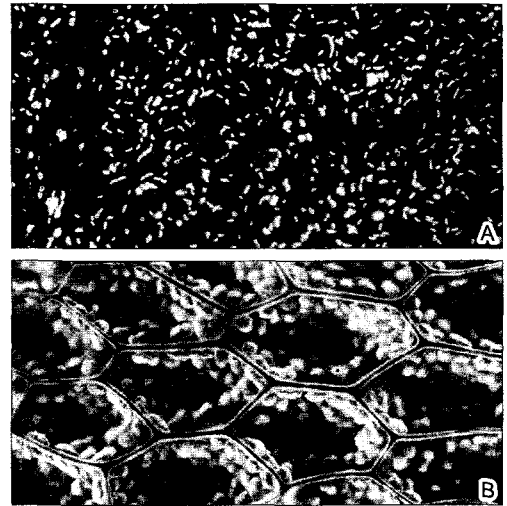


Рис. 2. Сравнение размеров про- и эукариотических клеток:

А — бактериальные клетки из настоя сена (накопительная культура сенной палочки); **В** — клетки листочка мха (*Mnium undulatum*); можно отметить три характерные особенности растительной клетки: клеточные стенки, хлоропласты и центральные вакуоли. Обе фотографии имеют одинаковое увеличение (380х). На снимках в темном поле видны только те структуры объекта, которые рассеивают и преломляют свет, падающий сбоку

многие основные функции живых систем у всех организмов сходны. То же можно сказать и о многих генах (факторах наследственности). В этом выражается основополагающее единство всех живых организмов, которое свидетельствует об их общем происхождении: все ныне живущие организмы, очевидно, произошли от одного предка (**монофилетическое происхождение**).

Что такое жизнь?

Поскольку мы сами являемся живыми организмами, то имеем непосредственное отношение к основному вопросу биоло-

гии: что такое жизнь? Тем не менее ответить на него оказывается довольно сложно. Правда, есть ряд свойств, которыми обладает каждая живая система, однако позволяет отграничить живое от неживых систем или образований только сумма этих признаков. Перечислим классические признаки жизни.

• **Химический состав.** В сухой массе всех живых организмов доминируют белки, нуклеиновые кислоты, полисахариды и липиды. К тому же имеется большая разнородная масса других органических молекул и ионов. Сложные органические молекулы, особенно макромолекулы, в природе синтезируются только живыми организмами (биосинтез с помощью специфических катализаторов — **ферментов**).

• **Комплексная структура, имеющая системный характер.** Жизнь всегда связана с живыми организмами. Даже простые существа отличаются комплексными структурами, которые имеют системный характер. Это означает, что молекулярные и надмолекулярные компоненты функционально взаимосвязаны между собой и согласованы друг с другом. Только за счет правильного взаимодействия — следовательно, совместно — они могут выполнять функции, обеспечивающие живое состояние. Ни один из отдельных компонентов, не говоря уже об отдельных веществах, не был бы способен на это в одиночку. Система представляет собой принципиально нечто большее, чем просто сумма частей, а жизнь — это всегда системная деятельность. Ниже уровня организации **клетки** самостоятельной жизни нет: клетки — это **элементарные организмы**. Они всегда содержат структуры, несущие информацию, полный набор необходимых ферментов и за счет селективно проницаемых мембран отграничены от окружающей среды. (Здесь нет противоречия с положением о том, что у большинства многоклеточных растений клетки тканей соединены между собой плазмодесмами — плазматическими каналами в клеточных стенках — в надклеточные симпласты.)

• **Питание.** Если рассматривать живые организмы в плане изменения энергии и энтропии, их существование может пока-

заться очень неправдоподобным. Они состоят из богатых энергией, нестабильных молекул; высокая структурная и функциональная упорядоченность живых организмов соответствует низкому уровню энтропии. Поддержание лабильного состояния возможно только при притоке энергии, поэтому живые системы — принципиально открытые системы, т.е. они принимают богатые энергией фотоны или же вещества и отдают вещества, бедные энергией (например, CO_2 , H_2O ; аналогия: пламя свечи). С обменом веществ (**метаболизмом**) неразрывно связан энергетический обмен. Метаболизм не приводит к стационарному равновесию. Наоборот, он всегда поддерживает неравновесное состояние (**динамическое равновесие** с необратимыми частными процессами). Обмен веществ и энергии позволяет сопрягать требующие энергии процессы биосинтеза специфических для организма (макро-)молекул (**анаболизм**, ассимиляция) с процессами, дающими энергию, — улавливанием солнечной энергии и/или разложением богатых энергией соединений (**катаболизм**, диссимиляция). Низкое содержание энтропии живых организмов поддерживается за счет отдачи (диссипации) избытков энтропии в окружающую среду. Только в качестве диссипативных структур живые организмы могут избежать губительного для них хаоса. Таким образом, «жизнь» в конце концов не состояние, а всегда процесс. Если внешняя форма организмов чаще всего меняется достаточно медленно, то на молекулярном уровне происходит постоянная перестройка путем замены расщепленных веществ образуемыми заново (обмен, круговорот, **turnover**).

• **Движение.** Каждый активно живущий организм и каждая отдельная клетка обладают движением. Правда, многие клетки/организмы могут переходить в покоящееся состояние и при этом образуют, например, семена, споры, цисты. На таких стадиях латентной (скрытой) жизни не только не различимы какие-либо движения, но и все остальные проявления жизни временно приостановлены.

• **Восприятие раздражения и ответ на него.** Все организмы и клетки для поддер-

жания своей жизнеспособности приспособлены к тому, чтобы с помощью соответствующих рецепторов воспринимать сигналы из внешней среды и реагировать на них адекватными реакциями. Многообразие соответствующих механизмов чрезвычайно велико.

- **Развитие.** Живые организмы не способны длительно сохранять некую однажды достигнутую структуру. Ни один организм в разных фазах жизни не выглядит одинаково. Новая клетка, возникшая в результате деления, дорастает до размера материнской клетки (**рост**). Многоклеточные организмы начинают свое индивидуальное развитие в большинстве случаев с одной единственной клетки (оплодотворенной яйцеклетки — зиготы; споры). За счет размножения клеток они дорастают до своего окончательного размера. При этом изменяется и их облик. Развитие до половозрелого многоклеточного организма связано с морфогенетическими процессами. На клеточном уровне это проявляется в том, что первоначально одинаковые клетки зародыша приобретают все больше различий (**дифференцировка**).

- **Воспроизведение.** Последовательность поколений состоит из следующих друг за другом жизненных циклов. При этом жизнь всегда продолжается, несмотря на невозможность длительного сохранения определенной стадии развития отдельных особей и несмотря на неизбежную для многих многоклеточных организмов смерть каждого из них. Это составляет последний этап индивидуального развития. «Физиологическая смерть», в противоположность «катастрофической смерти», часто осуществляется исходя из внутренних причин в результате реализации генетически predetermined программы самоуничтожения. Наоборот, организмы могут возникать только как потомки подобных их предков. Самозарождение (возникновение живых систем из неживой материи) в настоящее время на Земле крайне мало вероятно и к тому же никогда не было зарегистрировано: *omne vivum e vivo* (все живое из живого). Это ныне само собой разумеющееся положение не является столь

уж давним. Так, например, до основополагающих исследований Л. Пастера и Г. Гофмана в середине XIX столетия считалось, что микроорганизмы (а также грибы и черви) в жидкостях, где происходят процессы гниения и брожения, могут возникать сами по себе (что было опровергнуто опытами со стерилизацией питательных растворов).

- **Размножение.** Размножение обычно связано с увеличением численности особей. Только таким образом возможно воспроизведение вида, несмотря на различные потери в той или иной мере из-за воздействия окружающей среды. Повсюду мы наблюдаем очень высокие скорости размножения (особенно у мелких организмов). Бактериальные клетки часто при оптимальных условиях делятся каждые 20 мин. Это означает, что при размножении, которому ничто не препятствует, одна-единственная клетка уже в пределах двух дней может дать такое потомство, которое за два дня достигает объема земного шара. У более крупных организмов скорость размножения обычно значительно меньше, поэтому жизнь каждого индивидуума лучше защищена разного рода приспособлениями.

- **Наследственность.** Индивидуальное развитие протекает в ряду следующих друг за другом поколений более или менее одинаково. Генетическая информация всех клеточных организмов (про- и эукариот) содержится в последовательности оснований (нуклеотидов) молекул дезоксирибонуклеиновой кислоты (ДНК, в международной литературе — DNA — от англ. deoxyribonucleic acid). Здесь речь идет о линейных или циклических макромолекулах, состоящих из двух нитей (двухцепочечная ДНК, dsDNA). У вирусов генетическая информация может также передаваться через молекулу ДНК, состоящую из одной цепи, а также через рибонуклеиновые кислоты (РНК = RNA, состоящие из одной или двух цепей).

- **Эволюция.** Копирование (репликация) и дальнейшая передача генетической информации осуществляются с высокой точностью, однако в последовательном ряду нескольких поколений могут по-

явиться изменения, которые наследуются (**мутации**). За длительный период времени в популяциях проявляются значительные различия между особями, которые в дальнейшем имеют те или иные шансы оставить потомство. Согласно теории **естественного отбора**, обоснованной в 1859 г. Ч. Дарвином и независимо от него Р. Уоллесом, в природе постоянно накапливаются формы, все более приспособленные для продолжения вида. Это приводит к изменению особенностей представителей видов и в конечном счете к возникновению новых видов: эволюция, филогенетическое развитие (**филогенез**).

Как важнейший критерий жизни, по видимому, можно рассматривать имеющуюся у всех организмов **способность к воспроизведению**. Все другие характеристики представляют собой либо предпосылки, либо следствия этого центрального свойства. У всех организмов генетическая информация содержит план развития для очень сложного молекулярного механизма, основная функция которого — самовоспроизведение. Жизнь (по крайней мере на современной Земле) может быть доказуема и мыслима только как континуум. Это подчеркивается необратимостью индивидуальной смерти и вымиранием видов.

Математиком Дж. фон Нойманом была разработана общая теория самовоспроизводящихся систем. «Ноймановский автомат» включает четыре компонента: (1) устройства для производства всех системных элементов; (2) необходимая для этого информация; (3) множительное устройство для точного размножения (2); (4) регулятор для соответствующей программы последовательности всех единичных процессов. Совместное функционирование четырех компонентов приводит к циклическим процессам, в которых система сама себя воспроизводит. Живая клетка — это **ноймановский автомат**¹.

Происхождение и эволюция жизни

Современный (рецентный) мир живого — результат невообразимо длительной эволюции. Исходя из природной радиоактивности и состава наиболее древних скальных формаций возраст Земли можно оценить в 4,6 млрд лет. Изучение остатков различных организмов (ископаемых: **палеонтология**) в отложениях разного возраста показывает, что в более ранние эпохи истории Земли на ней жили растения и животные, отличные от современных. Филетическая непрерывность проявляется в том, что флоры и фауны прошлых эпох тем менее сходны с современным миром организмов, чем дальше они отстоят во времени от нас. Более крупные многоклеточные организмы обнаруживаются только к концу докембрия (ок. 570 млн лет назад). До этого доминировали одноклеточные организмы, а среди них прежде всего прокариоты. Указания на обширные колонии цианобактерий имеются уже из архея (>3 млрд лет назад): отложения такого возраста в Австралии и Южной Африке содержат слоистые строматолиты размером до 30 см и более. При этом речь идет о характерных биогенных отложениях, которые еще и сейчас образуются в теплых водоемах плотными образованиями фототрофных цианобактерий и других организмов (цианобактериальные маты).

Как могла возникнуть жизнь? К ответу на этот фундаментальный вопрос биологии пытаются подойти с помощью экспериментов, воспроизводящих (моделирование) те условия, которые предположительно господствовали в древнейшие времена на Земле¹. Предпосылкой для образования простейших самовоспроизводящихся систем было наличие органических (макро-)молекул. В противоположность

¹ В нашей стране под руководством акад. В. Б. Кудрявцева разработана теория клеточных автоматов, базирующаяся на тех же принципах. — *Примеч. ред.*

¹ Эксперименты по имитации условий, в которых возникали первые органические молекулы, были впервые поставлены в нашей стране академиком А. И. Опариним. Ему принадлежит описываемая здесь теория. — *Примеч. ред.*

нашему времени на еще горячей древней Земле органические соединения могли возникать абиогенно. Древняя атмосфера наряду с водяными парами содержала прежде всего диоксид углерода и азот, предположительно также незначительные доли восстанавливающих газов, однако практически не содержала свободного кислорода. Поэтому не было озонового слоя, который бы поглощал богатое энергией ультрафиолетовое излучение Солнца. В таких условиях могли спонтанно образовываться различные органические соединения. Даже в водных смесях монооксида углерода, сероводорода и сульфидов металлов, которые, например, выбрасываются горячими источниками из водных глубин, могут возникать абиогенным путем уксусная кислота и богатые энергией тиоэфирные связи между молекулами. Такие соединения, по-видимому, накапливались в некоторых местах древней Земли, тем более что живые организмы, использующие их для своего питания, еще не существовали, и не могло происходить их разрушение за счет окисления.

Чисто умозрительно простейшие клетки — примерно такие, как у ныне живущих сапротрофных микоплазм (см. ниже), уже настолько сложно устроены, что их возникновение из хаотической смеси молекулярных компонентов в результате одного единственного случайного события представляется совершенно невероятным. Однако возникновение простейших самовоспроизводящихся систем можно объяснить хотя бы спекулятивно как последовательность гипотетических промежуточных этапов: **гипотеза многих этапов**. Если необходимые отдельные этапы этой пребиотической эволюции были достаточно малыми, вероятность того, что они могли случиться на протяжении очень длительных периодов времени, становится достаточно большой. Некоторые молекулы, которые могли возникнуть абиогенно, обладают ферментативной активностью, т. е. действуют как биокатализаторы. Определенные молекулы РНК (**рибозимы**) могут при этом сами по себе катализировать некоторые химические реакции, а вместе с ионами тяжелых металлов даже управля-

ют собственным размножением, хотя и очень несовершенным образом («**мир РНК**»). Решающий шаг к собственному жизни был сделан, когда стала возможной эффективная и точная репликация нуклеиновых кислот, происходящая при участии белков-катализаторов, а синтез этих белков-ферментов стал осуществляться на основе информации, заключенной в нуклеиновых кислотах. Благодаря этому двойному прогрессу, который предположительно явился результатом многих отдельных мелких этапов, возникла взаимосвязь между белками и нуклеиновыми кислотами, составляющая основу всякой жизни в ее современной форме. Теперь имелся генетический код для перевода последовательностей нуклеиновых кислот в полипептидные последовательности белков, и произошло разделение гена (наследственного фактора) и фена (признака, возникающего на основе наследственной информации).

Пока происходило абиотическое образование органических молекул, первые способные к размножению системы — гипотетические **прогены** — и развившиеся наконец из них прокариоты могли жить органотрофно. Однако по мере все большего потребления и исчерпания органических источников питания на передний план стали выходить фототрофные формы, в том числе и такие, которые при фотосинтезе расщепляли воду и высвобождали кислород. За счет этого атмосфера становилась все более окисляющей, что создало предпосылки для значительно более эффективного получения энергии из органических веществ путем клеточного дыхания. Одновременно в стратосфере возник озоновый слой¹, который стал поглощать сильное мутагенное ультрафиолетовое излучение Солнца и этим сделал возможным заселение суши.

¹ Возникновение озонового слоя — более позднее событие, чем возникновение дыхания. Расчеты показывают, что для дыхания достаточно 0,2 % O₂ в атмосфере (точка Пастера), а для возникновения озонового слоя — 1—2 % O₂. — *Примеч. ред.*

Ископаемые находки времен длительной докембрийской эволюции, разумеется, редки и соответственно фрагментарны. Однако с помощью сравнения последовательностей белков и нуклеиновых кислот можно устанавливать степень родства современных организмов и реконструировать ход эволюции. Чем больше различаются последовательности соответствующих белков, ДНК и РНК, тем раньше должны были жить последние общие предки сравниваемых организмов. Изменения в ходе эволюции могли происходить у различных (частных) последовательностей с разной скоростью, поэтому для реконструкции раннего филогенеза выбирают такие последовательности (или участки последовательностей), которые изменяются лишь очень медленно и даже у совершенно непохожих современных организмов еще в значительной мере сходны. Из сравнения таких очень консервативных последовательностей можно заключить, что разделение архей и бактерий произошло уже более 3 млрд лет назад¹. У современных эукариотических клеток пластиды и митохондрии (соответственно органеллы фотосинтеза и клеточного дыхания) обладают собственной генетической информацией и сами синтезируют часть своих белков. Они могут возникать только из себе подобных и занимают, таким образом, в эукариотических клетках (полу-)автономное положение. Кроме того, они обладают многочисленными свойствами прокариот, например в характере деления и деталях своего химического состава. По крайней мере, пластиды, очевидно, представляют собой потомков некогда свободно живших бактерий, которые более миллиарда лет назад внедрились в качестве внутриклеточных симбионтов в клетки примитивных эукариот и постепенно развились в клеточные органеллы (**теория эндосимбиоза**).

¹ Эти количественные оценки получены исходя из предположения, что мутации в генах происходят равномерно во времени. Теоретические основы сравнения последовательностей ДНК заложил Кимура (Япония): **теория нейтральности**. — *Примеч. ред.*

Остатки многоклеточных **макроорганизмов** встречаются только в отложениях, которые не старше миллиарда лет. Такие организмы — исключительно эукариоты. Их эволюция, которая благодаря данным палеонтологии становится все более реконструируемой, также происходила прежде всего при взаимодействии случайных мутаций и задающего направление отбора (теория отбора, **дарвинизм**). При этом полагают, что эволюция является результатом суммирования бесчисленных мелких изменений (**градуализм**). Постоянно происходят и макроэволюционные **ароморфозы** (major evolutionary transitions), однако отличаются они не по виду своего осуществления, а скорее по эффекту от постепенных эволюционных изменений. Ароморфозы, хотя они и происходили значительно реже, чем прочие постепенные эволюционные шаги, но имели далеко идущие последствия. Очевидно, репродуктивные единицы, которые до определенного момента развивались самостоятельно, постепенно становились заключенными во все более крупные и значительно более сложные структуры. За счет этого возникали полностью новые системы, которые могли становиться исходными пунктами эволюционных линий другого типа.

Наглядный пример такого крупного перехода — **возникновение** в ходе эволюции **многоклеточных организмов** из одноклеточных. Отдельная клетка, которая до этого перехода представляла собой целый организм, у многоклеточных организмов — только один из многих элементов целого тела. Отбору подвергаются уже не отдельные клетки, как раньше, а общая надклеточная система. Если она погибает, погибают и все ее клетки. Встраиваясь в более крупную систему, обеспечивающую стабильные условия жизни, клетки в значительной мере утрачивают самостоятельность. Система в целом определяет, например, деление отдельных клеток и их особые функции и продолжительность жизни при выполнении самых разных функций. При этом реализуется важная функция таких систем: здесь имеет место «разделение труда». В многоклеточных орга-

низмах отдельные клетки могут специализироваться для выполнения определенных частных задач, тогда как остальные клетки в этом не участвуют. За счет этого не только частные процессы важных путей обмена веществ могут выполняться с большей эффективностью, но и синергетические потенциалы будут использоваться полнее. В ходе дальнейшего филогенеза дифференцированные клетки или целые ткани в количественном отношении увеличивались или уменьшались, и они могли, как модули (кубики «конструктора»), перемещаться в общей системе или заново комбинироваться. Такая комбинаторика при наличии относительно небольшого числа различающихся элементов способствует развитию почти бесконечно большого числа различных систем. С этим связано необычайно большое разнообразие видов и форм макроорганизмов, которые нас окружают.

Другие крупные эволюционные изменения связаны с **симбиозом**. За счет тесной совместной жизни неродственных организмов могут возникать принципиально новые системы с более высоким уровнем организации. Вышеупомянутая теория эндосимбиоза — хороший пример этому. Эукариотические клетки в свете теории симбиогенеза собственно не являются клетками, их нужно рассматривать как мозаичные образования, возникшие в результате внутриклеточного симбиоза клеток древнейших эукариот («уркариот») с бактериальными клетками. Обсуждается даже такое предположение, что первые эукариотические клетки, в свою очередь, были результатом симбиоза архебактерий и эубактерий.

Границы жизни

Вопрос о границах жизни имеет двоякий смысл: с одной стороны, как вопрос о **границах распространения** живых организмов, а с другой стороны, как вопрос о мельчайших или же наиболее крупных живых организмах. Первый аспект составляет предмет **экологии**; можно сказать, что, несмотря на исключительно большой

возраст механизмов адаптации, общие потребности живых организмов остаются в весьма узких границах. Они определяются прежде всего максимумами и минимумами содержания воды, температурой и светом. Оптимум для большинства организмов находится в области средних температур (10—40 °С) и большого содержания воды. Соответственно продукты питания можно сохранить от разложения разными организмами в пригодном к употреблению виде в холодильнике (в частности, в морозильной камере) или путем высушивания (бобовые, злаки, мука, хлеб, макаронные изделия.; сено), или путем стерилизации нагреванием (молоко...). В дикой природе особенно холодные и сухие области заселены лишь скудно или вообще безжизненны. Вместе с тем, покаяющиеся стадии многих организмов могут выживать при температурах, близких к абсолютному нулю, однако жизненные функции становятся невозможными при температурах в пределах от 0 до -10 °С. Температуры до 100 °С и выше, которые на Земле встречаются лишь в немногих местах (горячие источники, вулканы), могут, напротив, быть пригодными для обитания **термофильных организмов**. Некоторые архебактерии имеют температурный оптимум порядка 100 °С; возможно, эта способность сохранилась как реликтовая с древнейших времен истории Земли. Поскольку в качестве продуцентов органического материала (биомассы) в значительной мере выступают только фототрофные организмы¹, жизнь преимущественно ограничена хорошо освещаемыми областями поверхности суши и океанов. Земля покрыта относительно тонким слоем **биосферы**. Последняя не составляет и сотой доли процента объема Земли.

Особенно **крупные организмы** встречаются среди ископаемых и ныне живущих форм позвоночных животных (динозавры,

¹ Имеются сведения, что значительную — и даже, может быть, большую, чем фотоавтотрофы, роль как продуценты органического материала имеют хемоавтотрофные организмы, особенно распространенные на больших глубинах мирового океана. — *Примеч. пер.*

беззубые киты), хвойных и лиственных деревьев (даже в значительно большем числе видов и особей), хотя это не столь заметно на первый взгляд — у взаимосвязанных клонов некоторых растений (например, пирамидальных тополей, камыша, папоротника-орляка) и грибов. Гиганты среди деревьев (секвойи, криптомерии, некоторые эвкалипты¹) — одновременно имеют и наибольшую массу. (Гигантские киты имеют, несмотря на огромную массу, не такую большую плотность, их вес компенсируется подъемной силой.)

Для теоретической биологии более важен вопрос, как могут существовать мелкие живые организмы: где находится нижняя граница сложных самовоспроизводящихся биосистем? **Мельчайшие клетки** имеют прокариотическую организацию. Они встречаются у микоплазм. Диаметр этих прокариотических клеток, лишенных клеточной стенки, составляет порядка 0,3 мкм; их ДНК может кодировать всего лишь около 500 разных белков. Это близко к минимуму того, что необходимо для воспроизведения ДНК, реализации содержащейся в ней генетической информации, поддержания гетеротрофного обмена веществ и энергии и простой клеточной структуры (приблизительно 350 генов). Для сравнения: клетки типичных бактерий имеют диаметр порядка 2 мкм и содержат свыше 3 000 различных белков; диаметр же большинства эукариотических клеток находится в пределах 10 и 100 мкм, они могут образовывать до 30 000 и более различных белков. Полностью секвенированный геном резушховидки Таля (*Arabidopsis thaliana*) содержит около 25 000 генов, что на 11 000 больше, чем у дрозофилы.

Вирусы имеют значительно более простую организацию, чем клетки микоплазм, большинство из них также значительно мельче. Однако вирион (вирусная частица) не является клеткой. Если, например, даже простейшая клетка содержит как ДНК (как носитель информации),

так и РНК (для реализации генетической информации), то у вириона лишь один тип нуклеиновых кислот: либо ДНК, либо РНК. Нуклеиновая кислота часто ассоциирована только с одним-единственным видом белка, как у вируса табачной мозаики (ВТМ, рис. 3), или она окружена белковой оболочкой (капсидом), которая состоит из одного-единственного белка или немногих разных белков. Образованный таким образом капсид вируса часто обладает кристаллической симметрией. Вирусы, в том числе (бактерио-)фаги (вирусы, которые поражают прокариотические клетки), лишь частично соответствуют критериям жизни. Они не осуществляют обмен веществ и энергии, не обладают сами способностью к репликации и синтезу белка и поэтому не могут размножаться самостоятельно. Эту функцию они реализуют только используя обмен веществ и энергию живых клеток, т.е. являются облигатными внутриклеточными паразитами («жизнь взаимь»). Вне живых клеток **вирионы**, представляющие собой форму для распространения, — это безжизненные органические системы.

Простейшие уровни организации достигаются **вириоидами** — инфекционными нуклеиновыми кислотами (РНК) без сопровождающих белков. Очень короткие кольцевые молекулы РНК не кодируют ни одного белка. Среди вириодов известны опасные паразиты растений.

Несмотря на особенно простую организацию, вирусы и вириоды не могут рассматриваться как исходные формы жизни, поскольку их размножение предполагает наличие живых клеток. Скорее здесь речь идет о генетических элементах, которые могли частично обособиться от своих клеток-носителей (эгоистичные генетические элементы). Фактически у многих (вероятно, что даже у всех) эу- и прокариот имеются сегменты генетической информации, которые либо наследуются независимо от основных несущих гены структур (хромосом, генофоров), либо могут, хотя бы временно, отделяться от них. К этой гетерогенной группе относятся, с одной стороны, **плазмиды** многих бактерий и некоторых эукариот, а с дру-

¹ Имеются сведения, что наибольшей высоты — до 145—150 м — достигают некоторые экземпляры лжетсуги Мензиса (*Pseudotsuga menziesii*). — *Примеч. пер.*

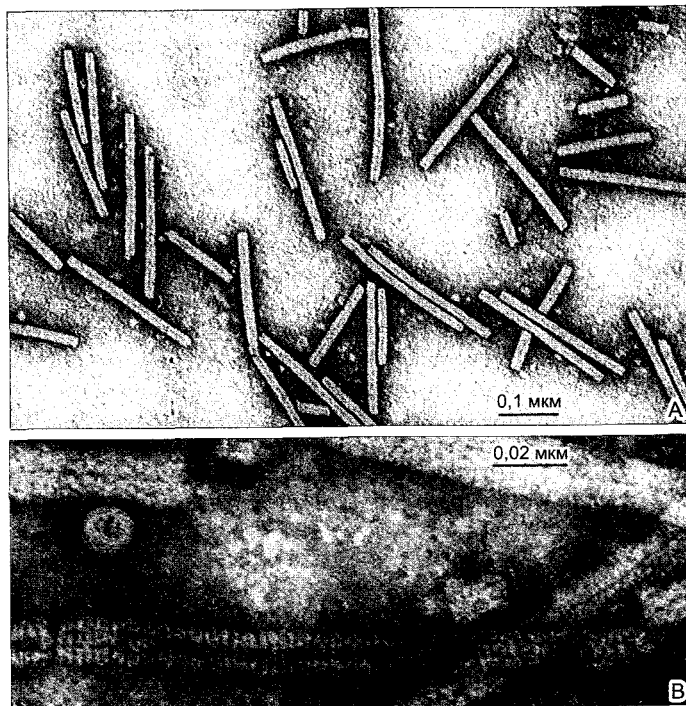


Рис. 3. Вирус табачной мозаики (ВТМ) (электронно-микроскопические снимки А — F. Amelunxen; В — С. Weichan).

При электронной микроскопии (ЭМ) частицы вируса выглядят как палочки. Вирион содержит спиральную молекулу РНК, на которой у неповрежденных вирионов расположены в ряд 2130 идентичных молекул белка, каждая состоит из 158 аминокислотных остатков. Образующий спиралью РНК центральный осевой канал четко виден в этих негативно-контрастных препаратах

гой стороны — так называемые инсерционные последовательности и **транспозоны** («прыгающие гены»).

Биология как естественная наука

Живая природа впечатляет прежде всего огромным разнообразием организмов. Изучение, описание и систематическое упорядочение всех ныне живущих и вымерших видов организмов — очень большая, всегда до конца не выполнимая задача биологии, главным образом, **систематики**. Однако задача биологии не исчерпывается констатацией имеющегося; скорее исследователи пытаются вскрыть закономерности, лежащие в основе этого многообразия. Наряду с обычным наблюдением и сравнением здесь участвует **эксперимент** — наблюдение за процессами при искусственно задаваемых или же варьирующих условиях. Правда, результаты экспериментов или наблюдений дают лишь сырой материал для построе-

ния гипотез и теорий, т. е. для выяснения причинных взаимосвязей. (А. Пуанкаре: «Накопление фактов столь же мало представляет собой науку, сколь и куча камней — уже готовый дом».) За счет обнаружения закономерных взаимосвязей и их окончательной формулировки как **законов природы** сколь угодно многочисленные данные специальных наблюдений могут быть обобщены и осмыслены в короткой, наглядной форме. Без этой абстракции возможность интеллектуального проникновения в реальный мир с его принципиально необъятным обилием структур и событий была бы исключена. Только открытие законов природы делает возможными понимание естественных состояний и процессов (их **объяснение**), предсказание событий и, наконец, разумное **применение** достигнутых наукой результатов. На этом основывается колоссальное значение естественных наук в наше время. Особое место в этом плане занимает и современная биология (ключевые слова: биотехнология, генная инженерия).

Сумма ставших известными законов природы (не отдельные данные!) и их интерпретаций создает **естественно-научную картину мира** — упрощенное отражение природы в понятиях, символах и представлениях. Эта картина мира — высшее выражение нашего знания о природе. Она позволяет производить умственные операции (мысленные эксперименты), которые в реальном мире были бы дорогостоящими, опасными или вообще невыполнимыми. Естественно-научная картина мира в основном открытая (динамичная), т. е. с прогрессом исследований и новыми интерпретациями постоянно расширяющаяся и изменяющаяся, поэтому она неизбежно имеет временный и фрагментарный характер и никогда не может рассматриваться как окончательная. И тем не менее она одновременно является лучшей, чем человечество может располагать в этой области. Фрагментарный характер естественно-научной картины мира связан не только с произвольными, хотя и не всегда осознанными и принимаемыми во внимание границами установок естественно-научных целей (например, отсутствуют эстетические, этические и трансцендентальные параметры), но и также с методическими ограничениями, прежде всего со способом поиска новых знаний. Такой поиск в исследовании основ мироздания, направленный на познание мира, а не на его изменение и господство над ним, может быть не прямым, так как цель (окончательный результат) заранее не известна. При косвенных поисках цели перепроверяемые попытки объяснения делаются в форме гипотез (греч. *hypóthesis* — подтасовка). Однако **гипотеза**, вообще научная концепция, может оказаться при этом не полностью соответствующей столь многим согласующимся данным, что число подтверждающих ее фактов будет слишком мало на фоне неограниченно большого числа мыслимых противоречий. Напротив, общее высказывание (**обобщение**) может быть опровергнуто одним-единственным противоречащим результатом (асимметрия верификации и фальсификации: К. Р. Поппер). Утверждение «Все розы имеют красные цветки» не может быть

доказано даже наличием тысячи красных роз, но опровергается наличием одной-единственной желтой или белой розы.

Корреляции выражают закономерные отношения на уровне доступных наблюдению явлений (например, курение сигарет/рак легких; частота встречаемости аистов/рождаемость в определенных местностях). Корреляции могут, но не обязаны означать причинную связь. Если величины В и С коррелируют, то В может быть причиной С или наоборот. Однако В и С могут иметь и третью, пока не принимавшуюся во внимание величину А в качестве общей причины, тогда они, хотя и коррелируют, но каждая со своей стороны не состоит с другой в причинной связи. Таким образом, если отсутствующая корреляция указывает на отсутствие причинной связи, даже достоверная корреляция еще не служит ее доказательством, т. е. не может быть верификацией соответствующего предположения.

Из-за асимметрии верификации и фальсификации прогресс познания достигается не прямым, а косвенным путем опровержения неподходящих гипотез (метод проб и ошибок — англ. *trial and error*). Цель — соответствующее действительности знание и объясняющее понимание — может быть достигнута только путем разочарования и окольными путями (греч. слово «*méthodos*» означает не только «основательное исследование», но и также «окольный путь»).

Конечно, с каждой неудавшейся попыткой фальсификации повышается вероятность того, что гипотеза оправдается, особенно если гипотезу удастся успешно применить к опытам из других областей науки, произведенным независимо от нее. Обобщающие гипотезы, которые, несмотря на многие попытки, не были фальсифицированы, трактуются как **теории**. Теории — это элементы естественно-научной картины мира. Исходя из какой-либо теории (например, центральной для биологии теории эволюции), можно объяснить множество данных. На основе научной теории можно сформулировать многочисленные экспериментально проверяемые утверждения. В научно-теорети-

ческом плане теория представляет собой дисциплинарный матрикс — **парадигму**, которая создает интеллектуальные рамки для дальнейшей экспериментальной работы в соответствующей области. Поскольку целенаправленные наблюдения и обдуманные эксперименты могут проводиться только на основе гипотез или же теорий, большая часть исследований удивительным образом совершенно не индуктивная (т. е. не исходит из опыта и не ведет к соответствующему действительности пониманию), а дедуктивная. Прежде всего эти опыты не направлены на открытие неожиданного и нового, а служат для дополнения или же перепроверки имевшейся ранее парадигмы. Конечно, даже считающиеся «достоверными», всеобщие признанными теории в некоторых случаях оказываются фальсифицированными. Тогда должна быть найдена новая, всеобъемлющая теория. Однако такие **научные революции** (Л. Флек, Т. С. Кун) удаются только тогда, когда новая теория в состоянии объяснить, почему предшествующая ей теория соответствует столь многим фактам. Часто оказывается, что старая теория в рамках определенных, сначала не осознаваемых границ остается действенной. В истории научной биологии встречаются многие примеры подобных революций, в частности развитие учения о клетке и генетики.

Представленные здесь рассуждения — это часть **эпистемологии** (учения о возможностях и границах человеческого познания), которой не только в теоретических естественных науках, но и в философии отводится центральное положение (например, у И. Канта). При этом долгое время оставалось загадкой, почему имеются независимая от опыта логика, далее математика и др., которые все-таки везде могут быть приложимы к живой природе. (А. Эйнштейн: «Самое непостижимое в мире — это его постижимость».) Эта загадка была принципиально решена благодаря исходящей из биологии **эволюционной теории познания** (К. Лоренц, Г. Фольмер и др.): даже независимые от индивидуального опыта (априори) высказывания логики, математики основываются в ко-

нечном счете на опыте, который был, правда, накоплен уже во время эволюции гоминид во многих поколениях и при постоянном подтверждении, наконец, зафиксирован генетически¹, поскольку давал мощное селективное преимущество.

Особое положение биологии

Особому положению живых организмов в природе соответствует особое положение биологии среди естественных наук. Постоянно ставится вопрос, не подчиняются ли живые системы закономерностям, отличным от имеющихся в неживой природе, и часто постулируются особые жизненные силы (**витализм**). Вместе с тем до нынешнего времени не известно такого случая, когда физические и химические закономерности не действовали бы среди живых организмов. Однако, с другой стороны, в мир живых организмов привносятся совершенно невероятная сложность и системный характер, так что в биологии проявляются закономерности, которые нигде больше не наблюдаются. Речь идет об **эмергентных свойствах**. Важное следствие сложности живых систем состоит в том, что суть биологии в логическом плане или же с помощью математических методов не может быть постигнута так, как объекты физики и химии². Правда, биология является по своей сути точной номотетической (ориентированной на познание закономерностей) естественной нау-

¹ Здесь можно поспорить с немецким автором, поскольку логика заключена в структуре языка. Язык — система негенетической передачи информации из поколения в поколение. Способность к логике и математике развивается тренировкой. — *Примеч. ред.*

² Такое противопоставление биологии и физики/химии нам представляется спорным. С одной стороны, в полном математическом и логическом описании объектов в химии и физике остается большая «недосказанность» (иначе теоретические исследования в этих науках прекратились бы). С другой стороны, биологи все еще недостаточно стремятся к познанию живого с помощью логики и математики, поэтому соответствующие разделы «Математики живых систем» все еще не разработаны. — *Примеч. ред.*

кой, но наблюдения, описания и сравнения играют в ней значительно большую роль, чем, скажем, в физике. Полное сведение всех биологических явлений к закономерностям, известным из области химии и физики, как это требовалось бы с позиций последовательного **редукционизма**, во всяком случае, является иллюзорным.

Характеризуя живые организмы как самовоспроизводящиеся системы, мы подходим к дальнейшему пункту, который поясняет особое положение организмов: к биологической **телеономии**. Живые организмы ведут себя целенаправленно, они целесообразно реагируют и выглядят разумно сконструированными. Наряду с вопросом «почему?» (**каузальность**), в биологии (и среди естественных наук только в биологии) целесообразен и правомерен также вопрос «для чего?» (**финальность**). Это основывается в конечном счете на циклическом развитии живых организмов (ср. понятия «цикл развития, размножения или поколений»). От некоей данной исходной ситуации эти циклы ведут по генетически установленным путям развития опять к подобным же исходным ситуациям (например, одноклеточным формам, спорам). Благодаря этому возникают квазициклические цепи событий и причинные цепи. Например, определенное состояние развития В выходит не только как следствие предшествующего А, но и через последующие состояния С, D... и одновременно опять как причина для повторных (даже если и не упорядоченных во времени) проявлений А. Финальный вид рассмотрения выступает поэтому в биологии почти равноправно наряду с каузальным. В неживой природе циклические процессы (например, колебания) не обладают механизмами, которые бы компенсировали потери из-за процессов затухания, и приходят в конечном счете к состоянию покоя¹. Напротив, живые орга-

низмы могут при размножении еще и увеличивать свою численность.

Также и при изучении эволюции и происхождения жизни биология занимает среди естественных наук необычное положение. Если там прежде всего выявляют закономерности, которые отличаются регулярными повторениями структур или процессов, то здесь решающую роль часто играет единичное, случайное событие. Это связано с размножением и отбором организмов. Природные мутации — случайные события, единичные и непредсказуемые. Если мутация ведет к благоприятным последствиям для ее носителя, то, согласно теории отбора, она вновь и вновь дает преимущества в последующих поколениях. Живые организмы «работают» в этом плане как чрезвычайно действенные усилители: многие (все?) из наблюдаемых у них наследуемых свойств происходят от крайне маловероятных и соответственно редких случайных событий (**единичных случаев**), которые, однако, в дальнейшем путем процессов размножения необычайно распространились и усилились. Не исключено, что, например, возникновение жизни или «открытие» генетического кода, который у всех организмов почти не имеет отклонений, имели в основе единичные события, зафиксированные в ходе земной жизни и размноженные при воспроизведении организмов в гигантском масштабе. Возникновение и эволюция жизни — хорошие примеры **детерминистического хаоса**, хотя и находящегося под господством законов и не лишенного причинности, однако из-за детерминирующих случайных событий не являющегося ни предсказуемым, ни полностью понимаемым.

Животное и растение

После преодоления (более исторически, чем объективно) обоснованной специализации науки на зоологию и ботанику в современной биологии доминирует междисциплинарный общий подход: генетические, биофизические и биохимические, а также физиологические данные

¹ На макроуровне неживая природа Земли до сих пор не пришла к состоянию покоя: круговорот воды (течение рек и ледников), движение литосферных плит, атмосферные потоки, по-видимому, служили посылкой для возникновения жизни на нашей планете. — *Примеч. ред.*

образуют широкий фундамент общей биологии; так же эволюционная биология и биология развития, как и молекулярная и клеточная биология, оказались выше границ «классических» предметов ботаники и зоологии. Однако при таком подразделении не следует забывать, что типичное животное и типичное растение (оба термина понимаются в обиходном смысле) показывают многочисленные существенные различия.

Типичное **животное** способно к перемене места, поэтому его тело построено компактно, а все органы, за исключением органов чувств, предназначенных для восприятия сигналов из внешней среды, находятся внутри организма. Чтобы увидеть строение тела животного, тело должно быть вскрыто (анатомия — от греч. слова, означающего «вскрытие»). Обширные поверхности, необходимые для дыхания, питания и выделения, развиваются как выпячивания внутрь тела. Внешняя поверхность сводится к минимуму: животное — «закрытый» организм. Компактное строение тела обеспечивает центральное расположение органов для кровообращения и выделения. Также и нервная система, которая делает возможной быструю координацию, в ходе филогении показывает тенденцию к централизации. Большинство органов формируется в ограниченном числе. Симметрия тела преимущественно билатеральная и дорсовентральная, соответственно двум ориентированным перпендикулярно друг другу векторам силы тяжести и движения. В узком смысле радиально-симметричные формы встречаются почти только у прикрепленных или парящих в толще воды форм. Специализация тканей и органов идет очень далеко. Уже образовательные ткани часто специализированы для последующего формирования совершенно определенных типов клеток (стволовые клетки крови и иммунной системы, кожи, эпителия кишечника и т. д.). Продолжительность жизни даже крупных животных ограничена. Функции регенерации у высокоразвитых животных незначительны. У них некоторые высокодифференцированные клетки остаются активными на протяжении всей жизни и обычно

у взрослого животного больше вновь не образуются (крупные нейроны; поперечнополосатые мышечные волокна; клетки хрусталика глаза).

Типичное **растение**, напротив, ведет прикрепленный образ жизни. Оно развивает многие свои органы (корни, листья, цветки) в большом числе и свободно наружу. Поверхность тела за счет выпячивания и ветвления увеличивается до максимума. Растение — «открытый» организм. Многолетние растения продолжают расти в каждый период вегетации, имея многочисленные точки роста (у деревьев: ежегодный прирост всех побегов, годичные кольца древесины и т. д.). Открытая организация тела растения ограничивает развитие центральных органов, у растений нет ни сердца, ни почек, ни органов, аналогичных нервной системе. Отходы обмена веществ должны удаляться каждой отдельной клеткой самостоятельно; вместо центрального выделения здесь имеется локальное, клеточное. Тело чаще всего радиально-симметричное; билатеральные органы в основном образуются только тогда, когда векторы силы тяжести и роста направлены перпендикулярно друг другу (имеющие боковое расположение листья, многие цветки). Способность к регенерации огромна: каждая точка роста может, в принципе, вырасти в полное новое растение, на чем основано часто применяемое в садоводстве и вообще в сельском хозяйстве **вегетативное размножение** черенками, отводками, выводковыми почками и т. д. К тому же в хаотически растущих клетках (калусная ткань), которые обычно образуются сначала после повреждения, могут заново возникать точки роста. Благодаря этому из культур клеток растений могут снова регенерировать целые растения, что у животных в культуре клеток и тканей невозможно. Растения, возраст которых насчитывает несколько столетий и даже тысячелетий, нередко встречаются не только среди деревьев и кустарников, но и среди травянистых многолетников.

Животные и растения значительно различаются также по строению и функции своих клеток. Общее, основанное на ти-

пичных чертах противопоставление делает ясным, что растительные клетки (**фитоциты**) отличаются не только наличием пластид. Они не только фототрофны, но и также осмотрофны, т.е. воспринимают вещества лишь в растворенной форме, тогда как животные клетки (**зооциты**) фаготрофны, т.е. могут воспринимать питательные вещества в форме частиц. Характерно, что у жгутиковых имеется так называемое миксотрофное питание, т.е. развиты обе формы клеточного питания (рис. 4). Растительная клетка обладает в зрелом состоянии центральной вакуолю, которая часто составляет свыше 90 % объема клетки, и прочной клеточной стенкой. Клеточная стенка механически сопротивляется гидростатическому давлению вакуоли (тургор), которое иначе разорвало бы клетку на куски. Тургор — следствие осмотических явлений; общая молярная концентрация клеточного сока в вакуоли значительно выше, чем водных растворов в клеточных стенках. Клетки тканей животных не имеют ни крупных вакуолей (и поэтому обычно значительно мельче, чем клетки тканей растений), ни жестких клеточных стенок, которые служат для стабилизации отдельных клеток. Их тургор незначителен, так как они заполнены изотоническими жидкостями тела и ткани. Массивные межклеточные вещества соединительной и опорной ткани у животных служат для упрочения не клеток, а надклеточных структур. При клеточном делении первый зачаток стенки у растительных и грибных клеток возникает между дочерними клетками путем «внутренней» секреции веществ клеточной стенки. Напротив, у животных типичная форма клеточного деления — перешнуровка материнской клетки (дробление). И если клетки тела растения почти без исключения остаются фиксированными на месте своего образования, при развитии зародышей животных бывает перемещение и миграция клеток.

Клетки грибов — если не считать отсутствия пластид и неспособности к фототрофности — близки к типичным растительным клеткам: здесь мы имеем вакуолизированные, осмотрофные клетки с

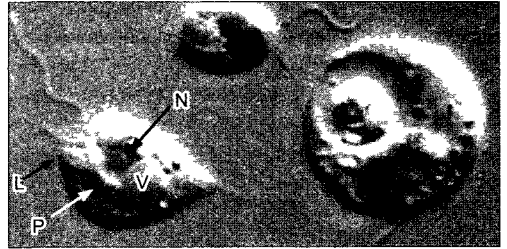


Рис. 4. *Poterioochromonas malhamensis* (интерференционный контраст, микрофотоснимок W Herth).

Это миксотрофный жгутиковый организм из порядка Chromomonadales (ср рис 11 74) с двумя жгутиками неравной длины и питающими ложноножками на переднем конце (лобоподий L), а также с задним придатком для прикрепления (1160×) В клетке слева можно различить ядро (N) с ядрышком, пластиду P и запасную вакуоль V У клетки справа видна крупная пищеварительная вакуоль с наполовину переваренной водорослевой клеткой внутри

жесткими клеточными стенками, которые обычно делятся не путем дробления, а путем внутренней секреции клеточных стенок.

Подразделение и значение ботаники

Изучение мира растений, грибов и протистов может (как и вообще в области всех организмов) рассматриваться с совершенно разных точек зрения. Можно, например, весь спектр работ в области биологии рассматривать с позиций иерархии исследуемых структур (табл. 1). **Фундаментальные исследования** направлены при этом на понимание формы и функции в их обоюдной зависимости, осуществлении и многообразии. При этом на переднем плане находится объект исследования. В **прикладных исследованиях**, напротив, имеют дело с применением растений, грибов, микроорганизмов для питания человека и полезных животных; с лекарственными, ядовитыми и наркотическими растениями — основа фармакологии; с выращиванием, генетическими манипуляциями и биотехнологией; с сельским

Таблица 1. Направления биологических исследований и уровень организации объектов (по J. Lengele)

Структуры	Направления исследования
Атомы	Биофизика
Молекулы	Биохимия
Носители информации (семантические макромолекулы)	Молекулярная биология
Гены, хромосомы	Генетика
Клетки	Биология клетки
Ткани	Гистология
Органы	Анатомия, физиология
Организмы	Морфология, физиология развития, систематика, филогения, аутоэкология
Популяции	Геоботаника, синэкология

хозяйством в самом широком смысле и лесоводством; с фитопатологией, борьбой с вредителями, патогенами и сорной растительностью; с уходом за ландшафтами, охраной природы и отдельных видов и с экологией в современном понимании. Фундаментальные исследования дают базовые знания для прикладного исследования любого рода.

В данном учебнике вначале дается описание общих закономерностей структурной организации. При этом затрагивается огромная область от атомарного до макроскопического уровня: после обзора **молекулярных основ** рассматриваются строение и ультраструктура клетки (**цитология**), далее ткани растений (**гистология**) и, наконец, их внешнее, различное невооруженным глазом строение (**морфология**). При этом мы исходим прежде всего не из разнообразия форм, а из общих исходных положений, причем на переднем плане стоит описание.

Представление о структурах дается в учебнике в каждом случае с освещением общих функций в обмене веществ и энергии, смен форм и движений. В области **физиологии** на переднем плане стоит динамика жизненных процессов. За подробным рассмотрением **физиологии обмена веществ** следуют **физиология развития** и, наконец, **физиология движения**. Заключительный, во многих отношениях особенно актуальный раздел посвящен **аллелофизиологии**, т. е. всевозможным физиологическим отношениям между разнообразными организмами в природе.

При делении учебника «Ботаника» на части и разделы авторы не оставили без внимания того факта, что современная биология отличается междисциплинарным характером. Некогда отдельные области знания сливаются между собой и дают новые, особенно плодотворные области исследования. Так, например, из сращения описательного учения о клетке (цитологии), биохимии и молекулярной биологии возникла в результате современная **клеточная биология**.

В материале учебника, где рассматриваются **эволюционное учение**, закономерности и причины видообразования и их генетические основы, значительное место занимает ботаническая **систематика**. Как наука о родственных связях организмов она основывается на данных всех других дисциплин и имеет дело с описанием, названиями и упорядочением свыше 500 000 видов ныне известных растений. Целенаправленное упорядочение ориентировано на реконструированное **эволюционное развитие** (филогению) растительного царства. При этом сравнения последовательностей нуклеиновых кислот и белков (**молекулярная филогения**) и исследования ископаемых растительных остатков (**палеоботаника**) играют доминирующую роль. Систематическая часть содержит сведения о направлениях, в области которых ведутся интенсивные исследования с отдельными группами организмов (микробиология и бактериология, микология и т. д.), а также о прикладных дисциплинах, которые исследуют практическое значение растений для человека.

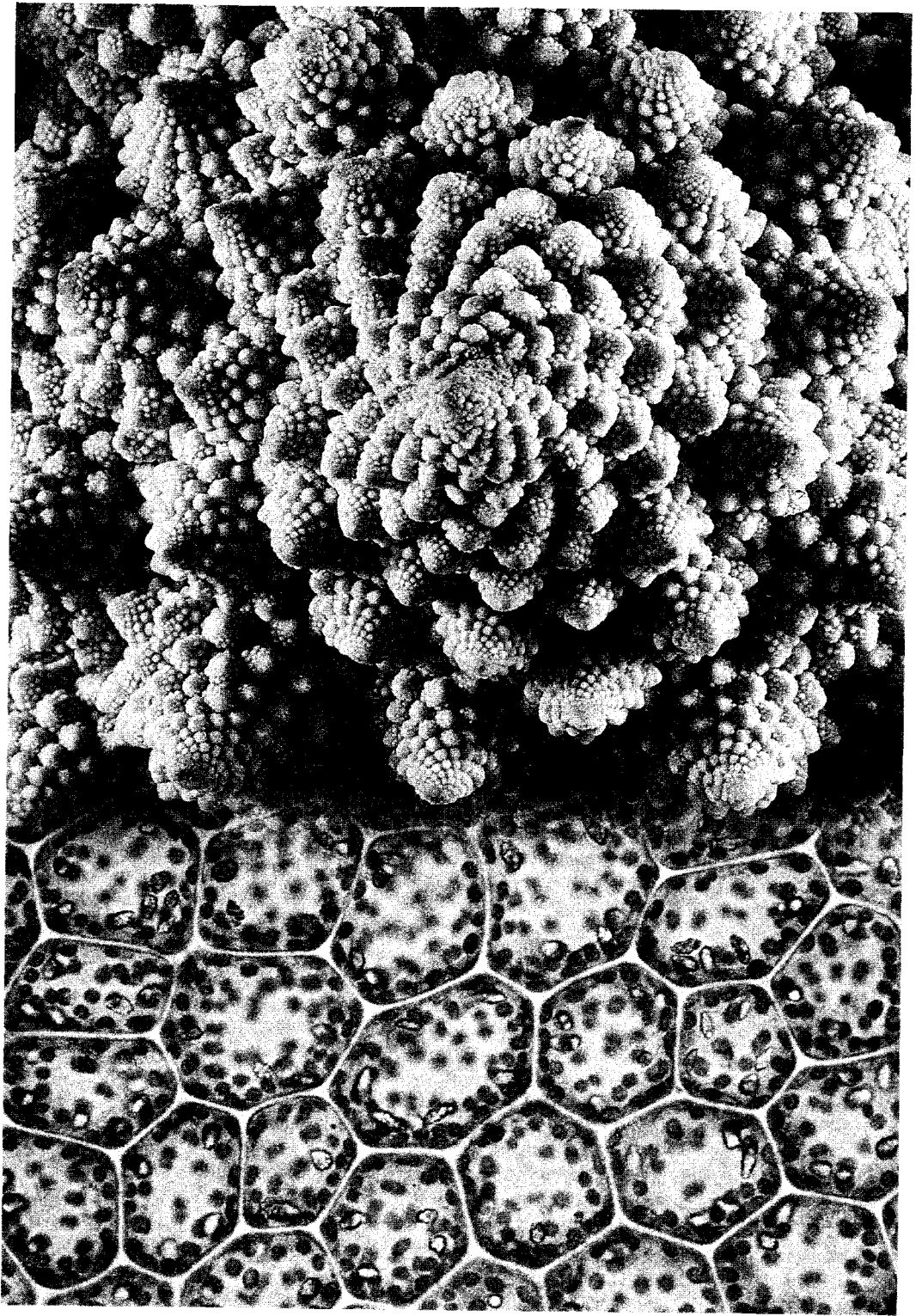
Экология растений, наконец, занимается взаимоотношениями между растениями и целыми растительными сообществами с окружающей их биотической и абиотической средой. Экологическая ботаника пытается понять факторы, закономерности и причины распространения и совместного существования растений на Земле в пространстве и времени. Из-за особого значения, которое придается природным экосистемам в современном, перенаселенном человеком, мире, этой важной области исследований и соприкасающимся с ней областям знаний (таких как изучение биотических взаимодействий, учение о растительности, изучение глобальных изменений) посвящена последняя часть учебника.

С экологией растений сопряжен аспект, убедительно показывающий особое **значение ботаники** непосредственно в современном мире. В энергетическом плане вся жизнь на Земле зависит от фототрофных организмов и при этом практически полностью от растений: они находятся как единственные реальные продуценты в начале практически всех пищевых цепей и составляют фундамент всех пищевых пирамид. Это имеет место, по крайней мере, в течение миллиарда лет. Не в последнюю очередь благодаря большому разнообразию (**биоразнообразию**) растения обеспечивают поддержание структуры и функции крупных экосистем. В настоящее время это многообразие, как и функции отдельных особей, находятся с самых разных сторон под угрозой из-за слишком ошутимого влияния на биосферу более 6 млрд человек. При этом именно человек относится к числу организмов, которые для своего выживания как особи и вида особенно нуждаются в стабильной окружающей среде. Защита окружающей среды, основанная на максимально возможном научном понимании, в таких условиях важнее, тем более что диктуется она не только соображениями этики ответственности за все живое на Земле, но и по крайней мере с позиций эгоизма — в противном случае

мы подрываем основы нашей собственной жизни. Очевидно, что эта сложная тема легче может быть узурпирована чуждыми реальности утопистами и эмоциональными демагогами, если серьезная наука меньше сможет вносить свой вклад в решение экологических проблем.

В развитии биологических наук ботаника, как и раньше, играет важную роль. Многие фундаментальные биологические положения были обоснованы прежде всего при изучении растений. Так, на них были сделаны открытия клетки и клеточного ядра, хромосом, митоза и мейоза, осмоса и законов наследственности. И если даже в настоящее время для решения многочисленных проблем современной биологии наиболее подходящие системы можно найти среди микроорганизмов и определенных представителей животного мира, а многие важные вопросы рака, иммунной системы, памяти и сознания, естественно, могут разрабатываться только на (высших) животных, ботаника тем не менее остается плодотворной областью изучения основ биологии. Снова и снова чрезвычайно важны прикладные исследования в этой области. В **биотехнологии** растения и грибы неуклонно играют центральную роль. Неудивительно, что и **генная инженерия** в сельском хозяйстве получает быстро возрастающее значение («зеленая генная инженерия»). При этом, как и повсюду в современной биологии, расшифровка генома (**геномика**) все больше пополняется исследованием различных белковых структур неодинаковых клеток одного и того же организма (**протеомика**).

Наконец, и в настоящее время не надо забывать о том, что растения, эти тихие и часто особенно красивые объекты ботаники, вновь и вновь оказывают на человека сильное эмоциональное воздействие. Если ботаника в прежние времена носила прозвище «*scientia amabilis*» (любительская наука), то этим она обязана эстетической привлекательности деревьев и цветов, что находится уже за гранью естественной науки, однако дорого для человека.



Морфология

Живые организмы, как было показано во Введении, могут характеризоваться как **телеономные, способные к воспроизведению системы**. Это утверждение относится как к микроскопически малым бактериям, так и к значительно более крупным многоклеточным организмам. Так, мамонтово дерево в 10^9 раз крупнее, чем клетка микоплазмы (рис. 1.1). К этим количественным различиям добавляются качественные: даже разнообразие внешнего вида живых организмов превосходит все возможности воображения. Однако имеются и многочисленные принципиальные сходства всех организмов, которые свидетельствуют об их общем происхождении от одной единственной жизненной формы.

У телеономных систем каждого вида, как и у технических машин (моторов, вычислительных машин и т. д.), складываются тесные **структурно-функциональные взаимоотношения**: определенные структуры делают возможными определенные функции, а жизненно важные функции предполагают соответствующие структуры. Раскрыть эту взаимосвязь в каждом отдельном случае и сделать ее понятной — главная цель биологии.

△

Учение об облике в биологии — морфология — занимается всеми характерными для живых организмов структурами — от биомолекул до крупнейших организмов. Как наиболее хорошо известный пример здесь — клеточное строение листочка листостебельного мха (*Plagiochila asplenioides*, внизу); во всех клетках многочисленные хлоропласты и светлые масляные тельца в виде виноградных гроздей, содержащие различные терпены. Вверху — внешний вид «розы» цветной капусты (*Brassica oleracea* var. *botrytis*). Речь идет о структуре, представляющей собой обширное соцветие, у которого вытягивание элементов осей сначала подавляется (впрочем, у изображенного здесь сорта «Minaret» не совсем). Эта совокупность почек образует «фрактальную» структуру, у которой формирование основного побега повторяется у всех боковых побегов, у их боковых побегов снова и т. д. Только на этом фрагменте иллюстрации при соответствующем увеличении было бы видно почти 500 тыс. точек роста. Оба рисунка позволяют различить образования структур, как они снова и снова встречаются в бесконечных вариациях у самых различных живых организмов

В учебнике представлены общие структурные основы. В эру молекулярной биологии основу для этого следует искать в строении тех молекул, которые характерны для всех живых организмов. Им посвящена гл. 1.

В гл. 2 рассматривается строение клеток как элементарных единиц жизни. То, как из клеток формируются ткани многоклеточных высших растений, представлено в гл. 3. Переход ко все большему размеру представляет собой описание макроскопического облика растений, прежде всего на примере папоротникообразных и семенных растений (гл. 4). Эти **листочкостебельные растения** более известны нам по непосредственному наблюдению; среди них есть также наиболее важные полезные и культурные растения.

Ограничение листостебельными растениями имеет, таким образом, дидактическую и экономическую, а не объективную основу. Оно преодолевается в гл. 5, где рассматриваются морфологические типы организации водорослей, мхов и грибов.

В гл. 6—9 рассматриваются функции структур растений.

Благодарности

Ускоряющийся прогресс исследований делает для автора обобщающих текстов все более сложным выбор из фундаментальных сведений более раннего времени и из почти необозримых, менее достоверных новых сведений то, что следует сообщить читателю. Здесь необходимо обращаться за помощью и конструктивной критикой к коллегам.

В этом плане и не только в этом я должен прежде всего выразить большую благодарность Вильгельму Бартлотту (Бонн), Фридриху-Вильгельму Бентрупу (Зальцбург), Арно Богенридеру (Фрайбург), Вольфраму Брауне (Йена), Р. Малколму Брауну младшему (Остин, Техас), Инге Дёрр (Киль), Рудольфу Хагеманну (Галле), Герду Юргенсу (Тюбинген), Гансу Клайнигу (Фрайбург), Райнеру Кольману (Киль), Ульриху Кучере (Кассель), Уве Г. Майеру (Марбург), Улли Майеру (Тюбинген), Дидрику Менцелю (Бонн), Гунтеру Нойхаусу (Фрайбург), Ральфу Рески (Фрайбург), Давиду Г. Робинсону (Гейдельберг), Рольфу Рутисхаузеру (Цюрих), Хайнфриду Шенку (Тюбинген), Эберхарду Шнепфу (Гейдельберг), Андреасу Зиверсу (Бонн), Томасу Шпеку (Фрайбург), Л. Андрию Стехелин (Боулдер, Колорадо), Иоаннису Цекосу (Салоники), Хельмуту Уларцу (Киль), Вальтеру Урлю (Вена) и Дитеру Фогельленеру (Фрайбург). Наконец, я особенно благодарен Фоко Веберлингу (Ульм), автору бокса 4.2 (Морфо-

логия соцветий). Многочисленный иллюстративный материал книги мастерски переработал, собрал воедино и модернизировал доктор Роланд Шпон (Уинген).

Особую благодарность выражаю моему предшественнику по авторскому коллективу учебника — господину Дитриху фон Денферу (Гисен), моему старому другу Звонко Девиде (Загреб), который в качестве переводчика занялся хорватским изданием учебника Э. Страсбургера и нашел активных сторонников достоинств этой книги, а также моему недавно скончавшемуся многолетнему ассистенту и другу Хайнцу Фальку, чье мастерство в области световой и электронной микроскопии многократно проявлялось в многочисленных иллюстрациях данного издания.

Наконец, я хотел бы выразить благодарность, используя слова Арнольда Шёнберга (из предисловия к его учению о гармонии): «Эта книга — то, чему я научился от моих учеников». Действительно, я не в состоянии представить, как бы я смог взять на себя переработку структурных частей эпохального учебника Эдуарда Страсбургера без бесчисленных дискуссий со студентами на протяжении нескольких десятков лет моей академической педагогической деятельности.

Петер Зумме

Мерцхаузен, февраль 2002 г.

1

Молекулярные основы — строительные «кирпичики» клеток

1.1. Структура и свойства воды	43	1 3 2 1 Первичная структура	57
1.2. Нуклеиновые кислоты	45	1 3 2 2 Пространственная структура	58
1 2 1 Строение нуклеиновых кислот	45	1 3 2 3 Белковые комплексы	61
1 2 2 Структура дезоксирибонуклеиновой кислоты (ДНК, DNA)	48	1.4. Полисахариды	63
1 2 3 Репликация ДНК	49	1 4 1 Моносахариды, строительные блоки (звенья цепей) полисахаридов	63
1 2 4 Рибонуклеиновые кислоты (РНК, RNA)	52	1 4 2 Образование гликозидов	65
1 2 5 Вирусы, фаги, вириды	54	1 4 3 Запасные и структурные полисахариды	66
1.3. Белки	54	1.5. Липиды	69
1 3 1 Аминокислоты, входящие в состав белков	55	1 5 1 Запасные липиды	69
1 3 2 Строение белков	57	1 5 2 Структурные липиды — образование липидного бислоя мембран	71

Ботаника рассматривает живые системы различного размера — от простирающихся на тысячи километров флористических областей и экосистем до невидимого мира молекул, шкала измерений которого составляет миллионные доли миллиметра (нанометры), т е эти различия составляют более 15 порядков (рис 1 1) В учебнике мы рассмотрим материал по возрастающей шкале — от молекул к экосистемам

Каждая живая клетка содержит множество разных молекул Бактериальная клетка, масса которой составляет всего тысячную часть растительной клетки, состоит примерно из 6 000 типов молекул, а в растительной клетке их примерно в десять раз больше

Как правило, около 70 % массы цитоплазмы составляет **вода** Вакуолизированные клетки растений и грибов содержат еще большую долю воды В состав клеток входит также около 2 % **неорганических ионов** и 8 % **низкомолекулярных веществ** Низкомо-

лекулярными называют органические соединения с молекулярной массой ниже 1 000 Да (= 1 кДа, $1 \cdot 10^3$ Да), в исключительных случаях до 4 000 Да Дальтон (Да) — это единица **атомной массы**, 1 Да = $1,66 \cdot 10^{-24}$ г, соответствует $1/12$ массы атома ^{12}C **Молекулярная масса** рассчитывается как сумма масс всех атомов, составляющих молекулу Атомные и молекулярные массы — относительные величины, которые не следует путать с **молярной массой** (выражается в граммах на моль) Количество вещества 1 моль (единица измерения моль) соответствует числу частиц, содержащихся в 12 г изотопа углерода ^{12}C (число Авогадро $N_A = 6,0220 \cdot 10^{23}$ частиц) При таком определении моля значения относительных атомных и молекулярных масс и молярных масс в численном выражении идентичны Вещество с молекулярной массой 18 Да (например, H_2O) обладает и молярной массой 18 г моль⁻¹ Большинство низкомолекулярных веществ являют-

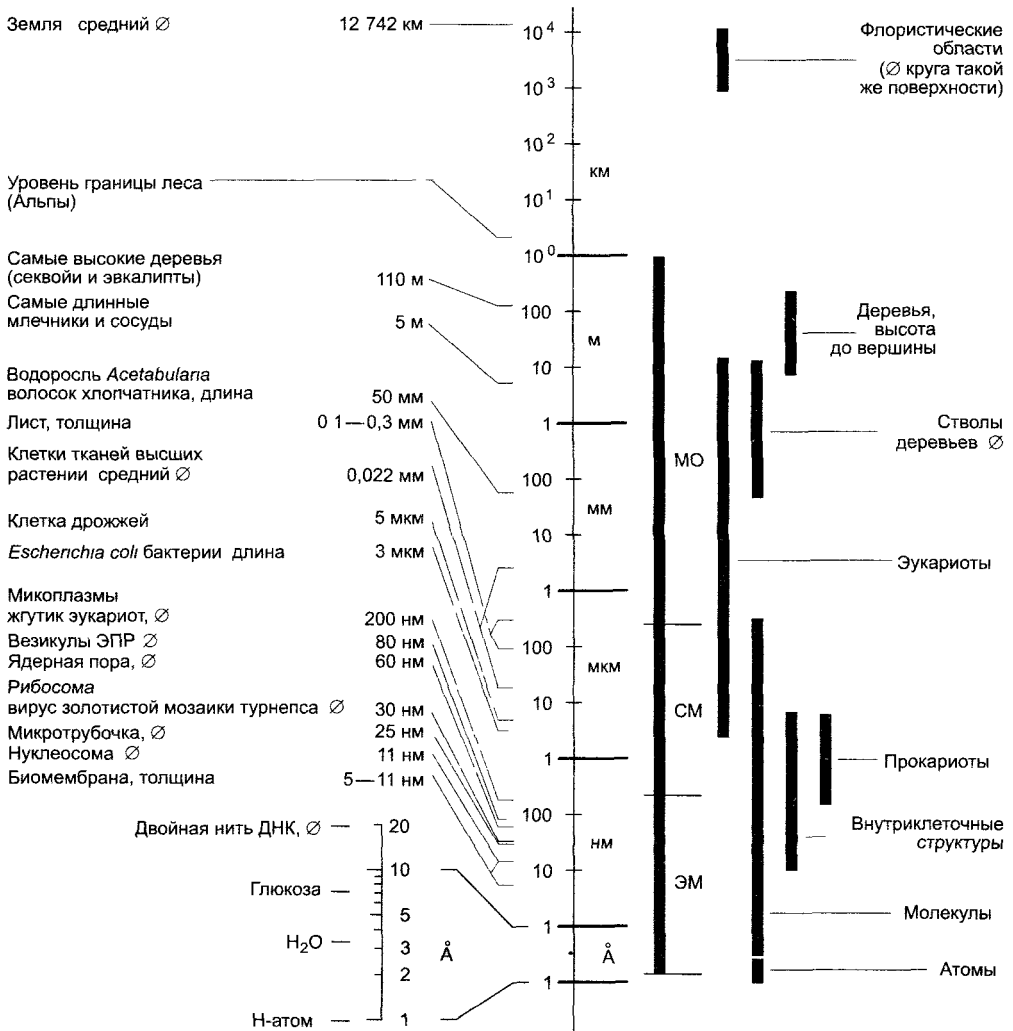


Рис. 1.1. Шкала относительных размеров (по P. Sitte)

От диаметра атома водорода (H) до диаметра Земли шкала размерных величин охватывает область в 17 порядков — от 10^{-10} м (1 Å) до 10^7 (10 000 км). Невооруженным глазом видны объекты макроскопических размеров (МО), к ней примыкает область размеров объектов для световой микроскопии (СМ) и, наконец, область, доступная только электронному микроскопу (ЭМ). Размерная шкала логарифмическая, она не имеет нулевой точки, каждое деление шкалы представляет десятикратное увеличение предыдущего значения и десятую часть от последующего. Таким образом, в едином масштабе можно показать большие численные различия, и такая шкала может представлять размеры от атомарных до космических. Единицей длины СИ является метр (м), употребляемые приставки уменьшают каждую единицу на три размерных порядка: милли- (тысячная доля, 10^{-3} , сокращенно — м), микро- (миллионная доля, 10^{-6} — мк), нано- (миллиардная доля, 10^{-9} — н) или увеличивают единицу измерения — кило- (тысяча, 10^3 — к), $1 \text{ нм} = 10^{-3} \text{ мкм} = 10^{-6} \text{ мм} = 10^{-9} \text{ м} = 10^{-12} \text{ км}$. Единица ангстрем (1 Å = 0,1 нм) не относится к системе единиц СИ, но часто употребляется, так как очень удобна при описании размеров атомов и молекул: диаметр атома водорода равен 1 Å, диаметр двойной нити ДНК равен 20 Å, расстояние между ядрами атомов в ковалентной химической связи около 1 Å.

ся **метаболитами**, молекулами, которые подвергаются постоянной перестройке в процессе клеточного обмена веществ (метаболизма) (см. гл. 6).

Оставшаяся пятая часть массы клетки приходится на **макромолекулы**. К ним относятся нуклеиновые кислоты, белки и полисахариды. Здесь речь идет о молекулах с массой более 4 000 Да (4 кДа). Макромолекулы часто служат структурным целям, например структурные белки, структурные полисахариды, а также некоторые нуклеиновые кислоты. Многие белки — биокатализаторы; их называют также ферментами, или энзимами. Большинство нуклеиновых кислот нужны для хранения и переноса информации, а многочисленные полисахариды используются как запас энергии и углерода.

Биологически важные макромолекулы являются **полимерами**, т. е. они возникают путем образования ковалентных связей между мономерами, обычно с выделением воды. Этот процесс называется **полимеризацией**. Если макромолекула образована только одним типом мономеров-кирпичиков, как, например, целлюлоза, состоящая из β -D-глюкозы, говорят о **гомополимерах**; при двух и более разнородных мономеров, составляющих макромолекулу, говорят о **гетерополимерах**. Белки и нуклеиновые кислоты являются примером гетерополимеров. Образованные путем реакций конденсации полимеры могут легко вновь распадаться на мономеры путем химического или ферментативного **гидролиза**. Распад запасного крахмала во время прорастания зерновки злаков основан на гидролизе и катализируется амилазами (см. 6.17.1.2). Распад белков идет гидролитически с помощью протеаз. Особое место среди гетерополимеров занимает типичный для растений структурный полимер лигнин (составная часть древесины). Он образуется из нескольких типов мономеров путем свободнорадикальной полимеризации. Лигнин чрезвычайно стабилен благодаря разнообразию связей в его молекуле между мономерами, он не гидролизуется и даже с помощью ферментов разрушается крайне трудно (см. 6.17.2).

Метаболиты и разнообразные реакции обмена веществ обсуждаются в гл. 6 (физиология обмена веществ). Ниже приводится краткий обзор структуры биологически важных макромолекул, а также липидов. Липиды, хотя и не являются макромолекулами, встречаются в клетках как структурные элементы, прежде всего как составные части биологических мембран. Но в первую очередь следует обсудить и понять особые свойства воды, универсального биологического растворителя.

1.1. Структура и свойства воды

В клетках вода служит растворителем. Вода — полярная среда, ее молекулы являются сильными электрическими диполями (рис. 1.2, А, В). Это обусловлено большой электроотрицательностью кислорода по сравнению с водородом (табл. 1.1), вследствие чего происходит сдвиг обобществленных атомами кислорода и водорода электронов в сторону кислорода, и ковалентная связь поляризуется. Кислород вносит в молекулу воды частичный отрицательный заряд (δ^-), водород — частичный положительный заряд (δ^+). В электрическом поле ионов диполи воды выстраиваются определенным образом, образуя **гидратную оболочку** (рис. 1.2, С). Такая экранизация электрических зарядов анионов и катионов препятствует их объединению ионной связью; они остаются в ра-

Таблица 1.1. Электроотрицательность биологически важных элементов (электроотрицательность фтора принята за 100 %)

Элемент	Относительная электроотрицательность, %
Кислород (O)	85
Азот (N)	75
Углерод (C)	65
Сера (S)	65
Водород (H)	55
Фосфор (P)	55

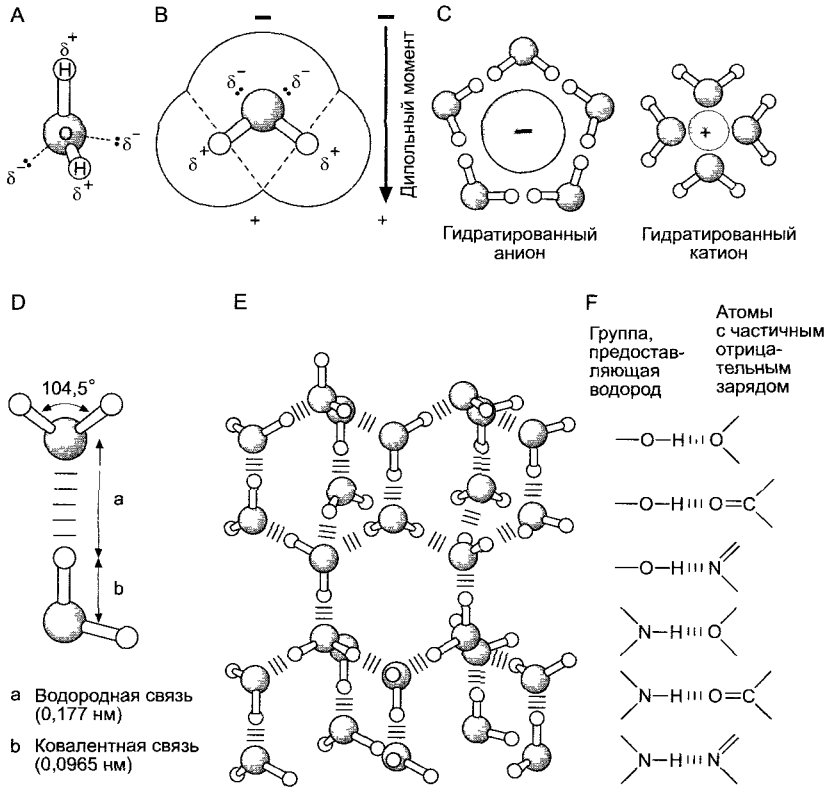


Рис. 1.2. Структура и свойства воды (по A. L. Lehninger, D. L. Nelson, M. M. Cox)

A — шаростержневая модель молекулы воды; **B** — полусферическая модель молекулы воды (точки — свободные электроны атома кислорода); **C** — расположение молекул воды, окружающих анионы и катионы с образованием гидратных оболочек; **D** — сталкиваясь, молекулы воды образуют между собой легко перестраивающиеся водородные связи, **E** — кристаллическая структура льда, каждый атом кислорода окружен четырьмя атомами водорода, при таянии разрушается только 15% водородных связей; **F** — наиболее часто встречающиеся водородные связи между структурными элементами биомолекул

створе. Гидратные оболочки образуются также у молекул, имеющих поляризованные связи (например, C—O- или C—N-связи). По этой причине вода — прекрасный растворитель для заряженных и полярных веществ.

В жидкой фазе между молекулами воды образуются **водородные связи (мостики)**: противоположные частичные заряды атомов H и O создают электростатическое притяжение (рис. 1.2, D, E). Образование таких водородных связей придает воде уникальные свойства, например, сравнительно высокие значения поверхностного натяжения, теплоты испарения и плотно-

сти. Силы когезии (сцепления) между молекулами воды имеют большое значение для транспорта воды в растении (см. 6.3.5). В кристаллах льда каждый атом кислорода окружен четырьмя атомами водорода (рис. 1.2, E), в жидкой воде при комнатной температуре атом кислорода находится в контакте еще с тремя-четырьмя атомами водорода (в среднем 3,4).

Водородные связи не только образуются у воды, но и легко возникают между атомами водорода, которые связаны с каким-либо другим электроотрицательным атомом (как правило, с азотом или кислородом) другой или той же самой моле-

кулы. Примеры часто встречающихся водородных связей можно видеть на рис. 1.2, F. Стабилизация структуры нуклеиновых кислот и белков также осуществляется благодаря водородным связям (см. рис. 1.6; 1.10; 1.14). Молекулы целлюлозы при образовании межмолекулярных водородных связей объединяются в пучки (микрочибриллы) и таким путем способствуют увеличению механической прочности стенок растительных клеток (см. 2.2.7; 6.17.1.1).

Вещества, имеющие достаточно много полярных групп, благодаря чему они способны в водной фазе включаться в сеть водородных мостиков и потому растворимы в воде, называют **гидрофильными** (от греч. philia — симпатия). Гидрофильность повышается, если в дополнение к полярным группам имеются и ионизирующиеся группы, такие как карбоксильная ($-\text{COOH} \rightarrow -\text{COO}^- + \text{H}^+$) или аминогруппа ($-\text{NH}_2 + \text{H}^+ \rightarrow -\text{NH}_3^+$), стимулирующие образование мощных гидратных оболочек.

Соединения, не растворимые в воде, называют **гидрофобными** (от греч. hydrophobia — боязнь воды). Для них характерна высокая доля неполярных связей или же наличие только таких связей. При неполярных ковалентных связях оба партнера имеют сходную электроотрицательность, так что на атомах, образующих связь, не возникает частичного электрического заряда. Такие группы не образуют водородных мостиков. Обычные примеры неполярных связей — углерод-водородные и углерод-углеродные. Именно поэтому чистые углеводороды, такие как бензол или каротиноиды, очень плохо растворяются в воде, но растворяются в неполярных органических растворителях вроде масел и потому называются **липофильными** (от греч. lipos — жир, масло.— *Примеч. ред.*).

У сложных молекул растворимость зависит от количественного соотношения полярных и неполярных связей. Вот почему имеются все переходы между крайне гидрофобными соединениями (например, углеводородами) и крайне гидрофильными веществами (например, полианионами вроде полигалактуронанов с большим числом кислотных групп), ко-

торые могут связывать воду в количестве, в 100 раз большем, чем их собственная масса.

1.2. Нуклеиновые кислоты

Нуклеиновые кислоты — это гетерополимерные молекулы, которые служат либо для **хранения информации** (дезоксирибонуклеиновая кислота, ДНК/DNA), либо для **переноса и реализации информации** (рибонуклеиновые кислоты, РНК/RNA). Кроме того, определенные РНК обладают структурной функцией при построении рибосом (рибосомальная рРНК/rRNA). У всех клеточных организмов — как про-, так и эукариот — двухцепочечная ДНК служит для хранения наследственной информации и ее передачи в ряду поколений путем матричного удвоения. Молекулы ДНК отличаются тем, что могут служить основой для образования новых молекул ДНК с точно такой же последовательностью оснований (**репликация**; см. 1.2.3). У всех организмов, кроме РНК-содержащих вирусов и вириодов (см. 1.2.5), только ДНК обладает такой **функцией репликативного удвоения**. Так как размножение, продолжение рода, наследование являются основными критериями жизни, репликативное удвоение ДНК стоит в центре всех жизненных процессов. Кроме того, молекулы ДНК способны служить матрицей для последовательностей РНК, а через РНК — также передавать информацию о последовательности аминокислот в белках. Благодаря этой **генетической функции** ДНК может проявляться наследственная информация: наследственные факторы (**гены**; от греч. genos — происхождение, род, наследство) реализуются как определенный **фенотип** (набор проявляемых внешне признаков организмов; от греч. phaino — делать видимым).

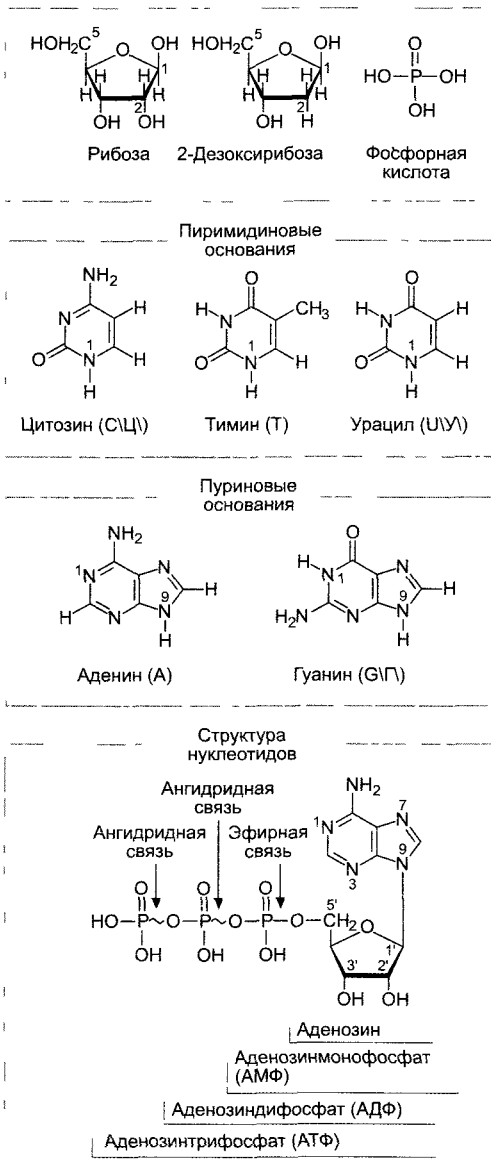
1.2.1. Строение нуклеиновых кислот

Нуклеиновые кислоты это полинуклеотиды, неразветвленные полимеры из мо-

номеров — **нуклеотидов**. Один нуклеотид состоит из основания, связанного N-гликозидной связью с сахаром, — **нуклеозида** — и от одного до трех остатков фосфорной кислоты (фосфата), так что различают нуклеозидмоно-, ди- и трифосфаты (рис. 1.3).

В качестве оснований в ДНК (DNA) встречаются **пурины** — аденин (А) и гуанин (Г, G), а также **пиримидины** — цито-

зин (Ц, C) и тимин (Т). В РНК (RNA) тимин заменен на урацил (У, U). Понятие «основание» (или **азотистое основание**) указывает на щелочную природу этих гетероциклических, азотсодержащих ароматических соединений. Связь с сахаром осуществляется через N₁ пиримидина или N₉ пурина. В качестве сахара служат пентозы — рибоза в РНК и 2-дезоксирибоза в ДНК, в обоих случаях в β-D-фуранозной форме (о номенклатуре сахаров см. 1.4.1). Нуклеозиды называют: аденозин, гуанозин, уридин и цитидин, если речь идет о РНК, и дезоксиаденозин, дезоксигуанозин, дезокситимидин и дезоксцитидин, когда в нуклеиновой кислоте (ДНК) содержится 2-дезоксирибоза. Благодаря образованию эфирной связи первичной гидроксильной группы у C₅-атома пентозы с фосфорной кислотой возникает нуклеозидмонофосфат. Одна или две других молекулы фосфорной кислоты могут подсоединиться к этой α-фосфатной группе так, что образуется



◀

Рис. 1.3. Нуклеотиды состоят из трех структурных элементов — пиримидинового или пуринового азотистого основания, сахара (пентозы) и фосфорной кислоты.

Азотистое основание связано с сахаром N-β-гликозидной связью N₁ пиримидина или N₉ пурина. Фосфорная кислота образует эфир с первичной спиртовой группой пентозы. К α-остатку фосфорной кислоты может быть присоединено еще до двух ее остатков с помощью ангидридных связей. Гликозид из азотистого основания и рибозы называют нуклеозидом, а из основания и 2-дезоксирибозы — дезоксинуклеозидом (d-nucleosid). Таким образом, нуклеотиды являются нуклеозидмоно-, ди- или трифосфатами, как это показано внизу на примере аденозина и его нуклеотидов. В качестве сахара в рибонуклеиновой кислоте встречается рибоза, в дезоксирибонуклеиновой кислоте (ДНК = DNA) — 2'-дезоксирибоза. Атомы углерода сахара обозначают 1', 2'...5'; C₁ образует гликозидную связь. Для упрощения сложных структурных формул, например в кольцах, обычно опускают стоящие при атомах углерода водородные атомы (сравните нижнюю формулу с расположенными выше). Этот прием часто используется и в других рисунках книги для наглядности.

богатый энергией ангидрид — нуклеозиддифосфат или нуклеозидтрифосфат. Нуклеозидтрифосфаты используются на первом этапе биосинтеза ДНК или РНК. Кроме того, эти соединения с высокой энергией переноса групп обладают и многими другими функциями в обмене веществ. Например, аденозинтрифосфат (АТФ, АТР) является важнейшим поставщиком энергии для многих ферментативных реакций (см. 6.1).

Через α -остаток фосфорной кислоты нуклеотид может быть ковалентно связан с пентозой второго нуклеотида с выделением воды, так что сначала получается динуклеотид. Из него может быть образован олиго- и, наконец, **полинуклеотид**. При этом в нуклеиновых кислотах образуются **фосфодиэфирные** мостики между 5' и 3' С-атомами соседних пентоз (чтобы различать атомы азотистых оснований и сахаров, С-атомы сахара нуклеозидов обозначают цифрами со штрихом). Как показано на рис. 1.4, тип нуклеиновой кислоты за-

висит от сахарофосфатного остова молекулы, который состоит из мономеров рибозы (или дезоксирибозы), связанных 5',3'-фосфодиэфирными мостиками. На одном конце молекулы расположена свободная 5'-ОН-группа (5'-конец нуклеиновой кислоты), на другом конце — свободная 3'-ОН-группа (3'-конец). Азотистые основания связаны с этим сахарофосфатным остовом гликозидной связью.

Эта **первичная структура нуклеиновых кислот** определяется характерной линейной последовательностью азотистых оснований, которая читается всегда в направлении $5' \rightarrow 3'$, что соответствует и направлению синтеза. **Последовательность оснований (триплетный код; см. 7.3.1.1)** несет информацию о структуре белка. Мерой величины молекулы нуклеиновой кислоты принято считать число пар оснований для ДНК (bp — от англ. *base pairs*, или п.н. — пар нуклеотидов ДНК) или число оснований для РНК (b — *base*, или н. — нуклеотидов РНК).

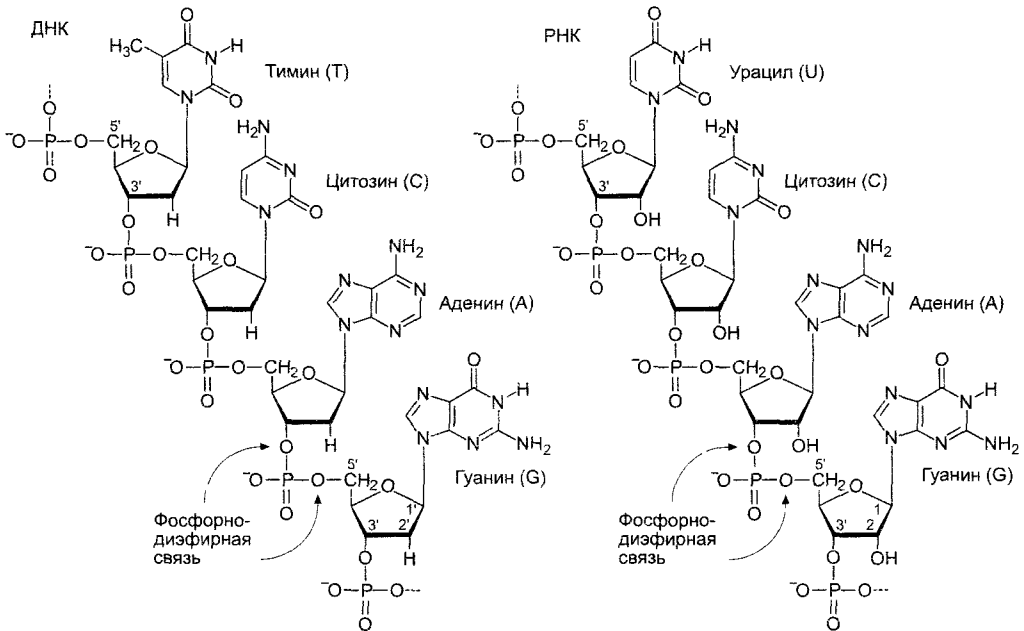


Рис. 1.4. Короткие последовательности молекул ДНК и РНК.

Тимин не встречается в РНК и заменен в ней урацилом. Направление синтеза и прочтения формул слева направо, от 5'- к 3'-концу молекулы

1.2.2. Структура дезоксирибонуклеиновой кислоты (ДНК, DNA)

Лишь у немногих фагов и вирусов ДНК встречается в форме однонитевой молекулы (ssDNA, англ. single-stranded DNA). У многих вирусов и фагов, а также в любых клетках ДНК представлена в виде двойной нити из двух спирально закрученных антипараллельных молекул (dsDNA, англ. double-stranded DNA). Эту структуру принято называть **двойной спиралью ДНК**. Сахарофосфатные цепочки при этом направлены наружу, а плоские гетероциклические кольца оснований располагаются почти перпендикулярно продольной оси двойной спирали внутри нее (рис. 1.5). Противоположные основания обеих цепей находятся на одном уровне и образуют в области оси спирали водородные связи (см. 1.1). Это, разумеется, предполагает пространственное (стерическое) соответствие прилегающих друг к другу участков гете-

рошиков (рис. 1.6). Одно пуриновое основание (А или Г) всегда стоит напротив пиримидинового основания (Т или Ц), и комплементарны только пары оснований АТ и ГЦ.

Соответственно комплементарны и последовательности оснований в обеих нитях двойной спирали ДНК, благодаря чему они прочно удерживаются одна против другой. Так, для последовательности оснований 5'-ГАТТАЦА-3' в противостоящей нити должна соответствовать 3'-ЦТААТГТ-5'. Из принципа строения молекулы ДНК следует, что молярное соотношение пуриновых и пиримидиновых оснований в двойной спирали всегда равно 1:1, т.е. имеется столько же Ц, сколько Г, и столько А, сколько Т (т.е. $A + G = T + C$). Напротив, соотношение оснований $(A + T) : (G + C)$ может варьировать. И хотя для ДНК одного вида организмов это соотношение постоянно и даже является специфическим признаком вида, уже у родственных видов и рас оно отличается. У прокариот соотношение оснований $(A + T) : (G + C)$ колеблется в широких пределах (0,3 — 3,5), для эукариот оно близко к 1. От соотношения оснований $(A + T) : (G + C)$ зависит и температура плавления (T_m) ДНК. Под **плавлением**, или **денатурацией**, ДНК понимают, к примеру, вызванное нагревом расхождение обеих нитей ДНК. При этом разрываются водородные связи между противоположными основаниями. ГЦ-пара с ее тремя водородными связями стабильнее, чем АТ-пара только с двумя водородными связями, поэтому последовательности ДНК, богатые парами АТ, разделяются при более низких температурах, нежели богатые ГЦ-парами.

Последовательность оснований в цепях молекулы ДНК называют ее **первичной структурой**, а спиральную структуру — **вторичной структурой**. Связывающие ДНК белки часто узнают вторичную структуру в определенных местах двойной спирали ДНК (см. 7.2.2.3). Представленная на рис. 1.5 модель двойной спирали, предложенная в 1953 г. Д. Уотсоном и Ф. Криком на основе данных рентгеноструктурного анализа М. Уилкинса и Р. Франклин, демонстрирует преобладающую В-форму ДНК —

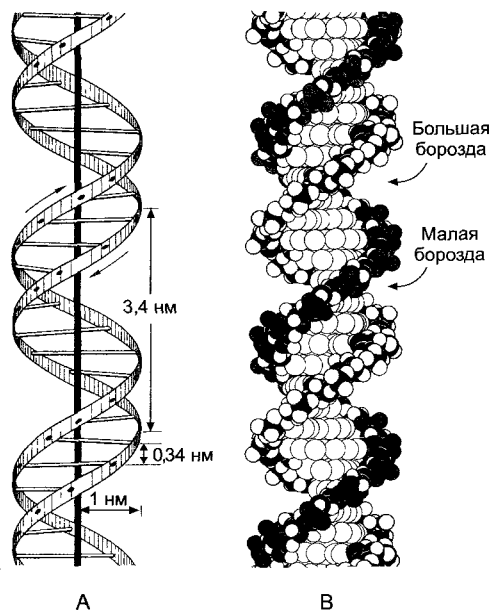


Рис. 1.5. Модель двойной спирали ДНК Уотсона — Крика (В-форма):

А — схема; В — полусферическая модель

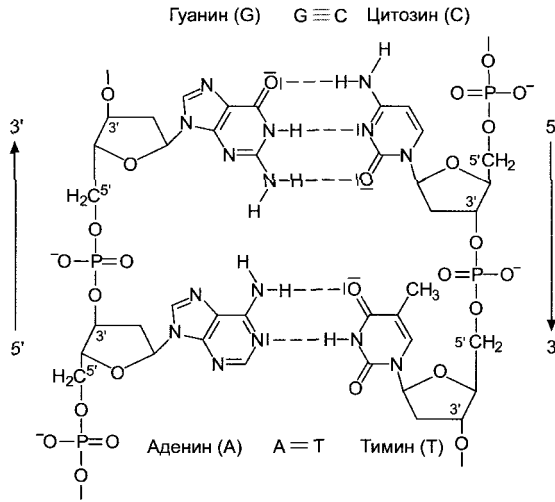


Рис. 1.6. Специфическое спаривание азотистых оснований путем образования водородных связей между двумя цепями ДНК.

Молекулярная структура оснований допускает соединение только АТ и ГЦ. В паре АТ образуются две, а в паре ГЦ — три водородных связи

правозакрученную спираль. Как тогда полагали, двойная спираль ДНК имеет диаметр около 2 нм (20 Å). В одном полном обороте спирали (3,4 нм в направлении оси) помещается 10 спаренных оснований, т.е. каждое основание поворачивается на 36° относительно соседнего. Более точные измерения, произведенные позже, показали, что на самом деле на один виток В-ДНК приходится 10,5 пар оснований на протяжении 3,6 нм. Наряду с В-формой существует также правозакрученная А-форма ДНК, которая отличается конформацией сахара. При специальных условиях может существовать левозакрученная Z-форма ДНК. Она представляет собой цепь чередующихся пуриновых и пиримидиновых оснований. Z-ДНК, как полагают, могла бы принимать участие в геной регуляции. Двойная спираль ДНК подвижна, т.е. может слегка изгибаться с минимальным радиусом изгиба около 5 нм (например, в нуклеосомах) (см. рис. 2.21). В клетках двойная спираль ДНК находится не в беспорядочном состоянии, а образует **третичную структуру**, которая может при участии многочисленных белков создавать очень

компактную суперструктуру хромосом эукариотических клеток (см. 2.2.3.2).

1.2.3. Репликация ДНК

Обе нити двойной спирали ДНК из-за комплементарности оснований находятся в позитивном/негативном отношении друг с другом. Таким образом, самой структурой предопределена возможность идентичного удвоения, репликации наследственного материала. Нити расходятся, и на каждой заново образуется комплементарная ей вторая нить спирали (рис. 1.7). Эта модель **полуконсервативной репликации** была многократно подтверждена экспериментально. Было показано, что все хромосомы эукариот реплицируются полуконсервативно. Далее установили, что нереплицированные хромосомы содержат только одну двойную спираль ДНК (одноцепочечная модель; см. 2.2.3.2), а реплицированные (после S-фазы) — две двойные спирали.

В действительности, конечно, процесс репликации куда сложнее, чем показано на рис. 1.7. С одной стороны, разделение

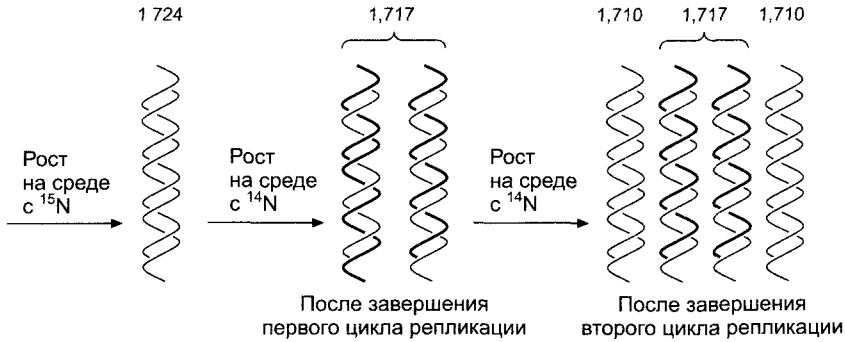


Рис. 1.7. Доказательство полуконсервативной репликации ДНК в эксперименте Мезельсона—Сталя. В присутствии тяжелого изотопа азота ^{15}N в среде, на которой выращивали клетки бактерии *Escherichia coli*, образуется содержащая ^{15}N ДНК с удельной плотностью $1,724 \text{ г см}^{-3}$ (определяется путем центрифугирования в градиенте плотности CsCl). Если затем клетки с наличием ^{15}N и ^{14}N растут синхронно, то после завершения первого и второго циклов репликации молекул ДНК соотношение получившихся плотностей (см числа на рисунке сверху) оказывается $1 : 1$. Расщепление в конце второго цикла на два вида ДНК — средней плотности (одна из нитей не содержит тяжелого изотопа ^{15}N) или меньшей плотности (обе нити не содержат ^{15}N) подтверждает правильность модели полуконсервативной репликации ДНК.

цепей молекулы ДНК с образованием репликационной вилки из-за спирального закручивания цепей ДНК вызывает быстрое вращение вокруг ее оси — до 300 об/с. Хаотическому образованию узлов и разрывов двойной спирали при этом препятствуют особые **релаксационные ферменты (топозомеры I)**: они вносят цепочечные

разрывы и затем ликвидируют их. Благодаря этому временно возникают точки свободного вращения, в которых удается выровнять торсионные напряжения и избежать опасных разрывов ДНК, не вовлекая во вращение соседние части молекулы.

С другой стороны, обе нити двойной спирали антипараллельны, так что в мес-

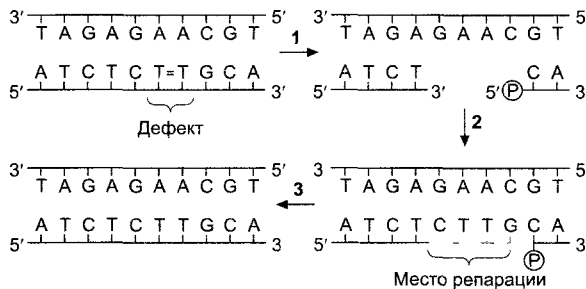


Рис. 1.8. Репарация двойной цепи ДНК после индуцированного УФ образования тимидиновых димеров.

1 — определение дефектного участка, разделение нитей ДНК и вырезание дефектного участка. В этом принимают участие многие белки, среди которых у эукариот есть и общий транскрипционный фактор — ТФIIH (см 7.2.2.2), работающий также и при синтезе мРНК. Это объясняет, почему повреждение ДНК в транскрибируемой области (= переписываемой в РНК) восстанавливается быстрее, чем в участке не транскрибируемого гена, **2** — заполнение поврежденного участка в направлении от свободного 3'-конца с помощью ДНК-полимеразы, **3** — связывание свободного 3'-конца с 5'-фосфатом исходной цепи с помощью ДНК-лигазы вновь создает полноценную цепь ДНК.

те репликационной вилки удлиняться должны как 3'-, так и 5'-концы. Однако ДНК-полимеразы (и РНК-полимеразы) из-за особого механизма катализируемых реакций способны удлинять цепочки исключительно с 3'-конца. Фактически постепенно удлиняется только нить со стороны 3'-конца (главная цепь; англ. leading strand), а на обратной цепи (англ. lagging strand) вторая цепь синтезируется кусочками — прерывисто — и уже затем с помощью лигазы эти новые отрезки связываются ковалентными связями (**полу непрерывная репликация**). **Лигазы** — ферменты, которые могут связывать ковалентно свободные 3'-концы со свободными 5'-концами. Они играют важную роль в реакциях репарации (восстановления) поврежденных участков цепей ДНК (рис. 1.8), но участвуют также и в репликации. У организмов с дефектными лигазами часть последовательностей в обратной цепи остаются не связанными, и могут возникать изолированные фрагменты Оказаки, названные так в честь исследователя, открывшего это явление.

ДНК-полимеразы в отличие от **РНК-полимераз** могут удлинять только уже имеющиеся 3'-концы. Поэтому им требуется — кроме матрицы в виде одноцепочечной ДНК — также и **праймер** (от англ. primer — заправка, пусковое устройство), чтобы запустить синтез ДНК. В качестве праймера на обратной цепи образуются на равных расстояниях — соответствующих длине фрагмента Оказаки — с помощью особой РНК-полимеразы (**праймазы**) короткие последовательности РНК, на 3'-концах которых затем вступают в работу ДНК-полимеразы. В дальнейшем праймеры разрушаются, соответствующие брешы в последовательностях закрываются с помощью репарационных полимераз и лигаз.

Молекулярная структура репликационной вилки в настоящее время представляется такой, как схематически показано на рис. 1.9. В принципе эта модель относится к репликации ДНК у прокариот, а также в митохондриях, пластидах и клеточных ядрах эукариот, где всегда встречается как раз двухцепочечная ДНК. Однако в то время как сравнительно короткие кольцевые

ДНК органелл и прокариот (см. 7.2.1) имеют только одну стартовую точку репликации — **точку инициации репликации (origin)**, — от которой в противоположных направлениях от репликационной вилки процесс идет вдоль всего кольца ДНК. в линейных ДНК хромосом эукариот длиной от сантиметра до дециметра имеется много стартовых точек репликации; ина-

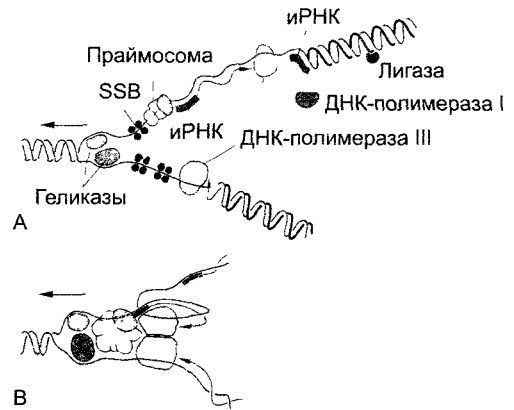


Рис. 1.9. Репликация ДНК у *Escherichia coli*; репликационная вилка, движущаяся в направлении стрелки (по А. Kornberg, из Н. Kleinig и U. Maier):

А — раскручивание двойной спирали ДНК с помощью специфических ферментов геликаз с временной стабилизацией отдельных цепей особым белком (SSB). На продолжающемся вперед (на рисунке вниз) конце нити сразу начинается непрерывный синтез новой комплементарной [антипараллельной] цепи (конец стрелки: растущий 3'-конец) с помощью ДНК-полимеразы III. На обратной цепи (вверху) полимеразы, напротив, работают в противоположном направлении (однако также 5' → 3'); она удлиняет 3'-конец РНК-праймеров, которые в свою очередь синтезируются праймазами (особыми ферментами праймосом) на равных расстояниях (прерывистая репликация). РНК-праймер наконец перестраивается, брешы заполняются благодаря репаративному синтезу (ДНК-полимераза I) и сохраняющиеся разрывы одиночной цепи связываются ковалентно с помощью лигазы. **В** — гипотетическая модель «реписомы», в которой все ферменты и белковые факторы аппарата репликации объединены в комплекс. Антипараллельность исходных родительских цепей ДНК локально сохраняется благодаря образованию петель на обратной цепи

че сложный процесс удвоения хромосомы продолжался бы недели и месяцы, несмотря на высокую эффективность полимераз, которые при копировании наследственного материала должны работать с очень большой точностью. Синтезированная с одной точки инициации репликации последовательно нуклеотидов называется **репликоном**. Кольцевые ДНК бактерий и клеточных органелл эукариот являются **монорепликонными**¹, тогда как линейные ДНК эукариотических хромосом **полирепликонны**. Другие отличия в удвоении эукариотических хромосом по сравнению с бактериальной репликацией (рис. 1.9) относятся к ДНК-полимеразе: вместо прокариотической ДНК-полимеразы III работающая у эукариот ДНК-полимераза α обладает собственной праймазной активностью, что позволяет синтезировать РНК-праймеры как на «главной», так и на «обратной» цепи. ДНК-полимераза α , однако, не способна к синтезу длинных участков ДНК и заменяется главным репликационным ферментом (ДНК-полимеразой δ), если праймер был удлинен примерно на 30 нуклеотидов.

Синтез ДНК идет примерно в 5 раз быстрее, чем синтез РНК во время транскрипции (см. 7.2.2.2). Так как во время репликации переписываются гены, предполагают, что ДНК-полимеразы приостанавливают свою работу, пока не завершится синтез молекулы РНК.

1.2.4. Рибонуклеиновые кислоты (РНК, RNA)

В отличие от ДНК, которая в виде одной нити встречается лишь у некоторых вирусов и фагов, а во всех иных случаях представлена двойной нитью, молекулы РНК чаще бывают однонитевыми. За счет внутримолекулярных спариваний азоти-

стых оснований (рис. 1.10, А, С) образуются стабилизированные **вторичные структуры** и, часто в результате ассоциации с белками, **третичные структуры**. Поэтому имеется несколько вариантов структуры РНК и рибонуклеопротеиновых комплексов (РНП, RNP). Исключением являются лишь транспортные РНК (тРНК, tRNA), которые никогда не связываются с белками. Единственная цепь РНК легко разрушается ферментами нуклеазами, поэтому внутримолекулярные спаривания оснований и ассоциация с белками повышают устойчивость молекулы. К тому же вторичные и третичные структуры важны для функционирования молекул РНК. Итак, как мы уже упоминали, имеются следующие отличия от ДНК:

- наличие рибозы вместо 2-дезоксирибозы;
- наличие урацила вместо тимина;
- значительно меньшая величина молекул РНК по сравнению с ДНК.

Разнообразие структуры определяет и функциональное многообразие различных видов РНК (табл. 1.2). Большинство коротко живущих молекул **информационной**, или **матричной, РНК (иРНК, мРНК) (messenger-RNA)** представляют собой переписанные участки генов (см. 7.2.2). Они служат матрицей в процессе трансляции на рибосоме при последовательном присоединении к ней стабильных **транспортных РНК**, несущих определенные аминокислоты, и, таким образом, определяют последовательность аминокислот в белке. Также стабильные **рибосомальные РНК** принимают участие в построении рибосом. Кроме того, в белковых комплексах встречаются малые цитоплазматические РНК (мцРНК, scRNA; англ. small cytoplasmic), например, как составная часть сигнального комплекса SRP¹, который играет определенную роль в трансляции (см. 7.3.1.4). Малые ядерные РНК (мяРНК, snRNA; англ. small nuclear) участвуют в процессинге транскрибированных мРНК и тРНК (см. 7.2.2.2).

¹ Вопрос о числе репликонов в митохондриальном геноме до сих пор не решен окончательно. Возможно, в крупных митохондриальных геномах со сложной многокольцевой структурой есть несколько репликонов. — *Примеч. ред.*

¹ SRP — signal recognition particle (англ.) — частица, распознающая сигнал. — *Примеч. ред.*

Рис. 1.10. Рибонуклеиновые кислоты

А — структура «клеверного листа» в молекуле тРНК, на примере переносящей аминокислоту тирозин (tRNA^{Tyr}) дрожжей. Структура стабилизируется благодаря особой конформации молекулы, свернутой таким образом, что внутри каждой из трех петель возникают водородные связи между парными азотистыми основаниями, а в наружных участках петля находится в неспаренном состоянии. Многие основания тРНК модифицированы, некоторые важные модификации представлены на **В**. Кроме того, имеются метилированные основания Триплет оснований, так называемый антикодон, связывается с комплементарным ему триплетом оснований мРНК — кодоном. Последовательностью триплетов в мРНК определяется (благодаря взаимодействию кодон—антикодон) последовательность аминокислот в синтезируемом белке (генетический код, см 7 3 1 1, синтез белков, см 7 3 1 2). D-петля названа так по встречающемуся здесь вместо урацила дигидроурацилу (UH₂), TΨC-петля названа по всегда присутствующей последовательности оснований 5'-Т-Ψ-С-3'. Разные тРНК имеют V-петлю варьирующей величины (от Variable) Петля, принимающая аминокислоту, и петля антикодона важны для опознавания соответствующей тРНК и принадлежат к ее аминокислоты с помощью аминоацил-тРНК-синтаза. Петля антикодона в то же время располагает антикодон так, что в рибосоме он может вступить в комплементарную связь с кодоном мРНК. Для связывания тРНК с рибосомой особое значение, как предполагается, имеют петли TΨC и D — пример замкнутой в кольцо молекулы РНК — вирионд, вызывающий веретеновидность клубней картофеля (PSTV, Potato Spindle Tuber Viroid). Он состоит из 359 нуклеотидов, замкнутых в кольцо ковалентной связью. Его структура стабилизирована благодаря внутримолекулярным связям азотистых оснований, которые для наглядности показаны одинарными линиями

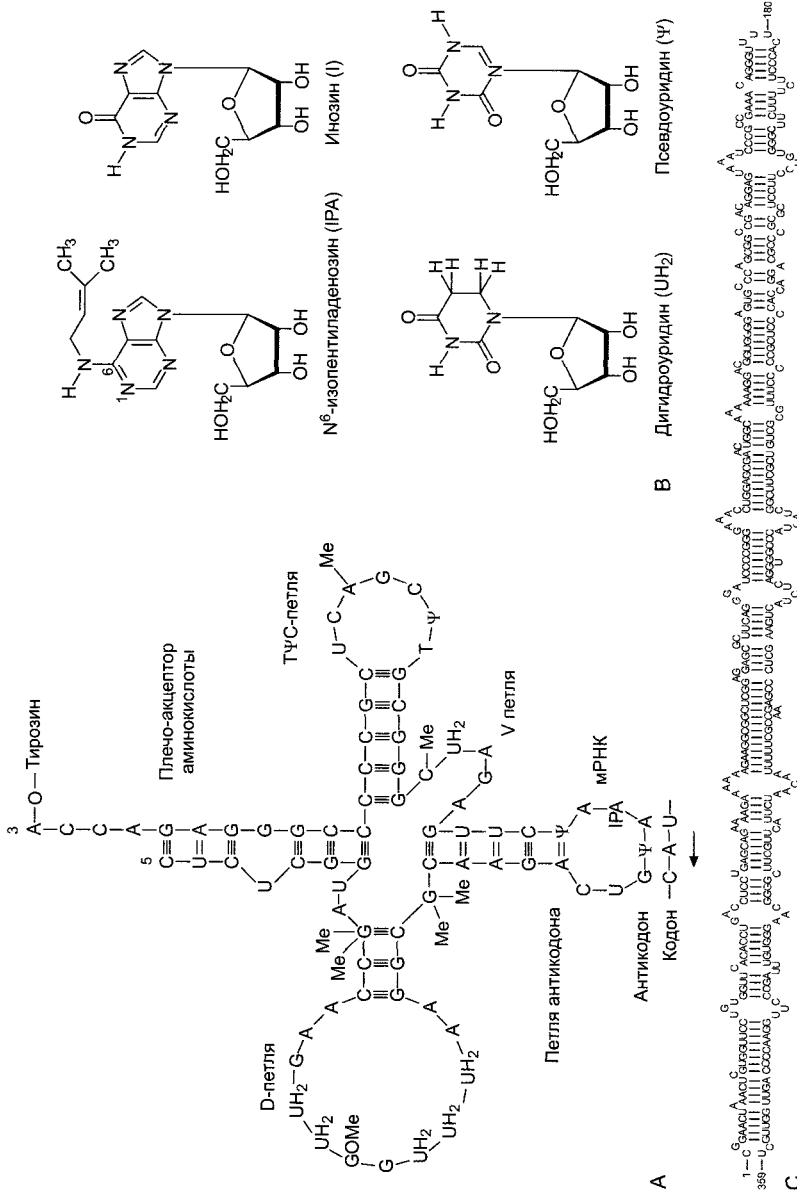


Таблица 1.2. Приблизительные размеры и функции 3 видов РНК по сравнению с ДНК

Нуклеиновая кислота	Размер, н. п.	Функция
ДНК	Свыше 100 млн	Хранение информации (гены)
мРНК	От нескольких сот до 10 000 и более	Переписанный участок гена переносит к рибосомам информацию для синтеза белка
рРНК	4 вида (в клетках эукариот): около 120, 150, 1 700, 3 500	Обеспечение структуры и функции рибосом
тРНК	80—90	Переносят аминокислоты к рибосомам

1.2.5. Вирусы, фаги, вириоды

Вирусы — облигатные паразиты эукариот, **фаги** — такие же паразиты прокариот. Речь идет о частицах, которые слишком просты, чтобы размножаться самостоятельно, и используют для этого метаболическую активность живых клеток. Их нуклеиновые кислоты — двухцепочечные или одноцепочечные ДНК — несут генетическую информацию; они могут мутировать и при подходящих обстоятельствах также и рекомбинировать. Именно фаги сыграли важную роль как модельные организмы в развитии современной генетики.

У вирусов и фагов нуклеиновые кислоты образуют комплекс с белками. Молекулы белков обычно образуют высоко симметричную структуру оболочки, называемую **капсидом** (см. рис. 1.17). Она выполняет структурную и защитную функции и важна при инфицировании новых клеток хозяина. У «сложных» вирусов имеется дополнительно рыхлая мембранная оболочка. Она образована клеточными мембранами последней клетки-хозяина, но включает также и специфические вирусные гликопротеины.

Вириоды не имеют таких оболочек, а являются очень маленькими, содержащими всего 250—370 оснований, кольцевыми или палочковидными свободными молекулами РНК, которые могут действовать как возбудители болезней растений

(см. рис. 1.10, С). Веретеновидность клубней картофеля и болезнь каданг-каданг кокосовых пальм вызываются именно вириодами. Вириоды попадают в новое растение-хозяин через поврежденные клетки и нарушают их метаболизм, вмешиваясь в процесс образования молекул РНК хозяина.

1.3. Белки

Белки, причем самые разнообразные (иногда их называют протеинами, от греч. *protos* — первый), находятся во всех клетках. Очень многие из них являются **ферментами**, которые осуществляют метаболизм (обмен веществ) в качестве специфических биокатализаторов (см. 6.1.6) или служат катализаторами для правильного свертывания новообразованных молекул белка в третичную и четвертичную структуры. Эти белки-помощники разделяют на два класса — **шапероны** и **шаперонины** (франц. *chaperon* — компаньонка) (см. 7.3.1.2; 7.3.1.4). **Структурные белки** не обладают ферментативной активностью, но характеризуются высокой стабильностью и способностью образовывать очень крупные, высокоупорядоченные комплексы, в том числе нитевидные или трубчатые структуры — филаменты и микротрубочки. Структурные белки и ферменты располагаются не только внутри клеток, но и снаружи. Наконец, **рецепторные белки**

служат для специфического узнавания сигнальных веществ, таких как гормоны, феромоны, элиситоры, или специфических поверхностных структур, в частности, на яйцеклетке при оплодотворении. Присоединение лигандов при высокоспецифичном распознавании, запускает внутри клетки каскад реакций вторичных мессенджеров, что приводит к клеточному ответу. **Транслокационные белки** входят в состав мембран, они специализированы так, что узнают и пропускают через мембраны определенные молекулы или ионы. **Сократительные белки (моторные протеины)** являются молекулярными «силовыми машинами», они переводят химическую энергию в механическую работу. **Запасные белки** в больших количествах накапливаются в семенах, а также и в вегетативных запасующих органах и в меньшем количестве — в большинстве типов клеток. Благодаря протеолизу из запасных белков высвобождаются аминокислоты, необходимые для синтеза новых других белков (см. 6.17.4)¹.

1.3.1. Аминокислоты, входящие в состав белков

Белки являются **полипептидами** — гетерополимерными макромолекулами, состоящими из линейно связанных между собой α -аминокарбоновых кислот, упрощенно называемых **аминокислотами**. На рис. 1.11 показаны 20 аминокислот, входящих в состав белков, они сгруппированы по ряду характерных признаков.

Общий для всех аминокислот план строения, показанный сверху слева на рис. 1.11, характеризуется тем, что C_{α} -атом соединен с карбоксильной группой, аминогруппой, атомом водорода и остатком — радикалом R, отличающимся у разных аминокислот. В простейшем случае, у ами-

нокислоты глицина $R = H$. Эта аминокислота в отличие от всех остальных оптически не активна, так как C_{α} -атом замещен симметрично. Прочие 19 аминокислот проявляют оптическую активность и относятся к L-ряду. Принадлежность к L-ряду можно определить по расположению заместителей в структурных формулах, изображенных по Эмилю Фишеру (так называемая **фишеровская проекция**): если наверху записать наиболее окисленный S-атом (в данном случае — карбоксильная группа), а вертикально разместить самую длинную углеродную цепочку, то рассматриваемое соединение принадлежит к L-ряду, если определяющая группа (здесь аминогруппа $-NH_2$) располагается слева (лат. laeve — слева)¹. Если эта группа стоит справа, значит, перед нами D-форма (лат. dexter — правый). C_{α} проявляет S-конфигурацию согласно **Cahn-Ingold-Prelog-номенклатуре** (за исключением цистеина: R и глицина). R- или S-конфигурация асимметрично замещенного C-атома устанавливается на основании правил старшинства для четырех разных радикалов и является системой классификации совершенно независимой от D- или L-номенклатуры.

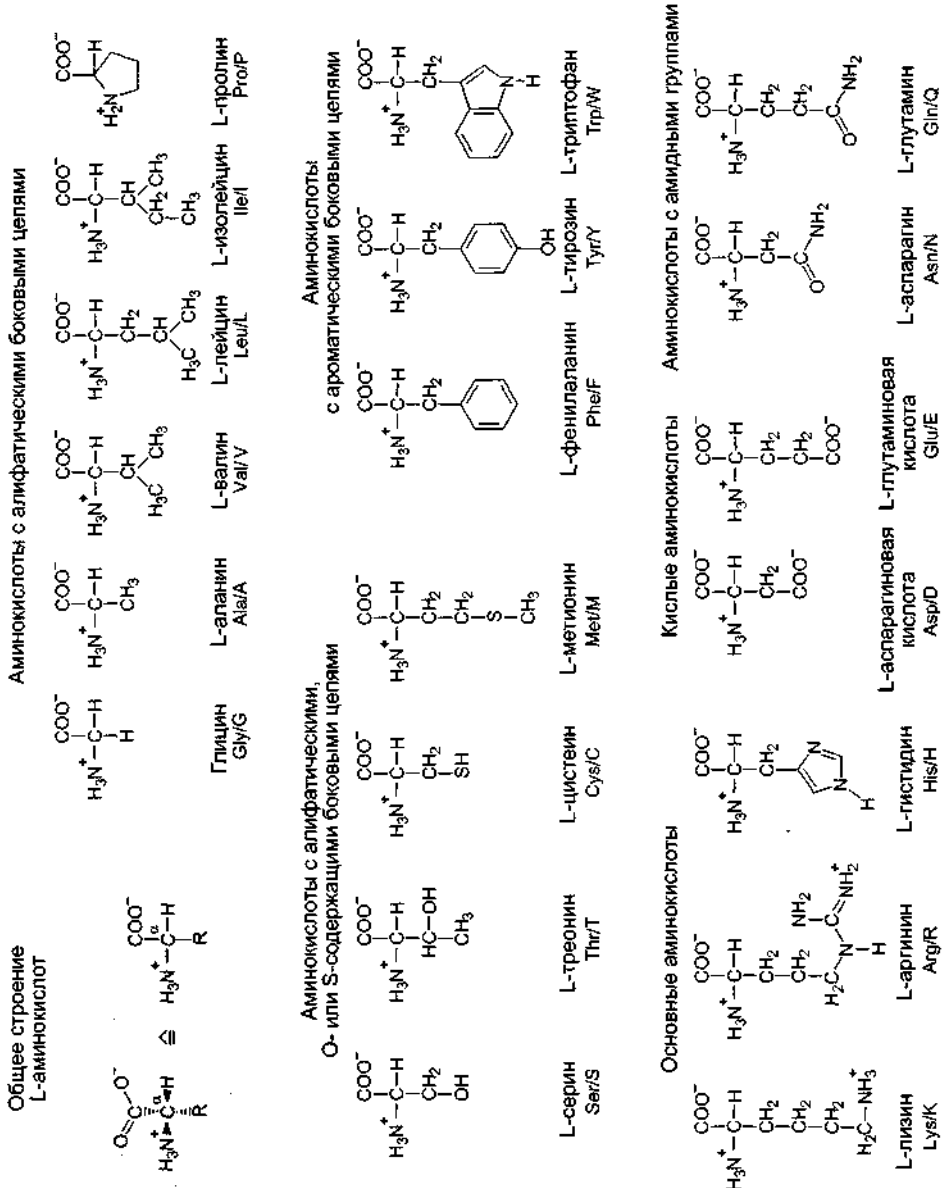
Отдельные аминокислоты линейно связаны в белках **пептидными связями** между карбоксильной группой одной и аминогруппой следующей аминокислоты. Образование пептидной связи соответствует образованию амида кислоты и может формально (!) рассматриваться как реакция конденсации с выделением воды (рис. 1.12). Фактически синтез полипептидов (см. 7.3.1.2), идущий в клеточных рибосомах, значительно сложнее. Пептидные связи можно расщеплять гидролитически. Переваривание белков соответствует их гидролизу.

У всех белков принимающие участие в образовании пептидных связей атомы и C_{α} -атомы связаны в однообразно струк-

¹ Часто белки выполняют не одну, а несколько функций. Так, структурные белки микротрубочек (тубулины) участвуют в транспорте молекул внутри клетки. Белки филаментов обладают АТФазной каталитической активностью и т.д. — *Примеч. ред.*

¹ В оригинале дано «laevis, links», что неверно. Laevis означает гладкий, тогда как прилагательное laeva существовало только в женском роде, восходя к несохранившемуся laevus — левый. — *Примеч. ред.*

Рис. 1.1.1. Двадцать протеиногенных аминокислот. Пространственное расположение заместителей у C α -атома всех аминокислот одинаково, за исключением глицина, который замещен симметрично, остальные аминокислоты принадлежат к L-ряду относительно положения аминогруппы. Для упрощения под общепринятыми названиями аминокислот приведены трехбуквенное и однобуквенное обозначения, приходящиеся в данных обстоятельствах к последовательности полипептидов



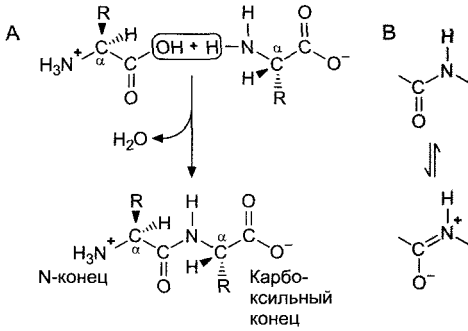


Рис. 1.12. Образование пептидной связи:

A — образование пептидной связи можно считать (формально!) реакцией конденсации с выделением воды. Пептидные связи с C_{α} -атомами образуют скелет молекулы, от которого наружу отходят боковые радикалы (R). Из-за того что пептидная связь частично обладает свойствами двойных связей (**B**), пептидная связь жесткая и планарная, а соседние связи с C_{α} -атомами могут свободно поворачиваться

турированный линейный каркас. Многообразие структур и свойств белков определяется последовательностью аминокислот (т.е. боковых радикалов R) и вытекающих из этого структурных особенностей. Как показано на рис. 1.11, боковые заместители отличаются величиной, полярностью, а у основных и кислых аминокислот также наличием способных к диссоциации групп. В пределах физиологических значений pH — от 4 (клеточные стенки, вакуоли) и 7 (цитоплазма) до 8,5 (строма хлоропластов на свету) — для белков, как правило, характерны электрические заряды. Значение pH, при котором на белках не обнаруживают электрического заряда (т.е. положительные и отрицательные заряды взаимно компенсируются) называют **изоэлектрической точкой**. В изоэлектрической точке белки особенно легко осаждаются, так как имеют слабые гидратные оболочки (см. 1.1).

1.3.2. Строение белков

1.3.2.1. Первичная структура

Линейная последовательность аминокислот в белках составляет их **первичную**

структуру. Аминокислотная последовательность читается, начиная с аминокислоты, имеющей при C_{α} -атоме свободную NH_2 -группу (**N-конец**), и заканчивая аминокислотой, несущей свободную карбоксильную группу (**карбоксильный конец, С-конец**). Направление чтения соответствует направлению синтеза молекулы.

Число возможных последовательностей аминокислот невероятно велико. Так, если в последовательности некоторого белка находится n аминокислот, а в каждом положении находится одна из 20 аминокислот, то число возможных вариантов их сочетаний 20^n . Даже для небольшого белка всего из 100 аминокислот число возможных последовательностей $20^{100} = 1,26 \cdot 10^{130}$. В природе встречается, как полагают, 10^{10} – 10^{20} разных белков; одно растение синтезирует примерно 20 000–60 000 различных белков. Для сравнения: число молекул воды в Мировом океане оказывается где-то только $4 \cdot 10^{46}$.

Для каждого белка типична своя последовательность аминокислот, однако для понимания его функций одного этого не достаточно. Правда, на основании **сходства последовательностей** можно идентифицировать родственные белки и даже делать выводы о родственных отношениях организмов, сравнивая последовательности многих белков (или генов) (молекулярная систематика; см. 11.1.3.1).

Например, цитохром *c* встречается как важный переносчик электронов у прокариот и в митохондриях всех эукариот. Речь идет о белке примерно из 110 аминокислот и одной ковалентно связанной группы гема. Его аминокислотная последовательность (рис. 1.13) известна более чем для 100 организмов. Сравнение показывает, что в определенных позициях даже у не родственных организмов всегда находится одна и та же аминокислота, в других всегда обнаруживают сходные аминокислоты, тогда как есть такие позиции, где могут встречаться самые разные аминокислоты. Высококонсервативные аминокислоты часто имеют важное значение для структуры и/или функции белка. Число идентичных или сходных аминокислот,


```

Hom_sa  ----- GDVEK GKKIFIMK CSQCH TVEK GGHK KTGPNLHGLFGRKGTQAPGYSYTAAN--
Dro_me  ----GVPA GDVEK GKKLFVQR CAQCH TVEA GGHK KVGPNLHGLIGRKTGCAAGFAYTDAN--
Sac_ce  ----TEFKA GSACK GATLFKTR CLQCH TVEK GPHK KVGPNLHGLIFGRHSGQAEGYSYTDAN--
Neu_cr  ----GFSA GDSKK GANLFKTR CAQCH TLEE GGNK KIGPALHGLFGRKGTGSDVGGYAYTDAN--
Cuc_ma  ASFDEAPP GNSKA GEKIFKTK CAQCH TVDK GAGH KQGPNLNGLFGRQSGTTPGYSYSAAN--
Pha_au  ASFDEAPP GNSKS GEKIFKTK CAQCH TVDK GAGH KQGPNLNGLFGRQSGTTAGYSYSTAN--
Tri_ae  ASFSEAPP GNPDA GAKIFKTK CAQCH TVDA GAGH KQGPNLHGLFGRQSGTTAGYSYSAAN--
Gin_bi  ATFSEAPP GDPKA GEKIFKTK CAZCH TVZK GAGH KQGPNLHGLFGRQSGTTAGYSYSTGN--
Chl_re  STFEEAPA GDLAR GEKIFKTK CAQCH VAEK GGGH KQGPNLGGLFGRVSGTAAAGFAYSKAN--
Rho_ru  -----E  GDAAA GEKWSK-K  CLACH TFDQ GGAN KVGPNLFGVFENTA AHKDDYAYSESYTE

```

```

Hom_sa  -KNKGII WGEDTLME YLEN PPKYIP--- G-----T KMI FVGLK KKEERADLIAYLKKATNE--
Dro_me  -KAKGIT WNEDTLFE YLEN PPKYIP--- G-----T KMJ FAGLK KPNERGDLIAYLKSATK--
Sac_ce  -IKKNVL WDENMSE YLTN PPKYIP--- G-----T KMAFGGLK KEKDRNDLIYYLKKACE--
Neu_cr  -KQKGIT WDENTLFE YLEN PPKYIP--- G-----T KMAFGGLK KDKDRNDLIITFMKEATA--
Cuc_ma  -KNRAVI WEEKTYLD YLLN PPKYIP--- G-----T KMVFPGLK KPQDRADLIAYLKEATA--
Pha_au  -KNMAVI WEEKTYLD YLLN PPKYIP--- G-----T KMVFPGLK KPQDRADLIAYLKEATA--
Tri_ae  -KNKAVE WEENTLYD YLLN PPKYIP--- G-----T KMVFPGLK KPQDRADLIAYLKEATA--
Gin_bi  -KNKAVN WGZZTYE YLLN PPKYIP--- G-----T KMVFPGLK KPZZRADLIAYLKEATA--
Chl_re  -KEAAVT WGESTLYE YLLN PPKYMP--- G-----N KMVFAGLK KPEERADLIAYLKEATA--
Rho_ru  MKAKGLT WTEANLAA YVKD PKAFVLEKS GDPKAKS KMTFK-LT KDEIENVIAYLKITLK---

```

Рис. 1.13. Сравнение последовательностей цитохрома с (составлено S. Rensing).

Десять выбранных последовательностей аминокислот (однобуквенный код) самых разных организмов расположены так, что соответствующие позиции стоят одна над другой по вертикали. Полное совпадение отмечено темной тонировкой, позиции сходных аминокислотных остатков (например, I/L/V: изолейцин/лейцин/валин) отмечены серым. Представлены цитохромы с человека (*Homo sapiens*, *Hom_sa*), дрозофилы (*Drosophila melanogaster*, *Dro_me*), аскомицетов — *Saccharomyces cerevisiae* (*Sac_ce*) и *Neurospora crassa* (*Neu_cr*), покрытосеменных растений — тыквы (*Cucurbita maxima*, *Cuc_ma*), фасоли (*Phaseolus aureus*, *Pha_au*), пшеницы (*Triticum aestivum*, *Tri_ae*); дерева гинкго (*Ginkgo biloba*, *Gin_bi*), зеленой водоросли *Chlamydomonas reinhardtii* (*Chl_re*), а также бактерии *Rhodospirillum rubrum* (*Rho_ru*) как представителя прокариот

расположенных в одинаковых позициях, выражают при сравнении последовательностей в процентах. Если совпадения последовательностей явно (!) превышают случайное (около 5%, к тому же у негомологичных белков наличие даже коротких участков с полным совпадением в высшей степени маловероятно), то сравниваемые последовательности считают **гомологичными**, т.е. и филогенетически родственными. Все до сих пор секвенированные белки можно распределить на менее чем 150 друг другу негомологичных семейств. При этом каждое из них содержит и много белков с неодинаковыми функциями. Эволюция белков (и, следовательно, генов) очевидно шла на удлинение немногих исходных последовательностей.

Большинство белков содержат от 100 до 800 аминокислот, хотя встречаются и более короткие, и более длинные полипептидные цепи. Если аминокислот меньше 30, то говорят об

олигопептидах или просто о **пептидах**. По молекулярной массе белка можно приблизительно вычислить число слагающих его аминокислот, и наоборот. Средняя молекулярная масса аминокислотного остатка в полипептидной цепи принята за 111 Да. Полипептиды из 100—800 аминокислот обладают поэтому молекулярной массой около 11—88 кДа. Полипептидные цепи массой более 100 кДа (>900 аминокислот) встречаются редко. Интересный пример: растительная протонная АТФаза — белок, важный для энергизации плазмалеммы, который «выкачивает» из клетки (см. рис. 6.4; 6.5) ионы водорода при гидролизе АТФ. Этот фермент является полипептидной цепью из около 950 аминокислот (молекулярная масса около 105 кДа).

1.3.2.2. Пространственная структура

Пространственное расположение полипептидной цепи определяется ее первичной структурой. Правда, закономерности, согласно которым белковая молекула скла-

дывается определенным образом в структуры высшего порядка, еще не до конца понятны. Небольшие участки полипептидной цепи из 5—20 аминокислот образуют локальные **вторичные структуры**, устойчивые за счет водородных связей между C=O- и NH-группами между удаленными в первичной последовательности аминокислотами. Из-за того что пептидную связь можно рассматривать отчасти как двойную, она более плоская и жесткая, а связи с соседними C_α-атомами могут свободно поворачиваться (см. рис. 1.12). Цепи из чередующихся пептидных связей и C_α-атомов могут поэтому принимать несколько пространственных конформаций. Наиболее обычные элементы вторичной структуры — правозакрученная **α-спираль** и **β-складчатый слой** (англ. β-sheet); кроме

них встречаются **β-петли** (англ. β-turns) и **случайные витки** (англ. random coils). Случайными витками, как правило, связаны между собой α-спирали и/или β-складчатые слои.

В α-спирали водородные связи образуются между C=O-группой одной аминокислоты и NH-группой каждой четвертой из следующих аминокислот продолжающейся последовательности (рис. 1.14). Благодаря этому и возникает правозакрученная спираль, полный виток которой содержит 3,6 аминокислоты. Остатки аминокислот, не принимающие участия в образовании скелета из полипептидных связей и C_α-атомов, отходят от спирали наружу. Обычно в α-спиральных вторичных структурах встречаются аминокислоты аланин, глутаминовая кислота, лейцин и

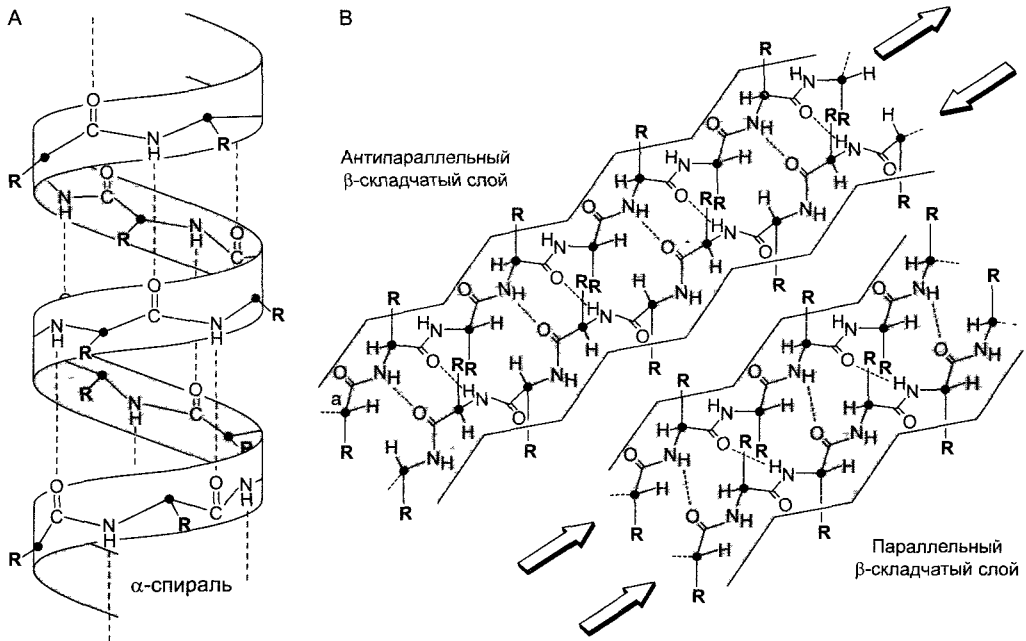


Рис. 1.14. Вторичные структуры полипептидов (по Р. Карлсон):

А — α-спираль; **В** — антипараллельный и параллельный β-складчатый слой: в параллельном β-слое C=O- и NH-элементы пептидных связей располагаются напротив точно такого же элемента, а в антипараллельном β-слое C=O-группа стоит против NH-группы (и наоборот). C_α-атомы обозначены черными точками, R — боковые радикалы аминокислот; пунктир — водородные связи. При изображении третичных структур (см. рис. 1.15) для лучшей наглядности вторичные структурные элементы принято показывать схематически и без аминокислотных остатков R. При этом складчатые слои обычно изображают стрелками в направлении от N-конца к C-концу, а спирали — цилиндрами или же винтовыми лентами

метионин, реже аспарагин, тирозин, глицин и особенно редко пролин.

Складчатый слой β образуется в результате установления водородных связей между функциональными группами $C=O$ — и NH — в пептидных связях разных протяженных участков одной полипептидной молекулы, т. е. между так называемыми β -нитями (англ. β -strands). β -Нити могут располагаться **параллельно** или **антипараллельно**, т. е. лежащие рядом β -нити тянутся либо параллельно — обе от N-конца к C-концу, либо в противоположных направлениях — одна от N-конца к C-концу, а вторая от C-конца к N-концу (рис. 1.14). Аминокислотные остатки располагаются в β -нитях, чередуясь то сверху, то снизу от плоскости каркаса нити. Обычно в β -слоях встречаются аланин, изолейцин, а также ароматические аминокислоты, реже кислые и основные аминокислоты. Соседние элементы вторичных структур, в особенности β -нити, связаны часто посредством β -петель из 4—8 аминокислот, стабилизируемых водородными связями, как правило, также за счет водородных связей. В области β -петли полипептидная цепь резко изгибается, поэтому говорят также о петлях-шпильках (англ. hairpin turns). Именно поэтому β -петли способствуют образованию компактных белковых структур. В β -петлях обычно находятся аминокислоты пролин и глицин, а также аспарагин и аспарагиновая кислота.

Процесс укладки белковой молекулы заканчивается образованием компактной трехмерной **третичной структуры** — ансамбля из элементов вторичных структур полипептидной цепи. Небольшие белки, содержащие до 200 аминокислот, образуют единственный **домен**. Молекулы с большим числом аминокислот могут структурироваться в два и более доменов, каждый из которых укладывается независимо от других. Часто в этом процессе принимают участие вспомогательные белки — уже упомянутые **шапероны (Chaperone)** и **шаперонины (Chaperonine)** (см. 7.3.1.2; 7.3.1.4). Стабилизация третичной структуры часто протекает за счет:

- образования дополнительных водородных связей;

- образования дисульфидных связей;
- установления неполярных взаимодействий, в особенности внутри молекулы;
- других сложных модификаций, таких, например, как гликозилирование;
- изомеризации X-Pro-пептидных связей, которые в противоположность остальным пептидным связям, всегда являющимся *транс*-изомерами (см. рис. 1.12), могут встречаться в виде как *цис*-, так и *транс*-изомеров (X — любая аминокислота, Pro — пролин).

В отличие от образования водородных связей и неполярных взаимодействий, процессы модификации белка катализируются ферментами.

С помощью рентгеноструктурного анализа или метода ядерно-магнитного резонанса (ЯМР-спектроскопии) удалось выяснить пространственную структуру многих, даже сложных белков вплоть до расположения отдельных атомов (рис. 1.15). При этом оказалось, что число типов трехмерной третичной структуры белков ограничено, и соответственно можно выделить ограниченное число семейств белков: их насчитывается чуть больше 1 100. Внутри одного структурного семейства могут встречаться белки, аминокислотные последовательности которых не гомологичны.

В зависимости от доли разных элементов вторичных структур образуются **глобулярные** либо **фибриллярные белки**. Первая структура характерна для ферментов, вторая встречается у многих структурных белков. Многие белки несут непептидные **простетические группы** (греч. prostetos — добавленный). В зависимости от типа дополнительной простетической группы различают глико-, липо-, хромо-, фосфо- или металлопротеины. Выше упомянутый цитохром с является хромопротеином: в него в качестве простетической группы включен гем.

Трехмерная структура белка сочетает **стабильность** с **динамичностью**. Так, очень маленькие, как правило, активные центры фермента влияют на общую конформацию молекул. Значительная часть третичной структуры служит для того, чтобы с высокой точностью осуществлять обра-

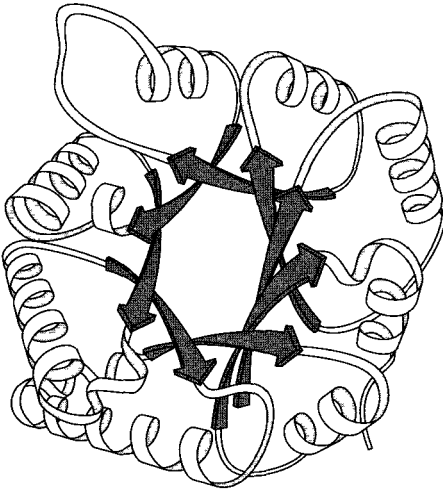


Рис. 1.15. Третичная структура триозофосфат-изомеразы пекарских дрожжей (*Saccharomyces cerevisiae*). Схема мономера фермента (по L. Stryer).

В клетке фермент находится в активной форме в виде димера. Представлена только конформация каркаса аминокислотной цепи (ср. с рис. 1.14). Структура состоит из 8 параллельных β -петель (см. рис. 1.14) (тонированные стрелки в центре молекулы белка) и 8 расположенных на периферии α -спиралей, связанных между собой с помощью этих петель

зование и стабилизацию структуры активного центра. Для многих белков характерны функциональные **конформационные изменения**. Так, например, у рецепторов и ферментов конформация меняется после их связывания с лигандами. При этом говорят о **индуцированном соответствии** (англ. induced fit) конформации активного центра белка и его субстрата. Изменения конформации происходят также у моторных белков в ходе их цикла работы (например, миозин, динеин, кинезин; см. 2.2.2.2) или транслокаторов (белков-переносчиков) по мере транспорта (см. 6.1.5; 6.2.3). Обратимые химические модификации определенных аминокислот, такие, например, как фосфорилирование, воздействуют на активность белка обычно через конформационные изменения. То же касается и присоединения аллостерических регуляторов к ферментам

(см. 6.1.7). Таким образом, структура и функция белков находятся под влиянием разнообразных регуляторных процессов. По способу действия белки можно охарактеризовать как молекулярные машины клеток.

Структура и функция большинства белков зависят от состояния внутриклеточной среды (в том числе от значения pH, ионной силы). Растворимые белки сильно гидратированы, что обусловлено наличием полярных и заряженных аминокислотных остатков на их поверхности (см. 1.1). Зато аминокислоты, находящиеся внутри молекулы белка, стабилизируют ее конформацию благодаря неполярным взаимодействиям.

Резкие изменения значений pH или нагревание приводят к **денатурации** белка. При этом разрушается его третичная структура, а при известных условиях и вторичная структура. Благодаря взаимодействию разных белков между собой, например, вследствие оголения неполярных остатков при денатурации, происходит процесс агрегации и в конце концов коагуляция (преципитация) белка. Обычно такое состояние необратимо и его называют необратимой денатурацией.

1.3.2.3. Белковые комплексы

Многие белки могут выполнять свои функции только в соединении с молекулами того же или других белков. Такие белковые комплексы рассматривают как **четвертичные структуры**, а составляющие их субъединицы называют **протомерами** (от греч. μέρος — часть). Если имеется только один сорт субъединиц, говорят об гомоолигомерном белковом комплексе; гетероолигомерные белковые комплексы состоят из двух или нескольких разных субъединиц. Четвертичные структуры удерживаются вместе не с помощью ковалентных связей, а за счет других взаимодействий (водородных и ионных связей, гидрофобных взаимодействий). У структурных белков четвертичные структуры могут достигать значительных размеров: микротрубочки и нити актина (актиновые филаменты) достигают в длину нескольких мик-

рометров, в то время как их глобулярные протомеры (тубулин, актин) имеют диаметр всего 4 нм.

В качестве примера белкового комплекса на рис. 1.16 показана **протеасома**. Протеасомы имеются у всех организмов, их функция — разрушение регуляторных и неправильно сложенных белков. Таким образом, они служат для «оборота белков» (англ. protein turnover), т.е. постоянного обновления белков клетки путем разрушения и новых синтезов (см. 7.3.1). Протеасома обладает трубчатой четвертичной структурой (рис. 1.16), причем активные центры разных составляющих ее протеаз расположены на внутренней стороне трубки. В результате расщепляются только те полипептиды, которые проникают внутрь протеасомы. Другие примеры белковых комплексов — шаперонины, к которым относится состоящий из 14 идентичных

протомеров Hsp60-шаперонин пластид (см. 7.3.1.4, рис. 7.18).

Мультиферментный комплекс образуется, когда в единую четвертичную структуру объединены разные ферменты. Некоторые из этих комплексов, способные катализировать целую цепь последовательных реакций, обладают крайне высокими молекулярными массами — свыше $7 \cdot 10^6$ Да, например состоящий почти из 100 протомеров комплекс пируватдегидрогеназы (см. 6.10.3.1). Часто белки-катализаторы бывают связаны с регуляторными субъединицами. Вообще, протомеры четвертичных структур могут взаимно влиять друг на друга, например, в том смысле, что переход одного протомера из неактивной в активную конформацию содействует соответствующей активации всех остальных протомеров (**кооперативность**, см. 6.1.7).

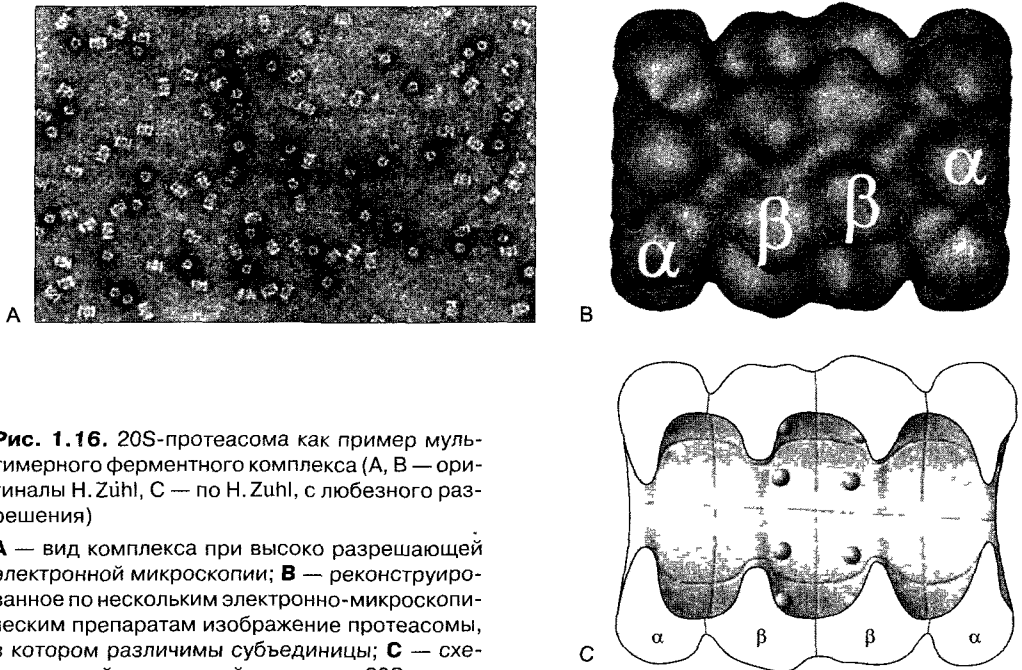


Рис. 1.16. 20S-протеасома как пример мультимерного ферментного комплекса (А, В — оригиналы Н. Zühl, С — по Н. Zühl, с любезного разрешения)

А — вид комплекса при высоко разрешающей электронной микроскопии; **В** — реконструированное по нескольким электронно-микроскопическим препаратам изображение протеасомы, в котором различимы субъединицы; **С** — схематический продольный срез через 20S-протеасому

Этот мультимерный, трубковидный протеазный комплекс состоит из 4 колец по 7 субъединиц в каждом, внутри β -субъединиц располагаются активные центры. Узкие отверстия трубчатых камер (диаметр < 2 нм) пропускают только развернутые белковые молекулы. Распознавание расщепляемого белка, маркированного убиквитином, происходит с помощью дополнительных белков на правом или левом концах 20S-комплекса (здесь не показаны), благодаря чему возникает 26S-комплекс (S — единицы седиментации, см. бокс 2.1)

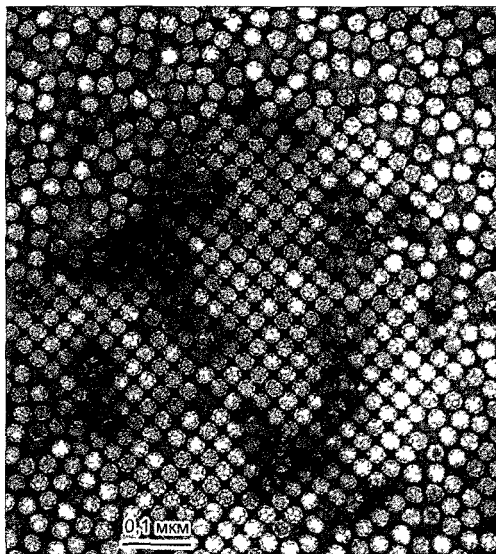


Рис. 1.17. Вирусная частица вируса золотистой мозаики турнепса (TYMV = Turnip Yellow Mosaic Virus) в негативном контрасте (ЭМ-фото. P. Klengler, Siemens AG)

Капсид — белковая оболочка вируса, построенная из 32 капсомеров, окружает РНК-содержащий центр. Каждый капсомер состоит в свою очередь из 5 или 6 глобулярных белковых молекул в качестве протомеров четвертичной структуры

Нуклеиновые кислоты, как правило, ассоциированы с белковыми комплексами. Так, ДНК хромосом клеточных ядер по большей части объединена в комплексы с октамерными гистонными комплексами в нуклеосомы (см рис. 2.21), а рибосомальные РНК объединяются с множеством разных белков в рибосомы (см. 2.2.4). Наконец, многие вирусы также являются рибонуклеопротеиновыми частицами (рис. 1.17).

1.4. Полисахариды

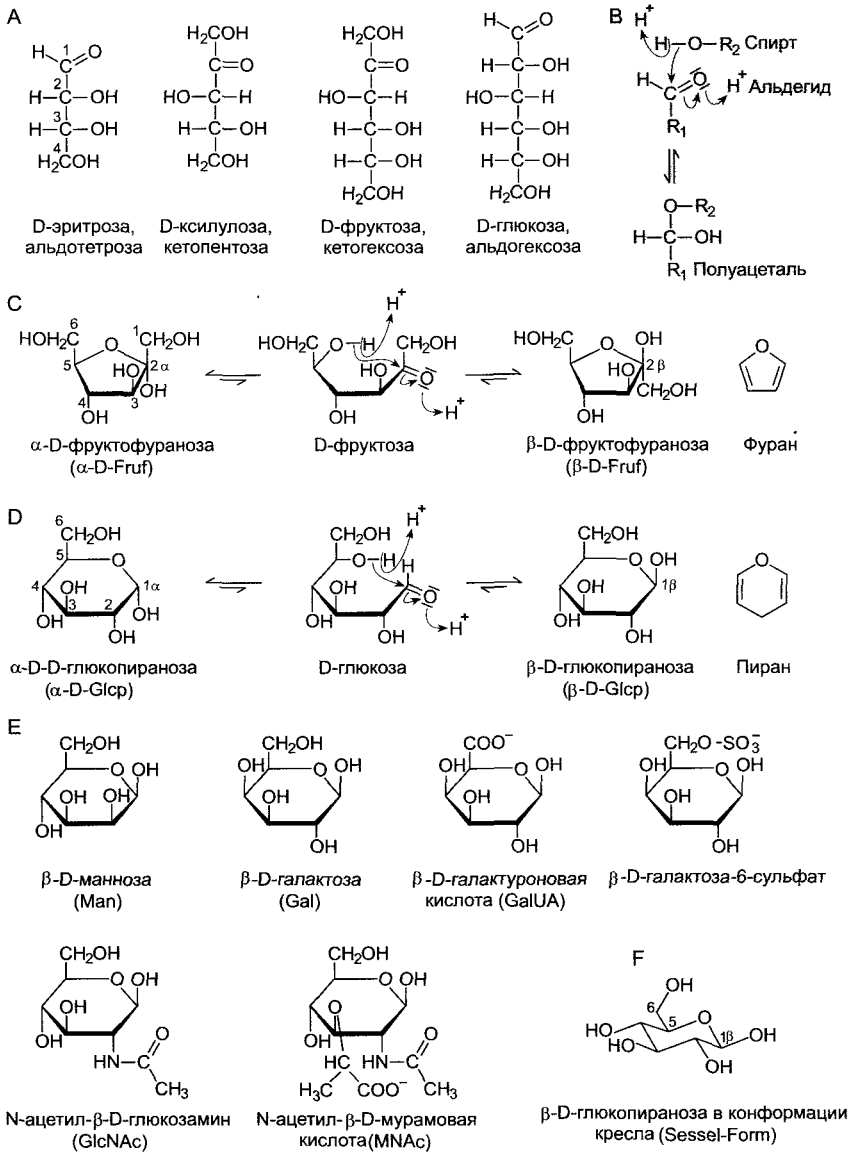
Наряду с нуклеиновыми кислотами и белками полисахариды составляют третью большую группу важнейших биополимеров. **Полисахариды (гликаны)** образуются благодаря связыванию **моносахаридов**, а именно **гексоз** и/или **пентоз**, в неразветв-

ленные или разветвленные цепи-макромолекулы. Полисахариды, состоящие только из одного сорта строительных блоков-мономеров, называют **гомогликанами**, а из двух и более сортов мономеров — **гетерогликанами**. **Структурные полисахариды** располагаются снаружи клеток. Они принимают участие в построении клеточных стенок растений. Как внутри, так и снаружи клеток откладываются **запасные полисахариды**, служащие резервом веществ и энергии.

1.4.1. Моносахариды, строительные блоки (звенья цепей) полисахаридов

Моносахариды обладают несколькими гидроксильными группами, а также одной карбонильной функциональной группой, входящей либо в альдегидную группу (**альдозы**), либо в кетогруппу (**кетозы**). По числу С-атомов (n) различают триозы ($n = 3$, например, глициериновый альдегид), тетрозы ($n = 4$, например, эритроза), пентозы ($n = 5$, например, рибоза, рибулоза, ксилулоза), гексозы ($n = 6$, например, глюкоза, фруктоза, галактоза) или гептозы ($n = 7$, например, седогептулоза) (рис. 1.18). Принадлежность сахара к D- или L-ряду определяется на основе положения гидроксильной группы у асимметрично замещенного С-атома с самым большим номером (вспомните проекцию Фишера!) (см. 1.3.1). У растений встречаются преимущественно моносахариды D-ряда. L-сахара попадают в полисахаридах случайно.

Карбонильная группа обуславливает характерные для моносахаридов реакции. В кислой среде карбонильные группы могут реагировать с гидроксильными, образуя **полуацетали**. Этот процесс у пентоз и гексоз протекает внутримолекулярно с образованием кольцевых структур двух типов — **фуранозных** и **пиранозных**, которые изображены на рис. 1.18 согласно представлениям N. Haworth (так называемая **проекция Хаворта**). Эта форма пред-



ставления выбрана здесь ради ее наглядности, однако она не передает фактической пространственной структуры молекулы сахара. Как правило, пиранозные кольца существуют в конформации кресла (рис. 1.18, F). Гидроксильные группы, которые в формулах Хаворта располагаются с нижней стороны плоскости колец, в проекции Фишера смотрят направо. Бла-

годаря двум возможным положениям карбонильной группы при образовании полуацеталей для каждой фуранозной или пиранозной формы имеется два структурных изомера, отличающиеся положением OH-группы. Их называют **аномерами** (α- или β-аномеры). В растворе они преобладают над линейной формой и находятся в равновесии между собой.

Рис. 1.18. Структурные формулы и внутримолекулярная реакция образования полуацеталей моносахаридов:

А — линейные формулы в проекции Фишера ряда альдоз и кетоз с $n = 4$ (тетроза), $n = 5$ (пентоза), $n = 6$ (гексоза) углеродных атомов. Положение ОН-группы при «самом нижнем» асимметрично замещенном С-атоме является признаком, по которому сахара относят к D- или L-ряду. Все представленные моносахариды относятся к D-ряду; **В** — альдегиды реагируют с гидроксильными группами с образованием полуацеталей. Этот процесс происходит в кислой среде и, как показано на примерах D-фруктозы (**С**) и D-глюкозы (**Д**), может протекать у моносахаридов внутримолекулярно, в особенности у гексоз и альдопентоз. При этом образуются пиранозные или фуранозные замкнутые формы сахаров, названия которых происходят от *пиран* и *фуран*. В водном растворе над линейной формой преобладают и находятся между собой в равновесии две изомерные формы, отличающиеся местом гидроксильной группы в полуацетале. Эти изомеры называют аномерами. Различают α - и β -аномеры; **Е** — моносахариды пиранозного ряда, встречающиеся обычно в качестве мономеров в полисахаридах (с принятыми сокращениями названий). Галактуроновая кислота встречается, например, в пектинах, N-ацетил- β -D-глюкозамин — в хитине, а N-ацетил- β -D-мурамовая кислота — в пептидогликане бактерий. Исползованные в С, D, E проекции Хаворта наглядны, однако не передают фактической конформации молекулы. Так, в растворе β -D-глюкопиранозы преобладает конформация кресла (**Ф**)

◀

1.4.2. Образование гликозидов

Полуацетали могут реагировать с алифатическими или ароматическими гидроксильными группами, аминами и гидроксильными группами кислот, например с карбоксильными группами или фосфорной кислотой, с выделением воды и образованием **полных ацеталей** (рис. 1.19). Возникающая при этом связь называется **гликозидной связью**. Различают соответственно O-гликозидные и N-гликозидные связи. Если партнер по реакции не является углеводом (**агликон**), то получившиеся соединения называют **гликозидами**. Если гликозидной связью связаны два углевода, то говорят о **сахаридах**, чтобы подчеркнуть, что соединение состоит исключительно из моносахаридов. Эти реакции обратимы. Гликозидные связи в кислой среде могут расщепляться гидролитически. Ферменты, гидролизующие гликозидные связи, называются **гликозидазами**.

Многие природные низкомолекулярные вещества растительного происхождения (см. 6.16), накапливающиеся в вакуолях, являются гликозидами. Как правило, гликозиды более растворимы в воде, чем исходные агликоны. **Гликолипиды** — это O-гликозиды и важные компоненты мембран (см. 1.5.2). У растений особенно часто встречаются **галактолипиды**, типичные

для мембран пластид. Многие интегральные мембранные белки и белки, секретлируемые клетками наружу, а также и некоторые внутриклеточные белки являются **гликопротеинами**; в них встречаются как O-гликозидные связи (с радикалами некоторых аминокислот: серина, треонина и тирозина), так и N-гликозидные связи (с радикалом аспарагина).

Если два моносахарида объединяются в дисахарид, в этом могут принимать участие или обе полуацетальные группы, или же полуацеталь одного сахара, которая реагирует с алифатической гидроксильной группой другого сахара. В первом случае образуются дисахариды **типа трегалозы** без свободной полуацетальной группы, во втором случае — дисахариды **типа мальтозы**, еще сохранившие полуацетальную группу (рис. 1.19). Полуацеталь — мягкий восстанавливающий агент. Он восстанавливает Cu^{2+} в щелочном растворе винной кислоты до Cu^+ , выпадающей в осадок в виде Cu_2O (**проба Фелинга**). Свободная полуацетальная группа сахара называется поэтому и его редуцирующим концом. Следовательно, сахар типа трегалозы, как сама трегалоза или сахароза, не имеет редуцирующего конца. В зависимости от числа связанных моносахаридов образуются ди-, три-, тетра- и т.д. -сахариды ($n = 2, 3, 4, \dots$), которые называют **олигосахаридами** при $n < 30$ и **полисахаридами** при $n \geq 30$.

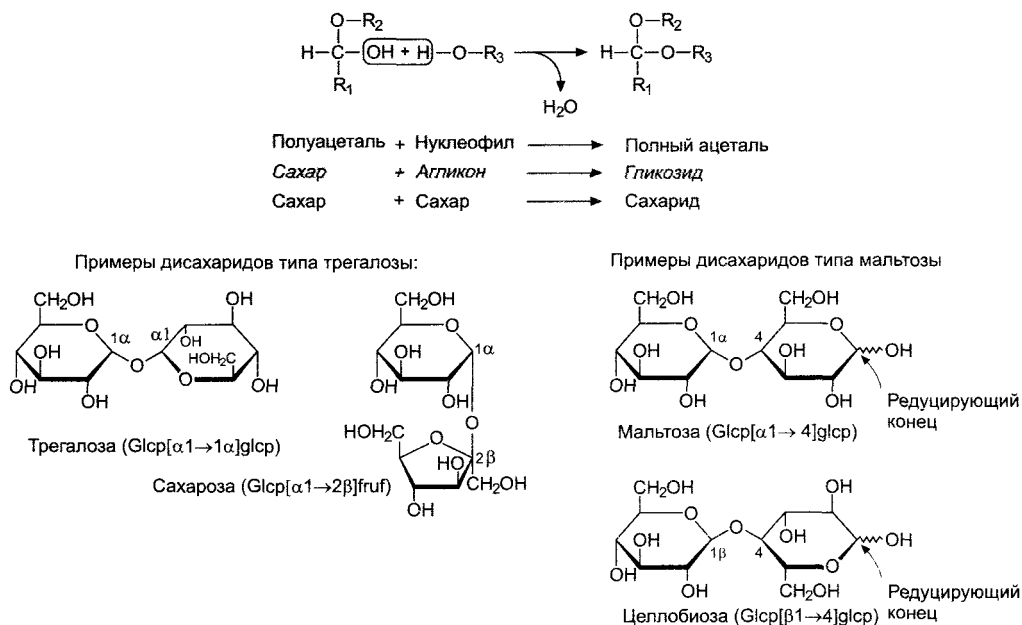


Рис. 1.19. Образование гликозидных связей.

Гликозидные связи возникают при реакции полуацетальной группы сахара с нуклеофильными группами второй молекулы, которая может быть либо агликоном, либо также сахаром. Последний может принимать участие в реакции своей полуацетальной группой или же одной из других гидроксильных групп. В первом случае образуются дисахариды трегалозного типа, во втором — мальтозного типа. По сокращенной записи названия моносахаридов и способа гликозидной связи (в скобках) можно понять и характер структуры. Так как в растворе у сахаридов мальтозного типа и моносахаридов у редуцирующего (восстанавливающего) конца α- и β-аномерные формы находятся в равновесии с разомкнутыми формами, положение OH-группы оказывается неопределенным

ридами, когда $n = 30$ и более. Так как при связывании сахаров возможны многочисленные изомеры, нужно точно указать тип гликозидной связи, т. е. указать принимающие участие в образовании связи C-атомов и тип номера, а также тип кольцевой структуры (фуранозной или пиранозной), так как некоторые сахара, например рибоза, существуют как в фуранозной, так и в пиранозной формах. На рис. 1.18 и 1.19 приведены примеры номенклатуры сахаридов.

1.4.3. Запасные и структурные полисахариды

Полисахариды (см. 6.17.1) служат растениям **структурообразующими вещества-**

ми (структурные полисахариды) и расположены тогда снаружи клеток, либо используются растениями как **резервные вещества** (запасные полисахариды), т. е. являются накопителями восстановленного углерода. Запасные полисахариды накапливаются преимущественно внутри клеток; правда, в плодах и семенах иногда встречаются и внеклеточные запасные углеводы в форме слизистых веществ. Полисахариды подразделяют на группы по типу составляющих их мономеров. **Глюканы** состоят либо исключительно (гомогликаны), либо преимущественно (гетерогликаны) из глюкозы, **фруктаны** — соответственно из фруктозы, **галактаны** — из галактозы и т. п. Если два моносахарида имеются приблизительно в равных (сравнимых) соотношениях, это также отражается в назва-

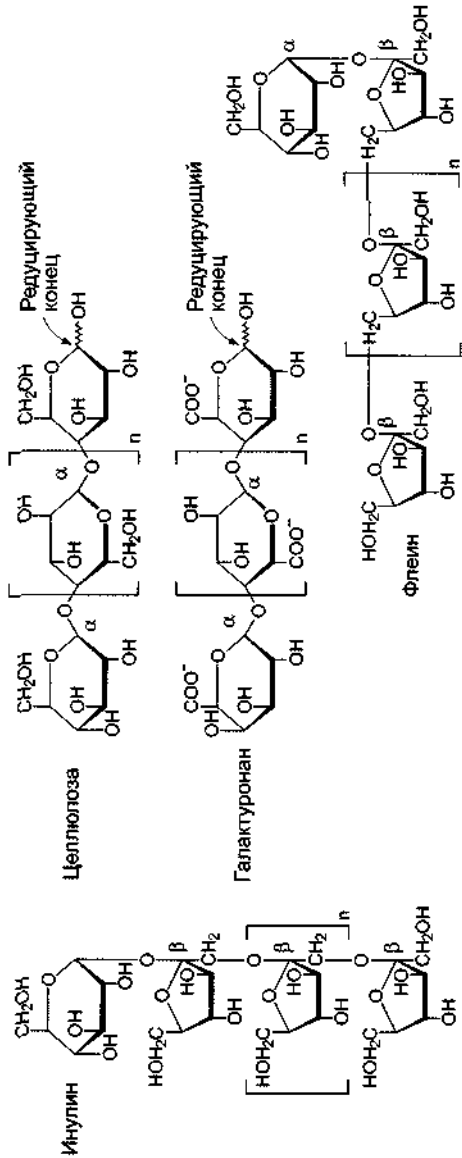
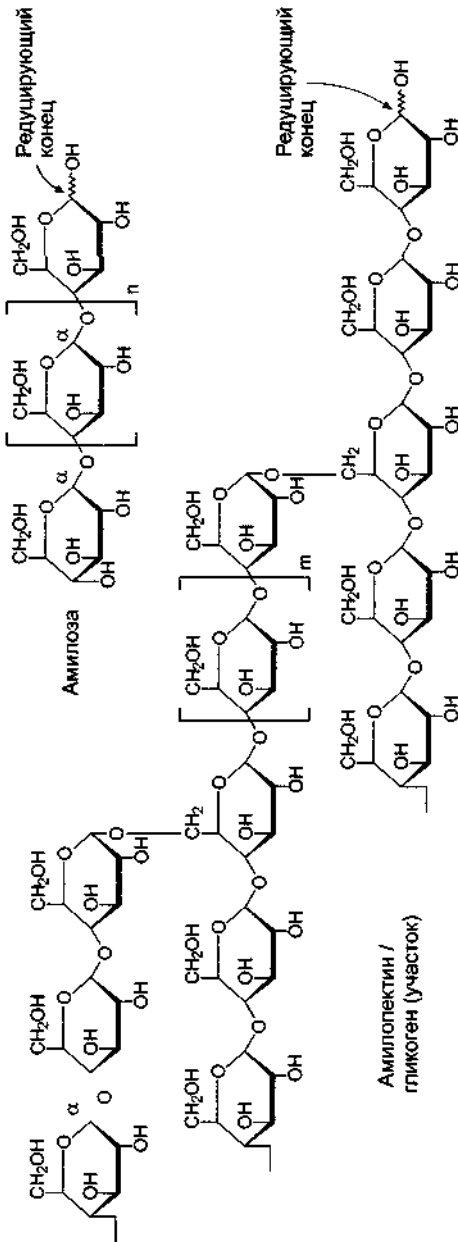


Рис. 1.20. Примеры полисахаридов (о функциях см. табл. 1.3).

Молекулы имеют разную величину. Так, числономеров n у амилозы составляет 200—1 000, у амилопектина и целлюлозы 2 000—10 000, у инулина до 200 и у инулина или флейна только 30—40. Число n мономерных единиц между двумя разветвлениями амилопектина равно 23—25. Гликоген построен так же, но здесь всего 12—14. Таким образом, гликоген разветвлен сильнее амилопектина

нии. Так, **глюкоманнаны** содержат значительные доли глюкозы и маннозы. **Арабиногалактаны** состоят преимущественно из

арабинозы и галактозы. Перечень разных полисахаридов дан в табл. 1.3, важнейшие структуры показаны на рис. 1.20. Наряду с

Таблица 1.3 Часто встречающиеся запасные и структурные полисахариды

Полисахарид	Моносахаридный(е) блок(и)	Гликозидная(ые) связь(и)	Функция
Амилоза	α -D-глюкоза	$\alpha 1 \rightarrow 4$	Компонент крахмала (10—30 %, резервное вещество)
Амилопектин	α -D-глюкоза	$\alpha 1 \rightarrow 4 + \alpha 1 \rightarrow 6$	Компонент крахмала (70—90 %, резервное вещество, степень ветвления 1/25)
Гликоген	α -D-глюкоза	$\alpha 1 \rightarrow 4 + \alpha 1 \rightarrow 6$	Резервное вещество бактерий и грибов, ветвление 1/14
Инулин	β -D-фруктоза + 1 Mol α -D-глюкозы	$\beta 2 \rightarrow 1$ $\alpha 1 \rightarrow 2\beta$	Фруктан, резервное вещество, например у Asteraceae
Флеин	β -D-фруктоза + 1 Mol α -D-глюкозы	$\beta 2 \rightarrow 6$ $\alpha 1 \rightarrow 2\beta$	Фруктан, резервное вещество, например у Rosaceae
Целлюлоза	β -D-глюкоза	$\beta 1 \rightarrow 4$	Структурное вещество клеточных стенок растений
Галактуронан	α -D-галактуроновая кислота	$\alpha 1 \rightarrow 4$	Структурное вещество клеточных стенок растений и составная часть пектина
Ксилоглюкан	β -D-глюкоза + α -D-ксилоза	$\beta 1 \rightarrow 4$ $\alpha 1 \rightarrow 6$	Структурное вещество клеточных стенок и составная часть гемицеллюлоз, глюкан с боковыми ксилозными цепями в связи $\alpha 1 \rightarrow 6$
Хитин	N-ацетил- β -D-глюкозамин	$\beta 1 \rightarrow 4$	Структурное вещество клеточных стенок многих грибов и ряда водорослей
Каллоза	β -D-глюкоза	$\beta 1 \rightarrow 3$	Закупоривание пор ситовидных трубок, плазмодесм, пыльцевых трубок, скопление в местах проникновения гиф грибов или в ранах
Агароза	β -D-галактоза, 3,6-дегидро-L-галактоза	$\alpha 1 \rightarrow 3 + \beta 1 \rightarrow 4$	Структурное вещество клеточных стенок красных водорослей
Муреин	N-ацетил- β -D-глюкозамин + N-ацетил- β -D-мурамовая кислота	$\beta 1 \rightarrow 4$	Структурное вещество клеточных стенок бактерий, чередование обоих мономеров

неразветвленными полисахаридами важны и разветвленные, например амилопектин и гликоген.

1.5. Липиды

Хотя липиды нельзя отнести к макромолекулам, мы обсуждаем их здесь из-за особого значения в построении клеточных мембран и, соответственно, в структуре клетки. Наряду со **структурными липидами** в клетке имеются также **запасные липиды** — главная форма накопления органического углерода (биосинтез липидов см. 6.11; метаболизм липидов см. 6.12) в запасующих жиры семенах (например, у подсолнечника и льна).

1.5.1. Запасные липиды

В качестве **запасных липидов**, которые служат промежуточным депо энергии и углерода для обмена веществ, встречаются прежде всего неполярные и потому не растворимые в воде **триацилглицерины** (=триглицериды; рис. 1.21). Если при комнатной температуре они твердые, то говорят о **жирах**, а если жидкие — о **маслах**. Триацилглицерин состоит из одной молекулы глицерина, три гидроксильные группы которой образовали эфирные связи с жирными кислотами. Жирные кислоты могут быть одинаковыми, но обычно есть определенные различия. В запасных липидах встречаются насыщенные жирные кислоты (пальмитиновая и стеариновая) и ненасыщенные жирные кислоты (олеиновая, линолевая и линоленовая). Насыщенные жирные кислоты — это алканкарбоновые кислоты, ненасыщенные — алкенкарбоновые, содержащие одну или несколько двойных углеродных связей $C=C$ (рис. 1.21; о синтезе жирных кислот см. в разделе 6.11.1). Запасные липиды аккумулируются либо в форме масляных телец диаметром 0,5—2 мкм (**олеосом**; см. рис. 6.101) в цитоплазме накапливающих жиры клеток или в виде **масляных капель (пластоглобулы)** в пластидах. Олеосомы состоят из масляной капли, окруженной

простой липидной мембраной, отделяющей от гладкого эндоплазматического ретикулума (ЭПР), места синтеза триацилглицеридов в клетке (см. 6.12, рис. 6.101). В мембрану встраиваются особые белки, **олеозины**, функция которых состоит в мобилизации запасных липидов (см. 6.11.3; 6.12).

Запасные липиды гидрофобны. Молекулы вытесняются из полярной водной фазы, они также нарушают структуру воды вследствие неспособности образовать водородные связи (см. 1.1). Это обуславливает несмешиваемость с водой неполярных органических растворителей (например, бензола, бензина, петролейного эфира). Самое бедное энергией и самое стабильное состояние смеси гидрофильных и гидрофобных жидкостей достигается, когда в результате расслоения поверхность соприкосновения гидрофильной (полярной) и гидрофобной (неполярной) фаз стала минимальной. На этом основано, например, откладывание запасных липидов в клетках в виде сферических олеосом. Агрегация гидрофобных веществ в гидрофильном окружении называют **гидрофобным эффектом**: гидрофобные молекулы в водной среде собираются в наименьшем пространстве так, как если бы их сильно притягивало друг к другу. В действительности межмолекулярное притяжение у неполярных соединений очень мало. Его, однако, вполне достаточно, чтобы и неполярные соединения могли агрегироваться не только в жидком, но даже в твердом состоянии. Высказанное впервые И. Ван-дер-Ваальсом, а в 1930 г. объясненное Ф. Лондоном положение о существовании межмолекулярных сил (принято называть их силами Лондона—Ван-дер-Ваальса), обусловленных слабыми электрическими диполями, которые образуются вследствие неравномерного распределения обобществленных электронов. Содержащие белки однослойные мембраны олеосом препятствуют тому, чтобы капельки триглицеридов в клетке слипались благодаря гидрофобному эффекту в одну каплю, так как для ферментативной мобилизации резервного жира преимуществом оказывается большая поверхность (см. 6.12). Слой из

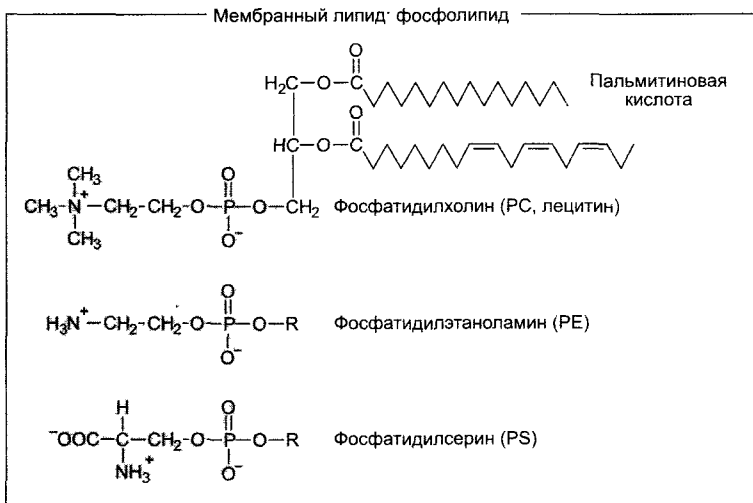
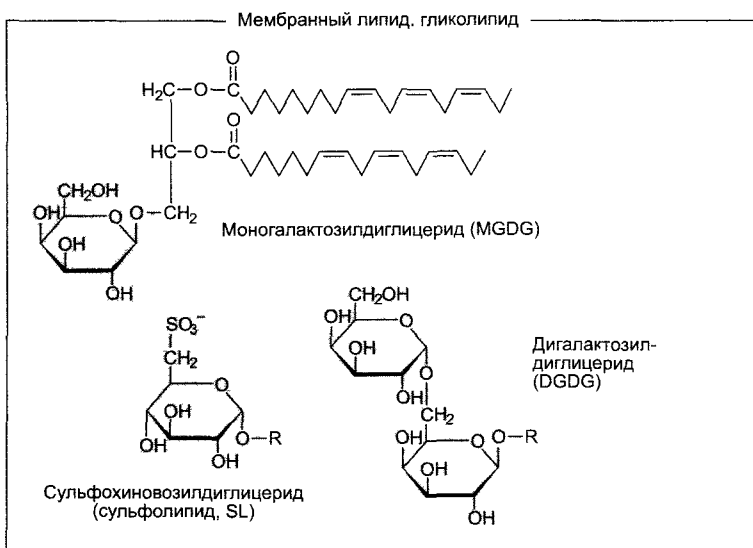
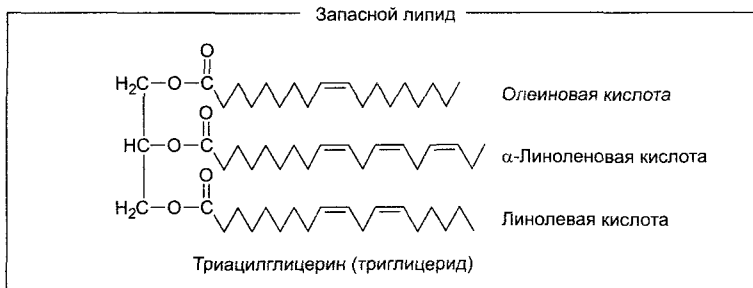


Рис. 1.21. Структуры запасных и мембранных липидов

Запасные липиды — это неполярные (гидрофобные) триглицериды. Мембранные липиды являются амфифильными молекулами их «головки» показанные цветом полярны (гидрофильны) (Долю липидов в построении разных клеточных мембран см в табл 1 4)

◁

белков-олеозинов мешает сливаться и масляным капелькам

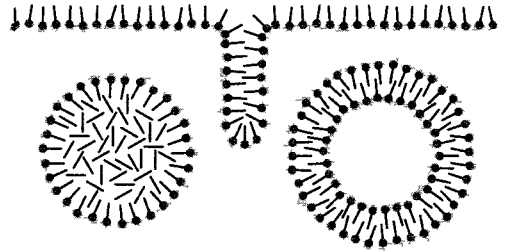
Силу химических связей можно охарактеризовать как энергию, которую надо приложить для их разрушения (энергия связей) — при ковалентных связях нужно более 100 кДж моль⁻¹ (в случае очень прочной тройной связи в молекуле азота (N₂), к примеру 946 кДж моль⁻¹), для водородных связей — от 12 до 25 кДж моль⁻¹ и в случае сил Лондона — Ван-дер-Ваальса — 4—8 кДж моль⁻¹, чуть больше энергии теплового движения молекул в пределах физиологических температур (2,5 кДж моль⁻¹)

1.5.2. Структурные липиды — образование липидного бислоя мембран

В отличие от неполярных запасных липидов в построении биологических мембран принимают участие **амфиполярные** (синонимы амфифильные, амфипатические) молекулы структурных липидов (см рис 1 21) Они имеют как гидрофобные, так и гидрофильные группы. Этой особенностью строения молекул обусловлена способность мембранных липидов образовывать в жидкой среде плоские структуры. На поверхности воды молекулы ориентируются так, что их гидрофильные группы погружены в воду, и при этом образуются гидратные оболочки, тогда как неполярные радикалы не контактируют с водной средой. При достаточно плотном расположении молекул липидов это получается даже при мономолекулярном липидном слое (monolayer, англ layer — слой). Однако внутри водной фазы образуется бимолекулярный липидный слой в результате такого взаимного расположения двух мономолекулярных слоев, когда гидро-

фильные «головки» амфиполярного мембранного липида гидратированы и обращены в сторону водной фазы, а гидрофобные «хвосты» направлены навстречу друг другу внутрь двойного слоя, в котором нет воды (рис 1 22) и который стабилизируется благодаря неполярным взаимодействиям (силам Лондона — Ван-дер-Ваальса)

В связи с тем, что у структурных липидов (в отличие от запасных) из-за гидрофильных «головок» существует сильная адгезия (сцепление) с водой, поверхность соприкосновения не минимизирована, а максимальна, и образуются очень тонкие плоские липидные пленки. Липидные мо-

**Рис. 1.22.** Липидные моно- и бислои

Поверхность соприкосновения с водной средой образована гидрофильными головками, неполярные остатки жирных кислот направлены чаще всего перпендикулярно к этой поверхности. Справа внизу, в водной фазе — липосома, слева — масляная капелька (олеосома) поверхность которой образована монослоем из мембранных липидов, в то время как внутри преобладают неупорядоченные нейтральные липиды. Липосомы можно получить экспериментально путем воздействия на подходящие смеси мембранных липидов ультразвуком. Мембранные белки могут встраиваться в искусственные мембраны липосом, что используют для определения свойств транспортных белков в эксперименте.

Таблица 1.4. Доля, %, разных классов липидов в составе клеточных мембран

Класс* липида	Хлоропласты		Митохондрии	Плазмалемма	Мембрана пероксисом
	Оболочка	Тилакоид	Внутренняя мембрана		
Моногалактозил-диглицериды MGDG	35	51	0	0	0
Дигалактозил-диглицериды DGDG	30	26	0	0	0
Сульфолипиды SL	6	7	0	0	0
Фосфатидилхолин PC	20	3	27	32	52
Фосфатидилэтаноламин PE	1	0	29	46	48
Фосфатидилсерин PS	0	0	25	0	0
Другие	8	13	19	22	0

* Сокращения, как на рис. 1.21 (по J.Joyard, H.W.Heldt).

лекулы двойных слоев направлены хотя и однотипно, однако располагаются все же не столь упорядоченно, как молекулы в кристаллической решетке. Чаще липидные слои жидкие, т.е. в них очень высока латеральная подвижность липидных молекул. Зато смещение молекулы мембранного липида на противоположную сторону двойного слоя происходит редко (Flip-Flop, период обмена половиной молекул между слоями составляет несколько часов). Состав липидов обеих сторон двойного липидного слоя поэтому, как правило, различен.

Мембранные липиды, как и запасные, представлены **глицеролипидами**. Здесь две

соседние гидроксильные группы глицерина образуют эфирную связь с жирными кислотами, а третья гидроксильная группа несет полярную «головку». Если последняя является эфиром фосфорной кислоты, говорят о **фосфолипидах**, если гликозид образуется с сахаром, получается **гликолипид**. В растительных клетках гликолипиды можно обнаружить в мембранах пластид. В качестве сахара обычно присутствуют галактоза (**галактолипиды**) или сульфохиновоза (**сульфолипиды**) (см. рис. 1.21). Состав липидов разных клеточных мембран может быть весьма различным. Это четко видно из данных, приведенных в табл. 1.4.

2

Строение и ультраструктура клетки

2.1. Изучение клетки	75	2.2.6.5. Мембранные пузырьки (coated vesicles)	141
2.1.1. Световая микроскопия	77	2.2.6.6. Пероксисомы и глиокси- сомы	142
2.1.2. Электронная микроскопия	80	2.2.6.7. Вакуоли и тонопласт	143
2.2. Растительная клетка	81	2.2.7. Клеточные стенки	148
2.2.1. Обзор	81	2.2.7.1. Развитие и дифференци- ровка	149
2.2.2. Цитоплазма	87	2.2.7.2. Первичная клеточная стенка	149
2.2.2.1. Цитоскелет	89	2.2.7.3. Плазмодесмы и поровые поля	155
2.2.2.2. Моторные белки и про- цессы движения в клетке	94	2.2.7.4. Вторичные стенки клеток волокон и древесины	158
2.2.2.3. Жгутики и центриоли	97	2.2.7.5. Поры	161
2.2.3. Клеточное ядро	100	2.2.7.6. Модификация вторичных стенок	163
2.2.3.1. Хроматин	101	2.2.8. Митохондрии	166
2.2.3.2. Хромосомы и кариотип	104	2.2.8.1. Структурные изменения и размножение	168
2.2.3.3. Ядрышки и прерибосомы	105	2.2.8.2. Мембраны и компартмен- тация митохондрий	169
2.2.3.4. Ядерный матрикс и ядер- ная оболочка	107	2.2.9. Пластиды	170
2.2.3.5. Митоз и клеточный цикл	108	2.2.9.1. Форма и ультраструктура хлоропластов	171
2.2.3.6. Клеточное деление — цено- бласты и энергиды	115	2.2.9.2. Другие формы пластид. Крахмал	175
2.2.3.7. Мейоз	116	2.3. Строение прокариотической клетки	179
2.2.3.8. Кроссинговер	122	2.3.1. Размножение и генетический аппарат	181
2.2.3.9. Сингамия	122	2.3.2. Жгутики бактерий	182
2.2.4. Рибосомы	123	2.3.3. Структуры стенки	183
2.2.5. Биомембраны	125	2.4. Теория симбиогенеза и водородная гипотеза	185
2.2.5.1. Молекулярный состав биомембран	126	2.4.1. Эндосимбиоз	185
2.2.5.2. Модель текучей мозаики	127	2.4.2. Возникновение пластид и митохондрий путем симбио- генеза	186
2.2.5.3. Мембраны как разграничи- вающие структуры	129		
2.2.6. Клеточные мембраны и ком- партменты	133		
2.2.6.1. Клеточная мембрана	133		
2.2.6.2. Эндоплазматическая сеть (ЭС), или эндоплазматический ретикулум (ЭР)	135		
2.2.6.3. Диктиосомы и аппарат Гольджи	137		
2.2.6.4. Мембранный поток, экзо- и эндоцитоз	139		

Строение и функции клетки составляют предмет **клеточной биологии**. Под этим понятием объединяются изучение ультраструктуры, биохимии и молекулярной биологии, а также многие аспекты физиологии клетки. До 1950 г., еще до появления современных методов исследования на клеточном уровне, учение о клетке называли **цитология** (греч. *kýtos* — пузырь, клетка). В значительной мере ее возможности были ограничены световой микроскопией.

Значение изучения клетки заключается в том, что все живые организмы состоят из клеток. Многие организмы являются одноклеточными: одна-единственная клетка представляет собой целую особь. Это мы видим у большинства прокариот и, согласно определению, у всех эукариотных протистов, в том числе, например, у жгутиковых из разных отделов водорослей, а также у диатомей. Правда, у эукариот по числу видов преобладают **многоклеточные организмы**. Поскольку клетки в подавляющем большинстве случаев микроскопически малы, их число у крупных многоклеточных организмов часто невообразимо большое. Одно дерево может состоять более чем из 10 000 млрд (10^{13}) клеток. Уже один лист среднего размера покрытосеменного растения построен примерно из 20 млн ($2 \cdot 10^7$) клеток. Точки роста верхушек побегов и корней содержат от 1 000¹ до 500 000 клеток, способных к делению.

Многоклеточные организмы эволюционно моложе одноклеточных. В ходе эволюции многоклеточных организмов существенные жизненные процессы остались неизменными на уровне отдельной клетки. Это касается прежде всего запасания питательных веществ, размножения, реализации и рекомбинации генетической информации. Почти каждая клетка организма содержит полный, чаще всего даже двойной (диплоидный) набор генов и соответственно хромосом. Клетка может

удваивать этот набор генов путем репликации ДНК и в точно равных частях передавать дальше дочерним клеткам (**митоз**) (см. 2.2.3.5). Клетки многоклеточного организма имеют, как правило, один и тот же набор генов — они относятся к одному генному клону. То что они все-таки закономерным путем дифференцируются, при индивидуальном развитии (**онтогенезе**), т. е. принимают различный облик и выполняют разные функции, выглядит при таких обстоятельствах, на первый взгляд, парадоксальным. Однако проблема дифференцировки и соответственно детерминации в настоящее время принципиально решена, поскольку установлено, что определенному состоянию дифференцировки каждый раз соответствует активизация определенной конкретной части генома и подавление остальных генов. Активизация и подавление генов управляются интеграционными сигналами, которые (поскольку они поступают не из окружающей среды и не осуществляют индивидуальные приспособления) в многоклеточной системе в конечном счете опять же исходят от клеток и воспринимаются другими, предназначенными для этого клетками.

Процессы, связанные с половым размножением, могут происходить не иначе, как с участием отдельных клеток. Для этого, как правило, образуются особые **половые клетки — гаметы**. Важные в биологическом смысле процессы, связанные с половым размножением, — это **мейоз** с рекомбинацией наследственной информации, а также **сингамия** — слияние клеток и ядер гамет одного и того же вида, но генетически не идентичных (см. 2.2.3.7—2.2.3.9).

Клетки могут происходить только из подобных им самим путем деления или слияния: «*omnis cellula ex cellula*» (R. Virchow, 1855)¹. Характеристики живых систем, перечисленные во введении учебни-

¹ Иногда меристемы состоят из малого числа клеток, например, у модельного растения *Arabidopsis thaliana* в меристеме корня клеток на порядок меньше. — *Примеч. ред.*

¹ «Каждая клетка [происходит] от клетки» (*лат.*) — это положение, сформулированное в 1855 г. Р. Вирховом, и поныне является основным положением клеточной теории. — *Примеч. пер*

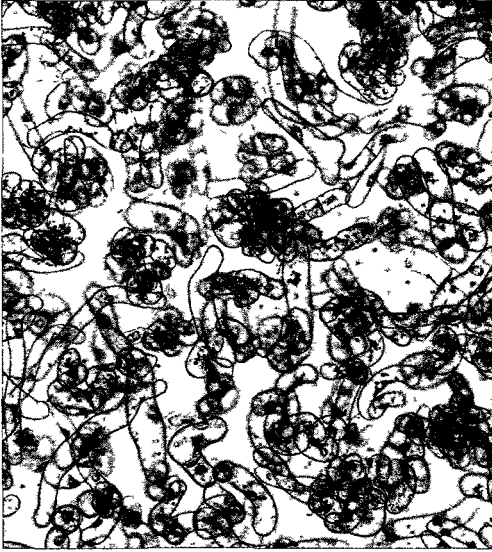


Рис. 2.1. Однедельная суспензионная культура клеток сои (*Glycine max*, 90×) (клеточная культура — Н Grisebach, К. Nahlbrock, СМ-фотография — Н Falk)

Некоторые клетки уже поделились один или несколько раз. Из каждой клетки может в конце концов снова вырасти целое растение, что используется для клонирования, т.е. для искусственного получения генетически однородного растительного материала.

ка, в совокупности проявляются лишь на уровне клетки, но не ниже. Клетка, таким образом, показала себя как самая малая жизнеспособная единица — **элементарный организм**. Это относится и к многоклеточным организмам, что подтверждают уже упомянутые явления полового процесса, например возможность поддержания отдельных клеток в культуре (рис. 2.1).

2.1. Изучение клетки

История развития методов изучения клетки — хороший пример зависимости прогресса естественных наук от технических возможностей. Клетки в большинстве своем микроскопически малы.

Первые описания клеток появляются в XVII столетии, после создания первого микроскопа. Однако принципиальное сходство клеток растений, животных и протистов было

установлено лишь после того, как к началу XIX столетия микроскоп был существенно усовершенствован. После открытия в растительных тканях клеточного ядра стало очевидным его наличие также в клетках животных и человека. Т. Шванн в 1839 г. опубликовал свое epochальное произведение «Микроскопические исследования, касающиеся соответствия в структуре и росте животных и растений» (Т. Schwann. «Mikroskopische Untersuchungen über die Übereinstimmung in der Struktur und dem Wachstum der Thiere und Pflanzen»). Этим были заложены основы общей биологии. Постепенно, по мере постоянного расширения возможностей наблюдения с помощью микроскопа и в результате первых исследований в области клеточной физиологии (например, осмоса), следовали дальнейшие открытия.

Во второй половине XIX столетия все четче вырисовывались три **основных положения цитологии**.

- Все живые организмы построены из клеток
- Многие организмы одноклеточные.
- Индивидуальное развитие многоклеточных организмов начинается — по крайней мере при половом размножении — с одноклеточной стадии.

Примерно в 1880-е гг. в результате нового значительного усовершенствования микроскопической оптики, осуществленного Э.Аббе, впервые было достигнуто максимальное теоретически возможное разрешение 0,2 мкм. Одновременно был достигнут заметный прогресс в технике изготовления препаратов для микроскопии.

К 1900 г. были описаны вообще все органеллы клетки, видимые при световой микроскопии (рис 2.2).

После повторного открытия законов наследования Г.Менделя к началу XX столетия в течение последующих 40 лет основное внимание стали уделять ядру и хромосомам (**кариология, цитогенетика**).

Взрывообразное развитие исследований клетки после 1945 г. — в области **ультраструктуры, биохимии и молекулярной биологии** — опять же было связано с техническим прогрессом: появился электронный микроскоп и были разработаны фракционирование клетки с помощью ультрацентрифуги (бок 2.1) и рентгеноструктурный анализ биологических макромолекул. В последнее время принципиально отличные методики наблюдения и препарирования сильно расширили возможности **исследования живых клеток**. Это имеет особое значение при переходе от эры геномики к эре протеомики.

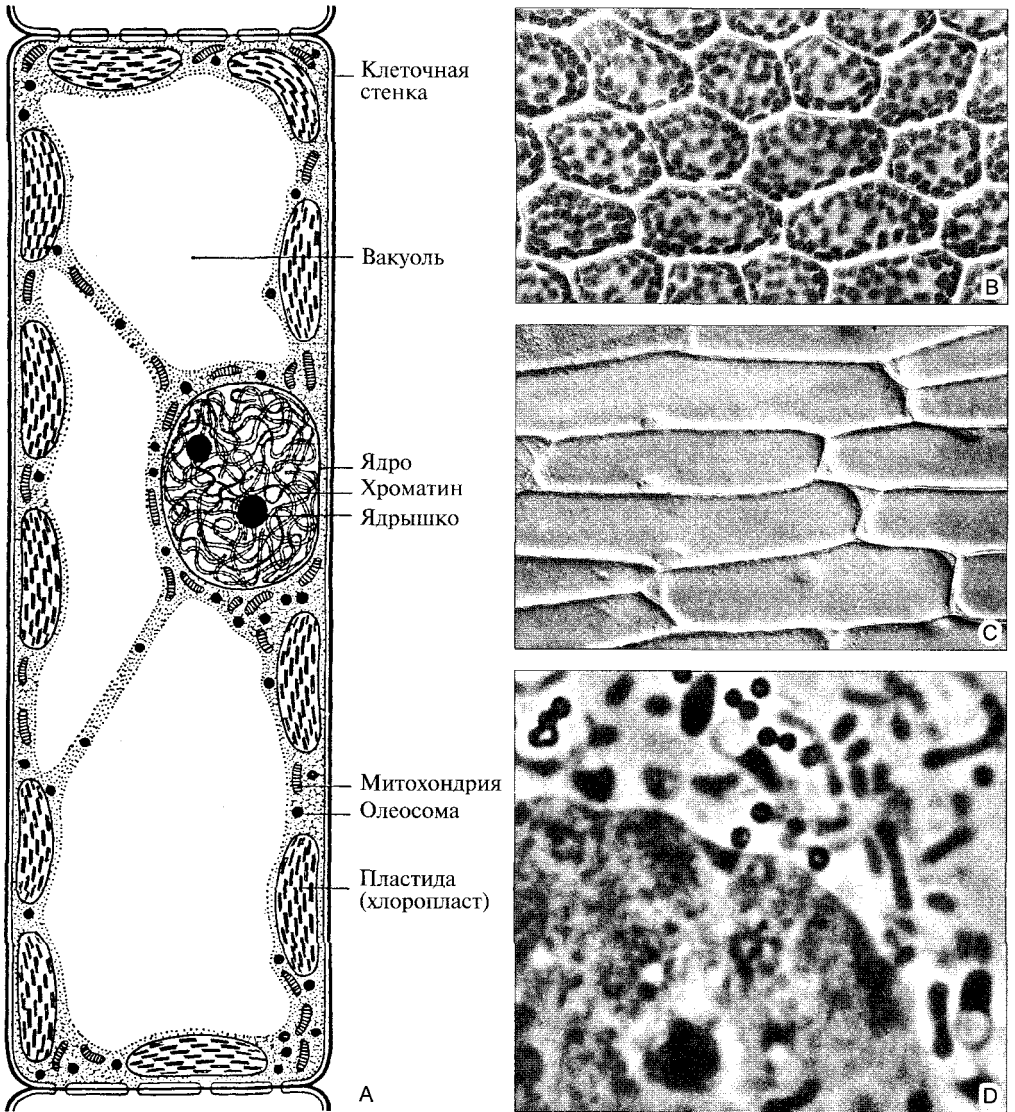


Рис. 2.2. Растительная клетка в поле светового микроскопа (А — по D. von Denffer; В, С — интерференционный; D — фазовый контраст):

А — схема клетки из паренхимы мезофилла листа высшего растения; **В** — хлоропласты в клетках листочка листостебельного мха (*Mnium undulatum*, 300×); **С** — клетки эпидермиса лука репчатого (*Allium cepa*) в интерференционном контрасте (130×): крупные клетки почти целиком заполнены центральной вакуолью; в пристеночном слое цитоплазмы, который утолщен по углам, находится ядро с ядрышком; **Д** — область ядра клетки *Allium*, как на С, фазовый контраст (3100×); в ядре хроматин и ядрышко, в цитоплазме лейкопласты (два из них со светлыми включениями крахмала), вытянутые митохондрии и округлые олеосомы

2.1.1. Световая микроскопия

Объектив **светового микроскопа (СМ)** (рис 2 3) дает (аналогично объективу диапроектора) увеличенное изображение объекта (препарата), которое можно сфотографировать Это промежуточное изображение рассматривают через окуляр, как через лупу Самые мелкие, еще различимые детали объекта должны быть на расстоянии не менее 0,2 мкм (200 нм) друг от друга Макромолекулярные структуры клетки остаются неразличимыми Тем не менее СМ сохранил свое значение и после появления электронного микроскопа, имеющего значительно большее разрешение Он позволяет наблюдать объекты в живом состоянии и требует значительно меньших затрат на подготовку препаратов

Поскольку клеточные структуры в большинстве своем бесцветны и даже по преломлению света лишь немного отличаются друг от

друга, они часто остаются невидимыми даже тогда, когда их размеры превышают границу разрешения Соответственно в классической световой микроскопии исследуют преимущественно фиксированные (убитые с сохранением структуры) и искусственно окрашенные препараты Оптически анизотропные клеточные структуры, как, например, клеточные стенки, зерна крахмала и веретена ядерного деления, можно рассматривать и в живых клетках с помощью **поляризационного микроскопа**, позволяющего также анализировать их макромолекулярное строение На сегодняшний день за счет оптических манипуляций, которые не влияют на сам объект, решена проблема контраста За счет **фазового контраста** или дифференциального **интерференционного контраста (ДИК, DIC)** фазовые различия световых волн после прохождения через препарат трансформируются в различия в контрасте или рельефную картину (см рис 2 2, С, D, 2,81, 3,9) Особенно нежные клеточные структуры можно сделать видимыми при цифровой фотосъемке и ее обработке Далее этот материал накапливают для обработки с помощью компьютер-

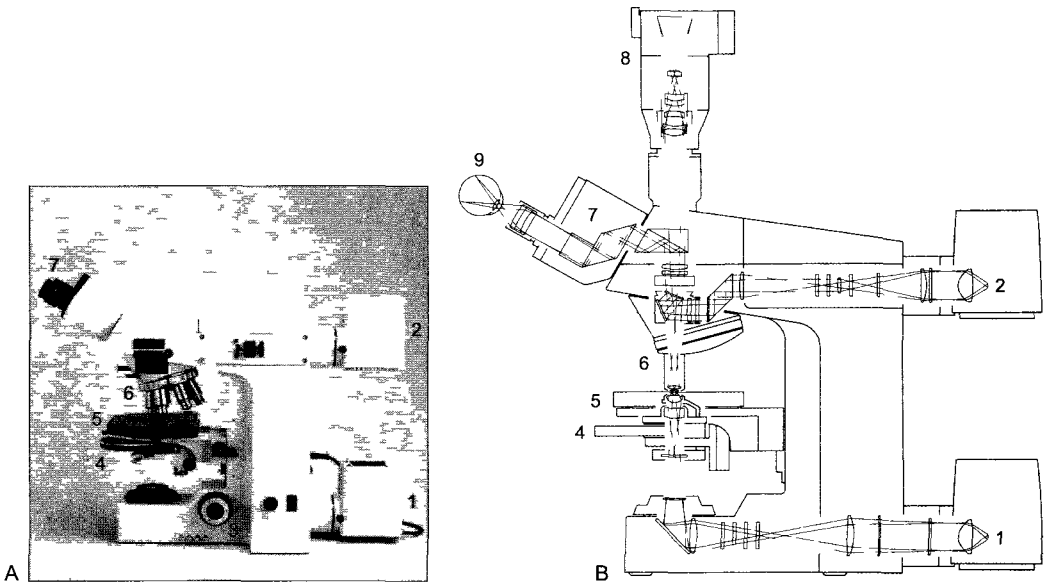


Рис. 2.3. Современный научно-исследовательский световой микроскоп (AxioPlan, Carl Zeiss)

А — вид сбоку, с левой стороны, **В** — ход световых лучей 1, 2 — освещение для просмотра материала в проходящем свете и на непрозрачном фоне 3 — микровинт для точной установки на резкость столика 5, 4 — конденсор для освещения светового поля фазового контраста и дифференцирующего интерференционного контраста DIC, 6 — турель с объективами, над ней гнездо для световых и поляризационных фильтров и др оптических приставок, 7 — бинокулярный тубус, 8 — автоматическая камера для микросъемки, 9 — глаз

ной техники — **видеомикроскопия** Пространственное воспроизведение клеточных структур возможно за счет **конфокальной лазерной сканирующей микроскопии (КЛСМ, CLSM)** При этом мы имеем дело с томографией в микроскопических размерах препарат в интактном, неизменном виде рассматривают как серию тончайших оптических «срезов», а затем с помощью компьютера из них составляется его виртуальное пространственное изображение Такую объемную реконструкцию живого объекта можно рассматривать на экране под любым углом В отдельных изображениях оптических срезов (они строятся по растровому принципу, т е строчка за строчкой укладываются, как в кино) микроскопические детали чаще всего различимы значительно лучше, чем в самом препарате, так как в результате обсчета данных удаляются мешающие наложения

Выявлению и локализации определенных молекул в клетке служат **цитохимические методы** Среди них важную роль играют особо чувствительные **флуоресцентные методы** Во флуоресцентном микроскопе препарат освещают коротковолновым светом, а соответствующие вещества в препарате возбуждаются и испускают более длинноволновые кванты (флуоресценция) Для получения изображения препарат рассматривают через светофильтр, не пропускающий возбуждающее излучение, так что освещенными остаются только флуоресцирующие части объекта Поскольку лишь немногие компоненты клетки хорошо флуоресцируют сами по себе, был разработан целый ряд методик для специфического флуоресцентного окрашивания определенных молекул Особое значение при этом имеет **иммунная флуоресценция** Она основана на крайней специфичности белков-антител иммунной системы млекопитающих, что позволяет точно локализовать в клетке различные белки, полисахариды или нуклеиновые кислоты, действующие как антигены (например, рис 2 10)¹ В последнее десятилетие быстро расширяется использование **зеленого флуоресцентного белка (green fluorescent protein, GFP)** в качестве флуоресцентного маркера Он выявляет генную ак-

тивность в живых клетках, а для определенных белков позволяет также исследовать их появление, локализацию и поведение (ср рис 2 83, С)

Многообразные флуоресцентные методы дополняют уже часто применявшуюся раньше **микрорадиоавтографию** Этот чрезвычайно чувствительный метод основан на специфическом встраивании радиоактивных изотопов в определенные вещества/структуры живых клеток (например, меченного тритием тимидина в ДНК, соответственно ³H-уридина в РНК или ³⁵S-метионина в белки) На фотографической эмульсии, которой покрывают тонкие срезы меченых клеток/тканей, после соответствующей длительной экспозиции в темноте и проявления над структурами препарата, содержащими радионуклиды, образуются зерна серебра (рис 2 4)

При многих исследованиях важно целенаправленно манипулировать отдельными клетками Для этого имеются дорогостоящие **микроманипуляторы**, причем в последнее время все чаще вместо механических устройств используют лазерные («**оптические пинцеты**»)

Наряду с новыми методами наблюдения с помощью светового микроскопа важную роль играет ряд других современных методов исследования клетки Часто основой их служит выращивание генетически однородных клеточных клонов в **культуре клеток** (см рис 2 1) **Протопласты**, путем ферментативного воздействия лишенные стенки, позволяют применить целый ряд методов, которые сначала были разработаны для клеток животных и человека К ним относятся искусственное **слияние клеток** (см рис 2 49) и методы **patch-clamp** (см б 2 3 2, бокс б 1) для исследования ионных каналов и рецепторов Чтобы иметь возможность направленно манипулировать отдельными клетками, клеточная мембрана должна хотя бы временно и/или локально становиться проницаемой, что позволяло бы экспериментально влиять на те или иные параметры клеточного обмена веществ (ионная среда, значение pH, энергетический уровень и др) Таким целям служат специально подготовленные **пермеали-**

¹ Методика окрашивания состоит из нескольких этапов 1 Нанесение антител к определенному антигену на препарат, при котором происходит специфическое связывание 2 Отмывка от антител, которые не связались с препаратом 3 Нанесение вторичных антител с ковалентно связанным с ними флуоресцирующими молекулами Вторичные антитела реагируют с иммобилизованными на клеточных структу-

рах первичными антителами 4 Отмывка от несвязавшихся вторичных антител Только после всех этих процедур препарат рассматривают в микроскоп Столь сложная методика требует постановки многочисленных контролей, без которых нельзя достоверно судить о распределении изучаемых антигенов в клетке — *Примеч ред*

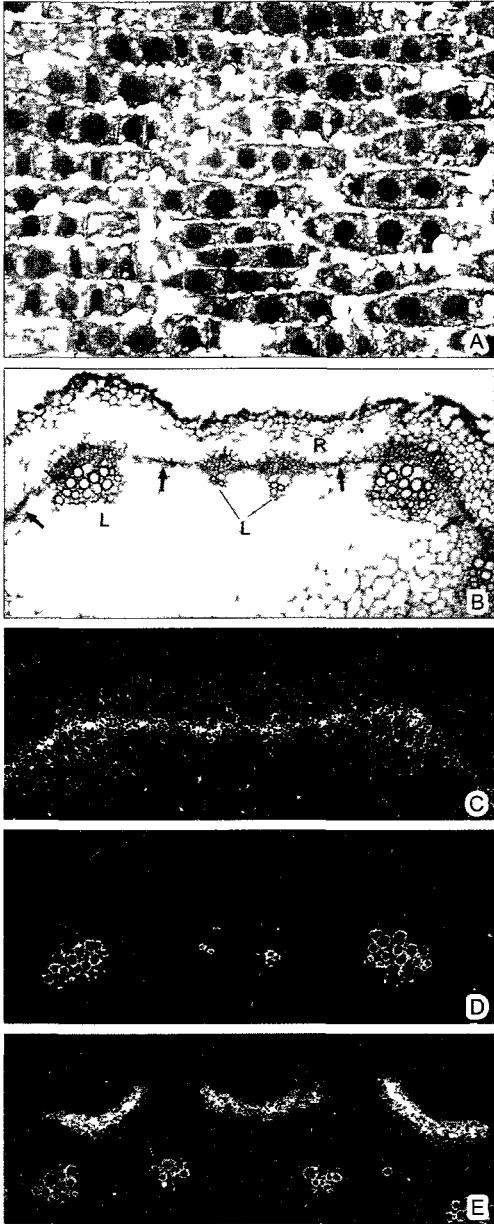


Рис. 2.4. Микрорадиоавтограмма (В—Е— препараты и съемки в темном поле D Staiger и C Heintzen)

А — ткань кончика корня лука репчатого после пульс-метки ^3H -тимидином. Ядра, ДНК которых реплицировалась во время пульса (S-фаза, см 2 2 3 5) после проявления фотоэмульсии, заполнены многочисленными черными гранулами серебра. Немеченые ядра находились во время обработки радиоактивным изотопом не в S-фазе. Свободные от ДНК клеточные структуры не были мечены ^3H -тимидином (380 \times), **В—Е** — выявление транскриптов (мРНК) путем гибридизации *in situ* синтетическими радиоактивными РНК-зондами на поперечных срезах побега горчицы (*Sinapis alba*) **В** — с проводящими пучками L, коровой тканью R и камбием, стрелка, **С, D** — различная транскрипционная активность гена одного из РНК-связывающих белков в зависимости от времени суток (**С** — максимальная в конце светового дня, камбий особенно интенсивно связывается с меченым РНК-зондом, **D** — минимальная, метка не выявляется, одревесневшие части проводящих пучков светятся в темном поле и не будучи мечеными) **Е** — мРНК для белка клеточной стенки образуется только во внешних клетках коры (60 \times)

◀

ления клеточной мембраны, долго не сохраняющиеся). Альтернативу представляют собой методы **микроринъекции**. Вводить макромолекулы в живые клетки можно также путем электропорации (созданием проницаемых участков на клеточной мембране путем кратковременных электрических импульсов) и **баллистическими методами** или **биолистикой** (на частицы золота или вольфрама диаметром примерно 1 мкм наносят препарат ДНК или РНК и с помощью ударной волны включают, например, в ткань листа)¹. Такие методы позволяют, например, специфически блокировать определенные ферменты в живых клетках вводимыми антителами, а также искусственно изменять ге-

зированные клетки¹ (их клеточная мембрана становится проницаемой под влиянием детергентов) или так называемые **клеточные модели** (отчасти активные остатки клетки после уда-

¹ От англ. *permeable* — проницаемый. Термин практически не используется в отечественной литературе — *Примеч ред*

¹ Исходно в биолистике использовали патроны, заряженные порохом, и производили выстрел из ружья (так называемой «пушки»). На сегодня разработаны щадящие методы создания ударной волны за счет сжатых газов или в соленоиде, позволяющем придать ускорение частицам металла за счет сил магнитного поля — *Примеч ред*

нетическую активность путем направленного введения чужеродной ДНК (**трансфекция**) факторов транскрипции или антисмысловой мРНК (см. 7.2.2.3).

2.1.2. Электронная микроскопия

В **электронном микроскопе (ЭМ, рис. 2.5)** освещение и отображение объектов осуществляются быстрыми электронными потоками, которые преломляются в полях электромагнитных линз. Увеличенная картина подается на флуоресцирующий световой экран и может сохраняться в виде фотографий или в электронном виде. Длина волны электронных лучей составляет

после ускорения в 100 000 В (= 100 кВ) всего лишь 1/100 000 длины световой волны. За счет этого достигается гораздо лучшее разрешение, чем при световой микроскопии. В случае биологических препаратов разрешение повышается на два порядка, что очень важно.

Для исследования с помощью обычного **просвечивающего (трансмиссионного) ЭМ (ТЭМ)** препараты должны быть не толще 80 нм, т.е. менее чем 1/1 000 толщины листа бумаги. Имеется несколько методов приготовления препаратов для ТЭМ. Просвечиваемые частицы (макромолекулы, мультиферментные комплексы, нити ДНК, рибосомы, вирусы, фибриллы целлюлозы, мембранные фракции) высушивают на тончайших пластиковых или угольных пленках и наблюдают непосредствен-

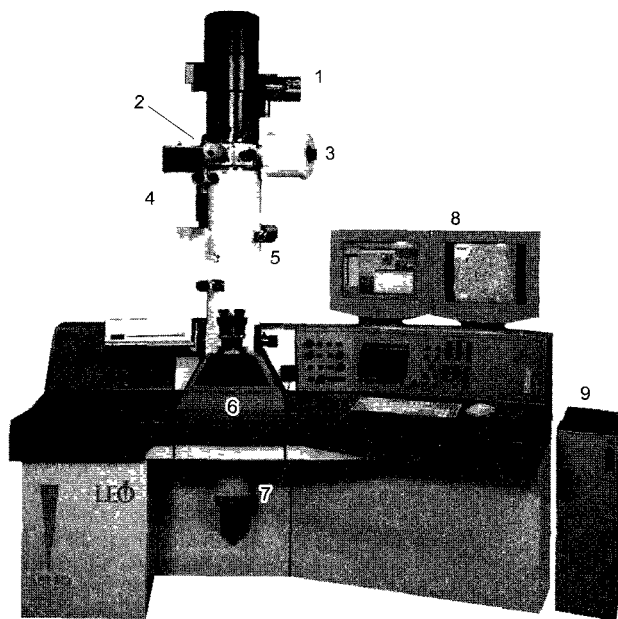


Рис. 2.5. Современный электронный микроскоп.

Электронные лучи проходят от источника 1 сверху вниз через систему конденсорных линз в тубусе (вертикальная трубка 5), помещенный в глубокий вакуум тубуса объект (препаратный шлюз 2 с боковым сосудом Дьюара 4 для жидкого азота, охлаждающего пространство с объектом; 3 — опрокидывающее устройство для препарата), далее через поля изображенных электромагнитных объективной и проективной линз (на 5) и, наконец, достигают флуоресцирующего светового экрана. Появляющееся здесь конечное изображение можно наблюдать через смотровое окно (6) или на мониторах (8) и фотографировать или сохранять в цифровой форме (цифровая камера 7). Значение остаточного давления газа в тубусе поддерживается с помощью вакуумных насосов на уровне одной миллионной атмосферного давления 9 — компьютерный блок для получения и обработки изображения

но Для повышения контрастности изображения часто используют тяжелые металлы, их вносят (позитивный контраст), наносят (негативный контраст, ср., например, рис. 1.16 А, 1.17, 2.44, 2.66, 2.80) или косо напыляют (оттенение посредством рельефного эффекта, рис. 2.72). Клетки и ткани после химической фиксации глутаральдегидом и оксидом осмия пропитывают (заключают) в твердую полимеризующую смолу, и из них на ультрамикротоме особым образом заточенными алмазными лезвиями готовят срезы (ср., например, рис. 2.7, 2.93). Как альтернативный вариант можно также применять криофиксацию путем очень быстрого замораживания живой ткани до $<-150^{\circ}\text{C}$, при которой вода в клетках затвердевает не кристаллизуясь. Затем замороженный препарат раскалывают и с поверхности излома готовят тонкий отпечаток (реплику), который затем наблюдают в ТЭМ (**замораживание-скалывание**, ср., например, рис. 2.18, 2.26, А, 2.85, 2.94, А, С). В последнее время просвечивают и относительно толстые срезы при напряжении ускорения между 300 и 700 кВ и получают изображения соответствующих мест препарата в цифровой форме. С помощью компьютера по этим данным реконструируют виртуальное трехмерное изображение объекта, которое (как и в случае конфокального лазерного сканирующего микроскопа) передает его пространственную структуру.

Поверхностную структуру непрозрачных объектов можно сделать видимой с помощью **сканирующей электронной микроскопии (СЭМ)**. Этот метод работает по принципу телевизора. Препарат на ограниченной области поверхности облучают очень узко направленным пучком электронов. От соответствующих мест препарата, которые непосредственно сталкиваются с этим первичным лучом, обратно отражаются вторичные электроны¹. Они синхронно управляют переводом отображения поверхности в цифровую форму на экране монитора. Отображающих линз нет. Изображения с помощью СЭМ отличаются высокой глубиной изображаемого пространства и особенно пластичной пе-

редачей скульптуры объекта (ср., например, рис. 3.3, С, D; 3.10, 3.11; 3.14).

2.2. Растительная клетка

2.2.1. Обзор

На рис. 2.2, 2.6—2.8 показаны типичные растительные клетки, видимые с помощью светового и электронного микроскопа. Здесь одновременно представлены важнейшие структурные компоненты растительных клеток. Прежде всего дадим четкие определения клеточных компонентов, а строение, функции и генезис отдельных оргanelл детально будут рассмотрены в последующих разделах. Под **оргanelлами** мы понимаем внутриклеточные функциональные единицы (от лат. *organellum* — маленький аппарат, поэтому в единственном числе корректнее было бы говорить «оргanelл»; однако это слово употребляется в женском роде)¹.

Клеточная стенка (англ. *cell wall*). Окружает тело живой клетки (+ протопласт) как формообразующий внешний скелет (экзоскелет), содержит прочные фибриллы из целлюлозы или хитина, пронизана тонкими каналами (плазмодесмами) — плазматическими соединениями между соседними клетками (греч. *désmos* — узы, связь).

Клеточная мембрана (плазматическая мембрана, плазмалемма; англ. cell membrane). Биомембрана (от лат. *membrana* — кожа), окружающая весь протопласт, как и большинство биомембран, обладает избирательной проницаемостью: пропускает воду и незаряженные молекулы, напротив же, ионы и более крупные полярные частицы проходят через мембрану только тогда, когда для них имеются специфические переносчики.

Биомембраны представляют собой вязкую жидкость (толщина 6—11 нм). Главный элемент всех биомембран — двойной

¹ Перед просмотром на препарат напыляют тонкую пленку из металла (например, палладия), поскольку сами живые объекты хорошо пропускают и слабо отражают пучки электронов — *Примеч ред*

¹ Исходное слово в латыни — среднего рода. При заимствованиях грамматический род может не сохраняться — *Примеч ред*.

липидный слой, пронизанный поперек интегральными мембранными белками; периферические мембранные белки прикреплены к поверхности. Биомембраны ограничивают **структурные элементы**, или **компарменты** (англ. compartments), окружая их сплошным слоем, — таким образом, у биомембран нет боковых краев. Они отделяют «внутреннее» от «внешнего»: биомембрана — это не лист, а «воздушный шар».

Цитоплазма (англ. cytoplasm) — основная масса протопласта, имеющая консистенцию от вязкой до слизистой. В ней расположены различные органеллы; место многих реакций обмена веществ; выпадает при фракционировании клетки как **цитозоль** («растворимая фракция»).

Цитоскелет (англ. cytoskeleton) — внутренний скелет (эндоскелет), может в отдельных местах укреплять цитоплазму (золь → гель); с другой стороны, обеспечивает с помощью **моторных молекул** процессы движения внутри клетки (например, ток цитоплазмы, перемещение пузырьков, движение хромосом при ядерном делении); у растений это преж-

де всего **микротрубочки** и **актиновые микрофиламенты** (лат. *tubulus* — трубочка, *filum* — нить).

Рибосомы — мелкие (30 нм) плотные частицы в цитоплазме и на мембранах эндоплазматической сети (от греч. *soma* — тельце, частица), чаще всего объединены в **полисомы**. Органеллы биосинтеза белка (трансляции).

Эндоплазматическая сеть (эндоплазматический ретикулум — ЭС, ЭР) (от лат. *reticulum* — сеть) пронизывает цитоплазму в виде разветвленной мембранной системы. Существует в клетке в двух формах: **шероховатый ЭР (rER)** — на мембранах внешней стороны располагаются полисомы, и **гладкий ЭР (sER)**, от англ. *smooth* — гладкий, без полисом. Внутренние пространства шероховатого ЭР чаще всего плоские, и мембраны ЭР проходят параллельно через цитоплазму («двойные мембраны»); в этом случае говорят о **цистернах**. Типичный пример: **ядерная оболочка** = перинуклеарная цистерна (англ. *nuclear envelope*).

Диктиосомы (от греч. *diktyon* — сеть) — мелкие стопки свободных от рибосом ци-

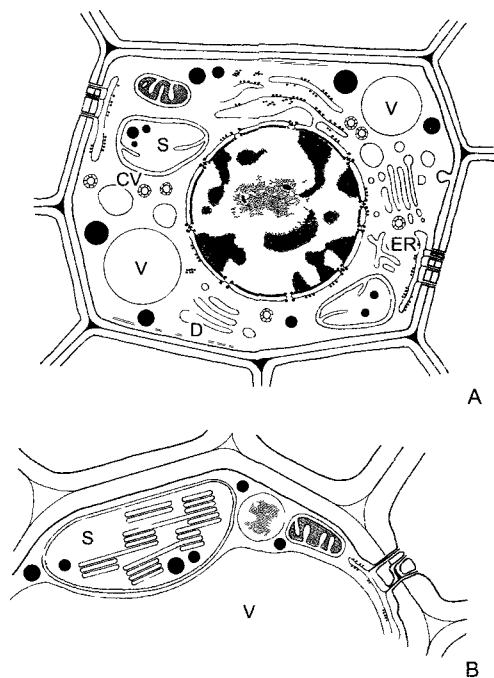


Рис. 2.6. Ультраструктура растительной клетки.

А — зародышевая клетка — клеточная стенка со срединной пластинкой и плазмодесмами, в цитоплазме две диктиосомы, гладкий и шероховатый ЭР, рибосомы и полисомы, различные пузырьки (в том числе и coated vesicles) и липидные тельца (олеосомы) Под клеточной мембраной местами микротрубочки, в продольном и поперечном сечении, вакуоли; в расположенном в центре клеточном ядре ядрышко и плотный хроматин; две пропластиды (с пластоглобулами и крахмалом) и митохондрия (с кристами) Органеллы содержат собственную ДНК; неплазматические компоненты показаны белым (см. бокс 2 3) **В** — фрагмент среза клетки ткани (например, клетки листа) с сильно увеличенной вакуолью Разросшаяся первичная стенка (саккодерма), возле углов клеток межклеточные пространства — межклетники (показаны точками), в цитоплазме рядом с митохондрией, шероховатым ЭР и олеосомами — пероксисома с кристаллом каталазы, а также хлоропласт с тилакоидами, пластоглобулами и крахмальным зерном. CV — везикулы (coated vesicles); D — диктиосомы, ER — эндоплазматический ретикулум (ЭР), S — крахмал, V — вакуоль

стерн (цистерны Гольджи), которые получают материал от шероховатого ЭР путем притока мелких пузырьков, перерабатывают его в секреты (например, материал клеточной стенки) и через **пузырьки Гольджи** доставляют к клеточной мембра-

не; там происходит выделение секретов наружу (**экзоцитоз**)

Диктиосомы являются элементами **аппарата Гольджи**, названного в честь К. Гольджи, открывшего органеллы биосинтеза белка.



Рис. 2.7. Электронная микрофотография растительной клетки (ультратонкий срез, клетка паренхимы флоэмы фасоли *Phaseolus vulgaris*) (препарат и электронная микрофотосъемка Н Falk)

Видны особенности молодой клетки, где идет активный обмен веществ (многочисленные мелкие вакуоли, в цитоплазме много рибосом/полисом), однако, с другой стороны, здесь имеются хлоропласты, митохондрии и пероксисомы. Ядрышко находится вне плоскости среза, стрелками в виде треугольников показаны ядерные поры. Стрелка — плазмодесмы в поперечном сечении. По соседству с диктиосомами четыре мембранных пузырька. В центре ядра преимущественно рыхлый эухроматин, у ядерной оболочки местами плотный гетерохроматин, CP — хлоропласты, M — митохондрии; P — пероксисома, остальные обозначения, как на рис. 2.6

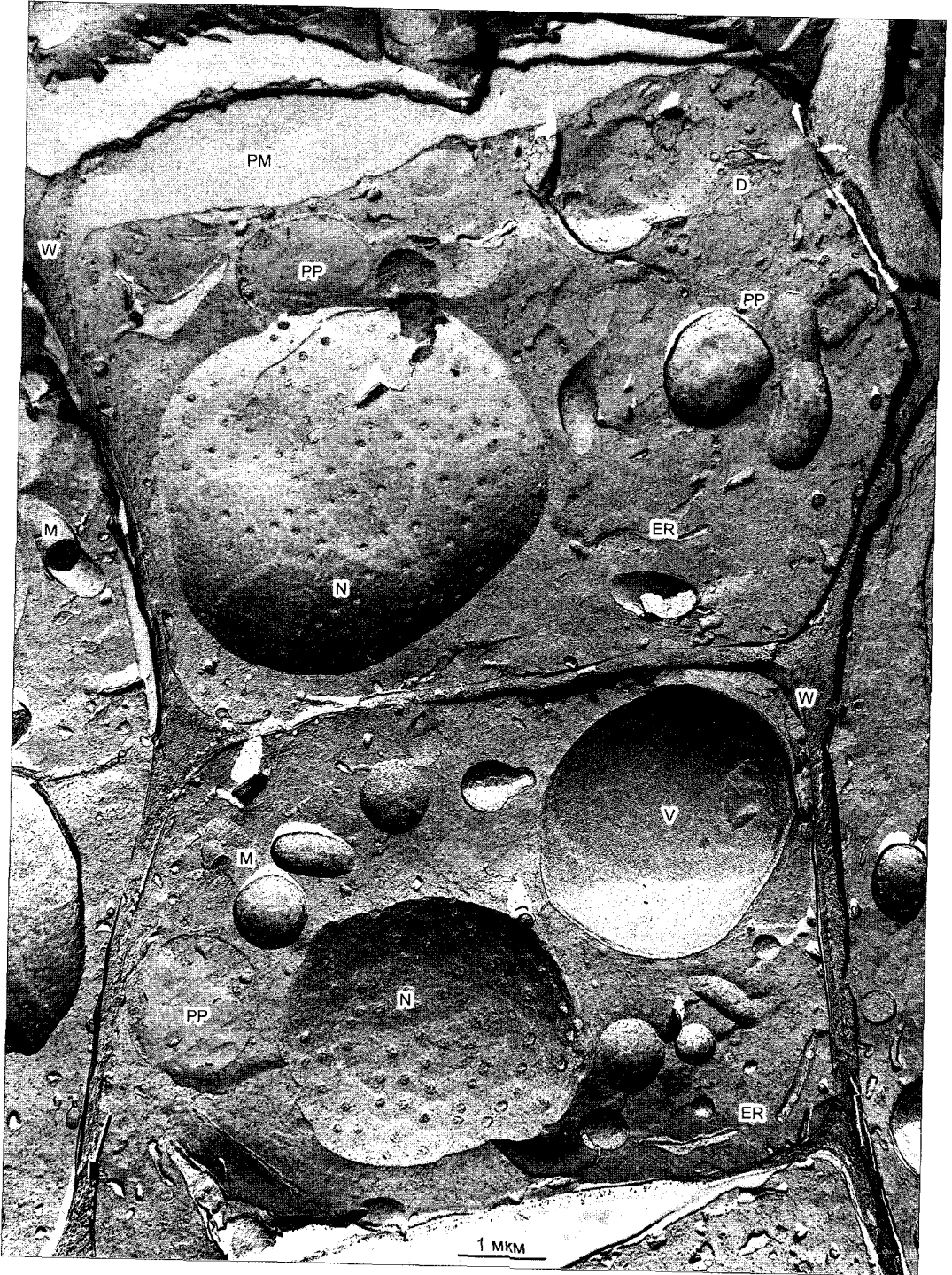


Рис. 2.8. Электронная микрофотография эмбриональной растительной клетки из апекса вегетативного побега цветной капусты (препарат получен путем замораживания скальвания) (препарат и электронная микрофотосъемка К А Platt-Aloia и W W Thomson с любезного разрешения J Electron Micr Techn John Wiley & Sons N Y)

Разлом замороженных клеток происходит местами вдоль мембран, которые проходят примерно параллельно плоскости скальвания — такие мембраны оказываются здесь в рассматриваемой плоскости. Здесь это имеет место в случае оболочки обоих ядер N с многочисленными ядерными порами. Митохондрии M и пропластиды PP частично расколоты — частично видны как пластичный рельеф. Также клеточные мембраны (плазматическая мембрана PM) и тонопластные мембраны вакуолей местами представлены на поперечном срезе (срезе) — в других местах по ним проходит слом. Кроме того видны цистерны эндоплазматического ретикулула ER, а также диктиосома D. В клеточной стенке W местами различимы целлюлозные фибриллы (стрелки)

△

С помощью **ультрацентрифуги** можно получить однородные фракции внутриклеточных частиц для биохимических или аналитических исследований (рис А). От сохранения клеточных структур при этом конечно приходится отказаться. Более крупные массы однородных клеток с максимальными предосторожностями помещают в соответствующие среды для выделения и измельчают, например с помощью миксера — путем растирания или ультразвуком. Возникающий при этом гомогенат в идеальном случае больше не содержит целых клеток, однако еще могут сохраняться неповрежденные ядра, пластиды, митохондрии и т.д. Отдельные компоненты клеток можно теперь различным образом отделить от гомогената.

При **дифференциальном центрифугировании** гомогенат последовательно центрифугируют при разном числе оборотов (100 — 50 000 об/мин). При большом числе оборотов ускорение может более чем в 100 000 раз превышать g — ускорение свободного падения на Земле. Фракционирование в этом случае осуществляется в основном по массе или размеру частиц. Сначала при малых оборотах (соответственно примерно $10^3 g$ в течение

10 мин) из гомогената осаждаются ядра и пластиды. Осадок после сливания супернатанта ресуспандируют и считают более или менее «чистой» фракцией. Супернатант затем вновь центрифугируют при более высоких оборотах, при этом осаждается следующая фракция — митохондрии ($10^4 g$ в течение 30 мин) — и т.д.

При **центрифугировании в градиенте плотности** плотность среды в центрифужных пробирках возрастает сверху вниз вследствие по-

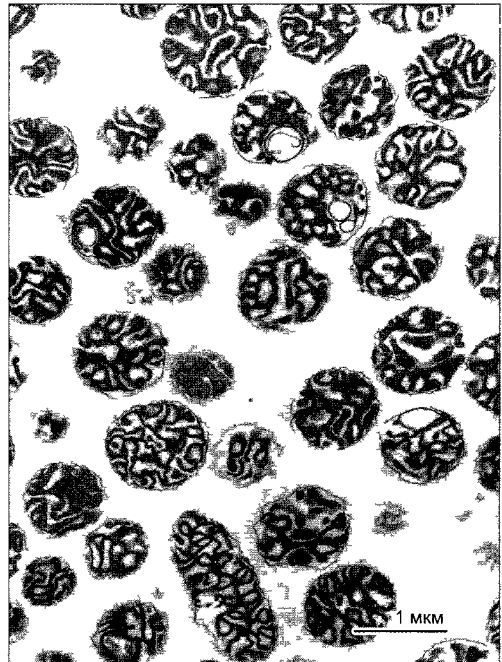


Рис. А. Фракция митохондрий, полученная путем изопикнического центрифугирования гомогената ткани шпината. Матрикс митохондрий сморщен (ср. рис. 2.79), однако внутренняя дифференциация в значительной мере сохраняется. Примесь других органелл клетки крайне незначительна (препарат В Liedvogel, электронная микрофотография Н Falk)

▷

вышающих концентраций сахарозы, CsCl¹ и т. п. В этом случае частицы гомогената разделяются по их плавучей плотности. Каждая частица располагается там независимо от размера и веса в градиентах, где плотность окружающей среды соответствует ее собственной (изопикническое, или равновесное, центрифугирование). Ультрацентрифуга позволяет не только осуществлять сорти-

¹ Хлористый цезий обладает высокой ионной силой, из-за которой нарушаются связи в белковых и нуклеопротеиновых комплексах. Поэтому его используют только для выделения индивидуальных веществ, но не органелл. — *Примеч. ред.*

ровке внутриклеточных частиц, но и получать их характеристику по числу S (S — в честь Т. Сведберга (T. Svedberg), изобретателя ультрацентрифуги). Эти числа указывают для определенных частиц скорость осаждения (седиментации) при соответствующем ускорении центрифуги в единицах Сведберга. $1 S = 10^{-13}$ с. У сферических частиц число S пропорционально $M^{2/3}$ (M — масса частицы). Число S обычно наиболее широко используется для характеристики рибосом и их субъединиц (особенно частиц рибонуклеопротеидов) и белковых комплексов.

Л и т е р а т у р а

Rickwood D., ed. (1992). Preparative centrifugation: A practical approach. IRL Press at OUP.

Пузырьки, или **везикулы** (от лат. vesica — пузырь; уменьшительная форма vesicula) — мелкие, округлые элементы клетки; часто служат для накопления запасных веществ внутри клетки; возникают из более крупных элементов клетки путем отщуривания; особая форма: пузырьки диаметром только 0,1 мкм, с плотной оболочкой (**coated vesicles**). Транспорт путем перемещения потока пузырьков трактуется как совокупность процессов мембранных потоков (**цитозы**; англ. membrane flow).

Вакуоли (от лат. vacuus — пустой) — более крупные округлые компоненты, покрытые мембраной. Во взрослых растительных клетках часто образуется центральная вакуоль, которая часто занимает свыше 90 % объема клетки; содержит клеточный сок, чаще всего имеющий кислую реакцию; он отграничен от цитоплазмы мембраной вакуоли (**тонопластом**; от греч. τόπος — напряжение, давление, plástis — создание). Вакуоли часто содержат запасные вещества и вещества, подлежащие выделению, а также пигменты и токсины.

Пероксисомы — относительно крупные, плотные пузырьки (около 1 мкм в диаметре), которые наряду с другими веществами содержат фермент каталазу для разложения клеточного яда — перекиси водорода (H_2O_2), возникающего в ходе процессов обмена веществ.

Олеосомы — капельки масла в цитоплазме (лат. oleum — масло); раньше их из-за округлой формы называли сферосомами.

Пластиды (англ. plastids) — во всех зеленых клетках водорослей, мхов и сосудистых растений это содержащие хлорофилл **хлоропласты** (chloroplasts; греч. chlorós — желто-зеленый) — органеллы фотосинтеза. Преобразование энергии света (греч. phos — солнечный свет) в химическую энергию осуществляется на комплексных мембранных системах, которые образованы из содержащих хлорофилл мембранных цистерн (**тилакоидов**; греч. thýlakos — мешок). Здесь возникает наряду с прочим аденозинтрифосфат (**АТФ**, англ. АТР — энергетическая «разменная монета» клетки; химическая энергия высвобождается за счет отщепления конечных фосфатных остатков и может использоваться для энергоемких реакций: синтезов, движения, активного транспорта на мембранах и т. д.; см. 6.1.5). В клетках тканей растений не зеленого цвета содержатся другие формы пластид, например, в образовательных тканях (меристемах) — мелкие, непигментированные **пропластиды**. В качестве **хромопластов** (от греч. chróma — цвет, окраска), окрашенных в цвета от желтого до красного, они служат в цветках и плодах для привлечения животных. Пластиды

всегда окружены оболочкой из двух мембран¹ и содержат собственную ДНК (плДНК = *ctDNA*) и рибосомы, которые отличаются от рибосом цитоплазмы (пластидные рибосомы). Размножение пластид осуществляется путем их деления — подобные возникают из подобных. Все формы пластид способны к образованию **зерен крахмала** и капелек масла (**пластоглобул**).

Митохондрии (англ. *mitochondria*; от греч. *mitos* — нить, *chondros* — зерно — из-за нитевидной или же коротко-овальной формы), как и пластиды, имеют собственную ДНК (мтДНК = *mtDNA*) и рибосомы. Митохондрии возникают только из себе подобных путем деления. Окружены двойной мембраной. Это органеллы клеточного дыхания, при котором образуется АТФ. Образование АТФ и этапы клеточного дыхания осуществляются на внутренней мембране, площадь которой увеличена за счет выпячиваний (**крист**, лат. *crista* — гребень) внутрь тела органеллы.

Клеточное ядро (Nucleus, Karyon; англ. *cell nucleus*; лат. *nucleus*; греч. *káryon* — ядро) — у большинства эуцитов (= эукариотных клеток) это самая крупная плазматическая органелла (около 10 % объема клетки); чаще всего клетка имеет одно ядро. Ядро окружено двойной мембраной с характерными **ядерными порами** (англ. *nuclear pores*), а внутри него мембраны отсутствуют. Оно содержит большую часть наследственного материала клетки: **генетическую информацию**, закодированную в виде последовательностей оснований на длинных двойных спиралах ДНК. Молекулы ДНК представляют собой центральные структурные и функциональные элементы хромосом. В **хроматине** (веществе **хромосом**), наряду с ДНК в комплексе с основными белками — гистонами, находятся также в разных пропорциях негистонные белки. Ядро содержит одно или несколько **ядрышек**, где образуются предшественники цитоплазма-

тических рибосом. Размножение ядер происходит путем деления (**митоза**). В нормальном случае исчезают ядерная оболочка и ядрышки, а хроматин из физиологически активной, деконденсированной «рабочей формы» путем конденсации отдельных хромосом переходит в «транспортную форму». (Для сильно окрашивающихся структур, имеющих форму от палочковидной до нитевидной, которые представляют собой конденсированный хроматин во время митоза, был исходно предложен термин «хромосомы».) Хромосомы благодаря аппарату веретена деления (англ. *mitotic spindle*: цитоскелетная структура, состоящая прежде всего из микротрубочек) поровну распределяются по дочерним клеткам, в которых затем заново образуются ядерные оболочки и ядрышки и происходит деконденсация хроматина по меньшей мере «эухроматических» компонентов, тогда как **гетерохроматин** остается конденсированным и неактивным. В **эухроматине** синтезируется **РНК** на определенных последовательностях ДНК (транскрипция активных генов). Закономерно следующие друг за другом, повторяющиеся от деления к делению, стадии составляют клеточный цикл (англ. *cell cycle*). В S-фазе клеточного цикла происходит репликация ДНК и за счет нее удваивается число хромосом.

При процессах дифференцировки клетки изменяются, однако многие органеллы сохраняют свой облик и функции. Только пластиды, вакуоли и клеточные стенки в целом изменяются сильнее.

В общем, ультраструктура клетки у высших растений варьирует значительно меньше, чем у водорослей и грибов, которые филогенетически древнее и родство между ними еще меньше, чем у различных по облику мохообразных, папоротникообразных и семенных растений.

2.2.2. Цитоплазма

Термин «протоплазма»¹ означает вязкую или студенистую массу, в которой

¹ В дополнение к двум мембранам хлоропласта, пластиды могут иметь дополнительные мембраны: так, у *Ochromytha* (*Heterokontophyta*) они окружены еще складкой эндоплазматической сети, так что фактически получается оболочка из четырех мембран — *Примеч. пер.*

¹ Термины «протоплазма» и «цитоплазма» часто употребляются как синонимы. — *Примеч. ред.*

расположены рибосомы и элементы цитоскелета и в которую погружены пластиды и митохондрии, клеточное ядро и часто также скопления запасных веществ (олеосомы, у грибов гранулы гликогена). Она богата ферментами. Общая концентрация белков составляет от 10 до 30%. В цитоплазме значительная часть воды находится в связанном с белками состоянии. Белки протоплазмы преимущественно глобулярные. За счет активных, т.е. использующих АТФ, ионных насосов на граничащих мембранах в цитоплазме поддерживается определенная **ионная среда**. По сравнению с внешней средой цитоплазма богата K^+ , бедна Na^+ и содержит незначительное количество Ca^{2+} ; рН составляет немногим более 7, что для ферментов цитоплазмы оптимально.

В протоплазме протекают многие важные реакции и осуществляются обменные процессы (гликолиз, образование запасных липидов, синтез аминокислот и — на рибосомах — биосинтез белка, а кроме того, синтез нуклеотидов и сахарозы, см 6.10—6.17). В протоплазме клеток многих растений и грибов образуются вещества, используемые в фармакологии (алкалоиды, гликозиды); они откладываются в вакуолях или клеточных стенках и там накапливаются. У грибов (и животных) в цитоплазме синтезируются жирные кислоты; у растений этот синтез локализован в пластидах.

Протоплазма может существовать в форме **золя** и **геля**. Сгущающее действие оказывают элементы цитоскелета. Растворы глобулярных макромолекул (такowymi являются коллоиды из сферических частиц — ферментные белки протоплазмы) даже при высоких концентрациях сохраняют низкую вязкость¹. Напротив, вытянутые в длину частицы (линейные коллоиды) уже при низких концентрациях образуют студенистую массу². Из-за большой поверхности они склонны к уплотнению. Актиновые нити и микротрубочки образуют явные линейные коллоиды, однако

одновременно они являются агрегатами глобулярных белков. В живой клетке эти агрегаты могут быстро собираться и разбираться, так что вязкость цитоплазмы может в короткий срок изменяться в соответствии с потребностями. Поскольку растительные и грибные клетки имеют жесткий внешний скелет в виде клеточной стенки, жидкая цитоплазма встречается у них значительно чаще, чем в клетках животных или голых клетках многих жгутиковых и низших грибов. Во всех клетках части цитоплазмы, преимущественно расположенные по периферии, — **эктоплазма** = кортикальная цитоплазма (лат. cortex — кора) — представлены в виде геля, тогда как расположенная в середине клетки **эндоплазма** часто жидкая. Заметный ток характерен только для эндоплазмы.

Интенсивный **ток цитоплазмы** наблюдается прежде всего в особенно крупных клетках. Он служит для быстрого внутриклеточного транспорта веществ, для которого недостаточно одной диффузии. У имеющих стенку клеток различают **ротационный** и **циркуляционный токи**. В случае **ротации цитоплазмы** эндоплазма, окружающая центральную вакуоль, постоянно однообразно перемещается вокруг нее, просто циркулируя или двигаясь восьмерками. Этот вид тока цитоплазмы наблюдается в чрезвычайно крупных клетках междуузлий водорослей *Chara* и *Nitella* (см. рис. 5.9), а также в клетках листьев широко известных аквариумных растений *Elodea* и *Vallisneria*. В клетках с верхушечным ростом (гифы грибов, корневые волоски, пыльцевые трубки), в клетках волосков (например, в жгучих волосках крапивы) и многих эпидермальных клетках ток цитоплазмы осуществляется в виде многочисленных, иногда встречных течений, преимущественно также в плазматических телях, которые пронизывают центральную вакуоль (см. рис. 2.59, С) (о физиологии внутриклеточных движений см. в разделе 8.2.2).

Амебoidalное движение клеток, не имеющих стенки или же плазмодиев, также основывается на плазматических токах. Рекорд скорости — 1 мм/с — достигается при так называемом маятниковобразном токе в сетевидном плазмодии слизевиков (рис. 2.9). Он происходит оттого, что сократительный эктоплазматический слой в некоторых местах жилок, составляющих сеть плазмодия, сжимается, а в других расширяется. Направление тока меняется на проти-

¹ Именно такие коллоидные растворы называют золями — *Примеч. ред.*

² Те образуют гели — *Примеч. ред.*

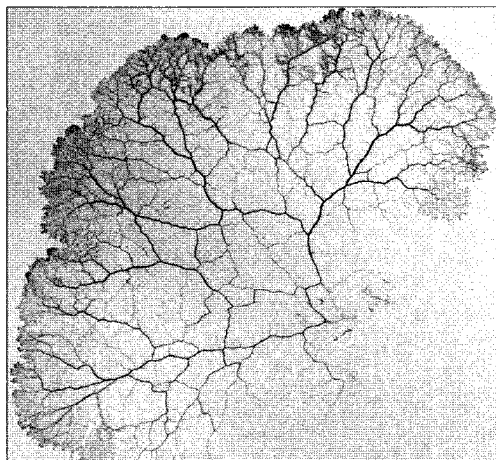


Рис. 2.9. Плазмодий слизевика *Physarum confertum* (1,25×) (фотография R. Stiernerling)

воположное каждые 2,5 мин. Не только здесь, но и при токах, на порядок более медленных циркуляционных и ротационных, движущая сила обусловлена актомиозиновой системой (см. 2.2.2.2). В противоположность маятникообразному току у миксомицетов, здесь возникают не гидравлические, а силы деформации сдвига, которые смещают эндоплазму относительно неподвижной эктоплазмы.

2.2.2.1. Цитоскелет

Лишенные стенки клетки (**протопласты**)¹ под влиянием сил поверхностного натяжения, действующих у плазматической мембраны, имеют тенденцию к приобретению круглой формы, к сокращению своей поверхности до минимума. Искусственно лишенные стенки растительные, грибные и бактериальные клетки соответственно принимают круглую форму (ср. рис. 2.48). Отклонения от круглой формы возможны за счет выступающих жестких структур вне клеточной мембраны (**дерматобластов**², с клеточной стенкой) и/или **цитоскелета** в самой цитоплазме. Цито-

¹ В исходном тексте был использован термин, встречающийся в немецкой литературе, — **гимнобласты**. В переводе он заменен на более распространенный. — *Примеч. ред.*

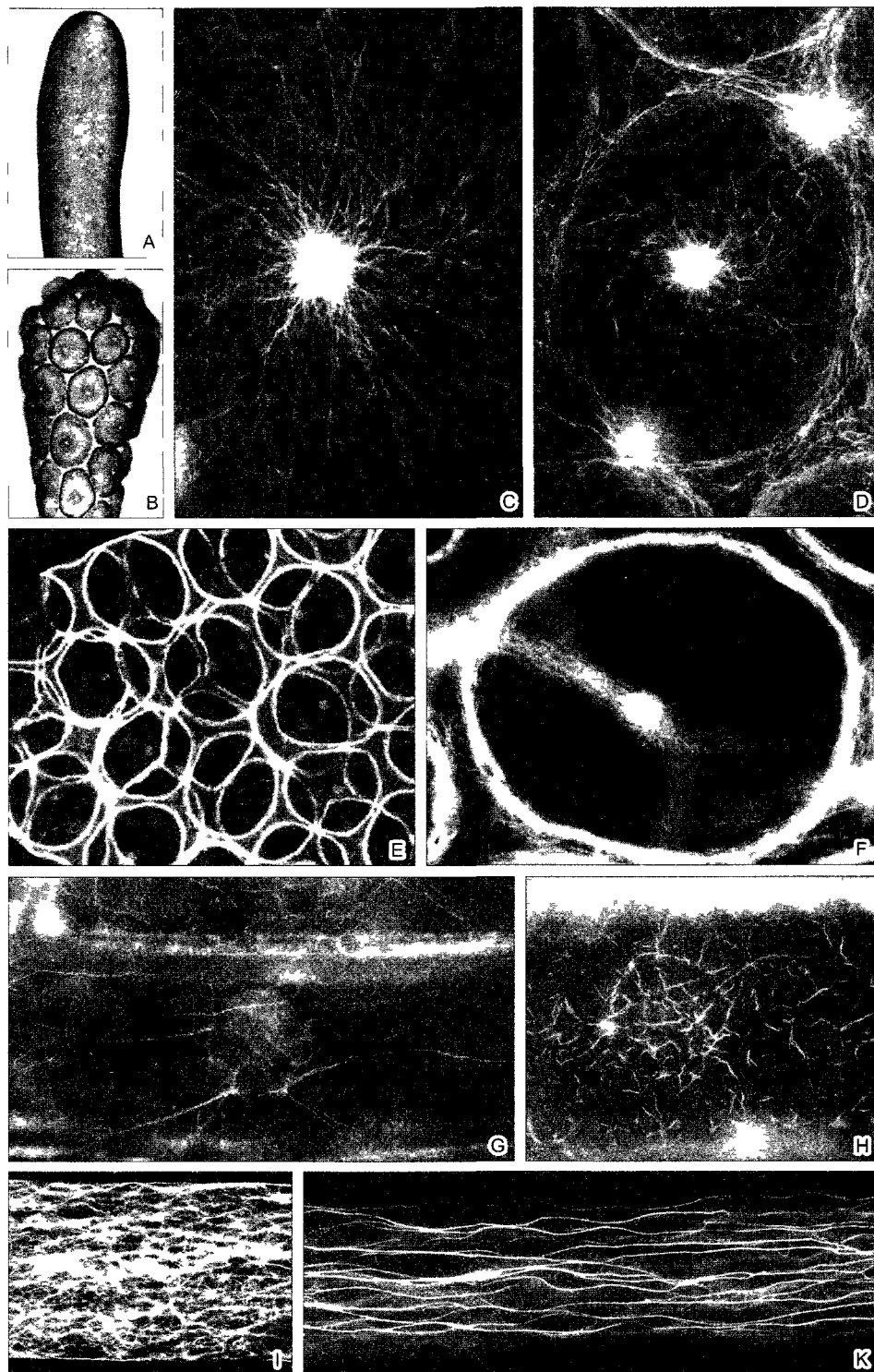
² Русского эквивалента этому термину найти не удалось. — *Примеч. ред.*

скелет, разумеется, развит особенно сильно у клеток, лишенных стенки: яйцеклеток и клеток тканей животных и человека. В амебодных, многоядерных плазмодиях слизевиков (рис. 2.9) цитоскелетный белок актин составляет примерно $\frac{1}{5}$ всего белка. Если клеточные стенки в нормальном случае могут лишь медленно изменяться в ходе необратимого роста и только в исключительных случаях разрушаться, цитоскелет может быстро воссоздаваться и деградировать. Он проявляет себя как **динамичный образователь структуры**, который определяет облик клеток, внутреннюю архитектуру и все происходящие в них движения, и в конечном счете, морфогенез органов.

Цитоскелет водорослей, высших растений и грибов составляют прежде всего актиновые микрофиламенты и микротрубочки (рис. 2.10).

Актин был первоначально выделен из мышечных волокон. Позже было установлено его наличие во всех эукариотических клетках. Глобулярная молекула актина (**G-актин**) имеет диаметр 40 нм и массу 42 кДа. В области соединения более крупного С-концевого и меньшего N-концевого домена локализован центр связывания для АТФ. В растворах G-актина легко образуются актиновые нити — **микрофиламенты (F-актин; рис. 2.11)**. При этом АТФ G-актина расщепляется, АДФ остается связанной с протомерами F-актина. Гидролиз АТФ не является обязательной предпосылкой для образования нитей, но за счет стабилизации нитей оказывает аллостерический эффект.

Микрофиламенты обладают **кинетической полярностью**. Встраивание дальнейших актиновых молекул осуществляется преимущественно у так называемого плюс-конца. Образование нитей начинается в живой клетке в особых местах нуклеации, предпочтительно в определенных местах клеточной мембраны, которые заняты образующими актин белками (например, α -актинином). Поразительным образом на этих центрах образования находится плюс-конец нити. Рост микрофиламентов осуществляется, таким образом, путем удлинения у фиксированного, а не у сво-



бодного конца. (Микротрубочки ведут себя в этом плане противоположным образом.)

На скорость и масштаб роста микрофиламентов, на их положение и ориентацию могут влиять также многие природные и искусственные факторы. В живой клетке микрофиламенты стабилизируются или же дестабилизируются, группируются в сети или пучки, испытывают подавление дальнейшего роста или перемежаются ассоциированными с актином белками. На действии этих белков — в наиболее хорошо изученных клетках млекопитающих их имеется свыше 100 типов — основывается высокая динамика актинового цитоскелета. В растениях при этом встречаются два белка, действующих как антагонисты: **профилин** и **деполимеризующий актин фактор (ADF)**. Они всегда накапливаются в местах локальных структурных преобразований на поверхности клеток как при усиленном верхушечном росте (корневые волоски, пыльцевые трубки), так и при клеточном делении (образование срединной пластинки и первичных плазмодесм, см. 2.2.3.6 или 2.2.7.3). В эксперименте **цитохалазин В** — яд грибного происхождения — разрушает микрофиламенты. В результате блокируются внутриклеточные процессы движения, в которых участвуют микрофиламенты. Это относится, например, к токам цитоплазмы и перемещению хлоропластов. Такой же эффект вызывает **фаллоидин** — яд бледной поганки (*Amanita phalloides*). Правда, под его влиянием, наоборот, происходит агрегация всего клеточного актина в нити, которые больше не могут разделяться («Ph-актин»), и таким образом подавляется жизненно важную динамику цитоскелета. Актин является одним из наиболее кон-

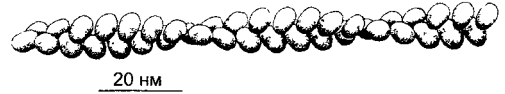


Рис. 2.11. Актиновый микрофиламент.

Глобулярные (точнее: эллипсоидные) актиновые мономеры группируются в спирали примерно с двумя молекулами на оборот. Это придает микрофиламенту вид растянутой двойной спирали с шагом примерно 40 нм

сервативных белков эукариот: последовательность его аминокислот почти не изменилась на протяжении всего времени эволюции. Однако в геноме большинства эукариот имеется несколько генов актинов (например, 10 — у *Arabidopsis*), продукты которых не полностью идентичны. Речь идет об изоформах, или изовариантах. В клетках, не относящихся к мышцам, обычно синтезируется γ -изотип актина.

Молекулярный компонент **микротрубочек** (рис. 2.12) — димерная единица из двух сходных, но не идентичных белков: α - и β -тубулина («гетеродимер»). Гетеродимеры тубулина (100 кДа) показывают при наличии ГТФ и в отсутствие ионов кальция сильно выраженную тенденцию к агрегации. Типичная структура их самосборки — микротрубочка (microtubulus; лат. *tubulus* — трубочка). Стенка микротрубочки состоит в целом из 13 продольных рядов (протофиламентов) из одинаково ориентированных тубулиновых гетеродимеров. Внешний

◀

Рис. 2.10. Цитоскелет в растительных клетках (препараты и фотография: А—F — D. Menzel; G, H — H. Quader; I, K — M. Braun и A. Sievers):

А—F — образование цист у дазикаладовой водоросли *Acetabularia cliftoni* (ср. рис. 11.92). **А, В** — переход вторичных ядер в клетку «зонтика» водоросли и начинающееся формирование цист путем свободного образования клеток (см. 2.2.3.6); **С, D** — микротрубочки становятся видимыми благодаря применению непрямой иммунофлуоресценции; в середине картины во всех случаях клеточное ядро (С — $\times 350$; D — $\times 235$); **Е, F** — соответствующая локализация актиновых микрофиламентов при образовании цист; при более сильном увеличении (F) видны отдельные нити (Е — $60\times$; F — $235\times$); **Г** — актиновые микрофиламенты в клетках эпидермиса чешуи лука (в середине клеточное ядро), видимые при применении флуоресцентной микроскопии благодаря образованию комплекса с фаллоидином — компонентом токсина гриба бледной поганки. Циклический полипептид фаллоидин с высокой специфичностью присоединяется к актину; он связывается с красителем родамином, который в ультрафиолетовом свете дает красное свечение; **Н** — разрушение микрофиламентов цитохалазином (G, H — $400\times$); **И, К** — актиновые микрофиламенты в ризоидах харовой водоросли *Chara globularis* (ср. рис. 11.106) после флуоресцентной окраски родаминфаллоидином, позади кончика ризоида микрофиламенты сетевидные, в базальной зоне — в виде более густых пучков ($1\ 000\times$)

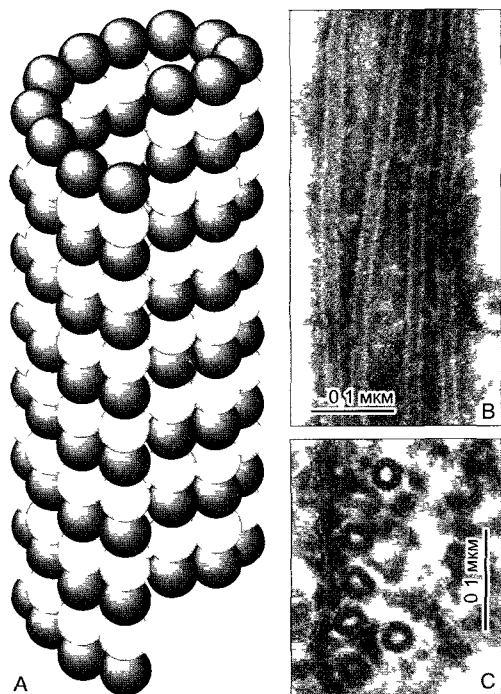


Рис. 2.12. Тубулин и микротрубочки (электронная микрофотография В — I Dorr, С — N Falk)

А — гетеродимеры из глобулярного α - и β -тубулина (показаны соответственно темным и светлым, каждый примерно 50 кДа 4 нм в диаметре) организованы в продольные ряды — протофиламенты, 13 протофиламентов образуют полую цилиндрическую микротрубочку. Гетеродимеры соседних протофиламентов при этом слабо сдвинуты друг относительно друга так что возникает плоская спиральная структура. У так называемой каймы (на схеме спереди) единицы тубулина располагаются не так, как в остальных местах (α -единица рядом с α -единицей β -единица рядом с β -единицей), а α -единица находится рядом с β -единицей, **В** — микротрубочки банана *Musa paradisiaca* в негативном контрасте, **С** — поперечный разрез микротрубочки препрофазного пучка (см рис 2 23 В) в зародышевой клетке корневого чехлика лука, местами различимы 13 протофиламентов

диаметр третичной структуры микротрубочки составляет порядка 25 нм, тогда как диаметр микрофиламента актина — только 6 нм. Поэтому микротрубочки — сравнительно жесткие вытянутые образования. В случае чрезмерных изгибов (чего, правда, в нормальной клетке не происходит) они ломаются.

Молекулярные структуры α - и β -тубулина очень сходны, хотя последовательности аминокислот совпадают только на 40%. К удивлению, можно установить их гомологию с белком клеточного деления FtsZ у бактерий. Каждая молекула тубулина обладает местом связывания с ГДФ/ГТФ. Свободные гетеродимеры тубулина, в изобилии встречающиеся в большинстве клеток, связывают ГТФ, а после агрегации — ГДФ, что соответствует аналогичным взаимоотношениям в случае G-/F-актина относительно соединения АТФ/АДФ.

Места образования «затравки» для микротрубочек в клетке называют **центрами организации микротрубочек, или ЦОМТ** (англ. *microtubuli organizing center, MTOC*)

В качестве таковых выступают прежде всего базальные тельца жгутиков, они соответствуют центриолям (см 2 2 2 3), а те и другие — полярным областям веретена ядерного деления (бокс 2 2) и, кроме того, определенным участкам мембран. Как и микрофиламенты, каждая микротрубочка обладает плюс- и минус-концом, что выражается в одинаковой ориентации тубулиновых гетеродимеров по всей длине каждой микротрубочки. Однако в противоположность микрофиламентам у микротрубочек минус-конец прикрепляется к ЦОМТ, а плюс-конец отходит отсюда в сторону. Места образования новых микротрубочек на ЦОМТ, имеющие форму коротких левовращающихся спиралей (места образования «затравки»), состоят из нескольких специфических белков и содержат третий изотип тубулина — γ -тубулин. Последний взаимодействует с β -тубулином. Минус-конец микротрубочек является их β -концом, тогда как плюс-конец соответствует α -концу. У высших растений γ -тубулин ассоциирован не только с местами нуклеации, так называемыми кольце-

выми комплексами γ -тубулина; скорее он встречается вдоль целых микротрубочек, а также на эндомембранах.

Скорость и масштаб удлинения микротрубочек зависит не только от наличия тубулиновых димеров и ГТФ, но и от ряда других факторов и могут ими регулироваться. Так, агрегация тубулина происходит только при концентрациях кальция $<10^{-7}$ М. В живой клетке важную роль играют различные белковые факторы. Они в совокупности обозначаются как ассоциированные с микротрубочками белки (microtubuli associated proteins, MAP). (Внимание! Аббревиатура MAP часто применяется также для «активирующих митоз белков — mitosis activating proteins»; недоразумений можно избежать только учитывая контекст.) Имеется два класса таких белков: τ -фактор (тау-фактор, 55—65 кДа), который встраивается в микротрубочки, и высокомолекулярные MAP (250—350 кДа), которые обычно отходят от микротрубочек как боковые «руки» длиной до 30 нм и могут функционировать как мостики между ними и, например, мембранами. Некоторые из высокомолекулярных MAP — ферменты: они могут,

например, фосфорилировать белки или являются АТФазами, из них важнейшие — динеин и кинезин (см. следующий раздел).

Как и в случае микрофиламентов, на сборку и разборку микротрубочек могут влиять в эксперименте специфические вещества. Давно известен **колхицин** — алкалоид безвременника осеннего (*Colchicum autumnale*). Он присоединяется к β -тубулину свободных тубулиновых гетеродимеров и блокирует их встраивание в микротрубочки. В настоящее время для экспериментальной разборки микротрубочек применяются более сильно и специфично действующие гербициды — оризалин и амипрофосметил (АПМ). Противоположное действие оказывает **таксол** — алкалоид тиса (*Taxus*; см. рис. 6.123). Он стабилизирует микротрубочки и стимулирует агрегацию свободных гетеродимеров.

Стабильность микротрубочек одной и той же клетки зачастую не одинакова: различают «стабильные» и «лабильные» микротрубочки. Под воздействием колхицина дезинтеграции подвергаются лабильные (например, микротрубочки веретена ядерного деления), но не стабильные (в жгутиках) микротрубочки. Микротрубочки жгутиков сохраняются даже при низких температурах и фиксации тетроксидом (четыреокисью) осмия, тогда как лабильные микротрубочки исчезают в обоих случаях. Широкое распространение микротрубочек лабиль-

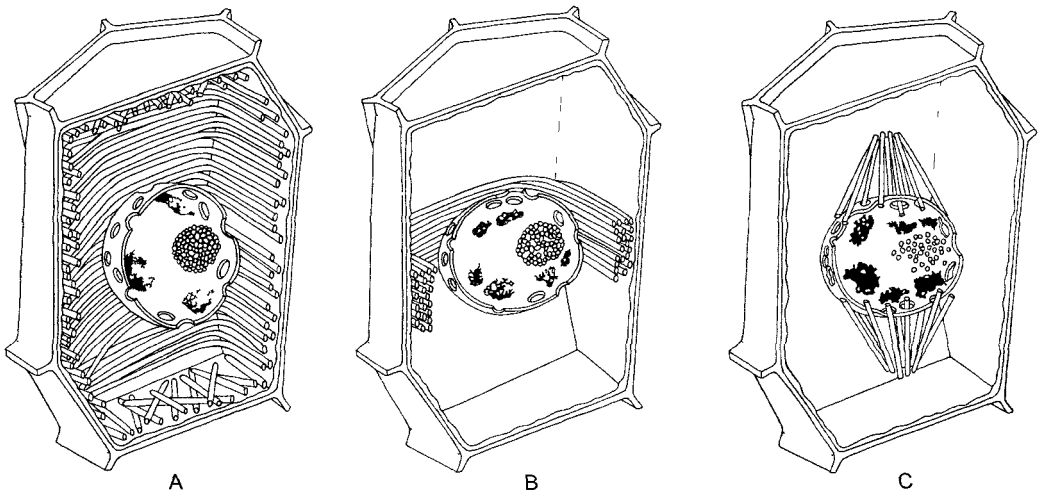


Рис. 2.13. Изменения расположения микротрубочек перед началом митоза в клетках корневой меристемы (по М. С. Ledbetter):

А — интерфаза, **В** — образование препрофазного пучка перед вступлением в профазу, его положение определяют последующий экватор и плоскость деления клетки, **С** — поздняя профаза

ного типа удастся установить только после внедрения в практику электронной микроскопии фиксации глутаральдегидом. В основе различной стабильности микротрубочек лежит, возможно, существование различных изоформ тубулина (у *Arabidopsis*, например, известны девять α -тубулинов и шесть β -тубулинов) и/или специфические сопутствующие белки.

Во многих клетках встречаются комплексные структурные образования из микротрубочек — иногда они временные, для ограниченных во времени функций, в других случаях это длительно существующие образования.

Наиболее известный пример таких функциональных структур — веретено деления ядра (см. бокс 2.2). Однако не только при митозе, но и во время других фаз клеточного цикла в клетках высших растений часто возникают характерные группировки микротрубочек — **цикл микротрубочек** (рис. 2.13). В интерфазе микротрубочки преимущественно локализованы непосредственно под клеточной мембраной в кортикальной цитоплазме. Они играют там важную роль при образовании клеточной стенки (ориентация целлюлозных микрофибрилл; локальное отхождение клеточной мембраны от клеточной стенки для ограниченных в пространстве вторичных образований стенки, как при дифференцировке спиральных сосудов в скелеме; ср. рис. 2.74, С; 3.24, Е) и при морфогенетических процессах.

Хорошо выраженные стабильные микротрубочки распространены у лишенных покровов протистов и сперматозоидов, где они связаны с выработкой характерных жестких клеточных форм и/или закреплением жгутикового аппарата.

В клетках позвоночных животных наряду с актиновыми и миозиновыми нитями и микротрубочками встречаются также другие элементы цитоскелета в виде нитей диаметром порядка 10 нм. Таким образом, по размеру они находятся между микротрубочками (25 нм) и микрофиламентами (6 нм) и поэтому получили название **промежуточные филаменты (intermediate filaments — IF = 10-нм-филаменты)**. К тому же в цитоплазме млекопитающих IF часто образуют вытянутые в длину, плотные волокнистые структуры. Они отличаются тем, что нерастворимы — за исключением концентрированного раствора мочевины. Проме-

жуточные филаменты представляют собой пучки вытянутых в длину белковых молекул. К настоящему времени известно 6 подсемейств; примерно 40 различных IF-белков гомологичны по своим последовательностям. (Сюда относятся также ламины — белки ядерной пластинки; см. 2.2.3.4.) На основании данных по последовательностям ДНК гены IF-белков выявлены и у низших животных. Растительные клетки также содержат белки, которые взаимодействуют с антителами к IF-белкам животных. Для некоторых из этих белков установлена сильно выраженная тенденция к агрегации со структурами типа промежуточных филаментов.

2.2.2.2. Моторные белки и процессы движения в клетке

Цитоскелет принимает решающее участие в процессах движения в клетке (сократимость, подвижность). С одной стороны, движения направлены как по рельсам поезда или трамвая. С другой стороны, по закону Ньютона (действие численно равно противоположному) — каждый действующий элемент нуждается в противодействующем (например, мускулатура и скелет). В клетке специфические АТФазы, функционируя как хемомеханические преобразователи энергии (**моторные молекулы**), поставляют энергию, высвобождающуюся при расщеплении АТФ, для структурных изменений и таким образом непосредственно взаимодействуют с элементами цитоскелета. У эукариот соответственно двум основным компонентам цитоскелета широко распространены две подобные системы: актомиозиновая система и система микротрубочки—динеин/кинезин.

Партнером актина при создании сил растяжения и сдвига является миозин — комплексная АТФаза (греч. *μυο* — мышца), которая активируется актином. Миозин был особенно детально изучен на мышцах позвоночных животных и насекомых. Имеющийся у них в большом количестве миозин II обладает четвертичной структурой (470 кДа) из 2 параллельных длинных («тяжелых») и 4 более коротких («легких») цепей (рис. 2.14, А, В). Сильно анизометрическая элементарная часть

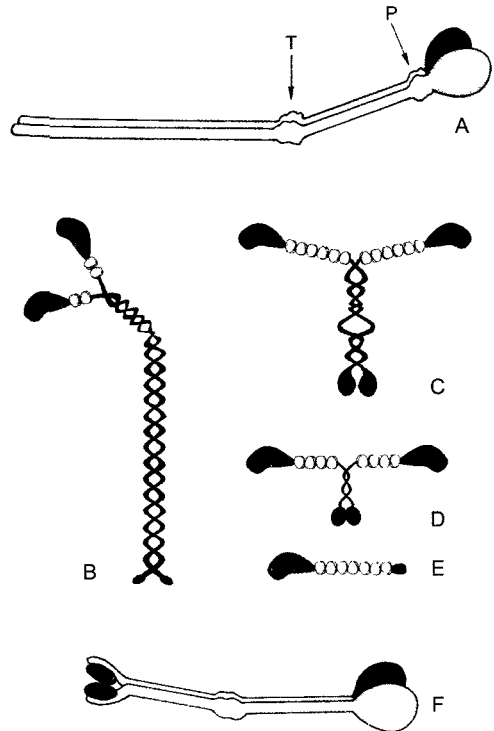
миозинового комплекса имеет α -спиральную область («хвост») и два N-концевых глобулярных участка («головки»). Последние идентичны и функционируют при сократительных процессах независимо друг от друга. В них локализована активность АТФазы и они же являются местом связывания актина; связывающие Ca^{2+} легкие цепи находятся по соседству. Над хвостовыми доменами миозин II агрегируется в поперечнополосатых мышечных волокнах в заметные стабильные миозиновые нити. При достаточно высокой (примерно миллимолярной) концентрации Ca^{2+} одна из двух миозиновых головок ложится на актиновую нить, и продукты уже осуществившегося расщепления АТФ высвобождаются. Это приводит к радикальному изменению структуры миозина: головка изгибается и сдвигает микрофиламент примерно

на 10 нм, за счет нового накопления АТФ связь с актином разрывается, и головка при расщеплении АТФ снова выпрямляется. При мышечном сокращении эти процессы циклически повторяются, происходит взаимное перемещение миозина и актина. Двухкомпонентная система из нитей актина и миозина действует, таким образом, не столько за счет укорочения самих нитей, сколько благодаря смещению друг относительно друга. Модель скользящих волокон (модель «sliding filament») подходит в основных чертах также для системы микротрубочки—динеин/кинезин.

Путем сравнения ДНК-последовательностей генов и исследования подвижности (белковые фракции тестируют на способность вызывать движения у изолированных нитей актина) в последние годы были обнаружены многочисленные миозины, причем некоторые

Рис. 2.14. Моторные молекулы (В—Е — по D. Menzel):

А — миозин II из мышцы млекопитающих — наиболее давно известная и лучше всего изученная моторная молекула. Она расщепляется протеиназой трипсином (Т) на головную и хвостовую части. Папаин (Р) разлагает головную часть на N-концевые глобулярные домены тяжелых миозиновых цепей с местом соединения с актином и АТФазной активностью и шейковый участок, с которым ассоциированы легкие цепи (здесь не изображены). Шейковый и хвостовой участки представляют собой вытянутые α -спиральные участки. Места воздействия Т и Р находятся в местах ослабления вторичной структуры, у которых миозиновые субъединицы могут надламываться, как в суставах. На изгибах «сустава» возле Р основывается взаимное смещение актиновых и миозиновых филаментов; **В** — структура домена миозина II. Глобулярные единицы на шейковых участках соответствуют (как и на С—Е) легким цепям; **С**—**Е** — миозины из растительных клеток: **С**, **Д** — миозины соответственно классов XI и VIII подсолнечника и резуховидки (*Arabidopsis thaliana*); **Е** — миозин класса XII из сифональной зеленой водоросли *Acetabularia*; **Ф** — кинезин; обе α -цепи образуют у своих N-концов (справа) глобулярные домены с АТФазной активностью и местом присоединения тубулина; две легкие цепи расположены у С-концов. Миозины класса II имеют длину 160 нм, тетрамеры кинезина — только примерно половину этой длины



из них существенно отличаются от миозина II из мышечных клеток. Это касается прежде всего растительных миозинов, которые были отнесены к классам VIII, XI и XII надсемейства миозинов (см. рис. 2.14 С—Е). По характеру действия они сходны с миозином II, однако их хвостовые области не образуют миозиновых нитей (они имеются только в мышечных клетках), а прикрепляются непосредственно к мембранам, пузырькам или другим клеточным структурам (за исключением микротрубочек). Токи цитоплазмы и перемещения хлоропластов вызываются в подавляющем большинстве случаев актомиозиновой системой.

В противоположность актомиозиновой системе при движениях, обусловленных микротрубочками, задействованы два разных класса моторных белков — динеины и кинезины (греч. *dynamis* — сила, *kinesis* — движение). **Динеин** — высокомолекулярный комплекс — выявляется прежде всего в жгутиках и ресничках (см. следующий раздел), где он и был открыт. Вместе с тем широко распространен «цитоплазматический динеин» более простого строения — он имеется и в клетках, лишенных жгутиков. Динеин действует совместно с **динактином** — другим крупным белком динаминового комплекса, а также с другими, от случая к случаю меняющимися сопутствующими белками. Сообщаемые динеином движения происходят всегда в направлении к минус-концу микротрубочек, функционирующих как упор/рельсовый путь динеины. Представляют собой минус-моторы. Кинезины, напротив, — в большинстве плюс-моторы. (Лишь немногие представители надсемейства кинезинов, отличающиеся по своему строению — у них моторные домены локализованы на карбоксильном, а не на N-конце, — действуют как минус-моторы.) Они были открыты на осевых придатках нервных клеток. Между тем достоверно подтверждено их наличие и у растений. По молекулярному строению (см. рис. 2.14, F) они сходны с миозинами, которые также (только именно на актиновых микрофиламентах) являются плюс-моторами. Хотя кинезины и не гомологичны миозинам по последовательности аминокислот, трехмерная структура моторных доменов в обоих случаях сходна.

Клеточные движения осуществляются в некоторых случаях без участия описанных систем. Так, простое удлинение или же укорачивание микрофиламентов или микротрубочек может вызывать перемещение органелл или изменение их формы. Механизм движения основан на совершенно иных молекулярных взаимодействиях. Например, ножка одноклеточных сувоек (сидячие инфузории) сокращается при прикосновении к клетке (телу животного). При этом центральный тяж в ножке — спазмонема — скручивается в спираль с малым шагом (рис. 2.15). Спазмонема состоит в основном из низкомолекулярного фосфопротеина (≈ 20 кДа), который относится к семейству **центринов** (= спазминов = кальтрактинов). Он резко изменяет свою пространственную структуру (и тем самым облик спазмонемы) под воздействием ионов кальция. АТФ при этом не расщепляется. Однако необходим сравнительно длительный процесс, чтобы после сокращения удалить Ca^{2+} и снова вытянуть спазмонему. Центрины по последовательности аминокислот близки родственны белку кальмодулину, связывающему кальций. С помощью специфических антител центрин удалось выявить у очень многих эукариот, даже у высших растений. Он ассоциирован прежде всего с базальными тельцами и центриолями, а также со структурами прикрепления жгутиков (жгутиковые корни, см. 2.2.2.3). Центрин встречается при клеточных делениях также в центральной части цитоплазмы и во фрагментах

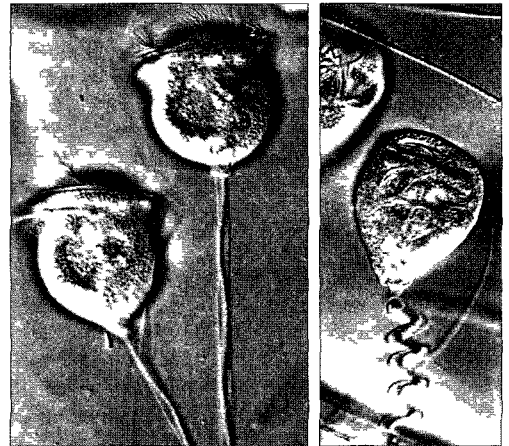


Рис. 2.15. Сократительная спазмонема сувойки *Vorticella* (слева — в вытянутой ножке; справа — после раздражения) спазмонема и ножка спиралевидно укорочены (420х, интерференционный контраст)

стах (см. 2.2.3.6), но его функции здесь пока неизвестны.

2.2.2.3. Жгутики и центриоли

Постоянные жгутики эукариот (= **flagella**; лат. *flagellum* — бич, жгут) по структуре в основных чертах сходны. Вообще, здесь мы имеем дело с чрезвычайно консервативными клеточными структурами.

Даже широко распространенные у животных и человека реснички показывают, в основном, сходную ультраструктуру. Реснички короче, чем жгутики, и всегда многочисленны на несущих их клетках (клетки ресничного эпителия; одноклеточные организмы — инфузории). Для жгутиков и ресничек эукариот стал популярным (как обобщающее название) термин **ундулиподии** (лат. *unduláre* — извиваться, *podium* — придаток в виде ножки). Аналогичные органеллы передвижения бактерий построены по иным принципам и функционируют совершенно другим образом (см. 2.3.2).

На поперечном срезе жгутика можно различить характерное расположение 20 микротрубочек (рис. 2.16), известное как **модель 9 + 2**. Две центральные одиночные микротрубочки (синглеты) симметрично окружены венцом из 9 двойных жгутиков (дуплетов). Дуплеты ориентированы не строго тангентально: так называемая А-

трубочка находится несколько ближе к центру, чем В-трубочка. Только А-трубочка построена из 13 протофиламентов. В-трубочка, имеющая больший диаметр и включающая 11 протофиламентов, расположена сбоку от А-трубочки и использует 4 из ее протофиламентов. За счет этого она имеет вид также замкнутой (правда, не совсем округлой) трубки. Синглеты и дуплеты вместе с многочисленными другими белками образуют сложный цитоскелет жгутиков (рис. 2.17). Вместе с динеином в качестве моторной молекулы он осуществляет биение жгутика. Подвижная общая структура, которая проходит по длине жгутика и имеет диаметр 200 нм, носит название **аксонема** (от греч. *ахон* — ось, *пéта* — нить).

Динеин жгутиков представляет собой очень сложную АТФазу, активируемую тубулином. Динеин так называемых «рукояток» имеет, например, массу едва ли достигающую 2 МДа и состоит из примерно 12 различных протомеров. В ЭМ он выглядит как многочленная структура. Динеиновые рукоятки, которые отходят от А-трубочек и направлены к соседним В-трубочкам, могут передвигать соседние дуплеты друг относительно друга — здесь также работает модель скользящих волокон (см. рис. 6.6). Радиальные «спицы» и нексиновые мостики преобразуют получающиеся в результате продольные сдвиги в характерные изгибы жгутика.

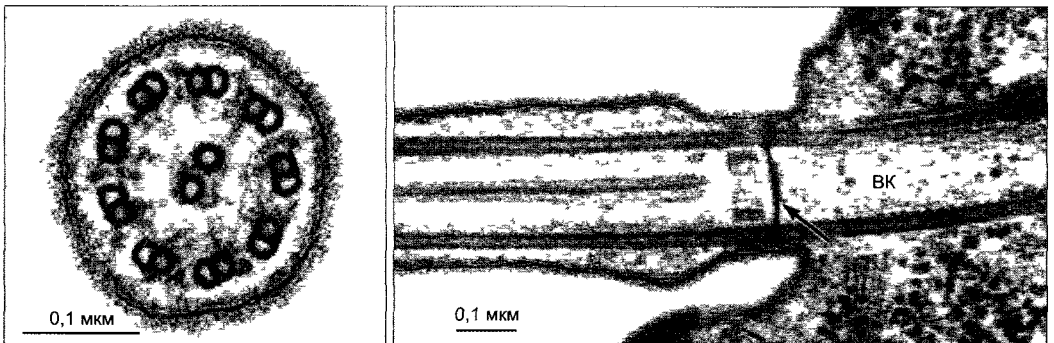


Рис. 2.16. Жгутик *Scourfieldia caeca* — зеленой жгутиковой водоросли (электронная микрофото-съемка М. Melkonian).

Слева — поперечный разрез, справа — основание жгутика с базальным телом на продольном разрезе. Центральные синглеты, которые отсутствуют в базальном теле, начинаются только на расстоянии 100 нм кнаружи от этой пластинки. На поперечном срезе не очень четко видны динеиновые рукоятки и радиальные спицы; ВК — базальное тело, стрелка — базальная пластинка у перехода базального тела в жгутик

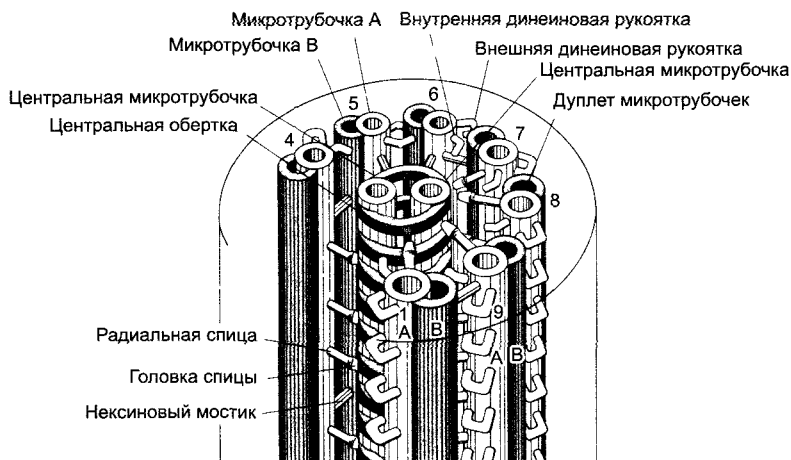


Рис. 2.17. Схема ультраструктуры эукариотического жгутика (по P. Satir)

Обе центральные микротрубочки (синглеты) окружены спиральным влагалищем, с которым периферические дуплеты связаны через эластичные радиальные спицы. В каждом дуплете А-микротрубочка (показана светлым) непрочно соединена с В-микротрубочкой (показана темным) соседнего дуплета эластичной белковой «рукой» (нексин). Каждая А-микротрубочка, кроме того, несет внутреннюю и внешние динеиновые рукоятки. Отсчет дуплетов начинается от плоскости симметрии синглетов с 1 и продолжается в направлении динеиновых рукояток (при рассмотрении в направлении от основания к свободному концу жгутика — по часовой стрелке). Для большей наглядности показано только 7 дуплетов; отсутствие дуплетов 2 и 3 отражено в прерывании круга, который отмечает положение плазматической мембраны

Поверхность жгутиков у разных организмов может различаться. Перистые жгутики снабжены расположенными по их бокам нитевидными **мастигонемами** (от греч. *mástix* — жгутик), за счет чего сильно увеличивается трение о воду (см. рис. 11.20, А—С; 11.72, F). Мастигонемы образуются в аппарате Гольджи как **оформленный секрет** и доставляются путем направленного экзоцитоза на поверхность жгутика. **Гладкие жгутики** отличаются удлиненной тонкой верхушечной зоной, в которую входят только синглетные микротрубочки.

Каждый жгутик прикрепляется в периферической цитоплазме **базальным телом** — коротким цилиндром из 9 триплетов микротрубочек (трубочки А, В, С); центральные синглеты отсутствуют (см. рис. 2.16; 2.18). Базальное тело ориентировано перпендикулярно к поверхности клетки. При возникновении жгутиков оно функционирует как центр образования, от которого вырастает жгутик. В переходной зоне между базальным телом и телом жгутика С-трубочки заканчиваются и берут начало обе синглетные трубочки. Трубочки А

и В базального тела продолжают в 9 дуплетах аксонемы. Базальные тела имеют также функцию ЦОМТ, а плюс-концы микротрубочек жгутиков находятся на свободном конце жгутика.

Структура базальных тел идентична структуре **центриолей**. Они встречаются в основном попарно. В клетках, имеющих базальные тела, чаще всего они функционируют как пары центриолей, но, что примечательно, центриоли не всегда служат полюсами веретена деления.

В свое время ошибочно предполагали, что центриоли являются центрами образования аппарата веретена. Однако имеются организмы и без центриолей, например все покрытосеменные¹, которые тем не менее вполне способны образовывать веретено деления при митозе, но не образуют жгутиков (и поэтому так-

¹ Кроме того, без центриолей обходятся клетки красных водорослей (*Rhodophyta*), часть зеленых водорослей (*Conjugatae*) и часть голосеменных. Клетки многих грибов также лишены центриолей. — *Примеч. ред.*

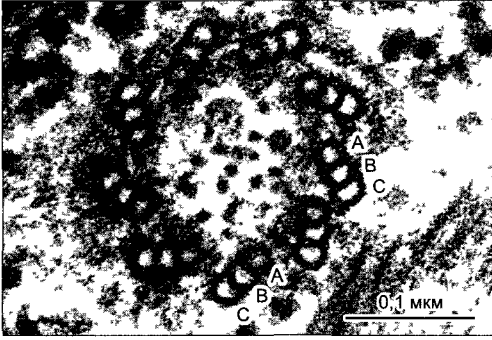


Рис. 2.18. Базальное тельце *Scourfieldia*, поперечный разрез (электронная микрофото-съемка М. Melkonian).

В триплетах микротрубочек местами различимы протофиламенты на поперечном срезе. Только самые внутренние микротрубочки триплета (А) комплекты; обе косо направленные наружу микротрубочки В и С желобчатые, они имеют несколько протофиламентов, общих с соседней микротрубочкой, расположенной ближе к середине. С-микротрубочки заканчиваются у базальной пластинки, А и В продолжают в дуплетах аксонемы жгутика.

же не имеют сперматозоидов, так что сближение ядер гамет у этих растений осуществляется за счет быстро растущей пыльцевой трубки — сифоногамия). Таким образом, центриоли — это потенциальные базальные тела, которые при необходимости могут перемещаться к поверхности клетки и там разрастаться в жгутики. Во время митоза они в первую очередь занимают полюса веретена, за счет чего обеспечивается их равномерное распределение по дочерним клеткам.

Базальные тела (и соответственно центриоли) возникают не путем деления из подобных себе, а каждый раз образуются заново. Правда, часто это происходит в непосредственной близости от базальных тел/центриолей, которые, очевидно, оказывают индуцирующее действие. Базальные тела высокоразвитых папоротникообразных и голосеменных¹, которые еще образуют сперматозоиды (в некоторых случаях со жгутиками в числе свыше 1 000 на клетку), возникают в сферической обла-

¹ Имеются в виду прежде всего саговниковые (*Cycadales*) и гинкговые (*Ginkgoales*). — *Примеч. ред.*

сти уплотненной цитоплазмы — так называемых **блефаропластах** (греч. *blépharon* — ресница). Блефаропласты (рис. 2.19) представляют собой четко структурированную форму **центроплазмы** = **центросомы** — обычно структурно не означенную область плазмы, которая функционирует как ЦОМТ и, например, у лиственных центриолей цветковых растений организует полюса веретена ядерного деления.

Базальные тела чаще всего закрепляются сложной системой микротрубочек в цитоплазме, часто будучи еще связанными с клеточным ядром. Микротрубочки в

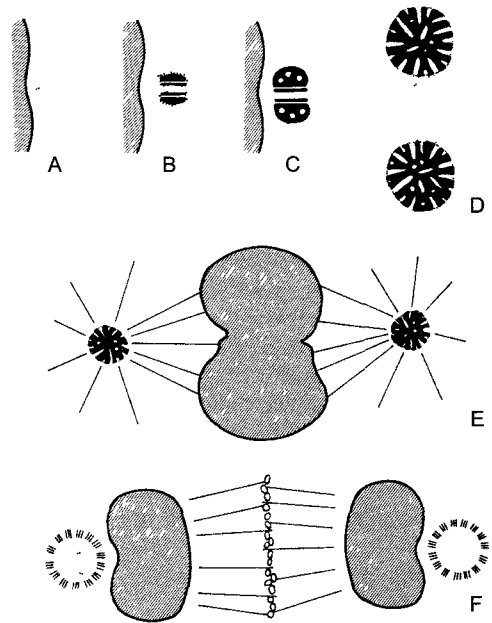


Рис. 2.19. Возникновение заново центриолей/базальных тел при микроспорогенезе водного папоротника *Marsilea* (по Р.К. Hepler):

А—С — в уплотненной части цитоплазмы вблизи ядерной оболочки возникает симметричная структура из 2 блефаропластов. Они разделяются перед ближайшим ядерным делением (**Д**) и образуют два полюса веретена (**Е, F**). Из каждого блефаропласта получается в конечном счете примерно 150 базальных телец имеющих жгутики сперматозоидов. Весь процесс в целом показывает, что такие комплексные характерные структуры, как центриоли или же базальные тельца, могут возникать *de novo*

свою очередь часто ассоциированы с характерными волокнистыми структурами двух видов. Поперечнополосатые волокна системы I построены из нитей толщиной 2 нм. В качестве главного компонента они содержат белок ассемблин массой 34 кДа и не способны к сокращению. Сократимые волокна системы II построены из нитей толщиной 4—8 нм и содержат центрин.

2.2.3. Клеточное ядро

Генетическая информация всех клеток, как прокариот, так и эукариот, заключена в последовательности нуклеотидов молекул ДНК. У эукариот ДНК содержится прежде всего в ядре, но также в митохондриях и пластидах. Ядро — это основная структура для хранения и размножения (репликации) ДНК, а также для синтеза (транскрипции) и созревания (процессинга) РНК. Все эти процессы происходят в **нуклеоплазме (= кариоплазме)**, которая ограничена от окружающей цитоплазмы двухслойной **ядерной оболочкой** (англ. nuclear envelope). Она соответствует сферической цистерне ЭР. Отличительная особенность ядерной оболочки — многочисленные поровые комплексы для обмена макромолекулами между ядром и цитоплазмой. Молекулы тРНК, иРНК и образующиеся в ядрышке прерибосомы покидают пространство ядра через эти поровые комплексы, а специфичные для ядра белки проникают через них в ядро (см. рис. 2.20; 7.9; 7.17).

Внутри ядра мембран нет, но имеются молекулы ДНК длиной в сантиметры и дециметры (1—100 млрд Да). Необходимый функциональный и структурный порядок обеспечивается своего рода ядерным скелетом — **ядерным матриксом**. В этом геле из структурных белков распределен дезоксирибонуклеиновобелковый комплекс — **хроматин**. В нем главенствующую роль играют основные гистоны как белки, непосредственно взаимодействующие с ДНК. Имеются различные степени уплотнения (конденсации) хроматина. Хроматин, участвующий в репликации или транскрип-

ции, находится в ядре в деконденсированной форме (**эухроматин**). Особенно плотные «хромоцентры», напротив, очень плотно конденсированы и генетически неактивны (**гетерохроматин**). То же самое относится и к компактным **хромосомам** во время делений ядер. **Активация генов** как предпосылка для транскрипции достигается различными негистонными белками, прежде всего факторами транскрипции (ТФ), связывающимися с определенными локусами последовательностей ДНК. Различные варианты подавления и активации генов обуславливают дифференцировку клеток тканей многоклеточных организмов (**дифференциальная экспрессия генов**).

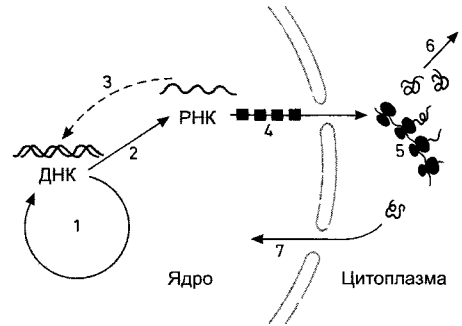


Рис. 2.20. «Центральная догма» молекулярной биологии гласит, что поток информации в клетке идет от ДНК через РНК к белкам: «ДНК создает РНК, РНК создает белок».

Однако ДНК служит не только матрицей для синтеза РНК (транскрипция 2), но еще и осуществляет собственное размножение (репликация 1). От РНК возможен однозначный обратный перевод в последовательности ДНК (обратная транскрипция 3, происходящая, в частности, у РНК-вирусов, которые встраивают свой геном в ДНК клетки хозяина). У эукариот эти процессы и процессинг вновь образованной РНК (4) происходят внутри пронизанной порами ядерной оболочки. Образованные в ядре и процессированные молекулы РНК становятся в цитоплазме активными при синтезе белка на рибосомах (трансляция 5). Многие белки в качестве ферментов управляют обменом веществ и энергии в клетке (6); другие же мигрируют в ядро (7), где они, например, принимают участие в репликации и транскрипции или берут на себя важные функции в хроматине как белки, сопутствующие ДНК

Большинство молекулярных и надмолекулярных структурных компонентов клеточного ядра — функциональные и недолговечные структуры. Ядерная оболочка и ядрышки распадаются, например, на начальных стадиях деления и только в его конечной фазе образуются заново. Ядерный скелет проявляет себя так же как динамическая структура. Его молекулярные компоненты меняются в **клеточном цикле** — характерной последовательности событий между ядерными делениями и во время них. Единственный компонент ядра, который, один раз возникнув путем репликации, в нормальной ситуации не подвергается никакому преобразованию или разложению, — это ДНК, несущая наследственную информацию (гены).

Между объемом клеточного ядра как обширного архива генетической информации в эукариотической клетке и общим объемом цитоплазмы в нормальном случае имеется соотношение объемов примерно 1 : 10. Оно сохраняется постоянным при изменении объема клетки. Крупные, богатые цитоплазмой клетки чаще всего имеют также крупные ядра, которые почти всегда отличаются увеличением в несколько раз содержащегося в них набора хромосом (см. 2.2.3.5).

2.2.3.1. Хроматин

Большая часть ядерной ДНК находится в комплексе с гистонами. **Гистоны** имеются у подавляющего большинства эукариот. (Исключение составляют только динофлагелляты¹ — см. рис. 11.70, — хроматин которых организован иначе. Однако во всем остальном эти одноклеточные организмы — типичные эукариоты.) Соотношение по массе гистон/ДНК составляет примерно 1 : 1. Гистоны встречаются в живой клетке только в комплексе с ДНК. Они синтезируются синхронно с ДНК в фазе репликации клеточного цикла (S-фазе) в цитоплазме и сразу же перемещаются в ядро. ДНК, имеющая сильно кислую ре-

акцию, притягивает как полианион молекулы гистонов, которые, в свою очередь, за счет наличия многочисленных остатков лизина и аргинина имеют щелочную реакцию ($pI \approx 12$) и представляют собой поликатионы (табл. 2.1)¹. Расположение в ряд от H1 до H4 отражает уменьшение доли лизина и увеличение доли аргинина. Гистоны, особенно H3 и H4, лишь незначительно изменились в ходе эволюции. Однако имеются специфичные для определенных тканей вариации, которые могут быть обусловлены дифференциальной активностью несколько отличающихся друг от друга кодирующих гистонов генов (изотипы) или же обратимыми модификациями молекул гистонов после трансляции (ацетилирование или фосфорилирование отдельных аминокислот; см. 7.2.2.2).

Четыре гистона — от H2A до H4, которые имеют сходные размеры и конфигурации молекул, самостоятельно, даже без ДНК, образуют плоско-эллипсоидные четвертичные структуры. В этих частицах диаметром 10 нм и толщиной 5 нм имеются 2 молекулы каждого из составляющих гистонов. Поэтому их называют гистонными октамерами, а их компоненты — гистоновыми ядрами (*histone cores*). Каждый октамер по диаметру, вдоль которого находятся N-концы молекул гистонов с особенно щелочной реакцией, охвачен петлей ДНК, представляющей собой отрезок длиной в 145 пар нуклеотидов (п. н.) (рис. 2.21). Двойная спираль ДНК делает при этом не более 2 оборотов вокруг октамера гистона, а затем идет к следующему. Промежуточный участок длиной примерно 60 п. н., **линкер** (англ. *linker* — соединитель), является предпочтительным местом атаки эндонуклеаз. В соответствующих опытах с расщеплением эндонуклеазами сюда присоединялись нуклеогистонные комплексы, имеющие единую массу частиц, — **нуклеосомы**. В ЭМ очень рыхлый хроматин, свободный от H1, образует типичную структуру «нитки жемчуга» (рис. 2.22, А).

¹ В последнее время гистоны в очень ограниченном количестве обнаружены и у динофлагеллят. — *Примеч. пер.*

¹ Поэтому гистоны называют основными (или реже — щелочными). — *Примеч. ред.*

Таблица 2.1 Обзор основных пяти типов гистонов

Обозначение	Молекулярная масса, кДа	Молекулярная форма
H1	>24	С 2 положительно заряженными доменами (С- и N-концы) и глобулярным центральным доменом
H2A	≈18,5	Глобулярная, N-терминальная
H2B	≈17	Домены с уплотненным расположением
H3	15,5	Основные остатки аминокислот по бокам
H4	11,5	Расставленная

Картина изменяется, когда добавляется H1. Этот гистон с большой молекулярной массой (в ходе эволюции менее консервативный) не участвует в построении октамеров или же нуклеосом, однако может тесно связывать друг с другом нуклеосомы путем специфичного для определенных последовательностей присоединения к **линкерной ДНК** и к занятым ДНК октамерам. H1 называют поэтому **линкерным**

гистоном. Он вызывает конденсацию хроматина, который с увеличением доли H1 становится все более компактным (рис. 2.22, В—D). При этом сначала образуются нуклеофиламенты (= элементарные, или базисные, фибриллы) с поперечным диаметром 10 нм, при продолжающемся уплотнении — различные дополнительные структуры, например соленоиды (спиральные структуры с 6 нуклеосомами на оборот; от греч. *solén* — трубка), менее правильные ломаные структуры или гранулы из нуклеосом — **нуклеомеры**. Наконец, возникает нитевидная структура толщиной примерно 35 нм — **хроматиновая фибрилла**. Двойная спираль ДНК, содержащаяся в хроматиновой фибрилле, будучи вытянутой, длиннее более чем в 20 раз.

Еще более высокая степень упаковки хроматина встречается во время деления клетки. Различные негистонные белки образуют в это время нитевидный скелет хромосомы, от которого по всем направлениям отходят хроматиновые фибриллы в виде боковых петель. Уже при световой микроскопии видны **хромонемы**, имеющие поперечное сечение 0,2 мкм (см. 2.2.3.7). Крайняя степень упаковки хроматина достигается, наконец, путем прогрессирующего скручивания хромосом в метафазе митоза, а еще более выражена она при мейозе (см. рис. 2.23; 2.24, 2.29, F; 2.35, F—H). Двойная спираль ДНК была бы в вытянутом состоянии более чем в 10 000 раз длиннее, чем в сильно конденсированной хромосоме.

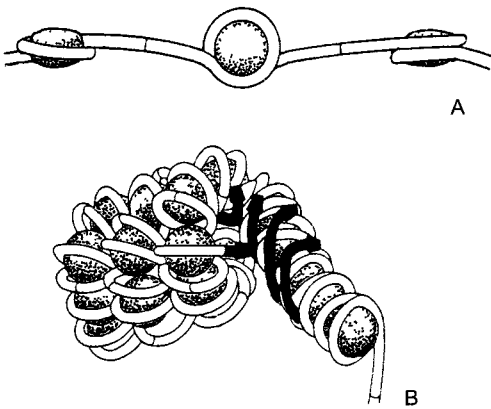


Рис. 2.21. Нуклеосомы (схематично)

А — «нитка жемчуга» 3 гистонных октамера (показаны точками) окружены левозакрученной петлей двойной спирали ДНК и соединены участком ДНК, поперечные штрихи: места действия нуклеазы *Microcococcus*, **В** — супрануклеосомальные структуры, которые образуются с помощью H1, справа — нуклеофиламент, слева — фибрилла хроматина (здесь H1 не показан)

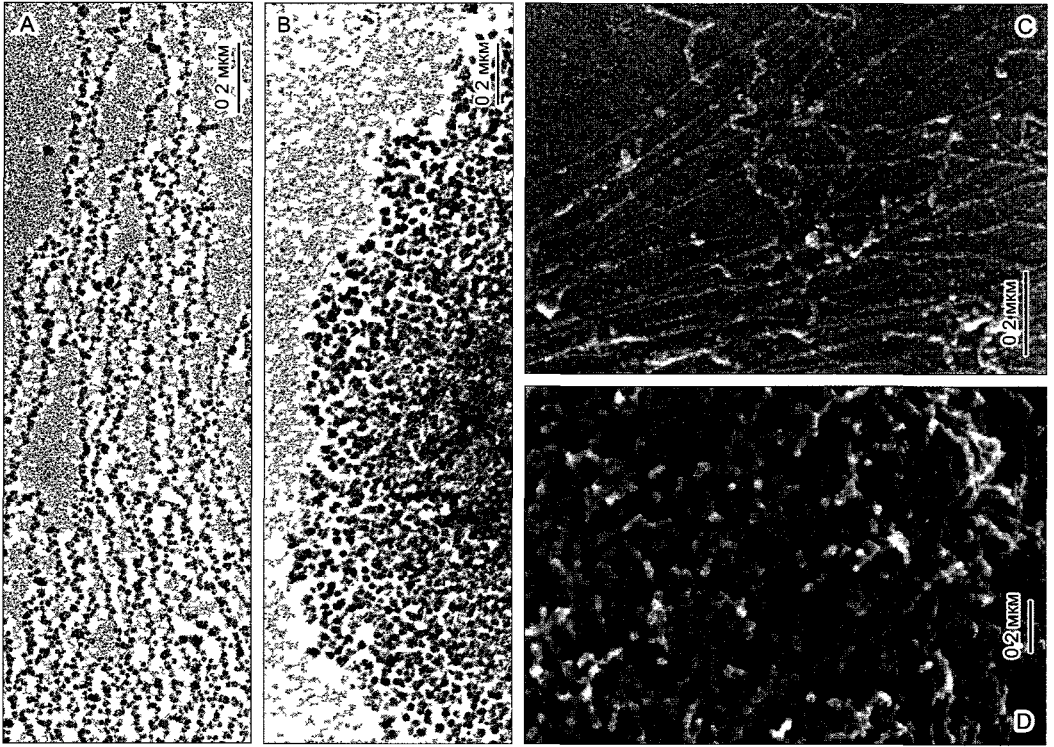


Рис. 2.22. Выделенный хроматин из ядер лука репчатого *Allium cepa* (А В) и ячменя *Hordeum vulgare* (С, D — при растровой электронной микроскопии) (электронная микрофотосъемка А В — Н Zentgraf РЭМ-изображения С D — G Wanner)

А — «нити жемчуга» расплетенного хроматина при низкой ионной силе **В** — супрануклеосомальные структуры при физиологической концентрации соли (100 мМ NaCl) **С** — хроматин после обработки протеиназой К рядом с голый ДНК видны нуклеофиламенты и хроматиновые фибриллы, **Д** — после кратковременной обработки протеиназой К из хромосомы выступают прежде всего хроматиновые фибриллы

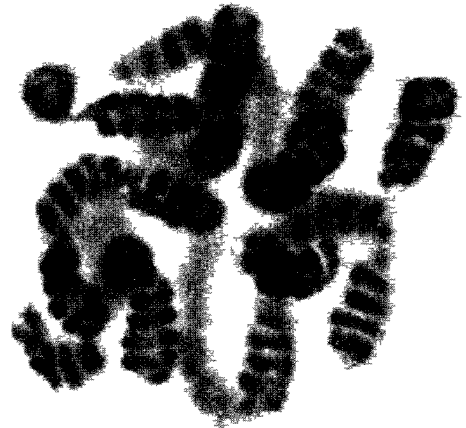


Рис. 2.23. Спиралевидная структура хромосом при мейозе у *Tradescantia virginiana* (4050×) (по С D Darlington L F La Cour)

В противоположность неактивному, конденсированному хроматину, **активный хроматин** крайне рыхлый. Гистоны в прилегающих областях модифицированы за счет метилирования, ацетилирования или фосфорилирования, что снижает их сродство с ДНК. Сама ДНК становится из-за этого более легко доступной для факторов транскрипции и репликационных и транскрипционных ферментов, но также и особенно чувствительной к ДНКазе I. **Факторы транскрипции** (transcription factors, TF) присоединяются, специфично узнавая соответствующие последовательности, к промоторным участкам ДНК, которые расположены перед генами, и дают начало их транскрипции (см. 7.2.2.2).

2.2.3.2. Хромосомы и кариотип

Термин «хромосома» (от греч. chróma — цвет, из-за того что конденсированные хромосомы хорошо окрашиваются красителями) был предложен более 100 лет назад анатомом В. Вальдейером. После того как стало известно, что ДНК является носителем генетической информации, понятие «хромосома» стали часто применять ко **всем** структурам, несущим гены, так что этот термин часто фигурирует и применительно к пластидам и митохондриям, к бактериям и даже к вирусам, хотя там гистоны не участвуют в структурировании ДНК и отсутствуют характерные циклы конденсации/деконденсации. Совокупность всех генов или же несущих гены структур организмов носит название **гено́м** (греч. génos — потомство, род). Наряду с ядерным геномом (**нуклеомом**) в растительной клетке имеется еще **пластом** (геном пластид) и **хондром** (= **хондриом**) митохондрий (см. 7.2.1), которые меньше нуклеома (см. рис. 7.4). Размер генома в настоящее время чаще всего дается как общее число пар оснований ДНК (см. табл. 7.2).

Набор хромосом, содержащийся в ядрах представителей одного вида, называется его **кариотипом**. Этот термин охватывает всю совокупность свойств хромосом, рассматриваемых цитологией (размер, облик, число). Кариотип — особенно важный признак для генетики, систематики и филогении. Число однородных хромосомных наборов в ядре определяет **степень его плоидности** (*n*). Ядра с одинарным набором хромосом являются гаплоидными (1 *n*; haplóos — простой). Соматические клетки (клетки тканей) у папоротнико-

образных и семенных растений преимущественно диплоидны¹ (2*n*). Ядра чрезвычайно больших размеров чаще всего полиплоидны: они содержат от нескольких до многих копий генного и хромосомного набора соответствующего вида. Клетки с искусственно полученными полиплоидными ядрами и сами имеют соответственно большие размеры. Под **значением С** понимают общее количество гаплоидного генома, выражаемое в пикограммах (1 пг = = 10⁻¹² г). Значение С бактерии *Escherichia coli* составляет 0,04 пг, табака — 1,6 пг, кукурузы — 7,5 пг, а у некоторых лилий превышает 30 пг.

Отдельные хромосомы одного набора содержат различные части генетической информации и соответственно чаще всего имеют также различный облик (см. рис. 2.24). Схематическое изображение гаплоидного набора хромосом фигурирует в литературе под названиями **карио-**, или **иднограмма** (см. рис. 10.10; бокс 7.1С). Кариотипизация основывается на исследовании с помощью светового микроскопа той стадии ядерного деления, на которой хромосомы максимально конденсированы (метафаза, см. 2.2.3.5). При этом особенно важны следующие признаки хромосом (см. рис. 2.24): длина, положение центромеры, наличие или отсутствие области ядрышкового организатора и гетерохроматические участки. Центромера (= первичная перетяжка; от греч. kéntron — центр, mégos — часть) — это такое узкое место хромосомы, где хромосомы при перемещении начинают расходиться и где прикрепляются микротрубочки веретена деления. Эти микротрубочки оканчиваются в плоской или полукруглой многослойной структуре, которая расположена сбоку центромеры и известна как кинетохор (от греч. kinesis — движение, chóros — место). Центромера разделяет хромосому на два плеча, относительная длина которых может быть от очень близкой до очень разной. Численное выражение соотношения этих

¹ Имеются в виду ткани спорофита. В вегетативных клетках гаметофита (заросток папоротника или вегетативное ядро пыльцы семенных растений) один набор хромосом. — *Примеч. ред.*

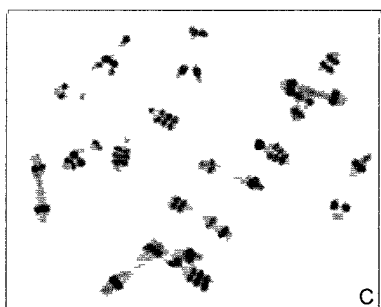
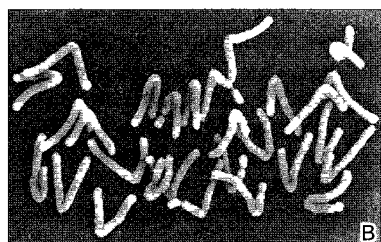
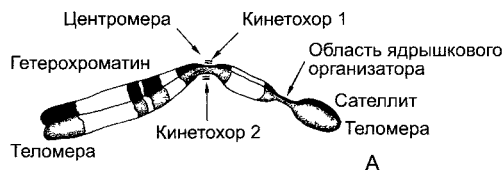


Рис. 2.24. Хромосомы выглядят при ядерных делениях (например, в мета- и анафазе митоза) как компактные единицы. Именно для них и было исходно введено понятие «хромосома» (В — препарат R. Martin, съемка в сканирующем электронном микроскопе G Wanner; С — СМ-фотография D. Schweizer):

А — схема SAT-хромосомы с обоими теломерами, центромерой с обоими кинетохорами (местами прикрепления микротрубочек аппарата веретена), полосами гетерохроматина (дополнительных участков на теломерах и в области центромер), а также характерной для SAT-хромосом областью ядрышкового организатора (NOR) и гетерохроматическим сателлитом. Хромосома расщеплена по длине на 2 хроматиды, которые позже станут дочерними хромосомами; **В** — хромосомы в анафазе у ячменя *Hordeum vulgare*, двойной набор хромосом $2n = 28$, хорошо различимы в каждом наборе дочерних хромосом 2 SAT-хромосомы, 4 NOR и 4 сателлита (1880 \times); **С** — хромосомный набор *Anemone blanda* ($2n = 16$); гетерохроматические полосы (за исключением тех, которые на центромерах) выделены способом дифференциальной окраски (600 \times)

длин — **центромерный индекс** (отношение длины короткого плеча к длине всей хромосомы). У хромосом некоторых (немногих) видов, например у ожики (*Luzula*), центромеры вообще невозможно выявить, а нити веретена прикрепляются ко многим местам хромосом («диффузные» центромеры).

На концах хромосом формируются особые **теломеры**. Чтобы предотвратить слияние хромосом, которое возможно, например, после образования хромосомных мостиков, кроссинговер в теломерных районах не происходит (см. 7.2.1.1). С помощью специальных белков может осуществляться прикрепление теломер к ядерной оболочке. ДНК теломер отличается обширными повторами последовательностей. Репликация этой ДНК производится особой **теломеразой**, работающей с РНК.

Опыты по обработке клеток эндонуклеазами показывают, что каждая хромосома имеет только один тяж ДНК (после репликации в S-фазе клеточного цикла два тяжа) (**одноцепочечная модель**). После того как стало возможным секвенирование ДНК, все чаще и чаще становятся известными полные последовательности целых хромосом и геномов. Благодаря этому в настоящее время выяснены многие детали организации последовательностей ДНК хроматина, например относительное положение и особая структура стартовых мест репликации ДНК (origins), кодирующие и некодирующие участки последовательностей, экзоны и интроны или регулятивные и множественные последовательности. Все это мы рассмотрим в разделах 7.2.1 и 7.2.2.

2.2.3.3. Ядрышки и прерибосомы

Ядрышки — это места биосинтеза рибосом. Они хорошо различимы уже при световой микроскопии как компактные, плотные структуры в ядрах. Каждое ядрышко пронизано отрезком хромосомной ДНК, который обозначается как **область ядрышкового организатора** (nucleolus organizer region, NOR) и несет повторяющиеся гены для рРНК за исключением 5S рРНК (рДНК). Хромосомы с ядрыш-

ковым организатором обозначают как сателлитные, или SAT-хромосомы. В метафазе ядрышковый организатор различим даже под световым микроскопом как тонкое место плеча хромосомы (рис. 2.24, А, В). Эта хромосомная структура носит название вторичная перетяжка (первичная соответствует центромере). В гаплоидном наборе хромосом имеется по крайней мере одна SAT-хромосома; у растений она обычно только одна, так что число ядрышек соответствует ploидности: ядра диплоидных клеток тканей содержат 2 ядрышка, триплоидные ядра эндосперма у покрытосеменных — 3.

Гены рРНК представляют собой пример множественных (повторяющихся) последовательностей ДНК. Многочисленные транскрипционные единицы располагаются тандемно друг за другом и отделены более короткими некодирующими промежуточными участками (спейсерами). Каждая транскрипционная единица содержит гены для «крупных» рРНК всегда в одной и той же последовательности и транскрибируется как единое целое. Первичный транскрипт — пре-рРНК — потом расщепляется на отдельные рРНК и освобождается от фланкирующих последовательностей, а остатки рибозы и основания местами метилируются. Для этого ядрышко имеет свой механизм, отличный от функций прочего пространства ядра¹.

Рибосомальная ДНК свободна от нуклеосом. Ее транскрипция осуществляется постоянно присутствующей в ядрышке РНК-полимеразой I, лишь незначительно чувствительной к аманитину. На транскрипционных единицах плотно расположены в ряд молекулы РНК-полимеразы I. Каждая такая единица синхронно транскрибируется примерно 100 раз. Кроме этого, высокая скорость синтеза обеспечивается высокой повторяемостью генов рРНК. У высших растений достигается крайняя степень повторяемости (у пшеницы до 15 000 копий на ядро, у тыквы до 20 000, у кукурузы до 23 000). Это проявление того,

что потребность в рибосомах, особенно в растущих клетках, невероятно велика. Поскольку срок жизни рибосом составляет всего лишь несколько часов, набор рибосом таких клеток должен постоянно возобновляться. Размер ядрышек соответствует интенсивности биосинтеза белка в клетке. В клетках, которые не синтезируют белков (например, генеративные клетки пыльцевых трубок), ядра содержат лишь маленькие ядрышки или вообще лишены их.

По мере созревания транскриптов все больше встречаются также рибосомные белки, затем готовые **прерибосомы** в качестве непосредственных предшественни-

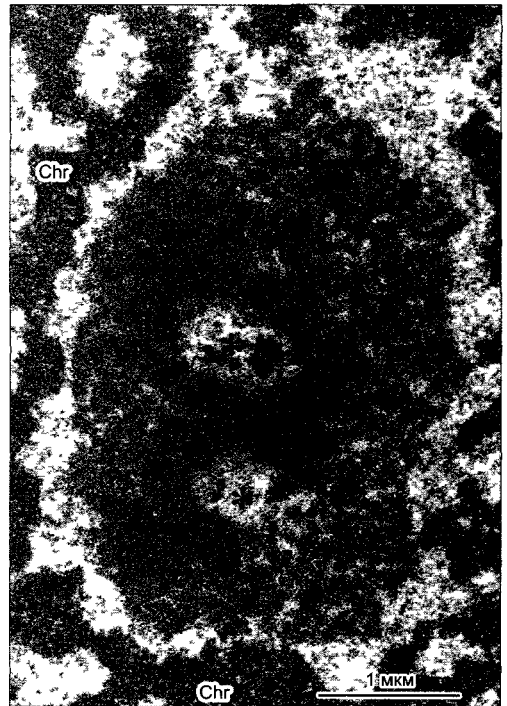


Рис. 2.25. Ядрышко в ядре клетки корневой меристемы *Allium cepa* (лук репчатый) (электронная микрофотография Н. Falk)

Места локализации ядрышкового организатора (*) окружены плотно упакованным фибриллярным материалом. Он содержит первичные транскрипты, тогда как в наружной, гранулярной зоне скапливаются прерибосомы; Chr — хроматин

¹ В районе ядрышка сосредоточены особые малые ядерные РНК (мяРНК), а также ферменты, осуществляющие процессинг РНК, которые часто кооперируются с мяРНК. — *Примеч. ред*

ков больших и малых субъединиц рибосом отделяются от ядрышка и перемещаются к поровым комплексам ядерной оболочки.

Последовательность этих процессов во времени отражается в **структуре ядрышек** (рис. 2.25), где имеются три различные зоны. В ядрышковом организаторе рДНК уложена в форме петель и изгибов и окружена тонким нитчатым материалом (фибриллярные центры); эти центры — места транскрипции. К периферии от них нитчатый материал уплотняется в **плотные фибриллярные зоны** — места процессинга. Наконец, в **гранулярной зоне** на периферии ядрышка скапливаются прерибосомы

2.2.3.4. Ядерный матрикс и ядерная оболочка

Если у выделенных ядер разрушить мембраны оболочки детергентами и осторожно удалить все растворимые белки, то даже после обработки нуклеазой останет-

ся студенистая рыхлая структура, которая по форме и размеру еще соответствует исходному ядру. Этот **ядерный матрикс** (nuclear matrix, **ядерный скелет**) состоит из смеси различных белков. С ним тесно связаны части хромосом, участвующие в репликации или транскрипции. То же относится и к ферментам репликации ДНК, и к РНК-полимеразам. Они прикрепляются к ядерному скелету и протягивают ДНК вдоль себя. С помощью иммунофлуоресцентной микроскопии удалось показать, что транскрипция и дальнейшее созревание РНК-продуктов сосредоточены у определенных мест ядерного пространства, где в массе скапливаются все необходимые факторы и ферменты. Даже на самой ДНК с некоторыми промежутками располагаются последовательности для прикрепления ядерного матрикса, и между этими пунктами фиксации ДНК образует петли, которые, несмотря на линейность хромосомной ДНК, ведут себя как кольцевая ДНК. В каждой такой петле транскрипция или же репликация может регулироваться не-

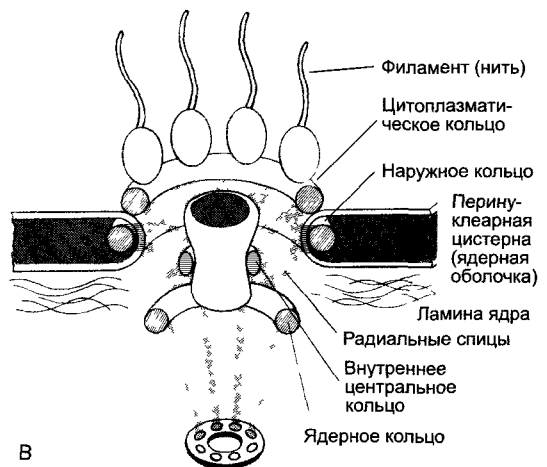
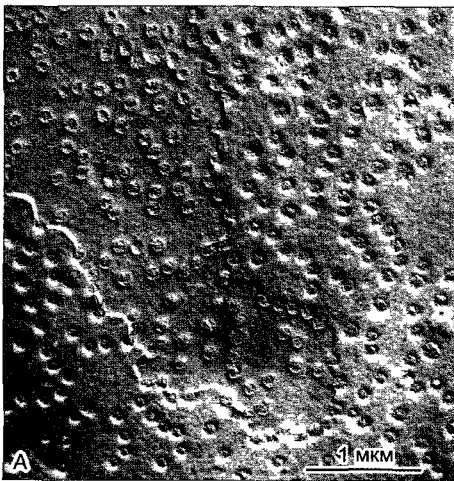


Рис. 2.26. Поровые комплексы ядерной оболочки (А — электронная микрофотография V Speth).

А — ядерная оболочка *Allium sera*, замораживание-скальвание, **В** — модель ультраструктуры порового комплекса. В перинуклеарной цистерне находится наружное кольцо со спицами, которое вместе с ядерным и цитоплазматическим кольцами несет радиальные спицы. Области между спицами уплотнены аморфным материалом. Цитоплазматическое кольцо несет 8 субъединиц, от которых отходят в цитоплазму нити (филаменты). Спицы держат над внутренним кольцом центральную трубковидную пробку (центральную гранулу). Через нее проходят различные частицы, которыми обмениваются ядро и цитоплазма.

зависимо от соседней петли той же хромосомы.

Непосредственно внутри ядерной оболочки ядерный матрикс уплотняется в **ядерную пластинку** (nuclear lamina), которая у растений выражена не так четко, как во многих ядрах клеток животных. Она состоит из характерных белков — **ламинов**. Разрушение ядерной оболочки при делении ядра сопровождается сильным фосфорилированием ламинов. Наоборот, формирование ядерной оболочки заново при образовании дочерних ядер связано с дефосфорилированием ламинов. Остальной ядерный скелет также частично исчезает при ядерном делении, и в компактных хромосомах можно выявить только **хромосомный скелет** гораздо более простого строения.

Ядерная оболочка во многих местах находится в непосредственной связи с цистернами ЭР (ЭС) и несет на своей наружной стороне рибосомы. Этим она проявляет себя как часть ЭР, хотя отличается особым положением между карио- и цитоплазмой и наличием ядерных **поровых комплексов** (англ. nuclear pore complexes, NPC) (рис. 2.26). Через ядерные поры осуществляется транспорт из ядра РНК (например, мРНК, тРНК) и рибонуклеопротеиновых частиц (например, субъединиц рибосом), транспорт внутрь ядра «кариофильных» белков (например, гистонов, ДНК- и РНК-полимераз) и повторное перемещение туда и обратно определенных белков и комплексов, которые курсируют между пространствами ядра и цитоплазмы (например, импортины; см. 7.3.1.4, рис. 7.17). На 1 мкм² ядерной оболочки может быть до 80 ядерных поровых комплексов.

Поровые комплексы, которые выглядят очень сходно у всех эукариот, имеют очень сложное строение (рис. 2.26, В). Масса всего комплекса, составляющая более 100 МДа, превосходит массу одной рибосомы в 10—30 раз. В его построении участвует от 30 до более 100 белков. Они известны под названием **нуклеопоринов**. Многие нуклеопорины содержат многократно повторяющуюся последовательность из двух аминокислот: фенилаланин—глицин. Это указывает на филогенетическое родство нуклеопоринов.

2.2.3.5. Митоз и клеточный цикл

Под митозом мы понимаем наиболее частую форму клеточного деления (**кариокинеза**). В результате него из одного ядра получается два дочерних. Название происходит от появления при митозе конденсированных хромосом (от греч. mitos — нить, первые детальные исследования митозов были проведены Э. Страсбургером¹, основателем этой книги, на растениях и В. Флеммингом — на животных с особенно длинными хромосомами, рис. 2.27). Перед каждым митозом в **интерфазе** (фазе между двумя следующими друг за другом делениями) находящаяся в клетке генетическая информация реплицируется. Митоз — это такой процесс, при котором с помощью веретена деления (= митотическое веретено = аппарат веретена) оба идентичных набора хромосом разделяются точно поровну по двум дочерним клеткам. Митоз с генетической точки зрения является эквационным делением (лат. aequalis — равный). Все клетки, происходящие из одной исходной путем митозов, представляют собой клеточный клон — множество генетически идентичных клеток (от греч. klon — ветвь, побег). В результате мутаций однообразие в клоне может быть нарушено. Митоз часто — но ни в коем случае не всегда — связан с **делением клетки (цитокинезом)**. Последнее, несмотря на эквационное деление ядра, может быть совершенно неравным и приводить, например, к образованию двух дочерних клеток разного размера. Такие **неравные клеточные деления** всегда происходят в начале процессов дифференцировки.

Митоз не характерен для прокариот. Однако и у них обеспечивается равномерное распределение реплицируемого наследственного материала, хотя и посредством совершенно других механизмов (см. 2.3.1), так что и у них имеются клеточные клоны. Клонирование ДНК, т. е. идентичное тиражирование тех или иных последовательностей ДНК в быстро растущих бактериальных культурах, — основной метод генной инженерии.

Ход митоза известен уже примерно более 100 лет. Обычно он подразделяется на пять этапов (рис. 2.27; 2.28). В течение

¹ Честь открытия митоза принадлежит И. Д. Чистякову, который впервые наблюдал его на растительных клетках. Э. Страсбургер был знаком с работой Чистякова, но опубликовал результаты от своего имени на год позже. Русский приоритет в открытии митоза на сегодня несправедливо забыт — *Примеч. ред.*

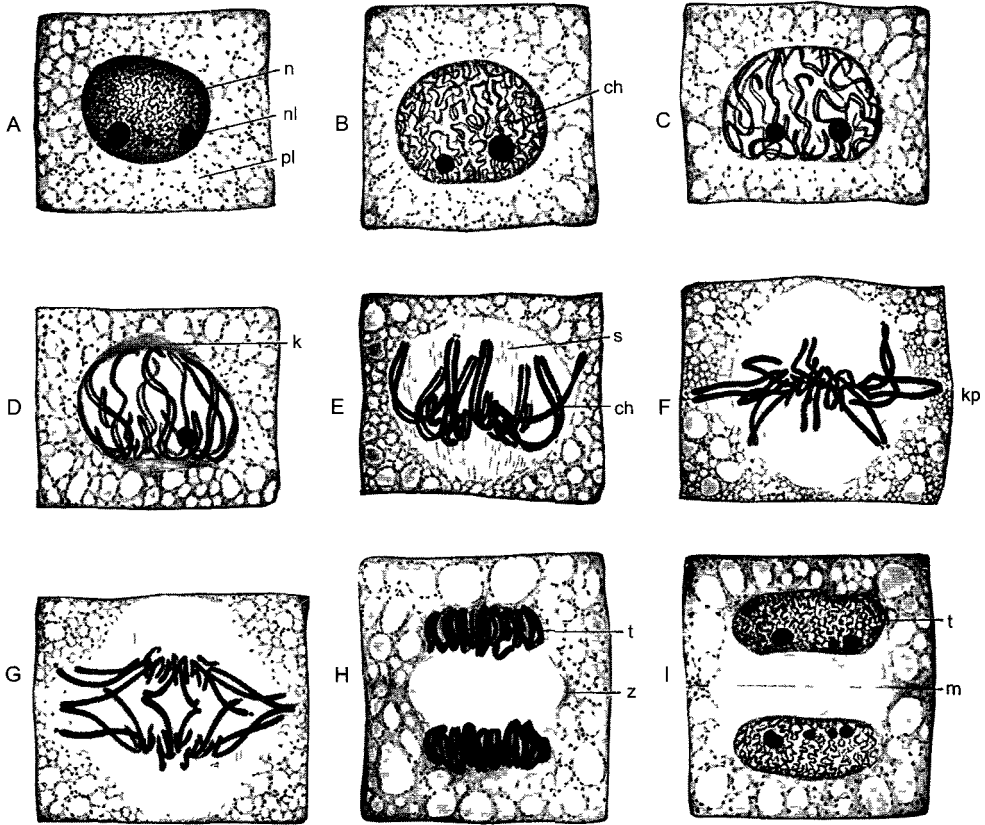


Рис. 2.27. Митоз и деление эмбриональной клетки (кончик корня *Aloe thraskii*) (по G Schaffstein): **А** — интерфаза, **В—Д** — профаза, **Е** — прометафаза, **Ф** — метафаза; **Г** — анафаза; **Н, I** — телофаза и деление клетки (1000х), **п** — ядро; **nl** — ядрышко; **ch** — хромосомы, **pl** — цитоплазма; **s** — веретено, **к** — полярная шапка; **кр** — экваториальная пластинка; **т** — дочерние ядра; **z** — растущая срединная пластинка во фрагмопласте; **м** — клеточная пластинка, которая позже превратится в срединную пластинку новой клеточной стенки

относительно длительной подготовительной фазы — **профазы**, в которой хромосомы медленно конденсируются, чувствительный к механическим воздействиям генетический материал переводится из рыхлой «рабочей» формы в компактную «транспортную» форму (рис. 2.29). При световой микроскопии это выглядит как огрубление хроматиновой структуры, хромосомы становятся различимыми поодиночке, а их плечи как бы рассечены в длину. Происшедшая перед этим репликация ДНК проявляется, таким образом, также и в структуре ДНК. Конденсация хрома-

тина осуществляется белками, из которых основную роль играют связующие гистоны группы H1 и так называемые SMC-белки (аббревиатура SMC происходит от открытого у дрожжей *Saccharomyces* гена *SMC1*, продукт которого обеспечивает стабильность мини-хромосом — Stability of mini-chromosomes).

В цитоплазме во время профазы формируется аппарат веретена. Уже до конденсации хроматина во многих случаях периферические микротрубочки придвигаются друг к другу, образуя **препрофазный пучок**, который обозначает будущий эк-

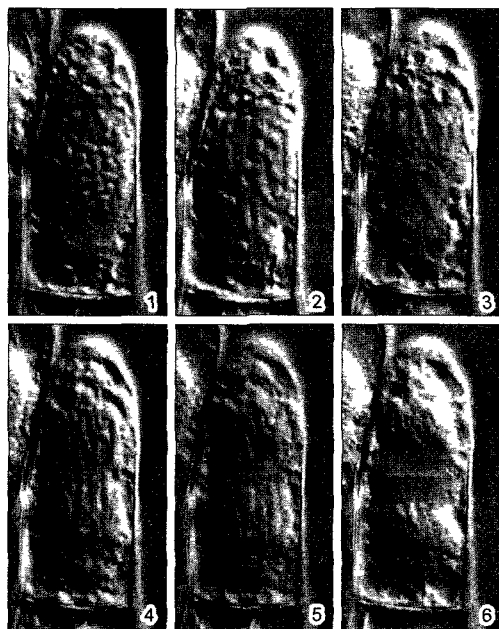


Рис. 2.28. Митоз и клеточное деление в апикальной клетке волоска тычиночной нити *Tradescantia virginiana*, живой препарат (680×) (дифференциально-интерференционный контраст — фото Р. К. Nepler, из J. Cell Biol 100 1985. P. 1365, с разрешения Rockefeller University Press):

1 — конец профазы, четко видны полярные шапки над и под конденсированными хромосомами; **2** — прометафаза (метакинез, длительность 15 мин); **3** — метафаза (15 мин), **4, 5** — анафаза (10 мин); **6** — начинающаяся телофаза и деление клетки путем образования клеточной пластинки

ватор клетки (см. рис. 2.13). Позже микротрубочки группируются в характерное **митотическое веретено** (см. бокс 2.2). Все более крупные цитоплазматические органел-

лы вытесняются из области веретена. Конец профазы наступает тогда, когда распадается ядерная оболочка. Перинуклеарная цистерна при этом быстро разбирается на пузырьки и мелкие цистерны, которые перемещаются к полюсам веретена. После они будут снова использованы при образовании оболочек дочерних ядер.

За профазой следует переходная фаза, в которой сначала кинетохоры хромосом приходят в контакт с микротрубочками веретена и перемещаются на экватор клетки — плоскость симметрии между полюсами веретена (**метакинез** во время так называемой **прометафазы**). Непосредственно после фрагментации ядерной оболочки ядрышки также отделяются от вторичных перетяжек SAT-хромосом¹ и мигрируют из области веретена. Чаще всего они рассеиваются в цитоплазме. Правда, часть материала ядрышек находится адсорбированной на поверхности хромосом и позже переносится ими в дочерние ядра.

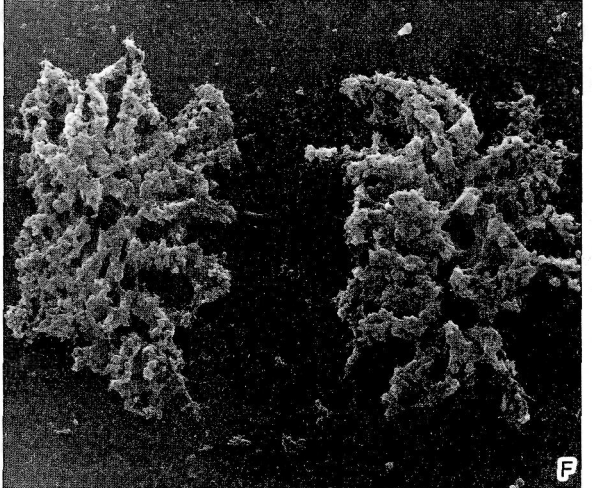
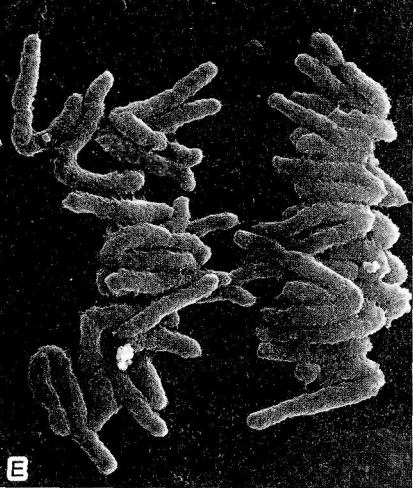
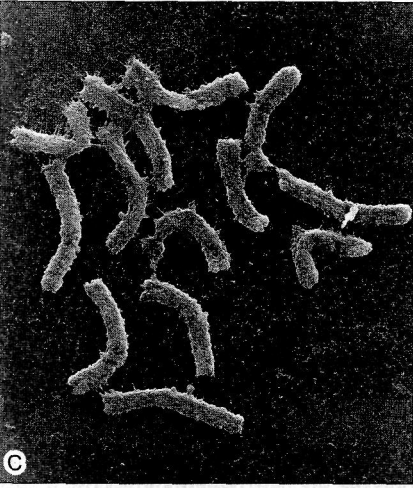
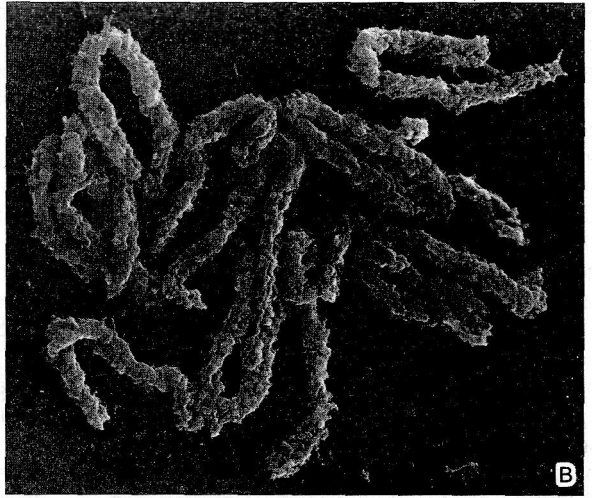
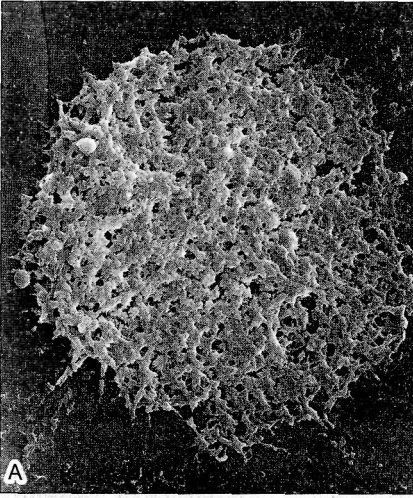
Центромеры отличаются особыми, часто повторяющимися последовательностями ДНК, которые никогда не транскрибируются. Здесь к хромосоме присоединяются многочисленные специфические белки (**CENP**, центромерные белки), которые, в частности, формируют имеющие форму пластинок кинетохоры и прикрепляют их к хромосомальной ДНК. Наружная пластинка кинетохоров имеет большое сродство с плюс-концами микротрубочек веретена, внутренняя — с внутренним хроматином центромер.

Постепенно центромеры хромосом, теперь максимально конденсированных,

¹ ДНК генов рибосомальной РНК остается в составе хромосомы! — *Примеч. ред*

Рис. 2.29. Конденсация и деконденсация хроматина при митозе (по G. Wanner).

A — интерфаза, **B, C** — усиливающаяся конденсация во время профазы и метакинеза, **D** — метафаза (останавливаемая метиламипрофосом, который особенно сильно действует на конденсацию); **E** — анафаза; **F** — деконденсация в телофазе. Для приготовления препаратов из фиксированных кончиков корней ячменя *Hordeum vulgare* была приготовлена суспензия клеток путем ферментативного разложения клеточных стенок. Протопласты лопаются при нанесении на охлажденное предметное стекло. Далее под покровными стеклами препараты подвергают глубокой заморозке, после удаления покровных стекол осторожно обезживают и исследуют в сканирующем электронном микроскопе



располагаются по экватору клетки; их плечи чаще всего направлены в сторону полюсов от «экваториальной пластинки». Так начинается **метафаза** (от греч. *metá* — посередине). На этой стадии лучше всего наблюдать хромосомный набор, используя световой микроскоп (см. рис. 2.24, В, С). С помощью алкалоида колхицина, который вызывает разрушение микротрубочек веретена, митоз можно остановить в метафазе.

Метафаза продолжается сравнительно долго. Это делает возможным правильное расположение только слегка качающихся хромосом в аппарате веретена. Одновременно подготавливается окончательное разделение реплицирующихся хромосом, будущие дочерние хромосомы становятся все четче различимы как их продольно расщепленные половины (**хроматиды**). Под ко-

нец **хроматиды** часто соединены вместе только у центромер. Соединение их обеспечивается когезином — мультимерным белковым комплексом.

С синхронным протеолитическим разложением когезиновых комплексов резко начинается **анафаза**: ставшие самостоятельными дочерние хромосомы с помощью веретена деления (бокс 2.2) перемещаются к полюсам веретена (от греч. *aná* — вверх, вдоль). При этом одна из гомологичных дочерних хромосом перемещается к одному, а другая — к другому полюсу: в анафазе генетический материал распределяется по будущим дочерним ядрам и соответственно клеткам. Еще не разделенная клетка находится в этой фазе на наивысшем уровне плоидности. Если, например, ядро было диплоидным ($2n$), то теперь клетка временно тетраплоидна ($4n$).

Бокс 2.2. Веретено деления

Движения хромосом при митозе и мейозе обеспечиваются почти исключительно аппаратом веретена. Для каждого ядерного деления оно образуется заново и после окончания деления снова исчезает.

То, что при световой микроскопии при благоприятных условиях видно как нити веретена, при электронной микроскопии оказывается пучком микротрубочек, которые относятся к лабильному типу. На рис. А схема-

точно представлены три микротрубочковых компонента веретена деления, различающиеся по положению и функции. Весь аппарат веретена представляет собой биполярную, зеркально симметричную структуру, которая состоит из двух полуверетен. Оба полюса веретена функционируют как центры организации микротрубочек (*microtubule organization centers*, ЦОМТ, см. 2.2.1). От них отходят

- **Кинетохорные микротрубочки**, которые тянутся до центромер хромосом и там вступают в контакт с трехслойными контактными пластинками — кинетохорами. Образованные из кинетохора и микротрубочек нити веретена раньше называли хромосомными нитями.

- **Полярные микротрубочки** (ранее называвшиеся непрерывными нитями или полярными нитями), которые тянутся к экватору веретена и там, в плоскости симметрии веретена, образуют зону наложения. В этой области в телофазе возникает фрагмопласт (см. 2.2.3.6).

- **Звездчатые микротрубочки (астеры)**, которые не идут ни к кинетохорам, ни к зоне наложения, а расходятся от полюсов в разных направлениях. Астеры (от греч. *ásteron* — небесное светило) в массе образуются в некоторых животных клетках, они окружают

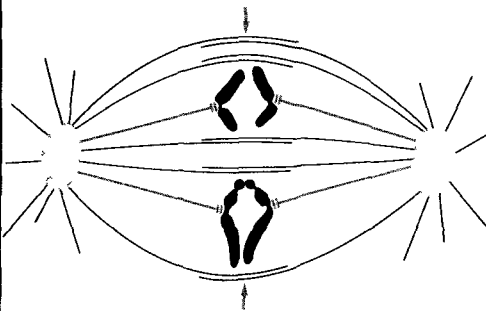


Рис. А. Веретено ядерного деления, схема, ранняя анафаза

Звездчатые и полярные микротрубочки — черные, кинетохоры и кинетохорные микротрубочки — светло-серые, стрелки — экватор

расположенные по полюсам пары центриолей этих клеток как один плотный венец из лучей. У растений этот компонент веретена часто развит лишь скудно, а иногда полностью отсутствует.

Аппарат веретена оплетен ЭР, и отростки этой мембранной системы внедряются между микротрубочками веретена (митотическая сеть).

В профазе микротрубочки веретена формируются вокруг ядра. При световой микроскопии непосредственно за ядерной оболочкой видны плоские, сильно преломляющие свет области, внутри которых нет никаких более крупных клеточных органелл (**полярные шапки**). У растительных клеток центриоли при этом, в отличие от большинства животных клеток, часто не играют никакой роли. Это относится не только к покрытосеменным, у которых вообще нет никаких центриолей, но и ко многим голосеменным и даже некоторым грибам и водорослям (по меньшей мере, в вегетативных частях тела). У полюсов веретена находятся уплотненные зоны плазмы, резко не отграниченные, — **центроплазма** (часто их называют **центросомами**; внимание: не путать с центромерами хромосом). Они функционируют как ЦОМТ.

В **анафазе** более или менее синхронно происходят движения двух типов. С одной стороны, центромеры дочерних хромосом мигрируют при сокращении кинетохорных микротрубочек по направлению к полюсам (**анафаза А**), с другой стороны, полюса отдаляются друг от друга (**анафаза В**). Оба

процесса движения происходят непрерывно и медленно, со скоростью порядка $1 \text{ мкм} \cdot \text{мин}^{-1}$. Вместе они гарантируют максимальное отдаление дочерних наборов хромосом друг от друга.

Поскольку в аппарате веретена только его полюса функционируют как ЦОМТ, все микротрубочки обращены к полюсам своими минус-концами, а плюс-концы находятся в экваториальной зоне наложения и у кинетохоров. В зоне наложения микротрубочки располагаются антипараллельно обоим полуверетенам. Здесь во время анафазы АТФаза, сходная с кинезинами, осуществляет скольжение друг относительно друга противоположно ориентированных микротрубочек и, таким образом, расхождение полуверетен (действие **толкающего тела** полярных микротрубочек, анафаза В). Механизм анафазы А выяснен хуже. Опыты с ингибиторами показали, что актомиозиновая система клетки здесь не участвует. Поразительно, что кинетохорные микротрубочки во время анафазы не перемещаются, они укорачиваются не у полюса, а у кинетохора, т. е. у своего плюс-конца. Здесь также концентрируется цитоплазматический динеин. Насколько в разборке кинетохорных микротрубочек участвует локальное повышение в разных местах концентрации ионов Ca^{2+} (эти ионы могут высвобождаться из митотической сети), еще не выяснено. Кальмодулин связывается с кинетохорными микротрубочками, тогда как полярные микротрубочки от него свободны.

Это можно использовать при искусственном получении полиплоидных растений. При применении колхицина возникает много тетраплоидных клеток в меристематических тканях побега. Разделившиеся хромосомы при нарушении аппарата веретен деления наконец объединяются в одном-единственном «воссоединенном» ядре, которое соответственно крупнее обычных и при последующих митозах остается тетраплоидным. Из-за увеличения отношения ядро/цитоплазма увеличиваются также размеры клеток и в конечном счете урожай данного культурного растения. Многие современные культурные растения полиплоидны.

Как результат перемещений при анафазе оба хромосомных набора дочерних ядер в еще не разделившейся материнской клетке отходят друг от друга насколько воз-

можно далеко. Движение их при этом прекращается и наступает конец анафазы, самой короткой стадии митоза.

В заключительной фазе (**телофаза**; от греч. *télos* — конец, цель) основные этапы профазы протекают в обратном направлении и обратной последовательности. Аппарат веретена исчезает, вокруг тесно скученных в полярных областях хромосом путем слияния цистерн ЭР снова образуются замкнутые ядерные оболочки, в которых также вскоре снова возникают ядерные поры. Хромосомы располагаются более рыхло, а их эухроматические части превращаются в типичный хроматин интерфазных ядер — генетический материал снова «распаковывается», чтобы иметь возможность стать физиологически актив-

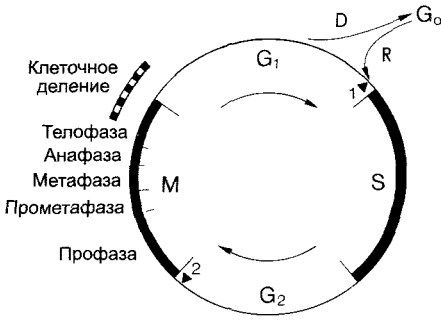


Рис. 2.30. Последовательность фаз в клеточном цикле

M — митоз, G_1 — постмитотическая фаза роста, D — дифференцировка в тканевые клетки, ДНК которых остается нереплицированной (G_0), R — реэмбрионализация, например, при регенерации, S — репликация ДНК, G_2 — премитотическая фаза, треугольные стрелки 1 и 2 — точки контроля. О сложной регуляции клеточного цикла информирует рис. 7.19

ным. Очень быстро снова образуются ядрышки, сначала путем конденсации материала, который привносится на поверхности хромосом, но вскоре также за счет возобновления синтеза предшественников рРНК у ядрышковых организаторов SAT-хромосом. В цитоплазме снова начинается синтез белка, который при митозе временно приостанавливается, и в целом клеточное деление завершается (см. 2.2.3.6).

С окончанием телофазы наступает **интерфаза** — собственно рабочая фаза хроматина. Она продолжается значительно дольше, чем весь митоз. Закономерное чередование интерфазы и митоза называют **клеточным циклом** (см. рис. 2.30; 7.20). В клетках образовательных тканей клеточный цикл протекает постоянно, в клетках других тканей он после некоего митоза останавливается. Исследования с помощью изотопов показали, что репликация хромосомной ДНК осуществляется в середине интерфазы. Этот период обозначается как S-фаза («S» — synthesis, синтез; причем важен синтез ДНК, поскольку РНК и белки образуются на протяжении всей интерфазы). Временной интервал между митозом (M-фазой) и S-фазой — **G_1 -фаза**, стадия между S-фазой и следующим ми-

тозом — соответственно **G_2 -фаза** (G от англ. gap — промежуток, интервал). В следующих друг за другом клеточных циклах постоянно чередуются друг с другом удвоение и распределение, т.е. репликация и сегрегация генетического материала. Промежуточные G-фазы служат для роста клетки (прежде всего G_1) и подготовки следующего митоза (G_2). Решающий момент бывает перед началом S-фазы; в это время определяется, будет ли данная клетка вновь претерпевать митоз, т.е. повторится ли клеточный цикл. Если, напротив, решающий момент не пройден, ядро и клетка больше не делятся, и происходит дифференцировка клетки в тканевую или покоящуюся (**G_0 -фаза**).

В некоторых случаях нормальный ход клеточного цикла в значительной степени отклоняется. Хотя, в целом, G_1 является фазой эмбрионального (основанного не на увеличении

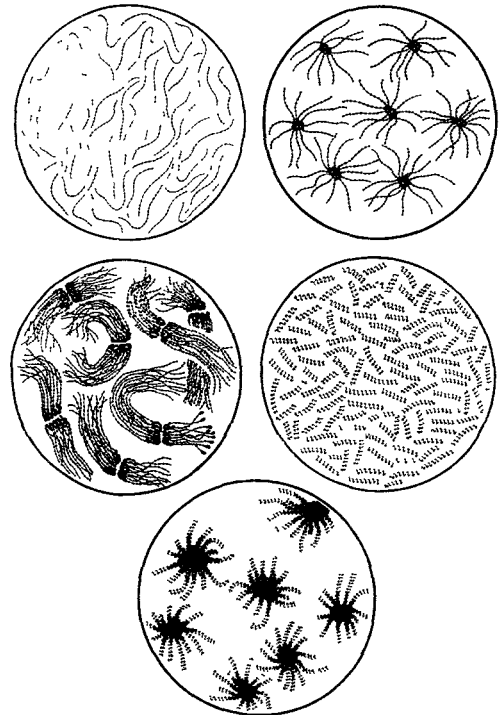


Рис. 2.31. Различные хроматиновые структуры эндополиплоидных ядер в клетках-антиподах (зародышевом мешке) мака-самосейки *Paraverrhoes*, схематизировано (по G. Hasitschka)

вакуолей, а на синтезе белка и мембран) клеточною роста, она оказывается особенно укороченной или вообще отсутствует при быстрых ядерных или клеточных делениях. Это имеет место, например, у слизевика *Physarum*, в многоядерном плазмодии которого все ядра синхронно делятся (происходит кариокинез), а плазма не разделяется в фазу G_2 (цитокинез отсутствует). Еще более сильное отклонение от нормального клеточного цикла ведет к появлению автополиплоидных клеток: здесь повторяются S-фазы без вклинивающихся между ними M-фаз (эндоредупликация). Общепринятый термин «эндомитоз» в этом отношении вводит в заблуждение. Процессы регуляции клеточного цикла (**контроль клеточного цикла**) будут рассмотрены в физиологической части книги (см. 7.3.2).

Ядра слюнных желез многих насекомых, характеризующиеся высокой автополиплоидностью, показывают знаменитые политенные **гигантские хромосомы** с характерными поперечными полосами. У растений сходные впечатляющие образования можно встретить лишь как исключение, хотя автополиплоидные клетки встречаются нередко, а в области зародышевого мешка, например, регулярно (рис. 2.31).

2.2.3.6. Клеточное деление — ценобласты и энергиды

С ядерными делениями обычно связаны деления клеток. В то время как в телофазе разрушается аппарат веретена, по экватору клетки возникают многочисленные новые, относительно короткие микротрубочки, ориентированные перпендикулярно плоскости экватора. За счет их равномерного расположения вся плазматическая область между дочерними ядрами разделяется надвое. Такая система микротрубочек носит название **фрагмопласт**¹ («образователь стенки»; от греч. *phragma* — разграничение, *plastes* — образователь). В нем также накапливаются актиновые нити. Вблизи фрагмопласта собирается много активных диктиосом. От них наполненные матриксом клеточной стенки пузырьки аппарата Гольджи мигрируют во фрагмопласты, располагаются в экваториальной плоскости и сливаются друг с другом после образования особых «трубочек слияния». При этом важную роль играет концентрирующийся здесь белок — фрагмопластин (гомолог динамина, при помощи которого

происходит везикулярный транспорт в животных клетках). Так возникает как первый слой стенки между дочерними клетками **внутриклеточная срединная пластинка**. Процесс образования перегородки начинается в середине бывшей материнской клетки. Затем срединная пластинка нарастает путем постоянного включения новых пузырьков из аппарата Гольджи в ее края, вплоть до стенки материнской клетки. Этот процесс, как правило, протекает быстро: разделение дочерних клеток — часто вопрос лишь нескольких минут. В случае крупных клеток, например в инициальных клетках камбия (рис. 2.32; см. 3.1.2), центробежный рост клеточной пластинки может длиться значительно дольше. Уже при возникновении срединная пластинка оказывается пронизанной тяжами ЭР, вокруг которых образуются первичные плазмодесмы. Как только взаимное разграничение дочерних клеток завершится, каждая из них начинает выделять внутрь от первичных пластинок собственную первичную клеточную стенку с целлюлозными фибриллами.

Не всегда за кариокинезом следует цитокинез. Результатом таких «свободных» ядерных делений бывают многоядерные клетки — **плазмодии**. Они могут достигать макроскопических размеров (см. рис. 2.9; плазмодии слизевика *Physarum polycephalum*, размеры которых могут быть со столовую тарелку, содержат порядка 1 млрд ядер). Плазмодии не редки у водорослей (например, у сифоновых зеленых) и гри-

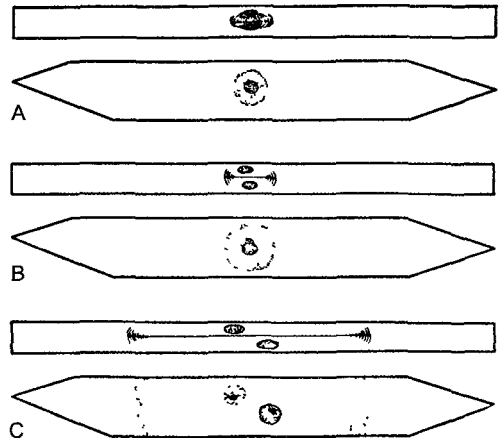


Рис. 2.32. Образование клеточной пластинки в клетке камбия (по I.W. Bailey):

А — телофаза, образование фрагмопластов, **В, С** — фрагмопласт нарастает центробежно и достигает сначала боковых стенок вытянутых клеток; концы клеток еще не разделены

¹ Нередко к фрагмопласту относят также везикулы, содержащие матричные полимеры клеточной стенки (фрагмосомы). — *Примеч. ред.*

бов (оомицетов, хитридио- и зигомицетов), они встречаются иногда даже у высших растений. Например, многоядерный эндосперм некоторых семян представляет собой плазмодий (наиболее известный пример кокосовое молоко), так же как и млечники молочаев (см 3 2 5 1). Правда, многоядерные клетки (**ценобласты**) могут возникать также путем слияния одноядерных клеток. В этих случаях говорят о **синцитиях**. Например, синцитиальные ценобласты находятся в расчлененных млечниках — сосудах одуванчика (*Taraxacum*) или в тапетуме пыльников.

Открытие ценобластов было сделано физиологом растений Ю Саксом, который ввел понятие **энергида** (от греч *energos* — действенный). Под этим понимается функциональная единица из одного ядра с физиологически приуроченной к нему областью цитоплазмы. У одноядерных клеток понятия «клетка» и «энергида» совпадают, такие клетки моноэнергидны. Ценобласты, как плазмодии, так и синцитии, напротив, полиэнергидны. И в этих случаях понятие «энергида» не является только мысленной конструкцией, поскольку подтверждается таким фактом, что при определенных обстоятельствах полиэнергидные клетки очень быстро за счет деления своей плазматической массы (так называемые свободное, т е не зависящее от ядерных делений, образование клеток) распадаются на моноэнергидные клетки. Так, например, многоядерный протопласт желтозеленой водоросли *Botrydium* (см рис 11 73, Г, Н) быстро делится на одноядерные подвижные клетки со жгутиками, когда место произрастания водоросли заливается водой (рис 2 33).

Как и митоз, клеточное деление у многих низших растений и грибов значительно отклоняется от схем, представленных в учебнике. У жгутиковых и некоторых водорослей наблю-

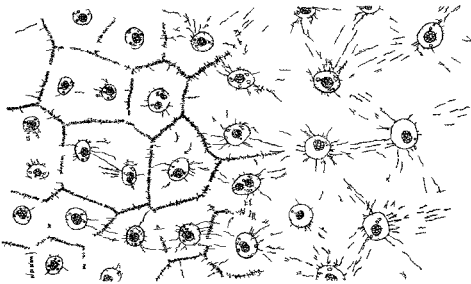


Рис. 2.33. Полиэнергидный эндосперм *Reseda* с продвигающимся вправо образованием клеточных стенок (240×) (по E Strasburger)

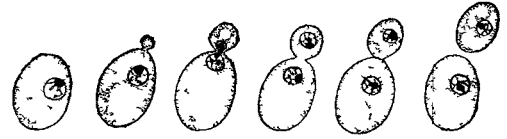


Рис. 2.34. Почкование клеток у пивных дрожжей *Saccharomyces cerevisiae* (100×) (по A Guillermond)

дается деление бороздой, которое вообще-то типично для животных клеток. Перешнуровка материнской клетки с помощью экваториального актомиозинового кольца. У дрожжей материнская клетка вообще не делится, вместо этого одно из двух дочерних ядер выталкивается в уже предварительно образовавшийся вырост клетки, который позже отшнуровывается (**почкование**) (рис 2 34). У базидиомицетов клетки гиф дикариотичной стадии, которые содержат пары генетически неоднородных ядер, делятся с образованием боковых выростов — «пряжек» (см рис 11 52), оба ядра делятся синхронно и параллельно, одно — в самой клетке гифы, другое — в пряжке. При этом обеспечивается воспроизведение в каждой дочерней клетке пары несестринских ядер.

2.2.3.7. Мейоз

При митозе оба дочерних ядра получают точно одинаковые наборы генетической информации, которые идентичны также набору информации материнского ядра. Напротив, при мейозе из одной диплоидной материнской клетки в результате двух следующих друг за другом этапов деления возникают 4 гаплоидные дочерние клетки (**гоны**)¹, которые в генетическом отношении точно не соответствуют ни друг другу, ни материнской клетке. За счет **сингамии**, при слиянии двух гаплоидных — правда, принадлежащих одному виду, но генетически различающихся — **гамет** (зародышевых клеток, греч. *gametes* — супруг), наоборот, возникает диплоидная клетка с двумя сходными, но не идентич-

¹ Термин «гоны» практически не применяется в отечественной литературе. По отношению к растениям правильнее считать, что в процессе мейоза образуются **споры** — Примеч ред

ными наборами хромосом — **зигота** (греч *zúgios* — объединенный) Сингамия — центральный процесс оплодотворения на клеточном уровне Мейоз и сингамия составляют основу **раздельнополюсти** в научно-биологическом смысле

Точность удвоения ДНК и деления хромосом с помощью аппарата веретена исключают нежелательные случайности при митозе. Образно можно сказать, что при половом процессе случайности, наоборот, дается шанс. В полном жизненном цикле с половым процессом в трех местах может участвовать случайное распределение генетической информации

- В профазе мейоза (см ниже) происходит обмен участками между соответствующими (гомологичными) отцовскими и материнскими хромосомами диплоидного набора (**интрахромосомная рекомбинация**), место и масштаб этих взаимных обменов фрагментами в значительной мере случайны

- При первом мейотическом делении отцовские и материнские хромосомы произвольно распределяются по двум дочерним клеткам (**интерхромосомная рекомбинация**)

- При слиянии гамет опять только случай определяет, какие гаметы в конкретной ситуации сливаются между собой в зиготу

Раньше мейоз называли **редукционным делением**, так как при нем диплоидный набор хромосом ($2n$) сокращается до гаплоидного ($1n$). Как предпосылка для сингамии это действительно очень важный процесс. Однако сокращение $2n$ до $1n$ могло бы быть достигнуто и при одном-единственном этапе деления¹. Фактически уже после первого мейотического деления (мейоза I) обе дочерние клетки гаплоидны. Однако везде, где в мире живых организмов встречается мейоз, за мейозом I следует мейоз II, и только за счет него возникают четыре гона. В дальнейшем будет показано, что только таким путем с полным успехом может быть достигнута новая комбинация наследственного мате-

риала (**рекомбинация**). Мейоз — это не только редукционное деление, а прежде всего, также **рекомбинационное деление**¹

Мейоз и сингамия как комплементарные — генетические и клеточные — основные процессы каждого полового размножения обеспечивают постоянный обмен наборов генов (соответственно аллелей) вида (пул генов, **gene pool**), что, в свою очередь, может трактоваться как воображаемое размножающееся сообщество (**Аллели** — различные формы одного гена, которые занимают одно и то же положение в гомологичных хромосомах, однако определяют различное проявление соответствующего признака, греч *alloios* — различный). Правда, имеются и организмы, у которых полового размножения² не наблюдалось. Это в основном прокариоты, а среди эукариот — эвгены и Cryptophyta, а также многие динофлагелляты и многочисленные грибы. У этих организмов понятия вида должно трактоваться иначе.

Мейоз начинается со сложной, протяженной во времени **профазы**. Здесь можно различить несколько стадий, так как хромосомы в поле светового микроскопа видны внутри интактной ядерной оболочки и претерпевают серию характерных изменений (рис 2 35, А—Е)

На стадии **лептотены** (после продолжительной S-фазы и увеличения ядра в размере) хромосомы становятся видимыми как тонкие хромонемы (от греч *leptós* — тонкий, *tainía* — лента, *néma* — нить). Во многих местах, которые характерны для каждой хромосомы, хромонема свертывается в хромомеры (рис 2 36). Теломеры отдельных хромосом закрепляются у ядерной оболочки или у ядерной пластинки

¹ В традиционной биологической литературе термин не используется. Он правомерен только в философском контексте — *Примеч ред*

² Здесь авторы употребляют не совсем точную терминологию, заимствованную из биологии животных. Для растений лучше отдельно говорить о размножении (например, при образовании спор, из которых вырастает множество новых гаметофитов), а отдельно — о половом воспроизведении (при слиянии гамет число клеток уменьшается, однако воспроизводится спорофит — «исходное» $2n$ -растение) — *Примеч ред*

¹ Эта возможность реализована у некоторых простейших (Hypermastigina) — *Примеч ред*

(ламини) О том, что хромосомы уже реплицированы, судить на этой и последующей стадии мейотической профазы нельзя

На стадии **зиготены** гомологичные хромосомы (т е соответствующие друг другу

хромосомы из материнского и отцовского наборов) попарно сходятся друг с другом по всей длине (**сиnapсис**) Обычно сиnapсис начинается в районе теломер и постепенно идет до центромер Такие случаи, когда между конъюгирующими хро-

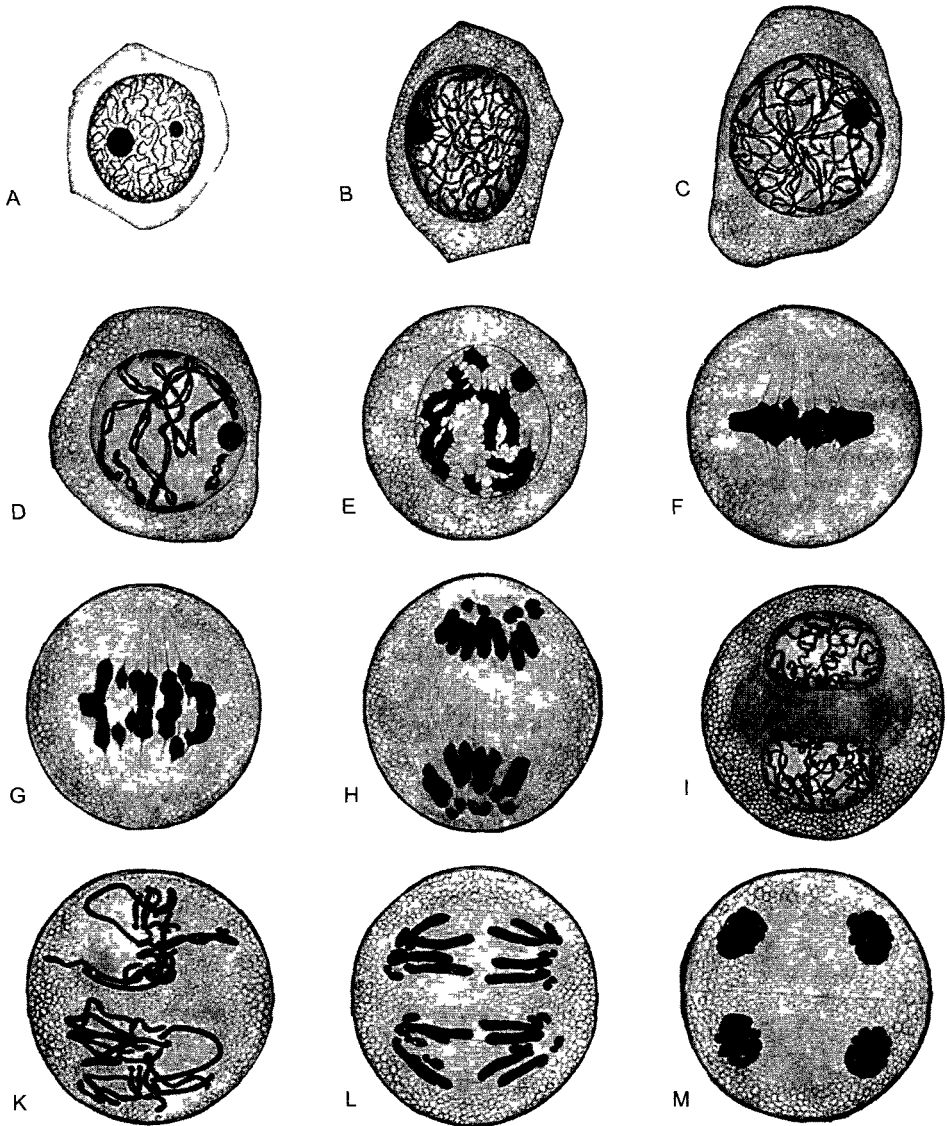


Рис. 2.35. Мейоз в клетках спорогенной ткани пыльника *Aloe thraskii* (1000×) (по G Schaffstein)
А—Е — профазы мейоза I (**А** — лептотена, **В** — зиготена, **С** — пахитена, **Д** — диплотена, **Е** — диакinesis), **Ф** — метафаза I, **Г** — анафаза I, **Н** — телофаза I, **И** — интеркинез, **К—М** — мейоз II, образование 4 ядер гонов

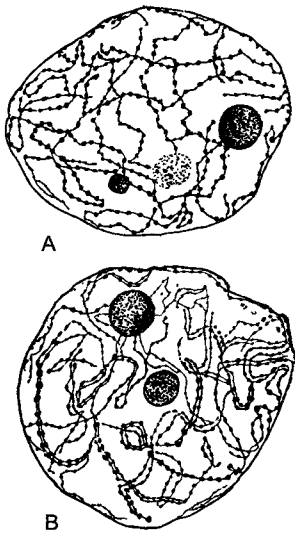


Рис. 2.36. Лептотена (А) и зиготена (В) в клетке спорогенной ткани пыльника *Trillium erectum* (1500×) (по С. L. Huskins, S. G. Smith).

При спаривании гомологов аналогичные хромосомы располагаются друг возле друга: картина «веревочной лестницы»

мосомами вклинивается другая хромосома (так называемый interlocking), бывают крайне редко. Синапсис служит предпосылкой соответствующего расположения хромосом в интерфазном ядре, которое достигается путем прикрепления теломер к внутренней стороне ядерной оболочки и последующего взаимного перемещения соответствующих мест прикрепления. Между спаренными гомологами образуется хорошо видимый при электронной микроскопии синаптонемальный комплекс — белковая структура, которая стабилизирует взаимодействие двух молекул ДНК.

На стадии **пахитены** конъюгация гомологичных хромосом завершается (рис. 2.38). Число хромосомных пар (бивалентов) в ядерном компартменте соответствует гаплоидному числу хромосом n соответствующего биологического вида. В этой фазе происходит интрахромосомальная рекомбинация (т.е. между двумя гомологичными хромосомами). Она выражается во временном усилении репаративного синтеза

ДНК¹, а морфологически в появлении **рекомбинационных узелков** — плотных округлых структур диаметром примерно 100 нм, которые прилегают сбоку к синаптонемальному комплексу. Непосредственный, молекулярный процесс обмена — **кроссинговер** (crossing over — перекрест) остается невидимым.

Постепенно хромосомы укорачиваются за счет дальнейшей конденсации, становясь при этом толще (греч. pachýs — толстый). Этим подготавливается следующая стадия — **диплотена**. Ее начало соответствует концу синапсиса, синаптонемальные комплексы исчезают, а гомологичные хромосомы начинают отходить друг от друга, но остаются соединенными в местах, где происходил кроссинговер. Места перекреста, теперь хорошо различимые даже при световой микроскопии, называют хиазмами по греческой букве χ (хи). Каждая хиазма представляет собой видимое проявление молекулярного перекреста (кроссинговера), который лежит в основе интрахромосомальной рекомбинации (см. 2.2.3.8). Хромосомы укорачиваются дальше, и теперь становится ясно, что они уже реплицированы: каждая хромосома разделена по длине на 2 хроматиды; из бивалентов возникли тетрады (стадия четырехтяжей). Более точные наблюдения показывают, что из 4 хроматид одной гомологичной пары в каждом случае фактически претерпевают кроссинговер только 2 хроматиды (рис. 2.39, D, F).

Для клетки диплотена часто является фазой роста, она длится соответственно долго. Росту клетки, в общем, предшествует усиленная транскрипция, и фактически диплотенные хромосомы часто бывают разрыхленными (**стрепситена**, греч. streptós — бахромчатый, курчавый).

Диакнез — последняя стадия мейотической профазы. Транскрипционная активность падает дальше, конденсация хромосом становится максимальной; хромосо-

¹ Об усилении репаративного синтеза судят по включению ³H-тимидина в состав ДНК с дальнейшей радиоавтографией. Это указание имеет, скорее, исторический характер. — *Примеч. ред.*

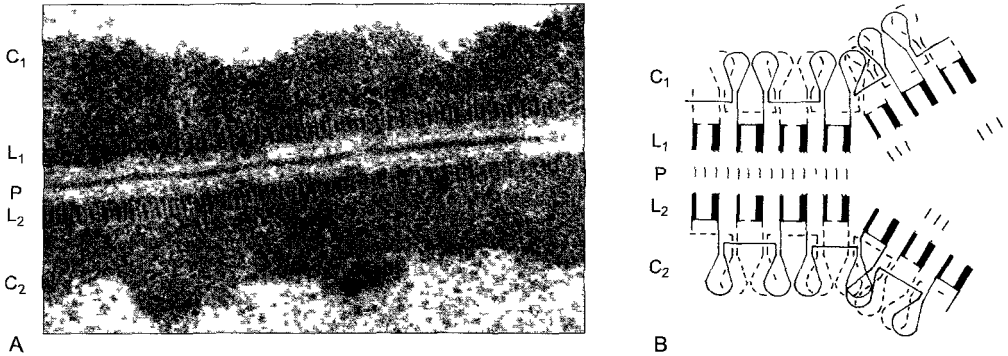


Рис. 2.37. Синаптонемальный комплекс (SC) между спаренными хромосомами C1 и C2 у сумчатого гриба аскомицета *Neottila* (по D. von Wettstein)

А — продольный разрез в поле электронного микроскопа, **В** — схема. Уже перед началом спаривания реплицированные хромосомы снабжены с одной стороны перпендикулярно расположенными синаптомерами, которые в регулярной последовательности образуют лентовидный латеральный элемент L. Латеральные элементы гомологичных хромосом в зиготене схвачены друг с другом белковыми комплексами с сильной тенденцией к агрегации, возникает плотный, фланкируемый нечеткими поперечными элементами центральный элемент P. В SC местами происходит молекулярное спаривание гомологичных последовательностей ДНК по 2 из 4 хроматид. Это является предпосылкой для межхромосомной рекомбинации путем кроссинговера.

мы еще короче и толще, чем в митотической метафазе. Неразделенные центромеры каждой пары гомологов отделяются максимально далеко друг от друга. Движе-

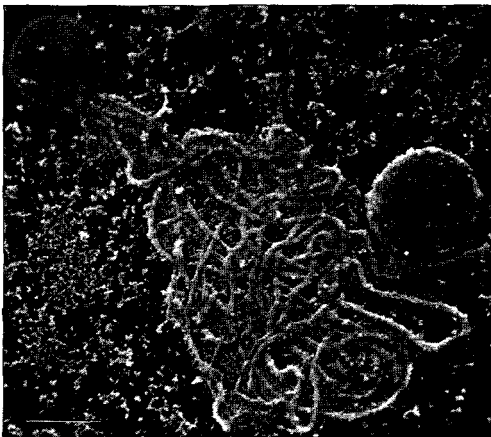


Рис. 2.38. Спаренные гомологичные хромосомы (биваленты) ржи *Secale cereale* (тычинки, ранняя пахитена) (съемка в сканирующем электронном микроскопе G. Wanner)

Биваленты вышли из разорванного профазного ядра слева вверху, справа интактное ядро (масштаб 20 мкм)

ние друг от друга ограничивается расположенными рядом хиазмами. Однако часто хиазмы теперь бывают сдвинуты в направлении теломер, больше не связанных с ядерной оболочкой, и их число при этом поэтапно уменьшается (терминализация хиазм, рис. 2.40).

Диакinesis (и при этом мейотическая профазы в целом) закачивается фрагментацией ядерной оболочки. В **метафазе I** гомологичные пары (!) располагаются по экватору веретена. Гомологи еще связаны между собой хиазмами, часто будучи свободными только у теломер. У центромер каждой из хромосом находится кинетохор. Какая из двух хромосом отправится к какому полюсу — дело случая. Можно сказать, что на этом этапе происходит межхромосомная рекомбинация.

Число возможных вариантов распределения для материнских и отцовских хромосом в анафазе I и соответственно вариантов комбинаций этих хромосом в дочерней клетке равно 2^n . У организма с $n = 10$ в гаплоидном наборе имеется уже свыше 1 000 различных комбинаций, при $n = 23$ (например, у человека) — почти 8,4 млн, при $n = 50$ — больше триллиона ($>10^{15}$). Шанс, что возникнут гаметы ис-

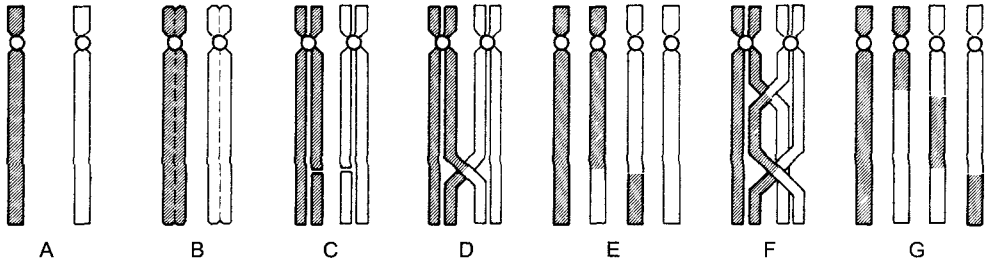


Рис. 2.39. Возникновение хиазм (по R. Rieger, A. Michaelis):

A, B — спаривание гомологов; **C** — возникновение соответствующих друг другу разрывов хроматид; **D** — перекрестный обмен двух гомологичных отрезков хроматид; **E** — прередукция для соседних с центромерой («проксимальных») отрезков хромосом; для «дистальных» отрезков (по другую сторону хиазмы) постредукция; **F, G** — двойной кроссинговер с обменом между тремя хроматидами, причем второй обмен осуществляется между хроматидой, которая уже участвует в первом обмене и ранее не участвовавшей хроматидой

ключительно с отцовским или же материнским генетическим материалом, уже из-за случайного распределения отцовских и материнских хромосом крайне невелик, а учитывая к тому же всегда имеющийся обмен фрагментами хромосом, — практически нулевой. Перемешивание наборов аллелей уже только при мейозе, если даже не учитывать сингамию, крайне эффективно.

В анафазе I хиазмы наконец распадаются, гомологичные хромосомы больше не связаны между собой и мигрируют в веретене друг от друга. Важно, что в противоположность митотической анафазе в дочерние ядра попадают не хроматиды или же дочерние хромосомы, а уже реплицированные хромосомы с еще не разделенными центромерами и неудвоенным кинетохором. Эти хромосомы соответствуют не телофазным, а профазным хромосомам в случае нормального митоза. Дочерние клетки, мейоциты I, имеют, таким образом, в своих ядрах гаплоидный набор хромосом, но пока еще двойное количество ДНК: 2С в противоположность нереплицированному гаплоидному геному с количеством ДНК 1С.

При мейозе II количество ДНК уменьшается с 2С до 1С. В интерфазе между первым и вторым мейотическими делениями — интеркинезе — репликация ДНК не происходит, S-фаза выпадает. Соответственно интеркинез часто бывает корот-

ким и может вообще полностью отсутствовать. Удваиваются только кинетохоры. В ходе мейоза II хроматиды, возникшие во время премейотической S-фазы и частично измененные при обмене участками (кроссинговере), отделяются друг от друга и попадают в разные дочерние ядра. Внешне, таким образом, мейоз II напоминает гаплоидный митоз. Однако дочерние хроматиды отдельных хромосом не идентичны в отношении состава аллелей. Это связано с тем, что вследствие межхромосомной рекомбинации во время пахитены в мейотической профазе в хроматидах чередуются сериями генетические локусы, занятые отцовскими или же материнскими аллелями. Такое бывает там, где между центромерой и уже затронутым местом происходит неравное число кроссинговеров. Эти, часто неидентичные, последовательности теперь вместе с иден-

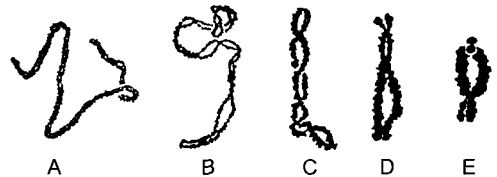


Рис. 2.40. Уменьшение числа хроматид от пахитены (**A**) до метафазы I (**E**) (*Anemone baicalensis*, 1000x) (по A. A. Moffett)

тичными последовательностями исходных сестринских хроматид отделяются друг от друга (**постредукция**, см. рис. 2.39). Гаплоидные гаметы содержат только один аллель каждого гена. Таким образом, при последующих митозах все потомки одной хромосомы будут идентичны.

Суммируя сведения о мейозе, можно сказать следующее. Редукция (уменьшение) числа хромосом с $2n$ до $1n$ при мейозе I достигается за счет того, что по дочерним ядрам расходятся не хроматиды, а хромосомы. Уменьшение количества ДНК с $4C$ до $1C$ осуществляется за счет двукратного ядерного деления без промежуточной репликации. Это та вторая функция мейоза, которая делает необходимым второе деление.

2.2.3.8. Кроссинговер

Последовательности ДНК, соответствующие определенным генам, сохраня-

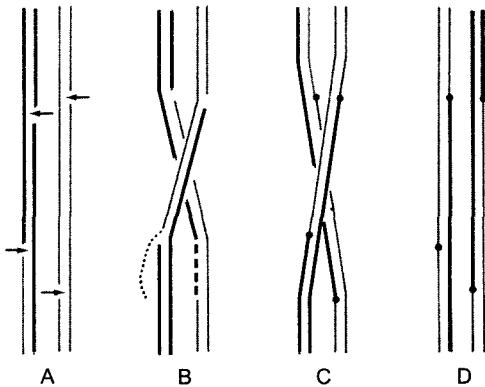


Рис. 2.41. Молекулярные процессы при межхромосомной рекомбинации:

A — несестринские хроматиды, спаренные в двойных спиральных ДНК по 2 (всего 4) с помощью специфических ферментов разрываются на одиночные тяжи примерно одинаковой величины (стрелки; спиральная структура ДНК не показана); **B** — перекрест (crossing over) после альтернативного спаривания, переносимые отдельные тяжи (показаны пунктиром) дополнены за счет репаративного синтеза; **C** — сшивание свободных концов; **D** — за счет кроссинговера возникает новая комбинация отцовских и материнских генов (рекомбинация)

ются в одной хромосоме или же одной хроматиде за счет ковалентных связей между нуклеотидами вдоль двойной спирали ДНК. Поэтому в генетике все гены, которые локализованы на одной определенной хромосоме, обозначаются как сцепленные. Хромосомы — структурное соответствие тому, что в генетике называют **группа сцепления**. Разделение генов одной группы сцепления происходит при кроссинговере: несестринские хроматиды спаренных гомологичных хромосом обмениваются участками между собой. Данный процесс в пахитене начинается с того, что в двойных спиральных ДНК двух соседних несестринских хроматид в соответствующих местах эндонуклеазы разрывают одно- или двухцепочечные молекулы ДНК, а после перекреста происходит сшивание (рис. 2.41). Процесс часто осложняется тем, что разрывы отдельных одиночных цепей ДНК происходят не точно друг напротив друга, так что необходимы дополнительный репаративный синтез последовательностей ДНК и удаление излишних концов последовательностей. Эти процессы происходят в рекомбинационных узелках на синаптонемальном комплексе, в которых концентрируются все необходимые ферменты.

2.2.3.9. Сингамия

При сингамии речь идет о слиянии клеток (синцитозе), точнее, о слиянии двух различающихся в половом отношении гамет. Сначала происходит плазмогамия — возникновение одной двуядерной клетки. Чаще всего за **плазмогамией** непосредственно следует **кариогамия** — либо путем слияния ядерных оболочек обоих ядер гамет («предъядер»), либо, наоборот, путем разрушения ядерных оболочек и расположения отцовских и материнских хромосом в общем аппарате веретена, так что сразу происходит первый диплоидный митоз. Однако сингамия и кариогамия могут быть разделенными — и даже сильно — во времени и в пространстве, что, например, имеет место у многих аскомицетов и базидиомицетов. Между обоими частными процессами сингамии вклини-

вается тогда **дикариофаза** — соответствующие клетки двуядерны.

В живой природе встречаются различные формы сингамии. В некоторых случаях вообще не образуется каких-нибудь особых гамет, так как любые клетки тела одного партнера по спариванию могут сливаться с такими же клетками другого партнера (**соматогамия** — например, у водоросли *Spirogyra* и у высших грибов). В других случаях гаметы представляют собой крайне дифференцированные клетки, а взаимодействие партнеров обеспечивается прямо-таки трудно вообразимыми приспособлениями. Соответствующие детальные сведения будут приведены при рассмотрении отдельных систематических групп в разделе 11.2.

Раздельнополость дает возможность широко комбинировать между собой аллели, возникающие независимо друг от друга у разных организмов одного вида. Наряду с благоприятными или нейтральными комбинациями, возникают также и особенно полезные, что служит материалом для естественного отбора. На этом основывается эволюционное преимущество циклов растений с половым размножением, что особенно заметно тогда, когда имеются обширные геномы — соответственно у всех сложно устроенных многоклеточных организмов.

2.2.4. Рибосомы

Рибосомы — это рибонуклеопротеиновые комплексы, на которых осуществ-

ляется биосинтез белков. Отсюда понятно, что особенно богаты рибосомами быстро растущие клетки образовательных тканей.

Синтез белков основывается на переводе (**трансляции**) полинуклеотидных последовательностей в полипептидные (translation; см. 7.3.1.2). Этот процесс требует высокого уровня энергетического и информационного обеспечения и соответственно наличия крупных и разнообразно взаимосвязанных функциональных единиц. Например, молекулярные массы частиц цитоплазматических рибосом у эукариот составляют порядка 4 МДа (4 МДа = 4 млн Да) (табл. 2.2).

Рибосомы у прокариот мельче, чем у эукариот. По скорости седиментации (осаждения) в ультрацентрифуге прокариотические рибосомы характеризуются как 70S-, а эукариотические — как 80S-рибосомы. Они различаются не только структурно, но и функционально. Так, трансляция у 70S-рибосом блокируется антибиотиками хлорамфениколом, стрептомицином, линкомицином и эритромицином, тогда как такие же концентрации этих антибиотиков не оказывают никакого воздействия на 80S-рибосомы; наоборот, циклогексимид подавляет функцию только 80S-рибосом. Рибосомы органелл — пластид и митохондрий — во многом более сходны с бактериальными 70S-рибосомами (рис. 2.42), чем с 80S-рибосомами эукариот.

Таблица 2.2. Некоторые сведения о рибосомах

Свойство	Рибосомы					
	цитоплазмы		пластид		<i>Esherichia coli</i>	
Диаметр, нм	33		27		27	
Масса, кДа	4 200		2 500		2 500	
Седиментация	80S		70S		70S	
Доля белка, % от сухой массы	50		47		40	
Субъединицы	60S	40S	50S	30S	50S	30S
Число рибосомальных белков	49	33	30	23	34	21
Состав рРНК	28S	18S	23S	16S	23S	16S
	5,8S		5S		5S	
	5S		4,5S			

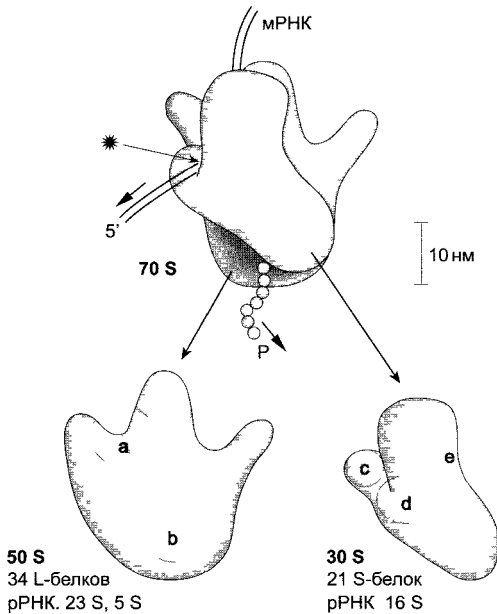


Рис. 2.42. Структура рибосомы на примере 70 S-рибосомы *Escherichia coli*.

Большая и малая субъединицы соединены в активную рибосому. Процесс трансляции в месте между субъединицами, показанном стрелкой со звездочкой, нарастающая полипептидная цепь P выходит у нижнего конца большой субъединицы. Функциональные места на субъединицах: а — синтез полипептида (пептидилтрансферазный центр); б — выход полипептидной цепи и прикрепление к мембране; с — прикрепление иРНК, распознавание кодон-антикодон, d — прикрепление тРНК, e — взаимодействие с факторами элонгации. Рибосомальные белки большой субъединицы обозначены как L1, L2...; белки малой субъединицы — S1, S2... (англ. large, small). Рибосомы эукариот (80S-тип) сходны по структуре, но крупнее

Молекулы каждого типа рРНК имеются по одному разу на рибосому, так же, как почти все рибосомные белки. Рибосомы у разных организмов отличаются по строению.

Все рибосомы — прокариотические, рибосомы органелл и эукариотические цитоплазматические рибосомы — состоят из двух субъединиц неравной величины. Субъединицы обычно связаны между собой только при трансляции, точнее во

время удлинения (elongation) возникающей полипептидной цепи. По мере освобождения готовых полипептидов (termination) рибосомные субъединицы отделяются друг от друга. Малая субъединица может теперь снова связываться с 5'-концом последовательности новой иРНК (initiation) и после прикрепления большой субъединицы осуществлять повторяющуюся последовательность реакций удлинения.

Обе рибосомные субъединицы представляют собой комплекс из многих различных, частично щелочных, **рибосомальных белков** с различными рРНК.

В последнее время удалось детально (до атомов) выяснить молекулярную архитектуру субъединиц, прежде всего для рибосом бактерий. Взаимодействие иРНК и тРНК происходит примерно там, где «головка» малой субъединицы и «коронка» большой субъединицы располагаются друг против друга (рис. 2.42). Отсюда растущая полипептидная цепь перемещается через большую субъединицу и выходит только у противоположного, тупого конца этой субъединицы. У 80S-рибосом примерно 40 аминокислотных остатков растущей полипептидной цепочки находятся внутри рибосомы: поэтому они защищены от экспериментального воздействия пептидаз или протеиназ.

В трансляции, наряду с иРНК в качестве переносчика информации и рРНК в качестве структурных посредников и связующих партнеров в рибосоме, участвуют также **транспортные РНК (тРНК, tRNA)**. Они доставляют активированные аминокислотные остатки к рибосоме и позволяют специфически встраивать аминокислоты в растущую полипептидную цепочку. При этом они передают информацию, образуя водородные связи между кодонами иРНК и основаниями антикодона на тРНК. Молекулы тРНК — для каждой аминокислоты имеется по крайней мере один их сорт — играют, таким образом, при трансляции роль своеобразного «словаря».

Транспортные тРНК — сравнительно небольшие молекулы, состоящие из всего лишь примерно 80 нуклеотидов (≈ 25 кДа). Их последовательность обеспечивает значительное внут-

римолекулярное спаривание комплементарных оснований, в результате чего возникает характерная для всех тРНК структура «клеверного листа» с 4 лучами и 3 петлями (рис. 2.43, А). Так называемый акцепторный луч с 3'- и 5'-концами не несет петли; к 3'-концу присоединяется активированный аминокислотный остаток. Соответствующий этой аминокислоте антикодон, который присоединяется к комплементарному по основаниям триплету иРНК, находится напротив. Однако на самом деле тРНК имеет не такую двухмерную структуру, а представляет собой α -образную молекулу. Акцепторный конец и петля антикодона находятся на расстоянии примерно 9 нм друг от друга на двух концах «буквы α » (рис. 2.43, В). Оба боковых луча «клеверного листа» в месте изгиба молекулы отогнуты наружу и содержат опознавательные сигналы для того фермента, который высоко специфичен для каждой данной тРНК с соответствующей ей аминокислотой. Надежность этих ферментов — **аминоацил-тРНК-синтегаз** — гарантирует точность трансляции, чрезвычайно высокую даже для стандартов современной техники, без чего клеткам и организмам было бы невозможно выжить.

Среди всевозможных рибонуклеиновых кислот клетки по количеству явно преоблада-

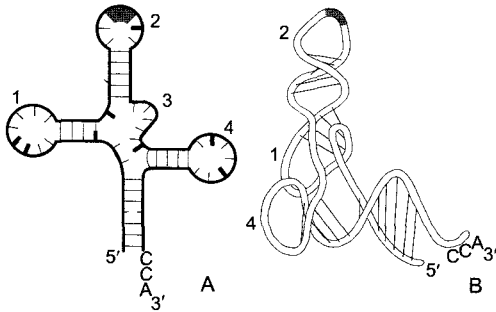


Рис. 2.43. Транспортная РНК:

А — форма «клеверного листа» с четырьмя лучами и тремя петлями: 1 — так называемая ψ -петля (риботимидин-псевдоуридин-цитидин-; этой петлей тРНК рыхло связывается с 5S-рРНК или 5,8S-рРНК); 2 — антикодонная петля с антикодоном; 3 — вариабельные петли, у различных тРНК бывают различной величины или полностью отсутствуют; 4 — ДГУ-петля (дигидроуридин-). Предварительно активированная аминокислота присоединяется к ССА-последовательности у 3'-конца. «Редкие основания» отмечены более жирными линиями; **В** — пространственная модель, «L-форма»

ют рРНК: они составляют примерно $\frac{4}{5}$ всех РНК, а на долю тРНК приходится $\frac{1}{10}$. Рибосомальные и транспортные РНК встречаются у всех организмов — от мельчайших бактерий до крупнейших многоклеточных растений и животных, имея в основном сходную структуру и всегда одну и ту же функцию. Их последовательности в ходе эволюции организмов оказались в значительной мере консервативными. Поэтому они считаются особенно надежными свидетелями эволюции и позволяют реконструировать эволюционные события даже очень большой давности¹. Например, особое положение среди прокариот и значительная гетерогенность архебактерий были показаны, прежде всего, с помощью сравнения последовательностей рРНК.

При трансляции несколько или достаточно много рибосом (моносом) соединяются вместе с помощью длинной одноцепочечной молекулы иРНК и образуют **полисому** (рис. 2.44, А, В). Располагаясь свободно в цитоплазме, они имеют вид трехмерной спирали. У мембран они, напротив, образуют двухмерные фигуры, преимущественно спирали (см. рис. 2.50, В). Прикрепление к мембранам осуществляется с помощью большой рибосомной субъединицы вблизи места выхода для растущей полипептидной цепи. Последняя часто по мере синтеза проходит через мембрану. Так, например, секреторные белки и лизосомальные ферменты попадают внутрь цистерн ЭР. В других случаях возникающая полипептидная цепь остается (с последовательностью из по крайней мере 20 следующих друг за другом гидрофобных аминокислотных остатков) постоянно закрепленной в самой мембране и так превращается в интегральный мембранный белок (см. 2.2.5.1). Свободные полисомы синтезируют прежде всего растворимые белки для цитоплазматического компартмента клетки. Однако, как это ни удивительно, и многие митохондриальные

¹ Точнее, последовательности рРНК позволяют выдвинуть гипотезы об эволюции белок-синтезирующего аппарата, которая идет медленнее эволюции многих других признаков. Судить об эволюции организма (всего генома) по этим данным не всегда корректно. — *Примеч. ред.*

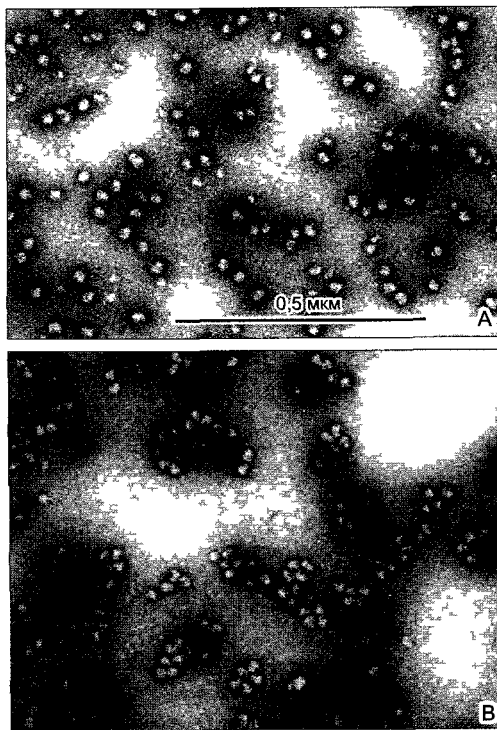


Рис. 2.44. Рибосомы и полисомы, выделенные из цветочной почки *Narcissus pseudonarcissus* (препараты R Junker, электронная микрофотография Н Falk)

А — моносомы, **В** — полисомы, местами видно встраивание рибосом из двух субъединиц разной величины

и пластидные белки, а также все характерные ферменты пероксисом транслируются на свободных полисомах цитоплазмы и только позже пост-трансляционно (post-translational) попадают в определенный целевой компартмент (см. 7.3.1.4).

2.2.5. Биомембраны

Биомембраны — это тонкие (толщина 6–11 нм), плоские структуры, состоящие из липидов и белков (см. 1.5.2). С одной стороны, они окружают каждую отдельную клетку, а с другой — отделяют друг от друга разнообразные компартменты внутри клетки. Для выполнения этой функции особенно важны два свойства: био-

мембраны селективно проницаемы (см. 2.2.5.3; 6.1.5) и не имеют свободных краев, а полностью окружают ту или иную структуру. Несмотря на то что они плоские, это не двухмерные, а трехмерные образования. Биомембраны представляют собой вязкие жидкости — нечто вроде тяжелого мазута. Искусственно разорванные, они тут же опять смыкаются — следствие гидрофобного эффекта (см. 1.5.1; на этом основывается, в частности, возможность опытов с микроинъекцией на живых клетках).

Мембраны возникают в клетке не заново (*de novo*), а всегда происходят от уже существовавших мембран — таким образом, они обладают генетической непрерывностью. Биогенез мембран основан на росте в ширину имевшихся ранее мембран за счет встраивания новых молекул и, наконец, отщепления везикул от мембран компартментов путем мембранного потока. Обе важнейшие составляющие биомембран — структурные липиды и мембранные белки — синтезируются прежде всего в ЭР. Отсюда они могут попадать через потоки пузырьков в мембраны аппарата Гольджи и вакуолей, а также к клеточной (плазматической) мембране и в наружные мембраны оболочек пластид и митохондрий. Между наружными и внутренними мембранами этих органелл, которые и по своему химическому составу четко отличаются от всех других мембран клетки, прямого обмена нет.

Клетки эукариот характеризуются, в частности, тем, что содержат помимо клеточной мембраны другие мембранные системы и ограниченные мембранами структуры, выполняющие различные функции. О них речь идет в разделе 2.2.6 и боксе 2.3. Однако все клеточные мембраны показывают существенное сходство молекулярного строения и многих других особенностей. Они рассмотрены ниже.

2.2.5.1. Молекулярный состав биомембран

Искусственно созданные бимолекулярные слои из структурных липидов (ср. рис. 1.21, 1.22) соответствуют биомембранам по таким параметрам, как толщина, те-

кучесть и полупроницаемость, однако у них не происходит специфического транспорта, не говоря уж об активном мембранном транспорте. У искусственных бимолекулярных липидных слоев наружная и внутренняя стороны идентичны, а у естественных биомембран они, наоборот, различаются. Эти различия объясняются отсутствием или наличием мембранных белков, прежде всего тех, которые отвечают за различное функционирование отдельных видов мембран в клетке. Соотношение масс белков и липидов в нормальном случае составляет порядка 3:2, однако имеются сильные отклонения. В мембранах с преобладанием белков, таких, как внутренние мембраны митохондрий, доля белков может превышать 70 %, а в мембранах с преобладанием липидов, например у мембран хромoplastов (см. 2.2.9.2), падает ниже 20 %.

Имеется два типа мембранных белков. **Периферические** (= extrinse) **мембранные белки** располагаются только на поверхности липидного бислоя и удерживаются электростатическими взаимодействиями с полярными частями мембранных липидов. С неполярными углеводородными цепочками липидов они не контактируют, поэтому легко отделяются от биомембран, например при повышении концентрации ионов. Некоторые периферические мембранные белки, правда, прочно закреплены в мембранах через ковалентные связи с углеводородными цепочками жирных кислот или с прениловыми липидами. **Интегральные** (= intrinsic) **мембранные белки** проходят через полярную внутреннюю часть липидного бислоя. Эти трансмембранные белки можно выделить из мембран только при разрушении мембранного бислоя, например при использовании детергентов. Такие белковые молекулы отличаются высокогидрофобными поверхностями. Часто здесь мы имеем дело с α -спиралями из 20 — 25 аминокислот с неполярными боковыми цепями, такими, как лейцин и изолейцин, валин или аланин (ср. рис. 1.11). Имеются интегральные мембранные белки, несколько раз пересекающие мембрану, и соответственно в их структуре много α -спиральных доменов: у бакте-

риородопсина, например, их 7, у ионных каналов — до 24. Интегральные мембранные белки закрепляются в двойном липидном слое мембраны за счет гидрофобности, возникают непосредственные взаимодействия белка с неполярными хвостами липидных молекул. Те домены трансмембранных белков, которые с обеих сторон выступают из мембраны, несут гидрофильные группировки на поверхности. Многие мембранные белки гликозилированы, они несут ковалентно связанные остатки сахаров или же цепочки олигосахаридов на наружной стороне мембран.

2.2.5.2. Модель текучей мозаики

Согласно модели текучей мозаики¹, типичная биомембрана представляет собой постоянно меняющуюся мозаику трансмембранных белков, которые интегрированы с помощью гидрофобных доменов в жидкокристаллический двойной слой из структурных липидов (рис. 2.45). Несмотря на то что из-за жидкого состояния интегральные мембранные белки могут вращаться в плоскости мембраны и смещаться в сторону (**латеральная диффузия**) и даже постоянно меняться с липидными молекулами положением в липидной пленке, переворачивание молекулы (flip-flop-переход) в значительной мере исключено. Таким образом, ни липидная молекула, которая находится в одном слое мембранного бислоя, никак не может попасть в другой одиночный слой, ни гидрофильные домены интегрального мембранного белка по обе стороны трансмембранных доменов не могут поменяться своим положением. Поэтому биомембраны асимметричны, их наружная и внутренняя поверхности различны по составу и свойствам².

¹ В отечественной литературе ее принято называть «моделью липидного озера». — *Примеч. ред.*

² Выказанные положения слишком категоричны: переход молекул липидов с одной стороны мембраны на другую вполне возможен, хотя он идет с гораздо меньшей скоростью, чем латеральная диффузия. — *Примеч. ред.*

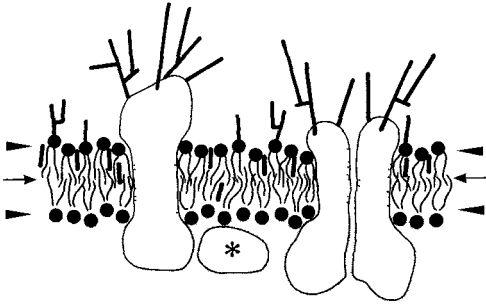
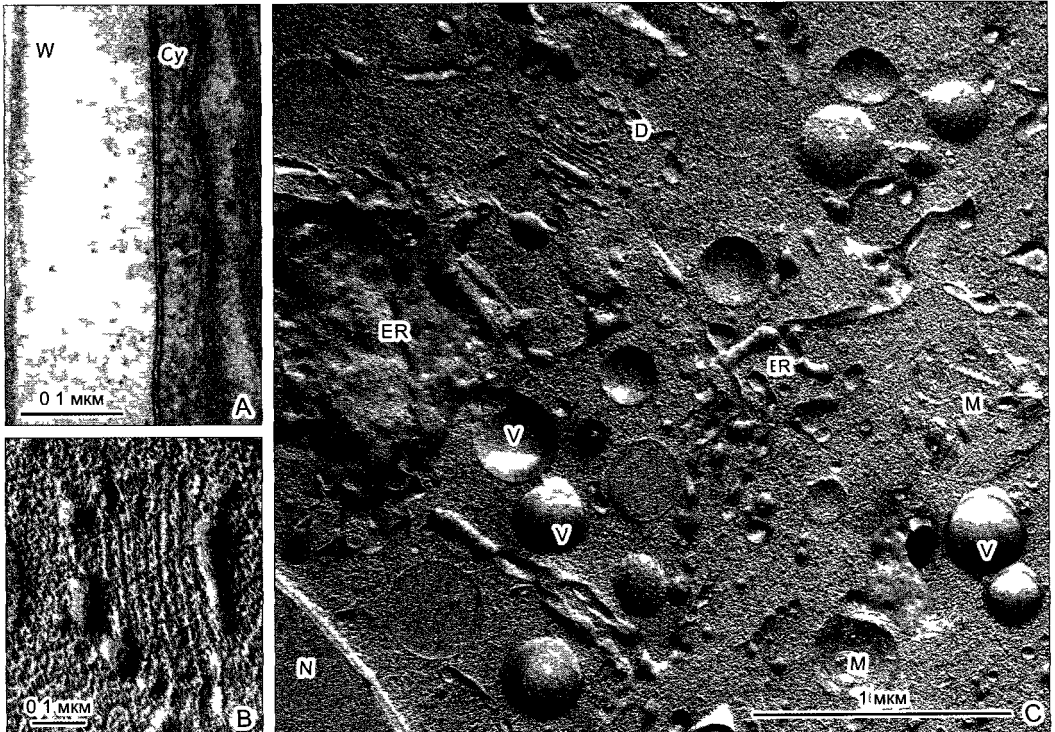


Рис. 2.45. Поперечный разрез через клеточную мембрану согласно модели жидкой мозаики (схематично)

Вязко-жидкий двойной липидный слой пронизан интегральными мембранными белками (справа димер), экстраплазматические части которых несут неразветвленные и/или разветвленные гликановые цепи. Гликановые цепи из

гликолипидов отходят также от экстраплазматической стороны мембраны наружу. На плазматической стороне ни липиды, ни белки не гликолизируются, в неполярные области двойного липидного слоя включены стероидные липиды. Трансмембранные домены интегральных мембранных белков на своей наружной стороне здесь также гидрофобны. Звездочкой (*) обозначен периферический мембранный белок. Стрелки — плоскость раскола при замораживании-скальвании. Треугольники — указатели предпочтительного отложения дающих контраст атомов осмия за счет чего возникает картина структуры из трех слоев на поперечном разрезе биомембран в электронном микроскопе (ср. рис. 2.46 А).

Все участвующие молекулы находятся в тепловом движении, постоянно происходит перемещение на мест в плоскости мембраны и вращение вокруг осей, перпендикулярных плоскостям мембраны. Напротив, опрессование белковых или липидных молекул («flip-flop») практически исключено.



Жидкое состояние клеточных мембран сохраняется при изменениях температуры за счет сдвига химического состава липидов. Разжижающим действием оказывают усиленное накопление стероидных липидов и увеличение числа двойных связей в углеводородных цепях жирных кислот в липидах. У организмов, которые живут в холодной среде, в составе мембранных липидов увеличивается доля ненасыщенных жирных кислот. Так, вместо насыщенной, не имеющей двойных связей стеариновой кислоты для синтеза липидов используются ненасыщенная олеиновая кислота с одной двойной связью, линолевая кислота с двумя двойными связями; наконец, линоленовая кислота — с тремя в 18-углеродном жирнокислотном остатке и арахидоновая кислота — с 4 двойными связями в 20-углеродном жирнокислотном остатке. Ценнейшее льняное масло (с большим числом двойных связей) получают в холодных районах возделывания.

При электронной микроскопии биомембраны на поперечном срезе выглядят как тонкие двойные линии (рис. 2.46, А, В). Интегральные мембранные белки становятся видимыми в препаратах, приготовленных по методу замораживания-скальвания; они выглядят как внутренние мембранные частицы (*inner membrane particles*, IMP; см. рис. 2.67; 2.85; 2.94, С).

2.2.5.3. Мембраны как разграничивающие структуры

Существование клеток и их компарментов было бы невозможно без барьеров, создаваемых мембранами. Поэтому существенная задача биомембран — предотвращение свободной диффузии веществ

между компартаментами. Однако, с другой стороны, клетки и метаболически активные компарменты, будучи открытыми системами, должны участвовать в обмене определенными веществами с окружающей их средой. Для этой цели служат специфические интегральные комплексы, которые распознают и переносят через мембрану определенные ионы или молекулы. Часто при этом необходимо даже накопление определенных ионов или молекул в клетке или же в отдельной ее части. Оно достигается за счет того, что специфические переносчики функционируют как насосы (энергетически обусловленный **активный = метаболический транспорт**). Исследование проницаемости биомембран показало, что их барьерное действие в значительной мере основывается на наличии двойного липидного слоя, тогда как специфический и особенно активный мембранный транспорт осуществляется интегральными мембранными белками — **транслокаторами** (пермеазы, *carriers*). Транслокаторы узнают и связывают переносимые вещества с помощью стерических переходных форм (аналогично специфическому связыванию комплексов фермент—субстрат, см. 6.1.6) и перемешают их при конформационных изменениях из одного компартамента клетки в соседний (см. 6.1.5; рис. 6.5).

Каждый компармент (*compartment*) отличается от других компарментов клетки конкретным составом (табл. 2.3) и определенным уровнем ионов, а также характерными значениями рН и окислительно-восстановительно-

◀

Рис. 2.46. Электронно-микроскопическое изображение биомембран (А — электронная микрофотография Н Falk; В, С — препараты и электронная микрофотография V. Speth):

А — клеточная мембрана в виде трех слоев между клеточной стенкой **W** и цитоплазмой **Су** водоросли *Botrydium granulatum* после фиксации глутаральдегидом — OsO_4 ; **В** — фотография трех слоев нефиксированных мембран Гольджи диктиосомы после замораживания-скальвания (поперечный срез, эмбриональная клетка кончика корня лука); **С** — вид части клетки меристемы корня лука репчатого на препарате, подвергнутом замораживанию-скальванию: многочисленные мембраны на поперечном сколе, а также на плоскости с частицами внутренней мембраны, число которых на единицу площади является характерным для каждого соответствующего типа мембран, **Су** — цитоплазма; **D** — диктиосома; **ER** — эндоплазматический ретикулум (эндоплазматическая сеть); **M** — митохондрия; **N** — клеточное ядро; **V** — вакуоли; **W** — клеточная стенка

Таблица 2.3 Ведущие ферменты/характерные соединения клеточных мембран и мембранных структур

Органеллы клетки	Ведущий фермент/характерное соединение
Клеточная мембрана	Целлюлозосинтаза, Na^+/K^+ -насос
Цитоплазма	Нитратредуктаза, 80S-рибосомы
Клеточное ядро	Хроматин (линейная ядерная ДНК, гистоны), ядерные ДНК- и РНК-полимеразы
Цитоплазма + ядро	Актин миозин, тубулин
Пластиды	Крахмал и амилосинтаза, кольцевая плДНК, рибосомы (70S), нитритредуктаза, в хлоропластах рибулезобисфосфаткарбоксилаза (Ру-биско, RubisCO), хлорофиллы, пластохинон, пластидная АТФ-синтаза
Митохондрии	Фумараза, сукцинатдегидрогеназа, цитохромоксидаза, убихинон, митохондриальная АТФ-синтаза, кольцевая мтДНК, рибосомы (70S-тип)
Шероховатый ЭР	SRP-рецептор, рибофорины
Диктиосомы	Гликозилтрансферазы
Вакуоли/лизосомы	Кислая фосфатаза, α -маннозидаза, различные запасные и ядовитые вещества и пигменты (белки, сахара, кислоты, алкалоиды гликозиды, оксалат Са, флавоноиды и др)
Олеосомы	Триацилглицериды

¹ Na^+/K^+ -насос характерен для клеточной мембраны животных, но не высших растений. Здесь правильное указать H^+ -АТФазу — *Примеч ред*

Бокс 2.3. Компартментация цитоплазмы

Цитоплазма отграничена от внешней среды клеточной мембраной (плазмалеммой), а от клеточного сока — тонопластом. Эти мембраны, таким образом, в каждом случае представляют собой границу между цитоплазмой и не плазматическим пространством. То же можно сказать и о всех клеточных мембранах (E Schnepf, 1964) каждая биомембрана отграничивает цитоплазму от неплазмы (**правило компартментации**, теорема Шнепфа). Внутреннее пространство цистерн ЭР и аппарата Гольджи, вакуолей и пузырьков, пероксисом и тилакоидов, а также пространства между двумя мембранами оболочек пластид и тилакоидов не относятся к **цитоплазматическому компартменту**.

Плазматические компартменты — это цито- и кардиоплазма, а также пространства стромы пластид и матрикса митохондрий

(пласто- и митоплазма, называемые также соответственно пластидо- и хондриоплазма)¹. Они могут характеризоваться, наряду с прочим, содержанием нуклеиновых кислот и рибосом, наличием и оборотом высокоэнергетических соединений (АТФ, АДФ) и слабо щелочной реакцией. Плазматические компартменты, в целом, обладают восстановительными свойствами. Строна мембраны, граничащая с плазматическим компартментом, заряжена отрицательно. Полисахариды, запасаемые в плазматических «фазах» на основе глюкозы (глюканы) — α -глюканы, в том числе типичные запасные полисахариды (крахмал, гликоген, парамилон, см 1.4.3,

¹ Термины, приведенные в скобках, мало распространены — *Примеч ред*

2.2.9.2). В противоположность этому, не плазматические внутренние пространства клетки не содержат активных нуклеиновых кислот или рибосом (однако часто содержат белки), их значения рН обычно бывают меньше 7, относительно мембранных потенциалов они находятся на плюс-стороне, их среда окислительная; если они содержат глюкозы, то говорят не о запасных, а о структурных полисахаридах¹ (β -глюканы: целлюлоза, каллоза и т.п.). У мембранных гликопротеидов гликозилированные домены находятся всегда на экстраплазматической стороне мембраны.

Из правила компартиментации можно вывести, наряду с прочими, такие следствия:

- Между одноименными компартиментами (плазматический/плазматический или неплазматический/неплазматический) находится четное число мембран (пример: 2 мембраны между цитоплазмой и митоплазмой; 4 мембраны между митоплазмой и пластоплазмой). Соответственно этому также и при прохождении (мысленном) через целую клетку будет, в конце концов, пересечено четное число мембран.

- Разъединение одноименных компартиментов можно осуществить не через одну единственную мембрану, а через двойную мембрану — через переходную зону разнородных компартиментов (пример: цитоплазма/пластоплазма).

- Всеобщая асимметрия биомембран становится понятной в свете правила компартиментации: когда мембраны расположены между принципиально неоднородными компартиментами, следует ожидать, что две их поверхности неодинаковы. На это основывается разработанное в настоящее время различие аспектов поверхностей биомембран при электронно-микроскопическом изучении препаратов, приготовленных методом замораживания-скальвания (см. рис. А).

- Слияние компартиментов при процессах мембранных потоков возможно только между одноименными мембранными структурами. (Примеры плазматического слияния мембранных структур: образование синцитиев; слияние гамет; примеры неплазматического слияния: экзо- и эндоцитоз; временами случающиеся прямые соединения между ЭР и внешней средой или межмембранными пространствами оболочек пластид и митохондрий.)

¹ Исключение составляет сахароза, накапливающаяся в вакуолях. — *Примеч. ред.*

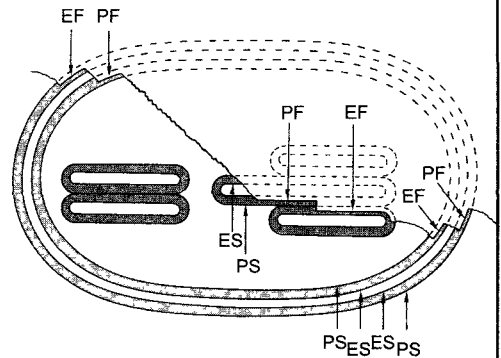


Рис. А. Схема строения мембран в препаратах, подвергнутых замораживанию-скальванию на примере мембран хлоропластов: 2 мембраны оболочки, мембраны тилакоидов (ср. рис. 2.83, D).

Мембраны показаны здесь на поперечном срезе; на препаратах, подвергнутых замораживанию-скальванию, они также видны расположенными продольно. Внутреннее пространство тилакоидов и пространство между обеими мембранами оболочки не являются плазматическими. При замораживании-скальвании оба одиночных липидных слоя биомембран отделяются друг от друга, так что при электронной микроскопии видны не наружные (верхние), а внутренние плоскости мембран. Последние называют фракционными поверхностями fracture faces (F), а именно прилегающие к плазматической фазе как плазматические поверхности — plasmatic faces PF, а остальные как EF (E — экстраплазматические поверхности от extraplasmatic = не плазматические). Трансмембранные белки встречаются как частицы на поверхности слома, в целом гладкой (см. рис. 2.85). По картине расположения частиц EF и PF чаще всего четко различается проявление асимметрии мембран. Наружные поверхности мембран обозначены S (англ. surface — поверхность), точнее как PS и ES соответственно

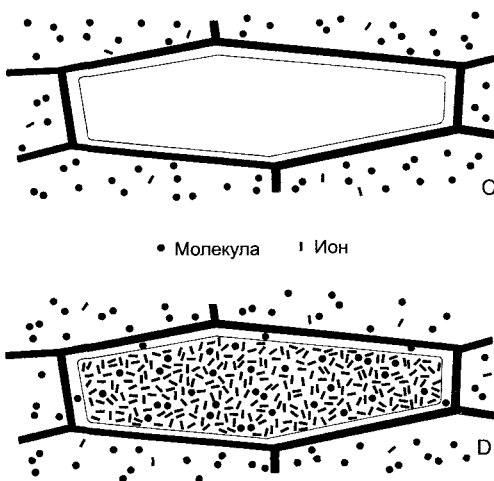
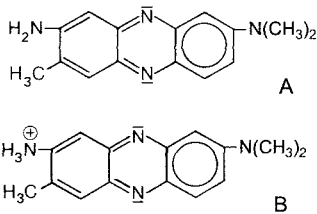
Из правила компартиментации следует новое **подразделение эукариотических клеток** на компартименты. Исходно на основе наблюдений с помощью светового микроскопа протопласты были разделены на цитоплазму и карио-(нуклео-)плазму. Пластиды и митохондрии при этом рассматривали как части или же включения цитоплазмы. Правда, нуклео-

и цитоплазма могут сливаться между собой, как это происходит при каждом нормальном митозе, а ядерная оболочка пронизана ядерными порами (**ядерно-цитоплазматический континуум**) Напротив, мито- и пластоплазма, обладающие и собственной генетической информацией, не сливаются ни между собой, ни с ядерно-плазматическим контину-

умом, хотя такие слияния по правилу компартиментации представляются возможными То что этого все же не бывает, говорит о глубоких различиях видов плазмы в клетке, которые удалось объяснить с позиции теории эндосимбиоза (см 2 4) Отвлеченное разграничение хондрио- и пластоплазмы получает правомерное обоснование

го потенциала (бюкс 2 3) Если различия (часто очень значительные) в концентрациях у границ компартиментов нивелируются (например, при действии ядов, так называемых ионофоров или определенных антибиотиков), следствием бывает гибель клетки **Мембранные потенциалы**, играющие важную роль в жизни всех клеток, возникают также из-за различий в ионном составе соседних компартиментов Мембранными потенциалами (порядка 100 мВ) из-за малой толщины двойного липидного слоя (4 нм) обусловлены электрические поля плотностью порядка $100\,000\text{ В см}^{-1}$ Мембранный потенциал возникает, таким образом, на границе, созданной двойным липидным слоем биомембраны

Биомембраны не всегда являются диффузионными барьерами Многие липофильные яды наркотики и т п могут растворяться и даже концентрироваться в двойном липидном слое, так что последний не представляет собой никакого препятствия для их диффузии Могут проходить даже полярные частицы, когда они достаточно малы ($<70\text{ Да}$) Мембрана действует как фильтр со средней шириной пор $0,3\text{ нм}$ В качестве пор функционируют при этом места кратковременных нарушений в структуре бислоя, как это постоянно происходит при тепловом движении липидных молекул в жидких мембранах Правда, во многих случаях сравнительно высокая проницаемость для воды объясняется наличием **аквапоринов**, образующих трансмембранные каналы для молекул воды (см рис 6 25) Через такой канал, когда он открывается за счет фосфорилирования аквапоринов, не могут проходить ни ионы, ни метаболиты, однако проходят до 4 млрд молекул H_2O в секунду



△

Рис. 2.47. Движение ионов через мембрану

Накопление нейтрального красного в вакуоли растительной клетки Нейтральный красный существует в вакуоли как липофильная молекула (**A**), в кислом же растворе за счет присоединения протона — как цветной катион (**B**) **C** — исходная ситуация живая клетка в разбавленном нейтральном растворе, pH 8 (цветная молекула показана как точки, цветные катионы — как штрихи) **D** — окончательное состояние цветные молекулы проникли в вакуоль (pH 5), в которой они не могут больше оставаться как гидрофильные цветные ионы Равновесие устанавливается только тогда, когда концентрация нейтральных молекул в вакуоли равна таковой во внешнем растворе Однако тогда достигается более чем тысячекратное накопление ионной формы нейтрального красного в вакуоли

Особенности проницаемости липидного бислоя в биомембранах описываются **теорией липидного фильтра**. Согласно этой теории, полярные вещества соразмерно своей величине могут диффундировать через гидрофильные поры мембраны, тогда как неполярные вещества могут непосредственно проходить через мембраны. Однако независимо от параметров величины частиц и липофильности, это пассивное проникновение является неспецифическим: нет структур для узнавания определенных проникающих через мембрану химических веществ. Рисунок 2.47 наглядно показывает поучительный эксперимент, подтверждающий теорию липидного фильтра (см. также рис. 7.37).

2.2.6. Клеточные мембраны и компартменты

Различные мембранные системы клетки, хотя и не связаны непосредственно между собой, однако могут косвенно контактировать друг с другом за счет потока пузырьков, **мембранного потока**. При текучести биомембран и возникающей за счет этого возможности перемещать даже крупные комплексы мембранных белков в плоскости мембраны пространственное разделение отдельных мембранных структур обеспечивает их функциональное разнообразие. Наличие постоянно открытых каналов между компартментами клетки имело бы следствием диффузию в обоих направлениях, тогда как потоки пузырьков в живой клетке всегда соответствуют одностороннему движению (**нагнетающее действие** при мембранном потоке).

Поток везикул предполагает строгую упорядоченность и слияние мембранных структур, которое основано на слиянии мембран. Поскольку биомембраны не могут сливаться самопроизвольно, силы отталкивания преодолеваются за счет специализированных белков. За счет таких белков одновременно обеспечивается слияние мембранных компартментов (см. 2.2.6.4; 2.2.6.5).

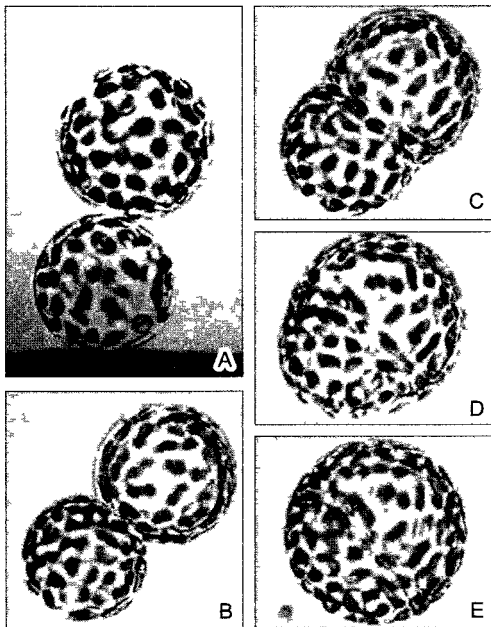
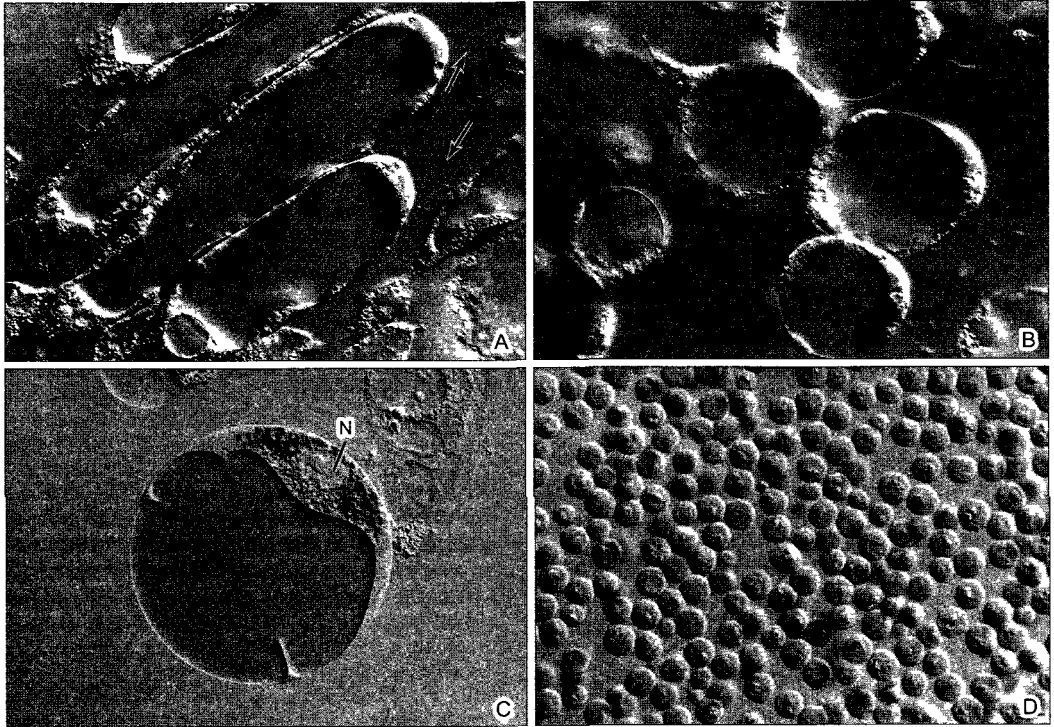
Большинство внутриклеточных мембран (**эндомембран**) и наружная мембрана клетки находятся во взаимосвязи благодаря процессам мембранного везикулярного потока. Наконец, эндомембраны от-

носятся к центральной мембранной системе более высокого ранга. Однако к этой системе не относятся внутренние мембраны митохондрий, а также внутренние мембраны оболочки пластид и тилакоиды (они будут обсуждаться дальше; см. 2.2.8.2; 2.2.9.1). Следовательно, растительная клетка содержит не только три постоянно разделенных сорта плазмы (см. бокс 2.3), но и соответственно также три мембранные системы, не связанные мембранным везикулярным потоком, которые также обладают характерными различиями в составе липидов и белков.

Из внутренних мембранных структур клеток растений и грибов уже в XIX столетии были открыты крупные вакуоли, а их мембраны были охарактеризованы более детально при исследовании осмоса. В настоящее время можно выделить их из клетки в интактной форме (см. рис. 2.59, А). Примерно в то же время, когда электронно-микроскопические исследования привели к открытию ЭР с ядерной оболочкой в качестве центрального элемента, диктисом аппарата Гольджи и пузырьков разного сорта, путем фракционирования клетки удалось охарактеризовать различные мембранные компоненты и их мембраны (см. бокс 2.1). Были открыты многие структурные/функциональные взаимоотношения. Растительные и грибные клетки труднее поддаются анализу, чем лишённые стенок и вакуолей клетки млекопитающих. Например, из растительных тканей трудно получить чистые фракции плазматической мембраны, что в случае животных клеток чаще всего не составляет проблемы. Однако многие основополагающие открытия, которые были сделаны на клетках животных, применимы и к соответствующим системам растительных клеток.

2.2.6.1. Клеточная мембрана

Клеточная, или плазматическая, мембрана (= плазмалемма) из-за большого содержания гликопротеинов толще и плотнее других мембран клетки. Она создает и стабилизирует особый ионный баланс между цитоплазмой и апопластом, в то время как соответствующие транслокаторы, используя АТФ, выводят протоны, ионы Ca^{2+} и Na^+ из клетки, а ионы K^+ входят в клетку. Клеточная мембрана за счет



△

Рис. 2.49. Электрослияние протопластов листостебельного мха *Funaria hygrometrica* (640×) (препараты и электронная микрофотосъемка А Межа, G Spangenberg, Н -U Коор, М Ворр)

Два протопласта соприкасающиеся с электродом (А), сливаются за счет электрического шока (силовое поле 1 кВ см^{-3} , 70 мкс) (В—Е) Из возникшей таким образом гибридной клетки может за несколько недель вырасти новое растение мха

Рис. 2.48. Протопласты, искусственно полученные путем ферментативного разрушения клеточных стенок (С — препарат U. Matern):

А, В — эпидермис запасющих чешуй луковец *Allium cepa* вскоре после внесения пектиназно-целлюлазной смеси и после выхода округлых протопластов в 0,6 М сорбите (140×). Стрелки на А — плазматические нити, образовавшиеся из плазмодесм; **С** — протопласт из культуры клеток петрушки (370×). На А—С — крупные центральные вакуоли; **Д** — протопласты клеток дрожжей, *Saccharomyces cerevisiae* (800×). По сравнению с клетками высших растений клетки дрожжей очень мелкие; **Н** — клеточное ядро с ядрышком

◀

выпячивания или складок увеличена в точках интенсивного обмена веществами (ср., например, рис. 3.27).

Лишенные стенок **протопласты** можно легко получить путем лизиса клеточных стенок с помощью пектиназ и целлюлаз (рис. 2.48). При осмотической стабилизации протопласты вполне жизнеспособны. С протопластами можно осуществлять слияние клеток, например с помощью полиэтиленгликоля или электрического шока (рис. 2.49). Соответственно можно получить также **соматические гибриды (цибриды, cybrids)**, т. е. соединенные клетки от организмов совершенно разного систематического положения, которые в природе никогда не смогли бы появиться.

Клеточная мембрана за счет тургора прижата к внутренней стороне клеточной стенки, однако в определенных местах она в результате специфических химических взаимодействий особенно тесно связана со стенкой. С одной стороны, это те места, где образуются микрофибриллы целлюлозы (см. 2.2.7.2). С другой стороны, с помощью антител удалось показать, что интегральные мембранные белки (интегрины) взаимодействуют с компонентами клеточной стенки и могут обеспечивать прочное взаимное соединение (как внеклеточный матрикс в животных клетках).

2.2.6.2. Эндоплазматическая сеть (ЭС), или эндоплазматический ретикулум (ЭР)

Эта мембранная система, часто пронизывающая всю клетку, получила свое название после первых электронно-микроскопических наблюдений тотальных препаратов фибробластов (К. R. Porter, 1946). В этих клетках она выглядела как сеть (лат. *reticulum* — сеть), которая у исследовавшегося типа клеток была хорошо развита, прежде всего в эндоплазме вбли-

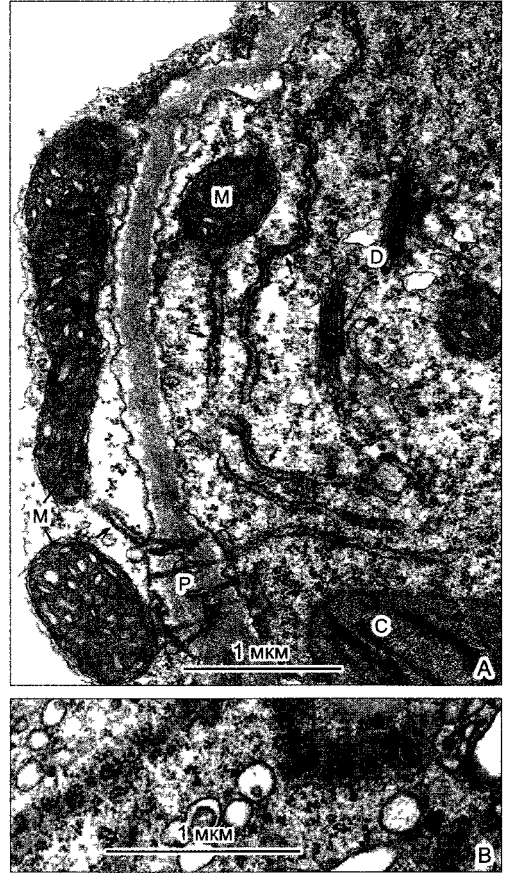


Рис. 2.50. Несущий рибосомы (шероховатый) эндоплазматический ретикулум (электронная микрофотосъемка А. Н. Falk, В. U. Kristen):

А — цистерны на поперечном срезе (стрелки), рядом митохондрии М, диктиосомы D и хлоропласт С; плазмодесмы Р в первичном поровом поле клеточной стенки; клетка листа фасоли обыкновенной, **В** — плоско срезанные цистерны шероховатого ЭР со спиралевидными полисоммами в пыльцевой трубке табака *Nicotiana tabacum*

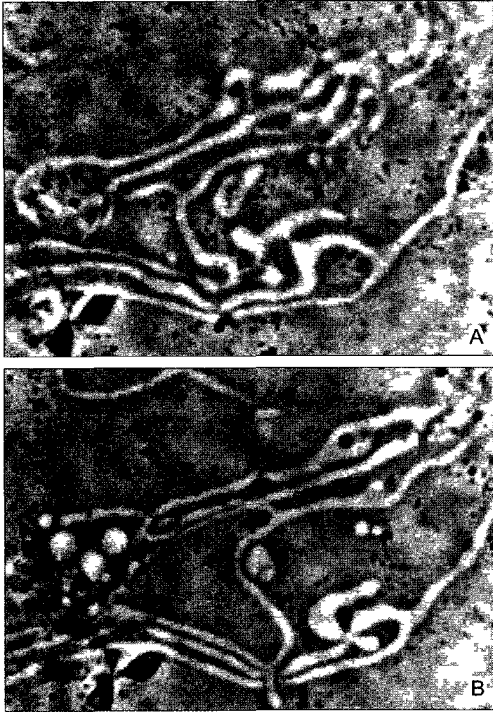


Рис. 2.51. Эндоплазматический ретикулум в живой клетке из культуры тканей табака (940×) (съемка в фазовом контрасте W Url)

В — снимок сделан через 10,5 с после **А**. На снимках видны (наряду с ЭР) также олеосомы, митохондрии и (слева внизу) пластиды

зи ядра, а не в кортикальной (экто-)плазме. Позже было показано, что здесь мы имеем дело с системой плоских двойных мембран («**цистерн**», рис 2 50), часть из которых соединена с большим количеством рибосом, и что «микросомная фракция», сначала выделенная из клеток печени, состоит из ЭР. Впрочем, уже к концу XIX столетия Ш Гарнье наблюдал в выделяющих белок клетках желез млекопитающих области цитоплазмы, которые интенсивно окрашивались основными красителями. Из-за явной связи между этим базофильным окрашиванием и синтезом секретируемых белков Гарнье назвал эти области цитоплазмы **эргастоплазмой** (греч *ergaster* — рабочий). На электронных микрофотографиях эргастоплазма выглядит как скопление параллельно расположенных цистерн несущего рибосомы шероховатого ЭР. Базофилия обусловлена высокой концентрацией рРНК. В подходящих случаях цистерны ЭР можно наблюдать даже с помощью

светового микроскопа и соответственно в живых клетках, где они отличаются быстрыми изменениями формы (рис 2 51). Сетевидная форма этих структур может быть четко видна в поле флуоресцентного микроскопа (рис 2 52)

ЭР представлен двумя различными структурными и функциональными формами — в виде **шероховатого ЭР** (rough ER, rER) и **гладкого ЭР** (smooth ER, sER). Несущая полисомы шероховатая форма (называемая также гранулярным ЭР) встречается в виде обширных плоских цистерн (см рис 2 50). Напротив, лишенный рибосом гладкий ЭР часто образует сетевидные структуры из разветвленных мембранных трубочек (рис 2 53)

На **шероховатом ЭР** — место интенсивного синтеза белков. Белки, образующие здесь связанными с мембранами полисомами, — это либо мембранные белки, либо такие белки, которые переносятся в неплазматические структуры (например, вакуоли) или выделяются наружу (секреторные белки = экспортируемые

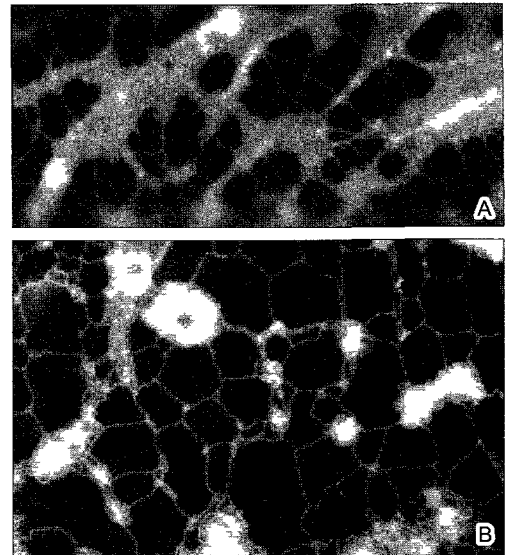


Рис. 2.52. ЭР в эпидермальных клетках лука репчатого после флуоресцентного окрашивания 3,3' дигексилосаккарбоцианиниодидом в нормальном состоянии (в виде цистерн **А**, 750×) и после обработки холодом (тубулярный **В**, 870×) (снимки Н Quader)

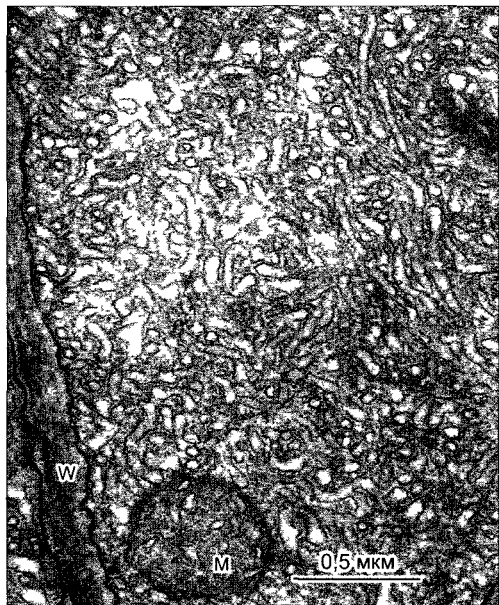


Рис. 2.53. Гладкий ЭР накапливающей масло клетки лопуха *Arctium lappa* с многочисленными поперечными и продольными разрезами изогнутых и разветвленных цистерн ЭР (электронная микروفотосъемка E. Schnepf). М — митохондрия; W — клеточная стенка

белки, например, белки клеточной стенки или разрушающие стенку экзоферменты паразитических грибов; белки цитоплазмы и ядерного пространства синтезируются не на шероховатом ЭР, а на свободных полисомах цитоплазмы). Мембраны шероховатого ЭР — единственные мембраны, которые имеют рецепторы для рибосом и могут образовывать полисомы на своей плазматической стороне (plasmatic side, PS). О перемещении белков, которые синтезируются на связанных с шероховатым ЭР рибосомах, см. 7.3.1.4.

Функции **гладкого ЭР** разнообразны. Прежде всего он участвует в синтезе липидов, флавоноидов и терпеноидов (см. 6.16.1; 6.16.2). Образование жирных кислот в растительных клетках (в противоположность животным клеткам) происходит прежде всего в пластидах. Однако преобразование сначала насыщенных жирных кислот в ненасыщенные и встраивание образуемых липидов в мембраны в расти-

тельной клетке, как во всех эукариотических клетках, является функцией гладкого ЭР. Встраивание происходит только на обращенной к цитоплазме (P-)стороне мембран ЭР, так что синтезируемые молекулы липидов могут встраиваться только в плазматический монослой мембраны. Однако эти мембраны содержат особый белок — **флиппазу**. Она катализирует перенос липидных молекул (flip-flop) из плазматического монослоя в экстраплазматический (иначе он практически невозможен).

2.2.6.3. Диктиосомы и аппарат Гольджи

Аппарат Гольджи — это своеобразная «органелла-железа» клетки. В диктиосомах синтезируются или гликозилируются секреты, которые через секреторные пузырьки (пузырьки Гольджи) выводятся из клетки или откладываются в вакуолях. Диктиосомы — это элементы аппарата Гольджи. Мелкие одноклеточные организмы часто имеют только одну единственную диктиосому, однако в более крупных клетках всегда имеются многочисленные диктиосомы (в некоторых случаях их бывает свыше тысячи); у растений они чаще всего (в противоположность многим клеткам у животных) рассеяны по всей цитоплазме («дисперсный» аппарат Гольджи).

Типичная **диктиосома** образована стопкой **цистерн аппарата Гольджи**. Она всегда находится по соседству с цистерной ЭР или оболочкой ядра и ориентирована параллельно им (рис. 2.54, В; 2.56). Обращенную к ЭР сторону диктиосомы называют ее **цис-стороной**, а противоположную — **транс-стороной**. С **цис-**стороны за счет слияния с транспортирующимися туда пузырьками образуются новые цистерны Гольджи, с **транс-**стороны отделяются пузырьки Гольджи. Во многих случаях краевые зоны дистальных цистерн образуют сетчатую структуру (**транс-Гольджи-сеть**, *trans-Golgi-net*, TGN). Между цистернами аппарата Гольджи иногда находятся идущие параллельно нити, функция которых неизвестна. У так называемых гипертро-

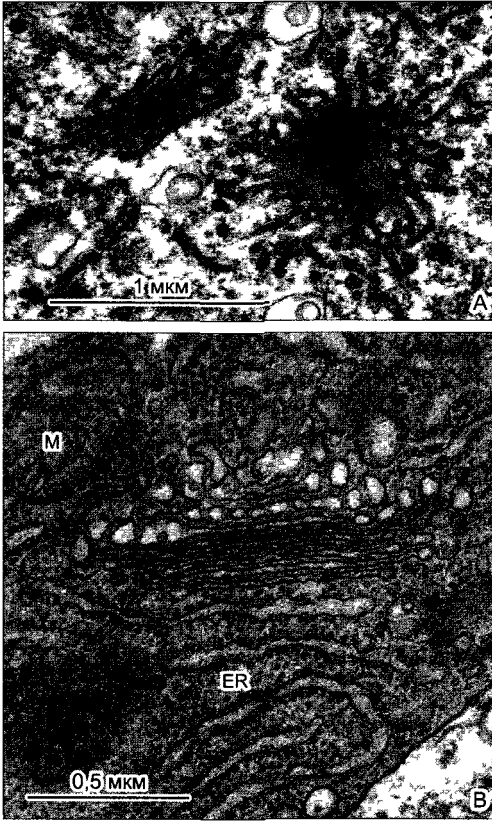


Рис. 2.54. Диктиосомы (электронная микрофото-съемка: А — *U. Kristen*; В — *J. Lockhausen, U. Kristen*):

А — продольно и поперечно разрезанные диктиосомы в клетке лигулы полушника *Isoetes lacustris*; сетчато-трубчатая периферия цистерн Гольджи и многочисленные мелкие пузырьки; **В** — поперечный разрез диктиосомы в железистой клетке *Veronica beccabunga*; цис-сторона Гольджи и многочисленные мелкие пузырьки; на транс-стороне различимы тонкие нити аппарата Гольджи между цистернами; наружные цистерны транс-стороны расширены и продырявлены многочисленными отверстиями (транс-Гольджи-сеть); М — митохондрия

фированных диктиосом отчленяются не отдельные пузырьки, а целые цистерны вздуваются и мигрируют к поверхности клетки (см. рис. 7.55, D).

Диктиосомы — образования недолговечные. При необходимости ЭР может образовывать их заново.

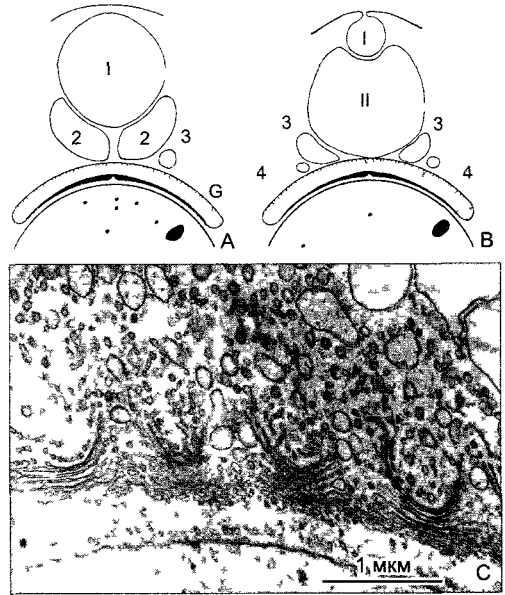
Структура диктиосом варьирует у разных организмов, а внутри многоклеточного организма зависит от степени дифференцировки клетки. У некоторых примитивных грибов, а также в клетках сухих семян вместо диктиосом в цитоплазме находятся скопления мелких мембранных пузырьков или трубочек. И если у типичных диктиосом высших растений число цистерн Гольджи колеблется от 43 до 10, то у протистов оно может быть более 30.

В цистернах аппарата Гольджи с помощью специфических гликозилтрансфераз образуются **олиго- и полисахариды**. Специфические гликозилтрансферазы (например, галактозилтрансфераза, которая переносит единицы галактозы на нарастающие глюкановые цепочки) — основные ферменты аппарата Гольджи. С их помощью, в частности, синтезируются полисахариды матрикса клеточной стенки (см. 6.17.1.1); для синтеза запасных полисахаридов, таких, как крахмал и гликоген, существуют собственные цитоплазматические (или плазматидные, или митохондриальные) ферментные системы (см. 6.17.1.2). В цистернах Гольджи также гликозилируются интегральные мембранные белки — этот процесс начинается уже в просвете шероховатого ЭР, однако завершается только в аппарате Гольджи. Все экспортируемые и интегральные белки плазматической мембраны представляют собой гликопротеины.

Образуемые секреты также бывают самыми разными. Как крайние варианты можно назвать, с одной стороны, **оформленные секреты**, в которых цистерны или пузырьки Гольджи путем процессов самоорганизации формируются в характерные структуры. Известные примеры: чешуйки клеточной стенки (см. рис. 11.7; 11.74, G), экстрозосомы (эджектосомы или трихоцисты) одноклеточных криптофитов и динофитов, взрывообразно выбрасываемые наружу, иногда ядовитые «снаряды» для защиты от врагов или поражения жертвы, а также мастигонемы перистых жгутиков (см. рис. 11.20, А—С; 11.72, F). С другой стороны, часто выделяются особенно насыщенные водой слизистые полисахариды. Своеобразный случай секреции аппарата Гольджи — **активное выделение воды**. У всех пресноводных протистов без жесткой клеточной стенки водный баланс нестабилен, поскольку они постоянно поглощают воду путем осмоса, но не могут компенсировать создающееся внутреннее давление противодействующим давлением со стороны жесткого внешнего скелета. Таким организмам не-

Рис. 2 55. Выделение воды через аппарат Гольджи (A B — по R Poisson A Hollande C D — электронная микروفотосъемка E Schnepf W Koch)

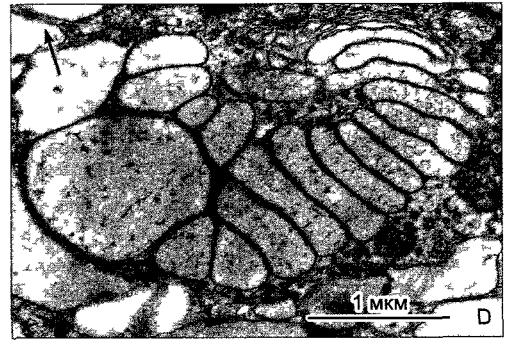
A—C — *Vacuolaria virescens* Схема образования и экзоцитоза насыщенных водой пузырьков аппарата Гольджи (вакуолей) в следующих друг за другом стадиях: комплексный аппарат Гольджи (показан мелкими точками) построен из примерно 50 диктиосом) прилегает к ядру (показано крупными точками) римские цифры означают крупные «пульсирующие» вакуоли возникшие путем слияния меньших вакуолей (арабские цифры) За 30 мин выделяется объем воды близкий к объему клетки **C** — многие диктиосомы аппарата Гольджи становящиеся по мере продвижения вовне (вверху) все более крупными вакуолями Гольджи **D** — у одноклеточной водоросли *Glaucocystis geitleri* целые цистерны Гольджи также сливаются поглощая воду и ритмично опорожняются наружу в направлении указанном стрелкой G — аппарат Гольджи M — клеточная мембрана



обходимы структуры для активного выделения воды. В большинстве случаев это пульсирующие **сократительные вакуоли**. Увеличиваясь в размере, они механически или осмотически поглощают воду из окружающей цитоплазмы (диастола) и периодически при сокращении выпрыскивают ее наружу через ненадолго открывающийся канал (систола). У одноклеточной водоросли *Vacuolaria* эту функцию берут на себя многочисленные диктиосомы. Они образуют плотный слой непосредственно вокруг ядерной оболочки — «перинуклеарный» аппарат Гольджи. Постоянно в большом числе отчленивающиеся пузырьки Гольджи, которые содержат крайне насыщенную водой слизь, быстро сливаются во все более крупные секреторные вакуоли и в таком виде выводятся наружу (рис. 2 55).

2.2.6.4. Мембранный поток, экзо- и эндоцитоз

В противоположность мембранному транспорту (перемещению веществ через биомембраны), понятие **мембранный поток (везикулярный транспорт)** подразумевает транспорт целых компартментов. Путем мембранного потока мелкие компартменты (везикулы) могут отделяться от



более крупных, направленно перемещаться в клетке с помощью цитоскелета и его моторных белков и сливаться с другими компартментами. Общая схема подобных процессов (**цитозов**)¹ показана на рис. 2 56 (ср. рис. 7 16). Так, секреторные пузырьки отшнуровываются от *транс*-сети Гольджи, мигрируют к клеточной мембране, сливаются с ней и выделяют свое содержимое наружу. Мембрана пузырька становится частью плазматической мембраны. Этот вид клеточной секреции называют **экзо-**

¹ Термин «цитоз» в нашей литературе не принят. Обычно уточняют, о каком именно процессе идет речь: об эндоцитозе или экзоцитозе — *Примеч. ред.*

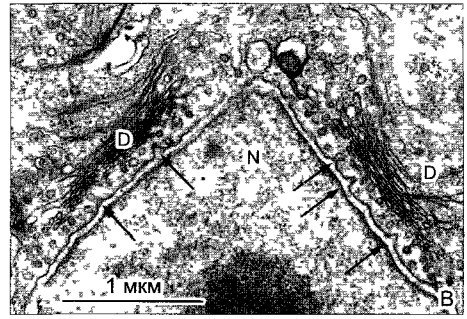
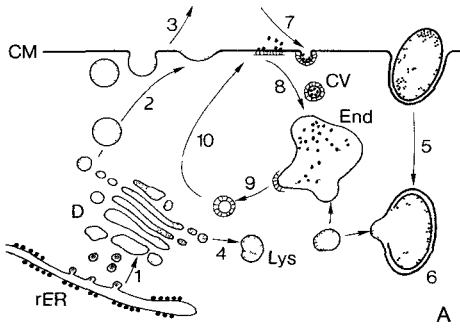


Рис. 2.56. Мембранный поток, экзо- и эндоцитоз (электронная микрофотография Н Falk)

А — белки, синтезированные на шероховатом ЭР, попадают через транзитные пузырьки к диктиосоме D (1). Там они модифицируются путем гликозилирования или через пузырьки Гольджи транспортируются (2) к клеточной мембране CM и выводятся из клетки (3), либо упаковываются (4) в первичные лизосомы. Поглощенные посредством фагоцитоза более крупные частицы (5) с помощью лизосомных ферментов разлагаются (6) в пищеварительных вакуолях. Частицы меньшего размера, например, усваиваемые клеткой макромолекулы, адсорбируются специфическими рецепторами на клеточной мембране и переносятся (8) с мембранных пузырьков CV к эндосомам End, в кислой среде которых они отсоединяются от рецепторов и гидролизуются. Рецепторы рециклируются: сначала перемещаются (9) через пузырьки CV к диктиосомам, затем снова к поверхности клетки (10), **В** — поток пузырьков от шероховатого ЭР (здесь представлена оболочка ядра N водоросли *Botrydium granulatum*) к соседним диктиосомам, стрелки — перешнуровывание транзитных пузырьков, CM — клеточная мембрана, CV — мембранные пузырьки, D — диктиосома, End — эндосома, Lys — лизосомы

цитозом. Путем экзоцитоза макромолекулы и еще значительно более крупные оформленные секреты могут попадать из клетки во внеклеточное пространство, не проходя самостоятельно через клеточную мембрану, которая не открывается даже на короткий срок

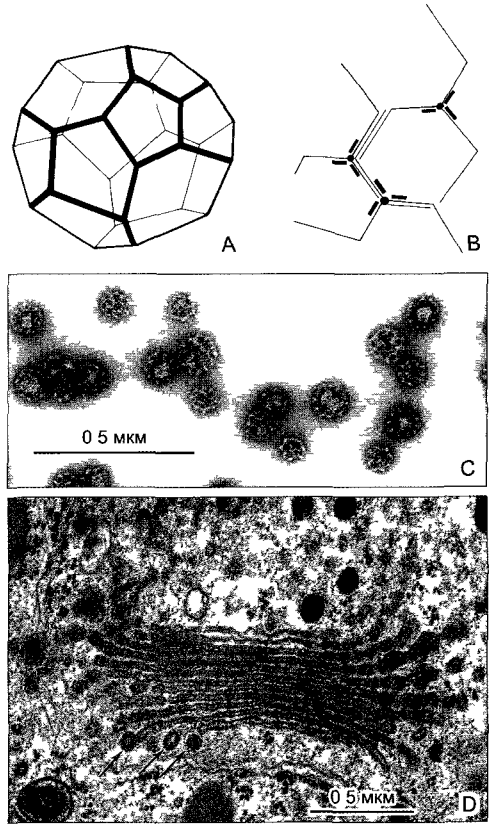
При отщеплении секреторных пузырьков диктиосома теряет мембранный материал. Новый материал должен поставляться от ЭР, поскольку в диктиосомах не синтезируются ни липиды, ни белки. Это происходит через транзитные пузырьки (первичные пузырьки) строго определенного размера, так что облик диктиосом, несмотря на постоянные поступления и потерю мембранного материала, остается неизменным. Таким образом, аппарат Гольджи существует как динамическая структура в подвижном равновесии и сохраняет структурную и функциональную полярность: на обращенной к ЭР *цис*-стороне (образующей стороне) из транзитных пузырьков строятся новые цистерны аппарата Гольджи, на дистальной сторо-

не (*транс*-стороне, секреторной стороне) мембраны аппарата Гольджи утрачиваются при отщеплении секреторных пузырьков. Мембраны аппарата Гольджи мигрируют с заключенными в них предшественниками секретов насковзь через стопку цистерн от *цис*- к *транс*-стороне, непосредственно через них или через потоки пузырьков у края диктиосомы. При этом высота цистерн уменьшается, а толщина мембран увеличивается. Связанные с мембранами ферменты проявляют разную активность с проксимальной и дистальной стороны

Путем поэтапного удлинения олиго- и полисахаридных цепочек увеличивается доля гликанов в первичных секретах, одновременно содержимое первичных цистерн подкисляется. Если последовательности ДНК, РНК и белков полностью определяются исходной матрицей, то последовательность остатков сахаров в олигосахаридных цепочках гликопротеинов устанавливается следующими друг за другом во времени и пространстве этапами

Рис. 2.57. Мембранные пузырьки (coated vesicles, CV) и клатрин (С — препарат и электронная микрофотография D G Robinson D — электронная микрофотография O Kiermayer)

А — схема ССВ (комплекс клатрина с везикулами), **В** — 3 трисцилона как компоненты пента- и гексагональной сетчатой структуры. Каждый трисцилон состоит из 3 тяжелых цепей (по 180 кДа, 50% α -спирали согнутые петли) и 3 легких (по 35 кДа) вдоль каждого ребра клатриновой решетки проходят 4 тяжелые цепи, легкие цепи находятся в углах. **С** — везикулы CV выделенные из гипокотилия цуккини (культурной формы тыквы *Cucurbita pepo*) в негативном контрасте. **Д** — везикулы CV (стрелки) на диктиосоме десмидиевой водоросли *Micrasterias* (обратите внимание также на одностороннее размещение рибосом на цистернах ЭР против *цис*-стороны диктиосом)



биосинтеза, которые можно сравнить с «монтажом вдоль ленты конвейера»¹

Если на поверхности клетки за счет впячивания клеточной мембраны образуются пузырьки, которые смещаются внутрь клетки, мы имеем дело с **эндоцитозом**. Формально он соответствует последним этапам экзоцитоза, только с противоположным направлением. При этом, например, макромолекулы, которые у наружной стороны клеточной мембраны связываются специфическими рецепторами, могут доставляться через **мембранные пузырьки** (coated vesicles, CV) к эндосомам и лизосомам и там перевариваться. Многие одноклеточные организмы и большинство клеток животных могут захватывать также микроскопические частицы пищи путем эндоцитоза (**фагоцитоз**, рис 2.56, А, 5 и 6). Эндоцитоз обнаружен и у

растительных клеток, но уже из-за осмотрофности этих клеток и клеточных стенок, которая делает невозможной фаготрофность, его масштаб очень ограничен. Мембранные пузырьки часто встречаются также в растительных клетках, особенно вблизи клеточной мембраны и вокруг диктиосом (рис 2.57, D). Они связаны с реутилизацией мембран и рецепторов или служат для внутриклеточного перемещения мембран и веществ (**интрацитоз**)¹

¹ Таким образом, последовательность сахаров в полисахаридах зависит от того, в каких компартментах (содержащих специфичные гликозилтрансферазы) и в какой последовательности побывает исходный продукт, т.е. от того на какую «конвейерную ленту» ему повезло попасть. Последовательность сахаров прямо не закодирована в геноме, там содержится лишь информация о «деталях конвейера» но не о том, в каком порядке этот «конвейер» организован — *Примеч ред*

2.2.6.5. Мембранные пузырьки (coated vesicles)

Мембранные пузырьки (рис 2.57) относятся к мельчайшим мембранным компонентам клетки их диаметр порядка

¹ Этот термин в отечественной литературе практически не используется — *Примеч ред*

0,1 мкм. Они имеют граничащий с цитоплазмой мембранный скелет — собственно «coat» (англ. — оболочка). По белкам оболочки можно различать два типа мембранных пузырьков: клатриновые (clathrin coated vesicles, CCV) и коатпротеиновые. **Клатриновые пузырьки** наблюдаются при эндоцитозе и при движении пузырьков между диктиосомами и лизосомами или же вакуолями; **коатпротеиновые пузырьки** — преимущественно при экзо- и интрацитозе. Оба вида мембранных пузырьков недолговечны и подлежат постоянной смене.

Сетчатая структура в виде пчелиных сот, которую образует вокруг клатриновых пузырьков структурный белок **клатрин** (греч. kláthron — решетка), построена из тримеров клатрина — так называемых трисцелионов (рис. 2.57, В). Построение и разборка регулируются сопутствующими белками: распад, например, происходит при участии специальной АТФазы. Образование клатриновых пузырьков при эндоцитозе начинается с построения структуры в виде сот из клатрина у внутренней стороны клеточной мембраны. В этом процессе участвуют особые белки сборки (assembly proteins), которые родственны аналогичным по функциям белкам в клетках млекопитающих (адаптинам). Области, затрагиваемые этим процессом, называют coated membranes или, в связи с тем что они погружены в цитоплазму, — coated pits¹ (англ. pit — яма). В растительных клетках до 7 % и более поверхности клеточной мембраны может быть занято многоугольниками из клатрина. Образование coated pits и их отшнуровывание в виде клатриновых пузырьков требует энергии: должна быть произведена работа против тургора (для сравнения: локальное надавливание на полностью накачанную велосипедную камеру требует значительного усилия). Соответственно эндоцитоз у растительных клеток наблюдается прежде всего в структурах с низким тургором (корневые волос-

ки, клетки эндосперма, искусственно полученные протопласты). С образующимся клатриновым покровом связан динамин — ГТФаза, которая удовлетворяет потребность в энергии путем расщепления ГТФ.

У коатпротеиновых пузырьков (COP-vesicles) комплекс оболочки образован из нескольких белков, не родственных клатрину, они называются коатомерами. На дрожжевых клетках, служащих удобной моделью для генетического анализа, и на нервных клетках млекопитающих, у которых с помощью электрического импульса можно управлять массовым высвобождением транспортных пузырьков, удалось в значительной мере выяснить решающие этапы транспорта везикул.

Эти этапы включают отпочковывание пузырьков от донорных мембран, локализацию их у акцепторных мембран и слияние с ними. Для **образования пузырьков** коатомеры из цитоплазмы встраиваются в соответствующие области мембран ЭР или же диктиосом. Это требует активизации небольшого G-белка, который содержит в активном центре ГДФ и обменивает его теперь на ГТФ. Процесс, который инициирует отпочковывание пузырьков, может блокироваться грибным ядом брэфельдином. **Слияние** пузырьков с соответствующими мембранами возможно благодаря двум белковым факторам: АТФазе и растворимому фактору. АТФаза носит название NSF, от NEM-чувствительного фактора (NEM = N-этил-малеймид — соединение, которое блокирует ферменты с SH-группами — в данном случае АТФазу). Для растворимого фактора используется аббревиатура SNAP (англ. soluble NSF associated protein — растворимый белок, ассоциированный с NSF). Локализация пузырьков у клеточной мембраны возможна только после разрыва покрова (coat). Этот процесс сопровождается расщеплением ГТФ в G-белке. Однако здесь необходимы специальные распознающие структуры, исключающие ошибочные направления в транспорте пузырьков. Некоторые из них к настоящему времени удалось охарактеризовать более детально. Они известны под общим названием SNARE (рецепторы для SNAP).

2.2.6.6. Пероксисомы и глиоксисомы

В цитоплазме активных эукариотических клеток находится множество мелких

¹ Соответствующая терминология еще недостаточно устоялась, и даже в немецком оригинале дана английская калька. В переводе мы используем тот же прием. — *Примеч. ред.*

сферических структур (компарментов), которые ограничены только одной мембраной. До появления электронного микроскопа они в целом обозначались как пузырьки, или везикулы. Однако их функции очень варьируют: можно выделить запасные, транспортные и реакционные везикулы. Некоторые примеры мы уже упоминали. Так, мембранный поток при экзо- и эндоцитозе обеспечивается транспортными пузырьками, которые выполняют роль контейнеров. Запасные пузырьки — это, например, алейроновые зерна (см. ниже).

К началу электронно-микроскопической эры все пузырьки размером 0,3—1,5 мкм с плотным содержимым обозначали как **микротельца**. Они выполняют специальные функции при обмене веществ и содержат соответствующие определенные ферменты в высокой концентрации. Функции микротельца зависят от конкретной клетки (ткани). Однако на переднем плане здесь всегда стоят окислительные реакции, чаще всего — распад различных веществ. При этих реакциях возникает клеточный яд — перекись (пероксид) водорода H_2O_2 , который расщепляется на воду и кислород ферментом каталазы. Каталаза — главный фермент, общий для всех микротельца, которые известны под общим названием **пероксисомы**. Из растений были выделены пероксисомы фотосинтетически активных клеток (так называемые **листовые пероксисомы**; рис. 2.58) как органеллы, вовлеченные в процесс фотодыхания (см. 6.5.6). Кроме того, пероксисомы накапливающих масло семян, которые играют решающую роль при мобилизации запасов жиров, относят к **глиоксисомам** (см. 6.12). В обоих случаях обменные процессы между компартаментами в живой клетке становятся очевидными даже визуально благодаря тесному совместному расположению пероксисом с пластидами и митохондриями (при фотодыхании) или же олеосомами (при мобилизации жиров).

Пероксисомы происходят только из себе подобных, хотя они (в противоположность митохондриям и пластидам) не содержат нуклеиновых кислот. Все харак-

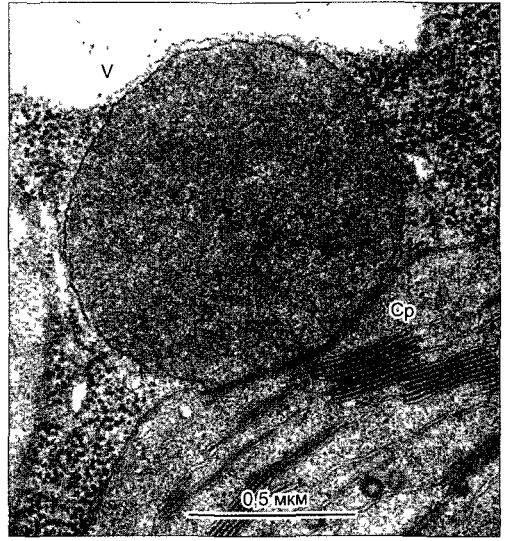


Рис. 2.58. Пероксисома листа шпината, тесно прилегающая к хлоропласту (с гранами) (электронная микрофотосъемка Н. Falk).

В цитоплазме многочисленные рибосомы; Ср — хлоропласт; V — вакуоль

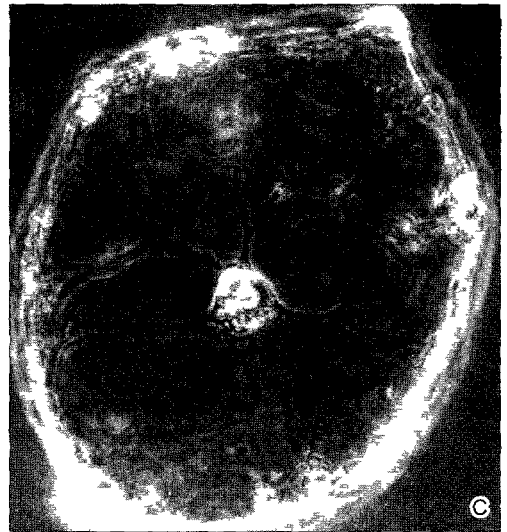
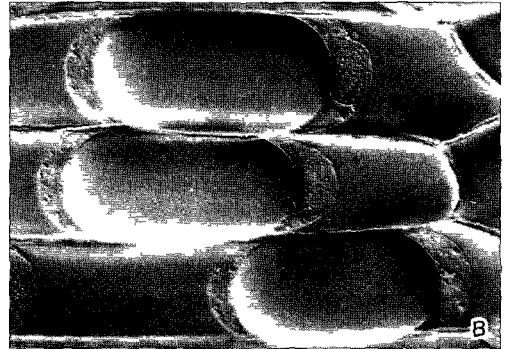
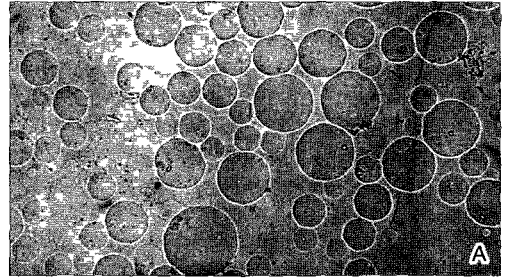
терные ферменты синтезируются на свободных полисомах цитоплазмы и только потом, при отщеплении лидерной последовательности — трансептида, перемещаются в микротельца. Это напоминает соответствующие процессы у митохондрий и пластид (см. 2.2.8.2; 2.2.9).

2.2.6.7. Вакуоли и тонопласт

Заполненные клеточным соком вакуоли, особенно крупная **центральная вакуоль** закончивших рост клеток, — характерные структуры растительной клетки. Объем всех вакуолей одной клетки, называемый также **вакуоном**, составляет у клеток в первичных меристематических тканях примерно 20 % объема, а конечный их объем может достигать более 90 % (ср. рис. 2.2, А, С; 2.48, А—С; 2.59). Вакуоли — не плазматические компоненты, их содержимое чаще всего имеет значения рН порядка 5.5. иногда еще ниже (например, у лимона, который имеет характерное немецкое название «sauere Apfel» —

Рис. 2.59. Вакуоли (А — препарат и съемка J Willenbrink В — съемка в интерференционном контрасте Н Falk С — съемка в фазовом контрасте W Url)

А — выделенные из протопластов запасяющей паренхимы сахарной свеклы *Beta vulgaris* ssp *altissima* (320×) **В** — в плазмолизированных клетках эпидермиса запасящих чешуй лука репчатого *Allium* сера плазматические тяжи вздуты из-за применения плазмолитика (1 М KSCN) (210×) **С** — клетка мякоти плода снежноягодника *Symphoricarpos albus* Ядро подвешено в центре крупной вакуоли на плазматических тяжах последние богаты актиновыми филаментами (320×)



«кислое яблоко»¹ От слабо щелочной цитоплазмы вакуоли ограничены **тонопластной мембраной**, чаще всего ее называют просто **«тонопластом»**

При нормальных условиях общая молярная концентрация вакуолярного сока значительно выше, чем у жидкости в клеточных стенках, она практически соответствует чистой, в значительной мере деминерализованной воде. Вакуолярный сок является гипертоническим и поэтому насасывает воду через плазматическую мембрану и тонопласт (**осмос**, см 6 3 2 1) Возникающее за счет этого гидростатическое давление — **тургор** — натягивает клеточную стенку и уравнивается давлением стенки. Поскольку вакуолярный сок, будучи жидкостью, несжимаем, на антагонизме тургора и давления стенки основана твердость травянистых, неодревесневших частей растений (Отдаленно аналогичная ситуация имеется у животных с так называемым гидроскелетом, однако там речь идет о межклеточных полостях, которые туго заполнены жидкостью) Когда клеточные стенки обнаруживают разломы или слабые места, как, например, в железистой ткани растений, с помощью тургора могут выдавливаться секреты

¹ В случае лимона и других citrusовых считать содержимое соковых мешочков вакуолярным содержимым не совсем верно. Соковые мешочки образуются путем автолиза клеток — *Примеч ред*

Если внешнюю для клетки среду экспериментально сделать гипертонической по отношению к вакуолярному соку, то вакуоль теряет воду до тех пор пока общие молярные концентрации всех осмотически активных компонентов сока и внешней среды не выравняются. Из за уменьшения объема вакуоли давление на клеточную стенку сначала ослабевает, и в конечном счете от нее отстает протопласт

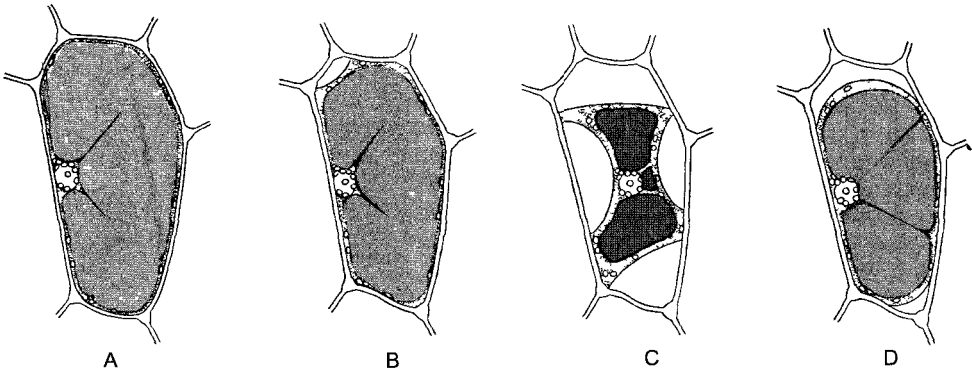


Рис. 2.60. Клетки эпидермиса нижней стороны листа *Rhoeo discolor* (по W. Schumacher):

А — в воде; **В** — начинающийся плазмолиз в 0,5 М KNO_3 ; **С** — завершившийся плазмолиз, концентрация веществ вакуолярного сока возросла; **Д** — деплазмолиз после помещения в воду

происходит **плазмолиз** (рис. 2.59, В; 2.60). Однако имеются участки стенки, от которых клеточная мембрана не отстает даже при плазмолизе («отрицательные плазмолизные места», например пояски Каспари в клетках эндодермы; см. 3.2.2.3). В таких местах гликановые цепи интегральных мембранных белков прочно закреплены в клеточной стенке.

Свыше 120 лет назад В. Пфедфер с помощью плазмолиза установил полупроницаемость мембран живых клеток, а около 1900 г. Э. Овертон на основании соответствующих наблюдений разработал первые представления о химических и молекулярных свойствах биомембран.

Вакуоли часто служат **запасующим компартментом**. В вакуолярном соке наряду с неорганическими ионами (K^+ , Cl^- , Na^+) мы имеем дело, прежде всего, с органическими метаболитами, такими, как сахар и органические кислоты (яблочная, лимонная и шавелевая, аминокислоты). Часто вакуоль служит также резервуаром для улавливания временных включений и метаболитов (например, для накопления в вакуолях сахарозы, особенно выраженного у сахарного тростника и сахарной свеклы; ночного накопления яблочной кислоты — соответственно малата у так называемых САМ-растений; см. 6.5.9).

Еще более бросается в глаза постоянное удаление соединений из цитоплазмы,

где происходит их синтез и накопление в вакуоли, где они остаются изолированными¹. Разнообразие этих веществ огромно.

Большинство их происходит от вторичного метаболизма растений (см. 6.16). Значительную часть этих соединений, известных под общим названием «**растительные, или природные, вещества**»², используют в фармакологии, пищевой промышленности для получения ароматических, вкусовых или лекарственных веществ. Многие природные вещества содержатся в вакуоли в форме гликозидов, т.е. как соединения с одним или несколькими остатками сахаров. Будучи сравнительно крупными гидрофильными молекулами, они уже не могут покинуть вакуоль.

Основные вещества вакуолей — **экскреты** (конечные продукты обмена веществ), которые не играют никакой роли в обмене веществ в клетке и были бы вредны для цитоплазмы и ее ферментов, по крайней мере в окончательных своих концентрациях. Некоторые из этих веществ — смертельные яды. Вакуолярные токсины делают особенно ясной важную роль внутриклеточной компартментации: когда эти яды воздействуют снаружи на продуцирующие их растения, они их убивают — клеточная мембрана для них проницаема, а тонопласт нет. Экологическое значение ядовитых/горьких ве-

¹ Например, цианогенные гликозиды изолированы мембраной вакуоли от соответствующих гликозидаз. — *Примеч. ред.*

² Чисто немецкий оборот речи. — *Примеч. ред.*

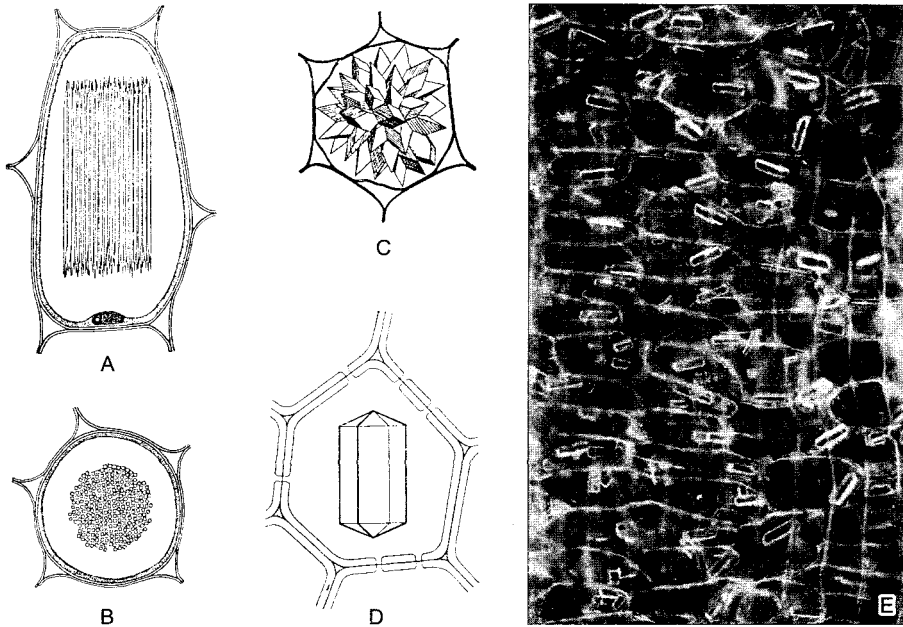


Рис. 2.61. Различные формы кристаллов оксалата кальция (А—D — по D. von Denffer):

А, В — рафиды (пучки кристаллических игл, моногидрат) у *Impatiens*, продольный и поперечный разрез (200×); С — друзы, моногидрат (*Opuntia*, 200×); D — тетрагональный одиночный кристалл в клетке эпидермиса *Vanilla* (дигидрат, 150×); E — стилоиды (шиловидные структуры) оксалата в высушенной бурой чешуе лука репчатого *Allium cepa* (дигидрат; съемка в темном поле 65×)

ществ в вакуолях очевидно: они обеспечивают защиту от поедания, так как растительноядные животные избегают такие растения. Наконец, эти отношения отражают также особую ситуацию с клеткой растительных тканей, которая из-за особенностей организации растения не может отдавать свои шлаки в систему типа кровообращения, а должна сама избавляться от них или откладывать их внутри себя (локальное — клеточное — выделение вместо центрального).

Среди токсинов вакуолей необычайным разнообразием выделяется группа **алкалоидов** (см. 6.16.3). Многие из этих содержащих азот гетероциклов имеют важное фармакологическое значение: алкалоиды спорыньи из гриба *Claviceps*, морфин, кодеин и другие опиаты из опиума — высушенного млечного сока мака снотворного¹; конииин из болиголова (*Conium maculatum*), которым был отравлен Сократ; атропин, никотин и гиосциамин из различ-

ных пасленовых; колхицин из безвременника осеннего и т. д.

Фенольные дубильные вещества (танины) и продукты их окисления — флобафены удаляются из цитоплазмы из-за их губительного денатурирующего действия на белки. После повреждения тканей и в отмерших частях растений (пробке, ядровой древесине) они подавляют рост микробов и грибов.

В вакуолях многих клеток находятся кристаллы нерастворимого **оксалата кальция** (рис. 2.61). Их образование оберегает растение от вредного воздействия излишнего кальция. Эти кристаллы, имеющие различную форму, образуются внутри вакуоли в предварительно сформированной мембранной камере, а затем могут быть даже окружены слоем, содержащим суберин.

Растворимые в воде пигменты вакуолей (химохромы) служат и для привлечения переносящих пыльцу насекомых и для защиты от ультрафиолетового излучения. О вакуолях как литических структурах см. ниже.

Особенно важная для питания человека форма накопления питательных ве-

¹ Вряд ли стоит причислять систему млечников к вакуолям. — Примеч. ред.

шесть в вакуолях встречается во многих семенах, особенно бобовых и хлебных злаков. Семена из-за малого содержания в них воды и пригодности для транспортировки и хранения представляют особую ценность. Они составляют примерно $\frac{2}{3}$ производимых во всем мире сельскохозяйственных растительных продуктов. При созревании семян в периферических клетках зерен злаков и семядолях бобовых (гороха, фасоли, чечевицы и т.д.) образуются накапливающие белок вакуоли — **алейроновые зерна** (греч. *aleuron* — пшеничная мука, рис. 2.62). Запасные белки синтезируются на шероховатом ЭР. Алейроновые зерна возникают либо непосредственно на вздутых цистернах шероховатого ЭР, либо при посредничестве диктиосом через слияние пузырьков Гольджи (рис. 2.63).

Запасные белки часто представляют собой мультимерные комплексы с большой массой частиц (у бобовых, например, тримерные вицелины с массой 150—210 кДа, а также гексамерный легумин с массой свыше 300 кДа). При прорастании семян запасные белки быстро гидролизуются и получающиеся аминокислоты транспортируются в растущий зародыш. Алей-

роновые вакуоли, таким образом, проявляют себя как цитоллизомы — структуры, ответственные за внутриклеточный лизис веществ.

Пространства, заполненные вакуолярным соком, вообще часто показывают свойства **лизосом** — отделенных от цитоплазмы компартментов для внутриклеточного пищеварения. Они содержат кислую фосфатазу и другие литические ферменты, в том числе протеиназы, РНКазы, амилазы и гликозидазы.

Все только что рассмотренные функции вакуола основываются на барьерной функции тонопласта и специфических транспортных процессах в тонопласте. Как только стало возможным препаративное выделение вакуолей (см. рис. 2.59, А), был продемонстрирован целый спектр механизмов перемещения веществ через биомембраны. Благодаря мечению антителами белков внутри тонопласта стало еще яснее, что в одной и той же клетке часто находятся различные вакуолярные структуры.

Динамика пространств вакуолярного сока значительна. На ней основывается, например, растяжение растительных органов (см. 7.1.1). Чаще всего образуется

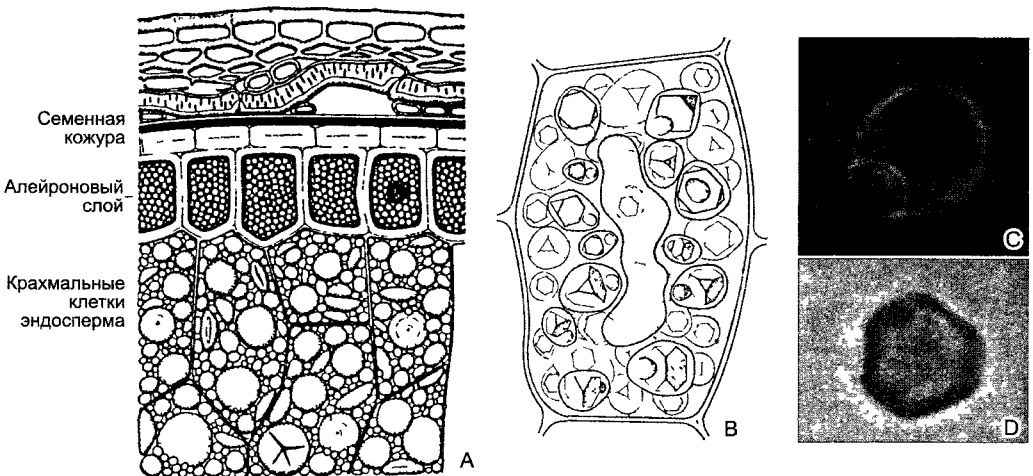


Рис. 2.62. Алейрон (А — по Gassner; В — по D. von Denffer)

А — поперечный разрез через наружные слои зерновки ржи (135 \times), **В—Д** — эндосперм *Ricinus communis*, **В** — клетка с центральной масляной вакуолью (касторовое масло!) и многочисленными алейроновыми зёрнами, каждое с четырехугольным белковым кристаллоидом и аморфным глобулоидом (400 \times), **С, Д** — отдельное алейроновое зерно — кристаллоид (670 \times)

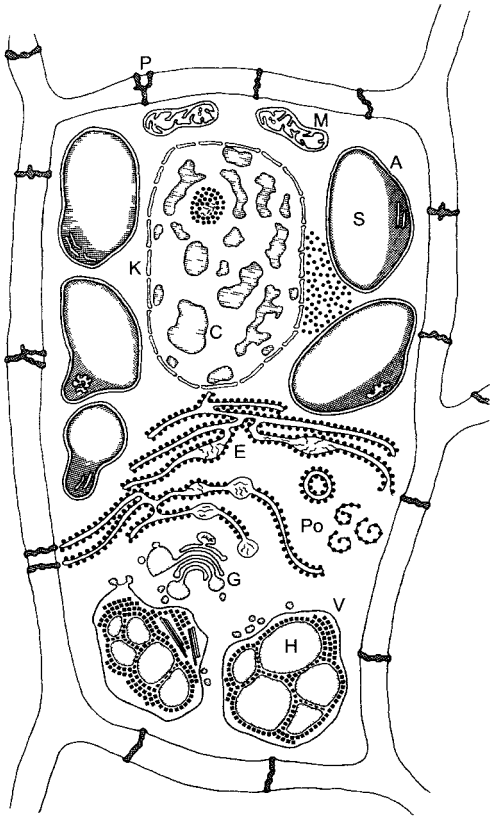


Рис. 2.63. Образование и депонирование запасных белков у ячменя (*Hordeum vulgare*) (по D. von Wettstein)

Клеточное ядро К с хроматином С и ядрышком, амилопласт А с крахмалом S, шероховатый ЭР Е с полирибосомами, диктиосома G с отчленившимися белковыми пузырьками, белковая вакуоль V с аморфным гордеином H и гранулярным глобулином, М — митохондрии, Р — плазмодесмы, Po — полирибосомы

центральная вакуоль за счет слияния мелких провакуолей (англ. prevacuolar compartments). В клетках камбия древесных пород (см. 3.1.2) зимой наблюдается обратный процесс: центральная вакуоль делится на многочисленные мелкие вакуоли, которые следующей весной опять сливаются между собой.

Для некоторых случаев хорошо подтверждены принципиально иные пути возникновения вакуолей. Так, свободная

от органелл область цитоплазмы может окружаться цистернами ЭР, которые сливаются между собой, образуя сферу. Затем начинается автолиз (самопереваривание) внутреннего пространства, из которого таким путем возникает вакуоль. Мембрана тонопласта происходит при этом из расположенной снаружи мембраны цистерн ЭР. Сама вакуоль соответствует в этом случае цитолизосоме.

2.2.7. Клеточные стенки

Стенка растительной и грибной клетки как формообразующий **наружный скелет (экзоскелет)** противостоит тургору, давление которого на протопласт через стенку составляет примерно 0,5—1 МПа (5—10 бар). Таким путем поддерживается механико-осмотическое равновесие содержащих вакуоли клеток. Стенка — продукт отложения живых клеток, который, хотя и отделен от клетки мембраной (плазмалеммой), находится в постоянном взаимодействии с цитоплазмой. Клеточная стенка в этом плане, по крайней мере в естественных условиях, представляет собой интегральный компонент живых клеток. В химическом отношении мы имеем здесь дело с набором многих различных полисахаридов и белков, а в отношении структуры — со сложной структурой из аморфной **основы-матрикса** — интегрированного туда **скелетного материала** из фибрилл. Большинство стенок тканевых клеток пронизаны многочисленными плазмодесмами — плазматическими «мостиками» между соседними клетками; при световой микроскопии они едва различимы.

Клеточная стенка относится к особенно характерным компонентам растительных и грибных клеток. При делении осуществляется отложение из клетки первоосновы стенки — клеточной срединной пластинки. Существование клетки, со всех сторон окруженной стенкой, делает невозможным фаготрофное питание. Наоборот, в одетой клеточной стенкой клетке — **дерматобласте** — значительная часть цитоплазмы находится в состоянии золья. Фактически у водорослей и высших рас-

тений ток цитоплазмы — частое явление. Наконец, из-за наличия клеточной стенки в теле растений не происходит перемещения клеток. Правда, нерасчлененные млечные сосуды или клетки волокон могут несколько протискиваться между клетками тканей или даже вращаться между ними. Однако миграций клеток, как при онтогенезе многоклеточных животных, у растений никогда не наблюдается. Однажды образовавшиеся клеточные стенки растений лишь изредка снова лизируются. При многолетнем росте деревьев и кустарников значительные части растительного тела состоят из стенок отмерших тканей (древесина, пробка).

2.2.7.1. Развитие и дифференцировка

Развитие растительной клеточной стенки начинается при делении клетки с образования срединной клеточной пластинки путем слияния пузырьков Гольджи в фрагмопласт (см. 2.2.3.6). Клеточная пластинка состоит только из вещества матрикса (основы клеточной стенки), т.е. преимущественно из пектинов с незначительной долей белков. Она сохраняется в дальнейшем как **срединная пластинка**, так что клеточные стенки в основном трехслойные. Поскольку срединная пластинка не имеет фибриллярного скелета, она особенно легко может разрушиться. Ткань распадается на составляющие ее отдельные клетки (происходит **мацерация**; от лат. *macera* — делаться мягким, рыхлым; известный пример: ткани плода яблок при созревании становятся рассыпчатыми).

Непосредственно после клеточного деления в каждой из дочерних клеток начинается образование новых слоев клеточной стенки, которые теперь содержат и скелетный материал (целлюлозу). За счет этого возникает сначала пластичная **первичная стенка**. Она принимает участие в длительном эмбриональном и более быстром постэмбриональном росте клетки, растягиваясь под действием тургора. Все-таки здесь мы имеем дело с истинным ростом, так как первичная стенка за счет отложения новых слоев становится толще

и ее сухая масса увеличивается. Из исследований в области клеточной физиологии мы знаем, что при росте клетки увеличивается не столько тургор, сколько меняется гибкость (пластичность) первичной стенки, а также синтезируется новый материал, прежде всего веществ матрикса. Увеличивается также доля скелетных фибрилл, в первичной стенке они составляют примерно $\frac{1}{4}$ сухой массы. Скелетные фибриллы (они состоят у многих зеленых водорослей и всех высших растений из целлюлозы) гибкие, но очень прочные на разрыв. Наконец, клетка сама «зашнуровывает себя в корсет», сначала эластичный, но уже больше пластично не растяжимый. Стабилизируется окончательное состояние первичной клеточной стенки, которое часто сохраняется до отмирания клетки. Клеточную стенку в стабильном состоянии называют **саккодерма** (греч. *sákcos* — одежда, *déigma* — кожа).

У многоклеточных организмов дифференцировка клеток выражается и в последующих химических изменениях саккодермы или в образовании особых, дополнительных слоев стенки. В этих случаях речь идет о **вторичных клеточных стенках**. Вторичные слои стенки откладываются у саккодермы. Состав и ультраструктура соответствуют при этом функциям, которым эти слои стенки служат. У наземных растений на переднем плане стоят функции механического укрепления и изоляции от окружающей среды. Особо прочные вторичные стенки (см. 2.2.7.4) характерны для механических тканей, утолщенные — для изолирующих (см. 2.2.7.6).

2.2.7.2. Первичная клеточная стенка

В первичных стенках преобладают различные компоненты **матрикса клеточной стенки** — пектиновые вещества, гемицеллюлозы и структурные белки (рис. 2.64). Вещества матрикса выделяются через пузырьки Гольджи. Их механическая прочность незначительна; матрикс клеточной стенки — легко набухающие, изотропные гели сложного состава.



Рис. 2.64. Химический состав (сухая масса) первичных клеточных стенок культуры клеток *Acer pseudoplatanus* (явора) (по данным Р Albersheim с сотр.)

Гемичеселлюлоза ксилоглюкан (21,7 %) сопутствует скелетным фибриллам из целлюлозы (23,9 %) Арабиногалактаны и рамногалактуронаны соответствуют пектиновым веществам (вместе 36 %) HPRG — богатый гидроксипролином гликопротеин (18,9 %) Соответствующие процентные значения для клеточных стенок в листьях *Arabidopsis thaliana* равны 28, 14, 42 и 14

• Пектиновые вещества химически гетерогенны Исходно сильно отрицательно заряженные, кислые полисахариды (галактуронаны и рамногалактуронаны) ранее трактовали как протопектин, их производные после этерификации части карбоксильных групп метиловым спиртом — как пектин В настоящее время к пектиновым веществам относят также содержащие мало кислых карбоксильных групп, но сильно гидрофильные полисахариды с относительно короткими цепями — арабианы, галактаны, арабиногалактаны В целом они отличаются легкой растворимостью в воде и высокой склонностью к набуханию. В срединной пластинке отдельные молекулы связаны между собой в сеть двухвалентными катионами (Ca^{2+} , Mg^{2+}). Если эти ионы удалить (например, шавелевой кислотой или хелатирующими ве-

ществами типа EDTA — этилендиаминтетрауксусной кислотой), пектиновые вещества переходят в раствор Свободные карбоксильные группы пектинов делают клеточные стенки эффективными катионообменниками В некоторых органах растений (особенно часто, например, в семенной кожуре) образуется много пектиновых веществ, которые известны как растительные слизи (например, слизь айвы; гуммиарабик, вишневая камедь)¹

• **Гемичеселлюлозы** менее гидрофильны и в целом имеют более крупные молекулы. Чтобы перевести их в раствор, необходимо применение щелочей. Основные представители гемичеселлюлоз — **глюканы** с $\beta(1 \rightarrow 3)$ - и $\beta(1 \rightarrow 4)$ -связями, а также **ксилоглюканы** (у злаков замененные ксиланом с присоединенными арабинозными и другими остатками) Ксилоглюканы состоят из $\beta(1 \rightarrow 4)$ -связанных единиц глюкозы, из которых большинство несет $\alpha(1 \rightarrow 6)$ -связанные ксилозные цепи. Гемичеселлюлозы одевают целлюлозные фибриллы и таким образом придают прочность клеточным стенкам В механически прочных вторичных стенках количественная доля гемичеселлюлоз особенно высока.

Огромная разнородность полисахаридов матрикса (а именно таких компонентов, которые практически не увеличивают прочность стенки) долгое время представляла собой загадку В последние годы были обнаружены новые важные функции веществ, входящих в состав клеточной стенки Как и в теле животного, где гетеросахариды клеточной поверхности относятся к важнейшим распознающим и рецепторным структурам клеток (например, детерминанты групп крови), вещества клеточной стенки растения участвуют в распознавании гамет или же в управлении ростом пыльцевой трубки в ткани пестика² Рост паразитических грибов в ткани растения подавляется антибиотическими защитными веществами — **фитоалексинами** Синтез фитоалексинов вызывается элиситорами, наиболее действенные из которых — олигосахариды, высвобождающиеся

¹ Гуммиарабик и вишневая камедь образуются в местах механического повреждения, а не в семенной кожуре — *Примеч ред*

² Физиологически активные вещества этого класса называют олигосахаридами — *Примеч ред*

при лизисе клеточной стенки ферментами гриба или пораженного растения (см. 9.3.4).

• Преобладающие структурные белки клеточной стенки — гликопротеины с необычайно высокой долей гидроксильированного пролина. Почти все гидроксипролиновые остатки (более $\frac{1}{3}$ аминокислотных остатков!) гликозилированы и несут три или (чаще), тетра-L-арабинозидные цепи. Доля полипептидов у этих богатых гидроксипролином гликопротеинов (HRGP от англ. hydroxyproline rich glycoproteins) составляет едва ли $\frac{1}{3}$ молекулярной массы (86 кДа), остальная часть приходится на углеводы. Белки образуют жесткую стержневую структуру длиной 80 нм, которая окружена арабинозидной «оберткой». HRGP обладают сильной тенденцией к ассоциированию, поэтому полагают, что в матриксе клеточной стенки они образуют сеть, придающую прочность. При стрессе, механическом повреждении или поражении паразитами их образование усиливается. У некоторых растений, особенно среди однодольных, структурного белка в клеточных стенках немного. В механически прочных вторичных стенках они чаще всего вообще отсутствуют.

В аминокислотной последовательности HRGP особенно обращает внимание ее гомология с коллагенами — важнейшими структурными белками межклеточного матрикса у животных и человека. Это дает основание выдвинуть гипотезу об общем филогенетическом происхождении генов для этих богатых гидроксипролином внеклеточных структурных белков. У определенных водорослей (например, *Chlamydomonas*) клеточная стенка состоит почти целиком из высокоупорядоченного слоя HRGP.

К HRGP относится наиболее распространенный структурный белок первичных клеточных стенок — **экстензин**. Важная подгруппа

HRGP — **арабиногалактановые белки (AGP)**. У этих протеогликанов белковая доля составляет чаще всего менее 10 % общей массы. Наряду с HRGP часто встречаются еще два класса гликопротеинов клеточной стенки, богатые пролином и глицином, — соответственно PRP и GRP.

Скелет клеточной стенки состоит у всех высших растений из целлюлозы. От 2000 до более чем 15 000 единиц β -глюкозы образуют длинные неразветвленные цепи (для сравнения: цепи α -D-глюкана запасных полисахаридов крахмала и гликогена спирально закручены и частично разветвленные).

У целлюлозы соседние глюкозные единицы вдоль оси молекулы (и вокруг этой оси) сдвинуты в каждом случае друг относительно друга на 180° и в этом положении удерживаются с обеих сторон гликозидными связями (рис. 2.65). Как раз благодаря этой конструкции пиранозные кольца отдельных мономеров лежат по всей глюконовой цепи примерно в одной плоскости, так что молекулы целлюлозы, длина которых может превышать 8 мкм, имеют форму ленты. Эти молекулы имеют сильную тенденцию к ассоциированию, они легко укладываются друг возле друга по длине с образованием водородных связей, причем сначала они образуют элементарные фибриллы (диаметром около 3 нм), а затем, особенно во вторичных стенках, также значительно более толстые микрофибриллы диаметром 5—30 нм (рис. 2.66). В таких скелетных фибриллах, которые также бывают лентовидными, на значительном протяжении имеется упорядоченность в виде кристаллических решеток. Гибкость особенно прочных микрофибрилл вторичных слоев стенки из-за сильно выраженного кристаллического строения ограничена, и при более сильном из-

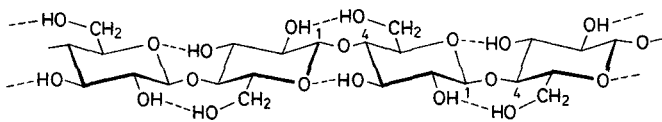


Рис. 2.65. Целлюлоза, фрагмент β -1,4-глюконовой цепи: две единицы целлобиозы (= 4 глюкозных остатка) (водородные связи по бокам основной цепи показаны пунктиром)

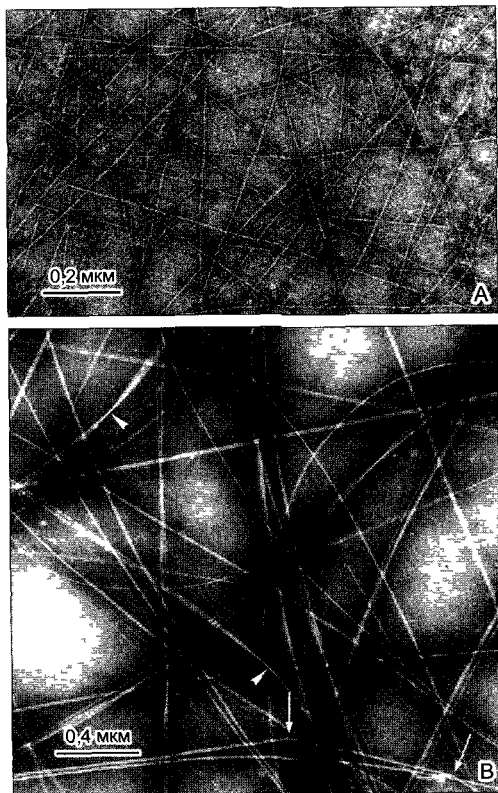


Рис. 2.66. Выделенные целлюлозные фибриллы в негативном контрасте (электронная микрофотография W.W. Franke):

А — элементарные фибриллы из слизи айвы; **В** — микрофибриллы сифонокладовой зеленой водоросли *Valonia*, разный диаметр отчасти объясняется лентовидной формой этих жестких скелетных фибрилл (треугольники-указатели); при более сильном изгибе они ломаются, как иглы кристаллов (стрелки)

гибе они ломаются, как иглы кристаллов. С функциональной точки зрения важно, что скелетные фибриллы имеют высокое сопротивление на разрыв. Компактная целлюлозная нить толщиной 1 мм может выдержать 60 кг (600 Н), т. е. предел прочности на разрыв составляет 80 % от предела прочности стали.

На строго параллельной ориентации целлюлозных молекул в скелетных фибриллах основана необычайно сильная оптическая анизотропия целлюлозы. Она выражается в двойном преломлении слоев стенки, богатых цел-

люлозой. Кроме того, из-за кристаллической структуры фибрилл целлюлоза дает также выраженное преломление на рентгеновских диаграммах. По обоим свойствам скелет клеточной стенки диаметрально противоположен ее изотропно-аморфному матриксу.

Биосинтез целлюлозы осуществляется в розетковидных, реже линейных белковых комплексах плазматической мембраны (рис. 2.67). Каждый **целлюлозосинтазный** (терминальный) комплекс образует несколько целлюлозных цепей, которые непосредственно после их синтеза кристаллизуются в элементарные фибриллы. Более толстые микрофибриллы возникают за счет концентрации на мембране

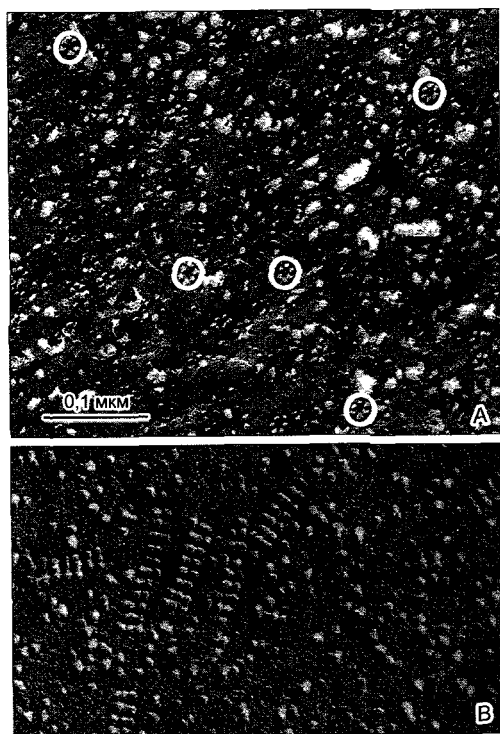


Рис. 2.67. Целлюлозосинтазные комплексы (замораживание-скальвание препаратов и электронная микрофотография: **А** — U. Rudolph; **В** — I. Tsekos, H.-D. Reiss):

А — в клеточной мембране листостебельного мха *Funaria hygrometrica* (протонема). Из 20 видимых на снимке розеток 5 отмечены овалами; **В** — «линейные» комплексы у красной водоросли *Porphyra yezoensis*

рядом нескольких активных целлюлозо-синтазных комплексов.

Синтез целлюлозы и образование фибрилл в естественных условиях строго связаны между собой, однако искусственно могут быть разделены. Красителями, которые особенно прочно соединяются с молекулами целлюлозы (конго красный или кальцифлуор белый — отбеливатель в моющих средствах), кристаллизация подавляется; синтез целлюлозы продолжается дальше, но фибриллы не образуются.

Оболочники (Tunicata) — единственные из животных, у которых микрофибриллы образуются из целлюлозы («туницин»). У них в наружных клеточных мембранах клеток эпидермиса обнаружены целлюлозосинтазные комплексы.

C1-атомы отдельных глюкозных единиц расположены вдоль оси молекулы в одном и том же направлении. Молекулы целлюлозы (целлюлоза I) нативных элементарных и микрофибрилл ориентированы в этом плане все одинаково — следствие их одновременного возникновения на целлюлозосинтазных комплексах. Однако параллельная ориентация не соответствует энергетически благоприятному состоянию. При часто применяемом в технике осаждении целлюлозы из растворов (например, в процессе приготовления «медного шелка» из растворов целлюлозы в аммиачном гидроксиде Cu^{2+} — реактиве Швейцера) образуются фибриллы, молекулы которых располагаются антипараллельно. Эта целлюлоза (II) стабильнее, так как она беднее энергией, чем нативная целлюлоза (I).

Целлюлоза — самая распространенная органическая макромолекула в биосфере: ежегодно на Земле синтезируется свыше 10^{11} т целлюлозы. Хозяйственное значение целлюлозы и ее производных огромно, особенно в текстильной промышленности. Чистую целлюлозу получают, прежде всего, из волосков семян хлопчатника, а также с помощью различных методов из древесины. Для человека целлюлоза не имеет пищевой ценности, а богатая целлюлозой пища содержит много балластного вещества. Многие растительноядные животные, особенно жвачные, обладают особыми приспособлениями для переваривания целлюлозы. Значительную роль играют при этом эндосимбиотические бактерии и простейшие, которые продуцируют ферменты целлюлазы, разрушающие целлюлозу.

В животном царстве (членистоногие), а также у многих грибов и некоторых водорослей встречается внеклеточное скелетное вещество **хитин** — линейный полимер N-ацетилглюкозамина. Хитиновые фибриллы, несмотря на то что они состоят из других мономеров, имеют структуру, сходную с целлюлозой, но их прочность вследствие интенсивного сцепления соседних молекул выше.

У сифоновых морских водорослей, отличающихся полиэнергидными гигантскими клетками, вместо целлюлозы функцию скелетного вещества выполняют ксиланы или маннаны. Эти полисахариды могут образовывать кристаллические агрегаты, но формирование фибрилл у них выражено меньше, чем у целлюлозы или хитина. У всех более крупных фотосинтезирующих наземных растений целлюлоза — единственное скелетное вещество. Она может образовываться непосредственно из продуктов фотосинтеза. Содержащие азот скелетные вещества (хитин, белки), напротив, предпочтительны у гетеротрофных организмов, у которых азот не является лимитирующим элементом.

Преимущественно кристаллические целлюлозные или хитиновые фибриллы практически не могут поглощать воду. Напротив, аморфные гидрофильные вещества матрикса в зависимости от наличия воды разбухают или высыхают. Без воды они сморщиваются в плотную массу, а при наличии воды становятся студнями, сухая масса которых составляет менее 3% от сырой массы. (Это, как известно, используется при приготовлении питательных сред, а также желе.) **Гигроскопические движения** клеточных стенок или тканей (см. 8 4) почти нацело основываются, с одной стороны, на неизменности длины скелетных фибрилл, а с другой — на способности к разбуханию веществ матрикса. Особенно это бросается в глаза каждый раз, когда скелет и матрикс не проникают друг в друга, как в первичных стенках, а разделены, например, это имеет место у знаменитых гаптер спор хвоща (см. рис. 11.141, P, J). Их гигроскопические движения основываются на том, что один внутренний слой построен из целлюлозы, а другой — из способного к разбуханию арабиноглюкана.

Согласно **молекулярным структурным моделям** первичной стенки (рис. 2.68), поверх целлюлозных фибрилл имеется покров из особенно устойчивых ксиланов или же ксилоглюканов, отдельные

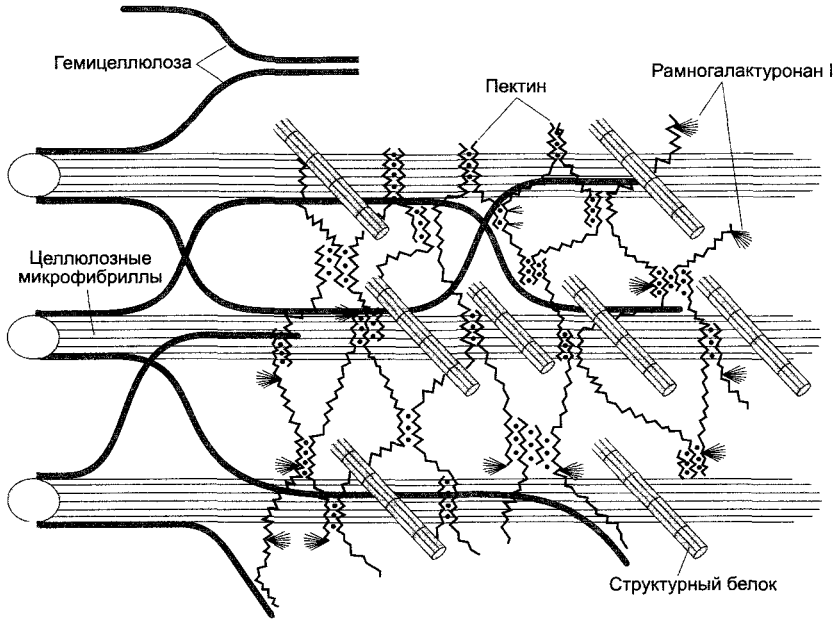


Рис. 2.68. Упрощенная схема молекулярного строения первичной клеточной стенки (по С. Brett, К. Waldron, из L. Taiz, E. Zeiger, с изменениями).

Из многих компонентов стенки здесь показаны только целлюлозные микрофибриллы, прикрепленные к ним водородными связями и соединяющие их в сеть ксилоглюкановые цепочки (гемицеллюлоза, показаны темно-серым), пектины (соединенные в сеть ионами Ca^{2+} , показаны точками) и белки клеточной стенки

фибриллы сплетаются в прочный скелет. В ячейках этой сети пектиновые вещества образуют вторую, уплотняющую матрикс сеть. Тогда как средняя ширина ячейки (пористость) нативной первичной стенки находится в пределах 5–10 нм (максимальное значение 20 нм; могут проходить глобулярные белки примерно до 50 кДа), после удаления пектинов экстрагированием стенка проницаема для частиц до 40 нм в диаметре.

При **утолщении** первичной клеточной стенки последовательно откладываемые ее слои постепенно пластично растягиваются все сильнее. Одновременно со стороны клетки выделяются новые слои стенки. Каждый отдельный слой стенки при этом все время отодвигается дальше наружу и за счет растяжения постепенно утоньшается, а сеть скелета стенки при этом разрывается. Растущая клетка управляет направлением хода скелетных фибрилл в

только что образованных слоях стенки. Поскольку каждая скелетная фибрилла при возникновении зажимается между плазматической мембраной и уже имеющимися слоями стенки, целлюлозосинтазные комплексы за счет своей синтетической активности в жидкой плазматической мембране должны перемещаться. Это движение управляется, очевидно, кортикальными микротрубочками, расположенными непосредственно под мембраной, как по направляющим рельсам (см. рис. 2.72). У многих растущих клеток ориентация скелетных фибрилл в следующих друг за другом слоях первичной стенки каждый раз поворачивается под одним определенным постоянным углом, причем за день она обычно проходит полный оборот — впечатляющее проявление циркадной ритмики (см. 7.7.2.3).

Пластичность клеточных стенок контролируется ростовыми веществами — фи-

тогормонами (см. 7.6.1.4). Она является решающей для растяжения стенки. Пластичность основывается на уменьшении поперечного переплетения скелетных фибрилл, так что они получают возможность двигаться друг относительно друга.

Первичные клеточные стенки содержат различные ферменты, которые способствуют такому разрыхлению. Глюканазы могут разлагать глюканы матрикса. Водородные связи между целлюлозными фибриллами и ксилоглюканами временно размыкаются **экспанзинами**. Другие ферменты могут удлинять ксилоглюкановые цепи путем встраивания новых мономеров¹.

Различные компоненты клеточной стенки непосредственно взаимосвязаны с цитоскелетом через интегральные белки клеточной мембраны. Эти связующие белки характеризуются специфической последовательностью -arg-gly-asn- (RGD). Если связь цитоскелета с экзоскелетом клетки нарушается при избытке пептидов с этой последовательностью, соответствующие клетки становятся неспособными к регулярным делениям и правильному размещению в ткани.

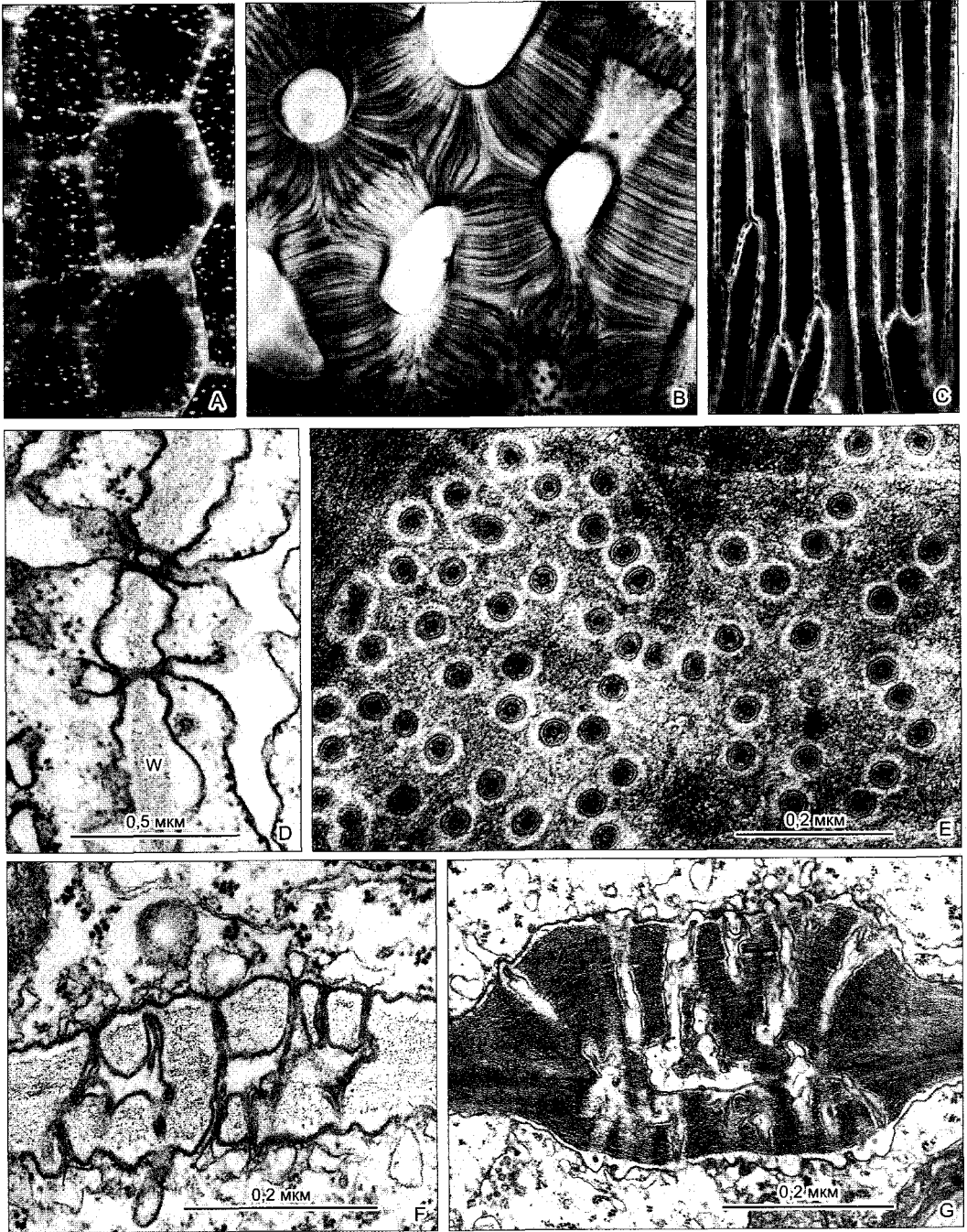
Окончательная форма растительных и грибных клеток зависит от того, растет первичная клеточная стенка изометрично или анизометрично. Клетки, сильно растущие только в одном направлении, показывают верхушечный рост. В этом случае секретируются вещества матрикса, которая осуществляется путем экзоцитоза пузырьков Гольджи. ограничена растущей верхушкой клетки, где цитоплазма особенно богата актиновыми филаментами. Клетки с верхушечным ростом могут внедряться между пространственно фиксированными структурами, например между частицами почвы в случае корневых волосков и грибных гиф или между соседними клетками у клеток волокон, млечных сосудов и пыльцевых трубок (**интрузивный рост**).

¹ **Эстеразы** изменяют степень этерификации пектинов: сильно метилированные пектины образуют менее прочную сеть, а деметилированные адсорбируют Ca^{2+} , и сеть становится более прочной. — *Примеч. ред.*

2.2.7.3. Плазмодесмы и поровые поля

Плазмодесмы — это плазматические соединения между соседними клетками через разделяющие их клеточные стенки. Они объединяют отдельные клетки тканей в один симпластический континуум.

Часто плазмодесмы встречаются группами, которые называются **первичные поровые поля**, так как они могут превращаться в замыкающие пленки пор (см. 2.2.7.5). В их области клеточные стенки часто тоньше (рис. 2.69, С). Каждая плазмодесма окружена в клеточной стенке покровом из каллозы. Поскольку каллозу (см. 2.2.7.6) легко можно выявить с помощью флуоресцентной микроскопии, расположение плазмодесм, несмотря на их малый диаметр (30—60 нм), можно точно установить даже с помощью светового микроскопа (рис. 2.69, А). На электронно-микроскопических изображениях они выглядят как простые или разветвленные трубки (рис. 2.69, D—G; 2.71), которые окаймлены клеточной мембраной. Клеточные мембраны соединенных клеток переходят здесь одна в другую. Через каждую плазмодесму проходит центральный тяж — **десмотрубочка** (рис. 2.69, E; 2.70). Он соответствует локальной модификации ЭР, однако (вопреки вводящему в заблуждение названию) не является трубчатой структурой, а представляет собой компактный тяж из структурных белков, который в обеих граничащих клетках контактирует с цистернами ЭР. Пространство в виде полого цилиндра между десмотрубочкой и клеточной мембраной относится к мембранным структурам цитоплазмы. Оно должно было бы по своим размерам быть проходным даже для крупных белковых молекул, и в особых случаях это действительно происходит: например, растительные вирусы распространяются в ткани через плазмодесмы. Однако в обычных условиях проницаемость ограничена частицами с молекулярными массами менее 1 кДа (диаметр 2 нм), так как между глобулярными белками клеточной мембраны и соответствующими белками дес-



моторубочки растянуты соединительные белки, разделяющие плазматический полый цилиндр на множество микрокана-

лов. Последние могут быть расширены благодаря особым двигательным белкам, которые являются посредниками специфици-

Рис. 2.69. Плазмодесмы и первичные поровые поля при световой и электронной микроскопии (А — съемка в световом микроскопе I Dorr, В von Cleve, С — съемка в темном поле, D—G — электронная микрофотосъемка R Kollmann, С Glockmann)

А — в паренхиме побега тыквы *Cucurbita pepo* каллоза видна благодаря обработке флуоресцентным анилиновым синим (220×) **В** — в утолщенных клеточных стенках эндосперма *Royena villosa*, контрастировано пропиткой йодистым серебром (770×), **С** — клеточные стенки в перегородке стручочка лунника *Lunaria rediviva*, кажущиеся прорывы в стенке представляют собой тонкие места которые соответствуют первичным поровым полям (300×), **Д** — контактирующие с шероховатым ЭР плазмодесмы в стенке W между клетками каллуса *Vicia faba*, **Е** — разрезанные поперек плазмодесмы первичного порового поля у *Metasequoia glyptostroboides*, каждая плазмодесма ограничена трехслойной клеточной мембраной от светлой каллозной оболочки в клеточной стенке с центральной десмотрубочкой, **Ф, Г** — модификации первичных плазмодесм между клетками Страсбургера в хвое *Metasequoia glyptostroboides*, ранняя и конечная стадии развития

◀

ческого и направленного транспорта (см 7 4 4 1, рис 7 30)

Многие плазмодесмы закладываются уже при клеточном делении как выемки в клеточной пластинке (**первичные плазмодесмы**) Однако и позже плазмодесмы постоянно образуются заново (**вторичные плазмодесмы**), так что удельное число плазмодесм на единицу площади даже в растущих клетках часто остается более или менее постоянным, хотя поверхность стенки при постэмбриональном росте клетки часто увеличивается более чем в 100 раз по сравнению с исходной При **прививках** или поражении паразитами (например, *Cuscuta*, см рис 4 38, 4 39, А, 11 281, D) между клетками особей, даже относящихся к разным расам или видам, образуются плазмодесмы Вторичные плазмодесмы особенно часто бывают разветвленными Схема образования вторичных плазмодесм показана на рис 2 71

На 100 мкм² поверхности стенки в паренхиме приходится 5—50 плазмодесм Когда соседние клетки тесно кооперируются между собой, например клетки-спутницы и элементы ситовидных трубок во флоэме (см 3 2 4 1) или клетки мезофилла и обкладки у C₄-растений (см 6 5 8), достигается значительно большая плотность плазмодесм, в меристемах — до 1 200 на 100 мкм² и более У физиологически изолированных клеток, например, замыкающих клеток устьиц (см 3 2 2 1), они, напротив, особенно редки

Если между клетками должен быть массовый поток, плазмодесмы вторично сильно расширяются Наиболее известный при-

мер — **ситовидные поры** в ситовидных пластинках проводящих пучков флоэмы (см 3 2 4 1) Диаметр этих пор в клеточной стенке в предельных случаях может достигать 15 мкм, часто же встречаются значения в интервале 0,5—3 мкм Исследования с флуорохромами показали, что ситовидные пластинки не препятствуют массовому току веществ в проводящих путях флоэмы Тем не менее плазмодесмы могут запираться при участии убиквитина или даже полностью исчезать Если, например, одна клетка в ткани отмирает, ее плазмодесмы за счет очень быстрого утолщения их каллозной оболочки плотно закрываются и замыкаются, а соседние клетки могут незатронутыми жить дальше Однако исходно имевшиеся плазмодесмы даже

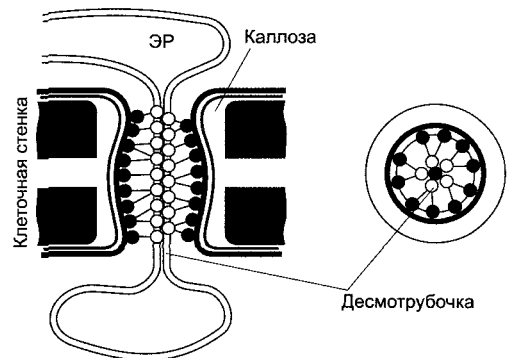


Рис. 2.70. Модель ультраструктуры плазмодесмы слева — продольный справа — поперечный разрез (по W J Lukas)

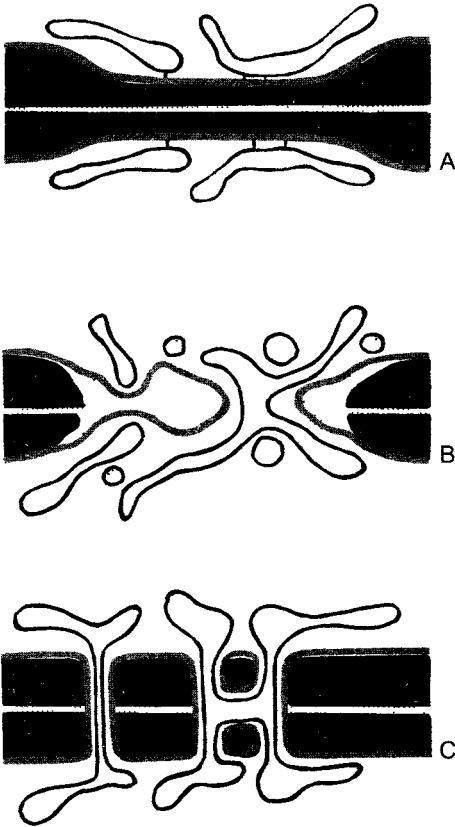


Рис. 2.71. Возникновение вторичных плазмодесм (по R Kollmann, C Glockmann)

А — элементы ЭР двух соседних клеток приблизились к клеточной мембране, клеточная стенка (показана черным) в этом месте лизируется
В — элементы ЭР обеих клеток сливаются, пузырьки из аппарата Гольджи поставляют новый материал стенки, **С** — вновь синтезированная стенка пронизана вторичными плазмодесмами, часть которых разветвленные («срединные узелки» в области срединной пластинки)

между живыми клетками или группами клеток могут полностью исчезать, когда такие «симпластические домены» должны быть изолированы от своих соседей в ходе морфогенетических процессов. Вопреки прежним представлениям плазмодесмы в любом случае не статические, а в высшей степени динамичные образования, плотность и пропускная способность которых могут быстро меняться,

приспосабливаясь к особым локальным потребностям

В животных тканях плазмодесмы не встречаются. Однако и у них соседние клетки могут быть физиологически связаны через плотные щелевые контакты — особые участки плазматических мембран со многими каналами (коннексонами), каждый с 6 белковыми молекулами (коннексинами). Плазмодесмы и коннексоны — аналоги, т.е. построены по-разному, однако имеют сходные функции — обмен ионами и сигнальными молекулами между клетками. Интересно, что путем иммунофлуоресценции в плазмодесмах можно выявить белки, которые серологически родственны коннексонам.

2.2.7.4. Вторичные стенки клеток волокон и древесины

У водных растений вес вегетативного тела компенсируется выталкивающей силой воды. Растения, которые во время роста поднимаются из воды в воздушную среду, напротив, должны уметь сами нести свой вес (исключение лазающие растения, см. табл. 4.1). У крупных наземных растений для данной функции образуются особые **механические ткани** (см. 3.2.3). В них находятся клетки двух типов: клетки волокон для проведения веществ и сильно одревесневшие клетки, когда надо противостоять внешнему давлению (например, склериды, трахеиды, трахеи) с жесткими стенками. В так называемой физиологической анатомии растений (С. Швенденер, Г. Габерландт) все механические ткани растения объединяют механическую систему, а клетки этих тканей соответственно называют механическими клетками.

Массивные вторичные слоистые утолщения стенок **клеток волокон** и некоторых растительных волосков (например, у хлопчатника) состоят преимущественно из плотно упакованных микрофибрилл целлюлозы. Доля этих отложений стенки в сухой массе может достигать 90%. Волокна клеток (и некоторые толстостенные клетки волосков) отражают на высоком пространственном и структурном уровне типичные свойства скелетных микрофиб-

рилл: они не разрываются даже при сильных нагрузках на растяжение, но гибкие. На этих свойствах веществ растительных волокон основано их огромное хозяйственное значение.

Поскольку вторичные слои клеток только после завершения роста растяжением первичной клеточной стенки могут откладываться изнутри в той мере, в какой из-за них утолщается стенка, сужается просвет клетки. Пространство для живого протопласта в конце концов часто сокращается до менее 5% от исходного объема, и клетка отмирает. Функционально далее имеет значение только сама стенка.

Целлюлозные микрофибриллы располагаются всегда параллельно клеточной мембране, однако в задаваемой таким путем плоскости возможны различные варианты упорядочения (**текстуры**; от лат. *textúra* — ткань, сплетение) (рис. 2.72; 2.73). Первичные стенки чаще всего показывают беспорядочную текстуру (правда, часто с предпочтительным направлением),

слои вторичных стенок отличаются параллельной текстурой. У вытянутых в длину клеток, прежде всего у волокон, волокнистая, спиральная или трубчатая текстура может становиться разной в зависимости от ориентации микрофибрилл относительно продольной оси. Трубчатая и волокнистая текстуры — пограничные случаи по отношению к спиральной текстуре. Направление текстуры соответствует направлению основного механического воздействия.

Стенки клеток волокон чаще всего показывают **спиральную текстуру** с большим шагом спирали, которая в противоположность более редкой строго продольной (волокнистой) текстуре может пружинить при воздействии перемещений воздуха. Направление спиралей при такой текстуре различно. Фибриллы вторичной стенки волокон конопли и джута правовращающие, а волокна льна и крапивы — левовращающие. В растительных волосках с утолщенными стенками направление вращения может многократно меняться: на нескольких сантиметрах волосков у хлопчатника — до 150 раз.

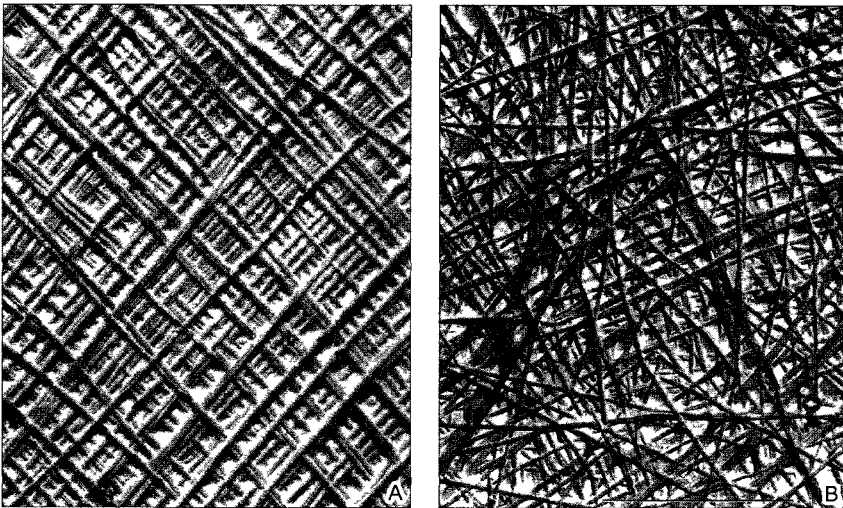


Рис. 2.72. Параллельное и беспорядочное расположение целлюлозных микрофибрилл (электронная микрофотосъемка D. G. Robinson).

Клеточная стенка водоросли *Oocystis solitaria* состоит из многих наложенных друг на друга слоев **A** — при нормальных условиях скелетные фибриллы в каждом слое параллельны, от слоя к слою смена направления на 90° (крестообразное расположение); **B** — колхицин, под влиянием которого кортикальные микротрубочки на внутренней стороне клеточной мембраны разрушаются, вызывает беспорядочное расположение фибрилл

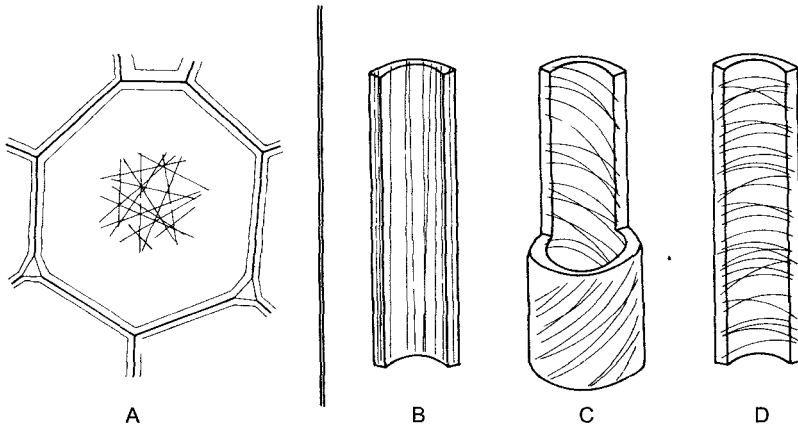


Рис. 2.73. Расположение целлюлозных микрофибрилл в клеточных стенках

A — беспорядочное расположение типично для первичной стенки изодиаметрических клеток. Вторичные слои стенки, напротив, показывают параллельное расположение; **B** — волокнистое расположение (текстура), **C** — спиральное расположение (текстура) — наиболее частая форма, **D** — трубчатое расположение (текстура)

Понятно, что трубчатая текстура у клеток волокон не встречается. Она получила свое название от млечных трубок многих растений (см. 3.2 5.1), для стенок которых она типична. Млечные трубки испытывают внутреннее давление, и хотя это давление жидкости изотропно, давление на стенки в поперечном направлении больше, чем в продольном. (В технике давно известно, что при избыточном давлении в трубах происходят продольные разрывы.)

Отложение вторичных слоев стенки осуществляется по частям. Возникают слои, которые часто представляют собой дневной прирост и в свою очередь образуют пакеты слоев. Их называют **слоями вторичной стенки**. Общая схема строения и названия слоев приведены на рис. 2.74. За саккодермой следует первый, относительно тонкий слой вторичной стенки — это переходный слой **S1** с мелкой спиральной текстурой. За ним внутри клетки следует толстый слой **S2**, который может состоять более чем из 50 пластин. Его функции различны. Плотнo упакованные скелетные микрофибриллы показывают здесь спиральную или волокнистую текстуру. К просвету клетки дальше будет примыкать как последнее отложение тонкий слой **S3** (третичная стенка), также отличающаяся текстурой. В свою очередь слой **S3** мо-

жет быть еще покрыт сильно отличающимся в плане структуры и химического состава изотропно-гомогенным «бородавча-

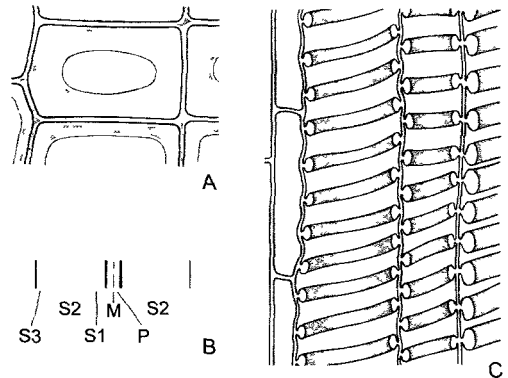


Рис. 2.74. Вторичное утолщение стенки на примере трахеиды у хвойных (A, B — по I. W Bailey):

A — поперечный разрез (800×), **B** — слои клеточной стенки: **M** — срединная пластинка, **P** — первичная стенка (саккодерма); **S1** — переходный слой; **S2** — собственно вторичная стенка, построенная из многих слоев, **S3** — третичная стенка, **C** — спиральные трахеиды у тыквы с характерными утолщениями, которые принадлежат слоям вторичной клеточной клетки **S2** (ср. рис. 3.24, E), слева — клетки паренхимы

тым слоем», который обязан своим названием зернистой поверхности.

В успешно противостоящих давлению клеточных стенках скелетные фибриллы упакованы в материалы с жесткой формой, т.е. инкрустированы. Такие **инкрустированные клеточные стенки** содержат в качестве инкрустирующего материала наряду с минеральными веществами (силикаты; злаки, осоки, хвоши; карбонат кальция: известковые водоросли, волоски многих тыквенных и бурачниковых) **лигнин**. Инкрустацию лигнином называют также **одревеснением** клеточной стенки (от лат. *lignum* — древесина). Лигнины — имеется три различные его формы у однодольных, лиственных и хвойных пород — возникают при одревеснении клеточной стенки путем полимеризации из фенольных соединений (монолигнолов; см. б.17.2; рис. б.132 — б.134), которые в свою очередь экзотизируются как растворимые глюкозиды через пузырьки Гольджи. Растущие во всех направлениях гигантские молекулы лигнина внедряются в микрофибриллярный скелет клеточных стенок. Лигнин оптически изотропный. Поскольку молекулы лигнина вторично соединены друг с другом в более крупные единицы и могут распространяться через (часто особенно сильно лигнифицированные) срединные пластинки, лигниновая масса ствола дерева соответствует, по крайней мере гипотетически, одной-единственной гигантской полимерной молекуле, масса которой исчисляется в тоннах. Исходный матрикс клеточной стенки при лигнификации заменяется (вытесняется) компактным лигниновым полимером. Одревесневшие клеточные стенки в типичном случае состоят примерно на $\frac{2}{3}$ из целлюлозы и стойких гемицеллюлоз (преимущественно ксиланов; от греч. *ξύλον* — древесина), на $\frac{1}{3}$ из лигнина.

Целлюлозные фибриллы оказываются наконец так плотно упакованными в лигнин, что больше не могут перемещаться друг относительно друга, а их ограниченная способность к разбуханию утрачивается полностью. В первичных стенках целлюлоза легко разрыхляется концентрированным раствором хлорида цинка, так что

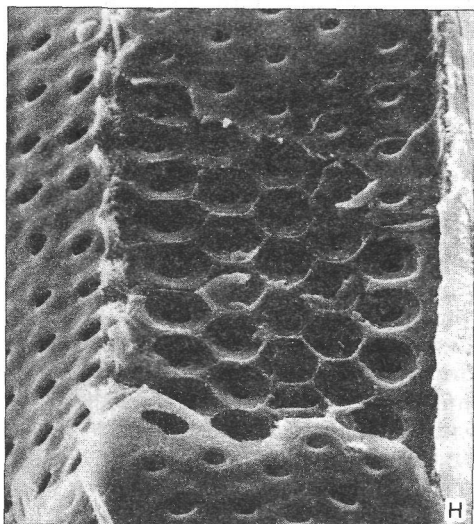
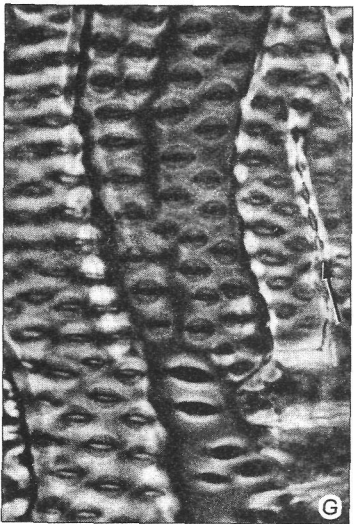
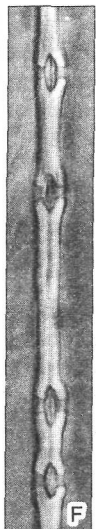
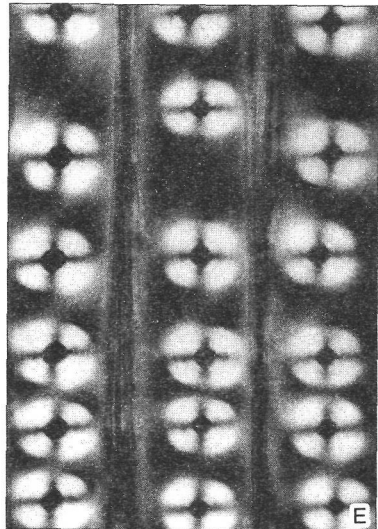
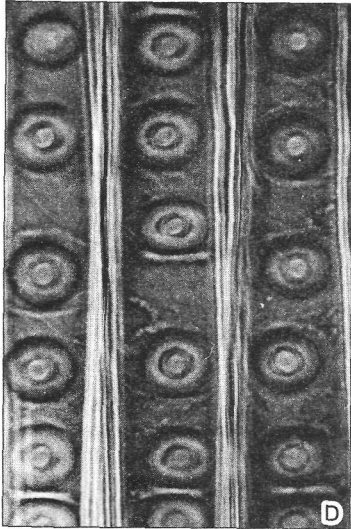
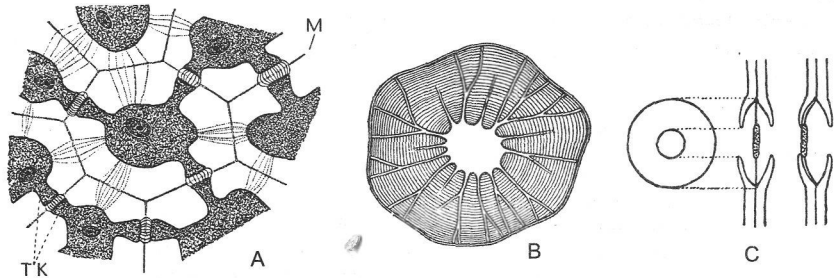
может впитывать йод и при этом окрашиваться в темно-фиолетовый цвет, однако в одревесневших стенках эта реакция с хлор-цинк-йодом не происходит. Замечательная прочность таких стенок и далее одревесневшей ткани, прежде всего самой древесины, основывается на этом взаимном проникновении гибких скелетных фибрилл и плотного, жесткого наполнителя лигнина. Технические аналоги этого способа построения материала — армированные пластмассы, плотно склеенный картон или древесно-стружечные плиты (ДСП).

Наглядный пример различной роли скелета и инкрустирующих материалов для придания прочности дает реакционная древесина горизонтально растущих ветвей. У хвойных нижняя сторона таких ветвей усиливается настолько, что выдерживает деформацию сжатия: клеточные стенки в этих тканях особенно сильно лигнифицированы. Лиственные деревья, напротив, образуют древесину, выдерживающую деформацию натяжения; на верхней стороне ветвей такая древесина содержит много клеток с толстыми вторичными слоями вторичной стенки из чистой целлюлозы; такие волокнистые клетки обозначают как G-клетки («G» от *gelatine* — желатина, по внешнему виду при микроскопировании).

Способность выдерживать давление проявляется и в системах проведения воды на большое расстояние: в одревесневшей части (ксилеме) проводящих пучков и древесине многолетних осей побегов или корнях. Проводящие воду элементы ксилемы (трахеиды и трахеи, см. 3.2.4.2) происходят из живых клеток, но в функционирующем состоянии представляют собой мертвые трубки, упроченные путем лигнификации. Благодаря лигнификации ксилемные пучки и древесина — часто важнейшие несущие структуры в теле наземных растений.

2.2.7.5. Поры

Лигнификация делает клетки не только жесткими, но и менее проницаемыми. Если в неодревесневшие первичные стенки могут проникать частицы диаметром до 5 нм, то в одревесневших стенках сильно



снижена даже проницаемость для воды. Это также имеет значение для проведения воды в корнях, стеблях и листьях: за счет

одревеснения затрудняются поступление или выход воды. Там, где все же нужно перемещение воды (или вообще обмен ве-

Рис. 2.75. Поры (А — по W. Halbsguth; В — по Rothert, Reinke; F — съемка в световом микроскопе H. Falk; H — сканирующая электронная микроскопия A. Resch):

А — фрагмент каменистого эндосперма пальмы «слоновая нога» (*Phytelephas*); сильно утолщенные клеточные стенки (М — срединная пластинка) служат здесь как депо для запасных полисахаридов; клетки связаны плазмодесмами, особенно поровыми каналами ТК (230×); **В** — каменистая клетка (склереида) из скорлупы грецкого ореха (*Juglans*) с разветвленными поровыми каналами; каналы, которые, по-видимому, пронизывают не все слои вторичной стенки, косо выходят из плоскости среза (670×); **С—F** — окаймленные поры хвойных: **С** — схематично, слева общий вид, в середине продольный срез; справа то же, замыкающее действие при одностороннем давлении; **D, E** — окаймленные поры сосны *Pinus sylvestris*, общий вид в фазовом контрасте и в поляризационном микроскопе (целлюлозные фибриллы окружают черную пору; общая концентрическая структура в поляризованном свете формирует так называемый «сферитный крест» — ср. также рис. 2.90, В) (330×); **F** — окаймленные поры у сосны горной *Pinus mugo*, продольный разрез: образование окаймления путем подъема вторичных стенок, различимы пора и замыкающая пленка с торусом (утолщенной центральной частью пленки поры) (600×); **G, H** — окаймленные поры у лиственных пород: **G** — со щелевидной порой (по форме напоминает «кошачьи глаза») в стенках сосудов дуба *Quercus robur*, справа также на поперечном срезе стенки (стрелка; 530×); **H** — сосуд с порами ивы *Salix* (1 000×)

◀

ществами), закладываются в стенках **поровые каналы**, — каналы, видимые при световой микроскопии. Рис. 2.75 показывает типичные поровые структуры во вторично утолщенных клеточных стенках. Поровые каналы в соседних клетках соответствуют друг другу, они встречаются на первичных поровых полях. Области первичных стенок, богатые плазмодесмами, функционируют при этом как замыкающие структуры поры.

Окаймленные поры (англ. bordered pits) характерны для сосудов, проводящих воду. У них вторичные слои стенки вокруг порового канала (rogu) приподняты над замыкающей пленкой, так что возникает воронковидный «двор». Трахеиды хвойных отличаются особенно крупными, округлыми окаймленными порами. Через них течет поднимающаяся по стволу вода. Замыкающие структуры утолщены в середине в торус (лат. togus — подушка), который подвижно подвешен на радиальных крепких нитях из целлюлозы. Вода может протекать между нитями из одной трахеиды в следующую. При воздушной эмболии окаймленная пора действует как замыкающий клапан: торус прижимается к поровому каналу со стороны, откуда действует давление, и замыкает его (см. рис. 2.75, С).

2.2.7.6. Модификации вторичных стенок

К важнейшим условиям для жизни растений (и активной жизни вообще) относится обеспечение водой (см. 6.3; 13.5). Большинство наземных растений обладает специальными приспособлениями, чтобы избежать высыхания на воздухе. Особенно важны при этом липофильные слои вторичных стенок у тех клеток, которые расположены на поверхности тела (эпидермальные клетки) или вблизи поверхности (клетки пробки). В противоположность механическим вторичным стенкам, которые служат для прочности и всегда содержат много целлюлозы, утолщенные слои вторичных стенок состоят из водонепроницаемого гидрофобного материала и не содержат в типичном случае целлюлозы. Непроницаемость для воды достигается не за счет инкрустации целлюлозных слоев стенки, а за счет отложения (**аккрустации**) липофильных веществ (аккрусты) на образовавшуюся раньше саккодерму, которая служит основой для аккрустации и обеспечивает необходимую механическую прочность. В эпидермисе таким веществом является **кутин** (лат. cutis — кожа, поверхность), у клеток пробки — это химически родственный **суберин** (лат.

suber — пробка; см. 6.17.3). Кутин и суберин образуют полимерный матрикс, в который дополнительно включаются особые гидрофобные компоненты — различные воска.

Опробковевшая клеточная стенка состоит из расположенного внутри саккодермы суберинового слоя (рис. 2.76). Со стороны просвета клетки он часто покрыт еще одним тонким слоем, который снова содержит целлюлозу (третичная стенка), однако функционально решающую роль играет субериновый слой как аккрустирующее вторичное отложение стенки. Он сам практически непроницаем для воды за счет воска, который образует в субериновом слое параллельные пластины толщиной 3 нм (рис. 2.77, А). Палочковидные молекулы воска ориентированы перпендикулярно плоскости ламелл. После удаления воска (он состоит преимущественно из смеси сложных эфиров жирных кислот с восковыми спиртами) остается нерастворимый, аморфно-изотропный полимерный матрикс — собственно суберин. Он представляет собой трехмерный сплетенный в сеть конденсат из имеющих длинные цепочки жирных кислот, жирных спиртов и родственных соединений. Матрикс отличается высокой гидрофобностью, но проницаем для воды. В субериновом слое он служит как стабильный носитель тонких восковых пленок, которые, в свою очередь, блокируют поступление

гидрофильных веществ. Например, такие пленки на два порядка менее проницаемы для ионов, чем макромолекулярный суберин. Способ построения ламелл вторичной стенки (как вообще у изолирующих слоев, в том числе в технике) гарантирует очень действенный барьер даже при дефектах отдельных слоев.

Молекулярные компоненты суберина и пластин воска выделяются опробковевшими клетками не через пузырьки Гольджи, а путем диффузии. Место их образования — гладкий ЭР. Формирование суберинового слоя может осуществляться весьма быстро — например, при поранении за несколько часов.

Кутикула в принципе построена сходно с субериновым слоем опробковевших клеток (см. 3.2.2.1). Она также представляет собой свободный от целлюлозы липофильный слой стенки с восковыми пленками, имеющими параллельные поверхности, в полимерном матриксе из кутина, а весь комплекс откладывается на первичную клеточную стенку (рис. 2.77, В). Правда, аккрустация осуществляется здесь на наружной стороне саккодермы. Молекулярные компоненты, таким образом, секретируются клетками эпидермиса через первичную стенку наружу. В этом процессе участвуют мелкие основные белки — переносчики липидов в матриксе стенки. Так возникает единое для всех эпидермальных клеток образование — кутикула.

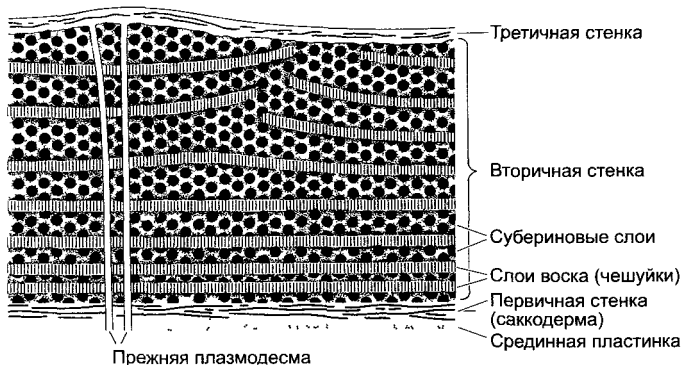


Рис. 2.76. Модель ультраструктуры опробковевшей клеточной стенки

Липофильный субериновый слой не содержит целлюлозы. В третичной стенке снова появляются скелетные фибриллы.

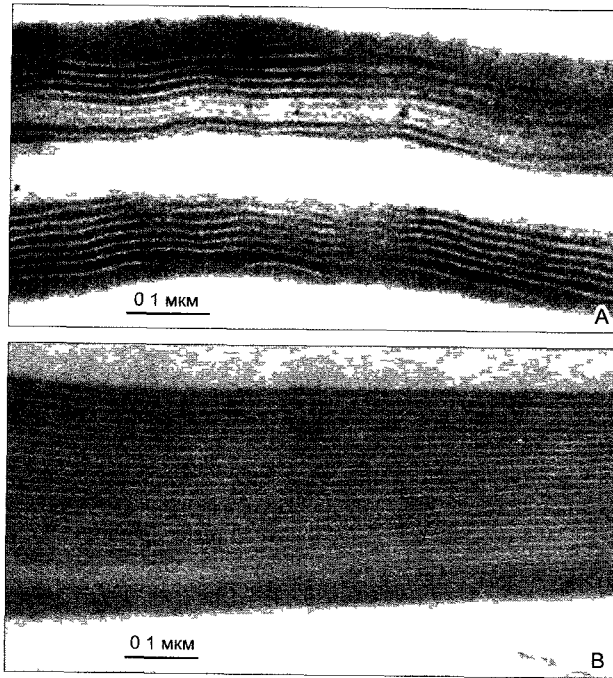


Рис. 2.77. Ламеллярное строение аккмустированных слоев клеточной стенки (поперечные разрезы), восковые слои не контрастированы полимерной матрицей (суберин, кутин) темный (электронная микрофотография А Н Falk В J Wattendorff)

А — клеточная стенка из раневой перидермы картофеля, стенки двух соседних клеток пробки с ламелированными субериновыми слоями, **В** — отделенная кутикула *Agave americana*

Воска кутикулы имеют более длинные углеводные цепочки, соответственно обладающие еще большей гидрофобностью (число С-атомов колеблется у них между 25 и 33 — тогда как у восков пробки — от 18 до 28)

Для растений сухих местообитаний особенно характерны кристаллы воска на поверхности кутикулы (**эпикуткулярный воск**, ср рис 3 11) За счет них кутикула становится неувлажняемой Часто кутинные массы откладываются во внешних слоях первичной стенки эпидермальных клеток, под собственно кутикулой В таких кутикулярных слоях встречаются кутин и сопровождающие воска как инкрустирующие вещества Однако эти гидрофобные вещества стенки плохо перемешиваются с гидрофильными компонентами первичной стенки, что выражается малой упорядоченностью на ультраструктурном уровне Восковые пленки часто прерыва-

ются и больше не располагаются параллельно поверхности, а дополнительная защита от транспирации даже у толстых кутикулярных слоев лишь умеренная Соответствующих явлений у клеток пробки не бывает В многослойной пробковой ткани сильное утолщение может достигаться путем образования новых слоев пробковых клеток, тогда как кутикула на границах с воздухом внешних поверхностях эпидермиса часто остается ограниченной и поэтому в основном однослойной

Поверхность тела членистоногих также несет кутикулу Сильно развитые внутренние слои кутикулы насекомых (эндо- и экзокутикула), образующие содержащий хитин наружный скелет обеспечивают прежде всего механическую прочность, тогда как внешняя аккмустированная эпикутула из-за большого содержания в ней воска является отличной защитой от транспирации Эпикутула показывает, как в хи-

мическом, так и в ультраструктурном плане, много параллелей с растительной кутикулой — яркий пример конвергентной эволюции у животных и растений.

Микроскопически мелкие споры и пыльцевые зерна также обычно имеют аккрустированные клеточные стенки — **спородермы** (см. рис. 11.174; 11.176). В качестве аккрустирующих веществ здесь встречаются особенно стойкие **спорополленины**. Их функция состоит, правда, не в удержании воды (это было бы при крайне высоком соотношении поверхность/объем иллюзорным, а эти клетки выживают даже при полном высыхании¹). Здесь речь скорее о защитных слоях, которые могут, в том числе, поглощать вредное ультрафиолетовое излучение. Спородермы полностью отличаются не только функционально, но по химии, ультраструктуре и развитию от кутиновых стенок эпидермиса и субериновых слоев клеток пробки. Они важны для систематики и реконструкции эволюции растительности (спорово-пыльцевой анализ).

Материалом для утолщения особого рода является **каллоза** — глюкан с одной-тремя гликозидными связями, имеющий спиралевидную молекулу, он всегда встречается в очень компактной форме без примесей других веществ. С помощью каллозы могут замыкаться плазмодесмы и ситовидные поры (см. 2.2.7.3); только что образовавшиеся пыльцевые зерна при образовании спородермы отграничены друг от друга толстыми слоями каллозы; а в быстро растущих пыльцевых трубках продвигающийся вперед вместе с апикальной частью протопласт вегетативной клетки отделяется от остающейся базальной части трубки опять же каллозной пробкой. Каллоза может быстро синтезироваться в больших количествах на плазматической мембране и так же быстро разлагаться. Часто она играет роль защитного соединения на клеточном уровне.

2.2.8. Митохондрии

На рис. 2.78 дана обобщенная схема структуры митохондрий.

• **Двойная оболочка** из разных мембран, между которыми находится неплазматический компартмент — **межмембранное пространство** —

¹ Не всегда споры и пыльцевые зерна остаются жизнеспособными при высыхании, поэтому в ряде случаев водоудерживающая функция спорополленина очевидна. — *Примеч ред.*

ное пространство. Внутренняя мембрана митохондрий образует характерные выпячивания (**кристы**), которые обычно сужаются у основания, а внутри митохондрии расширяются и слабо вздуваются (рис. 2.79). В некоторых случаях кристы образуют пространственную сетчатую структуру.

• Грибовидные тела, видимые при электронной микроскопии, на внутренней стороне внутренней мембраны митохондрии соответствуют компонентам митохондриального **АТФ-синтазного комплекса** (рис. 2.80). Они состоят из палочковидной базальной части — F_0 -комплекса, который проходит через внутреннюю митохондриальную мембрану как протонный канал, и F_1 -комплекса в виде головки, который представляет собой собственно АТФ-синтазный комплекс. Во время синтеза АТФ весь комплекс вращается вокруг своей продольной оси, перпендикулярной плоскости мембраны.

• Матрикс с **70S-рибосомами** и (почти всегда) кольцевой **митохондриальной ДНК (мтДНК)**. В большинстве случаев в органелле имеется несколько (часто много) колец ДНК. Они концентрируются в рыхлых частях митохондриального матрикса



Рис. 2.78. Схема строения митохондрии (по Н. Ziegler).

Внутренняя и наружная мембраны различаются не только по внешнему виду и составу ферментов, но и по липидному составу (кардиолипин/холестерин, ср. рис. 2.100). Внутренняя мембрана образует путем выпячивания кристы, на стороне которых, обращенной к матриксу митохондрии, локализованы АТФ-синтазные комплексы



Рис. 2.79. Электронно-микроскопическое изображение митохондрий (электронная микрофото-съемка Н Falk)

А — в листе шпината видны многочисленные срезы крист, неплазматическая внутренняя часть которых соединена с межмембранным пространством двойной мембранной оболочки, эти связи здесь не видны, так как находятся вне плоскости среза. На **В**, наоборот, они четко различимы. Митохондриальные рибосомы, как и рибосомы в хлоропластах **Р**, явно мельче, чем рибосомы цитоплазмы.

и аналогичны нуклеоиду бактерий. Гистоны и нуклеосомы отсутствуют.

• Иногда встречаются плотные **матричные гранулы**, в которых, в частности, накапливаются ионы кальция и магния.



◀

Рис. 2.80. АТФ-синтазные комплексы мембран крист (электронная микрофото-съемка Н Falk)

Эти комплексы четко видны на негативно контрастированном препарате митохондрии, выделенной из ткани картофеля как светлые «грибовидные тела», или F_1 -частицы. Они связаны тонкими перемычками (F_0 , здесь неразличимы) с мембранами. По молекулярному строению комплексы сходны с АТФ-синтазой хлоропластов (ср. рис. 6 63).

2.2.8.1. Структурные изменения и размножение

На тонких срезах (см. рис. 2.79) и после выделения митохондрии обычно выглядят как округлые или эллиптические тельца диаметром примерно 1 мкм. В постэмбриональных, живых клетках, напротив, чаще всего наблюдаются нитевидно удлинненные и даже разветвленные митохондрии (рис. 2.81), облик которых часто претерпевает быстрые изменения. У дрожжей и некоторых водорослей на определенных стадиях развития или при особых внешних условиях многочисленные митохондрии одной клетки сливаются в одну единственную сетевидную гигантскую митохондрию, которая после снова распадается на мелкие отдельные митохондрии. Также и у высших растений нередко бывает слияние и распад митохондрий.

Митохондрии могут возникать только из себе подобных. Их **размножение** происходит прежде всего в клетках образующей ткани (меристемы). Оно основано на перешнуровке тела органеллы после обра-

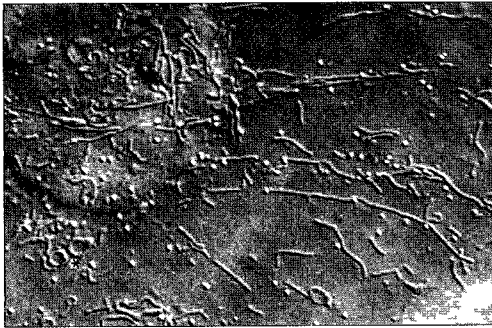


Рис. 2.81. Митохондрии (снимок в интерференционном контрасте W Uri)

В живой клетке митохондрии способны к быстрому изменению формы. Чаще всего они встречаются как структуры в форме нитей или трубок, как здесь в верхнем (внутреннем) эпидермисе запасающих чешуй лука *Allium cepa*. Наряду с многочисленными митохондриями в виде «спагетти» видны также короткие митохондрии, как и округлые олеосомы и несколько лейкопластов с включениями типа крахмала (например, рядом со звездочкой *); слева наверху нечетко видно ядро (670×)

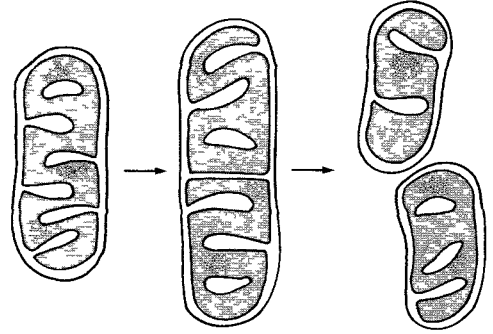


Рис. 2.82. Деление митохондрии (нуклеотиды показаны точками)

зования септы в межмембранном пространстве (рис. 2.82). При этом за счет множества молекул мтДНК в митохондрии ни одна дочерняя митохондрия не останется без генетической информации. При быстром размножении клеток синтез ферментов в митохондрии сначала часто бывает неполным, так что возникающие **промитохондрии** не обладают дыхательной активностью. Также и при дальнейшем развитии синтез ферментов может значительно варьировать.

У дрожжей есть также свободные от ДНК митохондрии, однако клетки в целом все-таки остаются способными к размножению. Дрожжи — факультативные анаэробы, они могут жить без кислорода и обходиться без дыхания и митохондрий — редкое исключение среди эукариот. Поэтому мутационные изменения мтДНК, имеющие следствием дефекты в отношении дыхания митохондрии, с самого начала не являются смертельными (летальными). Так называемые мутанты «*petite colonie*» живых дрожжей *Saccharomyces cerevisiae* спонтанно встречаются с частотой 1—2%; с помощью таких мутагенов, как акрифлавин или этидий-бромид, частота появления мутаций может быть повышена до почти 100%. «*Pettes*» дефективны в отношении дыхания, они растут в аэробных условиях значительно медленнее, чем дикий тип дрожжей; их колонии на твердом глюкозном агаре остаются, таким образом, меньше, откуда и название¹. У мутантов *petites* мтДНК либо изменена (p — мутанты), либо

¹ *Pettes* — маленькие (франц.) — Примеч. пер

полностью отсутствует (p^0), определенные белки и компоненты мультиферментных дыхательных комплексов больше не могут образовываться

У грибов и растений мтДНК, несмотря на примерно одинаковый генный состав, обладает очень разными молекулярными массами и длинами¹ (от 20 до более 800 мкм) Эти различия обусловлены разницей в наличии некодирующих последовательностей (см 7 2 1 3) У многих растений митохондрии вследствие внутримолекулярных процессов рекомбинации содержат мтДНК разного размера, причем наряду с комплектными копиями встречаются и некомплектные (см рис 7 7)

2.2.8.2. Мембраны и компартментация митохондрий

Митохондрии — это прежде всего органеллы **клеточного дыхания**, их важнейшая функция — предоставление химической энергии в форме АТФ (см 6 10 3)

АТФ синтезируется из АДФ и фосфата в ходе реакции **окислительного фосфорилирования** с использованием энергии АТФ-синтазные комплексы (место синтеза АТФ) находятся на внутренней мембране митохондрий Необходимая энергия возникает при происходящем здесь **транспорте электронов** от богатых энергией дыхательных субстратов к кислороду (**дыхательная цепь**, см 6 10 3 3) В результате транспорта электронов возникает протонный градиент на внутренней мембране митохондрии, в межмембранном пространстве падает значение pH Одновременно на мембране образуется мембранный потенциал внутренняя сторона приобретает отрицательный, а внешняя — положительный заряд Протонный градиент и мембранный потенциал разряжаются при вращении АТФ-синтазного комплекса с образованием АТФ Можно сказать, что богатые энергией промежуточные стадии при обмене веществ могут встречаться не только как богатые энергией молекулы, но и также в форме ионных градиентов Это центральное положение **хемиосмотической теории** П Митчелла относится и к фотофосфорилированию в хлоропластах (см 6 4 9, 6 10 3 3) Теория Митчелла

¹ В больших митохондриальных геномах обнаружены рамки считывания для белков с неизвестными свойствами, так что нельзя считать генный состав «примерно одинаковым» — *Примеч ред*

объясняет значение компартментации для точной энергетики

Электроны для транспортной дыхательной цепи берутся от окисления органических кислот в **цитратном цикле** или **цикле Кребса** (см 6 10 3 2, рис 6 94) Почти все ферменты для этого цикла локализованы в матриксе митохондрии

Помимо клеточного дыхания, митохондрии в растительных клетках участвуют и в ряде других обменных процессов — в фотодыхании (см 6 5 6) и запрограммированной смерти клеток (апоптозе) (см 7 3 2)

Интегральные белки наружной и внутренней мембран митохондрий сильно различаются Различается также их липидный состав Внешняя мембрана содержит широко распространенный в эукариотных мембранах холестерин, внутренняя мембрана от него свободна, но в ней высоко содержание кардиолипина — фосфолипида, который помимо этого содержится в мембранах бактерий (см рис 2 100) Объяснение этого своеобразного явления дает теория эндосимбиоза (см 2 4)

Проницаемость наружной мембраны митохондрий высокая Она содержит трубковидные комплексы интегральных мембранных белков (**поринов**), которые пропускают гидрофильные частицы до 1 кДа (для сравнения АТФ имеет молекулярную массу 0,5 кДа) Внутренняя мембрана оболочки, напротив, непроницаема даже для протонов — иначе было бы невозможным накопление заряда для обеспечения энергией АТФ-синтаз Чтобы привести в соответствие эту малую проницаемость с потребностями обмена веществ, внутренняя мембрана митохондрий снабжена многочисленными специфическими транслокаторами Они обеспечивают, например, обмен АТФ и АДФ (**аденилатный транслокатор**), фосфата, а также органических кислот

Иначе организован **белковый импорт** — мембранный транспорт из цитоплазмы в митохондрии Белки и даже некоторые РНК не могут сами синтезироваться в митохондрии Кодированные ядром митохондриальные белки синтезируются в цитоплазме как неактивные предшественники, которые на своем N-конце несут транзитный пептид Он служит «почтовым индексом», обеспечивая посттрансляционное

прикрепление предшественника к **интегральным транслокаторным комплексам** оболочки митохондрии (одному во внешней и двум разным во внутренней мембране) и последующее прохождение полипептидов. Сама транслокация локализована там, где временно соприкасаются внутренняя и наружная мембраны митохондрии. Когда белок достигает места выполнения своей функции, транзитный пептид отщепляется и вслед за этим устанавливаются окончательные конформация и активность белка (см 7 3 1 4)

2.2.9. Пластиды

В одном и том же растении пластиды встречаются в разных формах. Под микроскопом это проявляется уже внешне в разной **пигментации**. Так, пропластиды образовательной ткани и лейкопласты основной и запасающей тканей бесцветны, фотосинтетически активные, содержащие хлорофилл хлоропласты зеленые, геронтопласты¹ осенней листвы и хромопласты в цветках и плодах окрашены каротиноидами в цвета от желтого до красного. Все формы пластид могут переходить друг в друга, только геронтопласты представляют собой конечный этап необратимого развития. Как и митохондрии, пластиды отграничены от цитоплазмы оболочкой из двух мембран (plastid envelope), причем наружная мембрана пластид так же значительно более проницаема, чем внутренняя, которая соответственно снабжена многими специфическими транслокаторами. Внутренняя мембрана пластид, кроме того, является преимущественным местом синтеза липидов в растительных клетках.

Пластиды размножаются исключительно путем **деления**. Как и у бактерий, при этом происходит перешнуровка органеллы с помощью центральной сократительной кольцевой зоны. Она содержит белок FtsZ, который и у бактерий выполняет сходную функцию, а по структуре и последовательности является гомологом тубулина (см 2 3 1).

Путем специфического флуоресцентного мечения пластид с помощью GFP

¹ Этот термин в отечественной литературе не используется — *Примеч ред*

(см 2 1 1) удалось показать, что пластиды в живых клетках образуют тонкие придатки («stromules», «stromules») и через них могут вступать в непосредственный контакт друг с другом, так что образуется пластидный континуум.

Пластиды обладают генетической непрерывностью за счет собственной генетической информации в форме **пластидной ДНК** (птДНК = хлДНК, ptDNA = ctDNA, см рис 2 86, 7 5, см 7 2 1 2). Однако, как и у митохондрий, собственная ДНК пластид не может полностью кодировать все специфические для пластиды белки. Гены для более 90% этих белков локализованы в ядре, а полипептиды-предшественники, синтезируемые на свободных полисомах, должны транслоцироваться через оболочку пластиды к местам назначения. Это происходит так же, как и у митохондрий, с помощью N-концевых транзитных (лидерных) пептидов при помощи соответствующих транслокаторных комплексов на внутренней и наружной пластидной мембране (см рис 7 18). Несмотря на одинаковую функцию, белки этих комплексов лишь в незначительной степени сходны с соответствующими белками митохондрий. В хлоропластах требуются дополнительные структуры для целенаправленного перемещения и встраивания белков в тилакоиды. Как было выявлено, в них действуют четыре разные системы, тогда как в оболочке пластиды — лишь одна транслокационная система.

Наличие у пластид собственной наследственной информации было открыто еще в первом десятилетии прошлого столетия Э Бауром и К Корренсом на основании исключительно материнского наследования дефектов зеленой окраски у львиного зева и мирабилис (*Mirabilis*) (см 10 1 2 5). У этих растений при сингамии через мужские зародышевые клетки пластиды в зиготу не поступают (У других растений, например у пеларгоний и энотеры, напротив, пластиды наследуются бипарентально от обоих родителей). В 1929 г после подробных исследований на гибридах энотеры О Реннер предложил для совокупности пластидных наследственных факторов термин **пластом**. Однако только в 60-х гг XX в ученые смогли выделить птДНК и наконец охарактеризовать ее более детально как кольцевую двойную спи-

раль. В 1986 г. двум исследовательским группам из Японии удалось полностью секвенировать птДНК табака (см. рис. 7.5) и печеночника *Marschandia*; в дальнейшем были секвенированы птДНК многих других растений (см. 7.2.1.2).

2.2.9.1. Форма и ультраструктура хлоропластов

Хлоропласты — характерные органеллы всех фотоавтотрофных эукариот. В результате световых реакций фотосинтеза (см. 6.4) они преобразуют лучистую энергию Солнца в химическую энергию и закладывают таким образом энергетическую основу для существования всех органотрофных (гетеротрофных) жизненных форм. Одновременно ассимилируются углерод, водород и фосфор, восстанавливаются нитрат и сульфат, а также из воды высвобождается кислород. Кислород в атмосфере Земли — необходимый фактор для аэробного получения энергии из органических источников питания и создания озонового слоя в верхней части атмосферы Земли — образуется почти исключительно в результате фотосинтеза.

Находящиеся внутри типичных хлоропластов мембраны (рис. 2.83) — мембраны тилакоидов — содержат различные каротиноиды и связанные с белками хлорофиллы. В противоположность кристам митохондрий, тилакоиды не находятся в непосредственной связи с внутренней мембраной оболочки хлоропласта. В тилакоидах протекают световые реакции фотосинтеза. Тилакоиды часто соприкасаются друг с другом, образуя стопки (**граны**), в промежуточных областях — **строме** — тилакоиды, наоборот, одиночные (рис. 2.84). Молекулярное строение тилакоидной мембраны отражает ее функции. Большое содержание белков (рис. 2.85; см. рис. 6.57) и асимметричная организация: расположение или же ориентация белковых комплексов — морфологическое выражение хода световых реакций. АТФ образуется в пластидных АТФ-синтазных комплексах, которые по своему строению в значительной мере соответствуют АТФ-синтазам митохондрий и локализованы на обращенных к строме мембранах тилакоидов.

Строма представляет собой плазматическую фазу органеллы. В ней можно выявить «пластоскелет» из FtsZ, который ста-

билизирует форму хлоропласта (см. рис. 2.83, С). Строма содержит наряду с ферментами для темновых реакций фотосинтеза (см. 6.5) также зерна крахмала и другие запасные структуры, такие, как пластоглобулы — в качестве запаса липидов, — белковые кристаллы при определенных обстоятельствах (например, кристаллы белка фитоферритина, накапливающего железо). В строме находятся также нуклеоиды, в числе от нескольких до многих, рыхлые области со скоплениями молекул птДНК — носителей **пластома** (рис. 2.86; см. 7.2.1.2), а также 70S-рибосомы.

Структурная организация хлоропластов часто более или менее варьирует, особенно у водорослей. Это относится, прежде всего, к внешней форме органеллы. В листьях высших растений хлоропласты линзовидные; их диаметр 4—10 мкм; в клетке они находятся в виде типичных зерен от нескольких до очень многих. У некоторых зеленых водорослей встречаются особенно крупные **мегапласты**, порой своеобразной формы и часто в единственном числе в клетке (рис. 2.87). Хлоропласты многих водорослей и антоцеротовых мхов содержат резко ограниченные уплотнения стромы, которые часто окружены зернами крахмала; в них заходят лишь отдельные тилакоиды или тилакоиды не заходят вообще. Эти области стромы — **пиреноиды** (греч. *pyrena* — ядро, косточка) — отличаются особенно высокой концентрацией ключевого фермента фиксации CO₂ — рибулезобисфосфаткарбоксилазы-оксигеназы (РБФК, RubisCO — предположительно наиболее частого ферментного белка вообще). РБФК представляет собой комплекс из 8 больших и 8 малых субъединиц; его доля в строме, в общем, очень высока: в зеленых тканях листьев часто свыше 60 % всех растворимых белков (о функции см. в разделе 6.5.1).

Не все хлоропласты имеют гранальную организацию тилакоидов. У лишенных гран «**гомогенных**» хлоропластов тилакоиды либо совсем не образуют группировок (это относится к пластидам всех красных водорослей), либо, наоборот, через всю пластиду проходят пластинки (ламеллы) из примыкающих друг к другу двух или трех тилакоидов (рис. 2.88).

Пластиды красных водорослей, кроме расположенных поодиночке тилакоидов, отличаются еще особой формой комплексов белковых пигментов, которые служат как антенны для улавливания световых лучей при фотосинтезе. Если белковые комплексы зеленых растений становятся видны только при рассмотре-

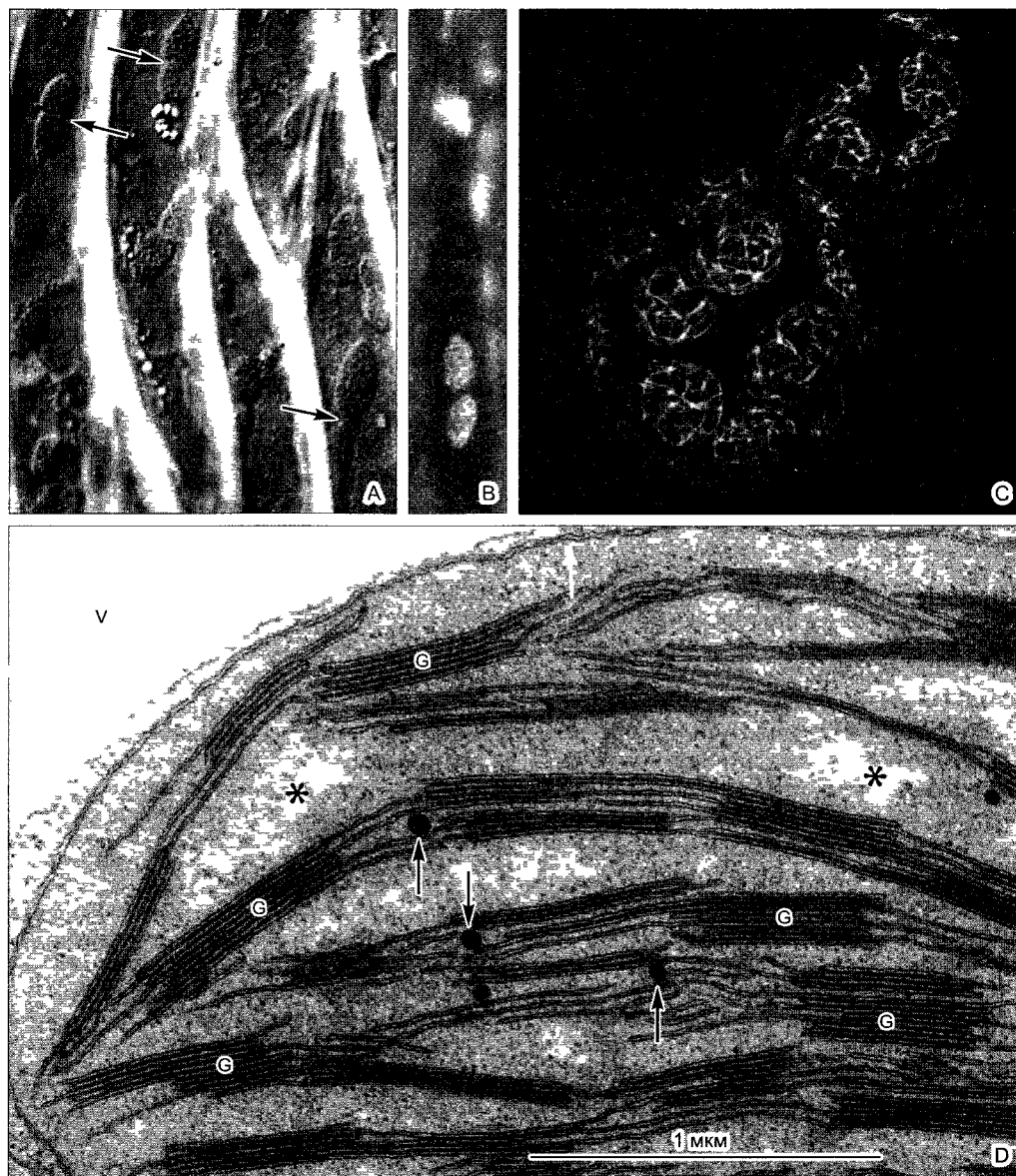


Рис. 2.83. Хлоропласты в поле светового и электронного микроскопа (С — электронная микрофото-
тосъемка J Kessling, R Reski, D — электронная микрофотоотъемка H Falk)

А, В — гранулярные хлоропласты в живых клетках листочка мха *Fontinalis antipyretica* (1230×) **А** —
деление хлоропласта путем перешнуровывания посередине (стрелки), **В** — флуоресценция хлоро-
филла в гранях, **С** — пластоскелет в хлоропластах листостебельного мха *Physcomitrella patens* (ре-
генерирующий протопласт, живой, FtsZ1, флуоресцирующий за счет GFP см 2 1 1) (2050×), **Д** —
гранальная структура хлоропласта при электронной микроскопии. Многочисленные тилакоиды раз-
личимы как плоские двойные мембраны в гранях (некоторые из них обозначены как G) они сложены
друг с другом в плотные стопки, между гранями одиночные стромальные тилакоиды. Черные стрел-
ки — пластоглобулы, рыхлые области стромы (*) содержат птДНК («нуклеоиды»), белые стрелки —
двойная внешняя оболочка пластиды. V — вакуоль

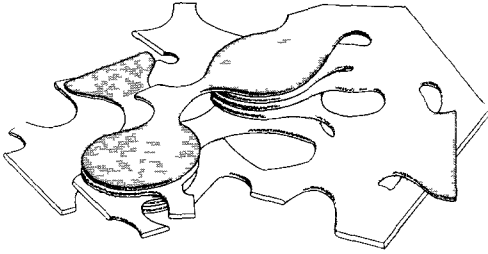


Рис. 2.84. Сгруппированные в граны и одиночные тилакоиды не являются отдельными компартментами, а представляют собой пространственный континуум с многочисленными мембранными наложениями (по W Wehrmeyer)

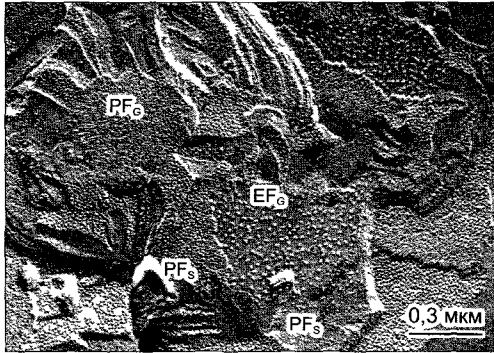
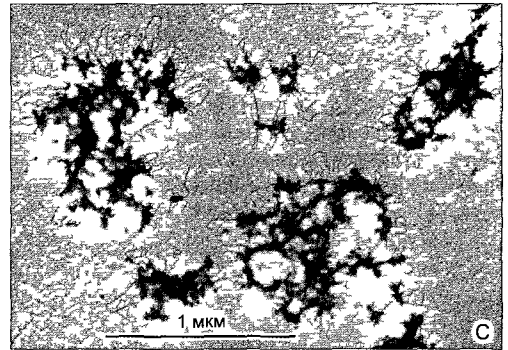
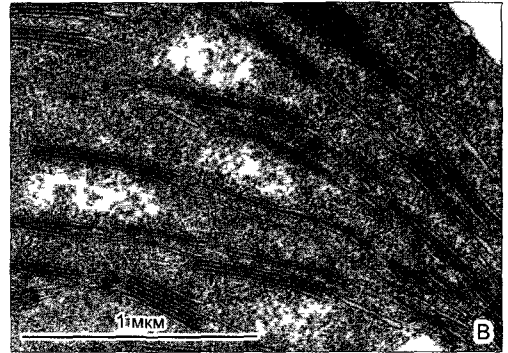
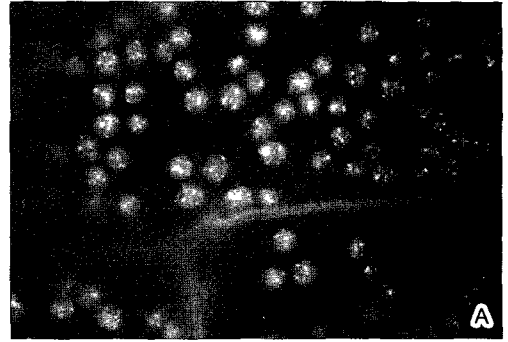


Рис. 2.85. Мембраны тилакоидов несут белковые комплексы, которые участвуют в световых реакциях фотосинтеза (ср рис 6 57) (препарат и электронная микрофотосъемка L A Staehelin) На препарате, подвергнутом замораживанию-скалыванию (хлоропласт гороха), эти комплексы четко выступают как мембранные частицы (обозначения плоскостей мембран ср с рис А, бокс 2 3) G, S — области гран и стромы соответственно, функциональные различия этих областей тилакоидов отражены также в распределении белковых частиц

Рис. 2.86. Нуклеоиды пластид (А — флуоресцентная фотография Н Dorle В — электронная микрофотосъемка Н Falk С — препарат и электронное изображение Р Hansmann)

А — хлоропласты в клетках листьев *Elodea canadensis* после флуоресцентного окрашивания птДНК DAPI (ДАФИ = 4'-5-диамидино-2-Фенилиндолом), каждый хлоропласт содержит несколько нуклеоидов каждый нуклеоид — несколько кольцевых молекул птДНК (1000×), **В** — 5 нуклеоидов видны как рыхлые области в строме хлоропласта фасоли, **С** — нуклеоиды, выделенные из хлоропластов шпината птДНК образует петли вокруг рыхлых белковых скелетных элементов

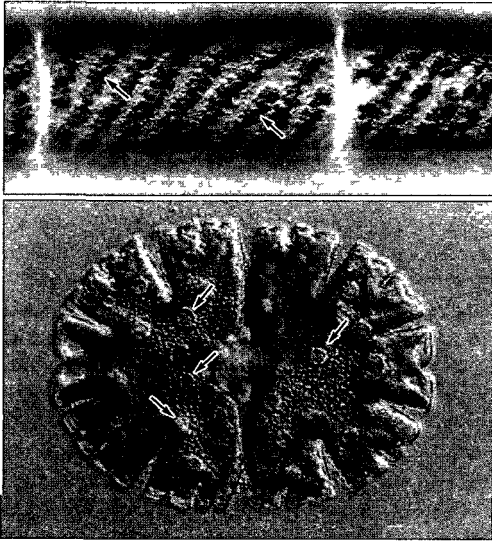


Рис. 2.87. Мегапласты в клетках зигнемовой водоросли *Spirogyra* (вверху, 380х) и десмидиевой водоросли *Micrasterias denticulata* (внизу, 260х) (съемка в световом микроскопе U Meindl). Стрелки — пиреноиды

△

нии тилакоидов с поверхности (см. рис. 2.85), то светособирающие комплексы красных водорослей, построенные из фикобилипротеинов — **фикобилисомы**, выступают над поверхностью тилакоидов (рис. 2.89; см. также 6 53, В). Соответствующие светособирающие комплексы есть также на фотосинтетических мембранах цианобактерий, относящихся к прокариотам.

Хлоропласты не только красных водорослей (из-за наличия фикобилинов они окрашены в цвета от красного до фиолетового: «родопласты»), но и представителей многих других групп

водорослей содержат так много дополнительных, т. е. содержащихся наряду с хлорофиллом, пигментов, что выглядят не зелеными (например, «феопласты» бурых водорослей или желтые пластиды динофлагеллят и многих золотистых водорослей). Как обобщающее понятие для всех пигментированных пластид иногда употребляется термин «**хроматофор**» (носитель пигмента).

Окрашенные особыми каротиноидами темно-красный глазок — **стигма** — многих жгутиковых соответствует плотному скоплению пигментированных пластоглобул (см. рис. 1; 11.74,

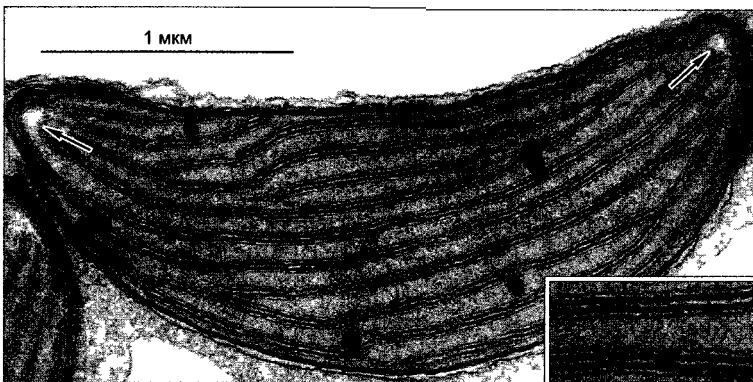


Рис. 2.88. Гомогенный хлоропласт водоросли *Tribonema viride* (ср рис 11 72, Е) (электронная микрорентгенограмма Н Falk).

Тилакоиды, сгруппированные по три, проходят через всю пластиду, стромальных тилакоидов не образуется. Области, содержащие птДНК, находятся по периферии всей органеллы (стрелки)

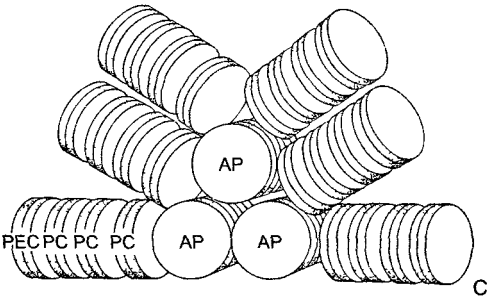
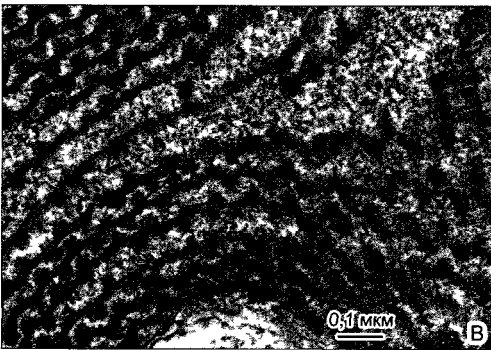
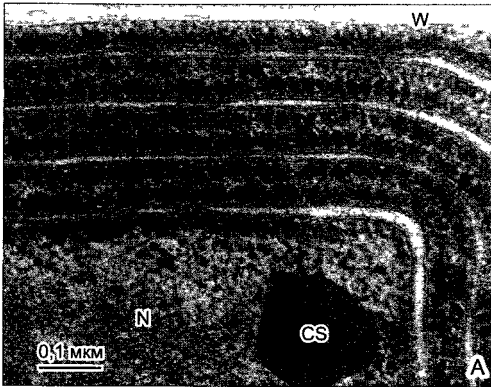


Рис. 2.89. Фикобилизомы цианобактерии *Phormidium persicinum* (A) и красной водоросли *Rhodella violacea* (B), справа — в плоскости, слева — в профиль (электронная микрофотография W Wehrmeyer):

С — молекулярная модель состоящих из дисков полукруглых фикобилизом красных водорослей с центральной частью из аллофикоцианина AP и отходящих от нее лучей фикоцианина PC и фикоэритроцианина PEC. О роли фикобилизом при фотосинтезе ср. рис. 6.53; CS — карбоксисома (ср. рис. 2.94, A); N — содержащая ДНК строма пластиды; W — клеточная стенка

A; 11.94, A). Это скопление липидных капель либо локализовано в хлоропластах, либо расположено вне пластид — по-видимому, в цитоплазме. Возможно, однако, что во втором случае мы также имеем дело с пластидами, которые в ходе эволюции сильно модифицировались.

2.2.9.2. Другие формы пластид. Крахмал

У высших растений структурная и функциональная вариабельность пластид значительно выше, чем митохондрий. При этом встречающаяся в какой-либо определенной клетке форма пластид прежде всего отражает функцию этой клетки, т.е. в конечном счете является следствием дифференцировки ткани. Например, сравнительно мелкие, часто делящиеся **пропластиды** отражают высокую частоту деления меристематических клеток.

Лейкопласты типичны для прекративших деление клеток, в которых уже не происходит фотосинтез и отсутствуют оптические сигналы для животных. Однако они могут брать на себя запасующую функцию: «элайоласты» содержат масло в многочисленных пластоглобулах; «протеиноласты» — крупные белковые кристаллы; обильное накопление крахмала — функция непигментированных **амилопластов** в соответствующих запасующих тканях зерновок злаков, клубней картофеля и т.п.

Крахмал — запасной полисахарид зеленых растений и многих водорослей. Это важнейший продукт питания для человечества: пшеница, рис, кукуруза на 60 % удовлетворяют мировые потребности в пище. У гетеротрофных организмов (грибов, бактерий, животных) крахмалу соответствует гликоген, который в рыхлой форме откладывается в цитоплазме. Химически крахмал, как и гликоген, представляет собой гомополимер из единиц α -глюкозы (см. рис. 1.20; 6.130; 6.131). Если спиральные гликановые цепочки неразветвленные, то мы имеем дело с **амилозой**; **амилопектин**, наоборот, имеет разветвленные цепочки. (Молекула гликогена разветвлена еще сильнее.) Амилоза и амилопектин откладываются в форме очень плот-

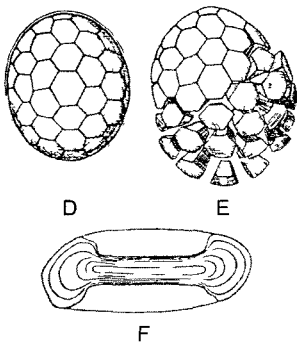
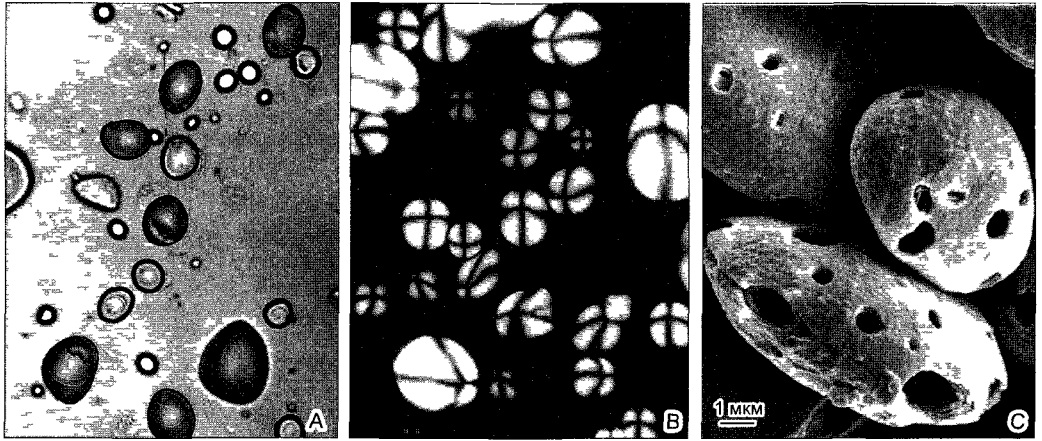


Рис. 2.90. Крахмальные зерна (С — препарат Н -С Bartscherer, электронная микрорентгосъемка Fa Kontron JEOL-EM JSM-840, D—F — по D von Denffer)

А В — картофельный крахмал (330х), на **А** четко видна слоистость, которая обусловлена ритмическими изменениями условий синтеза крахмальные зерна растут, в общем, от одного центра образования (у картофельного крахмала он расположен эксцентрично) путем послыоного отложения нового материала, **В** — в поляризованном микроскопе крахмальные зерна выявляются как двояко преломляющие структуры причем из-за концентрического строения появляются характерные сферитные кресты **С** — ячменный крахмал после обработки амилазой этот фермент разлагает крахмал, в получающихся из за распада кратерах видно слоистое строение **Д Е** — собранные вместе крахмальные зерна овса, **Ф** — гантелевидное крахмальное зерно в амилопласте из млечника молочая блестящего *Euphorbia splendens*

ных, двояко преломляющих свет **крахмальных зерен** внутри пластид или (у некоторых водорослей) в непосредственной близости от них в цитоплазме Форма и размер крахмальных зерен в запасующей ткани, в целом, видоспецифичны (рис 2 90)

Молекулярная структура крахмального зерна, несмотря на многочисленные исследования, еще далеко не выяснена Поразительное двойное преломление света основывается, очевидно, на кристаллических слоях, образующихся по мере роста, в которых боковые цепи расположенных пучком молекул амилопектинов ориентированы радиально Радиальная ориентация глюкановых цепей, с одной стороны, является результатом синтеза глюкана, который происходит исключительно на ответственной за это поверхности растущего крахмального зерна, с другой стороны обеспечивает

при необходимости быстрый распад и мобилизацию крахмала

У многих (не у всех!) цветковых растений последние этапы образования тилакоидов зависят от света Пластиды этих растений при недостатке света превращаются в **этиопласты** — специфические формы биогенеза хлоропластов В этиопластах компоненты мембран тилакоидов или их предшественников накапливаются в форме **проламеллярных тел** (рис 2 91) Этиопласты окрашены каротиноидами в бледно-желтый цвет Именно в этот цвет окрашены прорастающие побеги картофеля, хранящегося в темноте, травяной покров под лежащей на нем доской (этиоляция, франц *étiole* — бледнеть, чахнуть) Если же зеленые части растений попадают в темноту надолго, то после распада

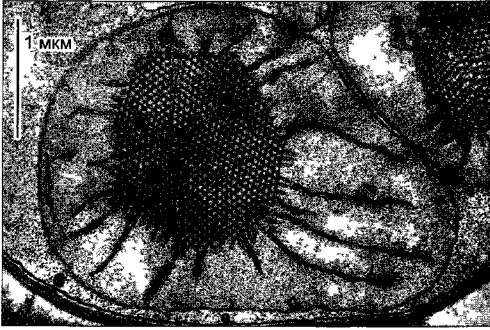


Рис. 2.91. Этиопласт(ы) в молодой клетке листа фасоли *Phaseolus vulgaris* (электронная микрорентгенограмма М Врисчер).

Из паракристаллического проламеллярного тела выходят отдельные тилакоиды. Пластидные рибосомы заметно меньше, чем цитоплазматические рибосомы; в строении несколько нуклеоидов

сначала стромальных, а потом также гранулярных тилакоидов возникают проламеллярные тела, хлоропласты становятся этиопластами.

Подразделение пластид на лейко-, хлоро- и хромопласты, предложенное свыше 100 лет назад одним из первых авторов этой книги А. Ф. В. Шимпером, основывалось исключительно на пигментации как простом признаке, применимом даже на микроскопическом уровне. Под понятием «хромопласты» тогда объединяли все пластиды, которые, хотя

не содержат хлорофилл и поэтому не осуществляют и фотосинтез, но накапливают каротиноиды, что придает им желтый, оранжевый или красный цвет. (Каротиноиды — это непольные тетра-терпены с линейными молекулами и протяженной π-электронной системой, на которой основывается способность к поглощению синего или зеленого света, см. рис. 6.50.) Увеличение доли каротиноидов подтверждается на пластидах осенней листвы — стареющих хлоропластах, однако особенно заметно на пластидах многих лепестков и плодов, которые посылают оптические сигналы для привлечения животных (перенос пыльцы — зоофилия; перенос семян — зоохория). Позже оказалось, что пластиды осенней листвы — их теперь называют **геронтопластами** (от греч. *gêton* — старик) — имеют мало общего с собственно хромопластами (табл. 2.4): их сходство так же мало, как сходство клеток стареющих листьев, в которых происходит интенсивный распад веществ, с клетками свежих лепестков или плодов.

У **хромопластов** можно различать различные типы строения на ультраструктурном уровне в зависимости от внутренних структур, в которых накапливаются (рис. 2.92) липофильные каротиноиды (каротины и ксантофиллы; см. рис. 6.50).

- Чаще всего встречаются **шаровидные хромопласты** с многочисленными пластоглобулами, в которых концентрируются молекулы пигментов.

- **Трубочатые хромопласты** содержат паракристаллические пучки нитей диаметром 20 нм, которые на поперечных срезах при электрон-

Таблица 2.4 **Хромопласты и геронтопласты**

Свойство	Хромопласты	Геронтопласты
Наличие	Цветки, плоды	Осенняя листва
Функция	Привлечение животных	—
Возникновение	Из пластид различного типа, путем преобразования или синтеза	Путем распада
Размножение (деление)	+	—
Тип ультраструктуры	Округлый, трубчатый, мембранный, кристаллический	Исключительно округлый
Синтез каротиноидов <i>de novo</i>	+	—
Статус клетки	Не стареющая, анаболическая	Стареющая, катаболическая

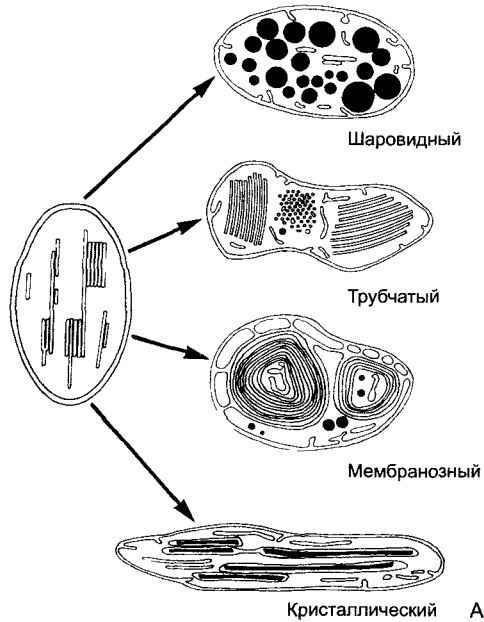
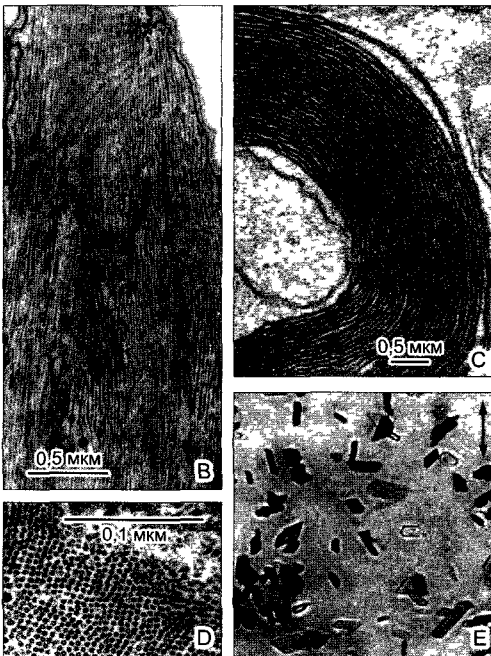


Рис. 2.92. Хромопласты (А — по Н. Mohr, P. Schopfer; Е — препарат D. Kühnel):

А — типы ультраструктуры; развитие часто идет из молодых хлоропластов; **В, С** — трубчатые хромопласты в продольном и поперечном сечении (соответственно плод шиповника и лепесток *Impatiens noli-tangere*); **Д** — мембранозный хромопласт *Narcissus pseudonarcissus*, срез; **Е** — выделенные кристаллические хромопласты из корня моркови в поляризованном свете (750×); пластинчатые кристаллы β-каротина обладают дихроизмом, т.е. поглощение света зависит от направления световых колебаний (тензора)

◀



ной микроскопии выглядят как трубки (tubuli). Однако на самом деле речь идет о нитевидных жидких кристаллах неполярных пигментов, которые одеты чехлом из амфилярных структурных липидов и структурного белка с молекулярной массой 32 кДа — фибриллина. Трубоччатые хромопласты обладают сильным двой-

ным преломлением света и могут принимать причудливые очертания.

- Это относится также к кристаллическим хромопластам, в которых, а именно внутри плоских мембранных мешков, выкристалливается β-каротин.

- Наименее распространены мембранозные хромопласты. У них молекулы пигментов встроены в мембраны, которые образуются из внутренней мембраны оболочки и в конце концов существуют в виде концентрической системы из многих вложенных друг в друга мембранных цистерн. Эти мембраны содержат лишь очень мало белка, они являются примером биомембран с доминированием липидов.

Внутренние структуры хромопластов образуются путем молекулярных процессов самоорганизации в зависимости от имеющихся в распоряжении типов молекул.

Хромопласты, которые особенно часто возникают из хлоропластов, в том числе молодых (незрелые томаты, плоды стручкового перца, шиповника и т.д. зеленые), могут, как и хлоропласты, размножаться путем деления в форме перешнуровки. При этом уменьшается число нуклеоидов на органеллу, часто до одного-единственного. Одновременно пластидные рибосомы разрушаются и птДНК инактивируется путем компактизации. Специфичные для хромопластов белки, такие, как фибриллин трубчатых хромопластов, всегда кодируются ядром.

2.3. Строение прокариотической клетки

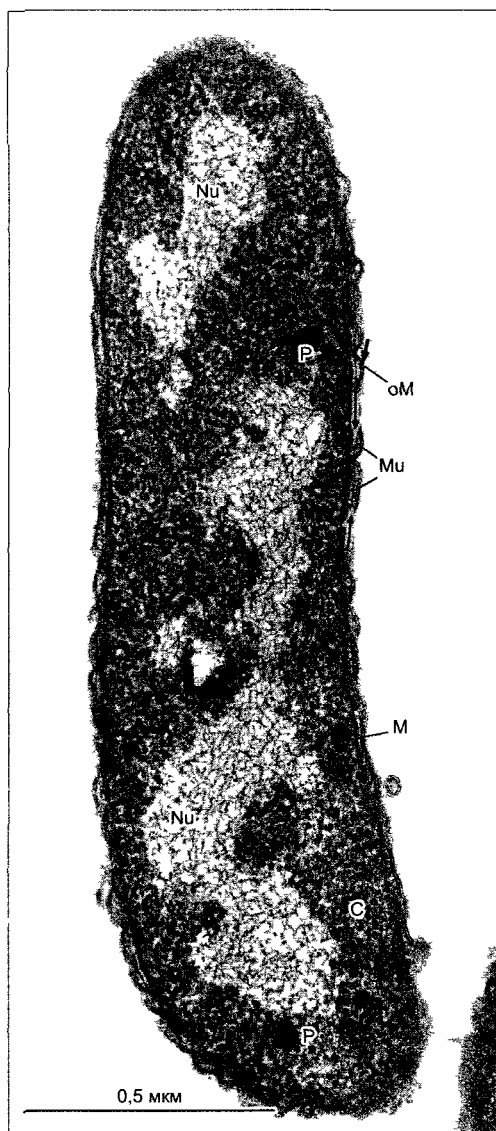
Прокариоты в экологическом, физиологическом и структурном плане очень гетерогенны. Ниже приведем только беглый обзор общих особенностей строения клетки прокариот, который тем не менее ясно покажет, сколь велики различия между прокариотическими и эукариотическими клетками. Никаких переходных форм между этими двумя типами клеток в современном мире организмов неизвестно. Только сходство последовательностей семантических молекул (ДНК, РНК, белков) указывают на общее происхождение в ходе эволюции про- и эукариот.

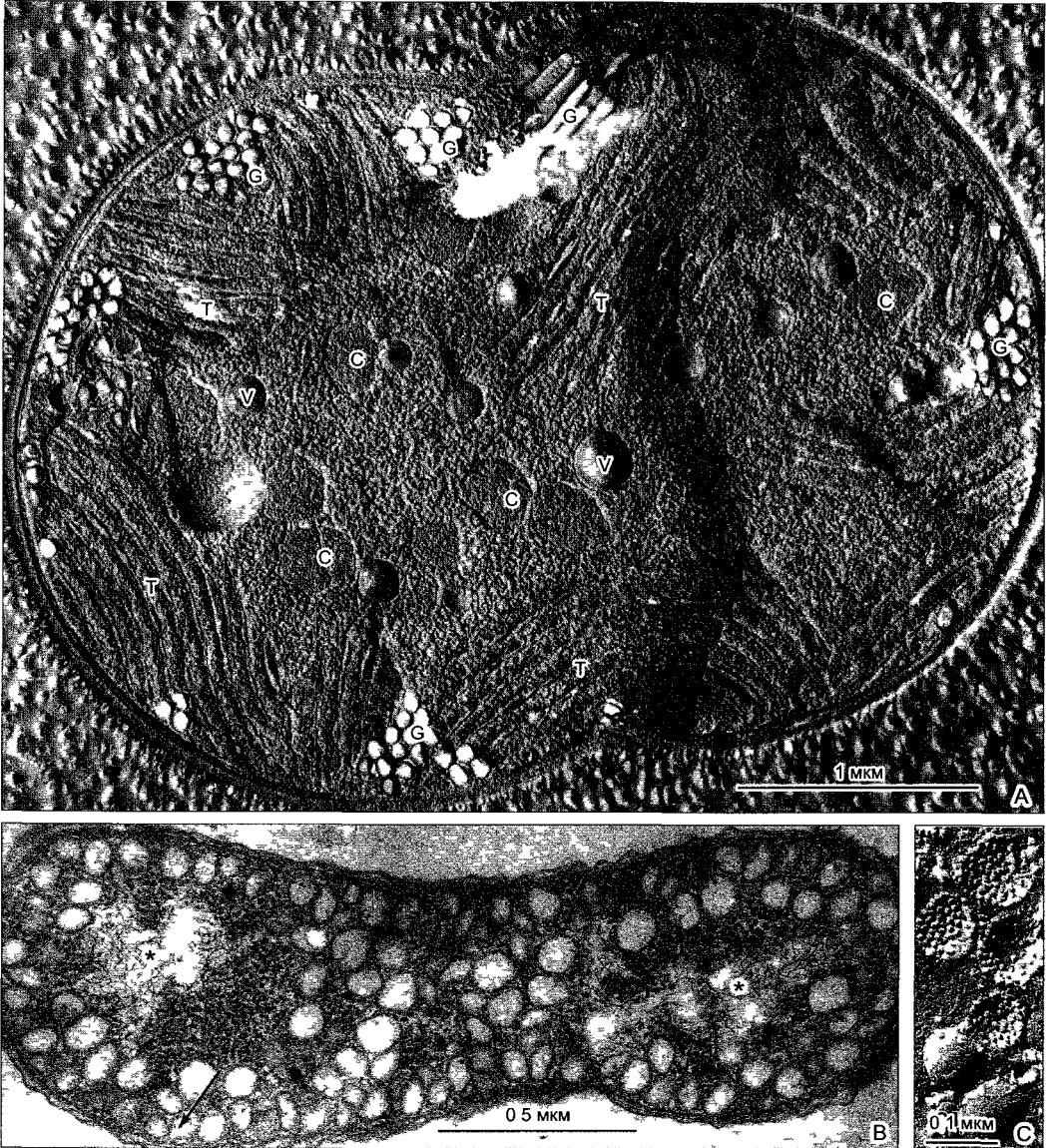
Уже внешне принципиальное различие между про- и эукариотами проявляется в сильно различающихся размерах клеток (см. рис. 2). Размеры клетки кишечной палочки *Escherichia coli* составляют 2—4 × 1 мкм, а соответственно объем — около 2,5 мкм³. Объем цитоплазмы средней эукариотической клетки без вакуолей составляет порядка 1 500—3 000 мкм³, оказываясь, таким образом, примерно на 3 порядка больше. Этому соответствует и значительно меньшее содержание ДНК в

прокариотической клетке. Если общая длина ядерной ДНК в гаплоидной клетке человека приближается к 1 м, то у *E. coli* она едва превышает 1 мм. С малыми размерами прокариотических клеток связано и то, что продолжительность жизни одного поколения может быть очень мала: у *E. coli*, например, 20 мин. Эукариотические клетки в образовательных тканях, напротив, делятся в большинстве случаев не чаще чем один раз в сутки. Из одной-единствен-

Рис. 2.93. Ультраструктура типичной бактериальной (грамотрицательной) клетки *Rhodospirillum rubrum* (препарат R. Ladwig, электронная микроскофотосъемка R. Marx).

Аморфный нуклеоид, в котором четко различимы тужи ДНК, окружен богатой рибосомами цитоплазмой, в которой находятся полифосфатные гранулы. Клетка отграничена плазматической мембраной от клеточной стенки. В клеточной стенке, помимо тонкого муреинового мешка (пептидогликанового слоя, тонкие стрелки) находится мембраноподобный слой — так называемая внешняя мембрана (outer membrane); она отсутствует у грамположительных бактерий, у которых муреиновая часть стенки значительно толще и многослойная (ср. рис. 2.98). С — цитоплазма; М — плазматическая мембрана; Му — слой муреина, Nu — нуклеоид, оМ — внешняя (outer) мембрана, Р — полифосфатные гранулы





ной бактериальной клетки уже через 10 ч может возникнуть свыше миллиарда клеток — обстоятельство, которое наряду с прочими делает понятным огромное экологическое значение бактерий. Настоящих многоклеточных организмов среди прокариот нет.

Малые размеры прокариот имеют следствием особенно простую **внутреннюю дифференцировку** клетки. В столь малой

клетке не было бы места обширной внутренней мембранной системе (рис 2.93). В большинстве прокариотических клеток плазматическая мембрана является единственной биомембраной, клетка представляет собой один-единственный компартмент. Внутриклеточные неплазматические компартменты у бактерий образуются редко, и в каждом случае нет ни ЭР, ни диктиосом, ни пузырьков, ни настоящих ва-

Рис. 2.94. Внутрицитоплазматические мембраны (intracytoplasmatic membranes, ICM) прокариот (препараты и электронная микрофотография J R Golecki)

А — цианобактерия *Microcystis aeruginosa* (здесь после замораживания-скальвания) содержит несколько типов внутрицитоплазматических мембран тилакоиды Т, вакуоли V с запасными веществами, карбоксисомы С в качестве запасных структур для фермента фотосинтеза RubisCO (см 6 5 1), так называемые газовые вакуоли G — заполненные газом цилиндрические полости, которые обеспечивают плавучесть клеток в толще воды, — окружены не липопротеиновыми мембранами, а белковыми оболочками, которые могут синтезироваться *de novo* в цитоплазме. Клетка находится в начале деления. **В** — у грамотрицательной бактерии *Rhodospirillum rubrum* на свету при анаэробных условиях образуется система внутрицитоплазматических мембран, похожих на хроматофоры в форме пузырьков, которые осуществляют фотосинтез с помощью бактериохлорофилла (разумеется, без расщепления воды), «хроматофоры» возникают из впячиваний клеточной мембраны (стрелка) и связаны отчасти с ней, отчасти между собой. Звездочкой (*) обозначены нуклеоиды. **С** — соответствующие «хроматофоры» после замораживания-скальвания у *Rhodobacter capsulatus*, с поверхности (ср. бокс 2 3, рис. А) они выглядят гладкими, на сколе видны многие внутримембранные частицы, соответствующие пигмент-белковым комплексам для фотосинтеза.

◀

куолей, а также таких окруженных мембранами компартментов, как пластиды или митохондрии.

Так называемые тилакоиды цианобактерий (рис. 2 94, А) не являются компартментами, ограниченными мембранами пластид, как у эукариотических водорослей и высших растений. Здесь, скорее, мы имеем плоские двойные мембраны в цитоплазме, которые снабжены фотосинтетическими пигментами и осуществляют световые реакции с расщеплением воды. Они возникают путем выпячивания плазматической мембраны. У некоторых бактерий имеются разной формы выпячивания плазматической мембраны (рис. 2 94, В, С), которые, однако, длительное время остаются соединенными с ними. Их называют **интрацитоплазматическими мембранами (ИЦМ)**. Эти мембранные пузырьки, кармашки или трубочки также несут фотосинтетические пигменты.

Огромное, далеко не полностью изученное многообразие прокариот выражается не только в многочисленных необычных путях обмена веществ, которые не встречаются у эукариот. Оно проявляется и в том, что имеются сильные отклонения от только что перечисленных типичных характеристик. Например, бактериальные клетки иногда достигают размеров, которые соответствуют размерам эукариотических. Максимальные значения были отмечены для *Epilopiscium fishelsoni* — грамположительной кишечной бактерии из тропических морских рыб, палочковидные клетки которой имеют размер 600 × 80 мкм. Еще крупнее недавно открытая в морских осадках у берегов Намибии шаровидная серная бактерия *Thiomargarita namibiensis* диаметром до 750 мкм, которая в своих вакуо-

лизированных клетках накапливает значительные количества серы и нитрата. Эта бактерия образует цепочки, объединяющие до 50 отдельных клеток. Сходные объединения клеток являются правилом у цианобактерий (см. рис. 5 1, 11 15), а у миксобактерий дело доходит даже до образования комплексных «плодовых тел».

2.3.1. Размножение и генетический аппарат

ДНК прокариот является кольцевой, она не располагается в разных линейных структурах, которые могли бы соответствовать хромосомам эукариот. Несмотря на это, и кольца ДНК бактерий обычно называют **бактериальными хромосомами**. Эти кольца ДНК имеют специфический локус для прикрепления к мембране и только одно место начала репликации, они монорепликонны. Доля некодирующих участков последовательностей невелика. Несмотря на малую длину (от 0,2 мм у микоплазм до 37 мм у некоторых цианобактерий), ДНК должна быть компактно свернута, чтобы поместиться в центральной зоне клетки — **нуклеоиде**. Нуклеоиды не отделены простыми или двойными мембранами от содержащей рибосомы цитоплазмы, однако четко от нее ограничены. Структур типа ядрышек в нуклеоидах нет. У клеток цианобактерий (сине-зеленых водорослей), более крупных по

сравнению с прочими прокариотами, расположенный в центре нуклеоид может быть виден даже при световой микроскопии. Он был описан как хромидиальный аппарат. Нуклеотид расположен в центроплазме, которая окружена хроматоплазмой, окрашенной «тилакоидами» (см. рис. 2.94, А).

В нуклеоидах прокариотических клеток гистонов нет (исключение: метаногенные архебактерии). Нейтрализация и упаковка генетического материала осуществляется другими основными белками, аминами и неорганическими катионами. При транскрипции и трансляции становится особенно ясно, что нуклеоиды не ограничены никакими мембранами: еще до завершения транскрипции одного гена или группы соседних генов (**оперона**) у сначала синтезированного 5'-конца тРНК уже начинается трансляция. Процессинг этой РНК не происходит. Котранскрипционная трансляция происходит на **70S-рибосомах** (субъединицы 50S и 30S; см. рис. 2.42), активность которых ингибируется антибиотиками, отличными от тех, которые действуют на 80S-рибосомы эукариот (см. 2.2.4). 70S-рибосомы меньше размером и имеют более простое строение по сравнению с 80S-рибосомами, а соотношение РНК/белок у них составляет примерно 1,5 : 1 (у рибосом эукариот — 1 : 1).

Процессов, которые бы соответствовали митозу или мейозу, у прокариот нет. Они не располагают ни микротрубочками, ни актином или миозином, и у них нет ничего, что было бы непосредственно сравнимо с аппаратом веретена у эукариот. Распределение генетического материала по дочерним клеткам достигается за счет того, что после удвоения кольцевой молекулы ДНК стартовые места репликации в нуклеоиде насколько возможно далеко расходятся друг от друга, а места прикрепления к мембране также отодвигаются друг от друга за счет роста мембраны. Между ними начинается образование **септы** (поперечной стенки) (рис. 2.95). Для **клеточного деления** цитоплазма клетки перешнуровывается в плоскости септы сократительным кольцом. В этом кольце ведущую роль играет **белок FtsZ**, который

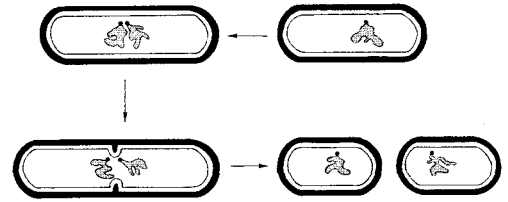


Рис. 2.95. Сегрегация геномов и клеточное деление у бактерии. Схема (кольцевая ДНК и комплекс прикрепления к клеточной мембране показаны серым цветом)

является гомологом тубулина и при подходящих условиях образует нити и кольцевые структуры.

Несмотря на отсутствие сингамии и мейоза, у бактерий имеются процессы типа полового, т.е. происходит перенос генетической информации от одной клетки к другой, а также рекомбинация (**парасексуальность**). При этом прежде всего переносятся **плазмиды** — (чаще всего) мелкие кольцевидные молекулы ДНК, которые могут автономно размножаться в клетке хозяина. Они содержат не гены для основного обмена веществ, а так называемые адаптивные гены, которые, например, обеспечивают устойчивость к антибиотикам (гены устойчивости в R-плазмидах), служат для конъюгации (F-плазмиды) или кодируют токсины.

2.3.2. Жгутики бактерий

Многие эубактерии имеют жгутики, которые, однако, устроены совершенно иначе, чем сложные жгутики или цилии эукариот. **Бактериальный жгутик** (рис. 2.96) имеет толщину только 20 нм, т.е. даже не достигает диаметра одной микротрубочки. Он построен из единственного структурного белка — **флагеллина**. Бактериальный жгутик спиральной формы и жесткий. У основания он имеет структуру из четырех коаксиальных колец, вставленных в плазматическую мембрану и клеточную стенку (рис. 2.97). Сам жгутик располагается вне клетки. В противоположность жгутику эукариот, в 10 раз более толстому и способному менять форму, прокариоти-

ческий жгутик не одет мембраной. При плавании бактериальной клетки вперед или назад (эти направления движения постоянно сменяют друг друга) весь жгутик без изменения формы поворачивается по

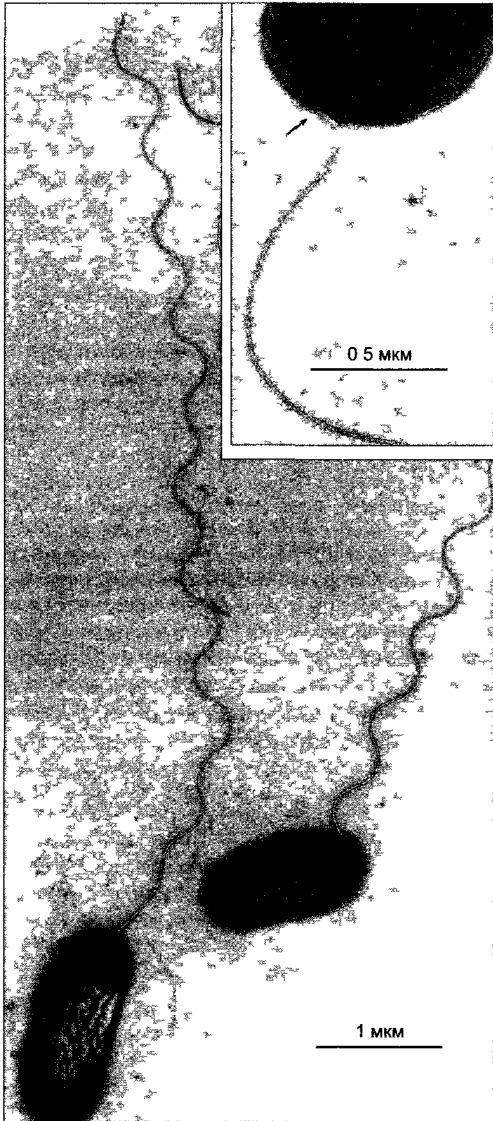


Рис. 2.96. Бактериальные жгутики (*Agrobacterium tumefaciens* негативный контраст) (электронная микрофотография Н. Фалк)

Стрелка на вставке (большее увеличение) указывает на «крючок» жгутика, где находится мотор вращательного движения (рис. 2.97)

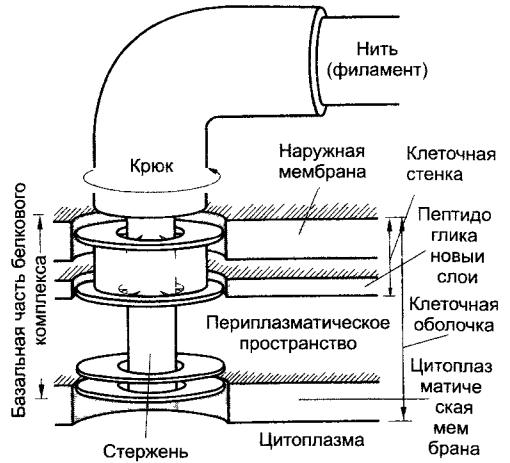


Рис. 2.97. Схема основания жгутика *Escherichia coli* (по J. Adler)

Четыре кольца базального белкового комплекса, который функционирует как двигательный аппарат, имеют диаметр примерно 20 нм. Оба наружных кольца отсутствуют у грамположительных бактерий.

часовой стрелке или против нее, он действует как корабельный винт. Мотор для этого вращательного движения находится у основания жгутика. В движение он приводится не АТФ, а непосредственно протонным градиентом на плазматической мембране. При движении бактериального жгутика градиент расходуется за счет перемещения протонов в клетку.

2.3.3. Структуры стенки

Клеточные стенки прокариот могут выглядеть очень по-разному. У особенно мелких и просто устроенных клеток микоплазм — они представляют собой самый низкий уровень клеточной организации — клеточные стенки совсем отсутствуют. Большинство других прокариотических клеток, напротив, одеты клеточной стенкой, которая служит не только для их защиты, но и для осмотической стабилизации, придания формы и контролируемого контакта с окружающей средой. Стенка функционирует как внешний скелет. Если

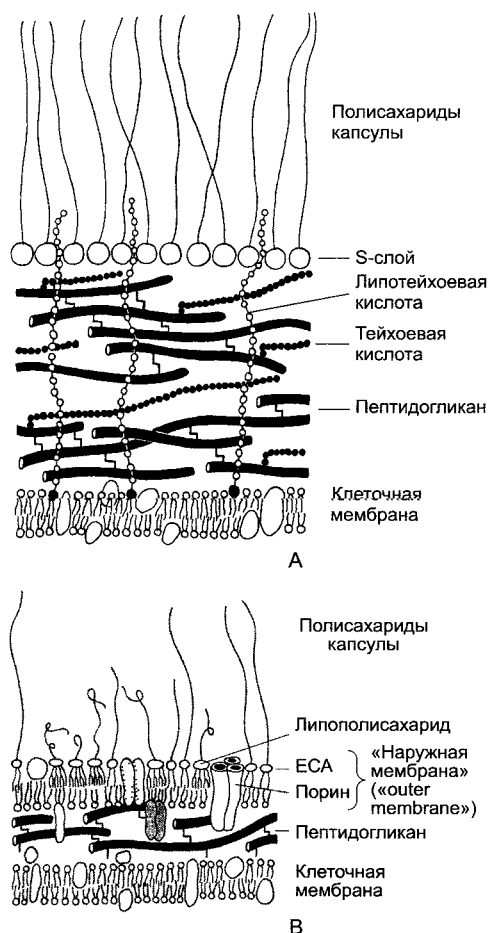


Рис. 2.98. Примеры клеточных стенок бактерий (по U. J. Jürgens):

А — схема строения клеточной стенки у грамположительной бактерии *Bacillus*. Цитоплазматическая мембрана (клеточная мембрана) покрыта многослойным пептидогликаном; в плоскости клеточной стенки проходят тейхоевые кислоты (линейные полимеры из остатков фосфоглицерина или рибитолфосфата, которые ковалентно связаны с пептидогликаном; напротив, липотейхоевые кислоты зафиксированы в цитоплазматической мембране и тянутся перпендикулярно плоскости стенки. Весь комплекс клеточной стенки покрыт S-слоем (англ. surface — поверхность), с которым через боковые радикалы ковалентно связаны направленные наружу цепочки полисахаридов капсулы; **В** — соответствующая схема для грамотрицательной бактерии, например, *Escherichia coli*. Пептидогликан здесь однослойный. Наружная мембрана (англ. outer membrane) жестко связана с ним липопротеиновыми единицами (показаны серым). Она пронизана тримерными поринами и содержит белок А наружной мембраны (outer membrane protein А, показан точками) в качестве интегрального структурного белка. Наружный одинарный слой наружной мембраны состоит из липополисахаридов с ориентированными внутрь жирными кислотами липида А и изогнутыми наружу полисахаридными цепочками (О-антигены), а также из амфилярных единиц ЕСА (enterobacterial common antigen — общий энтеробактериальный антиген) с более длинными вытянутыми полисахаридными цепочками. Кроме того, здесь закреплены полисахариды капсулы (К-антиген)

прокариотические клетки искусственно лишить стенки, они округляются (сферо- и протопласты), становятся осмотически лабильными и могут снова делиться только после регенерации стенки.

Рис. 2.98 показывает слоистое строение клеточных стенок у бактерий. (Клеточные стенки архебактерий сильно уклоняются как по своему строению, так и по молекулярному составу.) Компонент, определяющий структуру стенок, — **пептидогликановый**, или **мурейновый**, **слой**. Он построен из неразветвленных полисахаридных цепочек, которые переплетены олигопептидными цепочками. Поскольку весь мурейновый слой соответствует одной-единственной гигантской молекуле, его называют также **мурейновым мешком**. Он

может за счет локальных включений новых компонентов увеличиваться и таким образом принимать участие в росте клетки, не переставая выполнять свои опорную и защитную функции. Биосинтез пептидогликана блокируется пенициллином, поэтому данный антибиотик убивает бактериальные клетки, но не клетки эукариот — у них пептидогликаны не встречаются.

Грамположительные и грамотрицательные бактерии по строению клеточной стенки четко отличаются друг от друга. (**Окраска по Граму** — генцианвиолет + йод — может у грамотрицательных бактерий вымываться этанолом, а у грамположительных не может.) У грамположительных бактерий пептидогликановый слой грубый, он

состоит из многих муреиновых пластов. У грамотрицательных бактерий и цианобактерий, напротив, муреиновый мешок сравнительно тонкий. Однако здесь кроме мешка имеется еще характерный слой, который по внешнему виду его среза в электронном микроскопе называют **наружная мембрана** (outer membrane). По своему молекулярному строению он сходен с биомембраной в том отношении, что представляет собой двойной липидный слой, внутренний слой липидов которого состоит преимущественно из фосфолипидов. Внешний слой липидов, напротив, построен из **липополисахаридов** — комплексных полимеров с остатками жирных кислот в качестве липофильного компонента и характерными олиго- и полисахаридными цепочками, которые отходят наружу. Вместе они образуют гидрофильный защитный слой вокруг прокариотических клеток, через который не могут проникать липофильные молекулы. Гидрофильные частицы, напротив, проходят. В липидном двойном слое наружной мембраны находятся трехмерные комплексы трансмембранного белка (**порины**), который образует гидрофильные поры диаметром примерно 1 нм. (Порины наружной мембраны оболочки митохондрий и пластид имеют соответствующую функцию, однако по аминокислотным последовательностям они не показывают близкого родства с бактериальными поринами, которые в свою очередь очень разнородны.) Наружная мембрана — это слой клеточной стенки, а не настоящая биомембрана. В противоположность настоящим биомембранам она может также образовываться *de novo*; например, она снова регенерирует после полной утраты стенки. Наружная мембрана нигде не граничит с цитоплазмой и не обладает также транслокаторами для специфического или вообще активного транспорта. Пространство между клеточной и наружной мембранами называют **периплазматическое пространство**.

Большинство прокариот может при неблагоприятных условиях образовывать **споры** с особенно прочными и непроницаемыми стенками.

2.4. Теория симбиогенеза и водородная гипотеза

Пластиды и митохондрии занимают в клетках эукариот особое положение: они постоянно отделены оболочкой из двух мембран от цитоплазмы и сливаются (насколько это вообще бывает возможно) только с себе подобными. Они имеют собственную кольцевую ДНК, а также собственные молекулярные комплексы для транскрипции и трансляции, которые показывают бактериальные признаки (см. ниже). Характер деления также напоминает деление бактерий. Теория симбиогенеза смогла эти особенности объяснить исходя из предположения, что митохондрии и пластиды произошли от бактерий, которые на раннем этапе эволюции жизни на Земле могли внедриться в качестве внутриклеточных симбионтов в примитивные эукариотические клетки¹ (**эндосимбионтов**). На современных примерах эндосимбиоза можно проверить эту теорию возникновения пластид и митохондрий.

2.4.1. Эндосимбиоз

У многих протистов, грибов и растений обнаруживаются эндосимбионты, которые в клетках своих хозяев играют роль органелл. Например, бактерии из родов *Rhizobium* и *Bradyrhizobium*, когда они живут в клетках корневых клубеньков бобовых растений, ассимилируют азот из воздуха и таким образом делают свое растение-хозяина независимым от почвенного азота или азотных удобрений (см. 2.2.1). У мадрепоровых кораллов эндосимбионтные динофлагелляты (**зооксантеллы**) (см. рис. 11.69), осуществляя фотосинтез, ускоряют рост животного-хозяина примерно в десять раз. У амёб, различных инфузорий, у грибов и пресноводных поли-

¹ Теория эндосимбиоза впервые предложена русским ученым М. Д. Мережковским, дальнейшее развитие она получила в трудах американской исследовательницы Маргелис. — *Примеч. ред.*

пов *Hydra* имеются формы, в которых одноклеточные эндосимбиотические зеленые водоросли могут осуществлять фотосинтез и которые за счет этого частично или полностью могут становиться фотоавтотрофными. Образование стабильных эндосимбиозов в любом случае — широко распространенное, экологически значительное явление у современных организмов (см. 9.2).

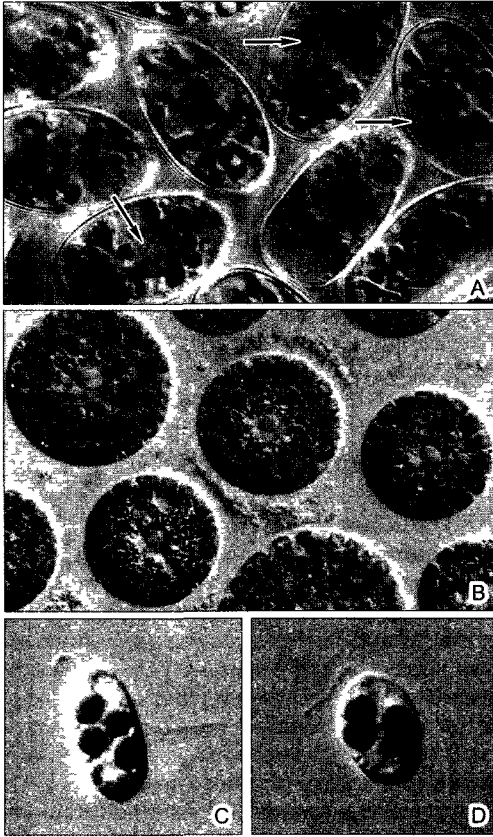


Рис. 2.99. Синцианозы:

А — *Glaucozystis nostochinearum* с цианеллами вытянутой формы; стрелки — клеточные ядра (900×); **В** — *Glaucozphaera vasculata* с округлыми цианеллами, в которых хорошо различимы периферическая хроматоплазма и непигментированная центроплазма; в центре сидячих клеток — ядро с ядрышком (900×); **С, D** — жгутиконосец *Syanophora paradoxa* с цианеллами, которые находятся на разных стадиях деления (1700×)

Некоторые эндосимбионты могут выживать независимо от своих хозяев. В других случаях взаимная зависимость партнеров по симбиозу друг от друга столь сильна, что в природе они могут встречаться только совместно. Крайний пример такой ситуации — **синцианозы**, в которых одноклеточные цианобактерии живут как постоянные внутриклеточные симбионты (рис. 2.99). Эндосимбиотические цианобактерии играют роль хлоропластов. Их называют **цианеллы** (греч. *kyanos* — синий). Цианеллы не могут выживать вне своих хозяев. Их ДНК имеет лишь $\frac{1}{10}$ длины и соответственно информационной емкости генома свободноживущих цианобактерий. Большинство специфических для цианелл белков кодируется не этой ДНК, а ядерной ДНК клеток хозяина. Этим у цианелл, которые еще сохраняют остатки прокариотной клеточной стенки, достигается ситуация, которая и в генетическом плане соответствует таковой у пластид.

2.4.2. Возникновение пластид и митохондрий путем симбиогенеза

Теория симбиогенеза основывается, как уже упоминалось, прежде всего на ряде особых признаков пластид и митохондрий, которые наблюдаются также и у бактерий:

- кольцевая ДНК без часто повторяющихся последовательностей, сконцентрированная в нуклеоидах, без гистонов и соответственно нуклеосом;
- репликация независимо от времени S-фазы клеточного цикла;
- сходство последовательностей (например, рРНК у митохондрий с α -пурпурными бактериями, у пластид с цианобактериями);
- только одна чувствительная к рифамицину РНК-полимераза (в клеточном ядре их, напротив, три, и они в разной степени чувствительны к аманитину);
- на мРНК: нет экпирования у 5'-конца, нет поли-А-последовательности у 3'-конца (см. 7.2.2.2);
- рибосомы, которые (в том числе) по размеру и чувствительности к ингибиторам соответствуют бактериальному 70S-типу;

- начало трансляции с формилметионина (а не с метионина, как у цитоплазматических 80S-рибосом)

Помимо указанных, имеются явные признаки родства органелл с бактериями. Внутренняя мембрана митохондрий содержит, например, встречающийся помимо этого только у бактерий кардиолипин, тогда как в ней отсутствуют типичные для эукариотических мембран стероидные липиды (рис. 2.100). Постулируемое теорией симбиогенеза внедрение эндосимбионтов, по-видимому, происходило путем фагоцитоза — распространенного у простейших (но также, например, и у гранулоцитов и макрофагов млекопитающих и человека) механизма поглощения твердых частиц (рис. 2.101). При фагоцитозе неизбежно возникает компартиментация, известная у пластид и митохондрий: заглаты-

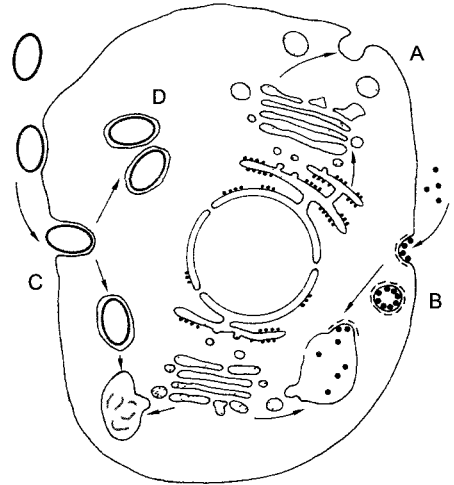


Рис. 2.101. Фагоцитоз и эндосимбиоз

Эукариотический фагоцит (например, амeba) способен путем экзо- и эндоцитоза обмениваться со средой мелкими частицами и молекулами (A, B), а также может поглощать целые клетки (показано тонировкой), образуя в процессе фагоцитоза сначала складки наружной мембраны (C), а затем — пищеварительные вакуоли (фагосомы). При слиянии с первичными лизосомами в вакуолях происходит переваривание захваченных клеток. Если внедрившаяся клетка выживает, может образоваться стабильный симбиоз (D) с клеткой-хозяином, где происходит размножение захваченных клеток, играющих роль симбионтов (или паразитов).

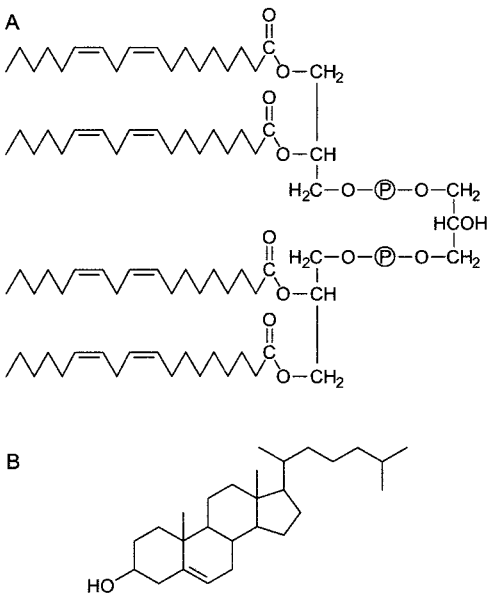


Рис. 2.100. Кардиолипин (A) — фосфолипид, встречающийся у свободноживущих бактерий

В эукариотических клетках его можно обнаружить только во внутренней мембране митохондрий. Стероидные липиды — например, холестерин (B) — наоборот, можно обнаружить только в составе эукариотических мембран, у свободноживущих бактерий и во внутренней мембране митохондрий он отсутствует

ваемые путем фагоцитоза клетки в заглотившей их клетке окружаются оболочкой из двух мембран, причем внутренняя мембрана соответствует плазматической мембране захваченной клетки, а внешняя, напротив, мембране фагосомы (эндосомы), которая в свою очередь произошла из плазматической мембраны захватившей клетки. После фагоцитоза захваченная частица (пищи) обычно переваривается лизосомами (см. рис. 2.56, A). Однако это не происходит при установлении эндосимбиозов — здесь захваченные одноклеточные организмы выживают в клетке хозяина в качестве симбионтов или же паразитов, что подтверждают и подобные случаи среди ныне живущих организмов (см. выше).

Гипотетические организмы, в клетки которых встроились гипотетические предки содержащих ДНК органелл, называют **протоэукариотами**. Фактически еще и ныне известны простейшие, которые не имеют митохондрий и показывают примитивные особенности последовательностей ДНК. Такие **архезои** соответствуют этим гипотетическим протоэукариотам. К ним относятся систематические группы *Metamonada*, *Microsporidia* и *Parabasalia*. В последнее время показано, что ядерная ДНК архезой содержит участки последовательностей, которые могли произойти только от митохондрий. Эти паразитические одноклеточные организмы, возможно, сначала имели митохондрии и вторично их утратили.

В настоящее время обсуждается и альтернативная гипотеза — так называемая **водородная гипотеза**. В основе ее лежит положение, что протоэукариот в качестве самостоятельной эволюционной линии на ранних этапах развития жизни на Земле вообще не было, а первые эукариотические клетки уже были продуктом симбиоза метаногенных археобактерий и α -протеобактерий. Протеобактерии при недостатке кислорода образуют водород, в котором археобактерии нуждаются для продукции метана. Таким образом, симбиоз мог сделать археобактерии независимыми от абиотических источников H_2 . Путем обрастания археобактерии могли затем полностью присоединить к себе своих партнеров. В свою очередь эти партнеры в ходе дальнейшей эволюции либо развивались в гидrogenосомы (эквиваленты митохондрий у анаэробных одноклеточных эукариот), либо — при доступности O_2 — в митохондрии. Согласно водородной гипотезе, в состав клеток примитивных эукариот должны были входить α -протеобактерии. В противоположность теории симбиогенеза водородная гипотеза не предполагает вне-

дрения симбионтов путем фагоцитоза. Водородная гипотеза, наряду с прочим, основывается на том, что именно метаногенные археобактерии (как и эукариоты) содержат гистоны и образуют нуклеосомы.

Важное общее следствие из теории симбиогенеза состоит в том, что организмы нового типа возникли в ходе эволюции не за счет мутации, генетической рекомбинации или горизонтального переноса генов, а путем образования стабильных внутриклеточных симбиозов. Новые надорганизмы, возникшие путем такой **межтаксоновой комбинации**, представляют собой в клеточном и генетическом плане химеры. (Химера в греческих мифах — это чудовище с головой льва, туловищем козы и хвостом дракона. В биологии химерой называют генетически неоднородный организм.) Современные эукариотические клетки представляют собой **мозаичные клетки**, составленные из клеток представителей разных царств (империй) организмов. При очень длительной совместной эволюции клеток хозяина и эндоцитобионтов — называемой **симбиогенезом** — симбионты постепенно превращались в органеллы, которые наблюдаются у современных эукариот. К изменениям, наряду с прочим, относятся утрата стенки, приуроченность размножения к специфическим потребностям клетки хозяина; развитие транслокаторных систем в мембранах оболочек для интенсивного обмена веществами вплоть до появления способности выводить АТФ или триозофосфаты через эти мембраны; и, наконец, передача генетической информации из симбионтов/органелл в ядра хозяина, в комбинации со специфическим импортом белков (и тРНК) из цитоплазмы в органеллы.

3

Ткани побеговых растений

3.1. Образовательная ткань (меристема)	190
3.1.1. Апикальная (верхушечная) меристема и первичная меристема	192
3.1.1.1. Конус нарастания побега	194
3.1.1.2. Конус нарастания корня	196
3.1.2. Латеральные меристемы (камбии)	198
3.2. Постоянные ткани	199
3.2.1. Паренхима	200
3.2.2. Пограничные ткани	201
3.2.2.1. Эпидерма и кутикула	202
3.2.2.2. Пробка	209

3.2.2.3. Эндодерма	211
3.2.3. Механические ткани	213
3.2.4. Проводящие ткани	216
3.2.4.1. Флоэма	216
3.2.4.2. Ксилема	219
3.2.4.3. Проводящий пучок	220
3.2.5. Железистые клетки и ткань	222
3.2.5.1. Млечники	223
3.2.5.2. Смоляные ходы и вместилища выделений	224
3.2.5.3. Головчатые волоски и железистые эмергенцы	225

Комплекс сходных клеток обозначают понятием **ткань**. Сходство прежде всего проявляется во внешнем облике клеток, но также и в их функционировании, поскольку существует общее соответствие структуры и функции. Таким образом, ткани можно охарактеризовать также и по их роли в организме, однако в первую очередь ткани — все-таки морфологические образования. Надклеточные функциональные образования обозначают как **органы**; часто они построены из нескольких тканей. Изучение тканей — предмет **гистологии** (от греч. *histos* — ткань).

Первая грубая морфологическая классификация составляющих тканей клеток основана на их форме. Более или менее изодиаметрические клетки и состоящие из них ткани обозначают как паренхимные, а продольно-вытянутые клетки и волокнистые ткани — как прозенхимные. Свойства паренхимных тканей одинаковы во всех направлениях (изотропия). Для прозенхимных тканей характерно, например по механической прочности, преоблада-

ющее направление, а именно продольное, параллельное их параллельно расположенным клеткам (анизотропия). Наряду с этими двумя основными формами — объемно-многоугольной и нитевидно-волокнистой — имеется еще плоская пластинчатая, которая присуща преимущественно покровным тканям (форма эпидермальных клеток).

Уклоняющиеся по внешнему виду и функции клетки, располагающиеся среди гомогенной ткани, обозначают как **идиобласты** (см. рис. 3.9).

Чем богаче тканевой состав организма, тем выше достигнута им степень дифференцировки, т.е. способность разделения функций его клеточным составом. **Высота организации** организма соответствует числу типов его клеток и тканей. На этом основано крупное разделение царств растений и грибов. Эволюционное развитие царства растений в целом проходило от наиболее простых к все более высоко организованным, а часто и более крупным формам.

Многие водоросли достигли низкой степени дифференциации. В простейшем случае любые клетки их тела могут выполнять все жизненные функции, включая размножение. У более сложно устроенных водорослей и мхов можно уже различить несколько разных тканей. Большого многообразия тканей среди растений достигают побеговые формы¹. Поэтому именно на примере последних рассмотрены ткани растений в данной главе (в главе 5 описаны сильно уклоняющиеся формы тканей водорослей и грибов).

Для высокоорганизованных и эволюционно высокоразвитых исторически наиболее молодых побеговых растений — семенных растений (*Spermatophyta*) — характерно четкое разделение образовательных (меристем) и постоянных тканей. Функция **меристемы** (от греч. *merizein* — делить) состоит в продуцировании клеток тела (от греч. *soma* — тело). Клетки **постоянных тканей**, напротив, не способны к делению и специализированы на выполнении определенных функций. Меристематические клетки непрерывно проходят клеточный цикл² (см. 2.2.3.5; 7.3.2), а клетки постоянных тканей, напротив, в норме задерживаются в фазе G_1 (G_0 -фаза). Кроме того, меристематические клетки кончиков побега и корня мелкие, тонкостенные и без центральной вакуоли. Клетки постоянных тканей много крупнее. Часто они даже заметны невооруженным глазом; их объем может более чем в 1 000 раз превышать объем эмбриональных клеток. В них сформирована центральная вакуоль, а стенки значительно толще. В то время как меристематические клетки растут путем увеличения сухого вещества (**эмбриональный**, или **плазматический, рост**), рост клетки при переходе в дефинитивное состояние обусловлен увеличением вакуоли (**постэмбриональный рост**, или **растяжение**; ср. 7.1.1). Таким образом, эмбриональным клеткам верхушечной меристемы побега и корня (**апикальная ме-**

ристема = эвмеристема) и их непосредственным производным в первичной меристеме растяжение еще предстоит, а клетки постоянных тканей, напротив, уже прошли его. Растяжение типично для растительной клетки, а у животных ничего подобного нет. Так как фазы постэмбрионального роста, в общем, сменяются быстро, то растения («растущие») при одинаковом потреблении энергии могут расти быстрее, чем животные.

При регенерации, а также в ходе нормального развития клетки постоянных тканей могут реэмбрионизироваться и образовать **вторичные (производные) меристемы**. Реэмбрионизацию раньше обозначали как дедифференцирование. Но это выражение неудачное, потому что и меристематическое состояние может быть результатом дифференцировки — каждая реэмбрионизация четко показывает это.

3.1. Образовательная ткань (меристема)

Оплодотворенная яйцеклетка (зигота) высших растений развивается сначала в зародыш (эмбрио) (рис. 3.1; ср. также 7.4.1 и рис. 7.27). Уже при первом, обычно неравном делении зиготы устанавливается будущая ось полярности: из производных более мелких и оптически более плотных апикальных клеток позже образуется побег, а из более крупных базальных клеток — первичный корень. Но еще раньше базально возникает подвесок (суспензор), через который растущий зародыш связан с материнским растением (от лат. *suspendere* — вешать) и может потреблять запасы питательной ткани семени, эндосперма.

Как только зародыш станет крупнее, деления клеток сосредоточатся на кончиках (апексах) побега и корня (лат. *apex* — кончик, верхушка). Таким образом, побеги и корни проявляют верхушечный рост, а клетки, из которых они состоят, есть производные их **апикальных меристем**. Бочковые побеги и корни обладают собственными апикальными меристемами. Непосредственные производные апикальной меристемы часто делятся особенно активно. Они еще сохраняют меристематический характер, но часто по их расположению и

¹ Побеговую организацию имеют все мхи и многие печеночники, а также все сосудистые растения. Противопоставлять последние мхам — ошибка. — *Примеч. ред.*

² Инициали меристем обычно делятся через длительные промежутки времени. — *Примеч. ред.*

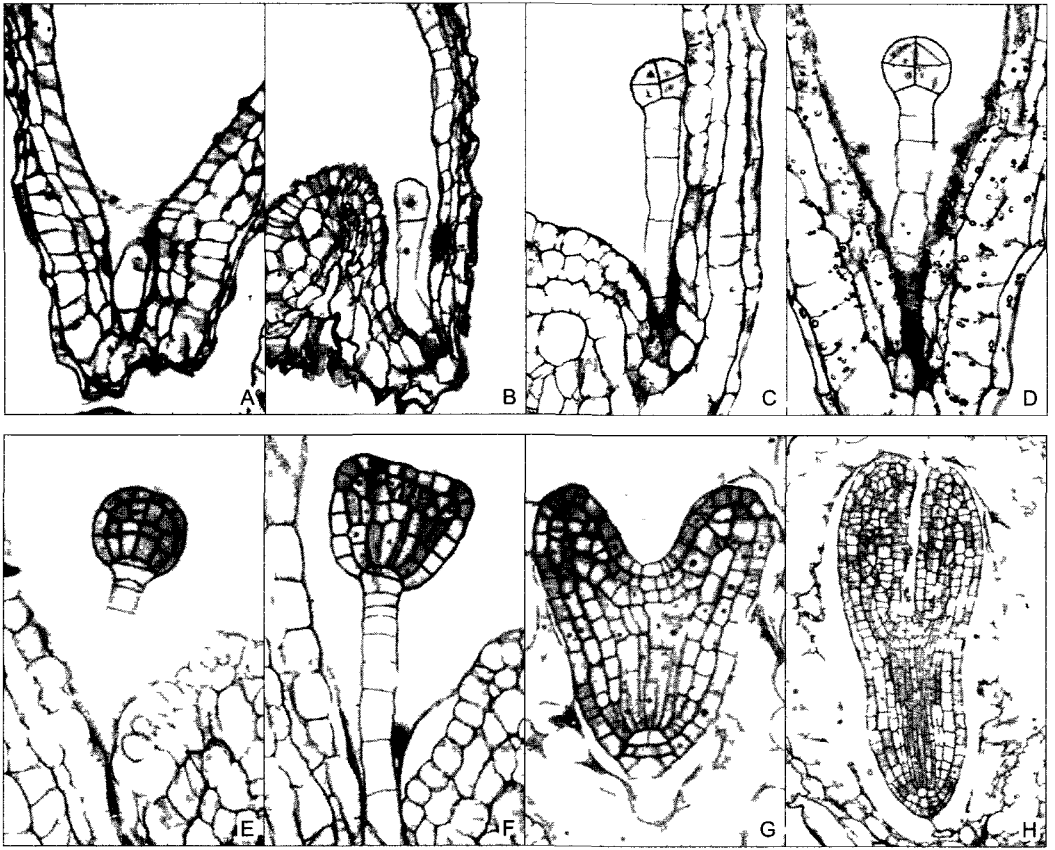


Рис. 3.1. Развитие зародыша *Arabidopsis thaliana* (по U Mayer и G Jurgens)

А — зигота, **В** — стадия двух клеток после асимметричного деления зиготы, **С** — «октант», из верхней половины восьмиклеточной шаровидной структуры позже образуются меристема побега и семядоли, из нижней — гипокотиль и основная часть зародышевого корня, **Д** — стадия дерматогена по периферии вычленились предшественники эпидермальных клеток, **Е** — стадия глобулы, к ряду клеток подвеска (суспензора) примыкает гипофиза, из которой разовьются центральная часть меристемы корня и корневой чехлик, **Ф** — стадия треугольника — установление билатеральной симметрии, которая еще отчетливее выражена на стадии сердечка (**Г**) и последующей стадии торпеды (**Н**) вследствие прогрессирующего развития обеих семядолей

внешнему виду можно прогнозировать дальнейшую судьбу их производных. Эту верхушечную образовательную ткань обозначают как **первичную меристему** и различают в ней **протодерму**, из которой позже образуется покровная ткань (эпидерма), **основную меристему** как поставщика основной ткани (паренхимы) и **прокамбий**, который даст проводящие ткани.

По мере удаления от первичной меристемы ее производные превращаются в клетки постоянных тканей. Если в некотором участке,

который уже перешел в состояние постоянной ткани, довольно крупные комплексы клеток остаются меристематическими, то их отличают от апикальной меристемы как **остаточные меристемы**. Особый случай представляют так называемые **интеркалярные меристемы**, расположенные в стебле между уже дифференцированными участками и способные вызывать локальный продольный рост много ниже апекса. При наличии мелких групп активно делящихся клеток или одиночных клеток, которые в конце концов полностью переходят в постоянную ткань, говорят о **меристемоидах**.

Путем делений клеток апикальной и первичной меристем, а также последующих гисто- и морфогенетических процессов образуется первичная структура тела растения. У травянистых одно- или двулетних растений она соответствует и его конечному состоянию. Эти растения отмирают после семеношения, если не размножаются вегетативно ползучими побегами или иными способами. У многолетних древесных растений (кустарники, деревья), напротив, происходит вторичное утолщение, вследствие которого стебли превращаются в массивные одревесневшие стволы, боковые ветви — в одревесневшие сучья, а корни — в толстые образования, также состоящие преимущественно из древесины. На поверхности многолетних стволов, сучьев и корней образуется вторичная кора. **Вторичное утолщение**, при котором диаметр стебля в итоге может в 10 000 раз превысить первоначальный диаметр, обусловлено деятельностью латеральных меристем (**производная меристема**, или **камбий**). Это пластинчатая меристема, параллельная поверхности органа. Такие меристемы расположены не на верхушке побега или корня, как апикальные меристемы, а образуют боковой покров вокруг этих осей (от лат. *lateralis* — боковой). Есть два вида латеральных меристем: **стеблевой**, или соответственно **корневой, камбий** (называемый часто просто «камбий»), который формирует древесину и луб вторично утолщенных стеблей и корней, и пробковый камбий, или **феллоген**, образующий слой пробковой ткани, которые в свою очередь ведут к возникновению корки.

Все апикальные меристемы и камбии отличаются наличием инициалей — ствольных клеток. Эти клетки делятся неравно (см. рис. 4.43, А; 7.26, А, В): одна дочерняя клетка остается инициальной, в то время как другая превратится в клетку постоянной ткани. Поэтому в меристеме всегда остаются инициальные клетки, и тем самым сохраняется способность к продолжению роста и образованию новых органов. Наличие верхушечных меристем с инициалами характеризует растение как открытую систему, чем оно кардинально отличается от животных.

3.1.1. Апикальная (верхушечная) меристема и первичная меристема

Меристематические клетки побегов и корней изодиаметричные и мелкие (диаметр 10—20 мкм). Их стенки очень нежные и бедны целлюлозой. Все клетки примыкают друг к другу плотно, без межклетников. Клетка заполнена богатой рибосомами цитоплазмой и крупным ядром, расположенным в центре. Отсутствуют большая центральная вакуоль и запасные вещества, а пластиды представлены пропластидами.

У большинства высших растений комплекс апикальной и первичной меристем (**точка роста**) верхушек побега и корня имеет более или менее конусовидную форму (рис. 3.2; 3.3; 3.5: **конус нарастания**); однако на концах побегов он также может быть уплощенным или даже вогнутым, как у розеточных растений и в блюдцевидных крупных верхушках многих пальм.

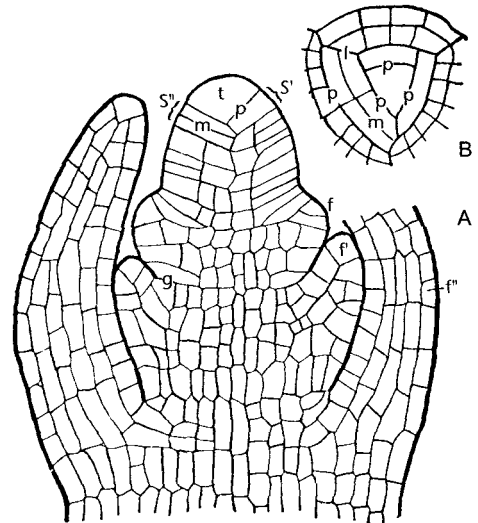


Рис. 3.2. Апенс побега хвоща (по E. Strasburger): **А** — продольный срез; **В** — вид сверху (180×). Апикальная клетка отделяет косыми стенками р сегменты S', S''. Затем сегменты делятся дальше дополнительными стенками m; f, f', f'' — зачатки листьев; g — инициальные клетки боковых почек; l — боковая стенка сегмента

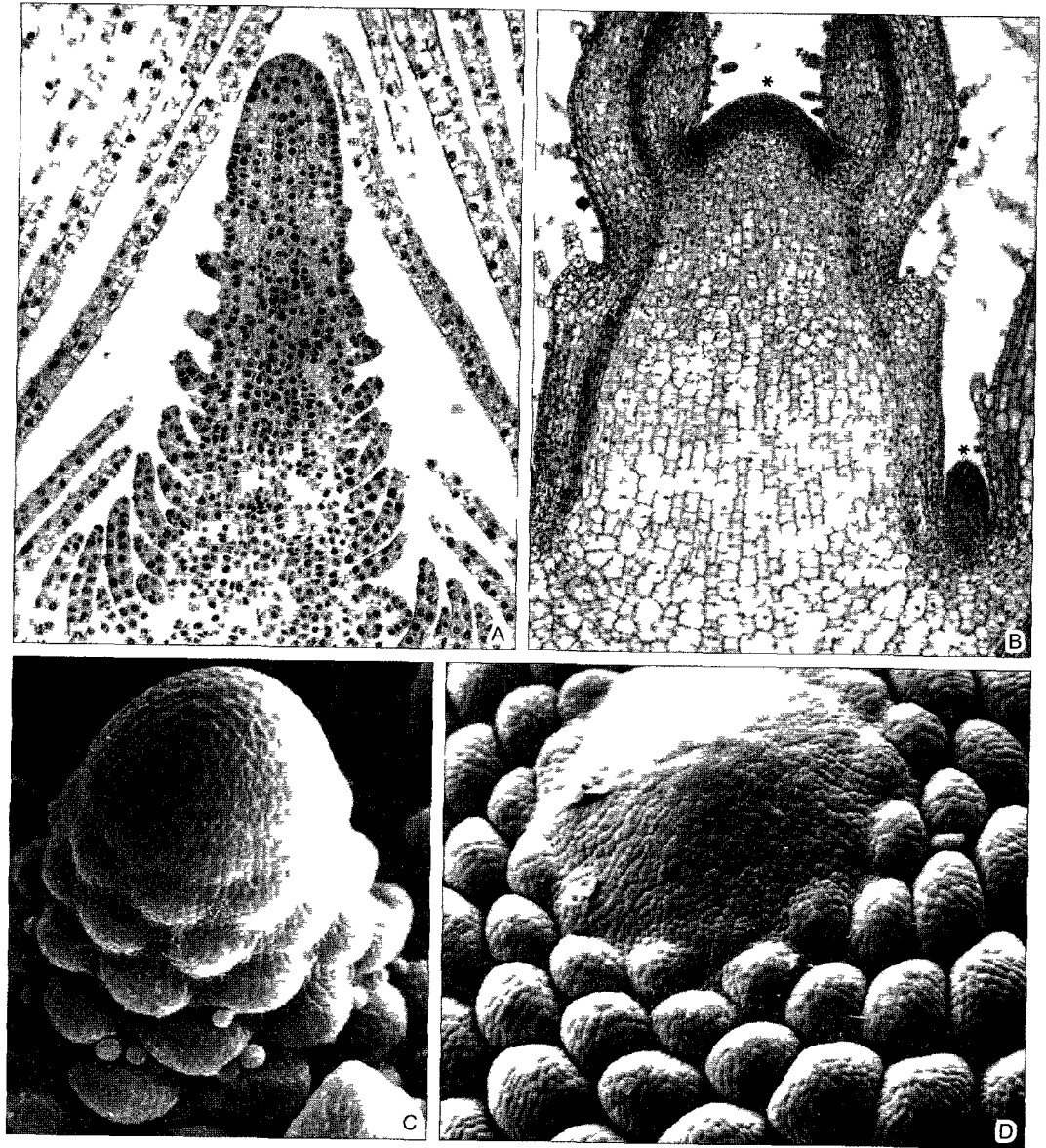


Рис. 33. Конус нарастания побега (A B — световая фотография Н Falk D — СЭМ микрография W Barthlott)

A — высококонусовидный апекс *Elodea densa* с 2 слоями туники состоящие только из двух слоев клеток листа превышают апекс побега заметна большая разница между эмбриональными клетками в апексе и дифференцированными вакуолизированными клетками листьев (140×) **B** — апекс побега *Coleus* меристема терминального (*) и пазушных апексов выделяется оптической плотностью (отсутствие вакуолизации богатая рибосомами плазма крупные ядра) в обоих листьях самого молодого узла уже дифференцирован прокамбии и соответственно проводящая ткань протягивающаяся в ось (85×) **C** — высококонусовидный апекс *Hippuris vulgaris* (мутовчатое листорасположение ср рис 4 12 A) (280×) **D** — апекс побега *Picea abies* (очередное листорасположение ср рис 4 12 D) (100×)

Число клеток увеличивается непосредственно в первичной меристеме, однако деления клеток в ней происходят в течение ограниченного времени. При помощи микрорадиоавтографии удалось показать, что инициальные клетки в апикальной меристеме делятся относительно редко. В корнях кукурузы полный клеточный цикл инициальных клеток (**центральные материнские клетки**) длится более 7 дней, т. е. почти в 14 раз дольше, чем у их активно делящихся производных. У инициальных клеток, которые вакуолизированы сильнее остальных и обладают более мелкими и плотными ядрами, удлинена G_1 -фаза. Вследствие этого инициальный комплекс часто характеризуют как **покоящийся центр** (англ. quiescent centre).

Конусы нарастания побега и корня существенно различны. Конус нарастания побега сразу за апексом (рис. 3.2; 3.3) образует боковые выросты, которые разрастаются в листья или, при определенных условиях, в боковые побеги. При этом листья и боковые побеги берут начало от поверхностных клеточных слоев, сохраняющих меристематический характер, т. е. они **экзогенны**. Сначала листья растут быстрее, чем конус нарастания, они окутывают и защищают его. Однако в противоположность апексу их рост ограничен.

Корни не несут листьев, поэтому конус нарастания корня не защищен молодыми листьями, а укрыт **корневым чехликом**, образуемым непосредственно апикальной меристемой. Боковые корни возникают не экзо-, а эндогенно и первоначально растут наружу через первичную кору и покровную ткань. Зачаток бокового корня возникает не в апикальной области, а в уже прошедшей дифференцировку зоне. Это предполагает новообразование апикальной меристемы, в то время как меристемы боковых побегов и листовых зачатков образуются непосредственно из апикальной меристемы (**фракционирование меристемы**).

3.1.1.1. Конус нарастания побега

У многих морских водорослей, мхов и хвощей, а также у множества папоротни-

ков в апикальной меристеме одна, причем особенно крупная, инициаль — **апикальная клетка**. Она имеет форму тетраэдра, у которого выпуклое основание обращено наружу. От трех остальных сторон последовательно отделяются клетки (трехгранная апикальная клетка; см. рис. 3.2; 5.13). Возникающие при этом сегменты делятся далее, сначала очень регулярно. У папоротников листовые зачатки также начинают свое развитие с клиновидных двухгранных апикальных клеток.

У высших папоротникообразных, особенно плауновых, и многих голосеменных апикальная клетка замещена группой равнозначных инициальных клеток, благодаря чему увеличено число ствольных клеток. В этом **инициальном комплексе** клетки могут делиться как антиклинально, так и периклинально (перпендикулярно и соответственно параллельно поверхности). У некоторых высокоразвитых голосеменных и всех покрытосеменных инициали расположены послойно. Только клетки самой внутренней группы делятся периклинально и антиклинально, образуя основную массу конуса нарастания — **корпус**. В слоях инициалей над ним клетки делятся только антиклинально. Эти слои клеток образуют **тунику** (от лат. *hemd* — кожа; рис. 3.3, А; 3.4; 3.5). Общее число слоев инициалей соответствует числу слоев туники плюс один.

Понятия туники и корпус чисто описательные, они никак не показывают дальнейшее развитие образующихся из них клеток. Концепция «туника — корпус» сменила более старую концепцию гистогенов, по которой уже в апикальной меристеме должна быть предопределена будущая судьба всех возникших клеток. Но исследования прежде всего мутантов показали, что в меристеме роль выпавших клеток могут принять другие клетки. Апикальная меристема побега (в противоположность четко разграниченной меристеме корня) проявляет себя как изменчивый, корректирующий повреждения структурный комплекс со значительным потенциалом регуляции, без жесткой детерминации последующей судьбы клеток.

Ближе всего по свойствам к гистогену самый наружный слой туники, который обозначают **L1**. Он превращается позднее в эпидерму и соответственно может быть обозначен как

дерматоген. Число слоев туники варьирует (один — у многих голосеменных, однодольных и кактусов, два — у большинства настоящих двудольных, больше двух — например, у сложноцветных). Их число бывает разным у одного и того же вида и часто меняется в течение онтогенеза, например при переходе к образованию цветков. Если туника многослойна, то каждый ее слой (снаружи внутрь L1, L2...) имеет собственные инициальные клетки. Впервые это удалось показать путем полиплоидизации дурмана колхицином. Полиплоидия может проявиться в любом из двух слоев туники или в ткани корпуса. Величина ядра и клетки скоррелирована со степенью пloidности, поэтому такие периклиналильные химеры легко узнаваемы при микроскопировании (рис. 3.4). Таким же методом можно доказать, что каждый слой создают несколько инициальных клеток. Часто полиплоидия ограничена отдельным сектором стебля (секториальные химеры).

Общая величина апикальной меристемы побега большей частью находится между 50 и 150 мкм. Исключительно большая апикальная меристема с диаметром около миллиметра обнаружена у саговников и в развивающихся корзинках подсолнечника.

В норме апикальная меристема побега (сокращенно SAM, от англ. shoot apical meristem) покрытосеменных растений устроена так, как показано на рис. 3.5. Центральный **комплекс инициалей** окружен особо активно делящимися клетками пер-

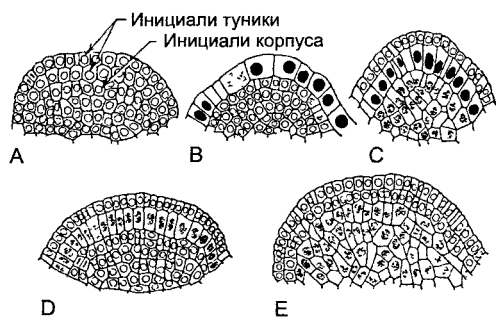


Рис. 3.4. Конус нарастания *Datura* (80x) (по Satina, Blakeslee и Avery).

A — нормальное диплоидное растение ($n = 2$); **B—E** — периклиналильные химеры, полученные обработкой колхицином: **B** — наружный слой туники (протодерма) = $8n$; **C** — второй слой туники = $8n$, корпус = $4n$; **D** — второй слой туники = $4n$; **E** — корпус = $4n$

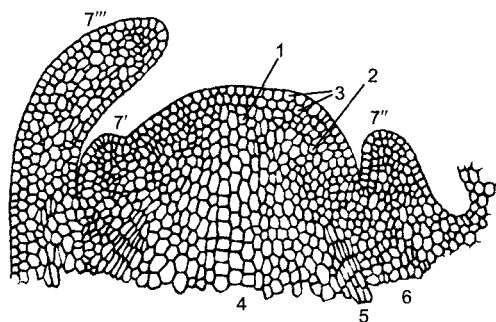


Рис. 3.5. Конус нарастания побега семенного растения (продольный срез):

1 — апикальная группа инициалей со ствольными клетками (центральные материнские клетки, у голосеменных часто хорошо заметные как «покоящийся центр»). К боковой фланговой меристеме 2 относится поверхностный дерматоген 3; она здесь представлена протодермой, из которой произойдут стеблевая и листовая эпидермы, и субпротодермой, из которой путем антиклинальных делений возникнут зачатки листьев ($7'$ — $7''$). В примыкающей снизу гистогенетической зоне можно различить медуллярную меристему 4, тяжи прокамбия 5 и меристему первичной коры 6. Из прокамбиальных тяжей позже возникнут проводящие пучки. Границы между названными меристематическими зонами редко резкие, и исследования по биологии развития показывают, что они (например, при отсутствии делений) часто могут взаимно замещаться

вичной меристемы, кольцеобразной **фланговой меристемой** и расположенной глубже **сердцевинной (= медуллярной) меристемой**. Самый наружный слой клеток фланговой меристемы функционирует как протодерма (дерматоген). Базипетально фланговая меристема выделяет периферическую меристему первичной коры и полый цилиндр (часто состоящий из обособленных продольных тяжей) из клеток, которые начинают вытягиваться вдоль оси. Этот **прокамбий** соответствует той части первичной меристемы, которая дольше других типов остаточной меристемы остается меристематической. Позже из него возникает кольцо проводящих пучков стебля и соответственно в него впадают зачатки проводящих пучков молодых листьев, которые впоследствии становятся пучками ли-

стовых следов. Медуллярная и коровая меристемы вместе составляют основную меристему.

Но прежде чем эта дифференциация тканей станет четкой, на поверхности конуса нарастания уже появляются листовые зачатки (**листовые примордии**) как боковые выпуклости. Будучи местом множественных антиклинальных митозов, они маркируют упомянутое ранее фракционирование меристемы. Клетки листовых зачатков раньше чем клетки стебля вступают в фазу растяжения, так что молодые листья перерастают конус нарастания. При этом проявляется градиент возрастающего растяжения клеток (постэмбриональный рост!), который распространяется от конуса нарастания побега базипетально к зонам дифференциации. Наружная сторона почечных чешуй (их «абаксиальная», а позже нижняя сторона) обгоняет в растяжении лежащую ближе к конусу нарастания «адаксиальную» (верхнюю) сторону, так что молодые листья загибаются над конусом, окружают его сводом и таким образом вместе с ним образуют **почку**¹.

Вообще, уже в листовом зачатке закладывается различие между верхней и нижней сторонами будущих листьев (их дорсовентральная структура). Это проявляется, например, в асимметричной экспрессии генов. Из адаксиального участка зачатка позже возникают верхняя эпидерма, палисадная паренхима и тяжи кислые листа, а из абаксиального — соответственно флоэма, губчатая паренхима и нижняя эпидерма (см. 4.3.1.1).

Образование и расположение листовых зачатков определяются с помощью индол-3-уксусной кислоты — фитогормона, который в области меристемы транспортируется строго базипетально (см. 7.6.13).

В конусе нарастания, помимо подразделений меристемы, можно различить три следующие одна за другой зоны: **зона инициалей** (ее длина 10—50 мкм); затем морфогенетическая зона, или **зона дифференциации** (20—80 мкм), в которой закладываются зачатки листьев и позже устанавливается листорасположение; и,

наконец, **гистогенетическая зона**, где происходит переход к постоянным клеткам и тканям. Она преимущественно соответствует зоне растяжения стебля.

Апикальную меристему побега можно также формально подразделить по геометрическим особенностям, что часто целесообразно в описательных целях. В соответствии с этим следует отличать **объемную меристему** (в которой деления клеток идут во всех направлениях) от **пластинчатой меристемы** (деления только в одной плоскости, клеточные стенки относительно этой плоскости антиклинальны) и **тяжевой меристемы** (одноразмерная, возникновение из клеточных рядов путем поперечных делений). В апикальной и первичной меристемах корпус соответствует объемной меристеме, туника — пластинчатой меристеме, а прокамбий — тяжевой меристеме.

3.1.1.2. Конус нарастания корня

Конус нарастания корня прикрыт корневым чехликом — **калиптрой** (в пер. с греч. — покров, чехол). Стенки самых внешних, самых старых клеток чехлика ослизняются благодаря обильному выделению пектина. Таким образом, клетки чехлика недолговечны, они сменяются через несколько дней и восполняются от корневой меристемы. Они претерпевают быструю терминальную дифференциацию, как это часто бывает у растений (например, при вторичном утолщении; см. 4.2.8.2, и в перидерме; см. 3.2.2.2). Корневой чехлик облегчает продвижение в почве нежного конуса нарастания корня, но в первую очередь является органом восприятия силы тяжести (см. 8.3.1.2). В этом важную роль играют заметные амилопласты с крупными крахмальными зернами. Они образуются преимущественно в продольных рядах клеток в центральной области чехлика, которую называют **колумелла** (лат. — колонка, столбик).

У большинства птеридофитов в центре конуса нарастания корня находится, как и в побеге, тетраэдрическая апикальная клетка (рис. 3.6, А). Будучи четырехгранной, она отделяет по всем четырем плоскостям клетки. Отложенные наружу клетки путем дальнейших делений образуют корневого чехлик. У голосеменных и покрытосеменных, напротив, апикальной

¹ Так растут не только почечные чешуи, но и все листья. — *Примеч. ред.*

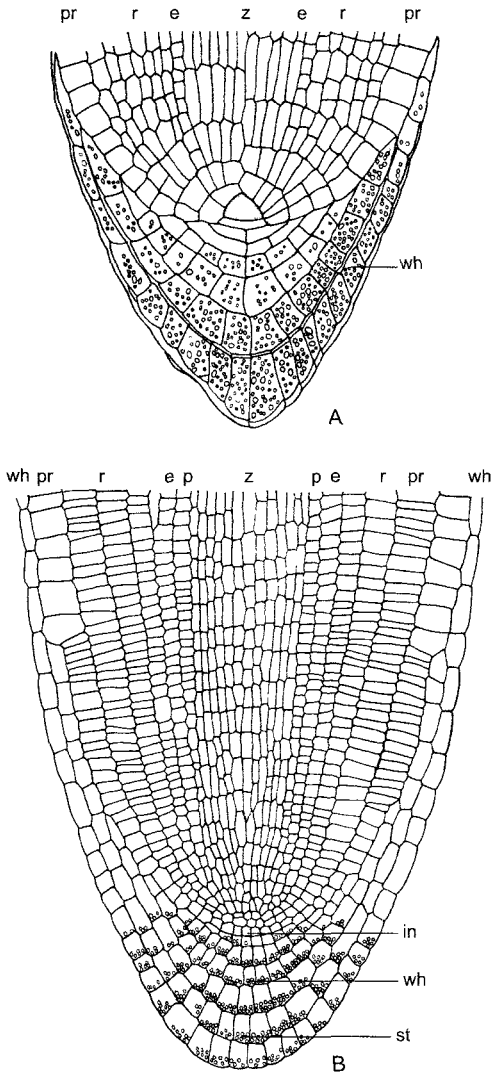


Рис. 3.6. Апекс корня и корневой чехлик (А — по E. Strasburger; В — по L. Kny):

А — продольный срез кончика корня папоротника *Pteris cretica*. Четырехгранная апикальная клетка выделена серым цветом (160×); **В** — продольный срез кончика корня *Brassica napus*, растения, относимого к настоящим двудольным. Самый наружный из трех слоев инициалей (дермато-калиптроген, in) производит дерматоген, из которого возникнет ризодерма, и корневой чехлик wh, клетки которого содержат легко различимые крахмальные зерна-статолиты (для восприятия силы тяжести; см. 8.3.1.2). Лежащий над ним второй слой инициалей производит клетки первичной коры с эндодермой. Наконец, третий слой инициалей производит центральный цилиндр с перикцилом (50×) (ср. также рис. 7.26); e — эндодерма; in — зона инициалей; p — перикцил; pr — протодерма или соответственно ризодерма; r — первичная кора; st — крахмальные зерна-статолиты; wh — корневой чехлик; z — центральный цилиндр



первичной коре и центральному цилиндру) (рис. 3.6, В; см. также 4.4.2.1). При этом судьба производных инициалей в корне predeterminedна намного строже, чем в побеге, так что здесь можно говорить о гистогенах с упорядоченными клеточными линиями. Искусственное исключение определенных инициалей путем локального разрушения клеток с помощью лазерного излучения часто ведет к тому, что соответствующие слои тканей в корне вообще не могут образоваться (см. рис. 7.26).

клетки нет. На ее месте у голосеменных имеются две группы инициальных клеток. Из них внутренние образуют основную массу корня путем чередующихся антиклинальных и периклинальных делений, в то время как внешние — ткани первичной коры и нечетко отграниченный от нее чехлик. Наконец, у покрытосеменных на вершине апекса корня часто встречается комплексный образовательный центр, состоящий из нескольких независимых групп инициалей, который дает начало разным постоянным тканям (чехлику, эпидерме,

В отдельных случаях, однако, структура инициальной зоны варьирует. Например, в апексе корня злаков самый внешний слой эвмеристемы (**протодерма**), который производит покровную ткань корня (ризодерму), вместе с лежащим под ним слоем меристемы, из которого образуется первичная кора, объединены в единую инициальную группу. Снаружи от нее лежит **калиптроген** — слой меристемы, производящий корневой чехлик. Однако у большинства настоящих двудольных корневой чехлик образуется путем антиклинальных¹ делений из той же группы инициалей, которая образует и

¹ Это параллельные поверхности периклинальные деления. — *Примеч. ред.*

протодерму (**дермато-каллиптоген**) (рис. 3.6, В). Под ней лежит второй этаж инициальных клеток, которые образуют первичную кору с ее внутренней барьерной тканью — эндодермой. Наконец, третий этаж инициальных клеток, **плерома**, производит центральный цилиндр с перидиклом — частью центрального цилиндра.

Подобным «закрытым» конусам нарастания корня, в которых на всю жизнь сохраняются три четко различимых слоя инициалей как настоящих гистогенов для корневого чехлика, первичной коры и центрального цилиндра (например, *Arabidopsis*) (см. рис. 7.26), противостоят открытые конуса некоторых покрытосеменных (пример: лук). У них первоначальное разграничение гистогенов скоро исчезает вследствие беспорядочного разрастания комплекса инициалей, так что все постоянные ткани образуются из единой группы меристематических клеток, в чем проявляется вторичное сходство с голосеменными.

3.1.2. Латеральные меристемы (камбии)

Инициали камбиев отличаются от соответствующих клеток апикальной мери-

стемы более крупными размерами и сильной вакуолизацией. В прозенхимных, так называемых **веретенновидных инициалах** камбиев побега или корня (см. 4.2.8.2), от которых происходят клетки вторичных проводящих тканей, эта вакуолизация обуславливает особую форму деления клетки: ядро делится в плазматическом тяже, пронизывающем вдоль продольно-вытянутую вакуоль, фрагмопласт растет в нем центрифугально (см. рис. 2.32). Это занимает необычно много времени, так как веретенновидные инициали могут быть длиной больше миллиметра.

В большинстве случаев инициали камбия происходят не непосредственно от апикальной или первичной меристемы, а возникают путем реэмбрионизации клеток постоянных тканей.

Это свойственно пробковому камбию (см. 3.2.2.2) и большей частью также так называемому межпучковому камбию побегов (см. рис. 4.44).

Структуру и функции камбиев можно понять только на фоне морфологических и анатомических данных, поэтому они будут описаны ниже (см. 4.2.8.2; 4.4.2.3).

Бокс 3.1. Остаточные меристемы и меристемоиды

Позади гистогенетической зоны, т.е. далеко за конусом нарастания, остатки меристемы в форме ограниченных слоев клеток, их групп или тяжей сохраняют способность к делению еще некоторое время. Например, у многих однодольных базальные участки междоузлий долгое время остаются меристематическими как **интеркалярные зоны роста**. Тяжи камбия в проводящих пучках двудольных позже способствуют вторичному утолщению стеблей (см. 4.2.8.2). Перидикл корня соответствующим образом дает боковые корни (см. 4.4.2.2). У многих однодольных листья долгое время продолжают расти у своего основания, в то время как кончик листа уже полностью дифференцирован. Крайнее проявление такого роста выявлено у голосеменного растения *Welwitschia* из юго-западной части Африки (см. рис. 11.211, А),

у которого два лентовидных листа растут в основании неограниченно, в то время как концевые зоны постоянно укорачиваются, отмирая.

В зонах дифференцировки побегов и листьев часто встречаются мелкие гнезда активно делящихся клеток, не содержащие инициалей. Поэтому все клетки таких **меристемоидов**¹ становятся в конце концов постоянными клетками, которые отличаются от остальных клеток ткани визуально и функционально (идиобласты). Из меристемоидов происходят, например, устьичный аппарат и многоклеточные волоски (см. рис. 3.13, 3.14). Листовые зачатки на конусе нарастания также в конечном счете представляют собой меристемоиды², что выражается в ограниченном росте листьев (выше упомянутая *Welwitschia* является исключением).

Меристемоиды часто возникают от единичных клеток, возникших при неравном делении из одной материнской клетки образуется одна более крупная, сильно вакуолированная, далее не делящаяся клетка, и одна более мелкая, богатая плазмой клетка, которая путем ограниченно продолжающихся делений образует меристемоид³. С точки зрения биологии развития интересно размещение меристемоидов или возникающих из них образований — они составляют правильные узоры (см. рис. 3.13, бокс 4.1). Это результат плотного расположения полей торможения, которые однажды возникший меристемоид

образует вокруг себя и внутри которых возникновение следующих меристемоидов подавлено. На этом основаны, например, закономерности листорасположения (см. 4.2.2, 7.4.2).

¹ Меристемоиды — не группы («гнезда») клеток, а сами эти клетки — Примеч. ред.

² Это частное мнение авторов учебника, не разделяемое большинством ботаников — Примеч. ред.

³ Сама мелкая клетка уже является (первичным) меристемоидом — Примеч. ред.

3.2. Постоянные ткани

В постоянных тканях в норме больше не происходит клеточных делений, их прошедшие дифференцировку клетки больше не способны расти и нередко даже отмирают, заполняясь водой или воздухом. Открытая организация растений приводит к тому, что крупные многолетние растения содержат множество мертвых клеток. Например, в стволе старого дерева содержится минимальное число живых клеток, а древесина и кора состоят преимущественно из мертвых клеток (Напротив, у животных постаревшие или отмершие клетки в норме быстро элиминируются).

Меристематические клетки примыкают друг к другу плотно, без межклетников, часто они имеют форму неправильных 14-гранников. При переходе в постоянную ткань клетки обычно активно увеличиваются путем постэмбрионального

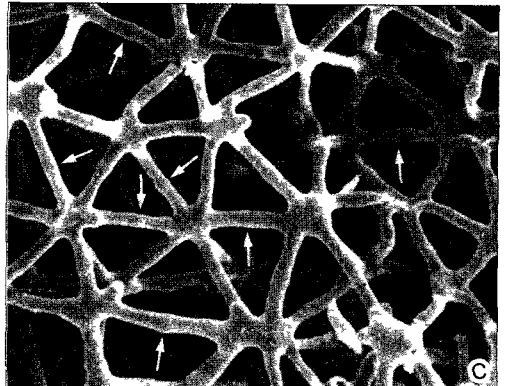
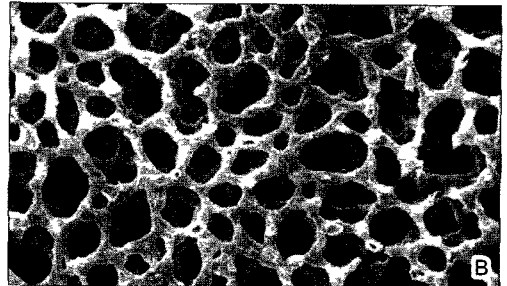
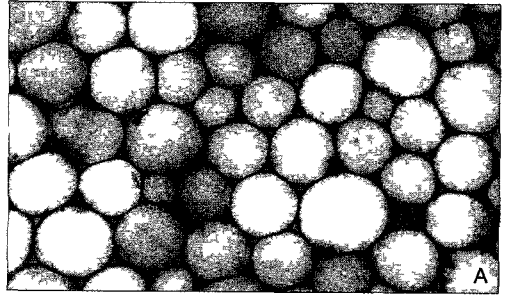


Рис. 3.7. Межклетники (В, С — СЭМ-микрoграфии)

А — паренхима воздушного корня орхидеи *Vanda* с узкими межклетниками между округлыми клетками (90×), **В** — губчатая паренхима (см. 4.3.1.3) в листе *Parthenocissus tricuspidata*, между звездчатыми клетками большие межклетные пространства (160×), **С** — «звездчатая паренхима», белая сердцевинная ткань ситника *Juncus*, некоторые границы клеток указаны стрелками, межклетники намного превышают по объему очень рыхлую клеточную ткань (230×)

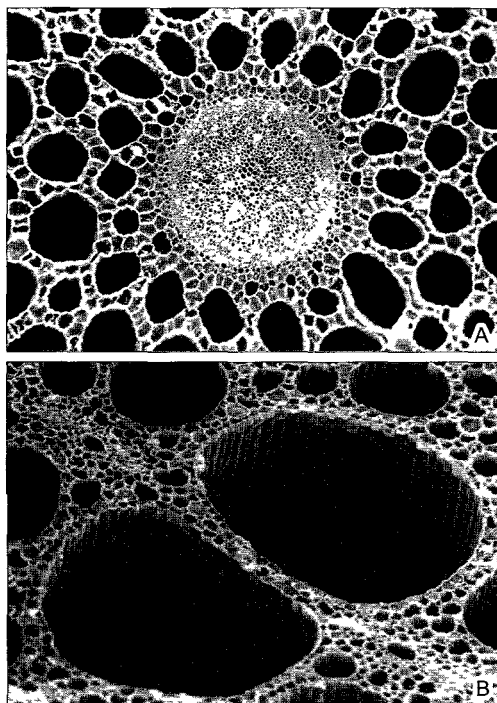


Рис. 3.8. Ткань проветривания (аэренхима, СЭМ-микрoграфии).

А — воздухоносные ходы в стебле водяной сoсенки *Nymphaea alba*, растение укореняется под водой и возвышается над уровнем воды (53×), **В** — ткань проветривания в черешке листа кувшинки *Nymphaea alba* (55×)

растяжения: клеточная стенка под действием временно нарастающего тургорного давления растягивается необратимо (пластически). Результатом этого является тенденция округления клетки. Соседние клеточные стенки, особенно в углах и вдоль линий смыкания клеток, отрываются друг от друга по менее прочным срединным пластинкам, и возникают заполненные воздухом **межклетники** (рис. 3.7; 3.8). Эти сначала узкие щели расширяются, соединяются друг с другом и образуют, наконец, связную систему межклетников. Она сообщается с наружным воздухом через устьица или чечевички (см. 3.2.2.2) и обеспечивает газообмен. Межклетные пространства возникают или **схизогенно** (см. рис. 3.29) путем расщепления

клеточных стенок по срединным пластинкам (от греч. *schizein* — расщеплять), либо путем растворения клеток или клеточных комплексов (**лизигенно** — см. рис. 3.30, D, E), или, наконец, путем разрывов ткани (**рексигенно**) вследствие неравномерного роста (например, стебли многих растений с сердцевинными полостями; см. рис. 4.41). Учитывая удельный объем межклетников, говорят о плотных или рыхлых тканях. Примерами плотных тканей служат покровные и механические ткани, рыхлых — в наибольшей степени хлоренхима.

3.2.1. Паренхима

Основная ткань, или паренхима (от греч. *para enchyma* — масса, заполняющая внутренние промежутки), — это наименее специализированная ткань тела растения. Если из корня, побега или листа мысленно удалить все специализированные ткани, такие как проводящие, покровные и механические, то останется паренхима как основная масса (заполняющая ткань) этих органов. У травянистых растений она составляет главную массу вегетативного тела, потеря тургора в паренхиме из-за недостатка воды ведет к увяданию таких растений. Паренхима состоит в общем случае из крупных, изодиаметричных («паренхиматических») и тонкостенных клеток. Значительная часть объема основной ткани приходится на межклетники (см. рис. 3.7).

Наряду с мнением, что паренхима мало специализирована, существует представление о функциональном многообразии основной ткани. Особо можно отметить следующие функции.

- **Запасающая паренхима** служит накоплению органических резервных веществ (полисахариды: крахмальные зерна; полипептиды: кристаллы протеинов; липиды: жирные масла в олеосомах). Такая паренхима доминирует в «мясистых» запасающих органах, таких как корнеплоды, клубни и луковицы, а также в запасающей ткани семян. Запасные вещества часто также откладываются в сердцевинной паренхиме и паренхиме первичной коры. В стволах

древесных растений запасующую функцию берет на себя древесинная паренхима, которая обычно пронизывает мертвую древесину как сеть.

• **Гидренхима:** растения очень сухих местообитаний, которые остаются активными и при длительно продолжающемся дефиците воды, запасают воду в вакуолях чрезвычайно крупных паренхимных клеток (диаметром до 0,5 мм). Соответствующие органы внешне заметно вздуты, их объем увеличен, а поверхность уменьшена. В крайних случаях они приближаются к форме шара. Это явление обозначают как **суккулентность** (от лат. *succus* — сок). Общеизвестные примеры — это листья очитка (*Sedum* — см. рис. 4.70) и стебли кактусов (см. бокс 4.1, рис. А; рис. 4.34; 4.35).

• **В аэренхиме** (ткань проветривания; от греч. *aërios* — воздушный) сильно развита система межклетников; до 70 % объема ткани приходится на межклеточные воздушные пространства. У болотных и водных растений она обеспечивает газообмен в погруженных органах, так как система межклетников достигает устьиц в плавающих или торчащих из воды листьях или побегах (см. рис. 3.8).

• **Хлоренхима** (ассимиляционная паренхима) содержит множество хлоропластов. Эта ткань листа (мезофилл) специализирована на фотосинтезе. В **палисадном слое** мезофилла клетки вытянуты перпендикулярно поверхности листа (см. рис. 4.64). **Губчатая паренхима** является одновременно и хлоренхимой, и аэренхимой. Клетки этой очень рыхлой ткани неправильно-звездчатые (см. рис. 3.7). Изобилие крупных межклетников создает условия для сильной потери воды губчатой паренхимой, поэтому эта ткань — главный орган¹ транспирации.

3.2.2. Пограничные ткани

Органы травянистых растений и неодревесневших частей древесных растений снаружи покрыты обычно однослойной

первичной покровной тканью — эпидермой¹ (от греч. *epi derma* — наружная кожа). Когда она разрывается при вторичном утолщении побегов и корней² или при повреждении, то замещается многослойной **вторичной покровной тканью**, т. е. **пробкой (феллема, греч. phellos — пробка)**. Пробку образует особый камбий — пробковый камбий, или феллоген. Клетки пробки отмирают после отложения в стенках слоев суберина, таким образом, пробка — мертвая ткань (см. 3.2.2.2). В стволах деревьев и толстых многолетних ветвях и корнях повторяющиеся разрывы пробковых слоев приводят к многократному заложению пробкового камбия и слоев пробки и тем самым в итоге — к образованию толстых омертвевших клеточных масс, которые обозначают как **корка** (см. 4.2.8.9).

Общую особенность покровных тканей представляет плотное расположение клеток; межклетники отсутствуют. Боковые контакты клеток эпидермы и пробки очень прочные, так что часто эпидерму листа или слой пробки можно, как шкуру, снять с нижележащих тканей (рис. 3.9). Жизненноважный газообмен с наружной средой осуществляется в эпидерме через **устьица**, способные регулировать его интенсивность, а в пробке — через находящиеся в ней чечевички.

Пластиды эпидермы в большинстве случаев представлены лейкопластами или недоразвитыми безгранальными хлоропластами. Однако в листочках околоцветников и плодах цитоплазма эпидермальных клеток часто заполнена хромопластами, что служит привлечению животных и тем самым косвенно способствует опылению или же распространению плодов и семян. В других случаях подобный эффект достигается при помощи окрашивающих веществ вакуолярного сока (химохромы: антоциан, бетациан, флавоноиды). Часто обе формы пигментации встречаются комбинированно.

¹ Эпидермой покрыты побеги или талломы. На корнях развивается особая первичная покровная ткань ризодерма, или эпиблема, а эпидермы нет. — *Примеч. ред.*

² См. предыдущее примечание. — *Примеч. ред.*

¹ По определению, ткань не может быть органом. — *Примеч. ред.*

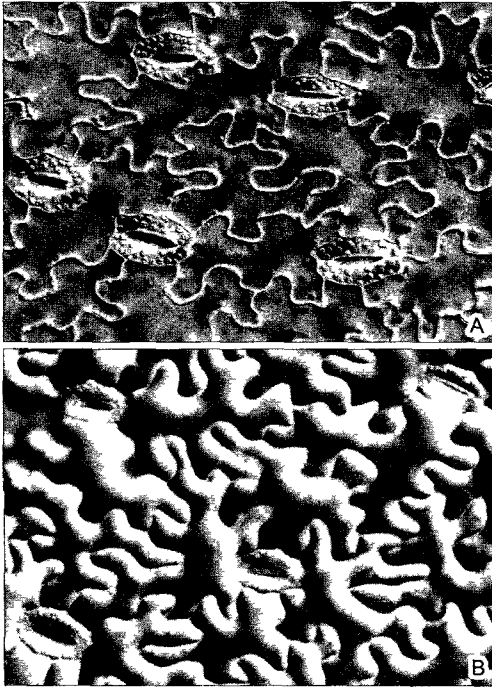


Рис. 3.9. Однослойная эпидерма калужницы болотной *Caltha palustris*, снятая с нижней стороны листа (интерференционный контраст, 230×)

А — клетки прочно соединены друг с другом, так как плотно сцеплены заходящими друг за друга выступами. Содержащие многочисленные хлоропласты замыкающие клетки устьиц — типичные идиобласты в этой однородной ткани (ср также рис 3 13, E, F), **В** — отчетливо видно обусловленное тургором подушкообразное вздутие отдельных клеток

Внутри тела растения также можно встретить пограничную ткань, а именно однослойную **эндодерму**. Она как **тканевой барьер** разграничивает и физиологически изолирует проводящие ткани от паренхимы.

3.2.2.1. Эпидерма и кутикула

Молекулярное строение кутикулы (от лат. *cutis* — кожа) совершенно в отношении снижения ее проницаемости для воды (см. 2.2 7.6). У растений сухих местообита-

ний, где содержание воды имеет критическое значение, испарение воды через кутикулу может быть сокращено до менее чем 0,01 % от равной по площади свободной водной поверхности. Напротив, в таких местах, где проницаемость необходима, например у железистых клеток, — кутикулы пористые. Поверхности всасывающих органов вообще не покрыты кутикулой. В общем случае это характерно для ризодермы, самого внешнего слоя молодых корней.

Кутикула способна неограниченно расти поверхностно. В противоположность насекомым, кутикула которых имеет общую с кутикулой растений функцию защиты от испарения, у растущих частей растений не происходит линьки. Вместе с растущей эпидермой постоянно растет и кутикула, которая у растений в норме никогда не играет дополнительной роли панциря. Внеклеточные кутиназы делают молекулярно-ячеистый кутиновый матрикс пластически растяжимым и допускают отложение нового кутина и воска.

Нередко поверхностный рост кутикулы опережает таковой эпидермы, что создает кутикулярные складки, которые простираются поверх границ клеток (рис. 3.10). **Кутикулярная складчатость** уменьшает смачиваемость: водяные капли вследствие высокого поверхностного натяжения могут касаться только внешних кромок кутикулярных гребней и скатываются с эпидермы. Этот эффект часто усиливается при формировании выпячиваний эпидермальных клеток (**папиллозные образования**). При дожде постоянно скатывающиеся капли воды эффективно очищают поверхность. При этом смываются споры грибов, которые обычно непрочно зацеплены за складки кутикулы. (Многие грибы относятся к опаснейшим врагам растений, часто они вреднее, чем насекомые.)

Ту же функцию очистки поверхности может альтернативно выполнять эпикутикулярный воск. Подобные поверхностные чехлы из восковых кристаллов заметны уже невооруженным глазом как голубовато-серый «восковой налет» (например, «сизые» сорта капусты, слив, винограда; особенно мощный у восковой

пальмы *Copernicia*, у которой палочковидные кристаллы воска достигают длины до 20 мкм и находят применение как карнауба-воск). Под электронным микроскопом эпикутикулярные воска очень многообразны (рис. 3.11). При этом их форма очень хорошо коррелирует с химическим составом, что объясняется самоорганизацией в соответствии с молекулярными параметрами. Восковой налет не встречается одновременно с кутикулярной складчатостью. Он делает соответствующие поверхности (такие, как верхняя поверхность листа настурции или цветок лотоса) совершенно несмачиваемыми. После стирания налет регенерирует путем новой секреции воска сквозь кутикулу. Молекулы воска при этом перемещаются до внешней поверхности эпидермы, вероят-

но, с диффундирующей через кутикулу водой.

Секрецию мономеров кутина и воска неизвестным еще образом всегда стимулирует контакт клеток с воздухом, не насыщенным водным паром. Даже межклетники мезофилла выстланы очень тонким слоем кутина (**внутренняя кутикула**), выявляемым только при специальных опытах и с применением электронного микроскопа. Чрезвычайно толстые кутикулы с дополнительными кутикулярными слоями встречаются на многолетних листьях и стеблях растений очень сухих местообитаний, например у кактусов и агав. Подобные кутикулы очень прочны не только в химическом, но и в механическом отношении и могут устоять против жевательных аппаратов мелких животных. В других

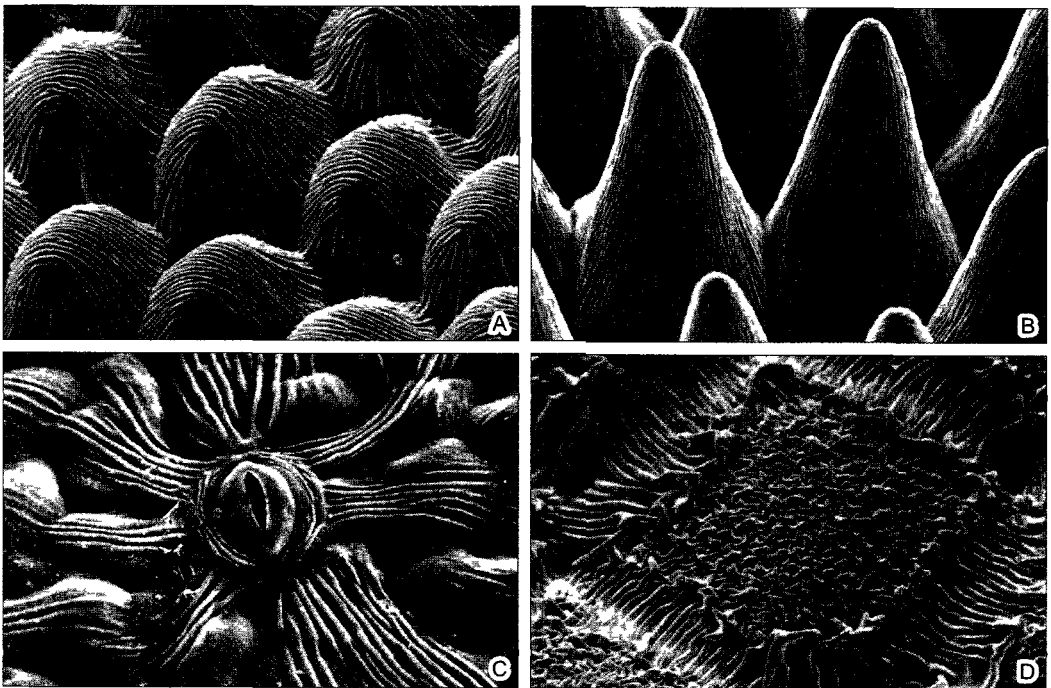


Рис. 3.10. Кутикулярная исчерченность (СЭМ-микрографии А — W Barthlott и N. Ehler; В, D — W. Barthlott):

А — верхняя эпидерма лепестков пупавки *Anthemis tinctoria* (140×); **В** — то же у *Viola tricolor*; здесь клетки эпидермы еще более выпуклые, чем у *Anthemis*, «папиллозные» (95×); **С** — нижняя сторона листа *Parthenocissus tricuspidata* с устьицем (700×); **Д** — поверхность семени кактуса *Neoporteria brevicylindrica* (120×)

случаях наружные стенки клеток эпидермы становятся прочными вследствие обызвествления или — чаще — окремнения. Особенно мощное окремнение встречается, например, у злаков и осок. Из-за силь-

ного окремнения хвои раньше использовали для полировки оловянной посуды («оловянная трава»)

Особенно многообразны по структуре и составу веществ стенки клеток эпидер-

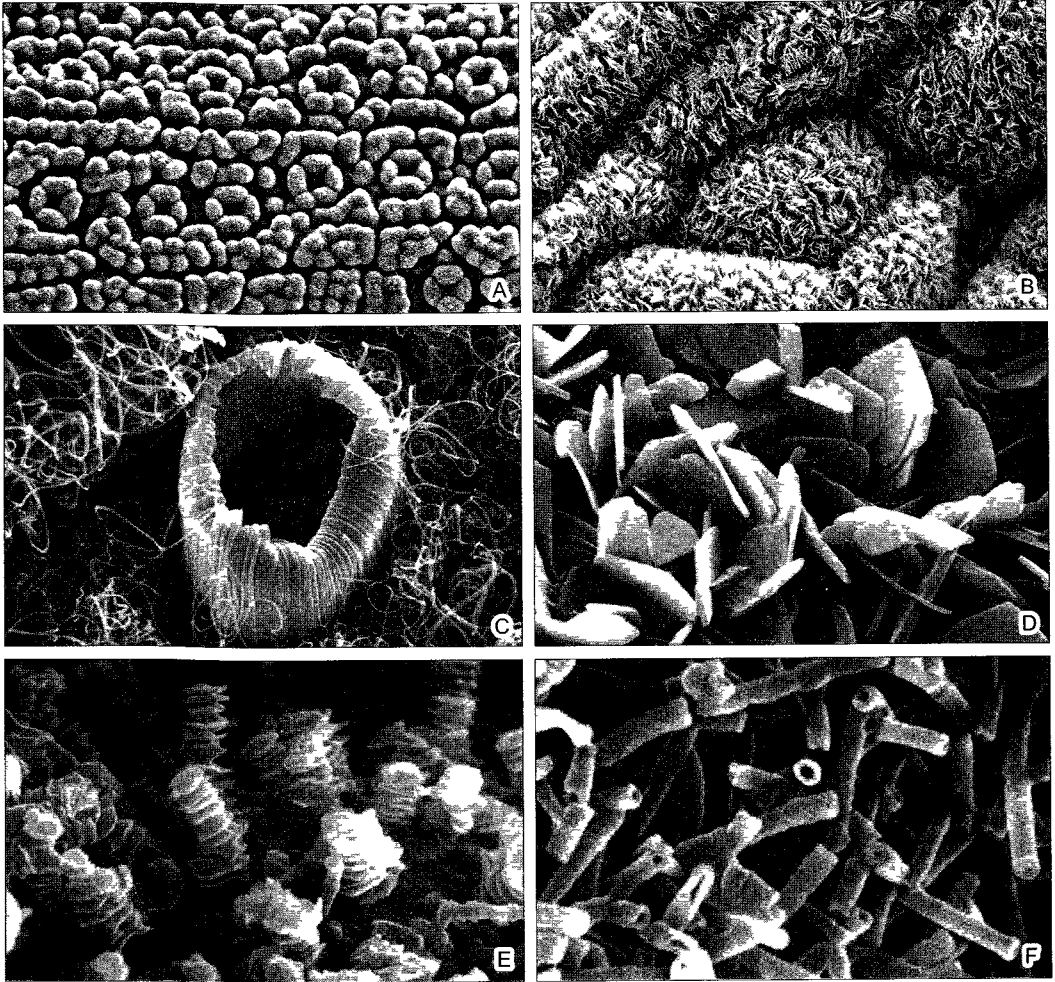


Рис. 3.11. Эпикуткулярный воск (СЭМ-микрографии W Barthlott)

А — нижняя сторона хвоинки тисса *Taxus baccata*, внешний вид, выпуклые эпидермальные клетки покрыты плотным восковым слоем, который состоит из восковых трубочек (ср **Ф**), устьица погружены между 2—4 побочными клетками (230×), **В** — верхняя сторона листа зверобоя *Hypericum buckleyi*, частично агрегированные восковые пластиночки (1360×), **С** — для многих однодольных (здесь дана *Heliconia collinsiana*) типичны длинные «восковые волоски», вокруг устьица восковой валик (1280×), **Д** — восковые пластиночки у *Lecythis chartacea* (5400×), **Е** — поперечно-вальковатые восковые столбики у *Williamodendron quadrilocelathum*, подобные восковые башенки типичны, например, для магнолиевых, лавровых и кирказоновых (6200×), **Ф** — восковые трубочки (здесь у жимолости *Lonicera tatarica*) образуются, если в качестве главных компонентов присутствуют β-дикетон или 10-нонаксанол (23000×)

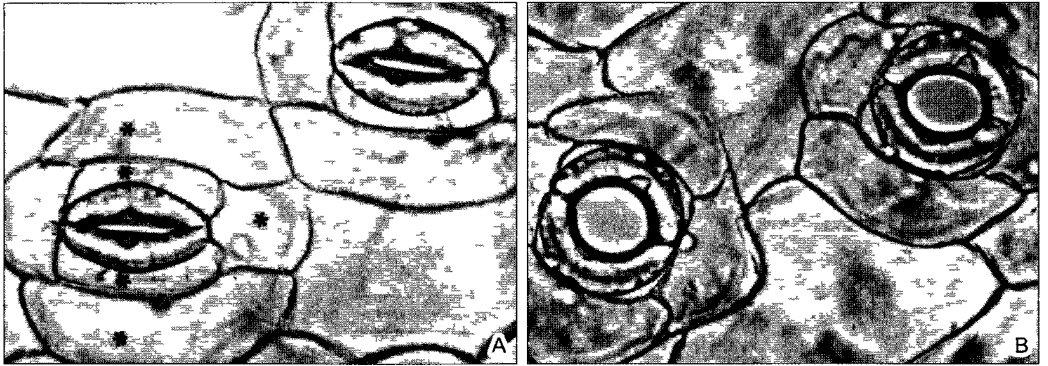


Рис. 3.12. Устьица *Commelina communis*, утратившие тургор (по К Raschke)

А — в 200 мМ растворе сахарозы; **В** — в воде в тургесцентном состоянии с широко открытыми устьичными щелями, в этом состоянии замыкающие клетки удлинены и околоустьичные клетки (*) изменили форму (400×)

мы плодов и семян. Упомянутые эпидермы в сухом состоянии часто имеют консистенцию рога, но сильно разбухают в воде и становятся при этом мягкими и слизистыми.

Эпидермы некоторых листьев берут на себя функцию гидренхимы, тогда их клетки особенно крупны и могут располагаться многими (до 15) слоями вследствие периклинальных делений клеток протодермы. В других случаях многослойные эпидермы выполняют механическую функцию, как в листьях жестколистных растений (см. рис. 4.71).

Устьичные аппараты (устьица; от греч. stom — рот) характерны для кутикулированных эпидерм. Они находятся большей частью на нижней стороне листьев, однако не бывает случаев их полного отсутствия на стеблях и околоцветнике. Напротив, на корнях устьиц нет.

Каждое устьице состоит из двух удлиненных замыкающих клеток, которые прочно связаны друг с другом только на своих концах, в то время как их средние части отделены друг от друга схизогенно образованной межклетной щелью — апертурой. Апертура представляет собой проходящий через эпидерму и кутикулу канал между наружным воздухом и особенно крупной межклетной полостью тканей мезофилла или первичной коры, которую, немного вводя в заблуждение, обознача-

ют как дыхательную полость¹. Ширина апертуры может оперативно регулироваться при помощи изменения формы замыкающих клеток. Щель, ограниченная вентральными стенками замыкающих клеток, открыта тем больше, чем выше их тургор (рис. 3.12; 7.58, А; см. 8.3.2.5). Устьица — основные регуляторы газообмена, особенно транспирации (см. 6.3.4.1; 6 5 7).

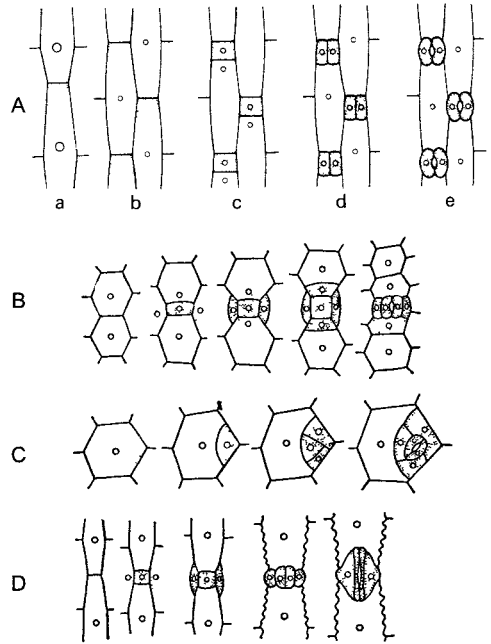
На нижней стороне листьев, где обнаруживают, как правило, от 100 до 500 устьиц на 1 мм², занятая апертурами площадь составляет только 0,5—2% поверхности листа даже при полностью открытых устьицах. Однако устьичная транспирация может достигать более двух третей от величины эвапорации (испарения со свободной водной поверхности), а с другой стороны, — быть снижена почти до 0.

Замыкающие клетки — это типичные идиобласты эпидермы, от остальных ее клеток они отличаются формой и величиной, а также наличием хлоропластов с ассимиляционным крахмалом. Иногда это (хотя в меньшей мере) свойственно и непосредственно прилегающим к устьицу клеткам, которые обозначают как **побочные (= околоустьичные) клетки**. Устьице вместе с побочными клетками образует

¹ Этот межклетник принято называть под-устьичной полостью — *Примеч ред*

Рис. 3.13. Развитие устьиц у касатика *Iris* (A), традесканции *Tradescantia* (B), очитка *Sedum* (C) и кукурузы *Zea mays* (D) (A—D по E. Strasburger и A. de Bary)

Меристемойды и устьичные аппараты выделены крапом **Е** — в качестве примера для С нижняя эпидерма листа *Sedum maximum* с группами устьиц и околоустьичных клеток между частично папиллозными эпидермальными клетками (60х). **Ф** — нижняя эпидерма листа кукурузы (75х)

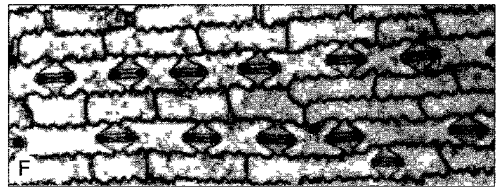


устьичный аппарат. Морфогенетически он соответствует конечному состоянию меристемойда¹ (рис. 3.12; 3.13 В, С, Е).

У злаков замыкающие клетки имеют вид гантелей. Их средние части, узкопросветные из-за сильного утолщения клеточных стенок и стабильные по форме, при увеличении тургора отодвигаются друг от друга благодаря тому, что тонкостенные, пузыревидные концы клеток раздуваются. Максимальное раскрытие апертуры устьиц этого злакового типа мало (пшеница. 7 мкм)

Наряду с этим типом имеются и другие, среди которых тип хвойных выделяется особой сложностью. Устьица на их хвоинках глубоко погружены (см рис. 4 65), в их, обусловленных тургором, движениях активно участвуют побочные клетки с обычно очень неравномерно утолщенными и частично одревесневшими стенками.

Устьицам, выполняющим функции воздухопроводов, гомологичны имеющиеся у некоторых растений водяные устьица, или **гидатоды**, которые служат для выделения капельно-жидкой воды (гуттация; лат. gutta — капля) (см. 6.3.4.2). Об их наличии свидетельствуют, например, кажущиеся



капли росы на листьях настурции. Если выделяемая вода содержит много гидрокарбоната кальция, как у видов кальцефильных камнеломок (*Saxifraga*), то на гидатодах образуются белые чешуйки карбоната кальция. Многие нектарники выделяют сахаросодержащий секрет через сходные нектарные устьица.

¹ Только мезогенные устьичные аппараты, у которых устьице и все окружающие его клетки эпидермы происходят от одного меристемойда, можно считать конечными состояниями меристемойдов — *Примеч ред*

Во многих случаях эпидерма покрыта волосками. Часто отдельные эпидермальные клетки разрастаются в волоски непосредственно или они становятся инициальными клетками меристемоида, так что образуются многоклеточные волоски. Многообразию **волосков растений (трихом)** исключительно велико, некоторые примеры представлены на рис. 3 14. Соответственно многообразны также и их функции. Благодаря волоскам, представляющим по определению идиобласты, эпидерма может далеко выходить за пределы своей первичной функции покровной ткани и принимать участие, например, в процессах поглощения веществ или секреции.

Папиллозные вздутия эпидермальных клеток как линзы фокусируя свет обуславливают блеск поверхности, у околоцветника это может служить для привлечения насекомых. **Корневые волоски** (см. рис. 4 75) служат для поглощения веществ¹. Волоски плодов и семян могут способствовать их распространению ветром. Волоски семян представляют собой хозяйственно очень важный хлопок — мировое производство которого в 1999 г. достигло 18 млн т. Волоски хлопчатника, несмотря на свою одноклеточность, достигают 5 см длины и перед отмиранием образуют довольно толстые, состоящие из почти чистой целлюлозы вторичные оболочки с характерной спиральной исчерченностью. Густое шерстистое опушение влияет на транспирацию. Многие растения, обитающие в районах с туманами, при помощи своего опушения поглощают воду из обтекающей их туманной дымки, как и корневые волоски, такие трихомы можно отнести к органам поглощения. Мертвые, заполненные воздухом волоски отражают свет, они кажутся снежно-белыми и могут функционировать как экран от избыточного освещения. В других случаях крючковидные **цепляющиеся волоски** образуются для закрепления на опоре вьющихся или цепляющихся побегов, известные примеры — хмель и подмаренник *Galium aparine*. Подобные структуры могут способствовать также распространению плодов и семян. Для защиты нежных листьев от поедания животными стужат грубые, часто дополнительно разветвленные **щетиновые волоски** с пропитанными кремнием твердыми клеточными стенками,

даже улитки часто игнорируют растение, если оно представляет собой настоящую зуботерку. Особо изощренный случай — **жгучие волоски**. Жгучий волосок крапивы (виды *Urtica*, рис. 3 15) — это одна крупная клетка с полиплоидным ядром, которая возвышается на многоклеточном основании (эмергенец, см. ниже) над эпидермой листа и стебля. Ее головчато утолщенный кончик при основании отламывается по окремневшему тонкому участку стенки. В этом состоянии жгучий волосок действует как игла шприца, клеточный сок выдавливается и может вызвать болевые ощущения из-за содержания в нем муравьиной кислоты, ацетилхолина и гистамина. Как и во всех крупных клетках, в корневых волосках, растущих волосках хлопчатника и даже в жгучих волосках крапивы (*Urtica*) можно наблюдать интенсивное движение цитоплазмы, оно было открыто в жгучих волосках *Urtica* более 300 лет назад (R. Hooke, Micrographia 1665). Наконец, волоски могут реагировать на раздражения — это **чувствительные волоски**, например у венериной мухоловки (*Dionaea*). Особенно часто встречаются **железистые волоски**, которые почти всегда несут увелоченную терминальную клетку или многоклеточную головку (см. рис. 3 14, D, 3 28, D, E, 9 18).

Термином **эмергенцы** обозначает многоклеточные выросты, в возникновении которых участвует также субэпидермальная ткань. Эмергенцы во многом, в том числе по структурному и функциональному разнообразию, соответствуют трихомам, но бывают существенно крупнее. Например, волосовидные железки во многих случаях представлены макроскопическими эмергенцами (см. рис. 3 31). Мякоть плодов цитрусов (*Citrus*) образована «внутренними» эмергенцами, которые в виде трубочек с соком врастают в полости завязи. Кроме того, каждый на собственном опыте знает шипы роз и ежевики. Они также являются эмергенцами и поэтому принципиально отличны от колючек, которые являются метаморфизированными листьями (как у барбариса, кактусов) или укороченными побегами (например, у терна). Примечательно, что здесь не совпадают общеупотребительные и специальные названия для ботаников: розы не имеют колючек, но имеют шипы, а кактусы не имеют шипов, но имеют колючки.

¹ Корневые волоски не гомологичны трихомам побега — *Примеч ред*

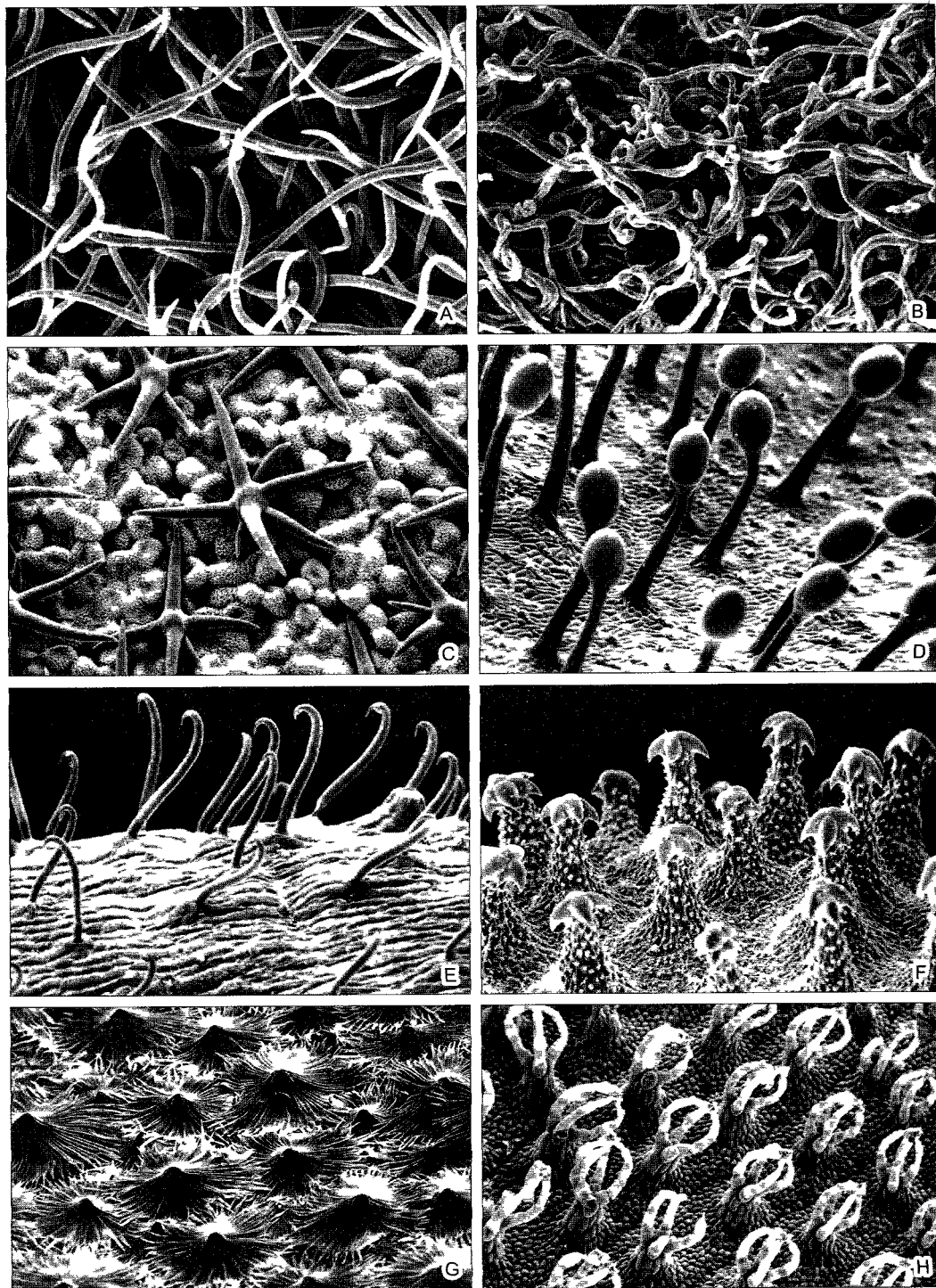


Рис. 3.14. Трихомы (СЭМ-микрорафии С—F — W Barthlott, G — C Grunfelder)

A — одноклеточные волоски на нижней стороне листа ежевики (400×), **B** — гигроскопичные волоски на нижней стороне листа куропаточьей травы *Dryas octopetala* (350×), **C** — звездчатые волоски у *Virola surinamensis* (Myristicaceae), дерева дождевых лесов, папиллозные эпидермальные клетки покрыты восковым налетом, волоски без эпикутикулярного воска (285×), **D** — железистые эмергенцы на листе росянки *Drosera capensis* (65×), **E** — крючковидные волоски листьев бобов, «бобовую солому» раньше использовали как средство против вшей и клопов (220×), **F** — свойство цепляться имеют также якоревидные образования на семенной кожуре чернокорня *Cynoglossum officinale* (эти образования нельзя относить к трихомам — Примеч ред), из бурачниковых (60×) Это, конечно, не волоски, а эмергенцы, так как в построении этих многоклеточных образований также принимает участие субэпидермальная ткань, у других растений сходные образования представлены волосками (частью даже одноклеточными), **G** — многоклеточные, концентрические щитовидные волоски *Hippophae rhamnoides*, которые составляют покров над эпидермой, снижающий транспирацию (160×), **H** — пучки волосков на плавающих листьях водного папоротника *Salvinia natans* (50×) Волоски покрыты эпикутикулярным воском, поэтому они делают листовую поверхность несмачиваемой и при принудительном погружении листа увлекают вместе с ним и воздушные пузыри, которые снова вытягивают лист на поверхность воды

◀

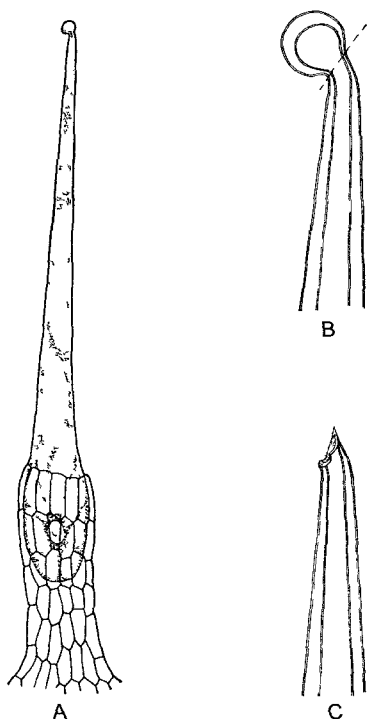


Рис. 3.15. Жгучий волосок крапивы *Urtica dioica* (**A**, 60×) (по D von Denffer)

B — окремневший кончик с predetermined местом отламывания (400×), **C** — после отламывания кончика выделяется ядовитый клеточный сок (400×)

3.2.2.2. Пробка

Периклиальный, т е параллельный к внешней или раневой поверхности пробковый камбий (**феллоген**) откладывает внутрь тонкий, часто содержащий хлоропласты слой паренхимных клеток, — **феллодерму** Он становится виден как зеленый слой ткани при обдирании, например, ветвей бузины или стволиков бука Наружу образуется пробковая ткань — **феллема** Полный комплекс тканей — феллоген, феллодерму и феллему — обозначают термином **перидерма** (см рис 3.17, С)

Часто пробка состоит только из немногих слоев клеток (картофельная кожура, береста молодых стволиков березы), однако пробковый камбий может оставаться активным долгое время и образовать пробку толщиной более сантиметра Самый известный и к тому же имеющий практическое значение пример — пробковый дуб (*Quercus suber*) Уже 15-летние стволы этого средиземноморского дерева очищают, т е с них снимают уже образовавшуюся перидерму В нескольких слоях от поверхности обчистки возникает новый, особенно активный феллоген, который остается деятельным долгие годы, и производит «бутылочную» пробку Образующуюся пробку снимают примерно раз в 10 лет Среди европейских древесных растений бересклет (*Euonymus*), а также определенные расы полевого вяза и полевого клена образуют на молодых ветвях крупные

пробковые гребни (см. рис. 4.54, А). У бука пробковый камбий остается постоянно активным, так что образуется единый толстый слой пробки вокруг стволов и ветвей.

Опробковение клетки состоит в наложении водонепроницаемого суберинового слоя на оболочку (см. 2.2.7.6). Закончив формирование клеточной оболочки, клетка пробки отмирает и заполняется газом — это случай апоптоза. Вследствие этого пробковая ткань очень легкая, эластичная (ячеистая воздушная подушка!) и является прекрасным изолятором тепла и излучения. Ее можно использовать для звукоизоляции.

Коричневая окраска большинства пробок обусловлена отложением в ней дубильных веществ, которые защищают от проникновения паразитов (насекомых, грибов).

Уже тонкая пробка снижает транспирацию сильнее, чем кутинизированная эпидерма. Как и каждая покровная ткань, пробка не имеет межклетников. Это кажется неожиданным, если учесть, что феллоген образуется как вторичная меристема в паренхиме (например, паренхиме первичной коры стебля), пронизанной системой межклетников. Однако при реэмбрионизации межклетники в плоскости будущего пробкового камбия закрываются из-за локального роста отдельных клеток. Клетки в однослойном феллогене делаются так, что новые клеточные стенки ориентированы исключительно периклинально. Различное на поперечном срезе расположение клеток четкими рядами и слоями обусловлено синхронными делениями клеток феллогена. Напротив, на тангенциальном срезе еще узнаваемы контуры исходных паренхимных клеток (рис. 3.16).

Тотальное опробковение поверхности стеблей сделало бы невозможным жизнь клеток внутри стволов и ветвей из-за удушья. Поэтому пробка местами прервана **чечевичками** (*lenticula* — маленькая линза) (рис. 3.17; ср. также рис. 4.55, А). Здесь феллоген откладывает не плотно сомкнутые клетки, а округлые, рыхло расположенные пробковые клетки, между которыми могут диффундировать пары воды,

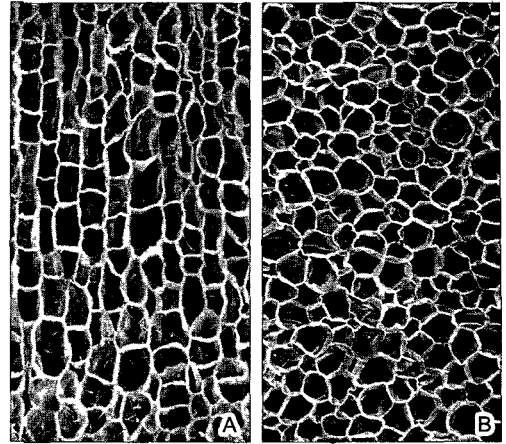


Рис. 3.16. Пробка: бутылочная пробка, полученная из пробки дуба *Quercus suber* (СЭМ-микрографии С. Grünfelder).

Слева — поперечный срез, отложенные феллогеном ряды клеток без межклетников; справа — тангенциальный срез, еще узнаваемые контуры исходных клеток паренхимы первичной коры, превратившихся в инициали феллогена (210×)

кислород и углекислый газ. Клетки чечевичек, которые в совокупности образуют мучнистую массу, с поверхности плотно покрыты восковыми кристалликами и благодаря этому несмачиваемы. Поэтому при продолжительных дождях чечевички не покрываются водой полностью, но остаются открытыми для газообмена. В бутылочных пробках чечевички должны быть ориентированы поперечно, чтобы герметично закупорить сосуд.

Покровную ткань из слабо суберинизированных живых клеток обозначают как **кутис**¹. Иногда при этом речь идет об эпидерме, но чаще о лишенном межклетников клеточном слое непосредственно под эпидермой, который называют гиподермой, или — при наличии поясков Каспари — экзодермой. Кутис часто образуется также при зарубцовывании — образовании листовых рубцов после листопада, опадения плодов и т. п. Запрограм-

¹ В настоящее время это понятие вышло из употребления. — *Примеч. ред.*

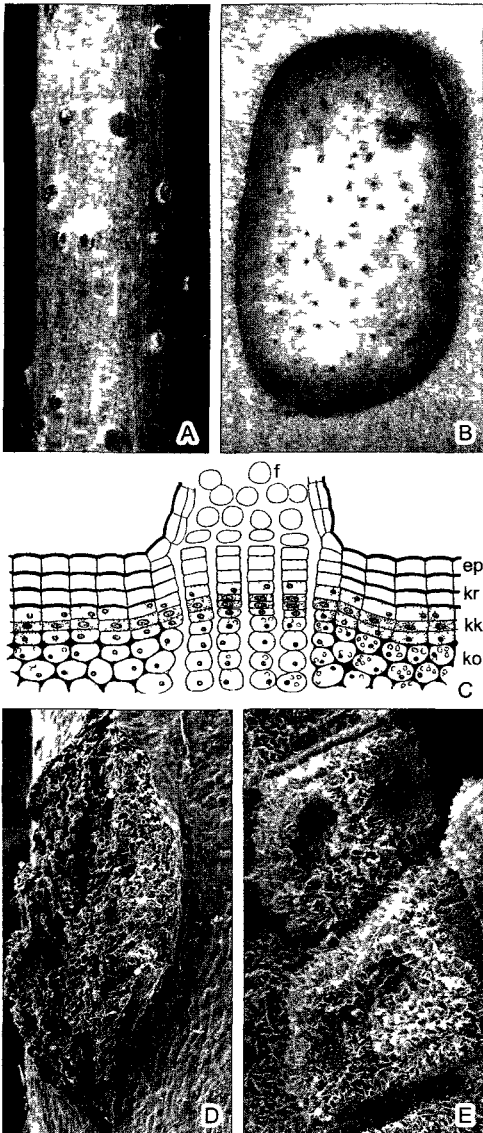


Рис. 3.17. Чечевички (С — по К Magdefrau D, E — СЭМ-микрографии С Neinhuis и W Barthlott)

А — двухлетняя ветвь бузины с чечевичками (1,7×), **В** — пробка на клубне картофеля с многочисленными чечевичками, **С** — гистология пробки и чечевички (120×) **Д** — чечевичка *Akebia quinata* (50×) **Е** — у того же объекта клетки выполняющей ткани чечевички, покрытые воском (1640×), ep — эпидерма, f — клетки выполняющей ткани чечевички, kr — пробка, kk — пробковый камбий, kol — колленхима

мированному отделению подобных органов предшествует образование тонкостенной, подобной камбию отделительной ткани

3.2.2.3. Эндодерма

Где бы ни образовалась эндодерма (постоянно — в корнях, и нередко — в стеблях и листьях), она заметно отличается от прилежащих снаружи и изнутри тканей. Это связано с ее особой функцией, которую рассмотрим на примере эндодермы корня. Она отграничивает расположенную в центре проводящую ткань (центральный цилиндр) от окружающей паренхимы первичной коры (см рис 4 77—4 79)

В эндодерме на стадии первичного строения радиальные клеточные стенки¹ (антиклинальные относительно поверхности корня и параллельной ей однослойной эндодермы) химически изменены так, что каждую клетку опоясывает лентовидная область, которую называют пояском Каспари по имени открывшего ее ботаника (ПК, рис 3 18). Он свободен от плазмодесм. Плазматическая мембрана прочно соединена с ним и даже при плазмолизе не отделяется от ПК. Сама клеточная стенка в ПК инкрустирована лигнином и липофильными веществами и непроницаема. В этом состоит физиологическая роль ПК и всей эндодермы в зоне всасывания корня: поглощенная вода с растворенными минеральными веществами может диффундировать по рыхлым клеточным стенкам паренхимы первичной коры вплоть до эндодермы, т. е. по всему апопласту снаружи от эндодермы. Общая поверхность клеток паренхимы первичной коры — это единая всасывающая поверхность². Внеклеточный,

¹ Химически изменены не только радиальные, но и поперечные стенки — *Примеч ред*

² Всасывающую поверхность представляют только наружные стенки клеток ризодермы и корневых волосков. Под ризодермой развивается слой экзодермы с такими же поясками Каспари, и продвижение водных растворов в глубь корня происходит по симпласту. Эндодерма предотвращает потери воды от неконтролируемой разгрузки ксилемы — *Примеч ред*

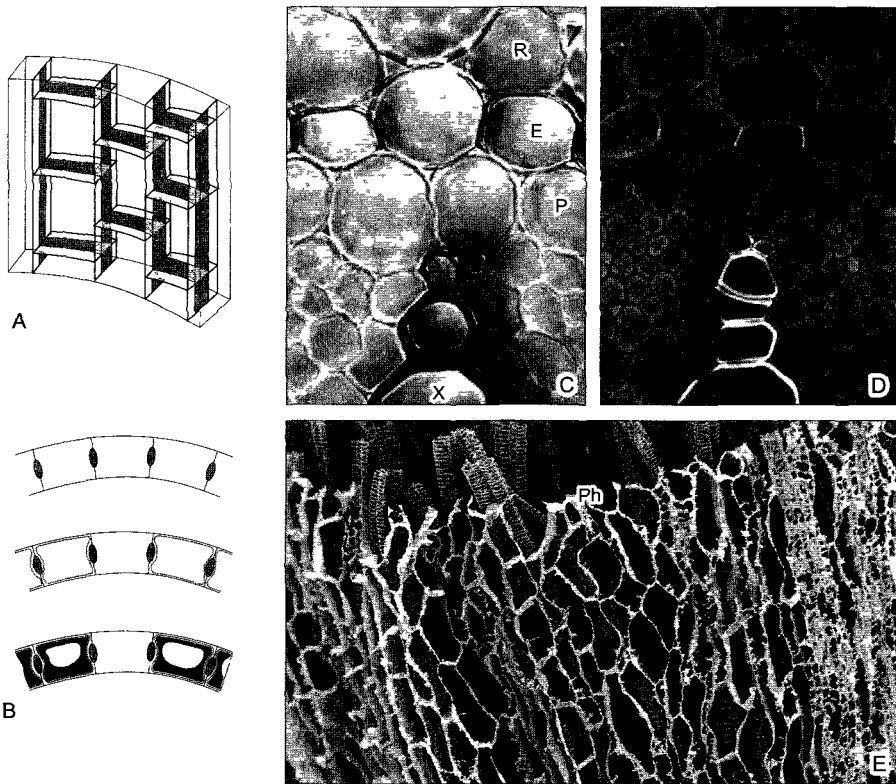


Рис. 3.18. Эндодерма с поясками Каспари (ПК) (C, D — светооптическая фотография I. Dörr; E — СЭМ-микрография L. Schreiber и R. Guggenheim)

A, B — объемная схема (ПК черные) и на поперечном срезе первичное, вторичное и третичное строение (одна клетка — пропускная); **C, D** — первичное строение эндодермы корня (E) *Clivia nobilis* (350×). Поперечный срез корня, на рисунке ниже эндодермы (в корне — внутри от нее) видна проводящая ткань: **C** — обработанные флороглюцином с соляной кислотой одревесневшие клеточные стенки или их части (ПК в радиальных стенках эндодермы) окрашены темно; **D** — флюоресценция в падающем свете после окрашивания акридиновым оранжевым; **E** — после энзиматического удаления всех неодревесневших клеточных стенок или их частей в корне кливии (*Clivia*) (продольно, вид снаружи) сохранились проводящие элементы ксилемы и ПК эндодермы; сетчатая структура, состоящая из ПК, полностью окружает ксилемные элементы центрального цилиндра (110×); E — эндодерма; P — перикцикл; Ph — флоэма; R — первичная кора; X — элементы ксилемы

апопластный путь диффузии закрывается лишь ПК эндодермы, вода и ионы попадают в центральный цилиндр только симпластически по плазмодесмам (см. рис. 6.22). При этом мембранные транслокаторы избирательно пропускают поступающие ионы. Клетки эндодермы особенно активно перемещают ионы в центральный цилиндр, где они потом снова поступают в апопласт — в мертвые сосуды центрального цилиндра. Эндодерма предотвращает

вытекание воды и минеральных веществ из центрального цилиндра.

Ситуация соответствует таковой в эпителиях и эндотелиях высших животных. При этом пояским Каспари аналогичны плотные контакты («tight junction»), где плотно прилежащие плазматические мембраны соседних клеток склеены друг с другом особыми протеинами. Пояски Каспари и плотные контакты — это образования, которые в разных царствах организмов выработались в процессе эволюции со-

вершено независимо для выполнения сходных функций и вследствие этого структурно различаются.

За зоной всасывания, в более старых частях корня, клетки эндодермы часто слабо суберинизированы подобно клеткам кутиса («вторичное» строение эндодермы). Наконец, может происходить дополнительное сильное, часто асимметричное утолщение клеточных стенок: «третичная» эндодерма (см. рис. 4.78, В).

Вторичная и третичная эндодермы имеют против ксилемы центрального цилиндра пропускные клетки, которые сохраняют первичное состояние.

3.2.3. Механические ткани

Наземные растения вынуждены иметь клетки с прочными на разрыв и жесткими стенками (см. 2.2.7.4). Ограниченную прочность мелких травянистых растений и нежных органов более крупных растений (листьев, цветков, мясистых плодов) обеспечивает совместное действие тургора и напряжения стенок (тургесценция), что становится ясным при увядании. Напряжения тканей, обусловленные несколько более сильным ростом внутренних частей органов по сравнению с их поверхностью, также могут способствовать упругому состоянию плодов типа ягод. Но такие травянистые или «мясистые» органы в действительности мало прочны, их можно изогнуть, расплющить, растереть. Фактически такой прочности недостаточно растениям более сухих местообитаний и тем более — крупным, особенно многолетним растениям.

Например, силы растяжения и сжатия, которые испытывают корни и стволы высоких деревьев при порывах ветра, далеко превышают те пределы, что способны выдерживать паренхима и покровная ткань. У таких растений функционируют особые механические ткани (**стереом**; от греч. *stergein* — поддерживать). Это плотные, частично мертвые ткани, стенки клеток которых местами или полностью утолщены благодаря отложению особенно бога-

тых целлюлозой слоев оболочки. Вследствие инкрустации некоторыми веществами (большой частью при одревеснении) клеточные стенки могут приобретать дополнительную жесткость и устойчивость к сжатию. Эта возможность реализуется также и в коже плодов и семян (орехи, костянки).

Впрочем, в мире животных также выявлены аналогичные принципы обеспечения прочности. Гидравлические структуры, прочные на разрыв слою оболочки, напряженные за счет внутреннего давления, преобладают у водных животных и моллюсков, но встречаются, например, и в межпозвоночных хрящевых дисках позвоночных животных. У более крупных животных возможно образование сухожилий и скелета путем объединения межклеточных волокон (коллаген, хитин) с инкрустацией или без нее твердыми веществами (карбонаты Са, апатит, продубленные хиноном протеины). Нагрузки от растяжения и сжатия принимают на себя в основном соединительная и опорная ткани, может формироваться также панцирь (хитиновый наружный скелет артропод, черепная коробка позвоночных животных).

Колленхима (от греч. *kolla* — клей) — это механическая ткань растущих и травянистых частей растения. Ее прозенхимные клетки живые, способные к росту и даже делению. Утолщения оболочки ограничиваются определенными зонами: по ребрам клеток — в уголкового колленхиме (рис. 3.19), отдельными (большой частью

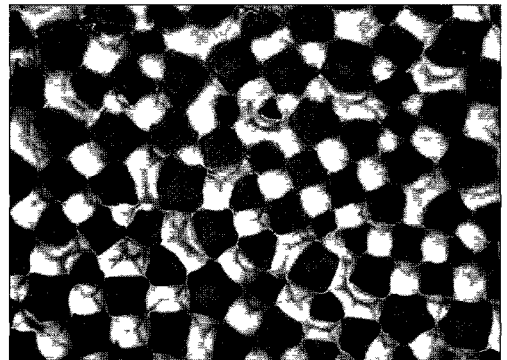


Рис. 3.19. Уголкового колленхимы в стебле яснотки белой *Lamium album*, поперечный срез, утолщения оболочек светлые (420×) (световая микроскопия I. Dörr)

периклинальными) продольными стенками — в пластинчатой колленхиме. Это первичная оболочка, ее утолщенные участки сложены перемежающимися ламеллами, состоящими из целлюлозы и пектиновых веществ. Прочность оболочек умеренная, лигнификации не происходит.

Склеренхима (от греч. *skleros* — твердый, ломкий) — мертвая ткань из очень толстостенных, узкопросветных клеток, которая встречается только в закончивших рост частях растения. Имеются два типа клеток склеренхимы, а именно прозенхимные склеренхимные волокна и изодиаметричные, или палисадные, каменные клетки — склерейды.

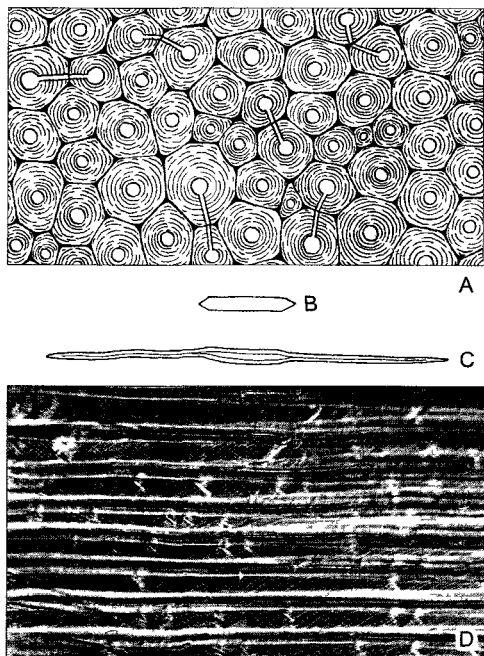


Рис. 3.20. Склеренхимные волокна (А — по Н. Fitting; В, С — по Eames и McDaniels):

А — поперечный срез тяжа волокон в листе новозеландского льна *Phormium tenax* (360×); **В**, **С** — образование древесинного волокна робинии из камбиальной инициали (В) путем двухстороннего верхушечного роста, при этом концы клетки внедряются между соседними клетками (интерпозиция) (150×); **Д** — волокнистые трахеиды в древесине сосны со спиральной текстурой вторичных оболочек (380×)

Тяжи **каменистых клеток** (см. рис. 2.75) выполняют функции защиты и опоры. Их толстые, заметно слоистые и пронизанные разветвленными поровыми каналами вторичные стенки одревесневают. Склерейды встречаются в твердых оболочках многих плодов и в коре древесных растений.

Функции **склеренхимных волокон** более многообразны (рис. 3.20). В местах напряжения растяжения волокна в основном остаются неодревесневшими (мягкие волокна), в то время как в местах дополнительного сжатия образуются лигнифицированные жесткие волокна. Склеренхимные волокна встречаются прежде всего в стеблях, а часто и в крупных листьях однодольных. Обычно они имеют длину 1—2 мм, но некоторые растения содержат существенно более длинные волокна, которые используют в промышленном производстве.

Истари использовали в первую очередь лубяные волокна волокнистых растений для изготовления тканей, веревок и канатов. (Обращает на себя внимание языковое родство слов: нем. *binden* — вязать, *Band* — лента, повязка, *Bast* — лыко, луб; соответственно лат. *liber* — луб, и *libellus* — переплетенная книга.) Важнейшие волокна из стеблей дают лен (*Linum*, длина волокон до 7 см), конопля (*Cannabis*), рами (*Boehmeria* из сем. крапивных с волокнистыми клетками длиной свыше 50 см), а также джут (*Corchorus*); сизаль (из агавы) и манильская пенька (из *Musa textilis*) — волокна из листьев.

Длина склеренхимных волокон всегда превышает размер соседних клеток ткани. Молодые волокнистые клетки растут кончиками, их заостренные концы вдвигаются между другими клетками (**интрузивный рост**). При этом установившиеся однажды контакты между волокнами и их новым окружением сохраняются и в дальнейшем (интерпозиционный рост). Здесь могут развиваться вторичные плазмодесмы и, наконец, поры. Вследствие параллельного расположения фибрилл во вторичной оболочке волокна его поры щелевидные. Их ориентация позволяет установить направление фибрилл. Оболочки большинства склеренхимных волокон имеют спиральную текстуру (чем приобретают дополнительную эластичность), поэтому щелевид-

ные поры ориентированы косо к оси волокна (рис 3 20, D)

Не только склеренхимные волокна, но и древесинные части проводящих пучков участвуют в укреплении стеблей, листьев и корней Прочность стволов деревьев, старых ветвей и корней полностью обеспечивает древесина Между трахеидами — настоящими проводящими элементами древесины — и волокнами есть множество переходов (волокнистые трахеиды — рис 3.20, D, 4 47, E)

Расположение механических тканей имеет решающее значение для **биомеханики** отдельных органов и целого растения (рис 3 21) Это особенно отчетливо проявляется в прямостоячих стеблях В них уже при небольших порывах ветра напря-

жения изгиба достигают критической величины Прочность стебля на изгиб тем больше, чем ближе к периферии расположены ткани с высоким сопротивлением изгибающей силе (так называемый модуль эластичности изгиба) и чем лучше эти ткани связаны друг с другом (**конструкция связи**) В то же время эволюция направлена к оптимизации функционирования при максимальной экономии Вследствие обоих факторов для осевых органов оптимальна конструкция полого цилиндра Она реализована главным образом в соломинах злаков, которые по соотношению длины к диаметру (до 500 л) относятся к наиболее замечательным природным конструкциям Впрочем, полые цилиндрические оси свойственны только

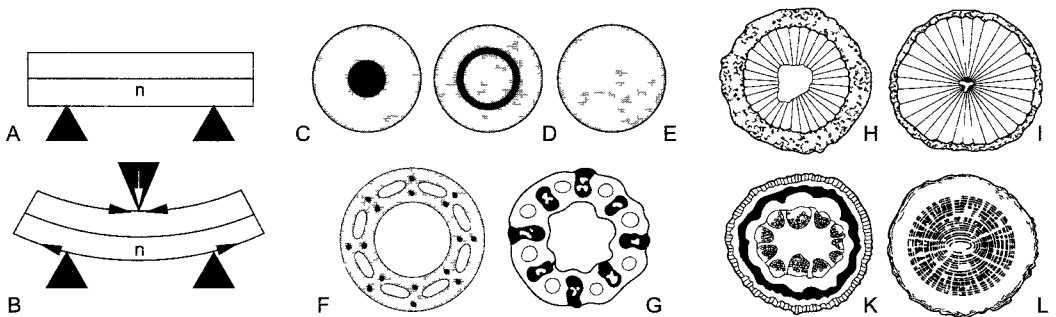


Рис. 3.21. Целесообразное расположение механических элементов (F, G — по W Rasdorski, H—L — по Т Speck)

A, B — напряжения в балке при ее прогибании: растяжение выпуклой стороны, сжатие с вогнутой, «нейтральная линия» *n* хотя и прогибается, но не изменяет длины Повышенная прочность на изгиб достигается прежде всего укреплением выпуклой и вогнутой наружных сторон, **C—E** — схематичные поперечные срезы осевых органов с различно расположенными механическими тканями («черный») при равной их удельной площади (11,1% общей площади поперечного среза) **C** — центральное расположение, например центральный цилиндр корня, **D** — срединное расположение, например склеренхимное кольцо с проводящими пучками в стеблях настоящих двудольных, **E** — периферическое расположение, например соломина злаков, так как механические ткани примерно в 100 раз тверже, чем паренхимная ткань, то прочность на изгиб при равных затратах материала находится в соотношении 1 2,5 8, **F** — конструкция индустриальной дымовой трубы, позволяющая экономить материалы, труба укреплена всего 16 стальными тягами, **G** — для сравнения — поперечный срез стебля пухоноса *Trichophorum caespitosum*, **H, I** — черная ольха (*Alnus glutinosa*), однолетний стебель (H, диаметром 4 мм) с широкими сердцевинной и корой (заточкована) легко изгибаем, многолетняя ветвь (I, диаметром 37 мм) из-за сильно увеличенной древесинной части существенно прочнее на изгиб, **K, L** — у лиан (для примера здесь *Aristolochia macrophylla*) можно наблюдать противоположную тенденцию развития: молодые оси (K, однолетний, самоподдерживающийся «ищущий побег» диаметром 5 мм) прочны на изгиб благодаря периферической колленхиме и расположенному под ней замкнутому кольцу склеренхимы (черное), в то время как более старые оси (L, 14-летняя, диаметром 30 мм) гибки вследствие фрагментированного расположения периферических механических тканей и образования мягкой древесины с широкими лучами и широкопросветными сосудами (ср рис 4 49, C)

относительно низкорослым, травянистым растениям, поскольку существует опасность их надлома (у злаков она исключается благодаря массивным узлам) и невозможно интенсивное ветвление (соломины злаков — кроме соцветий — большей частью неветвящиеся). Кроме того, была бы мала способность гасить напряжения, которая прежде всего важна для деревьев и для которой имеет значение центральная часть оси. Далее было обнаружено, что в периферических областях стволов деревьев ткани пребывают в состоянии напряжения растяжения, которое компенсировано напряжением сжатия в центре ствола. Тем самым меньшая прочность древесины на сжатие уравнивается прочностью ее на растяжение — что лишь в ограниченной мере было бы возможно в полых цилиндрических стволах. У лиан, старым стеблям которых, очевидно, не нужно быть устойчивыми к изгибам, а, наоборот, следует быть гибкими, часть препятствующей изгибанию ткани «возвращается» на периферию стебля в ходе его вторичного утолщения. У корней, которым требуется прочность не на изгиб, а на растяжение, реализована с самого начала **конструкция каната**¹, т. е. все механические элементы сосредоточены в центральном цилиндре, который окружен паренхимой (см. рис. 4.77).

Реализованные в эволюции организмов решения проблем предполагают использовать и в технике (**бионика**). Действительно, на этом пути можно получить важные технические решения. Однако приходится принять во внимание, что биологические конструкции в целом оптимизированы по структуре, а технические, напротив, оптимизированы по материалу.

3.2.4. Проводящие ткани

Чтобы переместить в организме растворенные вещества на клеточные, микроскопиче-

¹ Конструкцию каната имеют стебли лиан, в которых отдельные тяжи жестких тканей пронизывают массив мягкой ткани. Располагающиеся в толще грунта корни не испытывают напряжений растяжения. — *Примеч. ред.*

ские, расстояния достаточно диффузии, вызванной термическим движением частиц в растворе. Однако эффективность диффузии уменьшается пропорционально квадрату расстояния (см. 6.3.1.1 и 6.3.1.2). Уже внутри таких особенно крупных клеток, как корневые волоски, клетки междоузлий харовых (см. рис. 5.9; 11.10б, А) и т. п., одной диффузии недостаточно, ее дополняет движение цитоплазмы. Наконец, у еще более крупных многоклеточных организмов, как растений, так и животных, развиваются особые проводящие системы, в которых поддерживаются направленные потоки веществ. В то время как у животных потоки идут в межклеточных пространствах (полости тела, кровеносные сосуды), у высших растений образуются особые клетки, в которых текут жидкости. Эти очень глубоко и терминально дифференцированные (т. е. не способные более к какому-либо дальнейшему развитию) клетки объединены в проводящие пучки. **Проводящие пучки** в листьях можно видеть невооруженным глазом как «нервы», или «жилки». В корнях проводящие ткани собраны в единый центральный цилиндр.

Во всех проводящих системах существуют две различные ткани. В **лубе (флоэме, лептоме)** (от греч. *phloios* — луб, кора; *leptos* — тонкий, мягкий) органические соединения транспортируются по живым, хотя и безъядерным, клеткам с тонкими, неодревесневшими оболочками. В **древесине (ксилеме, гадром)** (от греч. *xulon* — древесина; *hadros* — твердый, жесткий) вода с растворенными минеральными питательными веществами от зон всасывания корней перемещается по отмершим, полым трубковидным клеткам или трубкам из многих клеток с крепкими, одревесневшими оболочками в листья, где она выделяется в ходе транспирации или гуттации (транспирационный ток, см. 6.3.5). Как во флоэме, так и в ксилеме клетки прозенхимные и ориентированы в проводящих пучках продольно. При этом продольно связанные ряды клеток составляют проводящие пути.

3.2.4.1. Флоэма

На рис. 3.22 и 3.23 показаны разные формы проводящих элементов флоэмы. Эволюционно исходны и низкоэффективные **ситовидные клетки**. Они узкопросвет-

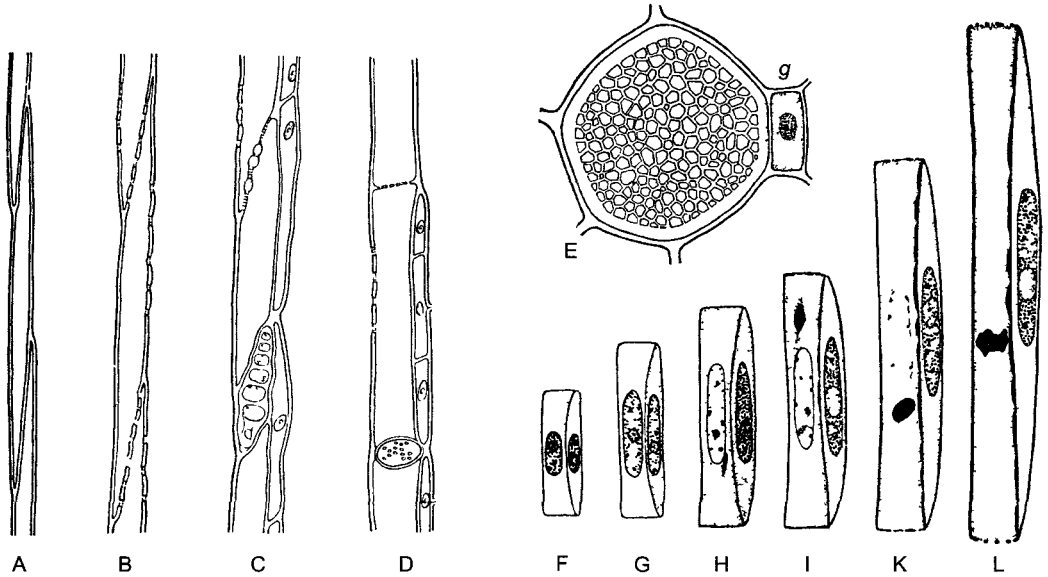


Рис. 3.22. Элементы флоэмы (А—D — по W Zimmermann, E — по H Fitting, F—L — по A Resch)

Эволюционно исходны прозенхимные клетки без какой-либо особенной структуры клеточных стенок (например, *Rhynia*, **A**) У плауновидных возникли примитивные ситовидные поля (**B**), в дальнейшем филогенезе образовались ситовидные клетки с ситовидными каналами (например, пасленовые, **C**) и, наконец, ситовидные пластинки с ситовидными каналами (например, у тыквенных, **D**) (У всех покрытосеменных растений есть ситовидные трубки с простыми (у тыквенных) или сложными (пасленовые) ситовидными пластинками, а не ситовидные клетки Ситовидные клетки свойственны голосеменным и сосудистым споровым растениям, включая, вероятно, и *Rhynia* — *Примеч ред*) **E** — *Cucurbita pepo*, поперечный срез ситовидной трубки с ситовидной пластинкой и сопровождающей клеткой *g* (600х) (Ситовидная пластинка и сопровождающая клетка располагаются на разных уровнях и не могут попасть на один срез — *Примеч ред*) **F—L** — развитие членика ситовидной трубки и сопровождающей клетки у бобов *Vicia faba* (**F** — неравное деление клетки, **I—L** — растворение ядра и тонопласта в членике ситовидной трубки)

ны и соединяются сильно скошенными конечными стенками¹ с соседними ситовидными клетками клеточного ряда Эти стенки (а также боковые, контактирующие с другими ситовидными клетками) пронизаны увеличенными плазмодесмами, которые здесь обозначают как **ситовидные каналы**² Каналы располагаются группами —

¹ Ситовидные клетки имеют веретеновидную или уплощенно-веретеновидную форму, и конечных стенок у них нет — *Примеч ред*

² Ситовидный канал представляет собой не просто крупную плазмодесму, а результат закономерного преобразования исходной плазмодесмы, включающий сложную реорганизацию прилегающей части клеточной стенки — *Примеч ред*

ситовидными полями, облик которых послужил основой их названия У многих покрытосеменных такая примитивная проводящая система развилась в систему непрерывных ситовидных трубок из продольно вытянутых клеток большего диаметра с несущими ситовидные поля косыми или поперечными стенками — **члеников ситовидных трубок** В наиболее высокоразвитых типах флоэмы, присущей вьющимся и лазающим растениям, поперечные конечные стенки члеников представляют собой простые ситовидные пластинки с особенно крупными ситовидными каналами

Ситовидные клетки и членики ситовидных трубок имеют живые протопласты

с немногими митохондриями и пластидами, содержащими крахмал или белки (см рис 11 167) Клеточное ядро и тонопласт, диктиосомы и рибосомы рано растворяются, цитоплазма и клеточный сок смешиваются (одно из немногих исключений из правила компартиментализации, см бокс 2 3) Эндоплазматический ретикулум превращается в так называемый «ситовидный ретикулум», состоящий из разветвленных трубочек и гладких, складчатых цистерн Характерным компонентом зрелых ситовидных элементов являются филаменты или трубочки из **Ф-белка** (флоэмный белок) Будучи безъядерными, нежными клетками, ситовидные элементы живут недолго, большей частью они деградируют к концу вегетационного периода и у многолетних растений заменяются новыми У многолетних однодольных, например у пальм, они могут оставаться живыми годами Как и плазмодесмы, ситовидные каналы в период покоя закрываются каллозой В перерезанных или поврежденных ситовидных трубках настоящих двудольных и некоторых однодольных входят ситовидные каналы, закупоренные пробками из Ф-белка или фрагментов члнувших пластид

У покрытосеменных к каждому членику ситовидной трубки примыкает одна (редко больше) более мелкая, содержащая ядро и много митохондрий сопровождающая клетка(и) (см рис 3 23) Эти напоминающие железистые клетки связаны с члениками ситовидных трубок многочисленными плазмодесмами Они обеспечивают обмен веществ безъядерных проводящих элементов Например, Ф-белок (как образующий филаменты ФФ1, 80—120 кДа, так и его более мелкий сопровождающий протеин ФФ2) синтезируется в сопровождающих клетках и немедленно передается в членики ситовидных трубок, где образуются сначала высокоупорядоченные белковые тельца, которые позже распадаются на отдельные филаменты Вторая важная функция сопровождающих клеток — это контролируемая загрузка и разгрузка ситовидных трубок Это также проявляется в особенных структурных признаках или у них образуется осо-

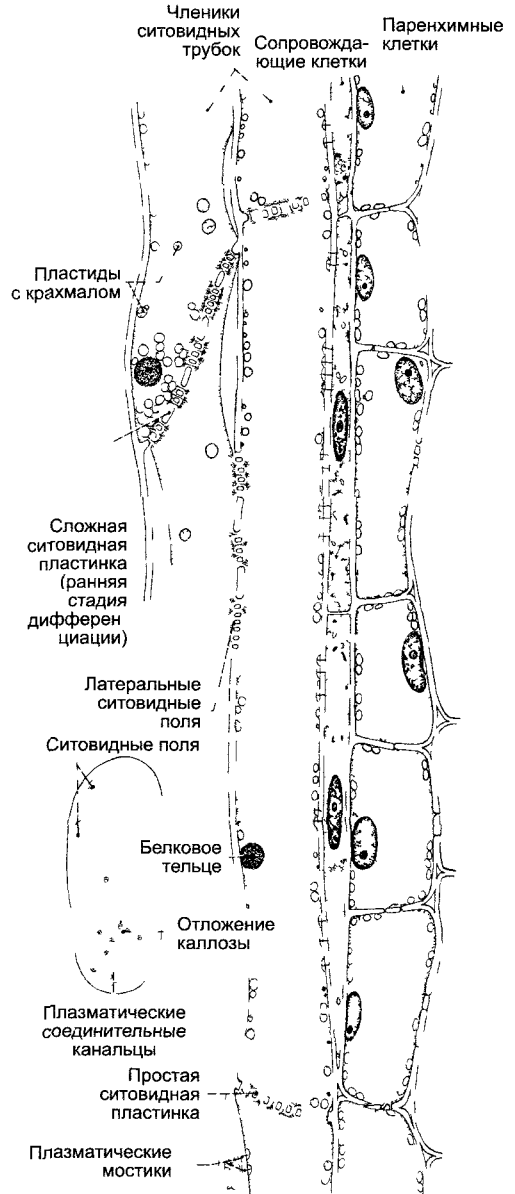


Рис. 3.23. Членик ситовидной трубки с сопровождающими клетками и флоэмной паренхимой у *Passiflora coerulea* (по R Kollmann)

Слева сложная ситовидная пластинка с пятью ситовидными полями (750х)

бенно много плазмодесм с соседними клетками (внутриплазматический = симпластический тип, преимущественно у

субтропических и тропических растений) или поверхности клеток увеличиваются за счет лабиринта клеточной оболочки (см. рис. 3.27; внеплазматический = апопластический тип, у растений умеренных и холодных зон).

У покрытосеменных комплекс из членика ситовидной трубки и сопровождающих клеток возникает из единой материнской клетки путем ее неравного деления. Ситовидные клетки голосеменных и папоротников не имеют сопровождающих клеток. Однако у этих растений есть богатые белками паренхимные клетки, которые также тесно связаны с ситовидными клетками, как сопровождающие клетки с члениками ситовидных трубок, хотя они в противоположность последним возникают из разных материнских клеток. Эти клетки называют белковыми клетками, или **клетками Страсбургера**.

3.2.4.2. Ксилема

Транспирационный ток (см. 6.3.5) движется по трубковидным клеткам, протопласты которых по достижении функциональной зрелости отмирают и исчезают вследствие саморастворения (автолиза) — выразительный пример запрограммированной смерти клеток (апоптоз) у растений. Остаются только одревесневшие, пронизанные окаймленными порами клеточные оболочки. Есть два типа водопроводящих «трахеальных» элементов: трахеиды и сосуды. **Трахеиды** — это вытянутые в длину, узкопросветные отдельные клетки с очень косыми конечными стенками, пронизанными множеством пор для сообщения с соседними в продольном направлении трахеидами¹ (см. рис. 2.75, С—F). Тяжи трахеид оказывают относительно высокое сопротивление потоку раствора. Существенно меньше оно в широкопросветных, укороченных **члениках сосудов**, у которых конечные стенки сильно перфорированы или вообще лизированы (рис. 3.24). Более крупный диаметр сосудов (от 60 до более

700 мкм) — они чаще всего различимы невооруженным глазом как «поры древесины» — связан с тем, что молодые кле-

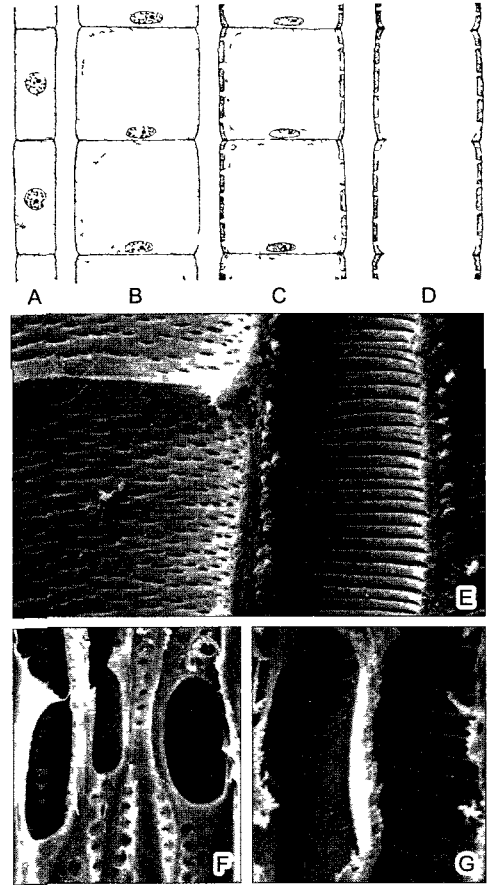


Рис. 3.24. Сосуды (A—D — по E W Sinnott; E — СЭМ-микрoграфия W. Barthlott; G — СЭМ-микрoграфия S. G. Sombert).

A—D — развитие многочленного сосуда из одного ряда клеток путем их увеличения (полиплоидизация, вакуолизация), образования одревесневших утолщений оболочек, растворения поперечных стенок и отмирания протопластов (150×); **E** — по типу утолщений оболочки различают точечные (слева) и спиральные (справа) сосуды, продольный разрез через проводящий пучок тыквы (360×); **F** — широкопросветные поры между члениками сосудов; пористые сосуды в древесине бузины *Sambucus nigra* (500×); **G** — лестничная перфорационная пластинка в точечном сосуде древесины березы (1300×)

¹ Трахеиды имеют веретеновидную форму, и у них нет конечных стенок. — *Примеч. ред.*

ники сосудов вследствие полиплоидизации своих ядер (8—16 n) растут в ширину, прежде чем их клеточные оболочки потеряют способность к росту из-за формирования утолщенных вторичных оболочек.

Лигнификация оболочек трахеид и членников сосудов предотвращает коллапс этих трубчатых клеток, в которых при интенсивной транспирации развивается отрицательное давление. Поэтому при перерезании побегов в сосуды засасывается воздух. Так как спиральные сосуды, кроме того, еще и структурно похожи на проводящие воздух трахеи насекомых, для них раньше использовали вводящее в заблуждение название «трахеи» (М. Malpighi, 1628—1694, один из основоположников анатомии растений) (от греч. *trachelos* — воздушные трубки).

Особенно простые водопроводящие элементы встречаются у листовых мхов; их стебли содержат центральный тяж из продольно вытянутых клеток без содержимого с утолщенными оболочками (гидроидов). У папоротников и голосеменных преобладают трахеиды, диаметр которых больше, а сопротивление конечных стенок потоку уменьшено из-за их косого расположения и наличия пор. Разделение функций проведения и опоры произошло в эволюции позже. У голосеменных еще преимущественно трахеиды слагают несущий ствол. Сосуды в эволюции возникли многократно и независимо в разных таксонах. Они встречаются уже у некоторых папоротников и голосеменных, но особенно широко представлены у покрытосеменных. У сосудов осталась только функция проведения, а функцию опоры осуществляет собственно механическая ткань из древесинных волокон (волокон либриформа). Конечно, и в древесине покрытосеменных, например у листовых деревьев наряду с сосудами еще встречаются трахеиды, а в развитии проводящего пучка в общих чертах повторяется эволюция водопроводящих элементов. Очень совершенные сосуды имеются у лиан. Они очень большого диаметра, и на протяжении до 10 м по длине стебля все поперечные стенки лизированы, в то время как обычно отдельные поперечные стенки остаются на расстоянии от нескольких сантиметров до 1 м, вероятно, для снижения опасности массовой эмболии. Особо высокая проводимость воды проводящими тканями лиан объясняется телеономически тем, что они как лазящие растения не образуют прямостоячий ствол (они нуждаются в расте-

нии-опоре, скалах или стенах), но по своим тонким стеблям все-таки должны обеспечить водой крону, объем которой сопоставим с объемом кроны дерева.

3.2.4.3. Проводящий пучок

В корнях, стеблях и листьях проводящие ткани располагаются в виде проводящих пучков (от лат. *fasciculi* — пучочки). При этом собственно проводящая ткань часто снаружи укреплена тяжами склеренхимных волокон и окружена эндодермой. В свою очередь, проводящие пучки в стеблях и листьях образуют сетчатую структуру, в то время как каждый корень имеет в центральном цилиндре единственный радиальный проводящий пучок, который собственно представляет собой комплекс

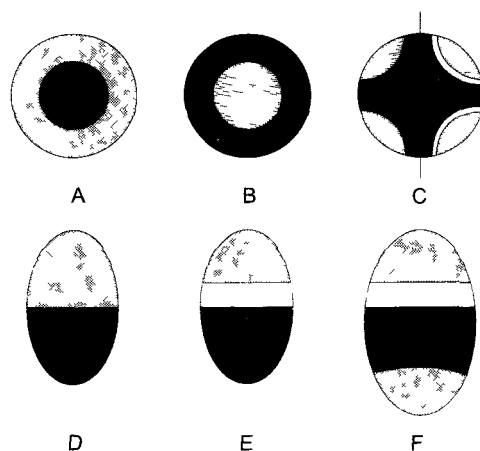


Рис. 3.25. Типы проводящих пучков

Расположение ксилемы (черная), флоэмы (крап) и камбия (белый) на поперечных срезах: **A** — концентрический проводящий пучок с внутренней ксилемой (амфикрибральный пучок), **B** — то же с внешней ксилемой (амфибазальный пучок); **C** — радиальный проводящий пучок с внутренней ксилемой и в данном случае — с четырьмя ксилемными участками (тетрархный пучок) развит в центральном цилиндре корней; на левой половине «закрытый» (однодольные), на правой половине «открытый» (магнолиды и настоящие двудольные); **D—F** — коллатеральный проводящий пучок: **D** — закрытый (однодольные); **E** — открытый (большинство настоящих двудольных); **F** — биллатеральный открытый (например, у тыквы)

пучков. По расположению флоэмы и ксилемы можно различить концентрические и коллатеральные пучки (рис. 3.25). **Концентрические пучки** с внутренней ксиле-

мой присущи папоротникам, а с внешней ксилемой — подземным побегам одностолбчатых. Намного чаще встречаются **коллатеральные пучки** (хвощи, голо- и по-

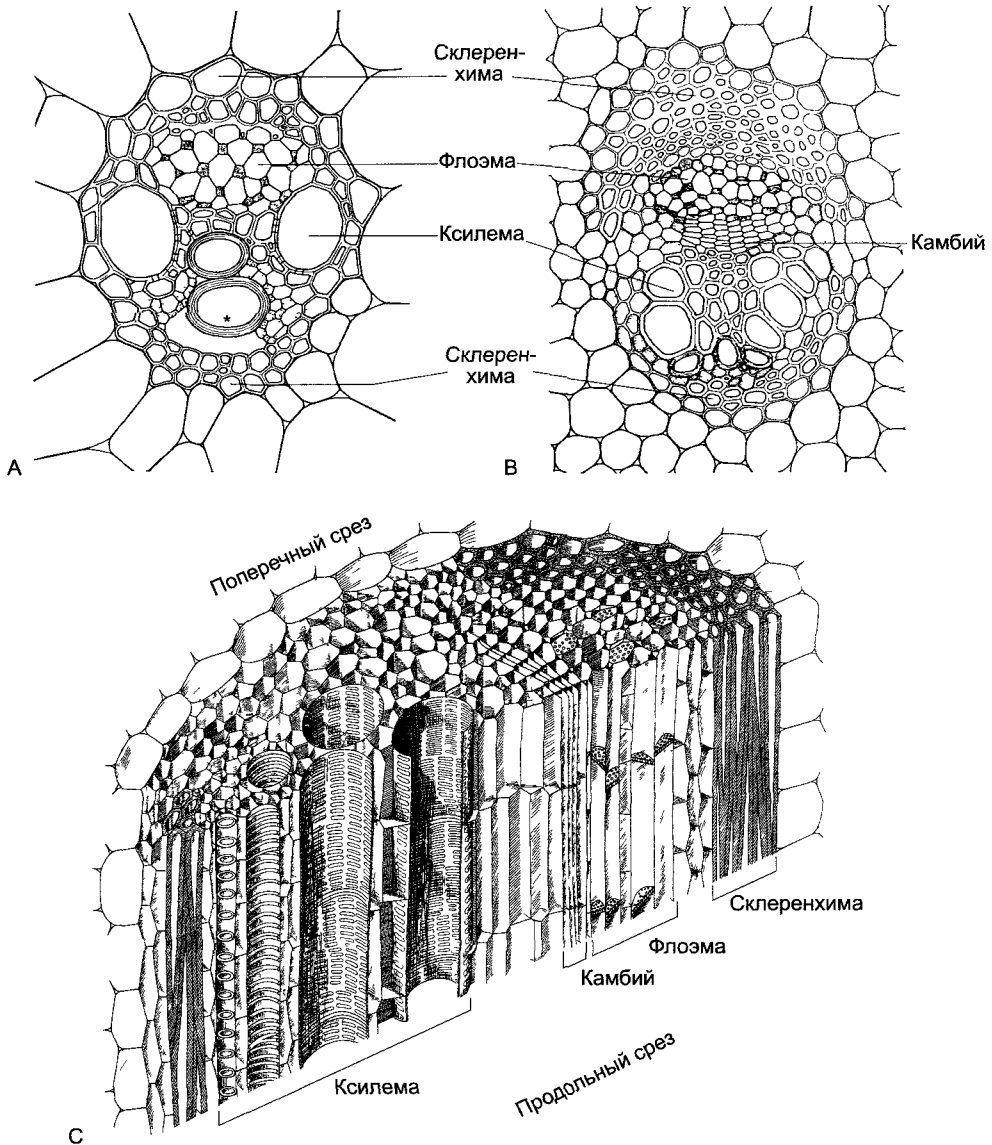


Рис. 3.26. Коллатеральный проводящий пучок (A, B — по D. von Denffer, C — по K. Magdefrau).

A — поперечный срез закрытого коллатерального пучка кукурузы *Zea mays*, в протоксилеме кольчатый сосуд (*), разорванный при растяжении соседней паренхимы (ср рис. 4.42); **B** — поперечный срез открытого коллатерального пучка лютика ползучего *Ranunculus repens*, **C** — трехмерное изображение открытого коллатерального пучка (все около 200×)

крытосеменные) (рис. 3.26; лат. *collateralis* — бок о бок). При этом в осях древесинная часть всегда располагается внутри, в горизонтальных листьях — сверху. Особый тип — биколлатеральный проводящий пучок с двумя тяжами флоэмы; подобные пучки встречаются, например, у пасленовых и туквенных. Если древесина и луб непосредственно граничат друг с другом, то говорят о **закрытом проводящем пучке** (рис. 3.26, А). Он состоит целиком из постоянных тканей. Этот тип пучка характерен для однодольных, что имеет важные следствия для роста этих растений (см. бокс 4.3). Напротив, большинство пучков голосеменных и покрытосеменных **открытые**, т. е. между флоэмой и ксилемой находится слой меристемы — **пучковый камбий**. На поперечном срезе он заметен благодаря регулярному расположению весьма тонкостенных клеток (рис. 3.26, В, С). Пучковый камбий играет решающую роль при вторичном утолщении стеблей.

В коллатеральном пучке флоэма в целом развивается снаружи внутрь, ксилема — от внутренней границы пучка наружу, до его середины. Вследствие этого самые старые проводящие элементы ксилемы — сравнительно мало дифференцированные инициали и соответственно возникшая из них протоксилема — расположены у внутреннего края древесины, а инициали луба и соответственно протофлоэма, — напротив, у внешнего края луба. Образованные позднее, полностью дифференцированные и функционально полноценные проводящие ткани метаксилемы и метафлоэмы расположены в середине пучка или соответственно рядом с пучковым камбием.

3.2.5. Железистые клетки и ткань

Железистые клетки образуют определенные вещества — секреты (лат. *secregere* — отделять, выбрасывать), которые выделяют наружу. В других случаях в качестве **эксcretов** выбрасываются шлаки обмена веществ, балластные или вредные вещества (см. 6.18). Вообще, секретами считают выделения, которые необходимы самому организму, в то время как эксcretы

принесли бы вред, если бы их не удалось удалить. Секреты образуются в цитоплазме железистых клеток, где обильно развиты эндоплазматический ретикулум и/или аппарат Гольджи. Ядра железистых клеток сравнительно крупные. Напротив, вакуум выражен довольно слабо, если только он не служит местом накопления секрета/эксcreта. Продукты железистых клеток часто аккумулируются в неплазматических пространствах, главным образом в вакуолях (внутриклеточная секреция/эксcreция: «секреторные клетки», например млечники и идиобласты с оксалатом; см. ниже). Однако чаще всего секрет/эксcreт выделяется в апопласт, чему нередко способствует заметное увеличение поверхности (рис. 3.27). При этом возможно накопление секрета/эксcreта внутри растения (во вместилищах секрета или смоляных ходах) или же выделение его в окружающую среду (пахучие вещества, нектар).

Железистые клетки у растений обычно встречаются поодиночке, реже несколько или много железистых клеток объединены в локализованную железистую ткань (см. рис. 3.28; 3.30). Крупных желез тела, сравнимых с железами животных, у растений нет. С другой стороны, функциональное многообразие желез растений отражает огромный масштаб вторичного обмена веществ. В конце концов все это — следствия открытой организации тела растения. Многообразие секретов/эксcretов соответствует разнообразию функций, в которых они задействованы. Важнейшие примеры:

- **Защита растения:** многие секреты ядовиты (алкалоиды, стероидные гликозиды), горькие на вкус или действуют как аллергены. Рост грибов подавляют фенольные дубильные вещества и терпеноиды, у животных секреты растений вызывают отвращение или нарушают обмен веществ или развитие (см. 6.16; 9.4.1). С помощью млечного сока, камедей и смол, изливающихся при повреждениях, растения могут дезинфицировать и быстро затягивать раны.

- **Привлечение животных:** эфирные масла и тому подобные пахучие вещества, часто образуемые в железистой ткани особых осмофоров, играют роль в опылении и распространении семян. Нектарные железки (нектарники) вознаграждают животных, которые необходимы

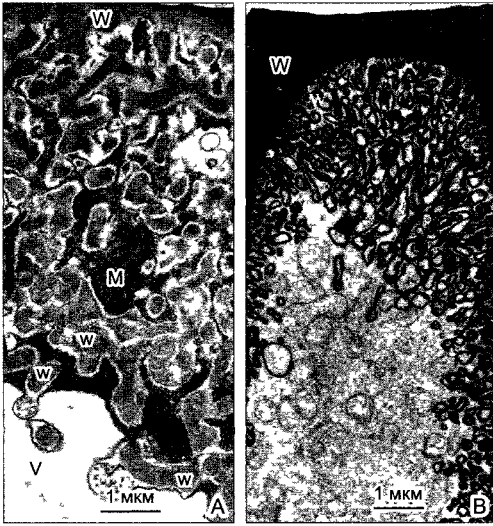


Рис. 3.27. Протуберанцы клеточной оболочки и апикальный лабиринт в клетках нектарников (электронные микрографии E. Schnepf и P. Christ).

Для многих железистых клеток типично увеличение поверхности в том месте, где происходит секреция веществ: **А** — лабиринт оболочки клетки нектарника на околоцветнике *Gasteria*; отходящие от апикальной клеточной стенки *W*, где выделяется секрет, многочисленные протуберанцы *w* почти достигают вакуоли *V*. Митохондрии *M* в лабиринте клеточной стенки поставляют энергию для активного транспорта секрета. Передаточные клетки (см. 6.18) сходным образом увеличивают поверхность клеточных мембран при помощи лабиринта клеточных стенок; **В** — апикальная область нектарника *Asclepias curassavica* с бесчисленными складками клеточной мембраны, которые выявлены при помощи специального контрастирования углеводов секрета

растению. Большой частью нектарники локализованы в цветках, но имеются и внецветковые (экстрафлоральные) нектарники. Их сахаросодержащим секретом питаются, например, насекомые, которые (как муравьи или термиты) являются биологическими врагами насекомых-вредителей. Некоторые насекомоядные растения (см. бокс 4.4, а также 9.1.2) привлекают жертв и ловят их при помощи блестящих выделений клейкой слизи и, наконец, химически переваривают их выделениями пищеварительных железок с последующим усвоением путем осмотического всасывания веществ (см. рис. 3.31).

- Специализированные выделительные клетки или выделительная ткань служат для экскреции. Наиболее известный пример — клетки с оксалатами, которые, связывая кальций, выводят его из обмена веществ и накапливают в своих вакуолях в виде кристаллов оксалата кальция¹ (см. рис. 2.61). Растения засоленных местообитаний, например морских побережий, имеют (подобно морским птицам) соляные железки для активного выделения связанных солей наружу.

- Пограничный случай между железками и нежелезками представляют структуры, осуществляющие интенсивный **дальний транспорт** собственных веществ. Клетки этого типа часто находятся в пограничной ткани: пропускные клетки эндодермы (см. рис. 3.18, В; 4.78, В), передаточные клетки обкладки пучка, лежащая под гидатодами бедная хлорофиллом «эпитема»; сходную функцию имеют сопровождающие клетки флоэмы покрытосеменных. Эти клетки часто вырабатывают вещества (которые выделяют однонаправленно, т.е. только в одну сторону) не самостоятельно, чем они отличаются от типичных железистых клеток (однако сравните также вышеупомянутые солевые железки). Однако в цитологическом отношении они обладают признаками железистых клеток (крупные ядра, плотная плазма, а также увеличенная посредством выростов оболочки поверхность).

Ряд избранных примеров, приведенных ниже, должен дать представление о разнообразной структуре и функциях железок у растений.

3.2.5.1. Млечники

Некоторые растения при повреждении выделяют млечный сок. Общеизвестные примеры — виды молочая, одуванчик, фикус, чистотел, мак. Млечный сок соответствует клеточному соку или тонкоструйной плазме обильно разветвленной системы трубочек в теле растения. Эта система состоит из типичных выделительных клеток. Их необыкновенные размеры частично обусловлены многоядерностью (полиэнергидностью) гигантских клеток, которые пронизывают паренхиму как

¹ Главная функция этих клеток — выведение из метаболизма ядовитого оксалата, а не Са. — *Примеч. ред.*

нечленистые млечники (см рис 3 28, А) Подобные плазмодиальные млечники — они могут быть несколько метров длиной и вообще относятся к самым крупным клеткам — встречаются у многих молочаев, олеандра и фикуса (*Ficus elastica*) **Членистые млечники** — это, напротив, синцитии, они возникают путем слияния клеток после растворения первоначально существовавших поперечных стенок Млечники этого типа распространены у маковых (чистотел, *Chelidonium*, с желтым млечным соком, мак снотворный, *Papaver*

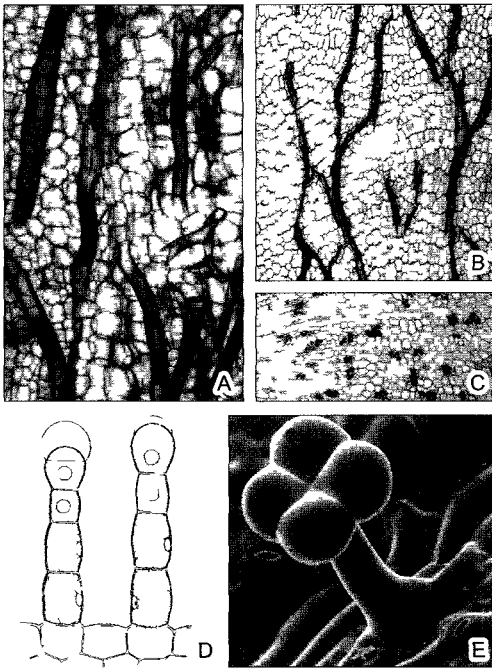


Рис. 3.28. Железистая ткань и железистые волоски (D — по D von Denffer E — СЭМ-микрoграфия W Barthlott)

А — нечленистые млечники в паренхиме первичной коры молочая (*Euphorbia*) (50×), **В, С** — членистые млечники козельца *Scorzonera purpurea* на продольном и поперечном срезах корня (25×) **Д** — железистые волоски черешка листа первоцвета *Primula obconica*, секрет скопившийся между клеточными стенками и кутикулой может быть причиной зудящей экземы (80×) **Е** — железистый волосок *Uncarina* из семейства Pedaliaceae с четырехклеточной головкой (250×)

somniferum, как источник опиума, содержащий морфин смеси алкалоидов), у сложноцветных с язычковыми цветками (*Taraxacum*, *Scorzonera*, рис 3 28, В, С, латук, *Lactuca* из-за них получил свое название от лат *lac* — молоко) и многих молочайных (например, гевея, *Hevea brasiliensis*)

3.2.5.2. Смоляные ходы и вместилища выделений

В то время как млечный сок находится в млечниках, в схизогенных межклеточных полостях накапливается вязкая смесь терпеноидов (эфирных масел), называемая смолой, или бальзамом (рис 3 29) Эти смоляные ходы (каналы) выстланы железистым эпителием Как и млечники, смоляные ходы представляют собой разветвленную систему сильно вытянутых трубочек, из которой при ранениях вытекает смола На воздухе она застывает и дезинфицирует и закрывает рану

Смоляные ходы распространены главным образом у хвойных Смолу некоторых видов применяют в промышленности (терпентин и соответственно терпентиновое масло, канадский бальзам) Янтарь представляет собой окаменевшую смолу У покрытосеменных смола встречается редко

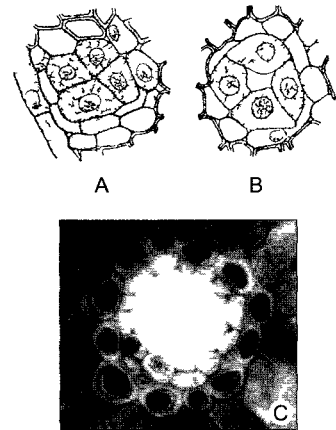


Рис. 3.29. Смоляные ходы (А, В — по W H Brown)

А В — схизогенное возникновение смоляного хода с крупноядерным железистым эпителием в древесине сосны (250×) **С** — смоляной ход в хвойнке сосны, железистый эпителий отграничен от мезофилла обкладкой (все 250×)

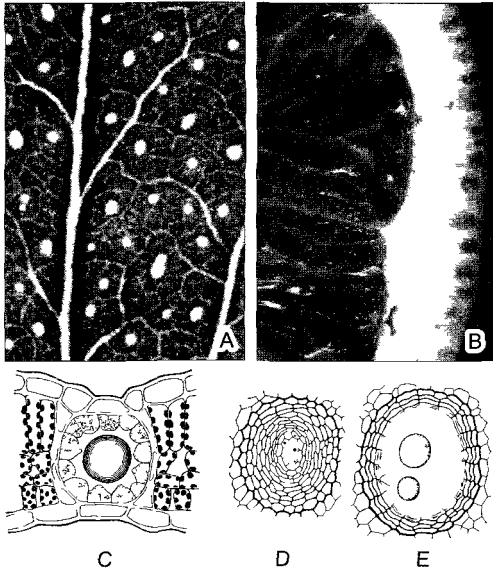


Рис. 3.30. Вместилище масел (B — по G Haberlandt, D, E — по A Tschirch)

A, C — схизогенные вместилища масел у *Hypericum perforatum*, внешний вид (A, 2×) и поперечный срез листа (C, 50×), **B, D, E** — вместилища масел в наружном слое кожуры плода апельсина (B, 2×) и лизигенное их образование у *Citrus limon* (D, E, 25×)

Эфирные масла образуются у большинства высших растений, однако часто их количество так мало или летучие секреты так быстро выделяются наружу, что никаких особых скоплений не образуется. Так, многие листочки окопников в клетках эпидермы или мезофилла содержат капельки эфирных масел, которые при соответствующей температуре испаряются и улетучиваются наружу (запах цветков роз, фиалок, жасмина). Но у многих видов жидкие эфирные масла накапливаются в схизогенных или лизигенных **вместилищах** (рис 3.30). Примеры — виды зверобоя (*Hypericum*) и эвкалипта (*Eucalyptus*) (схизогенные вместилища), а также лизигенные вместилища в кожуре плодов цитрусов (*Citrus*)

3.2.5.3. Головчатые волоски и железистые эмергенцы

На концах волосков и эмергенцев часто сидят железистые клетки или их группы (см рис 3.28, D, E, 3.14, D). Так как железистые клетки (или же железистая ткань) округлые и толще, чем ножка волоска/эмергенца, возникает впечатление головок на тонких шейках,

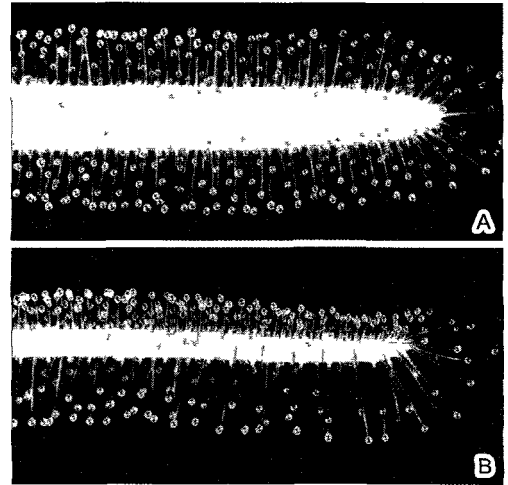


Рис. 3.31. Скопления ловчей слизи на головках железистых эмергенцев у насекомоядного растения росянки *Drosera cuneifolia* (см. бокс 4.4) Билатерально симметричный дорсовентральный лист сверху (**A**) и сбоку (**B**) (2,5×)

чем и обусловлено их название. У «сидячих» железок ножки нет. Секрет (обычно эфирное масло) скапливается между клеточной стенкой и кутикулой той и вследствие своей липофильности может испаряться сквозь отстоящую кутикулу. В других случаях кутикула разрывается и высвобождает гидрофильный секрет (рис 3.31) (содержащая полисахариды ловчая слизь у росянки, *Drosera*), протеинсодержащие секреты пищеварительных железок у насекомоядных растений)

4

Морфология и анатомия листочтебелыных растений

4.1. Морфология и анатомия	227
4.1.1. Гомология и аналогия	230
4.1.2. Побег (кормус) и таллом	233
4.2. Побег	238
4.2.1. Продольная структура побега ..	240
4.2.2. Листорасположение	243
4.2.3. Корневище	248
4.2.4. Жизненные формы	249
4.2.5. Ветвление побега	251
4.2.5.1. Дихотомическое и пазушное ветвление	251
4.2.5.2. Пазушные системы ветвления	251
4.2.5.3. Соцветия	256
4.2.5.4. Жизненные формы древес- ных растений: кустарник и дерево ..	258
4.2.5.5. Метатопия, каулифлория, придаточные побеги, выводковые почки	259
4.2.6. Особые функции и приспособи- тельные формы	261
4.2.7. Анатомия стебля: первичное строение	266
4.2.7.1. Развитие	266
4.2.7.2. Первичное строение	267
4.2.7.3. Первичное утолщение	271
4.2.8. Вторичное строение стебля ...	272
4.2.8.1. Функциональное значение вторичного утолщения	272
4.2.8.2. Камбий, древесина и луб	272
4.2.8.3. Вторичное утолщение у однодольных	275
4.2.8.4. Древесины	275
4.2.8.5. Древесина голосеменных ...	276
4.2.8.6. Древесина покрытосемен- ных	278
4.2.8.7. Заболонь и ядровая древе- сина	282
4.2.8.8. Луб	283
4.2.8.9. Кора	284
4.3. Листовые органы. Строение и метаморфозы	288
4.3.1. Типичный лист	288
4.3.1.1. Расчленение и симметрия ..	288
4.3.1.2. Развитие и особые формы листьев	293
4.3.1.3. Анатомия	295
4.3.2. Листовая серия	297
4.3.3. Видоизменения листьев	300
4.3.3.1. Метаморфозы	300
4.3.3.2. Ксероморфные листья	301
4.3.3.3. Листья эпифитов	303
4.4. Корни	306
4.4.1. Корневые системы	307
4.4.2. Анатомия корня	309
4.4.2.1. Первичное строение	309
4.4.2.2. Боковые корни	316
4.4.2.3. Вторичное строение	317

В предыдущих главах клетки были рассмотрены как элементарные единицы жизни и конструктивные элементы тканей. В многоклеточном организме каждая клетка также является элементарной единицей живого, но не отдельным организмом. Морфологическое строение многоклеточного организма столь же отличается от его клеточной структуры, как архитектура здания — от устройства кирпичей

и других строительных деталей. Можно заниматься морфологией, вообще не имея представления о клетках (что долго и делали). Сложное внешнее строение организма можно представить себе и без дифференциации его тела на отдельные клетки (см. бокс 4.1; рис. 4.1; 11.73, D; 11.91, а также раздел 2.2.3.6). Однако редкость крупных одноклеточных существ и огромное разнообразие многоклеточных орга-

низмов ясно показывают, что многоклеточность представляет собой лучшую основу для эволюции более крупных организмов, чем увеличение и усложнение структуры одной клетки. Формирование многоклеточных организмов предполагает не только увеличение массы и агрегацию, но и упорядоченную дифференциацию первоначально одинаковых клеток. Дифференциация и функциональная специализация генетически одинаковых клеток организма (**соматических клеток**, от греч. soma — тело) основывается на дифференциальном активировании генов (см 2.2.3; 7.2.2.3); каждой возникающей клетке передаются сигналы с информацией о направлении ее последующей дифференциации. Многоклеточный организм возникает как гармоничный ансамбль всех составляющих его клеток и межклеточных сигналов (см. 7.4). Тем самым в качестве биологической единицы выступает уже не отдельная клетка, а надклеточный функциональный «союз» многоклеточного вегетативного тела, так называемая **бластема** (от греч. blastema — структура; росток,

побег). Именно системная целостность отличает многоклеточный организм, или бластему, от простого объединения клеток (**ценобия**, см. раздел 5 1).

Соматические клетки являются элементами этого целого и выполняют ограниченное число функций. Они могут проявлять себя как элементарные организмы лишь после изолирования из бластемы. Нарушения межклеточных коммуникаций в многоклеточной системе приводят к ненормальным проявлениям роста и дифференциации, например к образованию опухолей

4.1. Морфология и анатомия

Сетчатка каждого глаза человека связана с головным мозгом примерно миллионом нервных клеток, а передающая способность оптического нерва у человека достигает 100 млн бит в секунду. Однако от простого созерцания к восприятию и умению различать ведет не только прекрасно развитый орган зрения, но и способность нервных центров обрабатывать

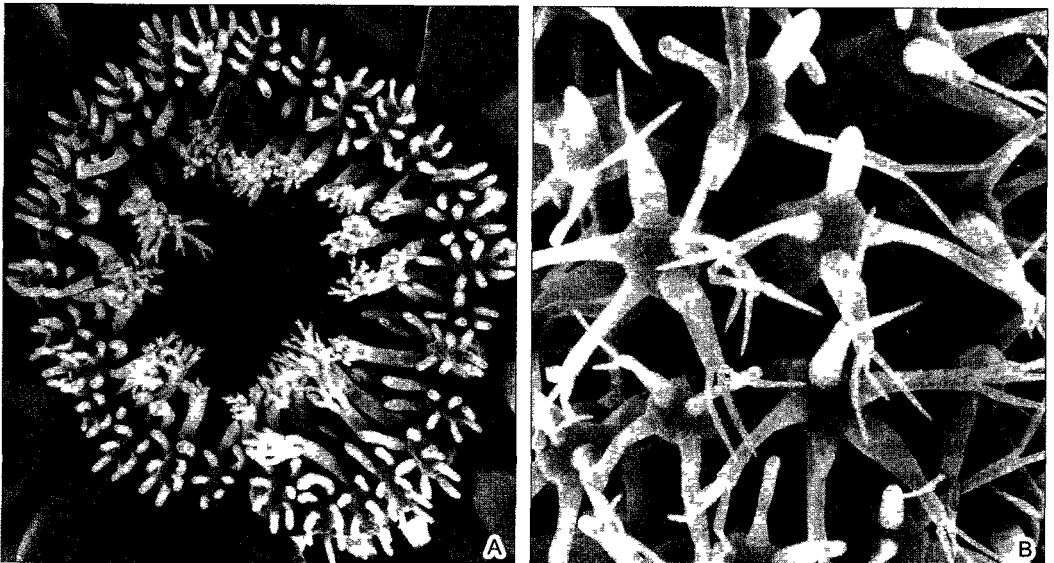


Рис. 4.1. Сложные структурные образования у сифональных водорослей — выросты на гигантских клетках *Dasycladaceae* (ср рис 11 92) (СЭМ-фотография S Berger)

A — зонтиковидная мутовка ветвей *Acetabularia polyphysoides*, **B** — мутовки веточек *Chlorocladus australasicus*

информацию. При этом понимание структуры объектов есть исходный пункт любого исследования природы, в особенности биологического

Макроморфология крупных и потому легко наблюдаемых кормофитов долгое время была единственной основой систематики и таксономии. Однако видимое лишь кажется понятным, и чтобы постигнуть проблему, необходима работа рассудка. В связи с этим вспомним А Шопенгауэра «Задача состоит не столько в том, чтобы увидеть то, что прежде никто не видел, сколько в том, чтобы в увиденном каждым распознать то, что никто не заметил». Вот изречение другого классика, И -В Гете, одного из основателей сравнительной морфологии, открывшего межчелюстную кость у человека (1784) «Что сложнее всего? То, что тебе кажется наиболее легким видеть глазами, что лежит перед тобой» («Метаморфозы растений», 1790)

В настоящее время исследование причинных взаимодействии в развитии многоклеточных организмов (см гл 7) происходит чрезвычайно быстрыми темпами благодаря успехам молекулярной биологии. Ранее было возможно лишь очень ограниченное понимание морфогенеза, так как задействованные в нем сигнальные вещества и рецепторы появлялись на короткое время и в крайне низких концентрациях. Более доступно было изучение связей между структурами/функциями и приспособлениями организмов к окружающей среде и особым условиям жизни. формы организмов возможно понять в рамках телеономического рассматривания исходя из их биологического значения и целесообразности

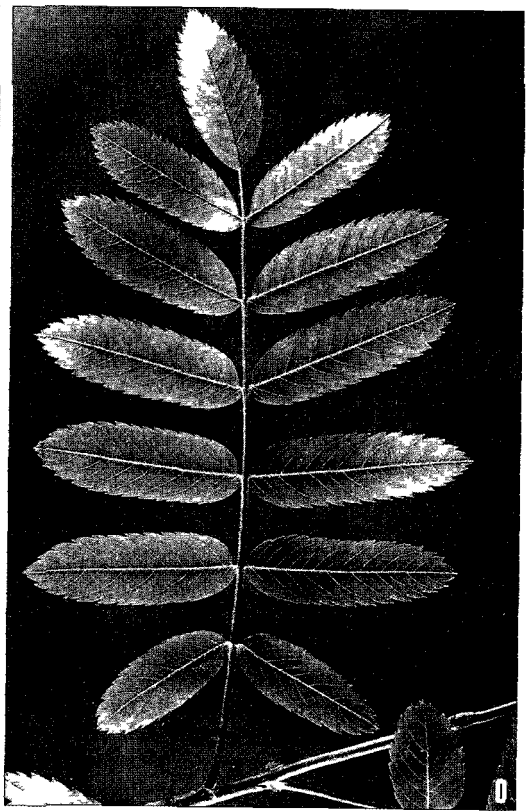
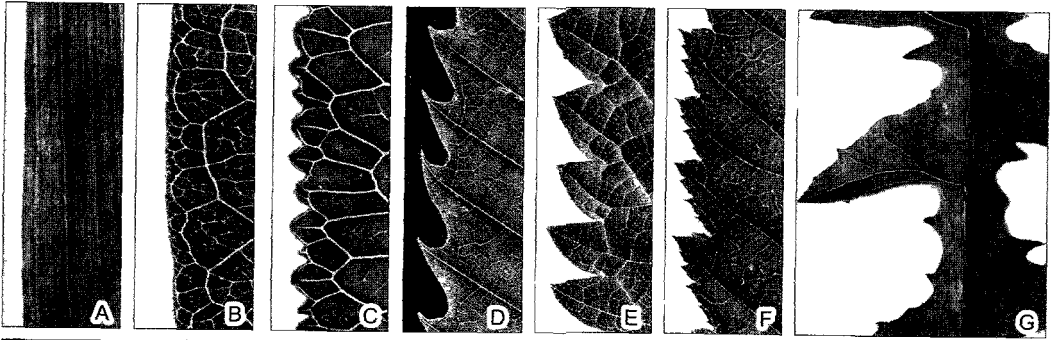
Этот принцип введен в ботанику более 100 лет назад в двух эпохальных, хотя первоначально и вызвавших большую полемику трудах «Механический принцип в анатомическом строении однодольных» С Швенденера (1874) и «Физиологическая анатомия растений» Г Габерландта (1884). С тех пор ткани растений, например, определяли не только по их структуре, но и по функциям (см гл 3). Выяснение функционального значения особенностей строения организма и ранее было ведущей темой наблюдений ученых (см работу К К Шпренгеля «Раскрытая тайна природы в строении и оплодотворении цветка», 1793). Но только эволюционная теория Ч Дарвина подвела научную основу под это направление исследований. Конечно, роль принципа экономической целесообразности в интерпретации строения организмов нередко преувеличивали. Особенно часто возникали ошибки из-за неверного представления о том, что естественный отбор сохраняет исключительно целесообразное и что поэтому живой мир должен быть устроен в высшей степени рационально и целесообразно. В действительности отбор допускает недолгое выживание и нецелесообразного — и это совсем иное понимание. Отбору как ограничительному принципу эволюции противостоят энтропийные процессы случайных наследственных изменении (мутации, рекомбинации, горизонтальный перенос генов) и симбиогенез. Они обусловили огромное видовое разнообразие и физиологическое, экологическое и морфологическое многообразие живого

Специфически морфологическим методом является типологический. Типы выявляют путем сравнения разных форм. Даже для больших систематических групп (родов, семейств и т.д.) при всей изменчивости и разнообразии входящих в них форм возможно определить константные



Рис. 4.2. Некоторые формы края листа и листовой пластинки

Край листа **A** — цельнокрайный (кукуруза, здесь, как почти у всех однодольных, цельнокрайность сочетается с параллельным жилкованием — проводящие пучки листа проходят параллельно его краю, 2,8×), **B** — цельнокрайность у двудольного травянистого многолетника гречишки японской (*Reynoutria japonica*) с сетчатым жилкованием листьев (параллельное жилкование не обязательно для цельнокрайности, 2,8×), **C** — городчатый (хрен деревенский, 2,8×), **D** — зубчатый (каштан посевной, натур величина), **E** — пальчатый (крапива, 1,7×), **F** — дваждыпальчатый (*Kernia*, 1,5×), **G** — струговидный (одуванчик, *Taraxacum officinale*, 0,7×). Форма листа **H** — лопастный лист (дуб черешчатый, *Quercus robur*, натур величина), **I** — перистосложный (рябина обыкновенная, *Sorbus aucuparia*, натур величина), **K** — пальчатолопастный лист (клен полевой, *Acer campestre*, 0,75×), **L** — пальчатосложный лист (лапчатка ползучая, *Potentilla reptans*, 0,75×)



и основополагающие особенности организации, которые и составляют **тип** соответствующей систематической единицы.

Еще И.-В. Гёте в этом же смысле использовал понятие «прообраз», впоследствии замененный понятием «план строения». Однако последнее слишком антропоморфно, что легко приводит к недоразумениям. Согласно В.Троллю, классику типологической морфологии предыдущего столетия, тип какой-либо группы организмов «можно выявить, но не показать». Тип представляет собой мысленный конструкт, абстракцию, основанную на выявлении общего, т.е. сходного в различных существах. Типологическая морфология не зависит от причинных и финалистских рассуждений. Она является основой составления «естественных» систем в биологии. Сама возможность выделения каких-либо морфотипов есть выражение иерархического филетического развития («родословных деревьев»). Показательно высказывание Ч.Дарвина о том, что морфология всегда означает вопрос о типе.

Для того чтобы описать все ныне живущие и сохранившиеся в ископаемом виде организмы, систематизировать и правильно называть их, разработана обширная терминология. Например, объяснения к рис. 4.2 дают нам представления о терминах, применяемых в описании листовых пластинок и их края. Определители растений содержат краткие сводки такой «прикладной морфологии».

Понятие «анатомия» (от греч. *anatempein* — резать, расчленять) имеет в ботанике несколько иной смысл, чем в медицине и зоологии. Чтобы увидеть скрытые в теле органы человека и животных, тела приходится разрезать в прямом смысле слова, чего совершенно не требуется для наблюдения поверхностно располагающихся органов большинства растений. Соответственно под **анатомией растений** понимают микроскопическое исследование расположения тканей в основных органах. Анатомия и макроморфология (органогрфия) растений тесно взаимосвязаны, и поэтому в этой главе рассмотрены совместно.

4.1.1. Гомология и аналогия

Сходство не всегда означает одинаковый морфогенез или эволюционное род-

ство. Наряду со сходствами, проистекающими от принадлежности к одному и тому же типу строения и тем самым — от родственных отношений (**гомология**), существуют сходства, обусловленные выполнением одних и тех же функций (**аналогия**): Гомология означает равнозначность зачатков, выражение сходной генетической информации, а аналогия, напротив, — выполнение одинаковых функций.

Например, в растительном и животном мире приспособления для воздушного полета возникали многократно и независимо. Все они основаны не на простой способности парить, а на использовании аэродинамических законов и образовании крыльев. Поэтому все крылья (насекомых, летучих рыб, птиц, летучих мышей и т.п.), крыловидные выросты плодов клена или семян видов рода *Zanonia* (см. рис. 11.194, D), равно как крылья самолетов и лопасти пропеллеров других летающих объектов, принципиально сходны, не будучи гомологичными друг другу. Обтекаемая форма быстро плавающих существ (и судов) также служит одной цели — уменьшить сопротивление среды. Такая форма свойственна некоторым бражникам, гаметам или даже огромным китам (аналогичное внешнее сходство которых с рыбами делает их «киторыбой»). В обиходной речи часто путают колечки и шипы (см. рис. 4.7), сходство которых обусловлено одинаковыми функциями (см. раздел 3.2.2.1).



Рис. 4.3. Филлокладии — уплощенные побеги в качестве «листьев» (фото W. Barthlott).

Ветвь иглицы *Ruscus aculeatus* с похожими на листья, несущими цветки боковыми побегами, вырастающими из пазух чешуйчатых листьев (натур. величина; ср. рис. 4.34)

Таким образом, если одинаковые потребности могут обуславливать сходство разных органов, то и, наоборот, гомологичные структуры становятся непохожими друг на друга из-за выполнения разных функций или приспособления к разным условиям внешней среды. Иллюстрацией тому служит различный вид одинаковых органов у одного и того же организма, например морфологическая вариабельность листьев на разных частях растений (рис. 4.5, 4.6; см. разделы 4.3.2, 4.3.3). Можно упомянуть также нетипичное функционирование/строение органов. Так, у некоторых растений боковые побеги с ограниченным ростом берут на себя функцию листьев (**филлокладии**; от греч. *phylon* — лист, *klados* — ветвь; рис. 4.3). Они имеют вид листьев, т.е. являются аналогом листа, но в действительности представляют собой укороченные побеги (гомологичны побегу). Побеговая природа филлокладиев проявляется в том, что, в отличие от настоящих листьев, они располагаются в пазухах чешуевидных или преобразованных в колючки листьев и могут нести цветки. У других растений роль листьев могут брать на себя воздушные корни (рис. 4.4). В этом случае они совсем не похожи на корни, но уплощенные и зеленые, как листья, вследствие наличия в их клетках хлоропластов. Такие превращения органов, обусловленные выполнением особых функций, в морфологии ра-

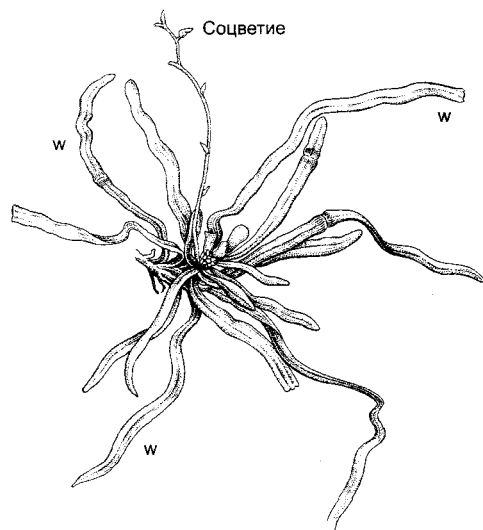


Рис. 4.4. *Taeniophyllum zolligeri* — одна из орхидей, живущая как эпифит на деревьях, с зелеными, лентовидными воздушными корнями (w), которые служат ассимилирующими органами (0,5×) (по К. Goebel)

стений называются **метаморфозами** (от греч. — превращения; в зоологии этот термин имеет совершенно иное значение).

Особенно важно четко различать гомологию и аналогию при изучении родственных связей между организмами (см. раздел 11.1.3). Эволюционное, или филетическое (от греч. *phylon* — ствол), родство

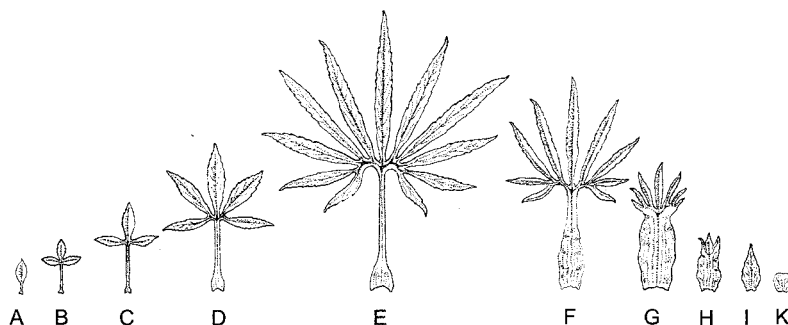


Рис. 4.5. Листовая серия морозника вонючего (*Helleborus foetidus*; 0,25×) (по D. von Denffer):

A — семядоля; **B, C** — ювенильные листья; **D** — лист первого года развития; **E** — стоповидно рассеченный лист второго года; **F** — переходный лист; **G—I** — верховые листья третьего года развития; **K** — лист обертки цветка

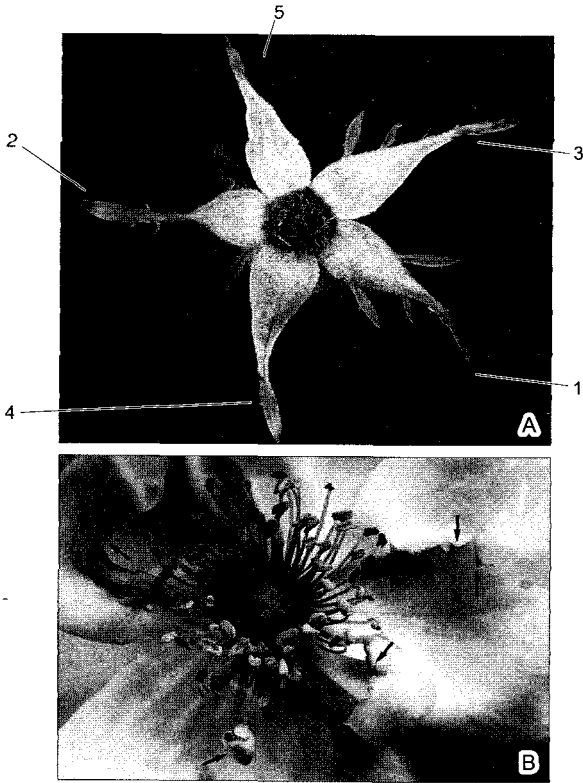


Рис. 4.6. Переходные формы между различными листовыми органами у розы собачьей, или шиповника (*Rosa canina*):

А — наружные чашелистики 1 и 2 еще сохраняют перистость (сходство с обычными листьями), внутренние 4 и 5 цельные; чашелистик 3 перистый только с одной стороны, именно обращенной к чашелистику 2 (натур. величина); **В** — промежуточные формы между лепестками и тычинками. Стрелки — пыльники на краях лепестков (1,3х)

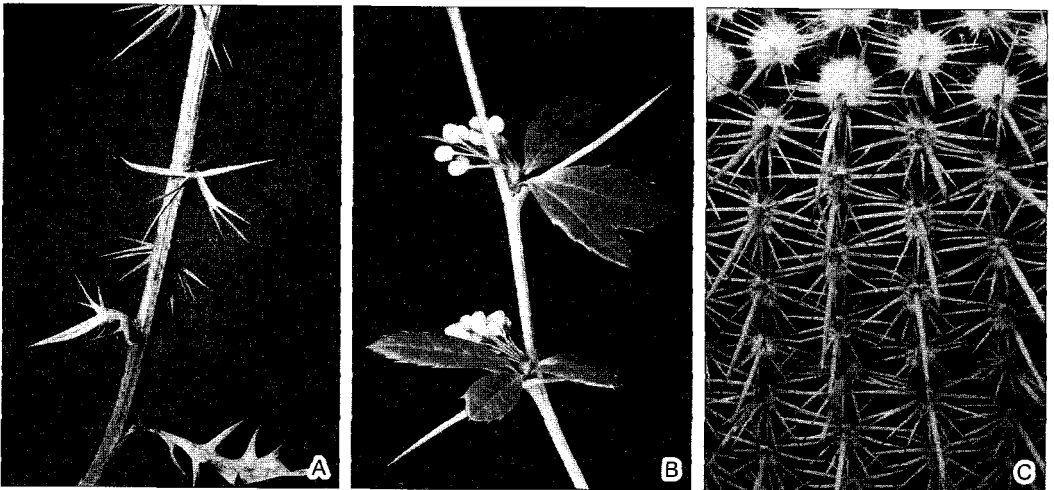


Рис. 4.7. Превращение листьев в колючки:

А, В — барбарис обыкновенный (*Berberis vulgaris*): **А** — прогрессирующее преобразование обычных листьев в листовые колючки в нижней части ветви (0,6х); **В** — из пазух полностью превращенных в колючки листьев вырастает укороченный побег, который в первый год образует зубчатые листья, а на второй год — цветки (0,9х); **С** — у большинства кактусов (в качестве примера приведен *Notocactus rutilans*) листья, также располагающиеся на укороченных пазушных побегах (ареолах), превращены в одревесневшие колючки. Функцию листьев выполняет зеленый, суккулентный стебель (1,9х)

проявляется только в гомологическом сходстве, т. е. в принадлежности к одному и тому же морфологическому типу. Есть разные (молекулярные, кариологические, морфологические и физиологические) критерии гомологии. Среди морфологических критериев самый основной — критерий положения: один орган гомологичен другому в том случае, если он занимает такое же пространственное положение в сопоставимых структурах. Как уже упоминалось, филлокладии находятся в пазухах кроющих листьев, что «типично» для боковых побегов (см. рис. 4.3). Еще один морфологический критерий — критерий переходных форм, связывающий резко различающиеся формы. Так, существуют промежуточные формы между катафиллами (редуцированными низовыми листьями), стеблевыми листьями, гипсофиллами (прицветными листьями), между листочками околоцветника и тычинками (см. рис. 4.6; 11.170), наконец, между листьями и листовыми колючками; все эти непохожие структуры представляют собой листья. В филогенетике такое же значение имеют ископаемые промежуточные формы между представителями разных систематических групп, в ходе эволюции утратившими сходство друг с другом. Наконец, для доказательства гомологичности органов особенно важно изучение ранних стадий их развития в **онтогенезе** (индивидуальном развитии организмов). Большинство органов в развитом состоянии выполняют определенные функции и обладают соответственно специфическими особенностями, тогда как сходство их зачатков еще позволяет распознать их гомологичность.

Дивергентная в целом эволюция, увеличивающая различия между формами, может приводить к сходству по отдельным признакам в результате адаптации к одинаковым условиям. Зоолог В. Хенниг (W. Hennig) в рамках последовательно филогенетической систематики (кладизма) преобразовал терминологию, касающуюся понятий «аналогия/гомология». Эта кладистическая терминология стала общепринятой. Аналогия, т. е. сходство органов различного происхождения, названа ученым

гомоплазией. В ней следует различать конвергенцию и параллелизм. **Конвергенция**, по Хеннигу, означает сходную форму негомологичных органов. Ее примерами могут служить колючки (рис. 4.7; см. рис. 4.36) и усики (см. рис. 4.69), т. е. органы, соответствующие листьям или метаморфизированным побегам. Под **параллелизмом**, напротив, понимают филетически независимое сходное преобразование гомологичных структур в разных систематических группах, например появление стеблевых суккулентов в различных семействах.

4.1.2. Побег (кормус) и таллом

Всем папоротникообразным и голосеменным растениям свойствен общий морфотип, состоящий из трех основных органов — стебля, листа и корня. Такой тип организации растений называют **кормусным** (от греч. *κορμος* — ствол, побег). Взаимное расположение осевых органов у **кормофитов** (побеговых растений) всегда одинаковое: листья неизменно располагаются на стеблях и никогда не бывают на корнях. Корни образуют эндогенные боковые корни, а побеги — совершенно иные, экзогенные, боковые побеги (ветвление); однако придаточные корни могут возникать на побеге, а придаточные побеги — на корне. Следует отметить, что цветок не является основным органом; это лишь укороченный побег, несущий спорофиллы и служащий для воспроизведения растений.

Не гомологичны кормусу вегетативные тела многоклеточных водорослей, а также печеночников¹. Их тела называют **талломами** (от греч. *thallos* — листва). Обзор их морфологической организации дан в гл. 5. Настоящая глава посвящена морфологии и анатомии кормофитов как наиболее известной, изученной, многочисленной, научно значимой и эволюционно самой молодой и продвинутой группе растений.

¹ Большинство видов печеночников имеет побеговую организацию. — *Примеч. ред.*

В функциональном отношении все живые существа — высоко упорядоченные образования. Обычно этот абстрактный функциональный порядок явным образом проявляется в упорядоченности структур, ниже приведены примеры этого. Закономерное повторение одних и тех же или сходных струк-

турных элементов называют симметрией (от греч. *symmetros* — соразмерность)

Есть три основные формы симметрии

• **Метамерия** — поступательная симметрия — повторение сходных элементов вдоль оси на одинаковом расстоянии и в той же ориентации. Гомономная метамерия (рис. А)

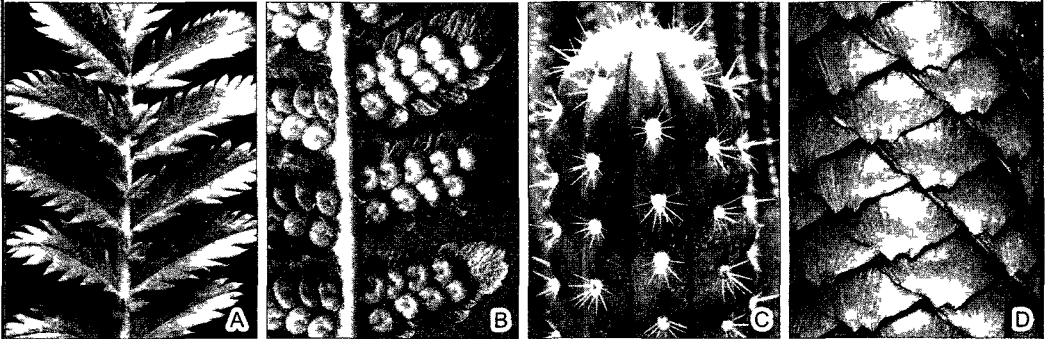


Рис. А. Примеры метамерии у растений

А — перистый лист *Potentilla anserina* (натур. величина), **В** — часть перышка первого порядка вайи щитовника мужского *Dryopteris filix-mas* (нижняя сторона с сорусами, под светлыми почковидными индузиями (покрывальцами) скрываются пучки созревших спорангиев) (2,5х), **С** — расположение продольными рядами ареол (укороченных побегов с листовыми колючками) кактуса цереуса, *Cereus pasacana* (0,2х), **Д** — кроющие чешуи еловой шишки (1,5х). Другие примеры метамерии представляют хвощи (см. рис. 11.141, Е, К)

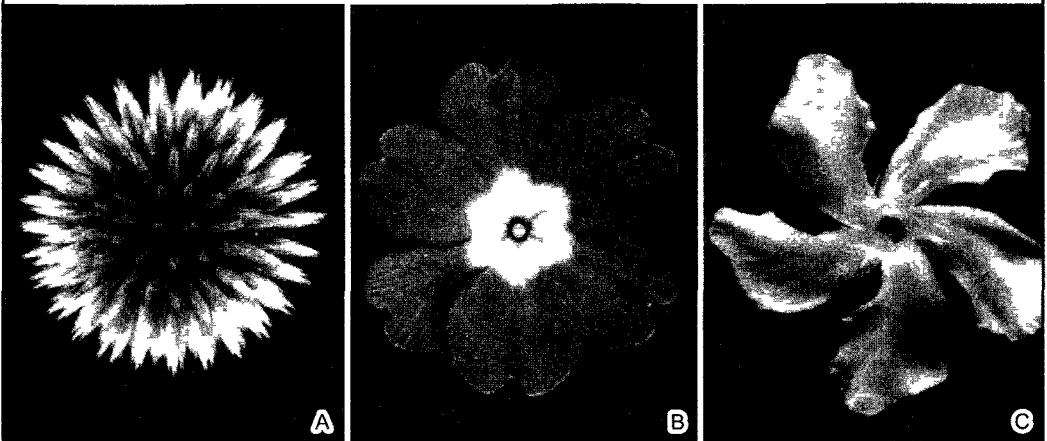


Рис. В. Примеры радиальной симметрии

А — расположение корзинок у мордовника *Echinops sphaerocephalus* (0,8х). Много других примеров шаровидной симметрии имеется у плодов и семян, **В** — *Primula*, садовая форма (чем объясняется шестимерность этого цветка, дикорастущие формы имеют 5-мерный цветок) (1,2х), **С** — вращательная симметрия 5-го порядка цветка олеандра (0,8х)

Особые формы получаются при непрямых осях (кривая, спираль) и полярной оси, вдоль которой элементы, например, становятся все меньше (гетерономная метамерия). Прямая или изогнутая ось метамерии может стать полярной (вектором), если элементы вдоль нее одинаково асимметричны. Это имеет место у многих биополимеров. Благодаря полярности осей обычно устанавливается направление синтеза ($5' \rightarrow 3'$ у нуклеиновых кислот, N-конец \rightarrow С-конец у полипептидов; удлинение с плюс-конца у микротрубочек или актиновых микрофиламентов). Число элементов симметрии при гомономной метамерии не ограничено. В определенных случаях реально достигаются очень высокие числа, например, нуклеотидов в молекулах ДНК.

• **Радиальная симметрия** — симметрия вращения — повторение сходных одинаково ориентированных элементов под равными углами вокруг оси симметрии (рис. В). Число элементов симметрии ограничено, ось симметрии можно характеризовать этим числом.

• **Билатеральная симметрия** — зеркальная симметрия (рис. С) — отражение в плоскости симметрии — **медиане**: есть два элемента симметрии — структура и ее отраже-

ние. Этот тип симметрии господствует в мире животных и представлен в нашем собственном теле. Но и у растений встречаются бесчисленные примеры билатеральной симметрии: большинство листьев и так называемые зигоморфные цветки. Радиальная симметрия путем определенных преобразований перпендикулярно оси симметрии переходит в билатеральную. Соответственно зеркальная симметрия встречается у организмов преимущественно в тех случаях, когда два определяющих форму вектора перекрещиваются (у животных: сила тяжести/направление движения; у растений: сила тяжести/направление роста — поэтому прежде всего у органов, отходящих вбок от вертикальной оси). Билатеральная симметрия почти всегда связана с **дорсовентральностью**, т.е. с различиями между верхней и нижней сторонами (лат. *dorsum* — спина; *venter* — живот, брюхо).

Комплексная симметрия проявляется в тех случаях, когда комбинируются два или все три основных типа симметрии, то есть варианты разных типов симметрии перекрываются в одной структуре (рис. D). Простой пример такой симметрии — мутовчатое расположение листьев: отдельные мутовки радиально симметричны, но наряду с этим про-

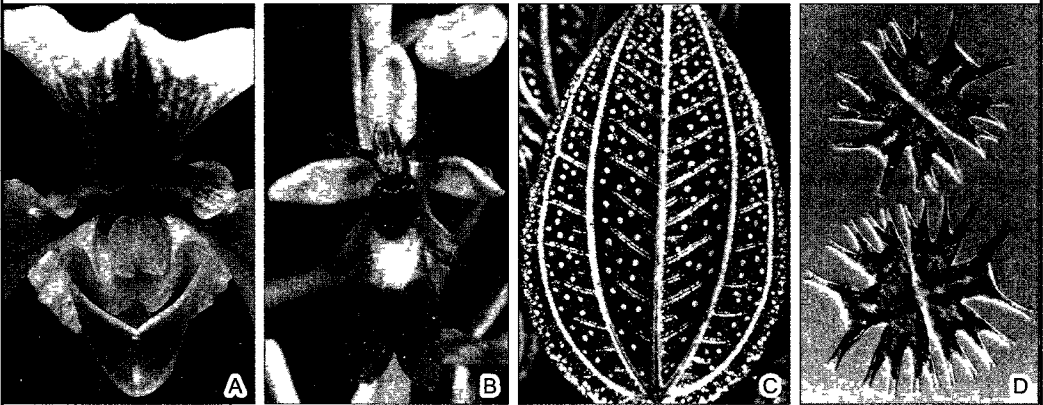


Рис. С. Билатеральная симметрия (В — фото К. и Н. Rasbach; С — фото W. Barthlott):

А, В — цветки орхидей, как у многих других растений, зигоморфны. В качестве примера приведены цветки Венерина башмачка (*Paphiopedilum* — А, 0,5х) и офриса насекомоносного (*Ophrys insectifera* — В, 2х), цветки офриса самцы определенных насекомых принимают за самок, при попытках спаривания они переносят поллинии с одних цветков на другие (ср. рис. 11.227) и таким образом осуществляют опыление. Эти цветки не только билатерально симметричны, но и дорсовентральны (отличия верх/низ или перед/зад). Билатеральны и дорсовентральны также подавляющее большинство типичных листьев: **С** — лист тропической *Bertouvelia houtteana* из Melastomataceae; **D** — зеркально симметричны и некоторые одноклеточные, например декоративная водоросль *Micrasterias radiata* (190х)



Рис. D. Примеры комплексной симметрии

A — цветок белозора болотного (*Parnassia palustris*), венчик цветка 5-членный, как и снабженные железистыми головками стаминодии (тычинки, преобразованные в нектарники, здесь ложные, так как нектар не содержит сахара) и обычные тычинки, пестик, напротив, 4-членный (1,3 \times), **B** — цветок страстоцвета *Passiflora caerulea* с многочисленными нитевидными радиально симметрично расположенными выростами цветоложа, 5 точно так же радиально расположенными тычинками и 3 плодolistиками, 3 темных рыльца ограничивают два более крупных и один меньший углы так, что расположение рылец становится билатерально симметричным (0,6 \times), **C** — часть ветки с плодами *Phytolacca*, зигоморфные плодolistики собраны в радиально симметричное образование, гинецей цветка. Цветки, как и плоды, расположены на горизонтальных ножках, которые в свою очередь отходят от вертикальной главной оси по спирали (метамерия) (1,3 \times)

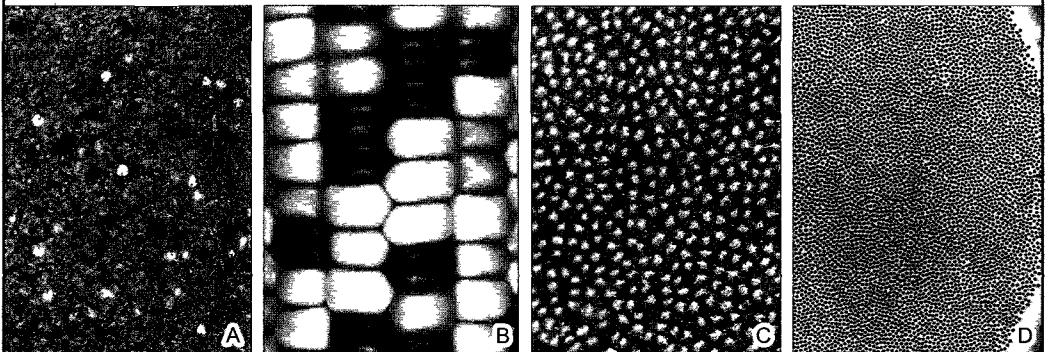


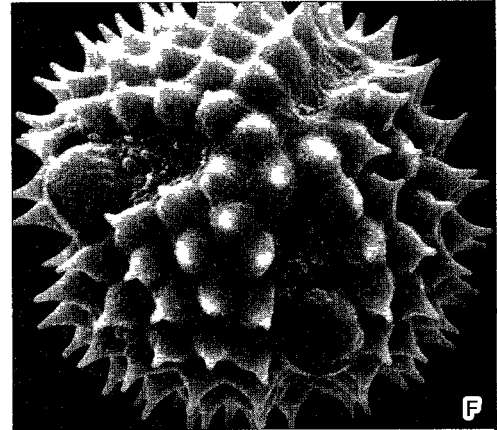
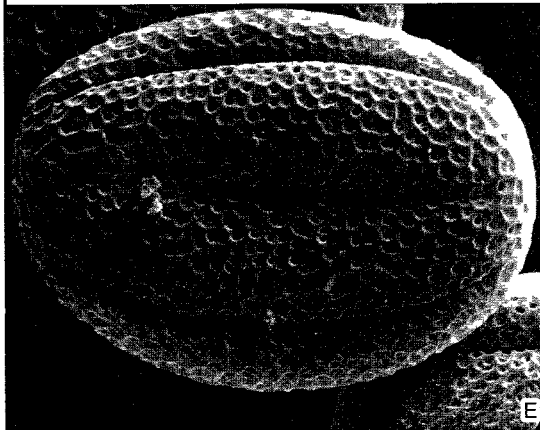
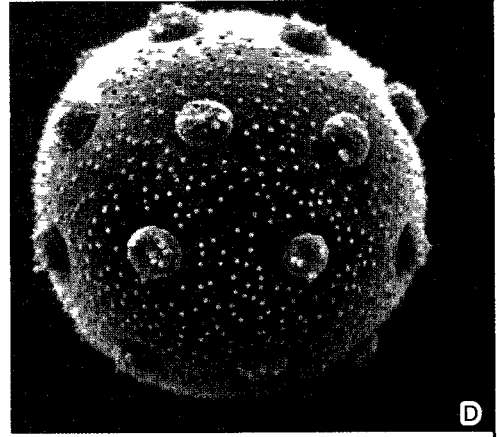
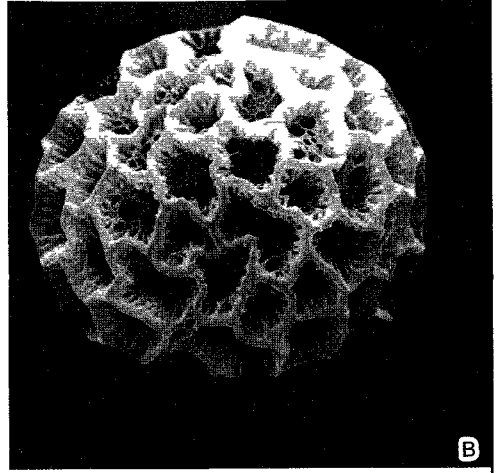
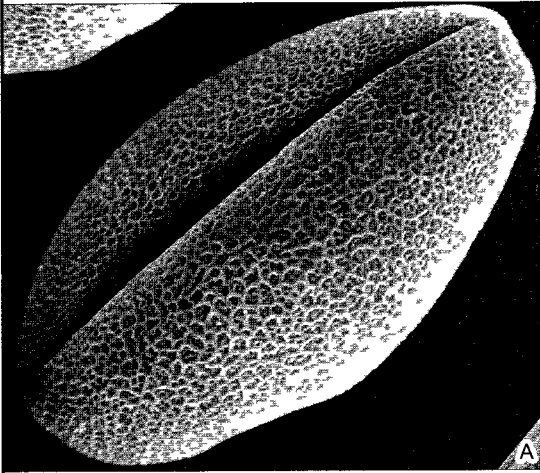
Рис. E. Статистические и регулярные узоры

A — в черном хлебе «здоровье» запеченные зерна пшеницы образуют случайный узор с нерегулярными расстояниями между (светлыми) зернами (0,5 \times), **B** — зерна кукурузного початка при почти одинаковой величине и плотности расположения отчетливо демонстрируют регулярное расположение, распределение темных зерен — результат менделевского расщепления 1:3 — из-за случайностей мейоза создает случайный узор (0,5 \times), **C, D** — в этих примерах высокой, но не совершенной регулярности расстояния между соседними элементами узора сходны, но не идентичны **C** — устьица на верхней поверхности плавающего листа кувшинки *Nymphaea alba* (70 \times), **D** — нижняя сторона шляпки трутовика (*Polyporus*, 1,3 \times)



Рис. F. Узоры на отдельных клетках — поверхностные структуры пыльцевых зерен (ср также рис 1 176 и 11 214) (препараты и СЭМ-фотографии Т Esche)

A — *Stachys recta*, **B** — *Phlox* (садовая форма), **C** — *Centaurium erythraea*, **D** — *Silene nutans*, **E** — *Thymus pulegioides*, **F** — *Aster inosyris*



является продольная метамерия побега, причем листья соседних мутовок чередуются (см. 4.2.2). В таких случаях симметрия особенно отчетливо показывает объединение элементов в систему.

Временную метамерию — регулярные ритмы — возможно представить на плоскости в виде диаграммы, показав время как ось; ее симметрия станет очень наглядной. У живых существ можно найти бесчисленные примеры ритмических процессов, наряду с движениями (биение жгутиков, взмахи плавников и крыльев, шаг и бег) также эндогенные ритмы (см. 7.7.2.3) и периодически повторяющийся морфогенез, например, побега, пространственно выражающийся в его метамерии. В молекулярной области ему соответствуют ритмично повторяющиеся реакции синтеза при образовании макромолекул.

Правильные узоры получаются в тех случаях, когда идентичные одинаково ориентированные элементы тесно сближены. Круги или шары одного размера при плотнейшей упаковке образуют **гексагональный узор** (рис. 4.17): каждый элемент окружен шестью другими, и имеется три выделенных направления, пересекающиеся под углами соответственно 60° или 120° . Однако в большинстве биологических узоров отдельные элементы не вполне идентичны. Они, например, варьируют по величине, ориентированы не абсолютно одинаково, а расстояния между ними не равны, а варьируют в определенных пределах (рис. Е, F). Тем не менее они ясно отличаются от **хаотичных узоров**, в ориентации и расположении элементов которых невозможно уловить никаких закономерностей.

Неполная симметрия биологических узоров связана с тем, что жесткая упорядоченность не допускала бы никаких проявлений жизни: предпосылкой всех процессов развития, биосинтеза и движения являются нарушения симметрии. И в эволюции организмов неоднократно происходят роковые нарушения симметрии. Знаменательно, что кристалловидные вирусные частицы в клет-

ках хозяина требуются для облегчения размножения вирусов.

Особое значение в биологии имеет **комплементарная симметрия** (антисимметрия): два неодинаковых, но гармонирующих друг с другом структурных элемента объединяются для выполнения одной функции. Известные примеры из техники — замок и ключ или розетка и штепсельная вилка; из мира животных — суставы, сококушительные органы. Антисимметричные молекулярные структуры часто осуществляют процессы узнавания или размножения: фермент/субстрат; рецептор/лиганд; транслокатор/переносимое вещество, антиген/антитело и т.д. Антисимметричны комплементарные основания полинуклеотидных цепей двойной спирали ДНК, а также кодон и антикодон при трансляции. Самоорганизация надмолекулярных биоструктур, например, четвертичная структура белков или вирусные частицы — вся без исключения основана на комплементарной симметрии молекул и их частей.

В антисимметричных структурах строение одного элемента комплементарно строению другого. Тем самым исключено непосредственное сходство элементов. В сложных функциональных системах дело доходит до того, что все их элементы различны, но при этом комплементарно симметричны. Функциональная связь в таких случаях часто появляется только в особенностях взаимного положения, но никак не в морфологии элементов. Чем больше элементов в такой функциональной системе, тем разнообразнее ее действия и тем ниже в целом степень ее симметрии в морфологическом отношении. С этим связана, например, *низкая симметрия* многоклеточных структур. Крайний пример представляют амебодные клетки. Однако несимметричные организмы встречаются значительно реже, чем симметричные, которым, во-видимому, благоприятствовал отбор. Это и понятно: симметрия означает (также) повторение; для развития и функционирования симметричной системы необходимо значительно меньше информации, чем несимметричной.

4.2. Побег

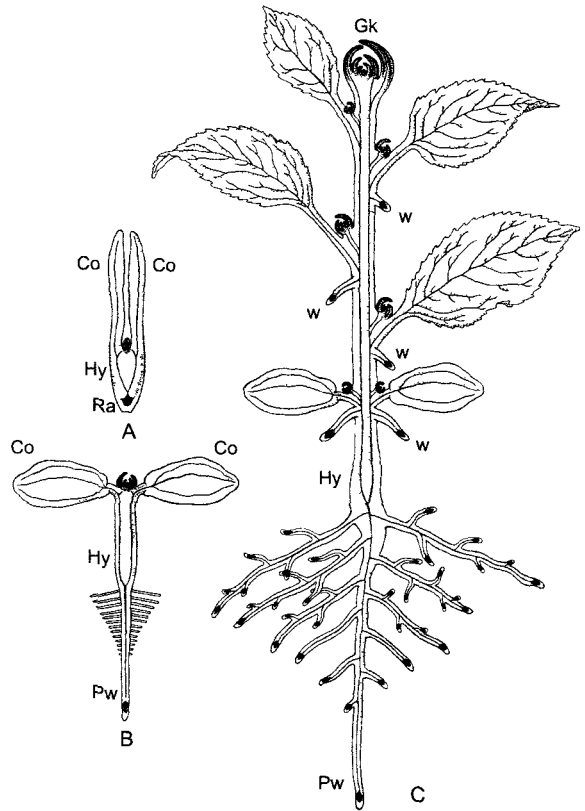
Побег, как сказано ранее, состоит из трех основных органов: стебля, листа и корня¹. У ныне живущих растений они не

¹ Корень не является элементом побега. — *Примеч. ред.*

гомологичны друг другу и выполняют разные основные функции. (Эту оценку не опровергает представление о том, что листья эволюционно возникли из вильчато ветвящихся боковых осей древних наземных растений; см. рис. 11.129.) В типичном случае цилиндрические стебли и корни *унифациальные*, т.е. с одной однотипной по-

Рис. 4.8. Типичное строение двудольного растения (по J Sachs и W Troll)

А — зрелый зародыш с семядолями *Co*, зародышевым корешком *Ra* и гипокотилем *Hy*, **Б** — проросток с первичным корнем *Rw*, **С** — растение в вегетативной стадии развития с боковыми и придаточными корнями *w*, срединными листьями и верхушечной почкой *Gk*



верхностью (от греч. *facies* — вид), радиально-симметричны в поперечном сечении и теоретически способны к неограниченному продольному росту вследствие наличия на верхушке особых апикальных клеток. Напротив, листовые органы (**филломы**), как правило, уплощены и устроены **бифациально**, т. е. верхняя и нижняя их стороны различны: они бывают по-разному опушены или несут разное число устьиц; кроме того, филломы растут ограниченно за счет деятельности двусторонних апикальных клеток или линейной краевой меристемы. Внешней бифациальности листа обычно соответствует дорсовентральность в анатомической структуре.

Принципиальное соответствие в строении органов всех кормофитов особенно заметно на молодых спорофитах (под спорофитом понимают выросшее из зиготы диплоидное поколение). Поясним это на примере зародыша, находящегося в семе-

ни семенного растения (рис. 4.8; ср. рис. 3.1). Типичный **зародыш** состоит из зародышевого корешка (**радикулы**) и оси, несущей один, два или несколько зародышевых листьев, или **семядолей** (от греч. *kotyledon* — выпячивание). Для него характерна биполярность (наличие побегового и корневого полюсов), сохраняющаяся в ходе последующего развития растения. Зону соединения побега с корнем называют **корневой шейкой**. Между корневой шейкой и местом прикрепления семядоли(ей) находится **гипокотиль**; участок оси между местами прикрепления семядоли(ей) и первого листа носит название **эпикотиль**. Побег на верхушке заканчивается терминальной почкой (плюмулой). Семядоли, как все листовые органы, представляют собой боковые выросты поверхности оси, возникающие на ней экзогенно (см. рис. 3.3). Семядоли, как все листья, образующиеся на побеге позднее,

изгибаясь, прикрывают конус нарастания. Верхняя сторона основания листа располагается под острым углом к стеблю. В пространстве между ними — пазухе листа — располагается как минимум одна **пазушная** (аксиллярная) почка, способная трогаться в рост, образуя боковой побег. Такое расположение почек свойственно всем цветковым растениям, поэтому говорят о пазушном ветвлении. Расположение ветвей при этом часто отражает особенности расположения листьев на материнском побеге. Многие папоротникообразные ветвятся иначе. Даже у семенных растений при определенных обстоятельствах, например при регенерации после поранения, на любом месте любого основного органа вследствие эмбрионизации тканей могут возникать новые конусы нарастания побегов и корней, вырастающие в придаточные побеги или корни.

Семена — это типичные единицы расселения семенных растений, в которых зародыш представляет временно покоящуюся стадию спорофита. Прорастая при благоприятных внешних условиях, он формирует систему побегов и корней. На растущем побеге возникают **листовые серии**, так как форма листьев вдоль побега закономерно меняется. За наиболее просто устроенными семядолями следуют ювенильные листья, имеющие строение, переходное к типичным для растения листьям, осуществляющим ассимиляцию и транспирацию. В области соцветия развиваются упрощенные верховые листья, в пазухах которых могут возникать цветки или боковые ветви соцветия. В самом цветке строение и функции листьев особенно сильно изменяются, что завершается появлением тычинок и плодolistиков¹. Образование цветка «исчерпывает» конус нарастания ветви: побег оканчивается цветком.

Побеги и корни при прорастании не только растут в длину, но и утолщаются. Это первичное утолщение. Рост в длину и утолщение у однолетних и двулетних трав прекращаются, и после плодоношения и обсеменения они отмирают под действи-

ем внутренних причин. У многолетних растений (кустарников и деревьев), напротив, рост в длину продолжается многие годы и даже столетия. Это связано прежде всего с деятельностью конусов нарастания корней и соответственно побегов: у больших деревьев только в кроне их может быть более 100 000. Кроме того, у древесных растений существует еще больше неактивных, так называемых «спящих» пазушных почек. Они трогаются в рост, если терминальные конусы нарастания перестают функционировать. Рост осевых органов в длину сопровождается (главным образом у многолетних растений) вторичным утолщением вследствие деятельности латеральных меристем, или камбия (см. 3.1.2). Морфолого-анатомическую структуру растения, формирующуюся до начала деятельности камбия, называют первичной. По мере работы камбия возникает вторичная структура осевых органов.

4.2.1. Продольная структура побега

Все побеги (в том числе корневища) несут листья, которые, правда, могут быть незаметными, как, например, чешуевидные низовые листья на корневищах. У древесных растений листья отсутствуют на многолетних участках побегов, поскольку они менее долговечны, чем стебли: старые листья опадают после образования особой отделительной ткани (см. рис. 7.61); у листопадных деревьев это происходит в конце каждого вегетационного сезона.

Место прикрепления листьев к стеблю у многих растений утолщенное, его называют **узлом** (от лат. *nodus*), а участки побега между узлами — **междоузлиями**. В чередовании узлов и междоузлий проявляется метамерная структура побегов. В качестве повторяющейся структурной единицы выступает **фитомер** (узел с листом + междоузлие).

Обычно длина междоузлий измеряется сантиметрами, но в почке молодые зачатки листа (**листовые примордии**) расположены очень скученно. Междоузлия удлиняются позднее вследствие растяжения кле-

¹ Тычинки и плодolistики, возможно, не гомологичны листьям. — *Примеч. ред.*

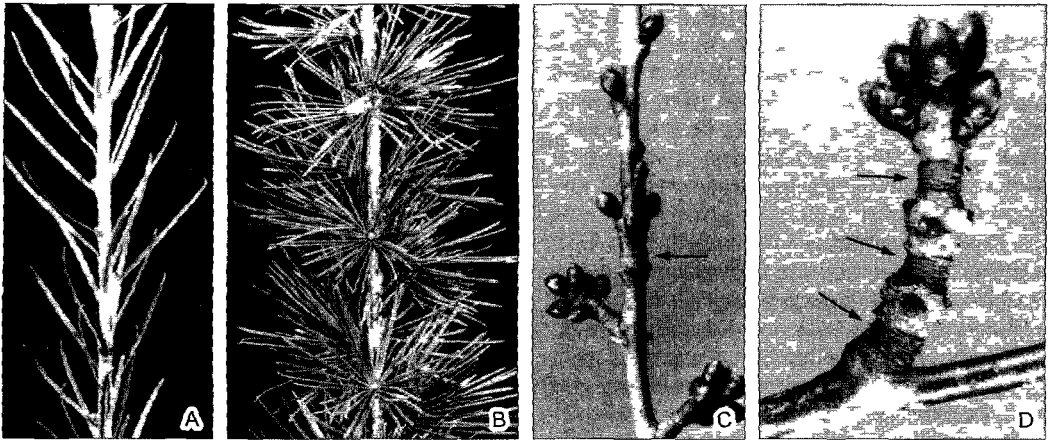


Рис 4.9 Удлиненные и укороченные побеги

У лиственницы (*Larix decidua*) побеги текущего года удлиненные (А) в то время как на более старых ветвях из пазушных почек вырастают густо олиственные укороченные побеги (В) У вишни на удлиненных побегах видны почечные кольца (стрелки) которые маркируют границы годовых приростов и располагаются далеко друг от друга (С 0 9х) а на укороченных побегах (D 2х) они сближены (ср рис 4 20)

ток, а часто и вследствие интеркалярного роста, обусловленного ограниченной по времени деятельностью интеркалярных меристем, представляющих собой типичные остаточные меристемы (см бокс 3 I)

Длина междоузлий часто существенно варьирует на побегах одного и того же растения Нередко образуются побеги с укороченными или сильно удлиненными (по сравнению с типичными **удлиненными побегами**) междоузлиями В первом случае возникают укороченные и розеточные побеги и луковичи, а во втором — цветоносы или столоны

Укороченные побеги обычно являются боковыми ветвями Их узлы и листья сильно сближены Известный пример — пучки хвоинок на дву- и многолетних укороченных побегах лиственницы (рис 4 9, В, 4 20) У сосен зеленая хвоя вообще имеется только на укороченных побегах — по 2 у обыкновенной сосны (*Pinus sylvestris*), по 5 — у кедровой (*P cembra*) В функциональном отношении такие укороченные побеги равноценны листьям и подобно последним со временем опадают целиком Укороченные побеги есть и у многих листопадных деревьев (например, у бука и

многих плодовых деревьев) У вишни такие побеги сперва несут только листья, в пазухах которых появляются также укороченные побеги, но уже несущие цветки (соцветия, или «плодушки», рис 4 9 С, D) После плодоношения они отмирают тогда как вегетативные укороченные по-

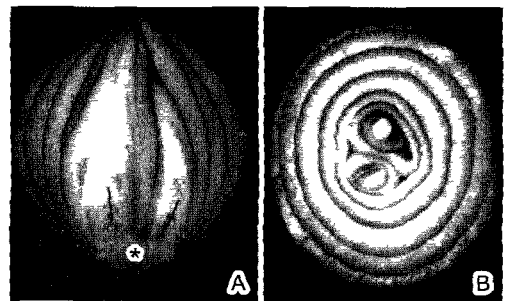


Рис. 4.10. Луковица репчатого лука (*Allium sepa*) в продольном (А) и поперечном сечениях (В)

Донце (*) — сильно укороченный стебель стрелки — конусы нарастания побегов Основная масса луковицы образована мясистыми низовыми листьями или трубчатymi основаниями срединных листьев Когда луковица прорастает образуется полый ложный стебель сквозь который прорастает наконечник цветонос

беги растут в течение многих лет (например, у лиственницы).

Крайне укороченные междоузлия свойственны многим соцветиям (в частности, корзинкам, характерным для сложноцветных): большинство цветков, с морфологической точки зрения, — типичные укороченные побеги.

Розеточные побеги (см. рис. 4.15, А; 4.16, D) образуются у многих корневищных многолетников, например у видов первоцвета (*Primula*), подушковидных растений (см. рис. 4.21), а также у однолетних и двулетних трав. У этих растений при прорастании формируются корневая система и розетка «прикорневых» листьев, расплывших по почве, от которой (у двулетних уже на следующий год) отрастает цветонос, как, например, у коровяка и наперстянки.

Подземные побеги (**корневища**) часто выполняют функцию запасания питательных веществ и соответственно этому бывают клубневидно утолщенными (напри-

мер, аронник: *Arum*). Часто запасные вещества накапливаются не в осевых органах, а в бесхлорофилльных, утолщенных («мясистых») листьях низовой формации. Если при этом междоузлия не удлиняются, то возникает **луковица** (морфологически соответствующая почке), свойственная многим представителям лилейных, в том числе луку (рис. 4.10), чесноку, а также гиацинтам, нарциссам и амариллисам.

Если листья укороченных побегов тесно сближены, то на удлиненных побегах они далеко отстоят друг от друга. У первоцветов от прикорневой розетки листьев отрастает прямостоячий, кажущийся безлистным и завершающийся верховыми листьями и цветками цветонос. Он представляет собой удлиненное междоузлие. У многих других растений (клубники, живучки ползучей, лютика ползучего, камыша и др.) возникают столоны — боковые побеги с тонкими, сильно удлиненными междоузлиями. Они стелятся по земле или

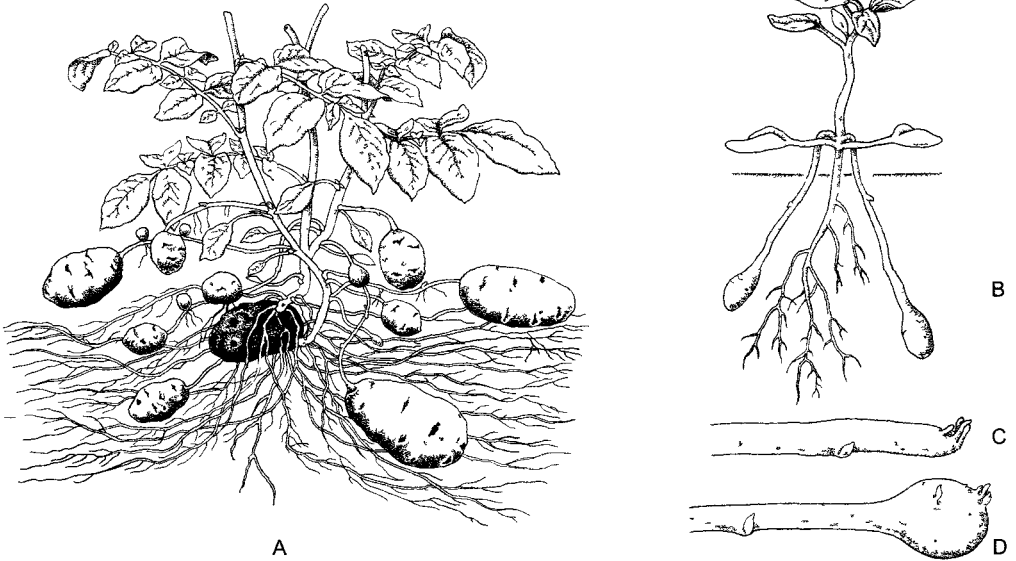


Рис. 4.11. Растение картофеля *Solanum tuberosum* (А — по Н Schenck, В — по Percival; С, D — по W Troll):

А — выросший экземпляр, темный материнский клубень, из которого развилось растение, на утолщенных верхушках столонов «картофелинах» заметны места низовых листьев и пазушные почки («глазки»), **В** — проросток, побеги в пазухах семядолей уже с маленькими верхушечными клубнями; **С, D** — начало образования клубня на конце столона

дугообразно наклоняются под собственным весом, укореняются в узле и, образуя розетку листьев, могут вырасти в новое растение. Поскольку столоны между материнским и дочерним растением впоследствии отмирают, происходит вегетативное размножение, столь важное в растениеводстве (образование «отводков»). Утолщенные концы столонов могут накапливать запасные вещества. Самый известный пример тому — картофель (рис. 4.11): находящиеся в почве концы столонов становятся запасяющими крахмал клубнями, а их «глазки» соответствуют почкам, которые могут прорасти в новое растение (вегетативное размножение «семенным картофелем»).

У некоторых растений на побеге чередуются удлиненные и укороченные междоузлия. Это приводит к образованию ложных мутовок листьев, что можно наблюдать у *Lilium martagon*.

4.2.2. Листорасположение

Существует три основных типа расположения листьев на стебле (**филлотаксиса**; от греч. *taxis* — расположение): мутовчатое, двурядное и спиральное (дисперсное). При мутовчатом листорасполо-

жении каждый узел несет более одного листа, чаще всего два (супротивное листорасположение). При двурядном и спиральном листорасположении на каждом узле есть только по одному листу. При мутовчатом филлотаксисе на конусе нарастания побега одновременно закладываются два и более листовых зачатков, а при двурядном и спиральном все зачатки образуются последовательно. Для схематичного изображения филлотаксиса обычно используют диаграммы (рис. 4.12), на которых concentрическими кругами показывают следующие друг за другом узлы, причем нижний узел имеет наибольший диаметр. Круги соответствуют воображаемым поперечным срезам через узлы.

Мутовчатое листорасположение подчинено двум закономерностям:

— Углы между местами прикрепления листьев одного узла, а обычно и между самими листьями всегда одинаковые. т. е.

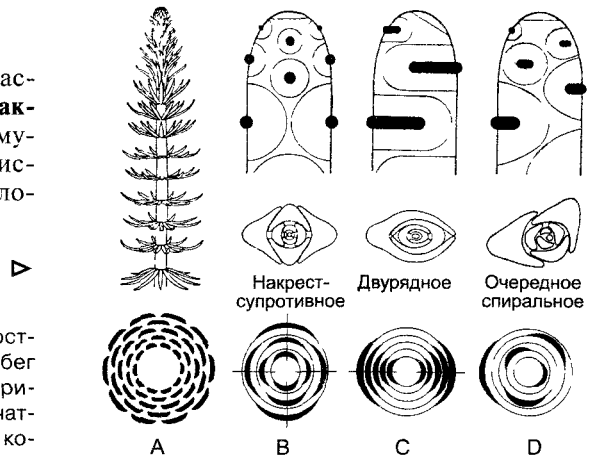
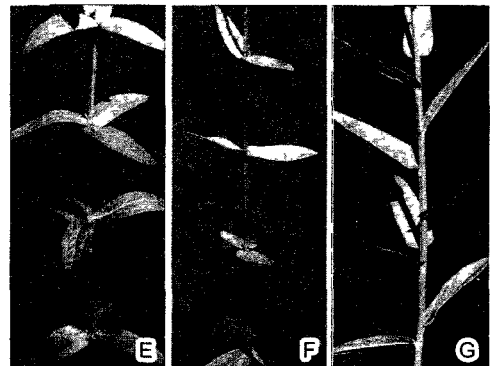


Рис. 4.12. Типы расположения листьев

А — мутовчатое расположение листьев у хвостника обыкновенного (*Hippuris vulgaris*), побег и диаграмма, **В** — накрест-супротивное, пример — сирень; здесь, а также на **С** и **Д** — зачатки листьев (черные) с зонами торможения, в которых новые зачатки листьев образоваться не могут, ниже — поперечные срезы и диаграммы почек; **С** — двурядное расположение, пример: володушка круглолистная (*Bupleurum rotundifolium*) из зонтичных, **Д** — очередное спиральное, пример — *Cnicus benedictus* из сложноцветных, **Е—Г** — у многих растений на разных побегах одного индивида встречается разное расположение листьев, здесь в качестве примера показано мутовчатое, накрест-супротивное и очередное спиральное листорасположение у дербенника иволистного, или плакун-травы (*Lythrum salicaria*) Нарушение правила чередования на **Е** и **Ф** только кажущееся — стебель слегка скручен в одном междоузлии (0,5х)



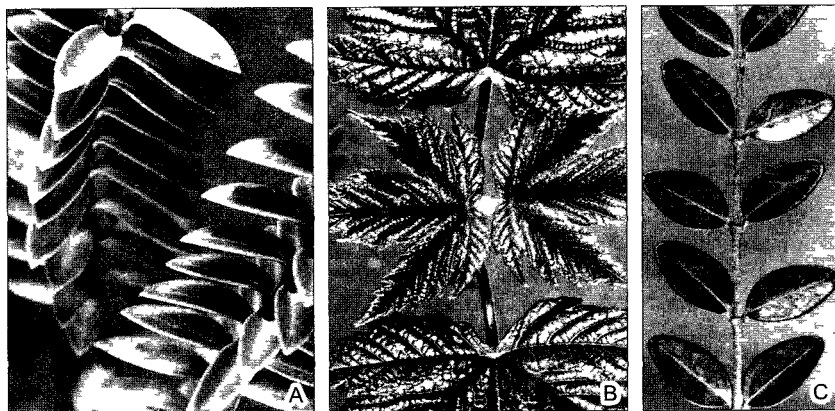


Рис 4 13 Накрест-супротивное расположение листьев

А — кустарниковая вероника (*Hebe pinguifolia*) (2×) **В** — вертикальный побег явора (*Acer pseudoplatanus*) вид сверху (1,3×) **С** — горизонтальный побег ползучей жимолости шляпочной (*Lonicera pileata*) листья супротивные но кажутся расположенными двурядно, что обусловлено искривлением их черешков (ср с рис 4 16 Е)

листья расположены равноудаленно (правило равноудаленности)

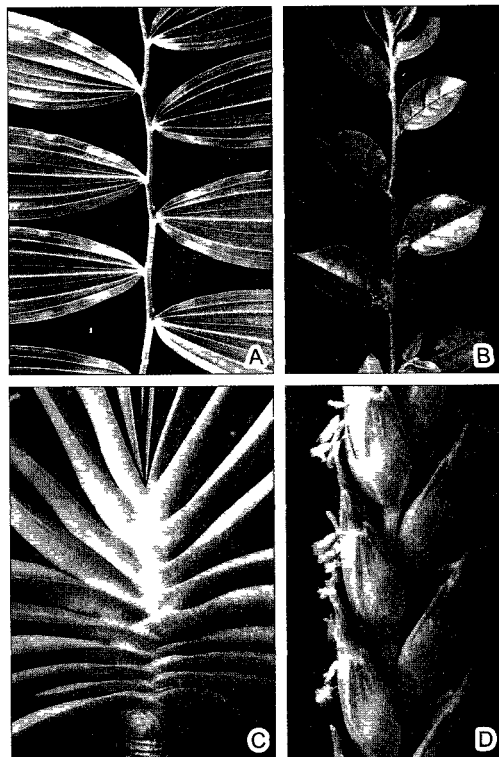
— Листья расположены в промежутках между листьями ниже- и вышележащего узлов (правило чередования) Поэтому листья каждого второго узла оказываются расположенными друг над другом, и на стебле можно выделить характерные продольные ряды листьев, называемые ортостихами (от греч *orthos* — прямой, *stichos* — ряд) Число ортостихи вдвое превышает число листьев на узле

Правила равноудаленности и чередования проявляются независимо от числа

◁

Рис. 4.14. Примеры двурядного листорасположения

А — купена многоцветковая (*Polygonatum multiflorum*) (0 4×) **В** — кизильник (*Cotoneaster*) однолетняя ветвь (0 4×) на второй год из пазушных почек вееровидно вырастают боковые ветви Подобный «веер» ветвей можно наблюдать например у вяза (рис 4 28, В) **С** — *Aloe plicatilis* стебель становится заметен только после опадания мясистых листьев (0 4×) У других видов алоэ а также у многих лилий злаков, орхидей и т п обе ортостихи вследствие скручивания стебля становятся винтовыми линиями — спиральная двурядность **Д** — цветущий колос пшеницы (2×)



листьев на одном узле. При супротивном листорасположении листья соседних узлов расположены крест-накрест по отношению друг к другу (рис. 4.13), что характерно, к примеру, для всех губоцветных (*Lamiaceae*), а также крапивы, клена, ясени и конского каштана. Число ортостих при накрест-супротивном листорасположении

равно 4; это наименьшее число ортостих при мутовчатом листорасположении.

При двурядном филлотаксисе также есть ортостихи, но их только 2, поскольку листья — по одному на узле — расположены в одной плоскости с противоположных сторон стебля (рис. 4.14). Угол расхождения между листьями соседних узлов со-

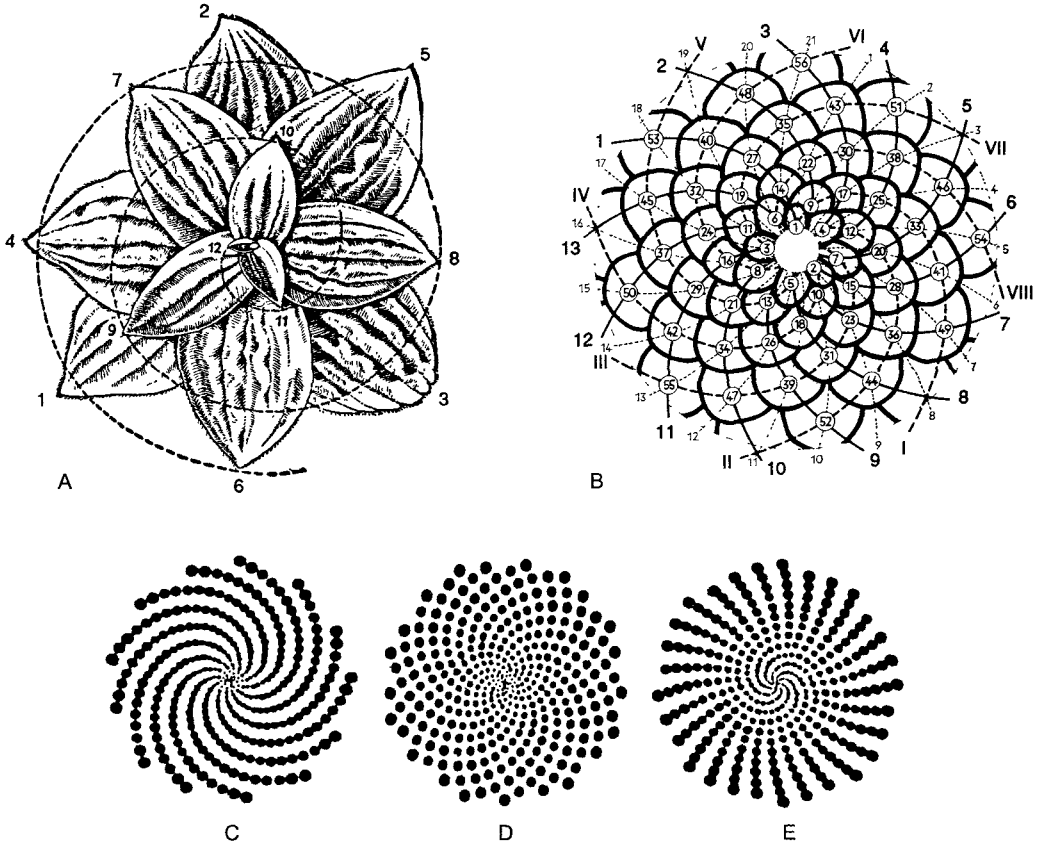


Рис. 4.15. Очередное спиральное листорасположение (А — по W. Troll; С—Е — по P. H. Richter и H. Dullin):

А — розетка листьев подорожника среднего (*Plantago media*): следующие друг за другом листья расположены вдоль основной генетической спирали; угол дивергенции около 135° , соответственно филлотаксис $\frac{3}{8}$ ($0,7 \times$); В — чешуи сосновой шишки (ср. рис. 4.16, В), пронумерованные в порядке их возникновения (1—56); сплошные (1—13) и штриховые линии I—VIII — характерные для очередного спирального листорасположения многочисленные парастихи (косые ряды, не путать с основной спиралью — спиростихой); ортостихи не образуются: тонкие штриховые линии 1—21 отчетливо дугообразны; С—Е — смоделированное на компьютере ложе корзинки: два следующих один за другим листа разделены определенным углом дивергенции, который на D соответствует «золотому углу» $137,5^\circ$, на С — $136,5^\circ$, а на Е — 138° . Сравнение с В или рис. 4.16, В и С показывает, что при ненарушенном очередном спиральном расположении листьев или цветков точно выдерживается угол, соответствующий «золотому сечению»

ставляет 180° . Двурядное листорасположение характерно для многих однолольных (злаки, роды *Iris*, *Gasteria*), а среди двудольных — для вязов и многих бобовых, например для *Yucca*. Оно часто встречается на горизонтально растущих побегах многих деревьев и кустарников, обычно имеющих спиральное листорасположение (орешник, липа, бук). У цепляющихся придаточными корнями за древесные

стволы и стволы побегов плюща (бюкс 4 5, рис А) листорасположение двурядное, а у образующихся позднее цветonoсных, прямостоячих побегов — спиральное.

При спиральном листорасположении ортоcтих нет, места прикрепления листьев следующих друг за другом узлов лежат на винтовой линии, которая при сильном укорочении междоузлий (листовые розетки, шишки, соцветия типа корзинок и г п)

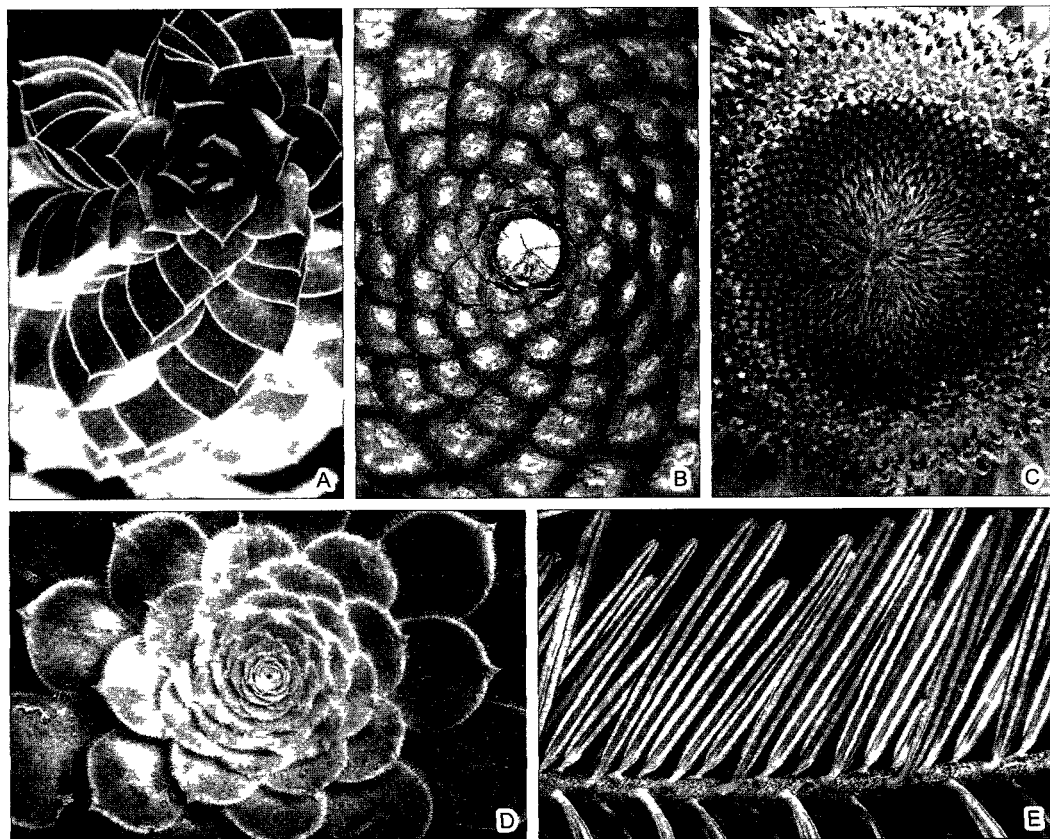


Рис. 4.16. Примеры очередного спирального листорасположения

А — побег молочая *Euphorbia myrsinites*, листья располагаются хорошо заметными косыми рядами — парастихами, **В** — одревесневшие чешуи сосновой шишки — преобразованные листья, и здесь можно распознать очередное спиральное расположение листьев по многим парастихам (1,4×), **С** — корзинка подсолнечника однолетнего (*Helianthus annuus*), более 1000 трубчатых цветков дисковидного соцветия расцветают снаружи внутрь (морфологически «снизу» «вверх»), они сидят в пазухах очередных спиральных листьев и потому располагаются также очередно спирально по многочисленным парастихам (0,25×) **Д** — розетка листьев *Aeonium manriqueorum* (1 2×) **Е** — ветка пихты (вид снизу, с характерными восковыми полосками на хвоинках) с двурядным расположением игольчатых листьев но это не истинная двурядность, а соответствующие искривления спирально расположенных хвоинок (2×)

выглядит плоской спиралью — это генетическая, или основная, спираль (рис. 4.15; 4.16). Угол между листьями обычно составляет немногим более $\frac{1}{3}$ от 360° , чаще 135° . При спиральном листорасположении листья определенных узлов расположены примерно друг над другом. Но в этом случае настоящих ортостих нет, а имеются **спиростихи**. Направление генетической спирали на побегах одного и того же растения бывает различным.

Раньше считалось, что и при спиральном листорасположении есть настоящие ортостихи; двурядное расположение рассматривали как крайний случай спирального расположения. В соответствии с этим угол между листьями соседних узлов α рассчитывали по математической дроби D , числитель которой показывает число оборотов спиростихи между листьями, находящимися на одной ортостихе, а зна-

менатель — число листьев или узлов на участке побега между такими листьями. Из этого следует: $D = \frac{1}{2}$, $\alpha = 180^\circ$; при $D = \frac{1}{3}$, что характерно для осоковых с их трехгранными стеблями, угол $\alpha = 120^\circ$; часто дроби имеют значение $\frac{2}{5}$ или $\frac{3}{8}$, а углы составляют 144° и 135°). Если отбросить дистихию, то приведенные выше величины для D составят целый ряд чисел (ряд Шимпера-Брауна), в котором значения числителей и знаменателей представляют собой члены так называемого ряда Фибоначчи. В таком ряду каждое число равно сумме двух предыдущих: 1, 2, 3, 5, 8, 13..., α приближается к иррациональному предельному значению: $\alpha_L = 137^\circ 30'$. Этот угол делит круг по так называемому «золотому сечению», которое еще в древности играло важную роль в архитектуре: отрезок a делится на две неравные части таким образом, что наименьшая c относится к большей b как большая к целому отрезку a . Из этого следует, что $b^2 = c/a$, $b/c =$

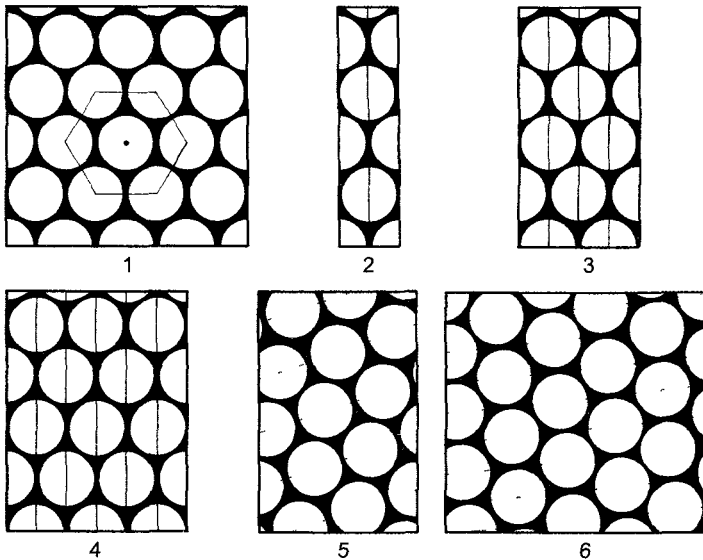


Рис. 4.17. Расположение листьев может быть сведено к плотной, гексагональной «упаковке» зачатков листьев на конусе нарастания.

Если принять упрощенно, что все листовые примордии одинаковой величины и округлы и что конус нарастания имеет форму цилиндра, поверхность которого разрезана вдоль и развернута в плоскость, то отдельные рисунки представляют следующие ситуации: **1** — гексагональный узор, соответственно 4-членные мутовки, на пяти следующих друг за другом узлах; **2** — двурядное листорасположение; **3** — накрест-супротивное листорасположение; **4** — 3-членные мутовки (например, олеандр, бальзамин); **5, 6** — очередное спиральное листорасположение в $\frac{3}{8}$ и $\frac{2}{5}$. Ортостихи (сплошные линии) встречаются при мутовчатом и двурядном расположении листьев (**1—4**), но не при очередном спиральном, где гексагональный узор примордиев расположен косо к оси побега (пунктирные линии на **5 и 6** — основная генетическая спираль)

$= (360^\circ - \alpha_L) / \alpha_L = 1,618...$ Пропорциональность золотого сечения особенно привлекательна, и, возможно, именно потому мы находим корзинку сложноцветных (к примеру, подсолнечника), в которой 1000-кратно реализовано золотое сечение, особенно красивой. Вообще же нужно отметить, что теоретические выкладки типа ряда Шимпера-Брауна больше запутывали, чем проясняли суть филлотаксиса и его причин.

Различные типы листорасположения связаны с разным положением листовых зачатков на конусах нарастания. Молодые зачатки одинаковы (см. рис. 3.3, С, D), они располагаются в доступных морфогенетических зонах поверхности конуса нарастания максимально близко друг к другу, что обуславливает их гексагональную «упаковку» (рис. 4.17, 1). Все известные типы филлотаксиса можно свести к гексагональной поверхностной «упаковке» листовых зачатков. Дополнительными определяющими параметрами являются, во-первых, соотношение величин листового зачатка и окружности конуса нарастания и, во-вторых, прямое или косое положение гексагонального узора расположения зачатков. При прямом его расположении, когда одна из трех координатных линий параллельна оси побега, образуются ортостихи. Это условие выполняется при мутовчатом и двурядном листорасположении. При косом положении узора имеют место два самых простых расположения листовых зачатков, примерно соответствующих расположению $\frac{2}{5}$ и $\frac{3}{8}$ классического учения о филлотаксисе.

Образование узоров вышеописанного типа часто встречается у растений (и животных). Известный пример на тканевом уровне — расположение устьиц или волосков в эпидерме листьев. Однако чаще всего элементы узора не соприкасаются друг с другом, и их столь же упорядоченное и симметричное расположение, как расположение листовых зачатков, встречается редко. Тем не менее такие узоры всегда основаны на одном и том же принципе: возникший элемент препятствует возникновению других подобных элементов в непосредственной близости (в границах поля торможения). Они могут обра-

зовываться только вне поля торможения, что фактически означает также их появление на минимально возможном расстоянии от существующего элемента. В конце концов возникают плотнейшая «упаковка» полей торможения и, как следствие, геометрически правильный узор из примерно равноудаленных друг от друга элементов (эффект решетки), легко отличимый от хаотичного нагромождения, например от кучи камней (бокс 4.1, рис. Е; см. также раздел 7.4.2).

Подобная модель ясно демонстрирует, что на конусах нарастания листовые зачатки могут, во-первых, образовываться на минимальном расстоянии от растущего конуса, а во-вторых, очень тесно примыкать к уже существующим зачаткам. Такой узор продолжает формироваться и далее при соблюдении правил равноудаленности и чередования. Многие биологические узоры, даже чрезвычайно сложные, можно воспроизвести на компьютере на основе простых допущений.

При возникновении самых молодых листовых зачатков инициальное поле (не содержащая зачатков зона конуса нарастания) меняет свою форму, однако через строго определенное время снова принимает исходный облик. Такое периодическое изменение формы, ритмически повторяющееся между последовательными появлениями зачатков листьев, носит название **пластохрон**.

4.2.3. Корневище

Многие травянистые растения имеют подземные побеги, называемые корневищами (ризомами). Они растут в субстрате, как правило, горизонтально. Их можно отличить от корней как по развитию и строению конуса нарастания, так и по периферическому расположению проводящих пучков и наличию листовых органов (или листовых рубцов). Листья на корневище чаще всего чешуевидные и/или представлены опадающими низовыми листьями. Корневища перезимовывают в почве и поэтому часто служат органами запаса питательных веществ (ирис, купена: рис. 4.18, В, С, Е). Корневища образуют при-

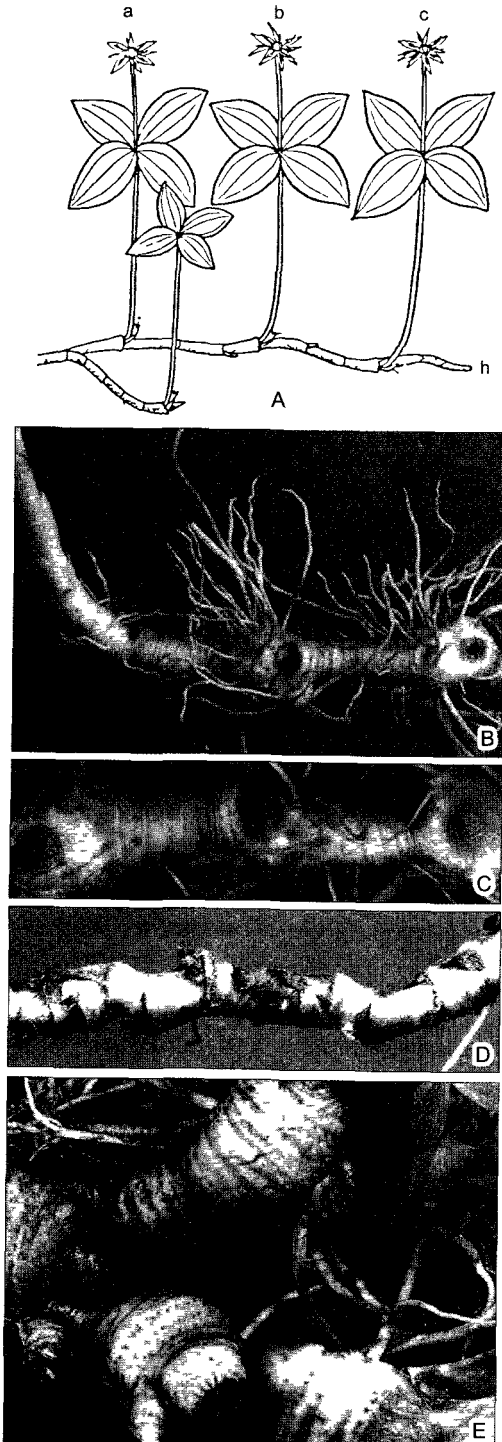


Рис. 4.18. Корневища (А — по А. Braun)

А — у вороньего глаза (*Paris quadrifolia*) зеленые надземные побеги являются боковыми побегами корневища, *Paris* — моноподиальный корневищный травянистый многолетник (см. 4.2.4); а — б — цветоносы трех последовательных лет, **В, С** — у купены многоцветковой (*Polygonatum multiflorum*), наоборот, терминальная почка корневища ежегодно образует надземный цветоносный побег, который затем отмирает, оставляя характерный рубец (С, 1,5×), из-за которого растение и получило название «соломонова печать». Корневище продолжает нарастать симподиально, то есть благодаря росту боковой почки; **Д** — корневище фиалки душистой (*Viola odorata*) с темными остатками низовых листьев и отчетливой метамерией узлов и междуузлий (2×), **Е** — ветвистое запасующее корневище *Iris* с густо расположенными поперечными листовыми рубцами, в которых еще различимы следы проводящих пучков (0,6×)

△

даточные корни и время от времени ветвятся. Вследствие отмирания старых участков корневища происходит вегетативное размножение растений; из одного корневищного растения может возникнуть клон, занимающий большую площадь и существующий весьма долго, в то время как надземные части растения отмирают ежегодно. Примерами тому могут служить вороний глаз, ландыш, тростник, ветреница, пролесник, многие первоцветы, орляк.

4.2.4. Жизненные формы

Во всех природных зонах, где имеются ярко выраженные изменения климата в течение года, существует проблема переживания неблагоприятного периода. В зависимости от географической широты решающую роль играют разные факторы, но в первую очередь — влажность (см. раздел 13.5) и/или температура (см. раздел 13.3). В умеренном климате с большим различием летних и зимних температур у растений выработался ряд приспособлений, объединяемых понятием «жизненная форма». При этом главное значение придается способу переживания зимних морозов нежными почками возобновления. Различают следующие жизненные формы (рис. 4.19).

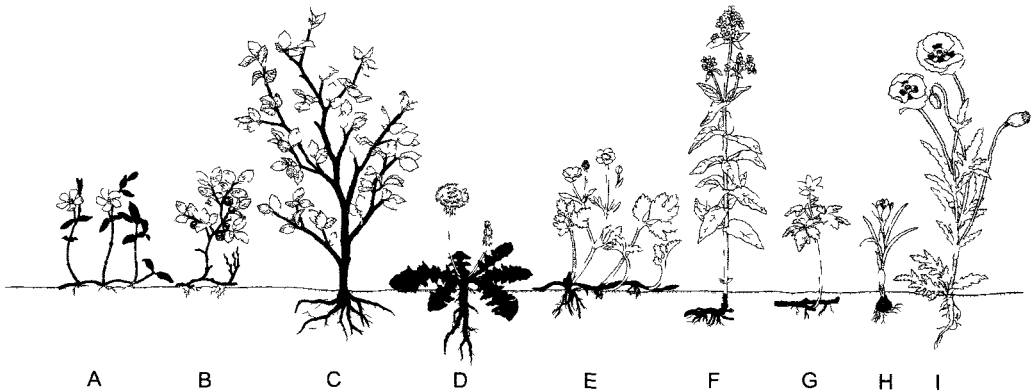


Рис. 4.19. Жизненные формы (по Н. Уолтеру).

Выделенные части растений перезимовывают, остальные отмирают осенью. **A, B** — хамефиты (барвинок *Vinca* и брусника *Vaccinium*), **C** — фанерофит (бук), **D—F** — гемикриптофиты (**D** — одуванчик *Taraxacum* как пример розеточного растения; **E** — ползучий травянистый многолетник лютик ползучий *Ranunculus repens*, **F** — вербейник *Lysimachia*); **G, H** — криптофиты (**G** — корневищный геофит *Anemone*, **H** — клубневой геофит *Crocus*); **I** — терофит (мак-самосейка *Papaver rhoeas*)

— **Фанерофиты** (от греч. phaneros — открытый) — деревья и кустарники, почки которых расположены выше не только почвенного горизонта, но и снежного покрова. Апикальные меристемы фанерофитов морозоустойчивы, а от высыхания защищены плотно сомкнутыми почечными чешуями. Эти сухие, кожистые, весьма просто устроенные листовые органы часто склеены смолой или клейкими либо слизистыми выделениями из железистых волосков. Весной чешуи опадают, оставляя плотно расположенные кольцевые рубцы (почечные кольца), по которым можно узнать границы годичного прироста (рис. 4.20).

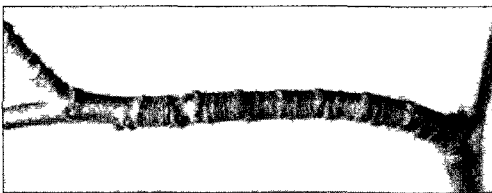


Рис. 4.20. Почечные кольца на ветке бука, которая 7 лет росла как укороченный побег, а затем продолжила рост уже как удлиненный побег (с боковым укороченным побегом, 2,4х) (ср. также рис. 4.9, C, D)

В зависимости от того, являются ли листовые органы морозоустойчивыми или нет, различают вечнозеленые и листопадные фанерофиты. Среди многолетних растений, распространенных в областях с безморозным климатом, например в Средиземноморье, преобладают вечнозеленые формы.

— **Хамефиты** (от греч. chamaiphytes — низко растущий) — полукустарнички и кустарнички, имеющие почки возобновления непосредственно над поверхностью почвы, которые защищены от морозов снеговым покровом (снег вследствие высокого содержания в нем воздуха обладает низкой теплопроводностью). К этой группе относятся многие полегающие и ползучие (шпалерные) древесные растения, а также подушковидные формы тундры и высокогорий и, кроме того, к примеру, *Erica carnea* и *Calluna* (вереск) (рис. 4.21; см. рис. 15.3, G; 15.11, A).

— **Криптофиты** (от греч. kryptos — скрытый), или **геофиты**, имеют подземные побеги, т. е. их почки возобновления находятся в почве. (Обратите внимание, что похожий термин *Cryptophyta* является названием одного из отделов водорослей; см. рис. 11.68.) Чаще всего они представлены луковичными и корневищными растениями. Их над-

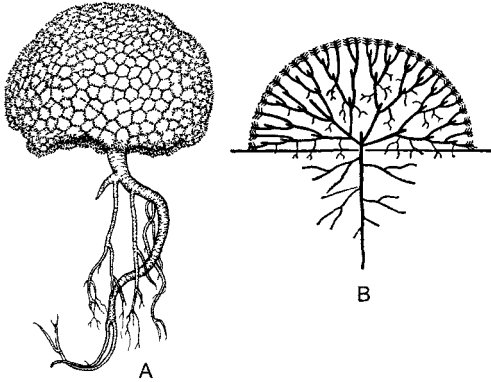


Рис. 4.21. Растения-подушки (А — по А. F. W. Schimper; В — по W. Rauh):

А — *Azorella selago*, зонтичное, с о. Кергелен в штормовом поясе южной части Индийского океана (0,2х); **В** — симподиальная побеговая система подушковидных растений

земные побеги с листьями и цветками образуются ежегодно за счет запасенных в подземных органах питательных веществ, но к зиме отмирают (иногда остается только прикорневая розетка листьев).

— Промежуточное положение между хамефитами и криптофитами занимают **гемикриптофиты**. Их почки возобновления расположены в надпочвенной подстилке и защищены от низких температур снеговым покровом, листовым опадом или травяной подстилкой. К гемикриптофитам относят многие злаки (в том числе озимые), розеточные (подорожник, львиный зев) и столонообразующие растения (земляника, лютик ползучий), а также довольно высокие травянистые многолетники, почки возобновления которых находятся в основании отмирающих надземных побегов (крапива — *Urtica*, вербейник обыкновенный — *Lysimachia vulgaris*).

— **Терофиты** (от греч. *theros* — солнце) вообще не имеют многолетних органов и переживают зимы в виде семян, которые весьма устойчивы к холоду вследствие незначительной обводненности. Кроме того, в семенах имеются все необходимые для прорастания питательные вещества, содержащиеся в зародыше (семядолях) или в особой питательной ткани — эндосперме или перисперме. Терофиты являются

травянистыми, внутренняя программа развития предопределяет их полное отмирание после плодоношения. Среди них есть однолетние и двулетние растения. Однолетники чаще всего произрастают как сорняки, быстро заселяющие вторичные местообитания (пашни, залежи и пр.), а двулетники встречаются и в составе стабильных растительных сообществ.

4.2.5. Ветвление побега

4.2.5.1. Дихотомическое и пазушное ветвление

В противоположность семенным растениям пазушное ветвление встречается у папоротникообразных довольно редко, но и у них боковые почки закономерно располагаются относительно основания листьев, например ниже и сбоку от места прикрепления листа. Таким образом, почки здесь не пазушные, хотя и связаны с филломами (филлогенные). Пазушное ветвление оказывается особым случаем филлогенного ветвления.

Принципиально иным типом является дихотомическое ветвление, обусловленное делением верхушечной меристемы (см. рис. 5.12). Если филлогенное ветвление происходит в зоне листовых зачатков, т. е. сбоку от конуса нарастания, то дихотомическое ветвление — непосредственно в зоне инициалей верхушечной меристемы. Дихотомия преобладает у плауновидных (см. рис. 11.134, G), но иногда встречается и у папоротников. Возникающие вследствие дихотомии побеговые системы называют дихокладиями (от греч. *dichos* — двоекратный; *kladion* — ветвь).

4.2.5.2. Пазушные системы ветвления

У семенных растений ветвление, как правило, **пазушное**: боковые побеги вырастают из пазух листьев. Такие листья, находящиеся в вегетативной части растения, называют кроющими, а находящиеся в области соцветия — прицветниками. В то время как у хвойных пазушные почки воз-

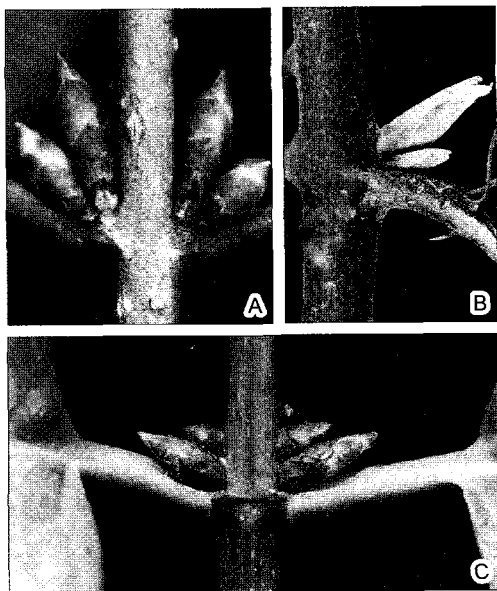


Рис. 4.22. Сериальные дополнительные почки: А—С — дополнительные почки, расположенные на стебле одна над другой; наиболее крупной бывает либо самая верхняя («нисходящий ряд»: А — форзиция, 3,5×; В — ежевика, 2×), либо самая нижняя («восходящий ряд»): С — *Lonicera xylosteum*, 5×). Дополнительные почки, расположенные одна рядом с другой (как, например, плоды банана или зубчики в луковицах чеснока) называют латеральными. (Правильное их название — коллатеральные. — Примеч. ред.)

△

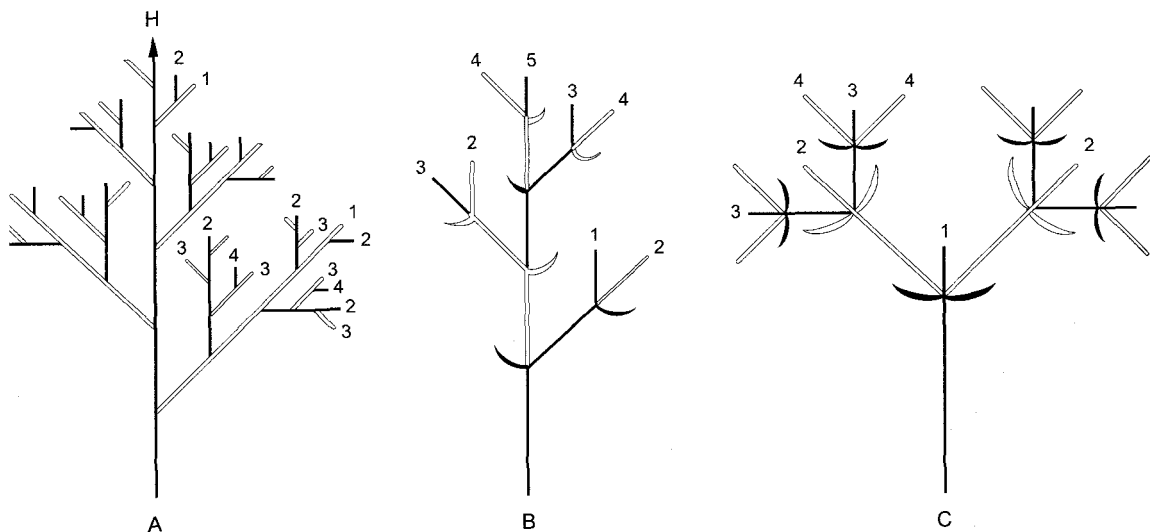


Рис. 4.23. Типы ветвления:

А — моноподиальное строение оси с боковым (рацемозным) ветвлением: Н — главная ось; 1—4 — боковые оси (с первого по четвертый порядки ветвления). Симподиальное ветвление: **В** — монохазий; **С** — дихазий; 1 — первичная ось побега; 2—5 — боковые оси. (Необходимо отличать ветвление от нарастания. И при моноподиальном, и при симподиальном нарастании ветвление одинаковое — боковое. — Примеч. ред.)

никают в пазухах лишь сравнительно немногих листьев, у покрытосеменных боковые почки имеются в пазухах всех листьев в вегетативной части. Часто в пазухе листа закладывается несколько почек; в этом случае говорят о добавочных почках (рис. 4.22). Прорастание пазушных почек, степень развития и ветвления возникающих из них побегов находятся под жестким гормональным контролем (см. раздел 7.6). Внутриорганизменные взаимодействия, так называемые корреляции (см. раздел 7.5), обуславливают также вертикальный (**ортотропный**), косой или горизонтальный (**плагиотропный**) рост ветвей. В результате возникает характерная для растения побеговая система, формирующая его облик, — **габитус** (в пер. с лат. — внешний вид).

Во многих побеговых системах боковые побеги отстают в росте от главного. Такие системы построены по иерархическому принципу (главная ось, боковые оси 1-, 2-, 3-го и последующих порядков) и носят название **моноподиальных** (рис. 4.23, А). Самый известный пример моноподиальной побеговой системы — ель: ортотропный, радиально симметричный ствол представляет собой лидирующий главный побег (моноподий); боковые ветви также моноподиально разветвляются и растут плагиотропно. Вследствие доминирования апикального побега общий вид кроны дерева — конусовидный. Таким же образом ветвится большинство хвойных. Моноподиальное ветвление преобладает и в кронах многих широколиственных древесных пород, несмотря на иной их габитус, например у тополя, ясеня, клена.

В других случаях боковые побеги развиты сильнее главного. Здесь терминальная почка отмирает или образует цветок/соцветие и т. п. Таким образом, дальнейший рост побега в длину оказывается невозможным. Нарастание осевой системы осуществляют развивающиеся из боковых почек новые побеги; формируется **симподиальная система побегов** (рис. 4.23, В, С).

Греко-латинское слово **подиум** в этом контексте имеет значение «членник оси». Симподиальные системы побегов состоят из одинаково развитых членников (фитомеров) различ-

ного порядка. В моноподиальных системах побегов существует главная ось, а боковые ветви соответственно их порядку развиты все слабее: такой тип нарастания сохраняется во всей побеговой системе растения.

Наиболее часто встречающийся тип симподия — **монохазий**, в котором единственный боковой побег «перевершинивает» остановившуюся в росте главную ось и таким образом продолжает нарастание всей побеговой системы. Этот побег в свою очередь вскоре заканчивает рост, и его перевершинивает его боковой побег и т. д. (рис. 4.23, В). Обычно перевершинивающие боковые побеги растут в том же направлении, что и материнские. Поэтому симподий можно отличить от моноподия только при внимательном исследовании.

Стволы и ветви большинства широколиственных деревьев (липы, бука, вяза, каштана, орешника) являются симподиями. Почки на концах их зимующих побегов кажутся терминальными, но в действительности являются субтерминальными боковыми; собственно терминальные почки, как правило, опадают. Другой пример симподиально-монохазийной побеговой системы — виноград (рис. 4.24). Следует отметить, что и корневища могут нарастать моноподиально или симподиально-монохазийно (см. рис. 4.18, А—С).

Реже встречаются такие типы, как **дихазии** и **плейохазии**, где два или соответственно несколько боковых ветвей пере-

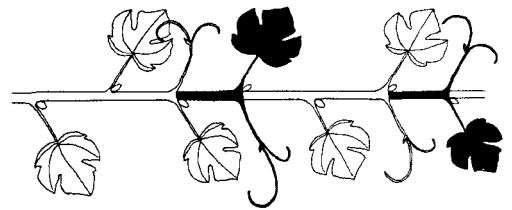


Рис. 4.24. Монохазий виноградной лозы *Vitis vinifera* (по A. W. Eichler, изменено).

Следующие друг за другом члены симподия, показанные поочередно как светлые и темные, заканчиваются усиками. В пазухах терминальных листьев членов симподия находятся сериальные (дополнительные) почки — «пасынки», удаление которых, или «пасынкование», — важное и трудоемкое мероприятие при выращивании винограда

вершинируют материнскую (см. рис. 4.23, С). Известные примеры дихазии — побеговые системы сирени, омелы (см. рис. 11.241) и многих гвоздичных, у которых терминальные почки закономерно расходятся на образование цветка (см. рис. 11.239, D). Существующая при пазушном ветвлении тесная взаимосвязь между филлотаксисом и ветвлением побега подчеркивается тем, что дихазии возникают у растений с накрест-супротивным листорасположением.

Если терминальная почка в моноподиях будет повреждена каким-либо внешним воздействием, ее роль обычно переходит к ближайшей пазушной почке, и нарастание идет (как исключение) как в монохазии. Однако многие растения вне зависимости от внешних факто-

ров меняют тип ветвления (от моноподиального к симподиальному и наоборот), особенно при переходе в репродуктивную стадию развития.

В редких случаях первичный побег проростка нарастает моноподиально до терминального цветка (как у маков). Значительно чаще цветки образуются на боковых побегах более высокого порядка соответственно характерной «осности» растения. Например, у подорожника большого (*Plantago major*) главный побег несет только прикорневую розетку листьев, на боковых побегах первого порядка развиваются едва заметные верховые листья, и лишь в их пазухах образуются короткие веточки, заканчивающиеся цветком. Подорожник — это так называемое «трехосное» растение. У многих деревьев первые цветки появляются на побегах весьма высокого порядка ветвления, развивающихся спустя много лет после прорастания семени.

Бокс 4.2. Морфология соцветия

Простые соцветия (см. рис. 4.25): **колос** отличается от **кисти** сидячими (без цветоножек) в пазухах брактеей цветками, **зонтик** — укороченной осью соцветия, что компенсируется удлиненными цветоножками цветков, прикрепленных почти на одинаковой высоте. У похожего на колос **початка** ось соцветия сильно утолщена, у **головки** она утолщена, более или менее укорочена и часто несет у своего основания обертку из расположенных розеткой листьев обертки, которые не следует путать с крошащими листьями цветков внутри головки.

Если в простых соцветиях (кисти, колосе, зонтике) отдельные цветки заменить на целые соцветия, то получаются **сложные соцветия** (см. рис. 4.26) — **двойная (сложная) кисть**, **двойной (сложный) колос**, **двойной (сложный) зонтик**. У **метелки** ось соцветия заканчивается терминальным цветком, как и все боковые оси, степень ветвления которых постепенно возрастает сверху вниз от самых верхних, отдельных цветков, расположенных под терминальным цветком. Конусовидный контур метелки может меняться благодаря тому, что все цветки вследствие соответствующего удлинения боковых осей оказываются на одном уровне (**щитковидная метелка**, пример: рябина *Sorbus aucuparia*). Благодаря сильному удлинению базальных ветвей соцветия метелка может даже стать блюдце-

видной (как у таволги *Filipendula*), ее называют «**spire**» (анаграмма «Rispe», метелка)¹.

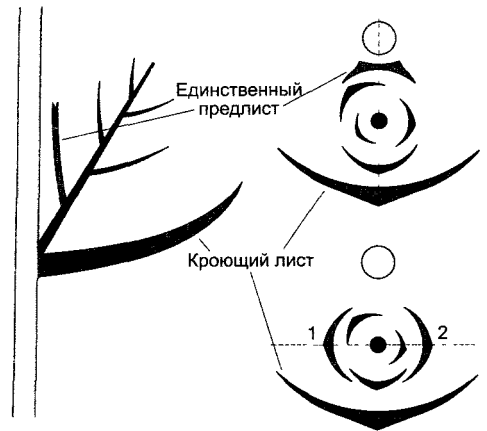


Рис. А. Листовые серии боковых побегов в соцветиях (по D. von Denffer).

Серии также начинаются с одного или двух предлистий, отличающихся формой и расположением от других листьев. Если их два (1, 2 на рис.) (как у большинства настоящих двудольных), то они обычно расположены трансверзально. У однодольных чаще всего один предлист, который расположен не в боковом положении, а на стороне, обращенной к стеблю материнского побега. Возможно, что он произошел от срастания двух предлистийев. Слева — вид сбоку, справа — диаграммы

¹ Более распространенное название — антела. — *Примеч. ред.*

В отличие от метелки имеющий терминальный цветок **тирсонд** и не имеющий терминального цветка **тирс** характеризуются цимозно разветвленными боковыми веточками — частными соцветиями. Под цимозным ветвлением следует понимать ветвление только из пазух предлистьев (рис. А), которые представляют собой единственные листовые органы ниже цветка и у настоящих двудольных (и некоторых однодольных) обычно развиваются по два в трансверзальном положении (супротивно или очередно). Если ветвление всегда происходит из пазух обоих предлистьев, то возникает **дихазий** (рис. В), ветви которого продолжают далее ветвиться из пазух своих предлистьев, причем боковые ветви переворачиваются материнскую. Вместо **дихазияльного ветвления** происходит **моноклазальное**, когда одна из пазух предлистьев каждый раз остается стерильной. Если при этом боковые ветви закладываются поочередно в левой и в правой пазухах, то возникает **извилина**. Если всегда «фертилен» только левый или правый предлист (относительно медианной плоскости, проходящей через кроющий лист и дочернюю ветвь), то получается **завиток** (рис. В). Если завитками или извилинами представлены обе ветви дихазияльного частного соцветия, то говорят соответственно о **двойном завитке** (яснотка и другие губоцветные) или **двойной извилине**. Если, как у многих однодольных и у не-

которых настоящих двудольных, имеется только **один предлист**, который расположен на стороне, обращенной к стеблю материнского побега, то при ветвлении по типу извилины возникает особая форма цимозного частного соцветия, названная **веером** (например, у видов *Iris*), все оси которого расположены в одной плоскости.

Монотелические и **полителические** соцветия. Сравнительно-морфологически различают два типа соцветий — монотелические и полителические. У **монотелических** соцветий, как и у метелки (см. рис. 4.2б), главная и боковые оси заканчиваются терминальными цветками. Все отходящие от главной оси ниже терминального цветка боковые цветоносные оси — будь они разветвлены или нет, — представляют систему равноценных, гомологичных элементов. Их называют побегами повторения или **паракладиями**, так как они равным образом в известной мере повторяют строение главной оси, а их ветви — соответственно, паракладиями первого, *n*-го порядка. Эта система паракладиев может по-разному преобразовываться соответственно принципу варьирующих пропорций, т. е. путем увеличения числа цветков или их уменьшения вплоть до сохранения единственного терминального цветка, путем разного развития междоузлий в разных участках соцветия, изменения формы ветвления (например, тирсоидное) или вследствие более мощного развития верхних, либо нижних ветвей (акротонное или базитонное усиление).

Соцветия, построенные по **полителическому** типу, заканчиваются не терминальным цветком, а многоцветковой **флоресценцией** (**главной флоресценцией**, рис. С, II) из отдельных боковых цветков или — у тирса — из **цимозных частных флоресценций**. В противоположность монотелическим соцветиям верхушка их оси остается открытой (иногда она даже позже возвращается к вегетативному росту, например у ананаса). Под главной флоресценцией находятся боковые ветви, которые подобно главной также заканчиваются флоресценцией (кофлоресценцией). Их назвали **паракладиями** (полителического типа). Полителические соцветия возникают из монотелических в два этапа: 1) **утрата терминального цветка**; 2) **специализация** боковых осей (одни из них как отдельные цветки или парциальные флоресценции становятся элементами единицы высшего порядка — флоресценции, а другие — паракладиями, в свою очередь заканчивающимися флоресценцией).

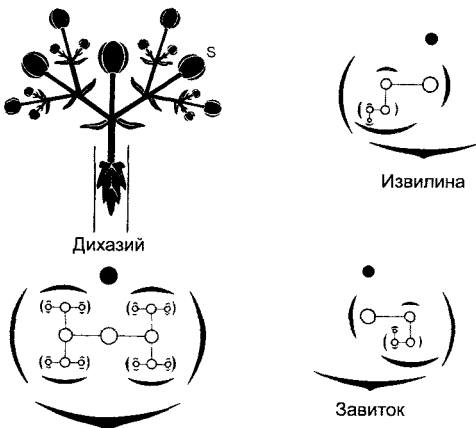


Рис. В. Некоторые формы цимозного ветвления соцветий (по W. Troll и F. Weberling).

Дихазий — вид сбоку и диаграмма. Извилина — например синяк, петунья. Завиток — например зверобой

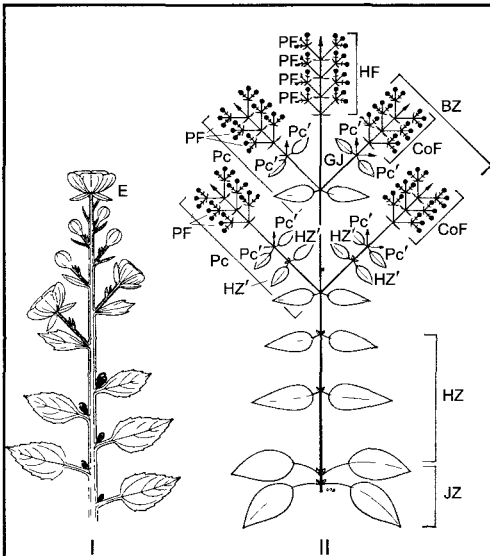


Рис. 3. Закрытые и открытые соцветия (по W. Troll и F. Weberling).

I — закрытое соцветие с терминальным цветком E, боковые цветки расцветают снизу вверх; II — сложная открытая синфлоресценция: главная флоресценция HF и кофлоресценция CoF зоны обогащения BZ с парциальными флоресценциями PF. Зона обогащения образована боковыми побегами (паракладиями Pc, и Pc'). В зоне подавления HZ/HZ' распускание пазушных почек гормонально заблокировано; JZ — зона возобновления. Главная флоресценция обычно отделена от зоны обогащения длинным главным междоузлем GJ

Терминальному цветку монотелического соцветия и, соответственно, главной флоресценции полителического соцветия все-

гда предшествует участок побега, на котором развиваются паракладии, обогащающие соцветие дополнительными цветками. Ниже этой **зоны обогащения** происходит более или менее резкое торможение развития паракладиев (**зона подавления**). У травянистых многолетников почки в пазухах базальных листьев главного побега действуют как почки возобновления, из которых в следующем вегетационном периоде развиваются новые надземные побеги (**зона возобновления**). Эти три зоны вместе образуют так называемое **Unterbau** (этот термин не имеет соответствий в других языках. — *Примеч. ред.*), которое охватывает всю преимущественно **вегетативную** часть главного побега. Подобное же расчленение обычно удается наблюдать у паракладиев, за исключением отсутствующей у них зоны возобновления. У цветonoсных побегов **древесных растений** (деревьев, кустарников) зона почек возобновления и развивающиеся из нее побеги повторения часто непосредственно граничит с зоной обогащения.

Нередко монотелические соцветия как закрытые противопоставляли полителическим как открытым соцветиям. Однако и среди монотелических соцветий есть такие, у которых верхушка главного побега остается открытой и даже продолжает неограниченно расти (многие лианы и многолетние розеточные растения). Но монотелическое строение паракладиев показывает, что это монотелическое соцветие. Пары понятий монотелическое/полителическое и открытое/закрытое обозначают разные признаки соцветий.

Литература

Weberling F. (1981) Morphologie der Blüten und Blütenstände. Ulmer, Stuttgart

4.2.5.3. Соцветия

Особенно наглядные примеры различных типов ветвления представляют соцветия (**инфлоресценции**; от лат. *florescere* — цвести). Разнообразие их огромно и уступает лишь разнообразию самих цветков. Классифицировать соцветия можно следующим образом.

— **Простые/сложные (комплексные) соцветия**: различаются по степени ветвления (рис. 4.25; 4.26). В простых соцветиях

порядок осей различается не более чем на единицу, в то время как в сложных соцветиях есть оси нескольких последовательных порядков ветвления.

— **Рацемозные/цимозные соцветия**: различаются так же, как у моноподиального и симподиального ветвлений. Простые соцветия построены по моноподиальному (рацемозному) типу.

Открытые/закрытые соцветия (бок 4.2, рис. 3): если все оси соцветия (их число может быть различным) заканчивают-

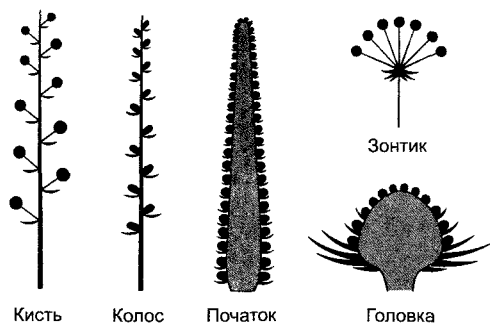


Рис. 4.25. Простые соцветия (по F Weberling и O Schwantes)

Известные примеры кистей встречаются у многих лилейных (Liliaceae) и капустных, или крестоцветных (Brassicaceae), у кипреев и барбариса. В колосья собраны цветки энотеры, подорожников, кольника и большинства орхидей. Початки есть у кукурузы и аронника. Зонтики образуют астранция, плющ и примулы. Головки и им соответствующие плоские корзинки имеются у скабиозы и короставника, а также у астровых, или сложноцветных (Asteraceae).

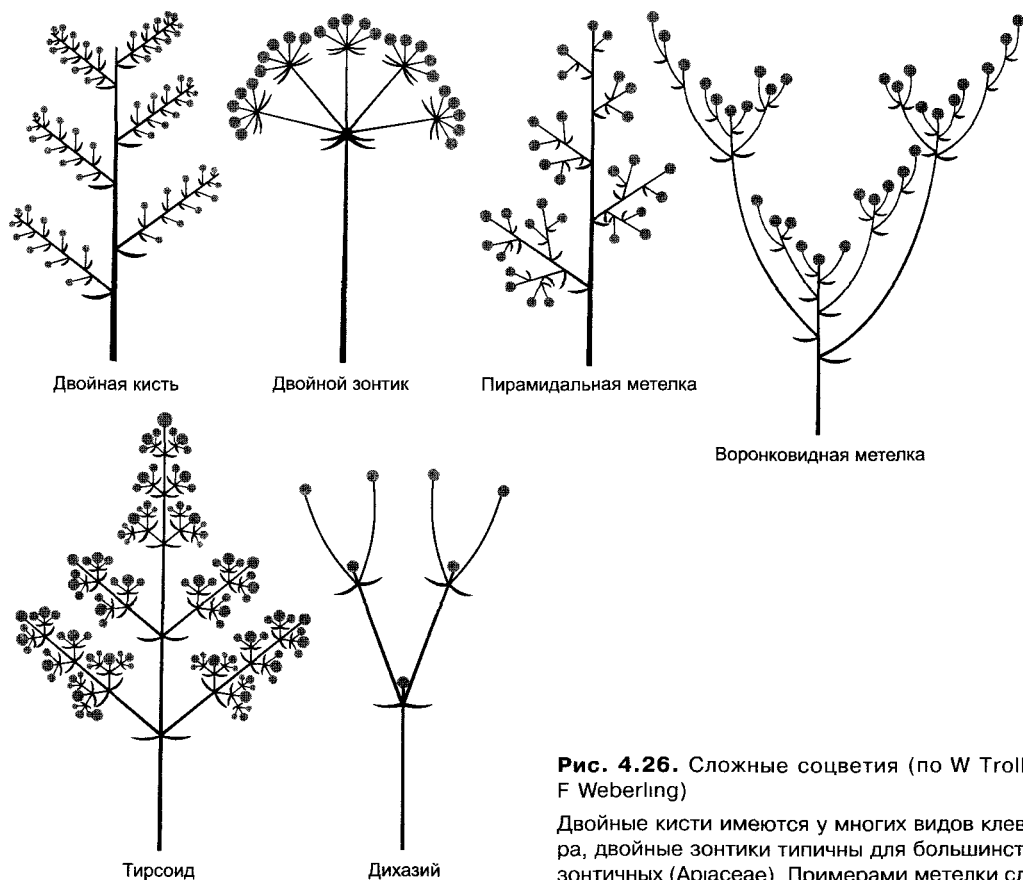


Рис. 4.26. Сложные соцветия (по W Troll и F Weberling)

Двойные кисти имеются у многих видов клевера, двойные зонтики типичны для большинства зонтичных (Apiaceae). Примерами метелки служат соцветия сирени, бирючины и винограда.

Щитковидная метелка возникает, если все цветки одной метелки вследствие удлинения нижних боковых ветвей оказываются почти на одном уровне (бузина, рябина, гортензия). В метелке злаков мелкие частные соцветия — «колоски» собраны в метелку (например, у овса, мятлика лугового). Аналогичным образом в «колосьях» таких злаков, как пшеница, рожь, ячмень, *Lolium*, *Agropyrum* простые «колоски» собраны в (сложный) колос. Воронковидная метелка (Spigge) лучше всего выражена у таволги *Filipendula*. Тирсу соответствуют соцветия конского каштана, коровьяка скипетровидного и огуречной травы, а также многих губоцветных (например, шалфея). Дихазии типичны для гвоздичных (особенно выражены у звездчатки, ясколки и песчанки, ср рис 11 239, D), а также для земляники и липы (ср бокс 4 2, рис В).

ся терминальными цветками, то это закрытое соцветие. В открытых соцветиях терминального цветка нет. Однако и в открытом соцветии терминальная почка постепенно прекращает развитие, но при определенных обстоятельствах может реактивироваться, и открытое соцветие прорастает вегетативным побегом.

Обширные сравнительные исследования привели к типологическому разграничению монотелических и полителических соцветий (от греч. telos — конец). Детали морфологии соцветий приведены в боксе 4.2.

4.2.5.4. Жизненные формы древесных растений: кустарник и дерево

Габитус **кустарника** — многоствольного растения — определяется тем, что рас-

положенные в основании побегов почки или соответственно боковые ветви растут сильнее, чем расположенные выше: **базитония** (рис. 4.27). Благодаря этому кустарники способны омолаживаться в каждом вегетационном периоде снизу, образуя мощные новые побеги в базальной зоне возобновления. Ветви, особенно на концах, ветвятся слабо, они имеют в большинстве случаев ограниченную продолжительность жизни и высоту. Одревесневшее основание куста, из которого ежегодно возникают новые побеги возобновления, понемногу разрастается в короткий узловатый **ксилоподий**. Система нарастания кустарников в основе своей симподиальная.

В осевой системе **деревьев** — будь она моноподиальной или монохазальной — господствует **акротония**: здесь в противоположность кустарникам сильнее всего растут терминальная почка и ближайшие

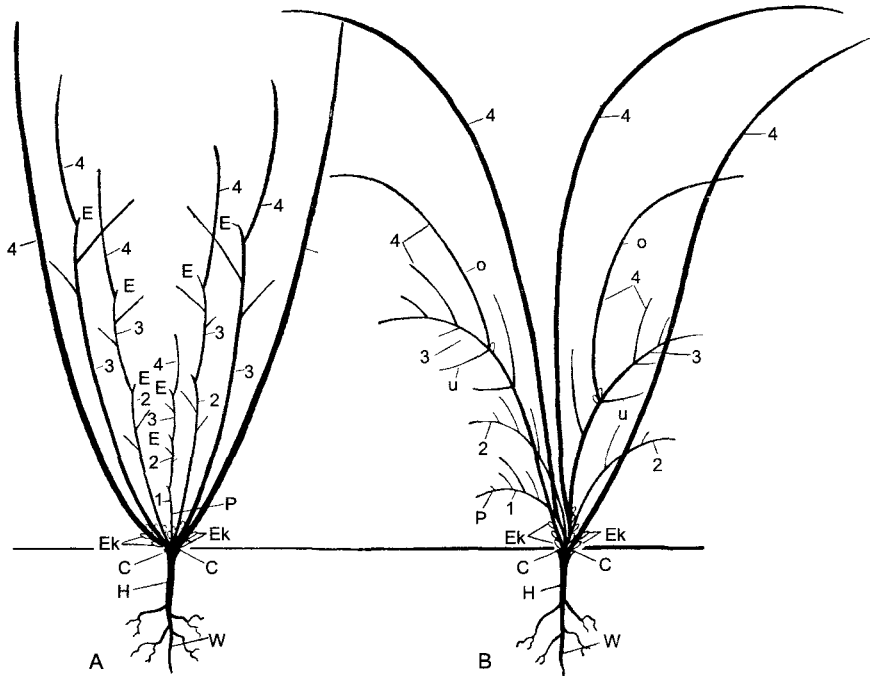


Рис. 4.27. Формы роста и ветвления у кустарников (по W. Rauh): **А** — лещина *Corylus avellana*; **В** — бузина *Sambucus nigra*; корневая система с главным корнем *W* изображена сильно упрощенно; *P* — главный побег; 1—4 — отдельные годовичные побеги; *o* — мощные ветви верхней стороны; *u* — ослабленные ветви нижней стороны; *E* — отмершие концы побегов разных генераций; *Ek* — почки в зоне возобновления ксилоподия; *C* — семядольные узлы; *H* — гипокотиль

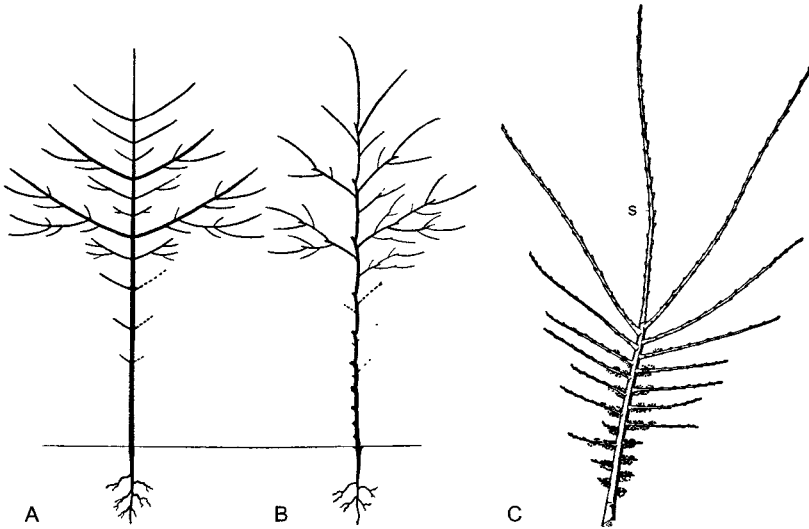


Рис. 4.28. Формы роста и ветвления у деревьев (А, В — по W. Rauh; С — по W. Troll):

А — моноподиальное; **В** — симподиальное ветвление; **С** — двухлетняя ветвь вяза малого *Ulmus minor* с выраженной акротонией; самый верхний боковой побег *s* продолжает главную ось как новый член симподия; на базальных участках нижних и средних боковых ветвей цветки (0,1×)

к ней боковые почки (рис. 4.28) (от греч. akros — самый верхний, самый наружный; tonos — напряжение, усиление). Ежегодный прирост, таким образом, идет преимущественно в периферической части кроны, которую несет единственный ствол.

Различный габитус хвойных (голосеменных) и лиственных (покрытосеменных, точнее двудольных) деревьев обусловлен тем, что у лиственных деревьев самые ранние боковые ветви, находящиеся соответственно в нижней части ствола, развиты слабо; они в конце концов засыхают и отпадают. Благодаря такой «распространяющейся вверх акротонии» спустя несколько лет или десятилетий возникает оголяющийся от ветвей ствол, несущий широкую крону округлого контура. Напротив, у моноподиальных хвойных деревьев продолжают расти и низко расположенные старые боковые ветви, так что возникает всем известная пирамидальная форма кроны. В слишком густых хвойных насаждениях нижние ветви, правда, не получают достаточно света и по этой (внешней) причине отмирают. Но и тогда они не сбрасываются, а остаются в виде жесткого, лишённого хвои переплетения ветвей. В современном лесном хозяйстве этот процесс вызывают искусственно путем загущенных посадок без последующего прореживания, чтобы получить

более ценный для промышленного использования древесной со стройными, длинными стволами и тем самым — более высокую прибыль. Мрачная уродливость таких насаждений, в которых медленно перегнивающий, толстый слой кислой опавшей хвои покрывает почву и где больше нет зеленого подроста, — явный симптом искусственно изуродованной экосистемы.

Своеобразное промежуточное состояние между кустарником и деревом представляет собой сирень (*Syringa*). Ее осевая система акротонная, но нарастание симподиальное и соответственно накрест-супротивному расположению листьев дихазальное. Поэтому она всегда дает на концах годичных побегов развилку из двух одинаково сильных побегов продолжения, так что единый ствол образоваться не может.

4.2.5.5. Метатопия, каулифлория, придаточные побеги, выводковые почки

У некоторых цветковых растений принцип пазушного ветвления кажется утраченным, поскольку пазушные почки или

соответственно места прикрепления боковых побегов вследствие срастания или сдвинуты на материнскую ось (конкаулесценция; от греч. *kaulos* — стебель) или располагаются на кроющем листе (рекаулесценция). В таких случаях говорят о **метатопии** (смещение; рис. 4.29). Конкаулесценция распространена у пасленовых, к которым относится картофель.

При образовании цветков прямо на стволах — **каулифлории** — пазушное ветвление также как бы исчезает: от ветвей или мощных стволов непосредственно отходят укороченные побеги, несущие цветки или плоды. Своим возникновением они обязаны долго покоящимся почкам (рис. 4.30; 11.266, D).

У некоторых растений соответственно преобразованные пазушные почки опадают в качестве **выводковых почек** (рис. 4.31), которые укореняются в почве и дают новое растение.

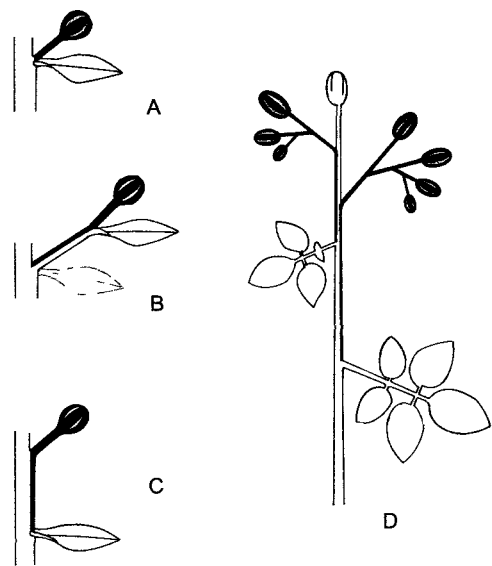


Рис. 4.29. Метатопия (по W. Troll, изменено): **A** — для сравнения типичная структура: боковой побег в пазухе кроющего листа; **B** — рекаулесценция; **C** — конкаулесценция; **D** — соцветие картофеля *Solanum tuberosum*: конкаулесценция двух боковых побегов с соцветиями завитками



Рис. 4.30. Каулифлория (фото **A** — W. Barthlott; **B** — D. Zissler):

A — у *Goethea cauliflora*, из мальвовых, цветки расположены в пазухах уже опавших листьев, место которых на стебле еще заметно благодаря листовому рубцу; **B** — у обычного в Средиземноморье иудина дерева *Cercis siliquastrum* цветки расположены на более старом стебле, где уже образовалась корка, так что листовых рубцов уже не видно

Впрочем, у цветковых растений имеются и почки/побеги, которые закладываются не в пазухах листьев. Это касается в первую очередь развития зародышевой почечки, а также и особых **адвентивных почек и побегов**, возникающих на корнях или листьях (рис. 4.32). Часто образование адвентивных побегов связано с ранением растения. Таковы, например, всем известная поросль на свежих пнях деревьев¹ или образование новых вегетативных апексов в каллюсной ткани, что используют при размножении растений культурой клеток (см. рис. 7.47).

¹ Пневая поросль обусловлена прорастанием спящих почек, а не возникновением адвентивных почек — *Примеч. ред.*

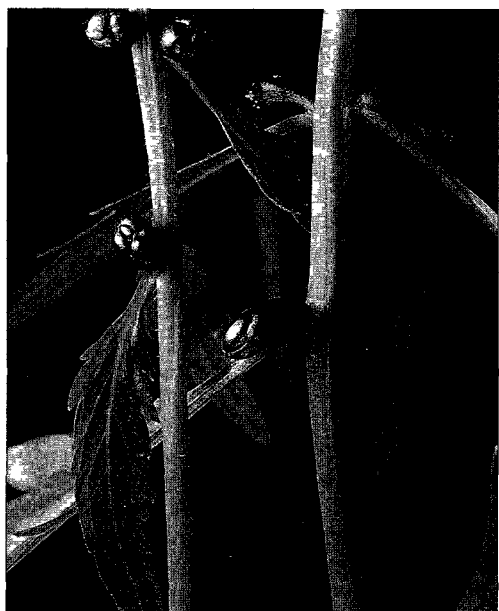


Рис. 4.31. Преобразованные в выводковые почки пазушные почки у зубянки клубненосной *Cardamine (Dentaria) bulbifera*

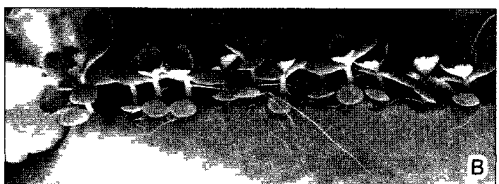
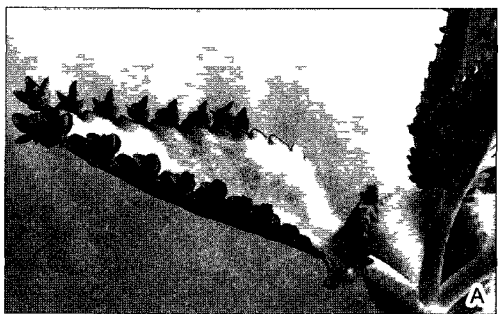


Рис. 4.32. Выводковые почки у *Kalanchoe daigremontiana*, суккулента из Crassulaceae

Образовавшиеся на зубцах листовой пластинки придаточные почки (А) вырастают в молодые растениеца (В, 2х), которые затем опадают. У этого растения есть пазушные почки, однако внешне они не заметны.

4.2.6. Особые функции и приспособительные формы

В качестве метаморфозов побега уже упомянуты усы, служащие для вегетативного размножения и распространения, а также столоны с клубнями у картофеля (см рис 4 11). Необычный образ жизни и/или приспособления к особым условиям существования приводят к ряду дальнейших видоизменений стеблей.

Запасяющие стебли. Во всех стеблях основной паренхиме присуща функция запасаения веществ. У определенных растений эта функция выражена особенно сильно, соответственно основная паренхима разрастается, и поэтому стебель местами более или менее утолщен, так возникают **стеблевые клубни**.

Таким же образом нередко преобразуется гипокотиль (гипокотильные клубни, например, *Susclamen*, редиса, красной свеклы). О **корнеплодах** в морфологии растений обычно говорят тогда, когда в образовании клубня участвует также — иногда даже преимущественно — главный корень (рис 4 33, бокс 4 5, рис D, E). Иногда в клубни превращаются и облиственные части побега, как у капусты кольраби. У травянистых многолетников с ежегодно сменяющимся однолетним подземным клубнем (например, у безвременника и крокуса) в зимующий клубень разрастается скрытое в земле основание побега. Следующей весной боковая почка дает новый побег возобновления, основание которого затем превращается в новый клубень.

• **Стебли с функцией листа.** Паренхима коры травянистого стебля окрашена благодаря хлоропластам в зеленый цвет — здесь идет фотосинтез. Эта функция, которая отчетливо проявляется уже у прутьевидных растений (например, у дрока), может быть усилена в листовидно уплощенных стеблях, или **платикладиях** (от греч *platys* — плоский). Платикладии бывают или укороченным побегом (**филлокладий**, см рис 4 3) или удлинённым побегом (**кладодий**, рис 4 34). Листья в таких случаях редуцированы до чешуй или колючек или рано опадают.

• **Стеблевые суккуленты.** Растения очень сухих местообитаний (ксерофиты)

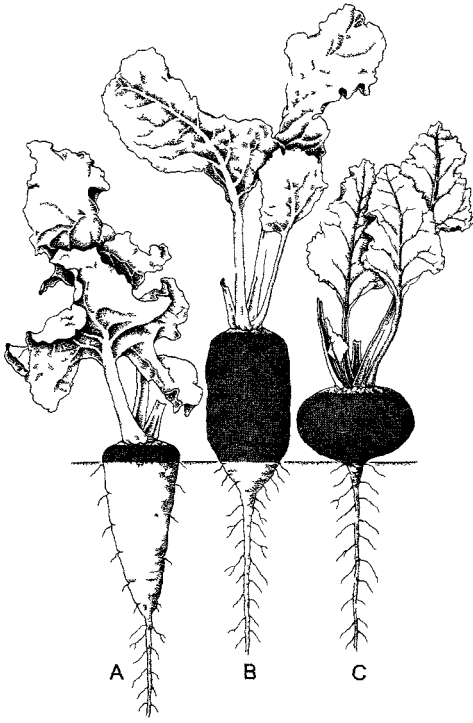


Рис. 4.33. Участие главного корня и гипокотыля (затемнен) в образовании корнеплода у разных рас *Beta vulgaris* (по W Rauh)

А — сахарная свекла, **В** — кормовая свекла, **С** — столовая (красная) свекла

прежде всего вынуждены ограничивать испарение (транспирацию). Так как в листе происходит не только фотосинтез, но и интенсивная транспирация (испарение), листья ксерофитов чаще всего превращаются в колючки, что одновременно защищает растения от поедания животными. Фотосинтез перемещается в стебель. У активно-резистентных к дефициту воды растений зеленые стебли к тому же суккулентны, т.е. превращены в накопители влаги с большим объемом и малой поверхностью (от лат. *succus* — сок).

Из стеблевых суккулентов наиболее известны кактусы. Их проростки очень похожи на проростки других двудольных растений, что с удивлением установил еще И. В. Гете. В ходе дальнейшего развития паренхима их коры разрастается в водозапасающую ткань, листья ста-

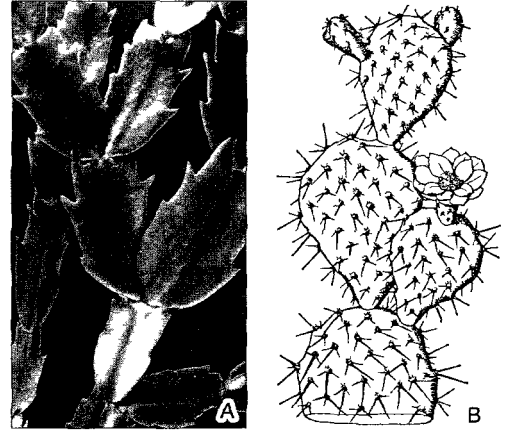


Рис. 4.34. Плоские стебли кактусов как пример кладодиев (по Schumann, изменено)

А — кактус-декабрист *Zygocactus truncatus* (0,5×) **В** — опунция (*Opuntia*) с цветком и двумя плодами, очередное расположение листьев отражается в правильном узоре парастих, вдоль которых располагаются ареолы (0,3×)

новятся колючками, а боковые почки развиваются в пучки волосков или колючек или в ареолы. Шаровидные и колонновидные кактусы развивают сильно выступающие продольные ребра, бока которых из-за различной освещенности имеют разную температуру и посредством этого термического потенциала поддерживают охлаждающий поток воздуха.

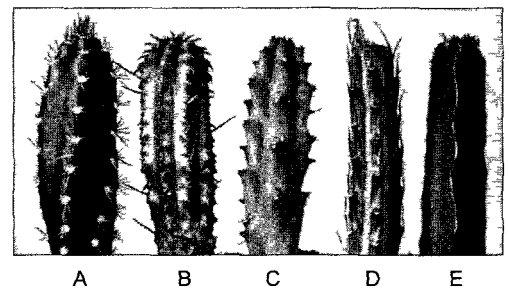


Рис. 4.35. Стеблевые суккуленты как пример филетического параллелизма под влиянием сухого климата с короткими периодами обильных дождей (по D. von Denffer)

А — *Cereus iquiquensis* (Cactaceae), **В** — *Euphorbia fimbriata* (Euphorbiaceae), **С** — *Huernia verekeri* (Asclepiadaceae), **Д** — *Klenia stapeliiformis* (Asteraceae) **Е** — *Cissus cactiformis* (!) (Vitaceae) (все 0,5×)

Стеблевые суккуленты не ограничены кактусами, они встречаются и у растений из других порядков как конвергентное приспособление (рис 4 35) При всем внешнем сходстве внутреннее строение может варьировать На-

пример, водоносной становится не кора, а сердцевина, так что проводящие пучки суккулентного стебля расположены не центрально, как у кактусов, а периферически

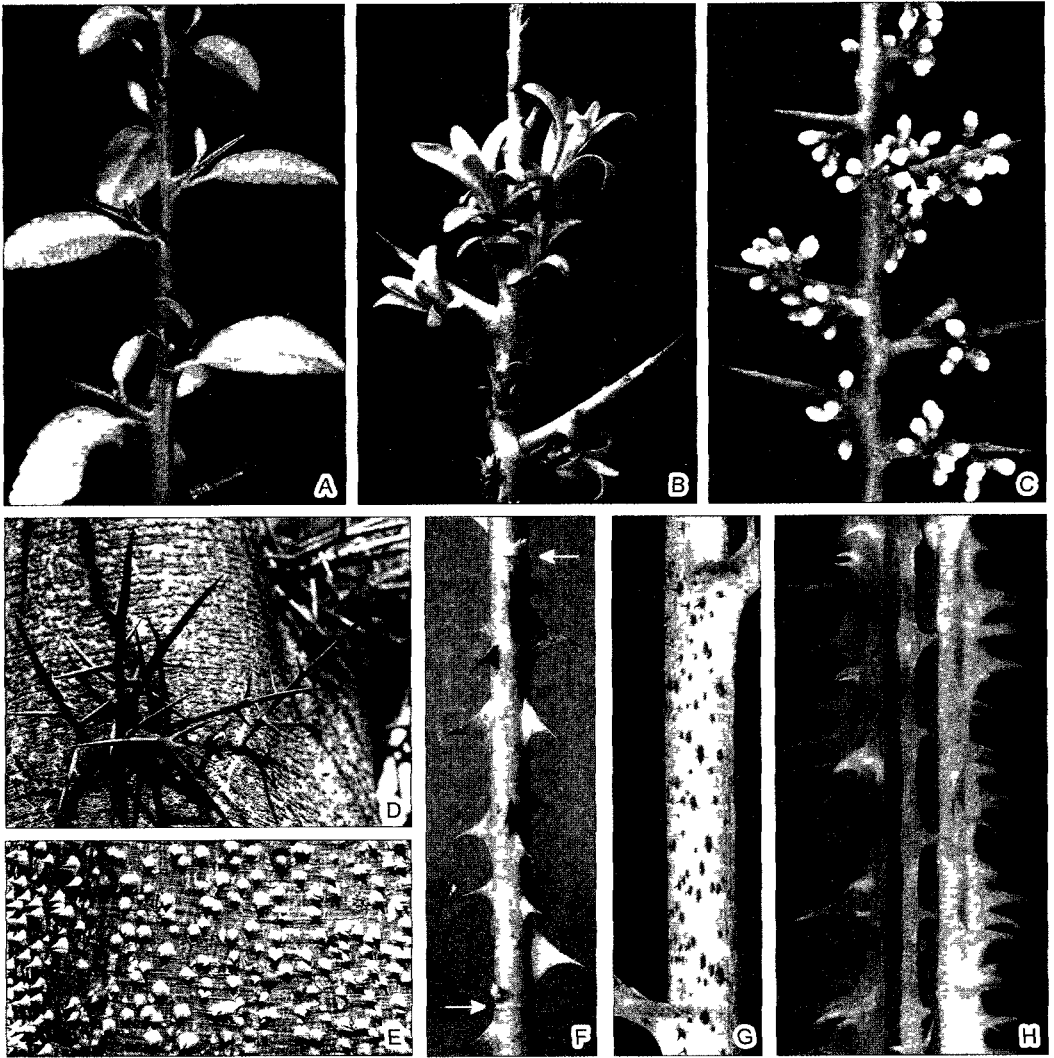


Рис. 4.36. Побеговые колючки и шипы

А — одревесневший укороченный побег пираканты, *Pyracantha coccinea*, **В** — укороченные облиственные и превратившиеся в колючки побеги облепихи, *Hippophae rhamnoides*, **С** — превратившиеся в колючки укороченные побеги терна, *Prunus spinosa* (лат. spina — шип, колючка) с цветочными почками, **Д** — целиком одревесневшие разветвленные колючки из боковых побегов на стволе *Gleditsia triacanthos*, у этого растения есть раса *inermis*, не имеющая колючек, так как она не образует соответствующих побегов, **Е—Н** — шипы **Е** — эмергенцы на стволе *Chorisia*, их очень острые одревесневшие концы не позволяют никому влезать на дерево, **Ф** — роза, положение шипов не связано с узлами (показаны стрелками), **Г** — малина (1,5×), **Н** — ворсянка, *Dipsacus fullonum* (1,5×)



Рис. 4.37. Схематические продольные срезы колючки (А) и шипа (В).

Древесина колючки является продолжением древесины несущей ее ветви, колючка расположена в пазухе кроющего листа, соответственно — листового рубца; напротив, шип как эмергенц образован исключительно тканью коры и поэтому легко обламывается

• **Побеговые колючки.** Колючками могут становиться не только листья (см. рис. 4.7), но и одревесневшие укороченные по-

беги (рис. 4.36). Известные примеры — неразветвленные колючки терна, боярышника и японской айвы, а также разветв-

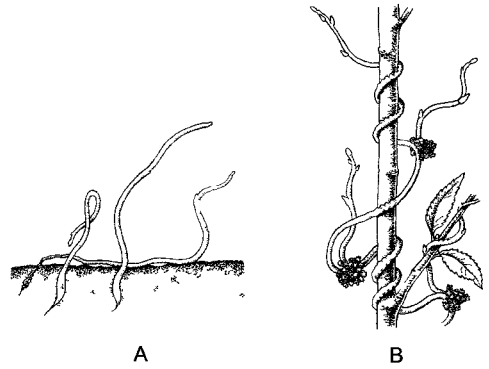
Таблица 4.1. Лазящие растения (лианы) и их опорные органы

Классификация	Опорные органы	Примеры
Вьющиеся растения	Стебель с удлинненными междоузлиями, обвивающий опору	Вьющиеся по часовой стрелке многие бобовые (фасоль, глициния (<i>Wisteria</i>) и тыквенные (тыква, огурец.). вьюнковые (вьюнок полевой...), <i>Cuscuta</i> (см. рис. 4.38). Вьющиеся против часовой стрелки: хмель, жимолость, тамус (<i>Tamus communis</i>)
Цепляющиеся усиками ¹	Усики: нитевидные органы, обвивающие опору	Побеговые усики: виноград (см. рис. 4.24; 4.69, С), <i>Passiflora</i> . Листовые усики: многие тыквенные (тыква, переступень (<i>Bryonia</i> , см. рис. 11.258, А). Усики из листочков сложного листа: многие бобовые (горох, вика., см. рис. 4.69, А, В), ломонос (<i>Clematis</i>); удлинненные концы листьев: <i>Gloriosa</i> , черешковые усики: <i>Nepenthes</i> (бокс 4.4, рис. А). Корневые усики: <i>Vanilla</i>
Лазящие с помощью придаточных корней	Короткие цепляющиеся корни	Плющ (бокс 4.5, рис. А)
Лазящие с помощью разнообразных цепляющихся структур	Растут, зацепляясь за ветви других растений направленными вниз волосками-прицепками, шипами и колючками или боковыми побегами	Волоски-прицепки: подмаренник цепкий (<i>Galium aparine</i>) Шипы: плетистые розы, ежевика. Колючки: <i>Bougainvillea</i> Растопыренные боковые побеги: паслен сладко-горький (<i>Solanum dulcamara</i>)

¹ Авторы допускают грубые ошибки: усики тыквенных имеют сложную и еще не до конца выявленную природу (пазушные побеги или части соцветий), но не листовую; ломоносы обвивают опору черешками, а ваниль, хотя и лазает с помощью корней, но усиков у нее нет. — *Примеч. перев.*

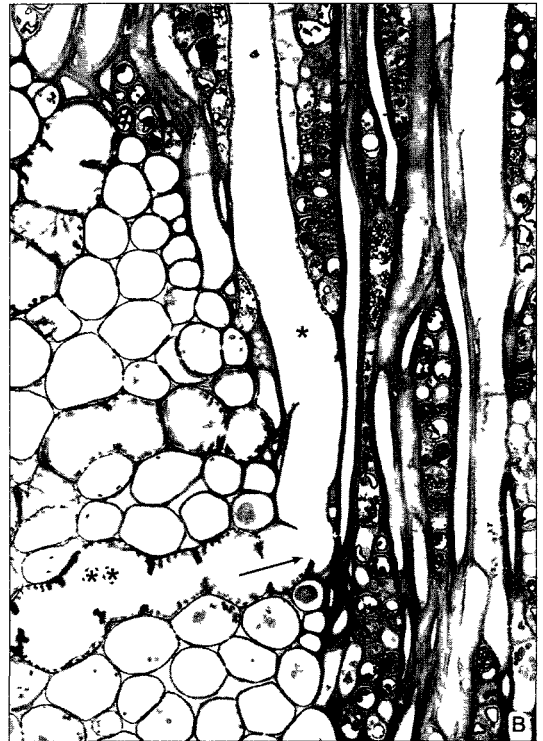
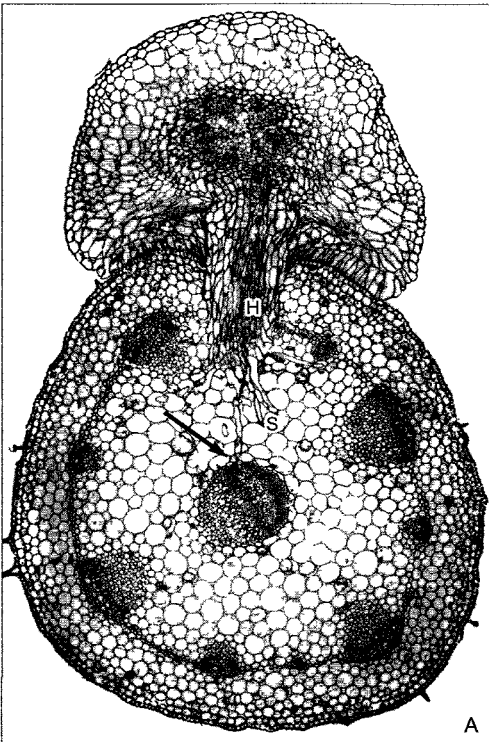
Рис. 4.38. *Cuscuta europaea* (0,5х) (по F. Noll)

А — проростки, самый длинный растет по поверхности почвы и на заднем конце отмирает, **В** — цветущая повилка, обвивающая ветвь ивы



ленные колючки гледичии. Колючкам аналогичны, но не гомологичны шипы роз и ежевики, представляющие собой выросты поверхности тела, или эмергенцы (см. 3.2.2.1; рис. 4.37). Колющее и ранящее действие шипов и колючек основано (как у когтей, зубов и т.п.) на том, что на жест-

ком заостренном конце уже при минимальном нажатии возникает высокое давление (давление = сила/поверхность).

**Рис. 4.39.** Гаустории (фото I Dorr)

А — *Cuscuta odorata* на *Pelargonium zonale* Паразит (сверху) проник гаусторией **H** в черешок листа хозяина и развивает в его паренхиме «поисковые гифы» **S**, одна из них уже контактирует с флоэмой (стрелка) (30х), **В** — гаустория омелы белой (*Viscum album*), полупаразита (слева), который развился на яблоне Между сосудом хозяина (*) и развившимся из паренхимных клеток гаустории коротким сосудом (**) возникло отверстие, обеспечивающее проведение воды (стрелка) (250х)

• **Побеговые усики.** Как и листья (см. рис. 4.69), стебли способны преобразоваться в усики, выполняя функцию закрепления на опоре лазящих растений¹. Стеблевые и листовые усики растут, совершая поисковые движения, они очень чувствительны к прикосновению (тигмонастия, см. 8.3.2.4). Стеблевые усики — это всегда преобразованные концы боковых побегов: пазушные побеги моноподия (например, у *Passiflora*) или члены монохазия, как у винограда (см. рис. 4.24). У девичьего винограда (*Parthenocissus*) концы усиков преобразованы в прикрепительные диски (см. рис. 4.69, С).

Лазящие растения укореняются в почве и с помощью тонких стеблей взбираются на другие растения или скалы, стены и т.п. Так они обеспечивают лучшую освещенность своих листьев, не развивая мощных стволов. При том ключевом значении, которое имеет для жизни растений фактор освещенности (наряду с водоснабжением и температурой), не удивительно, что разными способами может достигаться лазание и что у растений имеются многочисленные структуры, аналогичные усикам (табл. 4.1; рис. 4.37; 4.38).

• **Гаустории.** С помощью этих сосущих органов (от лат. *haugere* — всасывать), например, листостебельные паразиты получают доступ к проводящим тканям растений-хозяев. Среди них преобладают корневые паразиты, которые «подключаются» к корням жертвы. Их гаустории — преобразованные корни. Некоторые стеблевые паразиты, например омела, также связаны с хозяином своими корнями (рис. 4.39, В). Однако есть паразиты с гаусториями на наземных побегах. К ним относятся виды повилики (рис. 4.39; 11.281, D).

Cuscuta относится к полным паразитам — голопаразитам (от греч. *holos* — весь, целый). Светло-желтые или красные стебли у большинства ее видов почти не содержат хлорофилла, поэтому они не способны к фотосинтезу, листья редуцированы до крошечных чешуек, а корень проростка рано отмирает. Стебель проро-

стка растет, совершая круговые движения, исключительно в длину, пока не наткнется на подходящую жертву, и может обвить ее стебель. В месте соприкосновения паренхима коры паразита образует сосочковидные выросты и наконец внедряется с помощью собственных гаусторий в ткани хозяина. Через так называемые «поисковые гифы» устанавливаются контакты с ситовидными трубками жертвы (рис. 4.39, А).

4.2.7. Анатомия стебля: первичное строение

4.2.7.1. Развитие

В конусе нарастания побега за апикальной **инициальной зоной** длиной всего 10—50 мкм и органогенной областью (**зона дифференцирования**, или **детерминации**), в которой возникают зачатки листьев, следует **гистогенная зона** (см. 3.1.1.1). Она начинается на расстоянии 50—150 мкм от верхушки. В гистогенной зоне фланговая меристема, которая окружает кольцо центральной, сердцевинной, меристемы, дифференцируется на прокамбий и меристему коры. Клетки **прокамбия** быстро становятся прозенхимными. Эти узкие, продольно ориентированные и богатые цитоплазмой клетки ясно отличаются от изодиаметрических, уже явно вакуолизованных соседних клеток основной меристемы (рис. 4.40). Особенно рано тяжи прокамбия подходят к зачаткам листьев, позже они развиваются в листовые следы. (**Листовым следом** называют каждый проводящий пучок, который ответвляется от проводящей системы стебля и связывает ее с листьями¹. Аналогично **веточным следом** обозначают каждый пучок, соединяющий проводящую систему материнского побега с таковой боковой почки или бокового побега.)

Начиная с зоны детерминации устанавливается последующая судьба клеток и тем самым — будущее строение тканей

¹ Такие растения правильнее называть цепляющимися. — *Примеч. ред.*

¹ Нередко листовым следом называют всю совокупность пучков, снабжающих один лист. — *Примеч. ред.*

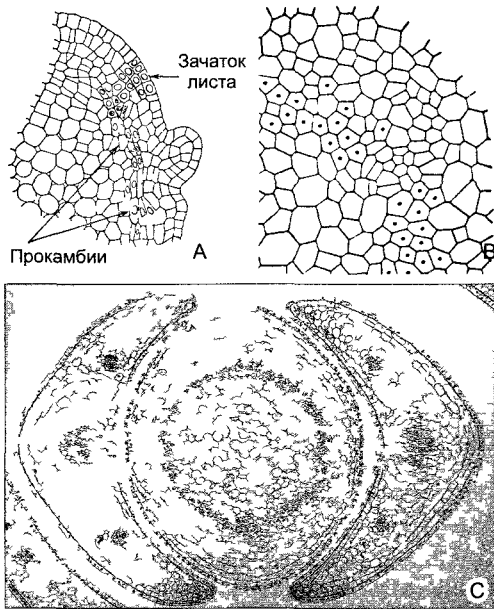


Рис. 4.40. Прокамбий (А — по К Esau В — по Helm)

А — продольный срез верхушки побега льна (*Linum*) под зачатком листа дифференцируется тяз прокамбия (107х) **В** — поперечный срез конуса нарастания лютика едкого (*Ranunculus acris*) вблизи верхушки клетки кольца прокамбия обозначены точками в 4 местах видно на чало дифференциации проводящих пучков (90х) **С** — поперечный срез конуса нарастания *Veronica traversii* с хорошо заметным кольцом прокамбия между сердцевинной и корой (60х)

стебля расположенный снаружи дерматоген дает эпидерму, коровая меристема — первичную кору, из прокамбия возникают проводящие ткани, из сердцевинной меристемы — сердцевина Гистогенетическая зона ниже переходит в **зону растяжения**, в которой активность клеточных делений угасает и клетки принимают свои окончательные размеры и форму Из производных прокамбия здесь образуются первые элементы флоэмы и (чаще всего несколько позже) ксилемы — **протофлоэма** и **протоксилема** Их проводящие элементы не принимают участия в удлинении молодой ветви, но пассивно вытягиваются и обычно разрываются или

сплющиваются (см рис 4 42) Лишь только закончатся продольный рост и первичное утолщение, начинают функционировать долговечные, более крупные и эффективные проводящие элементы **метаксилемы** и **метафлоэмы**

4.2.7.2. Первичное строение

На рис 4 41 показан поперечный срез стебля настоящего двудольного растения Он почти радиально симметричен Изнутри наружу в нем можно различить следующие ткани (рис 4 41, 4 42)

• **Сердцевинная паренхима.** Эта ткань заполняет центр стебля Она функционирует как запасаящая ткань или отмирает, и тогда ее клетки заполняются газом (например, у подсолнечника и бузины) В других случаях вследствие разрывов или растворения ткани возникает **сердцевинная полость**

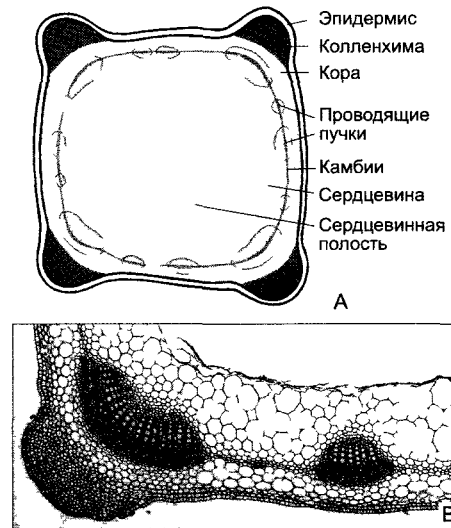


Рис. 4.41. Стебель травянистого двудольного растения на поперечном срезе

А — схема между проводящими пучками паренхимные сердцевинные лучи **В** проводящих пучках внутри от камбия расположена ксилема снаружи — флоэма **В** — часть поперечного среза стебля яснотки белой (*Lamium album*) (35х)

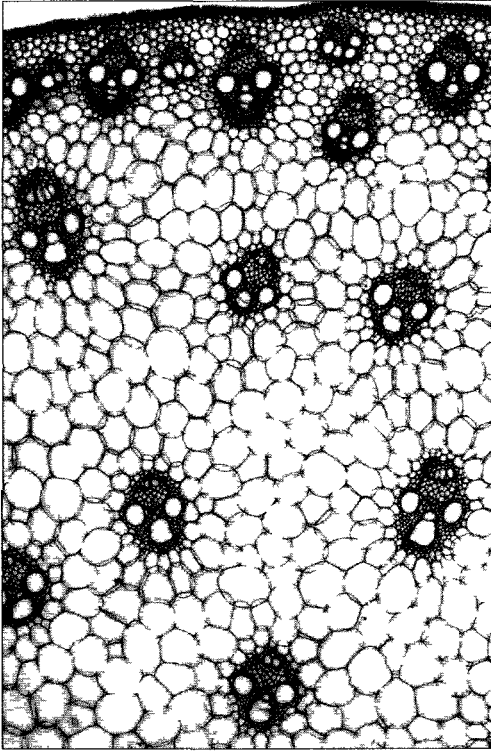


Рис. 4.42. Распределение проводящих пучков. У однодольных проводящие пучки распределены по всему поперечному сечению стебля часть поперечного среза стебля кукурузы (50×) (ср рис 3 26, А), однако ксилема в пучках всегда обращена внутрь (на фото — вниз) Протоксилема часто разрушена из-за растяжения

• **Проводящая ткань** (см. 3 2.4.3). У травянистых двудольных отдельные проводящие пучки расположены вокруг сердцевинны. Открытые коллатеральные пучки (ксилема внутри, флоэма снаружи) отделены при этом друг от друга паренхимными **сердцевинными лучами** («межпучковая паренхима»). Флоэмную часть снаружи часто сопровождает тяж плотно сомкнутых протофлоэмных волокон. Из-за характерных очертаний этой механической и защитной ткани на поперечном срезе стебля часто говорят о склеренхимных колпачках.

• Кольцо проводящих пучков часто окружено особым слоем клеток — **эндо-**

дермой стебля. Клетки этой однослойной внутренней барьерной ткани (см. 3 2.2.3) вплотную прилегают друг к другу и часто содержат много амилопластов (крахмалосодержащие вместилища). У некоторых растений (например, у первоцветов, сложноцветных) на антиклинальных стенках клеток эндодермы видны пояски Каспари. У других, напротив, эндодерма стебля практически не выражена.

• **Паренхима первичной коры.** Данная ткань располагается между кольцом проводящих пучков и эпидермой. Обычно это хлоренхима. Периферические области первичной коры часто сложены колленхимой.

• **Эпидерма.** Вместе с кутикулой эта ткань составляет наружный покров стебля (см. 3 2.2.1); почти всегда содержит идиобласты. Типичными компонентами эпидермы стебля являются также устьица и волоски, часто железистые.

Первичная кора и эпидерма составляют кортекс¹ (в пер. с лат. — кора).

Эта схема поперечного сечения может значительно варьировать. У древесных настоящих двудольных и голосеменных растений, у которых первичное строение со временем сильно изменяется вследствие вторичного утолщения, вместо кольца отдельных проводящих пучков развиты кольца проводящих тканей, местами пересеченные узкими сердцевинными лучами малой высоты (см. рис. 4.45, С)

Сильнее отличается анатомия стеблей однодольных. Их закрытые коллатеральные проводящие пучки расположены не кольцом, а разбросаны по всему поперечному сечению стебля (см. рис. 4.42), так что ни сердцевина, ни кортекс не выражены как четкие отграниченные области.

Проводящие пучки стеблей и корней одного растения составляют анатомически и функционально взаимосвязанную систему, которая называется **сте́ла** (б. 4.3).

¹ В современной ботанике первичная кора и кортекс — синонимы — *Примеч. ред*

Бокс 4.3. Развитие фотосинтеза

Стелой (в пер с греч — колонна) называют всю систему проводящих пучков осевых органов (стебля и корня) на стадии первичного строения. Стела устроена по-разному у разных групп кромофитов, особенно варьирует она у папоротникообразных растений. Тем не менее еще в XIX столетии были выделены типы стелы, но лишь позднее их интерпретировали в эволюционном смысле и разработали теорию происхождения раз-

ных типов стел (**стелярная теория**). Принято различать следующие типы стел (рис А)

• **Протостела** — центральная, концентрическая проводящая система, часто (но не всегда) с ксилемой внутри¹. Протостелу считают наиболее древней, она была ти-

¹ В протостеле, по определению, ксилема всегда занимает центральное положение — *Примеч ред*

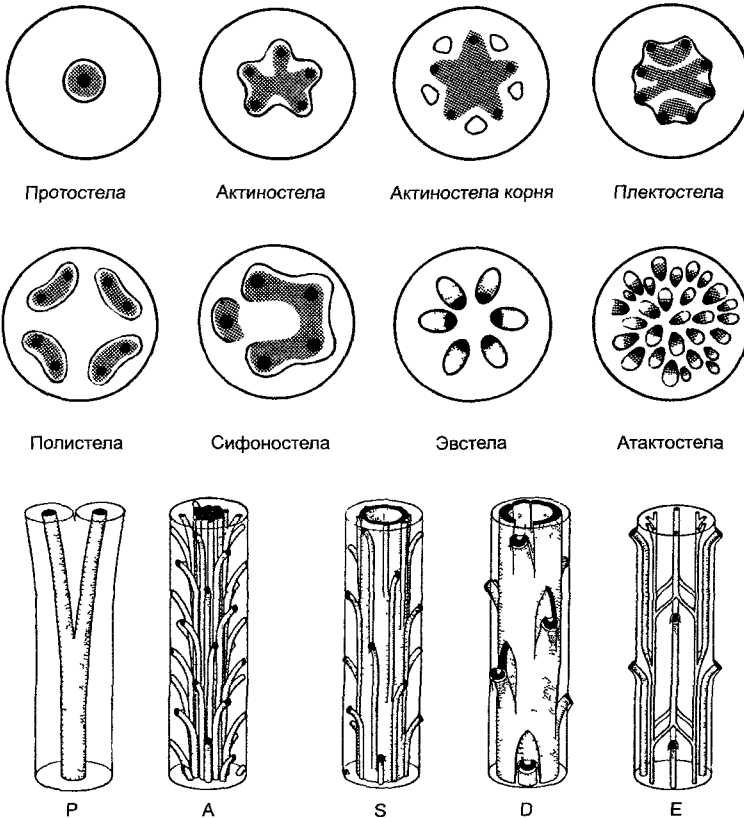


Рис. А. Типы расположения проводящих тканей в стеблях, сверху поперечные срезы, ксилема серая, протоксилема черная¹, внизу объемное изображение (по D von Denffer)

P — протостела, А — актиностела, S — сифоностела, D — трубка из проводящих пучков с листовыми прорывами (диктиостела, ср рис В), E — эвстела

¹ Протоксилема в радиальном пучке корня всегда располагается на самых концах выступов ксилемы (экзархная!) — *Примеч ред*

пична для древнейших наземных растений (см. рис. 11.130, С) и сейчас еще встречается у ювенильных форм многих папоротников.

• **Актиностела** — мощный центральный пучок, (внутренняя) ксилема которого на поперечном срезе выглядит звездчатой, а между ее лучами располагается флоэма¹ (от греч. *actinotos* — лучистый). Актиностела появилась уже у прапапоротников² и в настоящее время встречается у *Psilotopsida* (см. рис. 11.144, В; 11.131. В) и плаунов. Центральный цилиндр корней также соответствует этому типу стелы³ (см. 4.4.2.1).

В стелах обоих названных типов центр оси занят проводящей тканью и в норме сердцевинны нет. В стелах всех остальных типов, напротив, центр осевого органа не содержит проводящей ткани, так что возможно образование сердцевинной ткани (паренхимы) или полости.

• **Полистела** — система параллельных продольных, чаще всего концентрических проводящих пучков, которые распределены по всему поперечному срезу стебля. Полистелу можно вывести из актиностелы путем усиления продольного расщепления последней. В качестве промежуточной формы можно выделить плектостелу.

• **Плектостела** характерна для большинства видов плаунов⁴ (см. рис. 11.134. Л; от греч. *plectos* — сплетенный).

• **Сифоностела** — трубчатый тяж проводящих тканей с центральной сердцевинной, что характерно для определенных семейств папоротников (см. рис. 11.151, А; от греч. *siphon* — трубка). Полный цилиндр из проводящих тканей почти всегда имеет отверстия

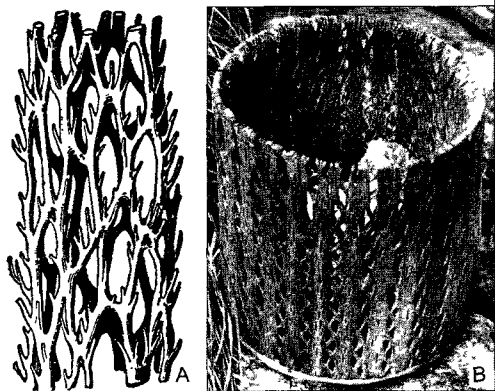


Рис. 11.151. А — трубка из пучков папоротника мужского *Dryopteris filix-mas*, изолированная путем мацерации как пример диктиостелы; косо отходящие тяжи листовых следов обрезаны; В — трубка кактуса *Trichocereus pasacana*, используемая как мусорная корзина (А — по J. Reinke; В — фото W. Barthlott)

(**листовые прорывы**) в тех местах, где от стелы в листья ответвляются проводящие пучки (**листовые следы**). К сифоностеле¹ очень близка диктиостела.

• **Диктиостела** — типичная «трубка из пучков» большинства папоротников (рис. В). Эта сетевидная система пучков (от греч. *diktyon* — сеть) сложена концентрическими проводящими пучками², окруженными каждый обкладками из перичикла и эндодермы. Этим диктиостела отличается от эвстелы.

• **Эвстела** характерна для *Magnoliidae* и настоящих двудольных (см. рис. 4.41). Эвстела в целом соответствует единственной концентрической проводящей системе с сердцевинной, лучи которой разделяют проводящую ткань на несколько внешне независимых проводящих пучков; каждый из них поэтому уже

¹ В актиностеле флоэма со всех сторон окружает ксилему, а не располагается между ее выступами. — *Примеч. ред.*

² В настоящее время эту группу рассматривают как классы *Zygopteridopsida* и *Cladoxylopsida*, а понятие прапапоротники не используется. — *Примеч. ред.*

³ Стела корней соответствует радиальному пучку, а не актиностеле. — *Примеч. ред.*

⁴ Полистела возникает из актиностелы независимо от плектостелы. Ее элементы — меристелы — не рассеяны по поперечному сечению стебля, а располагаются кольцом. Непременный атрибут полистелы — ответвление листовых следов от меристел в радиальном направлении. — *Примеч. ред.*

¹ Различают эктофлойную сифоностелу, в которой флоэма располагается снаружи от ксилемы (очень редкий вариант!), и амфифлойную сифоностелу (соленостелу), в которой наряду с наружной флоэмой есть и внутренняя между ксилемой и сердцевинной. От последней внутренняя флоэма отделена внутренним перичиклом и внутренней эндодермой. — *Примеч. ред.*

² Точнее, меристелами. — *Примеч. ред.*

не концентрический, а коллатеральный¹. Вся стела окружена общей эндодермой. У древесных растений из настоящих двудольных (они филогенетически старше, чем кустарники и травы) еще не произошло разделения концентрической проводящей системы на отдельные коллатеральные пучки или разделение слабое.

¹ В отличие от диктиостелы эвстела сложена листовыми следами. Несмотря на внешнее сходство, она имеет мало общего с диктиостелой и возникла из полистелы путем изменения направления ответвления листовых следов от меристел с радиального на тангенциальное и последующей редукцией меристел с заменой их системой слившихся листовых следов. — *Примеч. ред.*

• **Атактостела** однодольных (рис. 4.43; греч. atactos — беспорядочный) также может быть сведена в конце концов к единственной концентрической проводящей системе. Так как и здесь отдельные пучки коллатеральны, их ксилемный полюс ориентирован внутрь стебля; иногда различима общая обкладка стелы. Таким образом, сходство с полистелой чисто внешнее, несущественное¹. Впрочем, здесь (как и в проводящих пучках папоротников) прокамбий полностью расходуется в процессе образования флоэмы и ксилемы, так что в результате получаются закрытые проводящие пучки.

¹ Атактостела представляет собой производное эвстелы. — *Примеч. ред.*

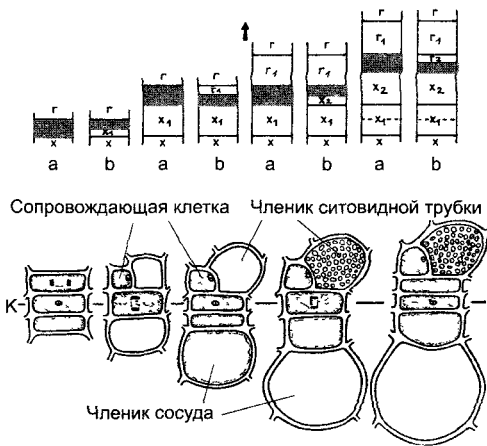


Рис. 4.43. Камбиальные инициалы как стволовые клетки (А — по L. Jost; В — по Holman и Robbins):

А — схема последовательности делений (поперечный срез), инициалы темные; а — перед делением, б — после. Стрелка указывает на периферию стебля; **В** — различная дифференциация клеток, отложенных инициально; х — клетки древесины; г — клетки луба; К — инициаль



4.2.7.3. Первичное утолщение

Благодаря делениям клеток и их последующему росту верхушка побега растет не только в длину, но и в толщину: **первичное утолщение**. Взаимодействие продольного и поперечного роста определяет строение конуса нарастания. Оно может сильно варьировать. Если преобладает продольный рост, то конус нарастания узкий и острый (см. рис. 3.3, А, С), если преобладает рост в толщину, то он тупой или плоский. В крайних случаях — пальмы, кактусы, розеточные растения — может даже образоваться верхушечная (апикальная) ямка.

У больших пальм, которые без вторичного утолщения все же достигают высоты более 50 м, первичное утолщение ствола благодаря длительной активности меристематической мантии приводит к образованию блюдцевидного апекса диаметром до 30 см. При этом ствол приобретает окончательный диаметр, не изменяющийся в ходе дальнейшего продольного роста ствол пальмы повсюду одинаковой толщины, подобно стройной колонне. Он, как правило, не ветвится, поэтому не образует привычную нам крону, а несет на вершине пучок крупных листьев.

И у различных настоящих двудольных бывает мощное первичное утолщение, затрагивающее главным образом либо первичную кору (кортикальная форма: кактусы), либо сердцевину (медулярная форма: сельдерей, кольра-

би; клубни картофеля). В обоих случаях разрастается запасающая паренхима.

Во время развития листостебельного растения величина конуса нарастания побега также изменяется. У зародыша инициальная зона верхушки побега чаще всего крошечная, но при прорастании увеличивается за счет деления клеток первичной меристемы. Соответственно увеличивается (при постоянном первичном утолщении) и окружность стебля: **рост усиления**. Наконец, диаметр конуса нарастания достигает максимума и затем опять уменьшается при переходе в фазу цветения. В результате таких изменений стебель приобретает форму двойного конуса. Особенно заметно это у однолетних однодольных, поскольку не замаскировано последующим вторичным утолщением (см. рис. 11.220).

4.2.8. Вторичное строение стебля

4.2.8.1. Функциональное значение вторичного утолщения

Старые хвойные и лиственные деревья — самые крупные наземные живые существа; вершины мамонтовых деревьев (секвой) и эвкалиптов могут возвышаться над землей более чем на 100 м. В большинстве случаев стволы несут крону весом более тонны и при бурях могут выдерживать огромные нагрузки на изгиб. Как система надземных побегов ветвится в воздушном пространстве, так и корневая система ветвится в почве — это отражение биполярной организации всех листостебельных растений. Но весь обмен веществами между кроной и корневой системой должен идти через ствол, который связывает обе системы и становится настоящим центральным органом (чаще всего единственным) открытой в остальных отношениях, децентрализованной организации растения¹. Двойная функция — опорная и транспортная — предполагает

¹ Все живые организмы — открытые системы. Авторы смешивают понятия открытой и модульной организации. — *Примеч. ред.*

утолщение ствола, который должен соответствовать размеру корневой системы и массе листвы или хвои. Утолщение ствола достигается за счет **вторичного утолщения**, которое в свою очередь обусловлено деятельностью камбия (см. 3.1.2). При этом образуется преимущественно вторичная ксилема — **древесина**. Она составляет на поздних стадиях утолщения более $\frac{4}{5}$ объема вторичного прироста и соответственно ствола в целом.

Все сказанное применимо и к наиболее крупным боковым ветвям ствола, которые в результате вторичного утолщения вырастают в мощные скелетные ветви. Естественно, что и корни обладают вторичным утолщением (см. 4.4.2.3).

Особые свойства древесины, основанные на ее клеточной структуре, химии и текстуре одревесневших клеточных стенок, с древних времен определили важнейшее значение дерева для человечества как строительного материала и поставщика энергии (дрова, древесный уголь). Хозяйственная ценность древесины велика и сегодня. Согласно сведениям FAO, в 1998 г. во всем мире было вырублено круглого леса более 3,3 млрд м³.

4.2.8.2. Камбий, древесина и луб

В полностью развитом стволе дерева камбий представлен полым цилиндром из одного слоя клеток. Он развивается из прокамбия конуса нарастания побега и состоит из клеток камбиальных инициалей двух типов: изодиаметрических лучевых и продольно-вытянутых веретеновидных. **Лучевые инициали** образуют паренхиму первичных и вторичных лучей, т.е. поперечную (горизонтальную) проводящую систему одревесневших стеблей¹. **Веретеновидные инициали** (от лат. *fusus* — веретено, из-за чертаний этих клеток) образуют, делаясь, тяжевую проводящую систему². Эти иници-

¹ Функция проведения у паренхимы лучей весьма ограничена. Она преимущественно контролирует процессы, происходящие в мертвых элементах древесины и луба, и запасает питательные вещества, а также служит резервуаром выделяемых вредных веществ. — *Примеч. ред.*

² Они же формируют волокнистые механические элементы. — *Примеч. ред.*

циали — продольно вытянутые, заостренные на концах, но в целом уплощенные клетки, которые в стебле вытянуты продольно и уплошены тангенциально (периклиналино). Они вакуолизированы и сравнительно крупные, у хвойных деревьев достигающие 5 мм в длину.

Инициали камбия делятся преимущественно так, что вновь образованная стенка ориентирована периклиналино. Это означает, что от камбия (который на поперечном срезе имеет вид кольца) в радиальном направлении отчлениются новые клетки попеременно внутрь и наружу (см. рис. 4.43). Возникают радиальные ряды клеток, характерные для тканей, которые образованы камбием. Совокупность отложенных внутрь клеток представляет **древесину**, которая гистологически соответствует **вторичной ксилеме** с первичными и вторичными древесинными лучами¹. Все отложенные наружу клетки составляют **вторичную флоэму**, или **луб**². Производные камбиальных инициалей дифференцируются очень быстро. Это возможно потому, что веретеновидные инициали камбия уже сильно вакуолизированы, так что у них выпадает стадия постэмбрионального роста растяжением³. Следствием этого становится то, что здесь — в противоположность первичным меристемам — ствольные клетки имеют самую высокую частоту деления, в то время как их производные редко делятся хотя бы еще один раз⁴. В камбии также максимальна концентрация ауксина (см. рис. 7.38), особенно в начале вегетационного периода, когда образуется «ранняя древесина» (см. 4.2.8.5).

Длина окружности камбиального цилиндра увеличивается вследствие вторичного утолщения; это — **дилатационный**

¹ Лучи представляют собой не отдельную ткань, а компонент вторичной ксилемы. — *Примеч. ред.*

² Как и вторичная древесина, вторичный луб состоит из тяжелых элементов и лучей, представляющих продолжение лучей древесины. — *Примеч. ред.*

³ Во многих случаях рост растяжением происходит, хотя и незначительный. — *Примеч. ред.*

⁴ Это утверждение не соответствует действительности. — *Примеч. ред.*

рост. У европейских деревьев окружность камбия возрастает примерно в 1 000 раз по сравнению с исходной, у экзотических гигантских деревьев она еще больше. Размер камбиальных инициалей остается примерно постоянным, поэтому их число на определенной высоте ствола со временем неизбежно возрастает.

Необходимое увеличение числа инициалей происходит благодаря продольным их делениям, при которых формируются антиклинальные (радиальные) продольные клеточные стенки. В этом случае возникает **ярусный камбий**, типичный для многих тропических деревьев. У деревьев умеренной и холодной зон, напротив, сначала следует поперечное деление камбиальных инициалей, а затем верхняя и нижняя дочерние клетки врастают своими концами в продольном направлении между соседними инициалами — пример интрузивного роста (см. 3.2.3)¹. Таким путем возникает камбий, клеточный узор которого в тангенциальной плоскости менее упорядочен, чем у ярусного камбия; такой камбий называют **неярусным**.

Хотя прокамбий развивается в виде непрерывного полого цилиндра, камбий на стадии первичного строения стебля часто ограничен проводящими пучками (**пучковый камбий**), разделенными паренхимными сердцевинными лучами. Когда в таком стебле начинается вторичное утолщение, сначала индуцируется образование **межпучкового камбия** и образуется непрерывный слой камбия (рис. 4.44). Этот процесс связан с реэмбрионизацией уже дифференцированных клеток паренхимы сердцевинных лучей.

У лиан, одревесневшие стебли которых утолщены слабо (опорная функция их у этих растений не выражена), вторично возникающие в паренхиме сердцевинных лучей инициали образуют и далее только паренхиму лучей. Поэтому первичные (сердцевинные) лучи остаются хорошо заметными и в каждом междоузлии разделяют четко выраженные отдельные проводящие пучки (*Aristolochia*-тип, рис. 4.45, А; ср. также рис. 4.50, С; 3.21, L). Отдельные окруженные эластичной паренхимой проводящие пучки действуют здесь как струны

¹ Эти деления не поперечные, а косые. — *Примеч. ред.*

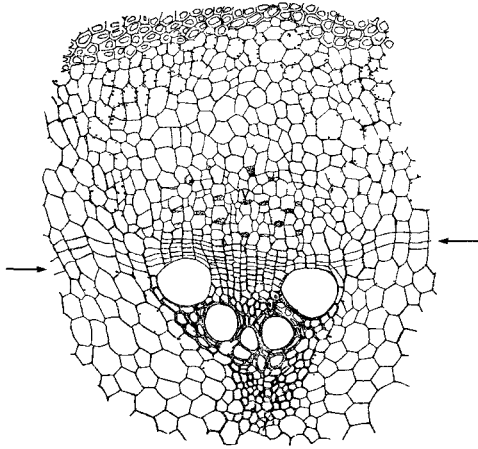


Рис. 4.44. Возникновение межпучкового камбия (стрелки) по бокам от камбия проводящего пучка путем реэмбрионизации и возобновления делений паренхимных клеток в сердцевинных лучах кирказона твердого, *Aristolochia durior* (80x) (по E Strasburger)

каната стебли лиан прочные на разрыв, но одновременно гибкие

Однако во многих одревесневших стеблях большая часть вновь образованных в сердцевинных лучах камбиальных инициалей становится веретеновидными и отделяют прозен-

химные клетки проводящих и механической тканей Сердцевинные лучи в этом случае ограничены узкими лотосами паренхимы (*Ricinus*-тип, рис 4 45, В) Наконец, у типичных деревьев прокамбий дифференцируется в цилиндр из тесно сомкнутых проводящих пучков и непрерывный слой камбия (*Tilia*-тип, рис 4 45, С) Только над ответвлениями пучков листовых и веточных следов образуются сначала листовые и соответственно веточные прорывы, которые позже закрываются проводящими тканями

Первичные (сердцевинные) лучи, которые тянутся от сердцевины до первичной коры, на периферии древесинного цилиндра и особенно в лубе в процессе вторичного утолщения все более и более отодвигаются друг от друга, так что больше не способны выполнять функцию трансверсальной (радиальной) транспортной системы и функцию запасаания Это обуславливает образование вторичных лубодревесинных лучей путем превращения некоторых веретеновидных инициалей в лучевые инициалы Вторичные лучи (раньше их часто ошибочно называли «вторичными сердцевинными лучами») тянутся не от сердцевины до первичной коры, а слепо оканчиваются в древесине и лубе Они тем короче, чем позднее произошло пре-

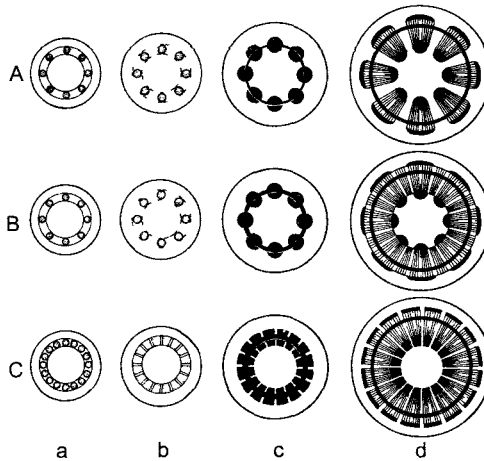


Рис. 4.45. Типы вторичного утолщения у двудольных (по D von Denffer)

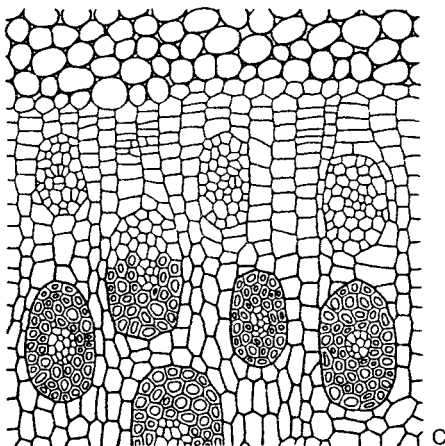
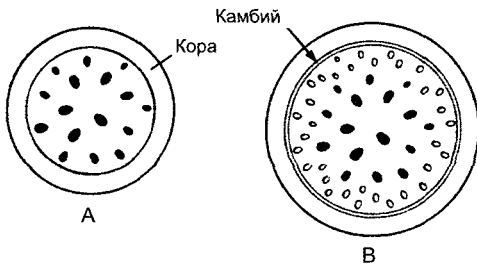
А — тип *Aristolochia*, **В** — тип *Ricinus*, **С** — тип *Tilia*, а—с — формирование первичной структуры, d — вторичное утолщение

образование инициалей. Места таких преобразований инициалей расположены так, что на тангенциальном срезе лучи образуют правильный узор (см. рис. 4.51): повсюду, где расстояние между лучами вследствие вторичного утолщения превышает определенный предел, закладывается новый луч (см. 4.2.2).

У хвойных деревьев лучи обычно имеют высоту в несколько клеток, а ширину — только в один клеточный ряд, их объем составляет менее $\frac{1}{10}$ объема всей древесины. У лиственных деревьев лучи часто шириной в несколько клеток, а их высота — до 100 клеток, удельный объем заметно выше 10% и может достигать $\frac{1}{5}$ объема древесины (рис. 4.51, D).

4.2.8.3. Вторичное утолщение у однодольных

Однодольные растения имеют атакто-стелу и закрытые проводящие пучки, поэтому у них нет обеих основных предпосылок для образования камбиального ци-



линдра. Фактически у них нет камбиального вторичного утолщения. Поэтому не удивительно, что почти все виды деревьев и кустарников относятся к голосеменным или магнолиевым и настоящим двудольным. Мы также видели, что у пальм окончательный диаметр ствола устанавливается в ходе первичного утолщения (см. 4.2.7.3). Только некоторым древовидным лилейным (например, драцене, *Dracaena*, рис. 11.229, а также некоторым видам *Yucca* и *Aloë*) свойственно вторичное утолщение, происходящее, однако, совершенно иначе, чем у голосеменных и двудольных (рис. 4.46): здесь в качестве камбия функционирует вторичная меристема утолщения, которая окружает всю стелу и образует внутрь паренхиму с вторичными проводящими пучками.

4.2.8.4. Древесина

Древесина в живом дереве или кустарнике выполняет три основные функции, которые обуславливают определенное строение ее клеток и тканей: для выполнения опорной функции имеется **механическая система**; транспорт воды и минеральных солей обеспечивает **водопроводящая система**, а для запасаения продуктов ассимиляции служит **запасующая система**. Можно выделить четыре формы клеточных элементов древесины (рис. 4.47) и отнести их к названным функциональным системам.

◁

Рис. 4.46. Вторичное утолщение у древесного однодольного *Dracaena* (драконово дерево, ср. рис. 11.229) (A, B — по W. Troll; C — по G. Haberlandt):

A — первичное строение стебля на поперечном срезе, проводящие пучки черные; **B** — вторичное строение; кольцо камбия (меристему вторичного утолщения однодольных неверно называть камбием. — *Примеч. ред.*) образовало внутрь паренхиму с вторичными проводящими пучками (светлые); **C** — увеличенный участок среза в области камбия, во вторичной паренхиме концентрические проводящие пучки на разных стадиях зрелости (90×)

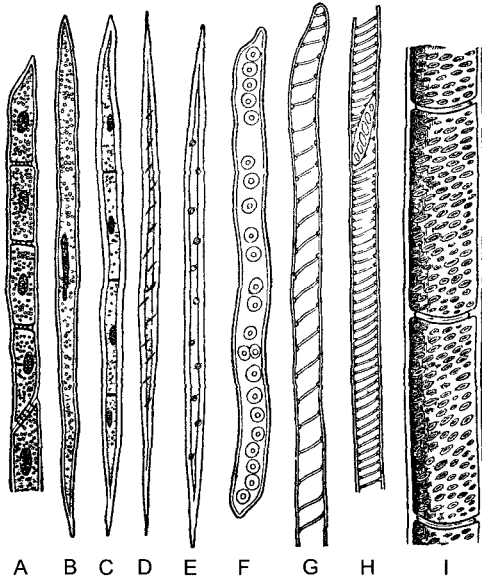


Рис. 4.47. Типы клеток в древесине лиственных деревьев (150×) (по E. Strasburger):

A — древесинная паренхима, **B, C** — несептированный и септированный элементы камбиформа; **D** — волокно либриформа; **E** — волокнистая трахеида; **F, G** — пористая и спиральная трахеиды, **H, I** — сосуды: **H** — лестничная поровость, **I** — сосуд с точечной поровостью и лизированными поперечными стенками между члениками (ср. рис. 3.24)

• **Трахеиды** — мертвые трубчатые клетки длиной 1—5 мм (максимум до 8 мм) с сильно утолщенными, лигнифицированными стенками и острыми концами, на которых скучены окаймленные поры¹ (см. рис. 2.75, С—Н). Трахеиды принадлежат как механической, так и проводящей системе. Максимальная скорость тока воды в трахеидах около 0,4 мм/с.

• **Членики сосудов** — также мертвые, заполненные водой трубчатые клетки с окаймленными порами (последние вообще специфичны для клеток водопроводящей системы)²; однако они значительно

¹ В подавляющем большинстве случаев окаймленные поры более или менее равномерно распределены по всей длине трахеиды. — *Примеч. ред.*

² Только у сосудистых растений (Tracheophyta) — *Примеч. ред.*

короче и шире, чем трахеиды; их одревесневшие стенки утолщены умеренно, а поперечные клеточные стенки между расположенными последовательно члениками сосуда растворяются (соответственно простые или лестничные перфорационные пластинки, см. рис. 3.24). Таким образом, следующие аксиально один за другим членики составляют длинную трубку — **сосуд**. Они относятся исключительно к проводящей системе. Их диаметр может достигать более 0,7 мм. Сопrotивление току воды соответственно снижено, а скорость течения достигает 15 мм/с, а в крайних случаях — 40 мм/с (см. 6.3.5; табл. 6.14).

• **Волокна либриформа** похожи по форме и размеру на трахеиды, но их стенки еще толще и не имеют окаймленных пор. Целлюлоза вторичной стенки отлагается в виде спиральных фибрилл (см. рис. 3.20, D). Между трахеидами и волокнами имеются переходные формы — **волоконистые трахеиды**. Между волокнами и тяжевой паренхимой также найдены промежуточные формы — живые элементы «камбиформа», которые могут быть одно- или многоклеточными. Волокна либриформа часто, но не всегда мертвые; в первом случае они принадлежат исключительно к механической системе, во втором — к механической системе и системе запасаения.

Трахеиды, сосуды и волокна либриформа в стволах и ветвях ориентированы продольно (исключение представляют только лучевые трахеиды в древесине хвойных деревьев, см. ниже).

• **Клетки тяжевой паренхимы** живые. Они служат для запасаения крахмала и/или масла, а при необходимости также и для передвижения органических питательных веществ.

4.2.8.5. Древесина голосеменных

Древесина хвойных деревьев в основном состоит из трахеид (рис. 4.48), она довольно гомогенна и однообразна. Плотные сомкнутые трахеиды выполняют здесь одновременно функции водопроводящей и механической систем. Сосудов нет, паренхима представлена древесинными лу-

чами и железистым эпителием смоляных ходов (если те имеются).

Между трахеидами и паренхимными клетками древесинных лучей образуются полуокаймленные поры, особенно крупные у сосен — всего по одной на клеточный контакт: «оконцевая пора» (см. рис. 4.51, С). По верхней и нижней границам древесинных лучей проходят тяжи лучевых трахеид — продольно вытянутые, мертвые клетки с окаймленными порами на стенках, обеспечивающие радиальный транспорт воды.

Смоляные ходы (см. рис. 3.29), частью продольные, частью радиальные в лучах, составляют в целом взаимосвязанную систему трубок в стволе хвойного дерева. Вытекающая при поранении смола образует антисептический «пластырь» на ране. Соответственно при повреждении образуются дополнительные смоляные ходы, а у пихты, в неповрежденной древесине которой нет смоляных ходов, при

повреждениях образуются травматические смоляные ходы.

Вторичное утолщение у древесных растений умеренных широт ограничено только периодом с конца апреля до начала сентября, т. е. происходит дискретно. При этом до июля образуется так называемая **ранняя древесина**, а затем при еще продолжающейся активности камбия — **поздняя древесина**. Трахеиды поздней древесины имеют более толстые стенки и соответственно более узкие полости, чем трахеиды ранней древесины. Однако переход от ранней древесины к поздней происходит постепенно. Различимые невооруженным глазом резкие границы **годовых колец**, обуславливающих текстуру спилов древесины, получаются благодаря тому, что последние трахеиды поздней древеси-

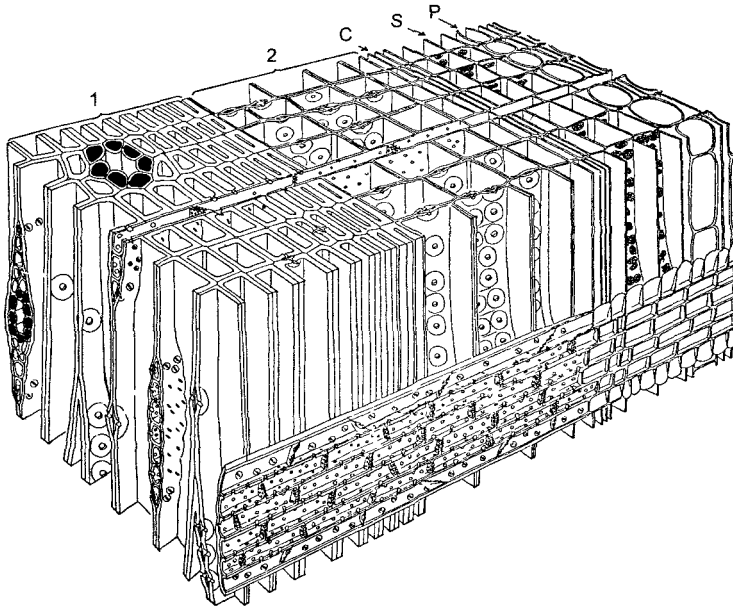


Рис. 4.48. Схематическое изображение участка ствола хвойного дерева в области камбия (по К. Mägdefrau).

Направления срезов: сверху — поперечный; справа — радиальный; слева — тангенциальный. **1** — поздняя древесина с вертикальным и горизонтальным (в древесинном луче) смоляными ходами, железистые клетки (это клетки эпителия. — *Примеч. ред.*) черные, **2** — ранняя древесина; крупные окаймленные поры между трахеидами находятся только на радиальных стенках (ср. рис. 2.75, С—F); С — камбий; S — проводящий луб с тяжевой паренхимой; P — облитерированные наружные сидовидные клетки. Внизу на радиальном срезе продольно разрезанный сердцевинный луч, сверху и снизу ограниченный одним рядом лучевых трахеид, которые продолжают в луб как ряды клеток Страсбургера; между ними 4 ряда клеток лучевой паренхимы (250×)

ны особенно толстостенные и узкие, а первые трахеиды ранней древесины, образующиеся в следующий вегетационный период, наоборот, имеют очень тонкие стенки и широкий просвет.

Годовые кольца древесины в стволах деревьев образуются и за пределами умеренных широт, где происходят, например, сезонные колебания осадков (чередование периодов дождей и засухи). В постоянно влажных тропических областях годовые кольца у деревьев не образуются.

По числу годовых колец можно довольно точно определить возраст дерева (у секвойи при диаметре ствола до 6 м — 3 500 лет; у калифорнийской *Pinus longaeva* — свыше 4 800 лет; южно-американского хвойного дерева *Fitzroya cupressoides* — до 3 600 лет). Годовые кольца позволяют также выявить климатические колебания за время жизни дерева. В засушливые годы они узкие и с большим количеством поздней древесины, во влажные годы кольца шире. Такая летопись дает возможность точно датировать находки древесины доисторического времени вплоть до периода, который был задолго до появления старейших ныне живущих деревьев (дендрохронология). С помощью так называемого метода перекрытия дат (англ. cross dating, рис. 4.49) в США удалось провести точное датирование вплоть до седьмого тысячелетия до Рождества Христова. В Европе по дубам и пихтам смогли установить хронологию, охватывающую последние 2 500 лет. Известные погрешности этого метода связаны с образованием «ложных» дополнительных колец древесины в результате второго распускания ли-

сты и роста побегов из-за резких перепадов температуры во время одного вегетационного периода или при повреждении вредителями; затруднения в подсчете вызывает также нечеткая отграниченность годовых колец друг от друга. Тем не менее с помощью дендрохронологии удалось выявить резкие колебания климата за период около 50 000 лет.

4.2.8.6. Древесина покрытосеменных

Древесина лиственных деревьев и кустарников устроена значительно сложнее, чем у хвойных. Дифференциация волокон либриформа¹ и сосудов привела к функциональному разделению водопроводящей и механической систем.

Усложнение состава древесины отражает эволюционное развитие. Древовидные голосеменные появились в перми, примерно 260 млн лет назад. Это произошло скорее в холодном климате, который сейчас господствует в зоне тайги и горных лесов умеренного пояса, рефугиумах (правда, очень обширных) хвойных пород в настоящее время². Лиственные деревья возникли лишь около 100 млн лет назад, в жарком климате среднего мела, какой сегодня преобладает в тропиках и субтропиках и особенно выражен в дождевом тропическом лесу. Возникнув, лиственные древесные породы очень быстро распространились и процесс этот продолжается. Наряду с другими особенностями их сложно устроенная древесина с разнообразными комбинациями гистологических элементов оказалась более способной приспосабливаться к разным условиям существования, чем однообразная трахеидальная древесина голосеменных.

Продолжающуюся эволюцию древесины покрытосеменных можно реконструировать по ныне живущим представителям. Наряду со сравнительно «примитивными» типами древесины, основную массу которых еще составляют трахеиды³ (например, у каштана посевного), есть

¹ Очень многие растения имеют не волокна либриформа, а волокнистые трахеиды. — *Примеч. ред.*

² Это совершенно фантастическое утверждение авторов. Голосеменные возникли в нижнем карбоне в зоне влажного тропического климата. — *Примеч. ред.*

³ У некоторых покрытосеменных древесины трахеидальная, как и у голосеменных. — *Примеч. ред.*

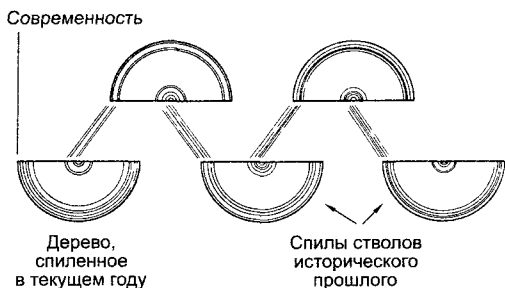


Рис. 4.49. Археологическое датирование по дендрохронологическому методу перекрытия (по Glock).

Самые старые годовые кольца современного дерева синхронизируют с самыми наружными кольцами бревен недавних исторических построек и т. д., вплоть до доисторического времени

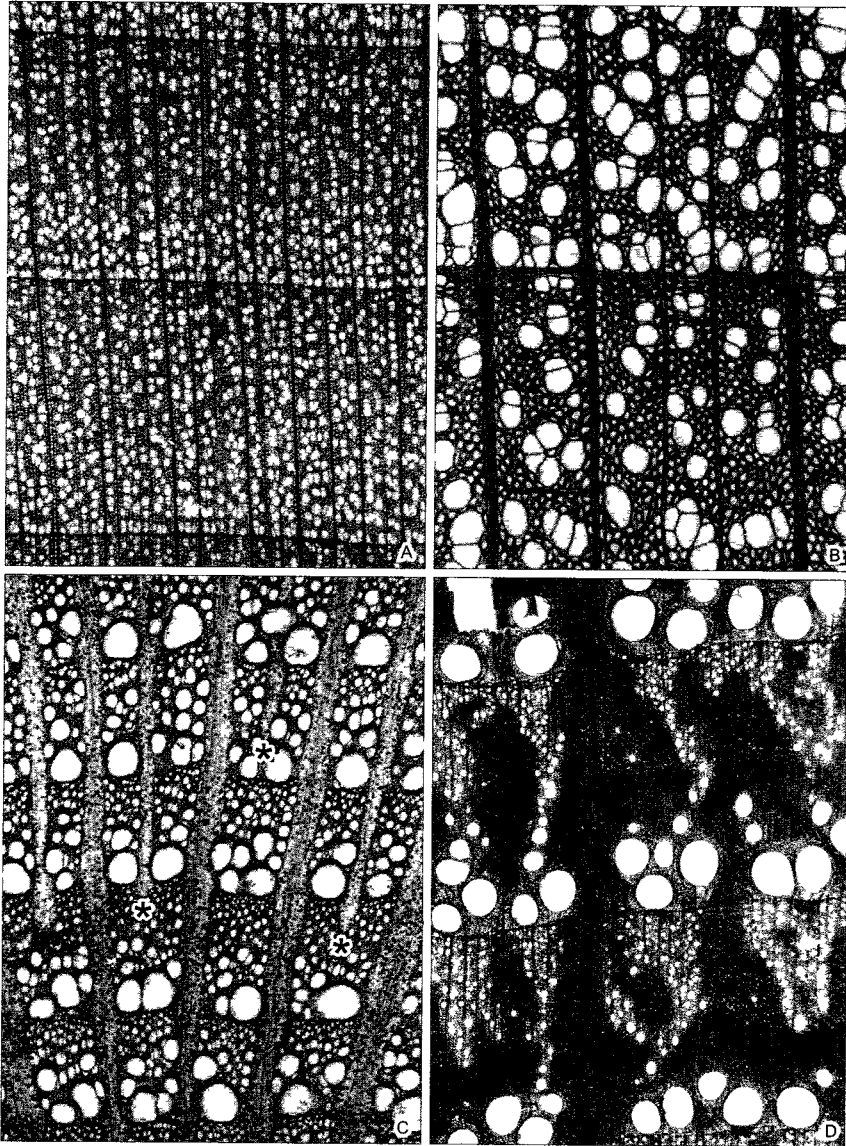


Рис. 4.50. Рассеянопоровая и кольцепоровая древесины на поперечных срезах

А В — липа *Tilia platyphyllos* обладает рассеянопоровой древесиной с относительно узкими сосудами (диаметр 100 мкм) **А** — с тремя границами годовых слоев (25х) **В** — с одной (70х) Кольцепоровая древесина **С** — *Aristolochia siphon*, лиана поры только в ранней древесине каждого годичного прироста (на самом деле сосуды есть и в ранней, и в поздней древесине, но в ранней они широкопросветные а в поздней — узкопросветные — Примеч ред) широкие древесинные лучи, темные точки в них — друзы оксалата кальция звездочками отмечены места начала новых древесинных лучей (25х) **Д** — три границы годовых колец у дуба черешчатого (*Quercus robur*) Крупные сосуды ранней древесины (диаметр до 500 мкм) окружены тяжелой паренхимой узкие сосуды поздней древесины расположены среди трахеид Темные зоны соответствуют плотно сомкнутым древесинным волокнам (25х) Древесина дуба относится к так называемым твердым древесинам что обусловлено высокой плотностью материала клеточных стенок

все переходы к древесинам, в которых трахеиды частично (например, дуб, вяз, орех, конский каштан) и, наконец, полностью замещены волокнами либриформа с включениями запасующей паренхимы (апотрахеальная паренхима ясеня, клена).

Сосуды не строго параллельны оси ствола, а слегка извилисты, поэтому внутри годового прироста они сближаются местами друг с другом, создавая на поперечном срезе впечатление группового расположения сосудов. В зонах соприкосновения окаймленные поры (у лиственных деревьев чаще всего лестничные с овальным окаймлением — см. рис. 2.75, G, H) особенно многочисленны, так что в функциональном отношении возникает **сосудистая сеть**.

У многих европейских лиственных деревьев **древесина рассеяннопоровая**: узкопросветные сосуды (диаметр < 100 мкм) в большом числе распределены по всему годовому приросту (примеры — бук, береза, ольха, ива, тополь, клен, конский каштан, липа; рис. 4.50, A, B). У дуба, вяза, каштана посевного в ранней древесине, напротив, образуется немного широкопросветных сосудов (диаметр > 100 мкм), различных невооруженным глазом — это **кольцепоровая древесина** (рис. 4.50, C, D). Сосуды ассоциированы (особенно в кольцепоровых древесинах) с паратрахеальной паренхимой; ее называют **контактной паренхимой** из-за многочисленных пор, связывающих клетки с члениками сосудов. Клетки этой паренхимы относятся к железистому типу.

Действительно, когда при высокой влажности воздуха прекращается транспирационный подсос и прерывается снабжение быстро растущих побегов минеральными солями, железистые клетки паренхимы могут выделять в сосуды сахар и другие органические вещества. Сахар в ксилеме осмотически подсасывает воду, которая по сосудам может передвигаться только вверх (току вниз препятствует корневая эндодерма). В кроне содержащая сахар вода может быть выделена через гидатоды путем гуттации (см. 6.3.4.2), после чего клетки листьев получают необходимые им соли. Эти функциональные связи делают понятным, почему именно в стволах больших деревьев тро-

пического дождевого леса так мощно развита паратрахеальная паренхима в виде многослойной обкладки окружающая отдельные сосуды. Широкопросветные сосуды в кольцепоровых древесинах также окружены обкладкой из паратрахеальной паренхимы (рис. 4.51, D). Виды деревьев и кустарников с контактной паренхимой особенно приспособлены к средиземноморскому климату с его короткими периодами роста между мягкой, влажной зимой и жарким, сухим летом. В рассеяннопоровых древесинах контактная паренхима развита слабо. Такая древесина типична для тех областей, где почвы влажные, в то время как воздух редко насыщается паром. Но и у этих деревьев (например, у центрально-европейских) весной, непосредственно перед распусканьем листвы становится активной паратрахеальная контактная паренхима. В это время начинается сокодвижение, органические запасные вещества древесинной паренхимы мобилизуются и еще до включения листовой транспирации переходят в сосуды. Жидкость, создающая в сосудах высокое давление, представляет собой водный раствор разных органических веществ, прежде всего сахаров и аминокислот. При повреждении ствола она вытекает из сосудов (иногда в больших количествах) как **пасока** (см. 6.3.5). Позднее, в собственно вегетационном периоде, уже транспирация распустившихся листьев поставляет энергию для подъема жидкости против сил тяжести и трения, тогда в сосудах возникает отрицательное давление.

Древесинные лучи покрытосеменных чаще всего крупнее, т. е. выше и шире, чем лучи голосеменных, и соответственно состоят из значительно большего числа клеток (рис. 4.51, D). Лучевая паренхима в особых местах связана с сосудами. Кроме того, вместе с паратрахеальной (где имеется) апотрахеальной паренхимой она образует рыхлую сеть живых элементов, пронизывающую древесину во всех направлениях и занимающую от $\frac{1}{4}$ до $\frac{1}{3}$ всего ее объема.

В древесине покрытосеменных, произрастающих в местностях с выраженной сезонностью климата, как и у хвойных, образуются хорошо заметные **годовые кольца**, соответствующие ежегодным зонам прироста. Поэтому дендрохронологические исследования можно проводить и по стволам лиственных деревьев (см. рис. 4.49).

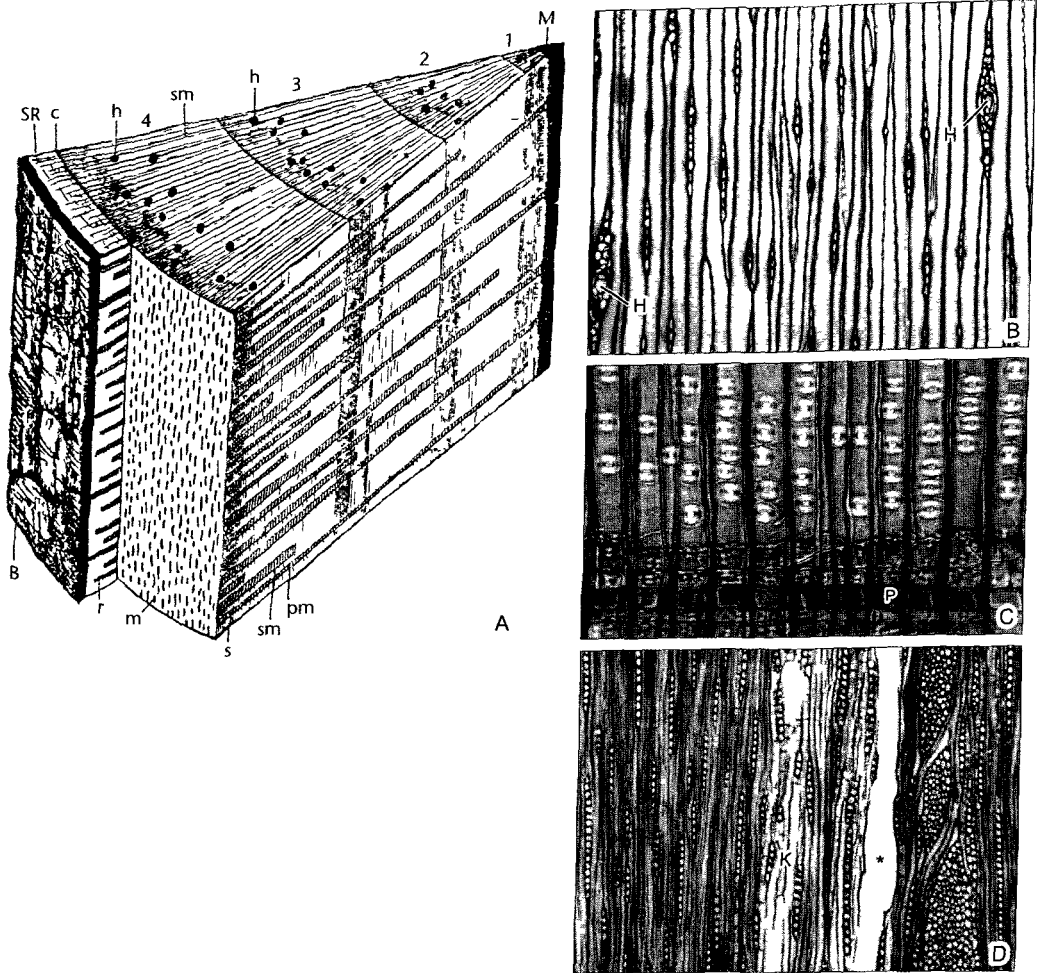


Рис. 4.51. Первичные и вторичные лучи (А — по Е. Strasburger)

А—С сосны *Pinus sylvestris* А — кусок четырехлетней ветви, сверху — поперечный срез, справа — продольный радиальный срез, слева — продольный тангенциальный срез (6х) с — камбий, SR — вторичная кора, В — перидерма, М — сердцевина, 1—4 — последовательные годовые кольца, рт — первичный луч, sm — вторичный луч, т — луч в тангенциальном сечении, г — луч в лубе, h — смоляные ходы В — тангенциальный срез многочисленные однорядные лучи (перерезанные поперек) между продольно разрезанными трахеидами, косые стенки которых несут окаймленные поры, два широких луча содержат по смоляному ходу Н (75х) С — радиальный срез древесины трахеиды с крупными окаймленными порами, внизу — продольно срезанный луч с центральным рядом паренхимных клеток Р, которые посредством крупных, квадратных оконцевых пор связаны с трахеидами, сверху и снизу — горизонтальные лучевые трахеиды с мелкими окаймленными порами (150х) D — тангенциальный срез древесины дуба черешчатого (*Quercus robur*) с одним сосудом (*) участком паратрахеальной тяжевой паренхимы К и многочисленными однорядными лучами в плотном массиве волокон либриформа, справа несколько многорядных, агрегированных лучей, получившиеся благодаря тому, что в камбии между соседними лучами выпали веретеновидные инициали В результате этого очень обычного у дуба процесса возникают высокие и широкие агрегированные лучи (75х)

4.2.8.7. Заболонь и ядровая древесина

Древесина с самого начала оказывается преимущественно мертвой тканью из-за множества мертвых клеток (трахеид, члеников сосудов, древесинных волокон). Продолжительность жизни древесинной паренхимы также ограничена, в более старых годовых кольцах она отмирает. Поэтому при продолжительном вторичном утолщении в центральной области ствола дерева вообще не остается живых клеток — возникает так называемая **ядровая древесина**. «Живую» (функционирующую) древесину наружных частей ствола называют **заболонью**. Если во многих рассеянопоровых древесинах способность сосудов проводить воду сохраняется более 20 лет, то в кольцепоровых древесинах (ясень, каштан посевной, вяз, робиния) она угасает уже через несколько лет, а у дуба — уже на втором году. Но и у этих деревьев ядровая древесина образуется позже, так что следует различать **проводящую заболонь**, принадлежащую к еще активной системе проведения воды, и **запасную заболонь**, функции которой

ограничены запасанием веществ и механической.

Деревья с узкой проводящей заболонью особенно чувствительны к внешним повреждениям, например, к сильному разогреву ствола при длительном освещении солнцем, а также к механическим повреждениям и нападению грибов. Это часто проявляется в массовых заболеваниях (эпифитотиях) континентального масштаба (вымирание дубов и каштанов в Северной Америке; вымирание вязов, вызванное аскомицетами, которых распространяют жуки-короеды).

Превращение древесины в ядровую — не простое медленное отмирание, а активный процесс. Постепенно сосуды заполняются воздухом, а соседние клетки древесинной паренхимы врастают в них через поры (образование **тил**, рис. 4.52; от греч. *thyllis* — сумка) и закупоривают их¹. Еще остающиеся в паренхиме запасные вещества мобилизуются и транспортируются из нее, но часто используются для образования тил и особых веществ, характерных для ядровой древесины (прежде всего это дубильные вещества и смолы). Точно так же ценные минеральные вещества (P, K, S) перемещаются в заболонь, а излишки таких веществ, как Ca или Si, наоборот, депонируются в ядре.

Например, чрезвычайная прочность древесины тикового дерева и устойчивость ее к всякого рода повреждениям обусловлена мощным отложением кремния.

Ядровая древесина многих хвойных и лиственных древесных пород — наиболее ценная в техническом отношении часть древесины. Вследствие заполнения сосудов воздухом отложенные дубильные вещества, обеспечивающие резистентность к вредителям, могут все сильнее окисляться в окрашенные флобафены. Так получается красивая, естественным образом прокрашенная древесина, которая одновременно отличается и высокой прочностью. Особенно ценится ядровая дре-

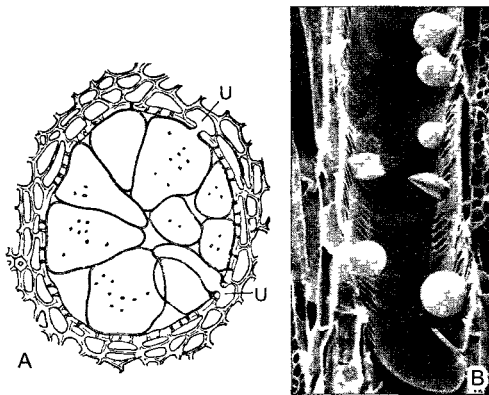


Рис. 4.52. Закупоривание сосуда тилами (А — по Н. Schenck; В — СЭМ-фото S. Fink):

А — клетки древесинной паренхимы *U* врастают через поры в просвет сосуда и закупоривают его (поперечный срез ядровой древесины робинии, 250×); **В** — врастающие в сосуд тилы у тропического лиственного дерева *Nectandra pichurium*, Lauraceae (170×)

¹ Осушение внутренних трахеид, но без образования тил, происходит и в древесинах голосеменных растений. Однако такая непроводящая древесина отличается от заболони у них слабее, чем ядровая древесина покрытосеменных, из-за чего ее называют спелой древесиной. — *Примеч. ред.*

весина таких деревьев, как махагони (*Swietenia mahagoni*), палисандр (*Dalbergia*), тиковое дерево (*Tectona grandis*), и черная древесина эбенового дерева (различные виды *Diospyros*).

4.2.8.8. Луб

Как и древесина, вторичная флоэма микроскопически гетерогенна (рис. 4.53) соответственно различным функциональным потребностям: дальний транспорт ассимилятов (ситовидные элементы — ситовидные клетки или членики ситовидных трубок, см. 3.2.4.1); накопление ассимилятов и радиальный ближний транспорт (лубяная паренхима и лучи); опора и механическая защита (склеренхима — лубяные волокна и каменные клетки; кристаллоносные клетки).

- **Ситовидные элементы** луба замещают ситовидные элементы первичной флоэмы, так что от верхушек побегов и листьев сохраняются непрерывные проводящие пути в корни. Безъядерные ситовидные элементы остаются живыми благодаря контакту с паренхимными клетками железистого типа через множественные перфорации в смежных клеточных стенках. Эти клетки поддерживают функционирование ситовидных элементов как транспортных путей, осуществляя разгрузку и выгрузку раствора ассимилятов (у листовых деревьев это клетки-спутники; у голосеменных — клетки Страсбургера).

- **Лубяные лучи** — продолжение древесинных лучей, они связывают между собой древесину и луб, проходя через камбий. Паренхимные клетки лубяных лучей чаще всего заполнены запасными веществами (крахмал, масло). То же характерно и для клеток тяжелой лубяной паренхимы.

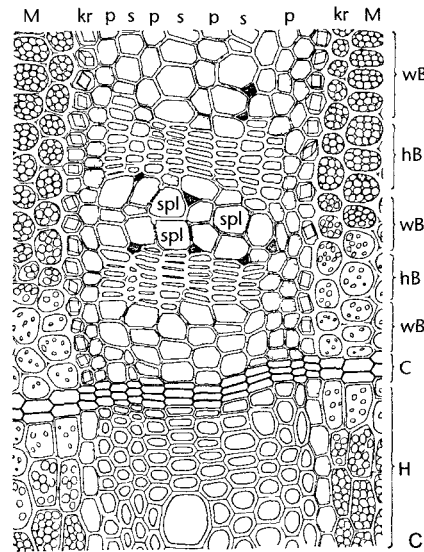
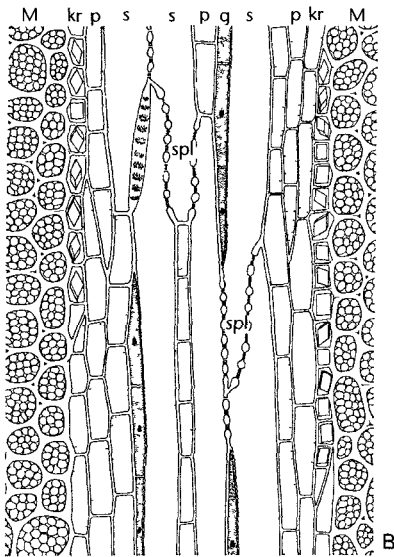
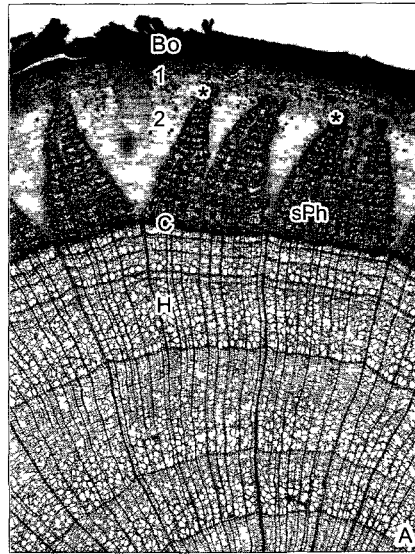
- **Лубяные волокна** часто становятся очень длинными (см. 3.2.3), их клетки во время развития интрузивно прорастают концами между сотнями других клеток. Они дали название всему комплексу тканей; зрелые лубяные волокна из ивовых и липовых ветвей — луб — садоводы используют для подвязки саженцев и ветвей, а также как повязки при прививках.

Соответственно положению камбия между древесиной и лубом древесинный цилиндр растет в толщину на периферии, а луб, напротив, — изнутри. В то время как самые старые части древесины находятся внутри, а самые молодые снаружи, самые старые участки луба располагаются на периферии, а самые молодые — внутри.

Живые ситовидные элементы и лубяная паренхима в совокупности составляют **мягкий луб**. Его слои чередуются с тангенциальными слоями из лубяных волокон — **твердым лубом**. Эта слоистость маскирует чаще всего неотчетливо отграниченные друг от друга зоны годовых приростов луба, каждая из которых содержит несколько слоев мягкого и твердого луба.

Ситовидные элементы обычно функционируют только один год. Это означает, что весь транспорт ассимилятов в толстом стволе дерева сосредоточен в слое **проводящего луба** толщиной всего 1 мм, который снаружи непосредственно примыкает к камбию и составляет не более 5% объема ствола. В более старых зонах луба — **непроводящем лубе** — ситовидные элементы и их клетки-спутники отмирают и сдавливаются соседними клетками. Здесь отдельные клетки тяжелой паренхимы резко начинают расти, значительно увеличиваясь в размере. Благодаря этому они не только заполняют пространство, ранее занятое ситовидными элементами, но и обеспечивают диффузную дилатацию луба, что позволяет ему расширяться в окружности соответственно происходящему вторичному утолщению стебля. У большинства древесных растений имеет место не только растяжение, но и пролиферация клеток лубяной паренхимы. Оба процесса происходят только в живом мягком лубе. Некоторые его паренхимные клетки превращаются в каменные клетки и дополняют массивы волокон, если они разрываются вследствие дилатации¹.

¹ Склерификация клеток лубяной паренхимы часто происходит без связи с нарушением целостности массивов лубяных волокон. — *Примеч. ред.*



4.2.8.9. Кorka

При увеличении окружности стебля вследствие вторичного утолщения многие периферические ткани дилатируют. Это свойственно и эпидерме стеблей некоторых растений (например, *Ilex*, *Cornus*, *Kernia*, роз и кактусов), ветви которых долгое время остаются зелеными. Однако обычно эпидерма не дилатирует, разрывается и заменяется **пробкой** (см. 3.2.2.2). Так как

пробка непроницаема, ткани, расположенные снаружи от перидермы, оказываются отрезанными от поступающих из стебля воды и минеральных солей, они отмирают и высыхают. Внешне это проявляется в коричневой или серой окраске поверхности стебля.¹

¹ Такая окраска обусловлена цветом опробковевших стенок клеток пробки — *Примеч ред*

Рис. 4.53. Луб (В, С — по D. von Denffer)

А — поперечный срез многолетней ветви липы *Tilia platyphyllos* 1 — первичная кора и первичная флоэма (в двух местах отмечена звездочкой), 2 — вторичный луб, в котором чередуются тангенциальные слои твердого (темный) и мягкого (светлый) луба, треугольные светлые зоны паренхимы во вторичной флоэме — лубяные лучи сужающиеся центрипетально до ширины древесинных лучей, в паренхиме коры многочисленные черные точки — кристаллоносные клетки с друзами оксалата кальция (23×), Во — перидерма, sPh — вторичный луб, **В, С** — вторичная кора винограда *Vitis vinifera* на продольном и поперечном срезах (200×), s — ситовидные трубки spl — ситовидные пластинки, g — клетки-спутники, p — тяжевая паренхима, М — лучевая паренхима с запасным крахмалом kg — кристаллоносные клетки wB — мягкий луб (ситовидные трубки + клетки-спутники) (в состав мягкого луба входит также тяжевая паренхима — *Примеч ред*) hB — твердый луб (лубяные волокна), С — камбий, Н — древесина

◀

Первая перидерма, которая функционально заменяет эпидерму, возникает в самой наружной части первичной коры и называется **поверхностной перидермой**¹. У некоторых деревьев феллоген этой первой перидермы остается активным долгие годы и способен благодаря дилатации удлиняться по окружности соответственно увеличению поверхности ствола. Так возникают гладкие стволы бука и граба, а также молодых берез. Но у большинства деревьев под напором внутренних тканей продолжающего утолщаться ствола перидерма разрывается преимущественно продольными трещинами, так как ствол и ветви, приступившие к вторичному утолщению, прекращают рост в длину. Такие трещины закрываются изнутри за счет образования новой перидермы в более глубоких, еще живых зонах первичной коры и, наконец, в лубе (**внутренняя перидерма**). Феллоген внутренней перидермы активен обычно недолго, зато все глубже и глубже развиваются новые перидермы. На поверхности ствола возникает все более толстая мантия из мертвых тканей, пронизанных многими тонкими, периклиналильными слоями пробки, которая постепенно растрескивается внутрь. Этот мертвый комплекс тканей, постоянно пополняемый изнутри (рис. 4.54), является

третичной покровной тканью — **коркой**¹ (Ее в обиходе называют «корой» или «корой дерева», в то время как в ботанике под тканью коры понимают паренхиму, расположенную снаружи от проводящих пучков или камбия²). Самые молодые перидермы закладываются недалеко от камбия в непроводящем лубе и ограничивают живой луб совсем узкой перикамбиальной зоной.

Напротив, корка на более крупных стволах деревьев часто достигает в толщину нескольких сантиметров. Она достаточно эластична и может полностью или частично предохранять чувствительный и жизненно важный проводящий луб от механических повреждений. Корка также бедна водой и потому особенно легка. Благодаря своей толщине и отложенным дубильным веществам или флорафенам, придающим ей темную окраску, корка является надежной защитой от паразитических грибов и насекомых. Например, на ствол, покрытый коркой, совершенно ис-

¹ Корка представляет собой анатомо-топографическую зону, а не ткань — *Примеч ред*

² В ботанике различают первичную и вторичную кору. Первичная кора — комплекс тканей снаружи от стелы, включающий эпидерму, кортикальную паренхиму, энтодерму (крахмалоносное влагалище) и реже хлоренхиму, колленхиму или склеренхиму. Вторичная кора — это вторичная флоэма (луб) деревьев и кустарников, покрытая перидермой или первичной корой, или коркой — *Примеч ред*

¹ У многих видов самая первая перидерма формируется глубоко в первичной коре или даже во флоэме — *Примеч ред*

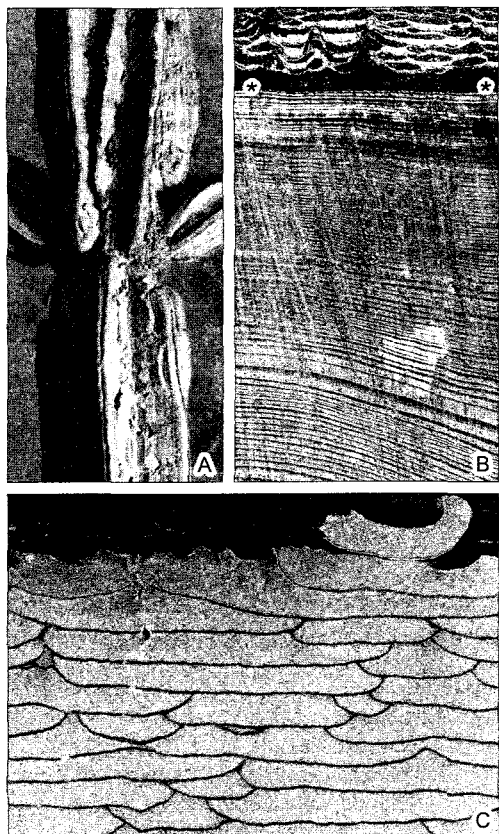


Рис. 4.54. Образование пробки и корки:

A — гребни пробки на ветви клена полевого (*Acer campestre*, 1,6×); **B** — поперечный срез через ствол 96-летней дугласии; между двумя звездочками находятся камбий и очень тонкий слой живого луба, снаружи темная перидерма, светлые — волнистые чешуи корки (0,2×); **C** — слои пробки (темные) между мертвой тканью коры в чешуйчатой корке сосны *Pinus ponderosa* (2,6×)

ключено нападение сосущих соки тлей. Кorka в сухом состоянии трудно воспламеняется и почти не горит (ср. рис. 13.7, В; 13.9). Наконец, важна и защитная роль корки от излучения, а также как термического изолятора, обусловленная высоким содержанием в ней воздуха и пигментацией — ведь мягкий луб может быть непоправимо поврежден как длительными морозами, так и нагреванием свыше 50 °С под действием прямого солнечного света.

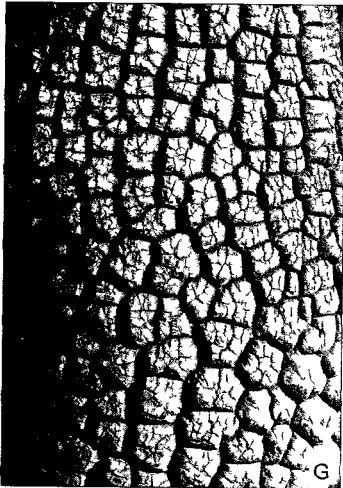
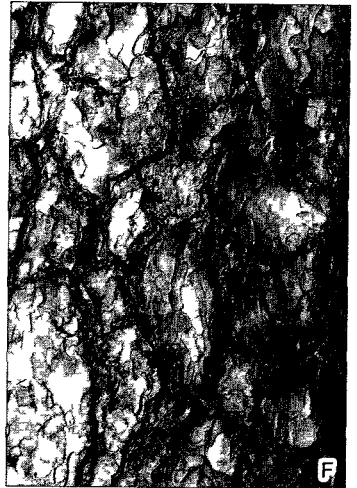
Особенно чувствительны деревья, не образующие корку, чьи стволы в течение всей жизни защищены только поверхностной перидермой. Прежде всего к ним относится бук (рис. 4.55, D). Если вследствие рубок прореживания, строительства дорог и т.п. деревья внезапно оказываются на открытом месте, то могут погибнуть от солнечных ожогов. Наоборот, «световые деревья» склонов солнечной экспозиции, такие как дуб, очень хорошо защищены толстой коркой и дающими тень ветвями на разной высоте ствола. В трещинах корки из-за разной экспозиции солнечному свету возникают резкие температурные различия даже в крошечном пространстве, которые поддерживают охлаждающую циркуляцию воздуха.

В большинстве случаев (рис. 4.55) внутренние перидермы довольно короткие, вогнутые и краем примыкают к более старым слоям пробки (см. рис. 4.54, C; 4.55, E, F). Такие перидермы отделяют от первичной коры/луба чешуевидные участки ткани; это — **чешуйчатая корка**. Более старые чешуи корки отслаиваются, что у сосны, платана и явора происходит по особому отделительному слою. Реже внутренние перидермы выпуклые и параллельны поверхности, так что возникают замкнутые цилиндры перидермы: **кольцевая корка** (молодые стволы и ветви можжевельника и ки-

Рис. 4.55. Корка (G — фото W. Barthlott):

A — кольцевая корка (это расслаивающаяся кольцами перидерма, а не корка. — *Примеч. ред.*) ствола молодой березы; чечевички расположены горизонтальными полосками; яркий белый цвет ствола обусловлен многократным отражением света кристаллами бетулина в заполненных воздухом клетках перидермы (0,25×); **B, C** — полосчатая корка у ломоноса (*Clematis*, B) и виноградной лозы (C) (0,74×); **D** — бук образует не корку, а толстую перидерму с множеством чечевичек, поэтому на нем долго сохраняется вырезанный кем-то узор, его неравномерное растяжение связано с утолщением ствола при отсутствии продольного роста (0,25×); **E, F** — типичная чешуйчатая корка у платана (E, 0,25×) и сосны *Pinus sylvestris* (F, 0,12×). Глубоко трещиноватая корка: **G** — западно-африканское саванное дерево *Butyrospermum paradoxum* благодаря своей корке устойчиво против пожара (0,11×); **H** — дуб черешчатый (*Quercus robur*, 0,25×); **J** — амурский бархат (*Phellodendron amurense*, 0,25×)





париса). У многих лазящих растений (жимолость, клематис, виноград) первоначально кольцевая корка переходит в **полосчатую корку** путем продольного растрескивания (рис. 4.55, В, С).

В естественных условиях нередко раны на одревесневших стволах и толстых ветвях, так как они (в противоположность гибким ветвям или травянистым стеблям) не могут отклоняться под ударами. Если рана достигает древесины, то по ее краю начинается пролиферация клеток, которые образуют неупорядоченную **каллюсную ткань** (лат. *callus* — наплыв, утолщение). Медленно растущий, постепенно одревесневающий раневый каллюс, поверхность которого защищена перидермой, в конце концов затягивает рану и, если она была не слишком большой, может ее полностью скрыть. На таких закрытых каллюсной тканью ранах чаще всего вновь образуются нормальные древесина, луб и корка.

4.3. Листовые органы. Строение и метаморфозы

Многообразие строения листьев крайне велико. Оно варьирует от едва заметных чешуек до метровых многократно перистых вай древовидных папоротников и листьев пальм, от зеленых игольчатых хвоинок и разной формы листовых пластинок фотоассимилирующих листьев до ярко окрашенных лепестков цветков, от листовых колючек до изошренных кувшинчатых ловчих листьев насекомоядных растений. Но во всех этих случаях речь идет о видоизменениях единственного типа органа — **филлома**. Его первоначальные функции — фотосинтез и транспирация. Их выполняет собственно лист, который можно охарактеризовать как ассимилятор и транспиратор.

В морфологическом отношении филлом представляет собой наиболее развитую форму листа. Остальные формы по сравнению с ним выглядят упрощенными благодаря редукции.

4.3.1. Типичный лист

4.3.1.1. Расчленение и симметрия

Сложившееся в процессе филогенеза морфологическое строение типичного листа с нерасчлененной листовой пластинкой показано на рис. 4.56.

Нижняя часть листа (*Unterblatt*)¹ включает листовое основание и, если имеются, **прилистники** (*Stipulae*, ед. число *Stipula*, от лат. *stipula* — соломинка). **Листовое основание** часто выглядит как расширение основания черешка, однако у однодольных оно обычно столь широко, что целиком охватывает стебель в узле. В таких случаях листовое основание обычно удлиняется в **листовое влагалище**, как это можно наблюдать у большинства злаков.

Такое листовое влагалище функционирует как опорный орган для соломины, тонкого стебля злаков. Утолщенными листовыми влагалищами являются также запасующие чешуи луковиц. В других случаях из удлиненных, охватывающих друг друга листовых влагалищ образуется **ложный стебель** (рис. 4.57, А). В типичном виде он свойствен банану, но его можно наблюдать на ранних стадиях развития и у местных европейских однодольных (например, у чемерицы, *Veratrum*; или злака *Molinia*). Истинные, несущие соцветия стебли прорастают позже внутри трубчатого ложного стебля.

У многих хвойных деревьев листовое основание не стеблеобъемлющее, но оно удлиняется вдоль побега и срастается со стеблем. Если к тому же эти основания соприкасаются друг с другом боковыми сторонами, образуя плотный рельеф на стебле, то говорят о **ложной коре** (рис. 4.57, D, E).

Прилистники у многих растений вообще не образуются или существуют недолго и рано опадают (как у лещины и граба, где они играют роль почечных чешуй), однако могут быть и весьма крупными и даже брать на себя функции типичного листа

¹ Понятия *Unterblatt* и *Oberblatt* используют только в немецкоязычной литературе; они не имеют точных соответствий в других языках. — *Примеч. ред.*

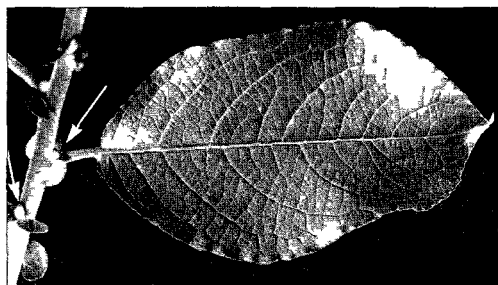


Рис. 4.56. Лист ивы козьей (*Salix caprea*) как пример типичного филлома

Расширенным основанием лист прикрепляется к стеблю с боков основание фланкировано прилистниками непосредственно над ним располагается пазушная почка (стрелка). Основание листа и прилистники составляют нижнюю зону листа. Верхняя зона состоит из черешка и листовой пластинки (1.2x). У перистых листьев (ср. рис. 4.21) черешок в виде рахиса продолжается в область листовой пластинки и несет парные листочки и верхушечный листочек (у непарноперистосложных листьев).

(рис. 4.58) Нередко прилистники превращены в колючки, как у робинии или белой акации.

Верхняя часть листа включает черешок и листовую пластинку. Черешок выносит на некоторое расстояние от стебля листовую пластинку, которая собственно и служит главным органом ассимиляции и транспирации. За счет ростовых или тургорных движений он может изменять ее положение для оптимальной экспозиции к солнечному свету. Как несущий орган черешок часто обладает более или менее округлым поперечным сечением, напоминающим этим осевые органы. Но бывает, что расширенные и уплощенные черешки перенимают функции листовой пластинки (рис. 4.59). В таких случаях говорят о **филлодиях**. Если черешок отсутствует, листья называются сидячими.

Многообразие филломов проявляется прежде всего в разнообразии формы **листовой пластинки** (от лат. *lamina* — пластинка, см. рис. 4.2). Наряду с формой крайне вариабельна и величина листьев — от миллиметровых до почти 20-метровых, как перистые листья пальмы *Raphia farinifera*.

Многие народные названия растений даны по форме тистьев (селезеночник, печеночница, чапчатка, стрелотист, манжетка и т.п.). В определителях приведены диагностически важные различия растений и их названия. Морфологически особенно интересны **перистые листья**. У них черешок продолжается в **рахис**, на котором располагается несколько пар боковых листочков и (чаще всего) непарный конечный

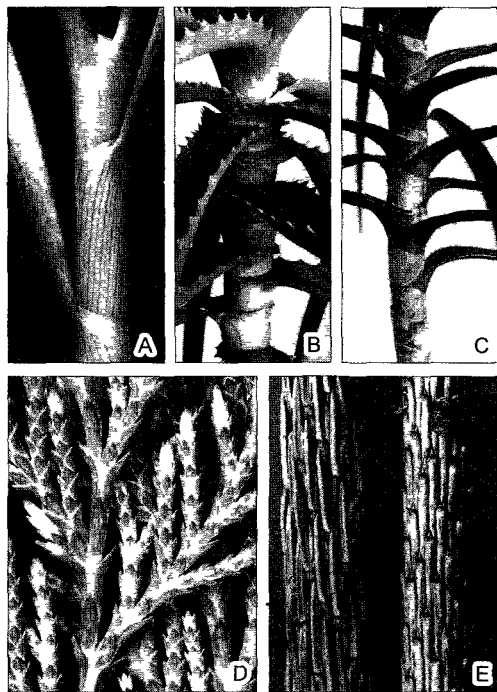


Рис. 4.57. Ложные стебли и ложная кора

А — ложный стебель лука репчатого (*Allium cepa*) образованный полыми цилиндрическими листовыми влагалищами (0.6x). **В, С** — стеблеобъемлющее основание листа типично для многих однодольных, истинный стебель часто невидим. Примеры — популярные комнатные растения *Aloe spinosissima* и *Dracaena marginata* (0.6x). **Д, Е** — ложная кора, представленная листовыми основаниями у хвойных. **Д** — *Thuja orientalis* (накрест-супротивное листорасположение, 2.1x). **Е** — вертикальный побег ели *Picea abies* с очередным листорасположением, слева олиственный, справа после опадения хвои удлиненные листовые основания вплотную прилегают друг к другу — в противоположность пихте, где округлые листовые основания не покрывают сплошь стебель (ср. рис. 4.16, Е).

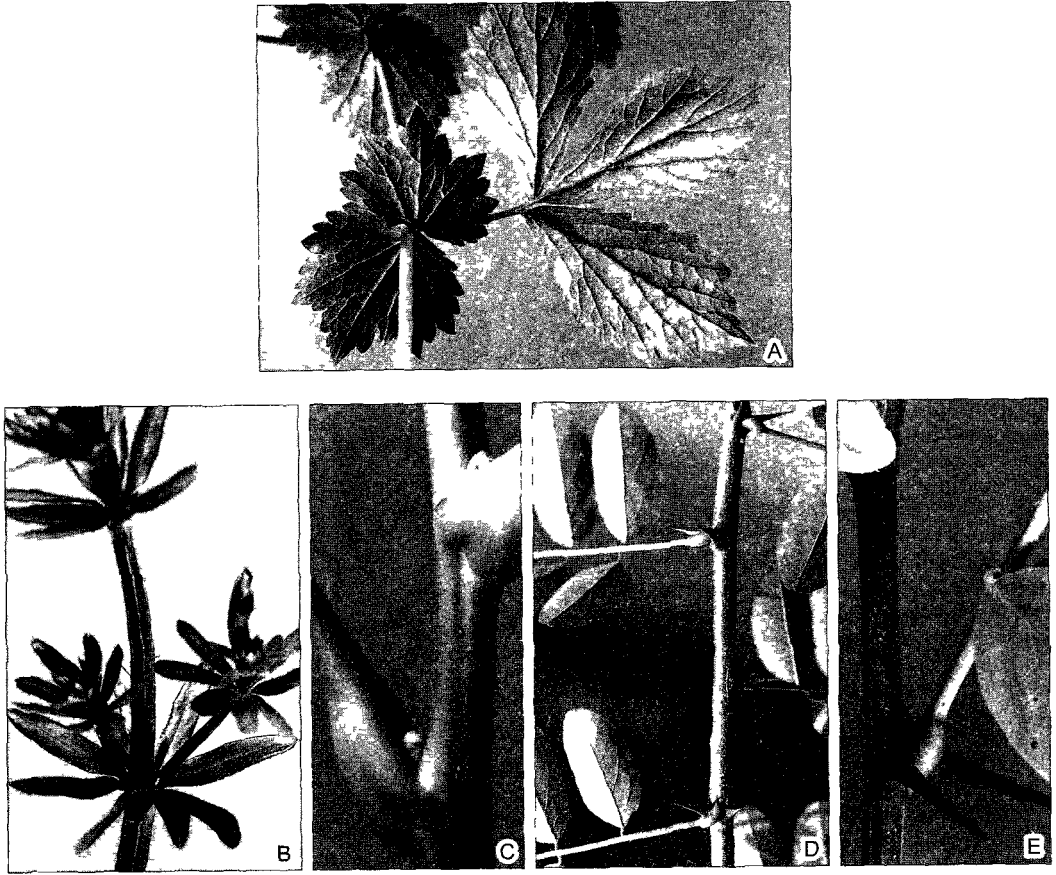


Рис. 4.58. Листовое основание и прилистники

А — листовидные прилистники у гравигата *Geum urbanum* (1,6×) У некоторых растений прилистники полностью берут на себя функции листьев, например, у чины прилистниколистной (ср. рис. 44.69); **В** — подмаренник *Gallium mollugo* как будто имеет мутовчатые листья, но стебель четырехгранный и только из пазух двух противостоящих листьев вырастают пазушные побеги, только эти органы — настоящие листовые пластинки, а остальные — сходные с ними листовидные прилистники. В качестве альтернативы можно было бы рассматривать листья как сидячие, то есть не имеющие черешков супротивные пальчатые листья (2,1×), **С** — листовое основание без прилистников у ореха грецкого (*Juglans regia*, 1,6×), **Д, Е** — одревесневшие, превратившиеся в колючки прилистники белой акации *Robinia* (D — 0,3×; E — 1,7×)

листочек У вай папоротников особенно часто встречается многократная перистость, когда перышки первого порядка расчленены на перышки второго порядка, а те в свою очередь — на перышки третьего порядка. Если продольный рост рахиса однажды перистых листьев заторможен, то все перышки кажутся прикрепленными на конце черешка; такие листья называют пальчатыми. Особые формы вроде щитовидных, вальковатых или мечевидных листьев, а

также трубчатые ловчие листья хищных растений мы еще рассмотрим при обсуждении развития листа.

Типичный лист **билатерально симметричен**: его медианная плоскость совпадает с направлением черешка и соответственно рахиса, в ней располагается средняя жилка. Отклонения от билатеральной сим-

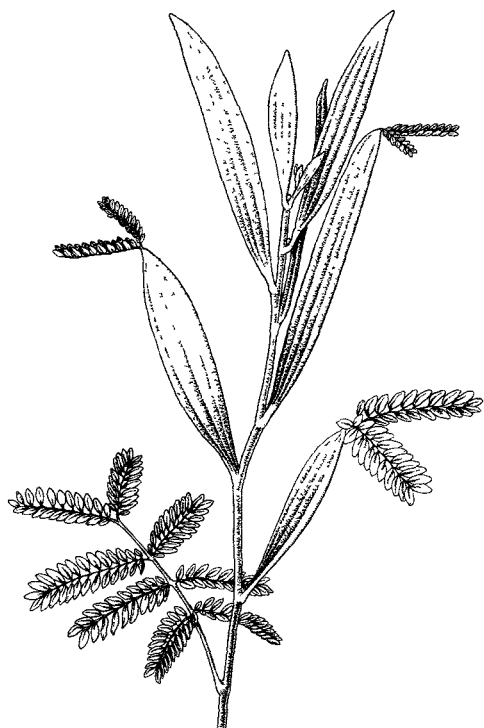


Рис. 4.59. Филлодии у *Acacia heterophylla* (по J. Reinke).

После дважды перистых первых листьев образовались перистые листья с крылатыми черешками и, наконец, у следующих листьев без пластинок — уплощенные черешки филлодии перенимают функции листьев

метрии редки и поэтому особенно заметны (косой лист у бегонии). У типичных листьев чаще всего также отчетливо выражена **дорсовентральность**: их обращенная к стеблю (по крайней мере исходно) адаксиальная, или морфологически верхняя, сторона отличается многими особенностями от абаксиальной, нижней, стороны. Различия касаются, например, числа устьиц (большинство листьев гипостоматичны: у них более 90 % устьиц расположены в нижней эпидерме), опушенности, накопления пигментов в вакуолях клеток эпидермы и, наконец, анатомии: палисадная паренхима преимущественно адаксиальна, а губчатая — абаксиальна. В листовых проводящих пучках — **жилках**, или

нервах листа (оба эти обиходные названия в сущности ошибочны), ксилема расположена сверху, а флоэма снизу. Дорсовентральность листьев — следствие полярности стеблей, на которых листья расположены с боку, так что поверхность листа ориентирована поперек градиента полярности.

Уже при рассматривании листа невооруженным глазом заметен характер их **жилкования**, т. е. узор из проводящих пучков в листовой пластинке (рис. 4.60). Более мощные пучки (**главные жилки**, англ. *major veins*) снабжают листья водой и обеспечивают обратный транспорт продуктов фотосинтеза из листьев. Они окружены **обкладкой**, которая контактирует с системой тканей мезофилла и контролирует обмен веществ между проводящими пучками и мезофиллом. Такие обкладки пучков иногда достигают эпидермы и выполняют также опорную функцию. Главные жилки часто выступают с нижней стороны листа в виде **ребер жесткости**, укрепляющих пластинку. Крайний случай отмечен у гигантских плавающих листьев *Victoria amazonica* (рис. 4.61). Но основная функция жилок листа — снабжение водой и минеральными солями особенно активно фотосинтезирующих и транспирирующих клеток мезофилла, а также обеспечение быстрого оттока продуктов фотосинтеза. В проводящих элементах идет конвективный¹ поток содержимого; за пределами пучков транспорт веществ ограничен диффузией. Эффективность диффузионного транспорта падает как квадрат преодолеваемого расстояния и фактически недостаточна уже на расстоянии в несколько клеток. Сама вода течет по сосудам в миллион раз легче, чем через живую ткань. Соответственно тонкие жилки, осуществляющие непосредственный контакт с тканью мезофилла, образуют столь густую сеть, что в расположенных между ними **ареолах** ни одна клетка мезофилла не удалена от ближайшего пучка далее чем на 7 других клеток. (Обратите

¹ Механизм дальнего транспорта по проводящим тканям не соответствует процессу конвекции в том смысле, как его понимают физики. — *Примеч. ред.*

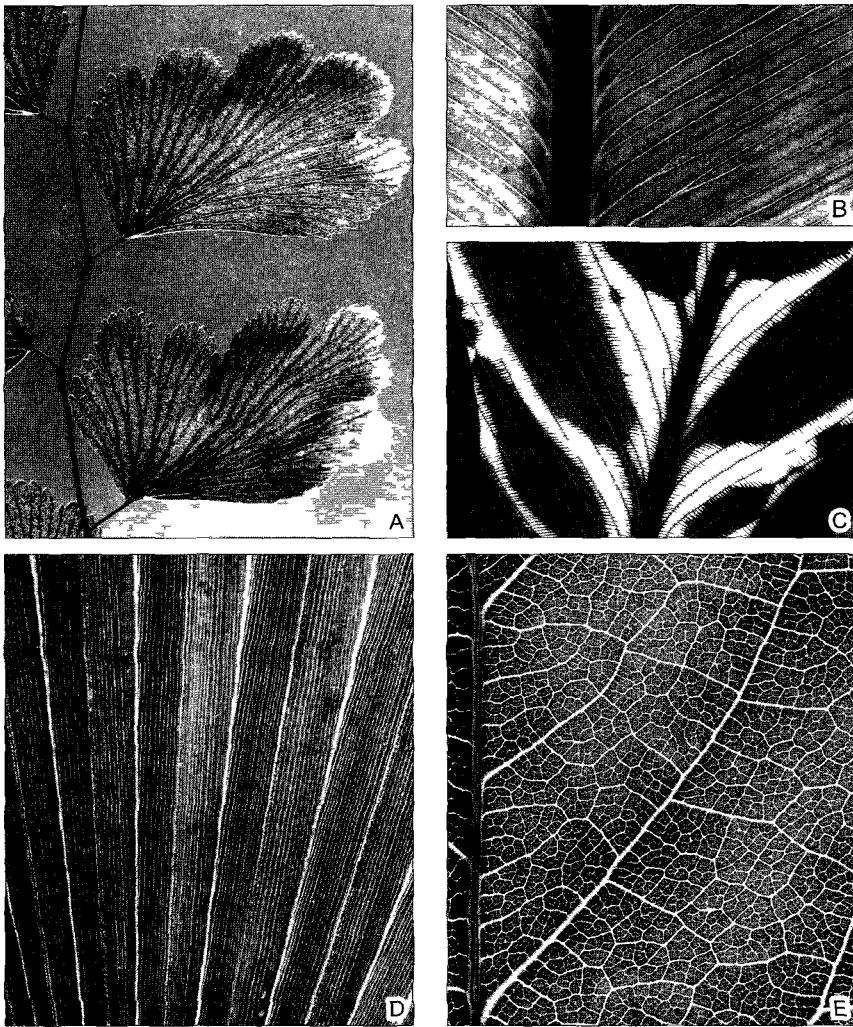


Рис. 4.60. Жилкование листьев (узор из проводящих пучков в листовой пластинке)

A, B — дихотомическое (вильчатое) жилкование в листьях папоротников **A** — *Adiantum capillus-veneris* (3,5x), **B** — *Asplenium nidus* (2,4x), **C** — сочетание параллельного и сетчатого жилкования у маранты (*Maranta*), листовая пластинка (показана только часть) окрашена так что напоминает облиственный стебель — предположительно мимикрия для того чтобы помешать отложить яйца насекомым-вредителям (1 4x), **D** — параллельное жилкование у пальмы *Sabal umbraculifera* (0 7x) **E** — сетчатое жилкование у девичьего винограда *Parthenocissus tricuspidata* (3 5x)

внимание термин «ареола» употреблен здесь совсем в другом значении, ср рис 4 7, С) Общая длина проводящих пучков листа бука достигает примерно 30 м

Эти функциональные задачи могут быть решены по-разному У однодольных преобла-

дает **параллельное жилкование** все главные жилки тянутся продольно Особенно четко выражено такое расположение проводящих пучков в линейных листьях злаков В ланцетных листьях большинства других однодольных житки проходят ровными дугами в соответствии со столь же ровным дуговым краем листа, ти-

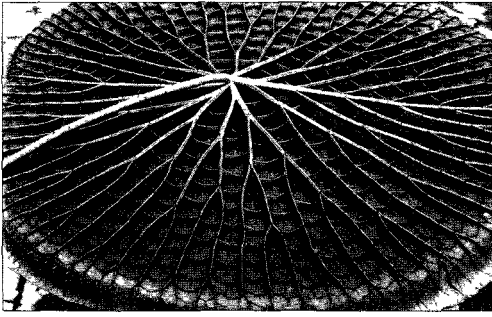


Рис. 4.61. Ребра на нижней стороне плавающего листа *Victoria anazonica* (= *regia*); лист в диаметре почти 2 м (фото W. Barthlott)

пичного для однодольных (см. рис. 4.14, А). При параллельном жилковании главные пучки связаны между собой более мелкими поперечными пучками, так что в действительности имеется правильная сеть жилок. (Это можно хорошо видеть невооруженным глазом, например, в листьях *Clivia*.)

У настоящих двудольных образуется более сложная сеть жилок: **сетчатое жилкование**. Оно допускает почти любую форму листовой пластинки и особенно ее края. Различия в жилковании отражаются и на расположении устьиц: у однодольных растений они чаще всего ориентированы параллельно, тогда как у магнолиевых и настоящих двудольных — беспорядочно (см. рис. 3.13).

Третий тип жилкования, **вилчатое**, или **веерное**, жилкование, имеется у папоротников и у причисляемого к голосеменным гинкго. Здесь более мощные проводящие пучки ветвятся дихотомически и заканчиваются слепо у края листа. Поэтому это жилкование как «открытое» раньше противопоставляли якобы «закрытому» жилкованию однодольных и настоящих двудольных растений (сравните замкнутое и незамкнутое кровообращение у животных). Впрочем, и при сетчатом жилковании тончайшие жилки слепо заканчиваются в мезофилле.

4.3.1.2. Развитие и особые формы листьев

Зачатки листьев, **листовые примордии**, возникают на конусе нарастания экзогенно как боковые выросты за счет разделения апикальной меристемы (см. рис. 3.3; 3.5).

У папоротников в мелкоклеточной зоне фланговой меристемы сначала возникает двухсторонняя верхушечная клетка листового зачатка. Из нее развивается линейная краевая меристема, в которой исходная верхушечная клетка уже незаметна. Для большинства листьев папоротников типичен **акропластический рост**, когда верхушечная часть листа продолжает нарастать, а клетки в основании листа уже дифференцированы. Расчленение листьев папоротников обусловлено фракционированием краевой меристемы вследствие локального прекращения делений ее клеток.

У покрытосеменных только что образованные листовые примордии проявляют ясную тенденцию к расширению своих оснований перпендикулярно оси побега. Так возникает широкое листовое основание, которое может полностью охватывать стебель и приводить к образованию листового влагалища. Гребневидная краевая меристема затем образует листовую пластинку. При этом в противоположность папоротникам здесь преобладает **базипластический рост**, т.е. активность краевой меристемы сначала угасает на верхушке и в последнюю очередь — в основании листовой пластинки. Перистые листья чаще всего возникают, как и у папоротников, в результате фракционирования краевой меристемы. Главные жилки дифференцируются от основания, тогда как тонкие жилки сначала полностью развиваются в дистальной части пластинки.

Черешки листа образуются путем **интеркалярного роста**, т.е. благодаря меристеме, находящейся между уже сформированными частями листа. Сходным образом цельнокрайние параллелонервные листовые пластинки однодольных, прежде всего злаков, обязаны своим возникновением базальной интеркалярной меристеме. (Как, впрочем, и медленно отмирающие с верхушек, а у основания продолжающие нарастать более 500 лет листья своеобразного представителя голосеменных *Welwitschia*; см. рис. 11.211, А.)

Дорсовентральность листовой пластинки выражается в том, что большинство листьев **бифациальные**, т.е. их верхняя и нижняя стороны выглядят по-разному (от лат. *facies* — вид, облик; рис. 4.62, А—D). Бывают также **эквифациальные** листья,

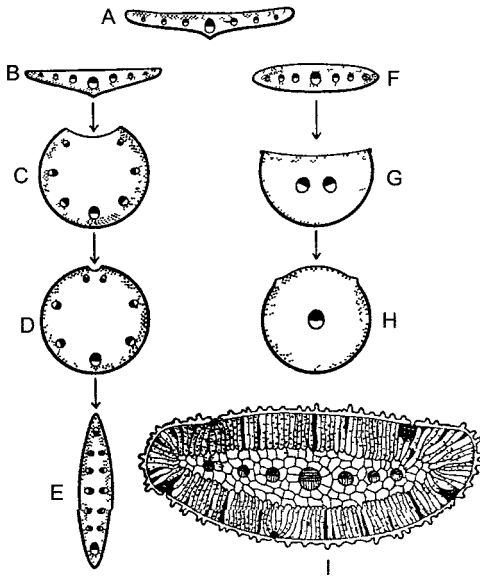


Рис. 4.62. Поперечные срезы листьев разных типов (схемы А—Н — по W Troll и W Rauh, I — по Volkens)

Палисадная паренхима показана крапом, нижняя сторона листа — толстой линией, ксилемные части проводящих пучков черные. **А** — нормальный бифациальный плоский лист (ср рис 4 64); **В** — обратно-бифациальный плоский лист (например, черемша, или медвежий лук *Allium ursinum*), **С, D** — происхождение унифациального вальковатого листа (например, *Allium sativum*, *Juncus effusus*), **Е** — унифациальный мечевидный лист (*Iris*), **F** — эквифациальный плоский лист, **G** — эквифациальный игольчатый лист (см рис. 4 65, А), **Н** — эквифациальный вальковатый лист (например, *Sedum*, см рис 4.70, А), **I** — поперечный срез эквифациального листа пустынного растения *Reamuria hirtella*, из *Tamaricaceae* (30×)

особенно у обитателей солнечных мест. Обе стороны таких листьев устроены одинаково: например, они имеют одинаковую плотность устьиц и палисадный мезофилл под абаксиальной эпидермой (рис. 4.62, F, I). Такие листья часто утолщены или игловидны и повернуты ребром к стеблю. Если к этому добавляется суккулентность, то развиваются эквифациальные вальковатые листья, как, например, у очитка (*Sedum*; см. рис. 4.70, А). Другой способ образования вальковатых листьев состоит в том, что нижняя сторона листа растет интенсивнее верхней, так что последняя в конце концов просто исчезает: **унифациальность**. Черешки листьев часто приближаются к такой унифациальности, приобретая округлую в поперечном сечении форму, напоминающую стебель. Но и листовые пластинки некоторых однодольных (ситники, некоторые виды лука, например шнитт-лук) унифациальны и радиально симметричны. Своеобразный и особый случай — листья ирисов (*Iris*): речь идет о вторично уплощенных унифациальных листьях, причем это уплощение шло не перпендикулярно к оси корневища, а в том же направлении («мечевидные листья») (рис. 4.62, E).

У пельтатных — **щитовидных** — листьев (от греч. *pelte* — щит) черешок отходит не от нижнего конца, а почти от центра листовой пластинки (рис. 4.63). Это обусловлено тем, что из-за ярко выраженной базипластии краевая меристема листовой пластинки мощно нарастает непосредственно от места отхождения черешка, причем благодаря его унифациальности правый и левый края пластинки прилега-

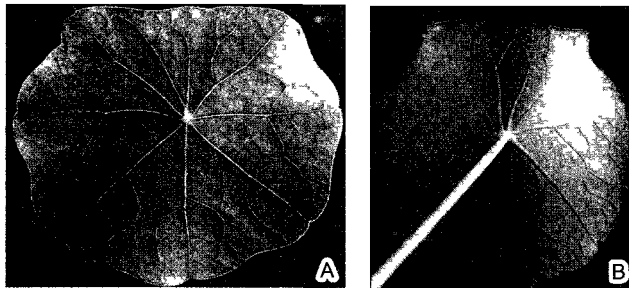


Рис. 4.63. Щитовидный лист настурции *Tropaeolum majus* (0,7×), вид сверху (А) и снизу (В)

ют вплотную друг к другу и срастаются. Подобным образом развиваются трубчатые листья некоторых специализированных растений-хищников из семейств *Sarracenaceae* и *Nepenthaceae* (бюкс 4.4 рис А).

У некоторых растений срастаются края не одного и того же листа, а разных листьев одного узла (**гамофилия**). Это явление довольно редко встречается в вегетативной части растения, но широко распространено в цветках сросшиеся чашелистики и тылестычки, а также ценокарпные завязи.

4.3.1.3. Анатомия

Типичная картина поперечного сечения бифациального листа показана на рис 4.64. Однослойные эпидермы окружают хлорофилл мезофилла, дифференцированную на палисадную и губчатую паренхиму. Более плотная, одно-, двух- или

трехслойная **палисадная паренхима** содержит около $\frac{1}{3}$ всех хлоропластов листа, это основная ассимиляционная ткань. Напротив, очень рыхлую **губчатую паренхиму** (см рис 3.7, В) можно охарактеризовать как транспирационную ткань. За счет многочисленных, частью очень больших межклетников (они занимают до 90 % объема мезофилла) общая поверхность всех клеток мезофилла почти в 100 раз больше поверхности листа. Система межклетников губчатой паренхимы у гипостоматических листьев облегчает также диффузию CO_2 к палисадной паренхиме. Клетки эпидермы содержат лейкопласты, иногда с немногочисленными тилакоидами и малым содержанием хлорофилла. Более крупные проводящие пучки окружены эндодермой, которую здесь называют **обкладкой пучка**. Под ней обычно находится кольцо перидаточных клеток, соответствующее перидаточному слою (см 4.2.1). Этот клеточный слой, как и сама эндодерма, имеет железистый

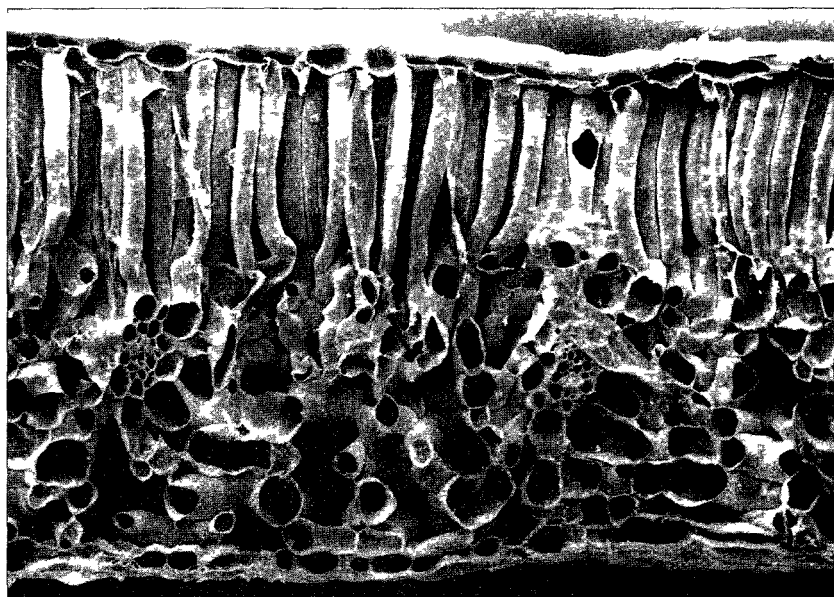


Рис. 4.64. Анатомия бифациального листа — поперечный срез листа морозника вонючего (*Helleborus foetidus*, 100×) (СЭМ-фотография Н. Д. Иhlenfeldt)

Под верхней эпидермой палисадная паренхима, ниже — рыхлая губчатая паренхима с двумя перерезанными поперек проводящими пучками, снизу лист покрыт нижней эпидермой. В таких листьях на эпидерму приходится около 12 % объема, на проводящие ткани — 5 % и на мезофилл (палисадную и губчатую паренхиму) — 68 %; около 16 % занимают межклетники.

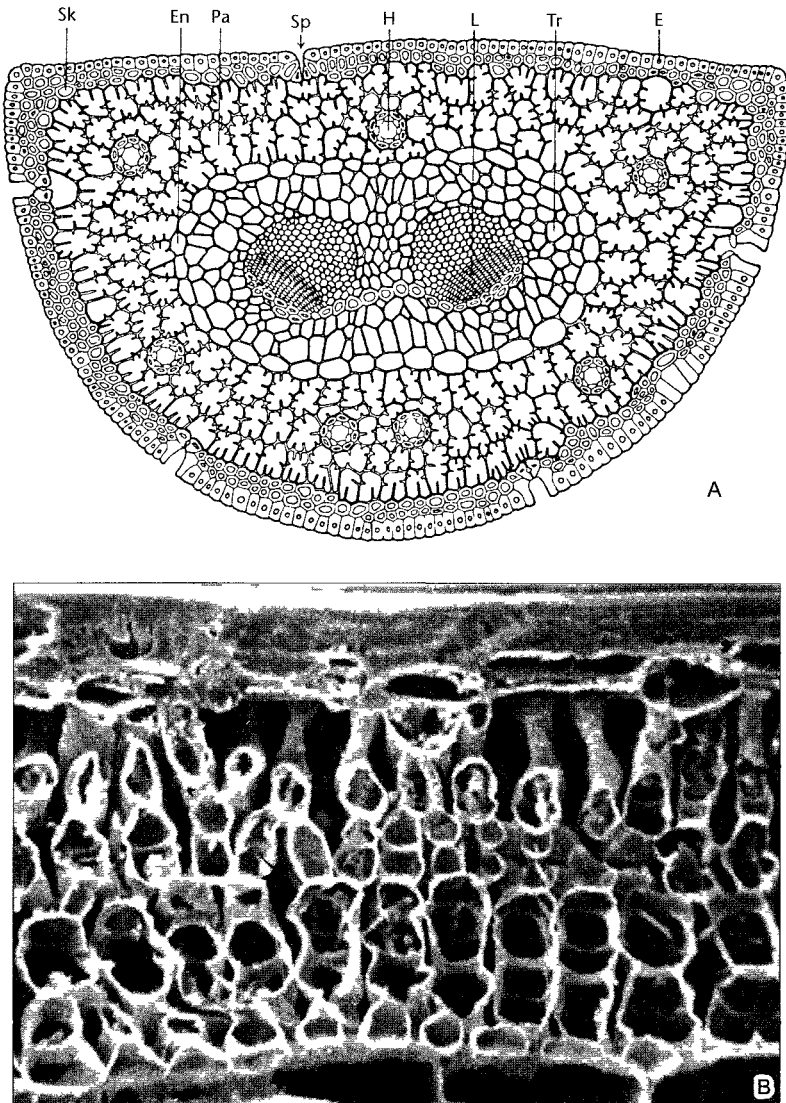


Рис. 4.65. Поперечный (А) и продольный (В) срезы эквиваляльного игольчатого листа сосны черной (*Pinus nigra*, 40×) (А — по R. von Wettstein, В — СЭМ-фотография, 285×)

На продольном срезе видны межклетники Sk — склеренхимная гиподерма, En — эндодерма, Pa — ассимиляционная паренхима, Sp — устьице, H — смоляной канал, L — проводящий пучок, ксилема сверху, Tr — трансфузионная ткань, E — эпидерма

характер и служит для контролируемого обмена веществ между пучком и мезофиллом. Часто пучки сопровождают и склеренхимные волокна.

Особая структура листа присуща так называемым C_4 -растениям, фотосинтез которых

приспособлен к особенно сильному солнечному освещению в сухих местообитаниях (см. 6.5.8). У этих растений окончательная фиксация CO_2 происходит в клетках обкладок пучков, которые, соответственно, особенно велики и богаты пластидами («венечный тип» листовых проводящих пучков, см. рис. 6.81). Пластиды

клеток обкладок пучков не образуют гран¹, но содержат много ассимиляционного крахмала. Напротив, хлоропласты ассимиляционной паренхимы с гранами, но без крахмала (диморфизм хлоропластов, см. рис. 6.82). Клетки обкладок пучков и мезофилла связаны многочисленными плазмодесмами. Весь комплекс тканей действует как насос для CO₂²: пластиды клеток обкладок получают достаточно CO₂ даже в том случае, если устьичные щели сужены для уменьшения транспирации и поэтому концентрация углекислого газа в межклетниках падает.

У многих растений расположение тканей в листовой пластинке более или менее сильно отклоняется от показанного на рис. 4.64 (см. рис. 4.62, В—I). Нередко внутри от нижней эпидермы также находится палисадная паренхима (см. рис. 4.71, А). В вертикально стоящих листьях злаков мезофилл гомогенный, он не подразделен на палисадную и губчатую паренхиму, а устьица расположены с одинаковой частотой на обеих сторонах листа. Листья водных растений (например, водяной чумы *Elodea*) часто бывают толщиной всего в два слоя клеток, а у растений крайне влажных местообитаний встречаются листья даже с одним слоем клеток (*Hymenophyllum*).

Внутреннее строение эквивалентного листа показано на рис. 4.65 на примере **игольчатого листа**. У листьев этого типа разделение на губчатую и столбчатую паренхиму выражено в общем нечетко, и часто вовсе отсутствует, как и в представленном случае. На поперечном срезе сосновой хвоинки видны клетки мезофилла полигональных очертаний. Поверхность клеток увеличивают гребневидные утолщения стенок³ (дланевидная паренхима). Отсутствие межклетников только кажущееся: дисковидные слои ассимиляционной

ткани в одну клетку толщиной, ориентированные перпендикулярно продольной оси хвоинки, отделены друг от друга межклетниками. Между ассимиляционной тканью и эпидермой, клетки которой после мощного утолщения стенок отмирают, находится мертвая, лигнифицированная механическая ткань (**гиподерма**). Устьица, замыкающие клетки которых нуждаются в соединении с живой тканью, погружены до уровня ассимиляционной ткани. В мезофилле хвоинки проходит несколько продольных смоляных ходов. Один или два неразветвленных проводящих пучка игольчатого листа окружены трансфузионной тканью и общей эндодермой. Транспорт веществ между проводящими элементами и мезофиллом осуществляет **трансфузионная ткань**, образованная паренхимными клетками — к флоэме примыкают типичные клетки Страсбургера с выраженным железистым характером, — а также мертвыми, короткими трахеидами.

4.3.2. Листовая серия

Как было показано выше (рис. 4.5; 4.6), развитие филломов у покрытосеменных меняется в онтогенезе одного и того же растения — то есть при одном и том же генотипе — в очень широких пределах, соответствующих ниже приведенной (максимальной) схеме.

Сравнение разных листьев (см. листовую серию на рис. 4.6б) показывает, что упрощенные их формы, такие как низовые листья, почечные чешуи, верховые листья и филломы цветка возникают в результате торможения развития верхней части листа и усиленного развития нижней части. Листовая серия — впечатляющее проявление способности органа к изменениям путем изменения пропорций.

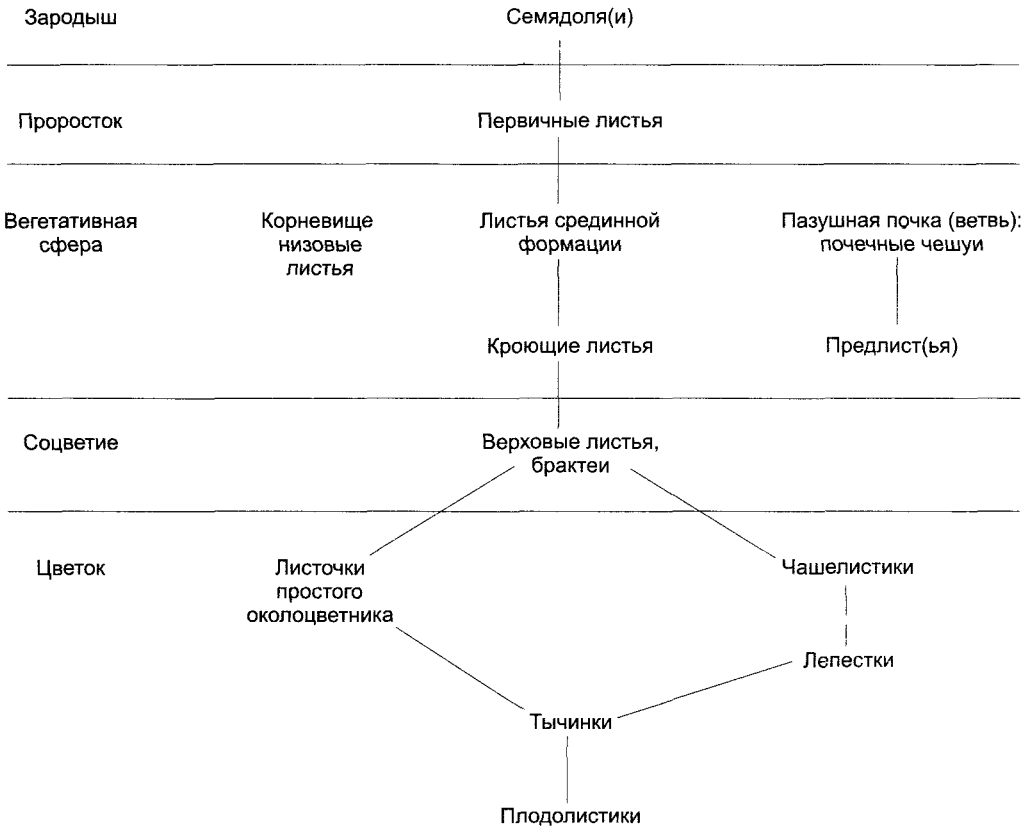
Если семядоли в семени служат «мясистыми» резервуарами запасных веществ, то во время прорастания они обычно остаются внутри растрескивающейся семенной кожу-

¹ Только у некоторых C₄-растений хлоропласты в клетках обкладок не имеют гран, у большинства растений грани многочисленные и крупные. — *Примеч. ред.*

² Это крайне упрощенное и искаженное описание функционирования хлоренхимы C₄-растений. — *Примеч. ред.*

³ На самом деле это не утолщения, а инвагинация стенок. — *Примеч. ред.*

¹ Предлистья — самые первые листья на боковом побеге, они никогда не следуют за почечными чешуями. — *Примеч. ред.*



ры и поэтому или оказываются на поверхности почвы или остаются в земле — **подземное прорастание** (дуб, конский каштан, горох, фасоль кроваво-красная и др.). Чаще встречается **надземное прорастание**, когда семядоли благодаря удлинению гипокотыля выносятся на свет и зеленеют (ель, бук, клен,

горчица, подсолнечник, фасоль обыкновенная и др.).

Насколько сильно может измениться листовая серия, показывает пример известного декоративного растения *Streptocarpus hybridus*. Оно образует только две семядоли, поначалу одинаковые. Позднее одна из них очень сит-

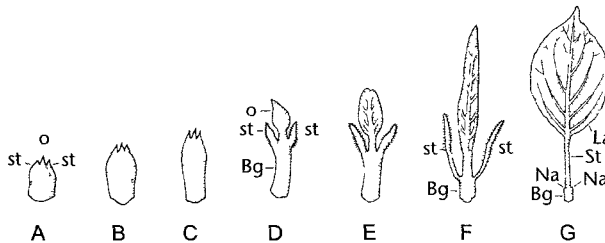


Рис. 4.66. Развитие верхней части листа (Oberblatt) при переходе от почечных чешуй (А—С) к типичному листу (G) у яблони *Malus bacata* (по W. Troll):

D—E — переходные листья, **F** — типичный лист накануне распускания (А—F — почти в натуральную величину; G — 0,2×); st — прилистники; Bg — основание листа; Na — рубцы оставшиеся после опадения прилистников; St — черешок листа; La — листовая пластинка, о — верхняя часть листа

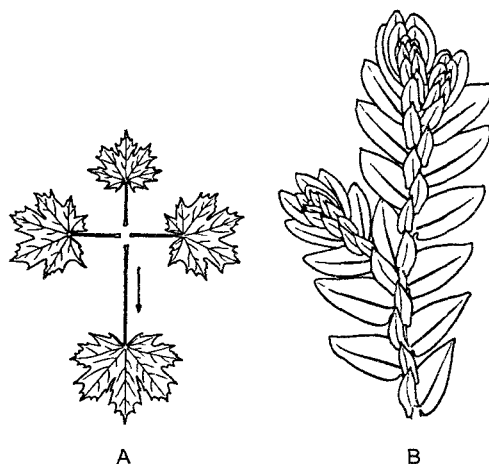


Рис. 4.67. Анизофиллия (по W Troll, В — по К Goebel)

А — индуцированная анизофиллия у клена остролистного, или платановидного (*Acer platanoides*) листья двух соседних мутовок косо растущей ветви, стрелка вектор силы тяжести ($0,25\times$), **В** — облигатная анизофиллия у селлагинеллы Дугласа (*Selaginella douglasii*) каждый узел несет один крупный вентральный и один маленький дорсальный лист ($5\times$) (Листья у всех селлагинелл не супротивные, а очередные — Примеч ред)

но увеличивается в единственный, долго живущий «лист», в пазухе которого затем развивается соцветие

И наоборот, листовая серия может дополнительно усложняться, когда, например, различаются молодые и старые типичные листья, как у плюща. Об **анизофиллии** говорят, если соседние листья, порой даже одного узла, оказываются разного размера/мощности вследствие дорсовентральности плагиотропного побега (рис 4.67) Под **гетерофиллией** следует понимать такое явление, когда в зависимости от внешних или внутренних условий развиваются совершенно иначе устроенные листья с разными функциями (рис. 4.68, особые соотношения у плавающего папоротника *Salvinia* см. рис 11.158) Общеизвестны различные формы листьев молодых ползучих и отстоящих от субстрата цветonoсных побегов плюща

Отдельные филломы листовой серии отличаются не только по форме и функциям, но и по **продолжительности жизни**. Особенно короткоживущими обычно являются семядоли и листочки околоцветника. Сильно редуцированные и чаще всего

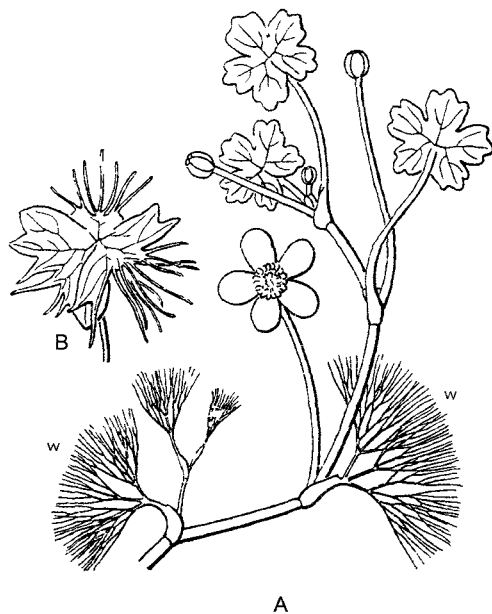


Рис. 4.68. Модификационная гетерофиллия у лютика водяного (*Ranunculus aquatilis*) (по W Troll)

А — цветущая, симподиально нарастающая ветвь с плавающими и тонко рассеченными подводными листьями (w), **В** — лист переходной формы

быстро опадающие верховые листья называют брактеями (от лат. bractea — листочек). Типичные листья живут дольше, но у летне-зеленых растений (лиственные деревья, а из хвойных лиственница) опадают в конце каждого вегетационного сезона. Перед листопадом прежде всего азотсодержащие соединения преобразуются и транспортируются из листьев. В ходе этих драматических изменений хлоропласты становятся геронтопластами¹, которые окрашиваются в желтый цвет сохраняющимися каротиноидами, обычно образующими сложные эфиры с жирными кислотами. Листья/хвоя вечнозеленых растений и кустарников функционируют по несколько лет (сосна — 2 года; пихта — 5—6 лет; араукария — до 15 лет). Листья опадают вследствие образования особой отделительной ткани (см. рис. 7.61).

4.3.3. Видоизменения листьев

4.3.3.1. Метаморфозы

Уже упоминалось, что листья, как и побеги, могут превратиться в **колючки** (см. 4.1.1) и **усики** (см. 4.2.6). Примеры таких метаморфозов показаны на рис. 4.69 и 4.7. Часто листья функционируют как **запасющие органы**, и наряду со стеблевыми суккулентами есть также и **листовые**. Крупные водоносные клетки располагаются либо субэпидермально, либо в глубине листа (например, у *Lithops*, — эти растения называют «живые камни» южно-африканских пустынь; см. 15.2.6).

У некоторых растений клетки самого мезофилла увеличиваются за счет необычно крупных вакуолей. В этом случае речь идет о морфологической корреляции с особым приспособлением фотосинтеза к солнечному, жаркому и сухому местообитанию. Такое приспособление известно под названием САМ-метаболизм (см. 6.5.9). Crassulaceae — «толстолистные» растения (лат. crassus — толстый), к ним относят среди прочих молодило (*Sempervivum*) и очиток (*Sedum*, рис. 4.70). САМ-растения имеются не

только в семействе Crassulaceae, но и в 27 других семействах, даже среди суккулентных папоротников. Они фиксируют CO_2 ночью при открытых устьицах в промежуточной форме. Синтезируемая в этих условиях яблочная кислота накапливается в крупных вакуолях клеток мезофилла. Днем устьица из-за опасности слишком больших потерь влаги закрываются, но теперь высвобождаемые из яблочной кислоты CO_2 может быть окончательно ассимилирован с помощью энергии света.

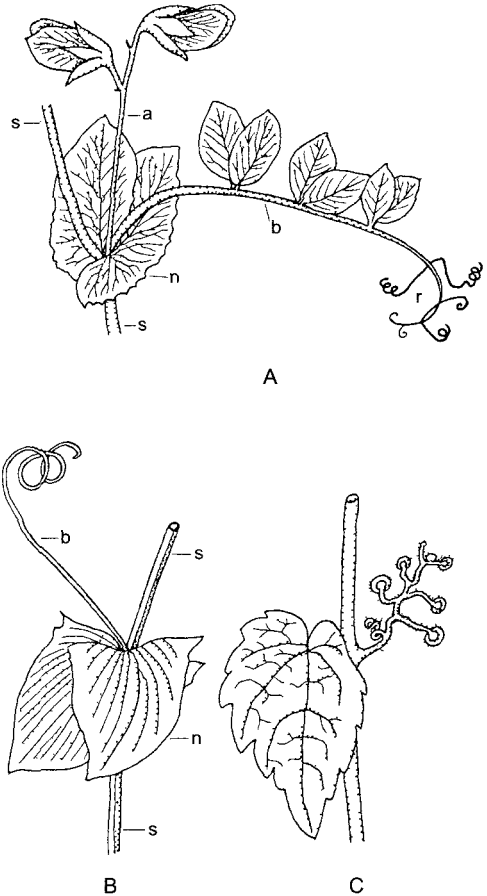


Рис. 4.69. Усики (А, В — по Н. Schenck; С — по F. Noll):

А — усики перистого листа гороха посевного (*Pisum sativum*); **В** — листовый усик чины *Lathyrus aphaca*, **С** — побеговый усик с дисками-прицепками девичьего винограда (*Parthenocissus tricuspidata*) (все 0,6 1); s — стебель; n — прилистники; r — листочки сложного листа, превращенные в усики; a — пазушный цветонос; b — рахис сложного листа

¹ В ботанике такие пластиды принято называть хромопластами. — Примеч. ред.

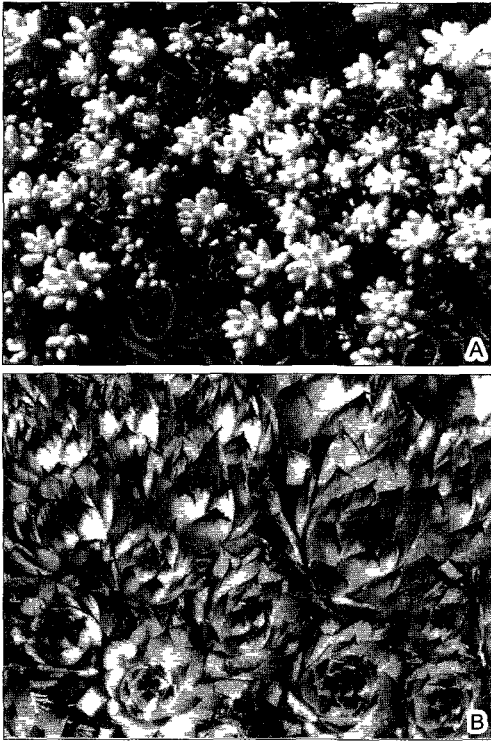


Рис. 4.70. Листовые суккуленты (0,75х):

А — очиток белый (*Sedum album*); **В** — молодило *Sempervivum schnittspahni*, розетка с очередными листьями

Метаморфоз листьев наблюдается прежде всего у растений, приспособившихся к необычным условиям обитания или к особому образу жизни. В таких случаях соответствующие изменения претерпевают чаще всего не только листья, но и все растение, — возникает **приспособительный синдром**. Три синдрома, касающиеся строения листа, кратко представлены в двух следующих разделах и в боксе 4.4 (**экологическая морфология**).

4.3.3.2. Ксероморфные листья

Для растений сухих (аридных) областей (степи, пустыни) или местообитаний (скалы, песчаные почвы; от греч. *xeros* — сухой) критическое значение приобретает обеспеченность водой. Водообеспечение невозможно стабили-

зировать путем усиленного поглощения воды, поэтому остается лишь ограничить водоотдачу, т.е. транспирацию, если вообще не отказываться от активной жизни в периоды засухи. Мы уже видели, что многие ксерофиты преобразуют свои листья в колючки или редуцируют их до маленьких чешуек, а фотосинтезируют уплощенными стеблями, которые не содержат транспирирующей ткани¹ и обладают сравнительно малой поверхностью относительно объема. Кутикулярная транспирация крайне ограничена; во многих случаях образуется система накопления воды (стеблевые суккуленты; см. рис. 4.35).

Многие ксерофиты, впрочем, сохраняют ассимилирующие листья. Эти листья «ксероморфны», т.е. устроены так, что их транспирация мала и/или может быть снижена при необходимости. Действительно, листья ксерофитов отчетливо отличаются от листьев мезофитов и гигрофитов, населяющих места с достаточным или обильным увлажнением. В то время как листья гигрофитов (впрочем, и «тенивые» листья, например у бука (см. рис. 7.73), тонкие и чаще всего голые, с непогруженными, а часто даже приподнятыми над поверхностью эпидермы устьицами, ксероморфные листья обычно кожистые, жесткие (**жестколистные растения** — лавр, мирт, оливковое дерево), с погруженными устьицами (рис. 4.71). Листья, скручивающиеся в засуху, вообще изолируют свои устьица от контакта с окружающей средой. Кроме того, потерю воды можно ограничить с помощью очень толстой кутикулы и мощного воскового налета, а часто дополнительно — и густого опушения, благодаря которому у самой поверхности листа создается слой неподвижного, более влажного воздуха. Жесткость листьев ксерофитов, исключаяющая их увядание, обусловлена развитием склеренхимных волокон или одиночных звездчатых склерид. Ксероморфные листья часто эквивициальные.

Эквивициальные игольчатые листья (см. рис. 4.65) также явно ксероморфны. Это приспособление к сильной абсорбции инфракрасной

¹ Это неверное утверждение, так как любая фотосинтезирующая ткань, будь она в листе или в стебле, транспирирует. — *Примеч. ред.*

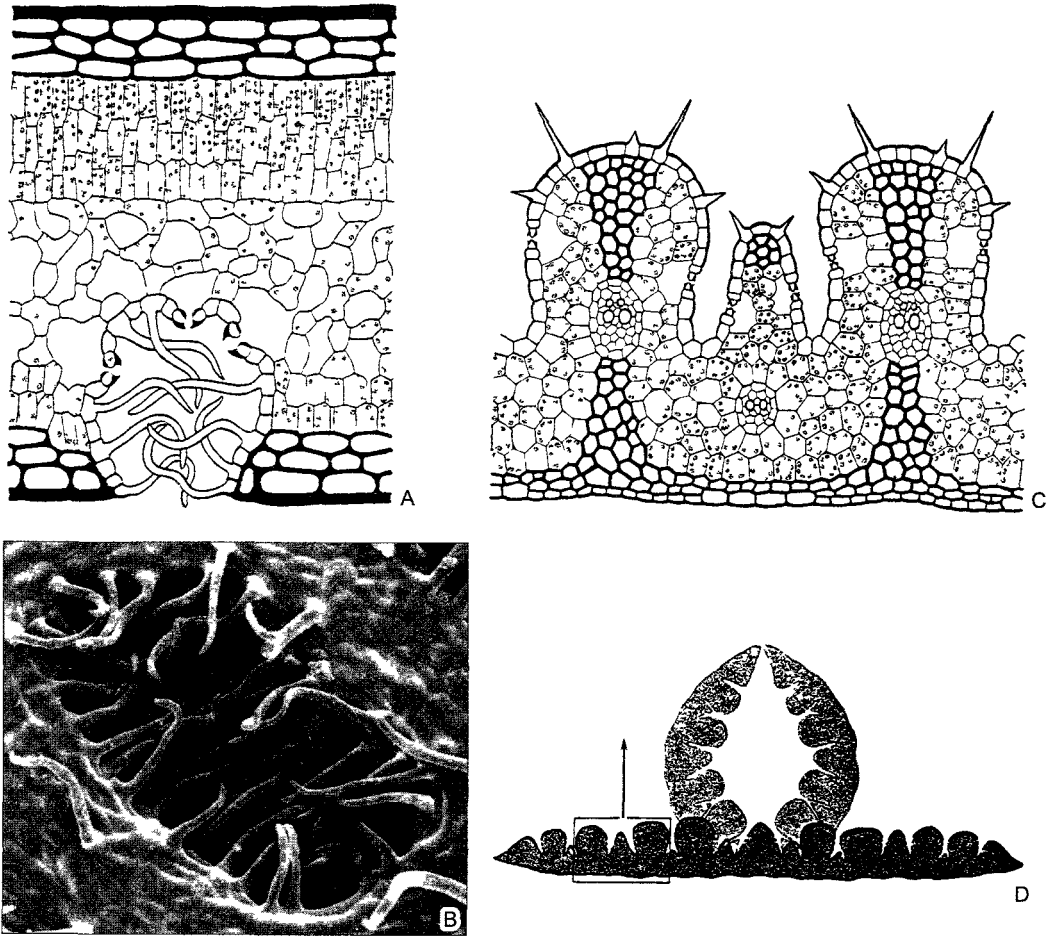


Рис. 4.71. Анатомия ксероморфных листьев (A, C, D — по O Stocker, B — СЭМ-фотография W Barthlott)

A — олеандр с многослойной эпидермой (черная) трехслойной палисадной паренхимой и глубоко погруженными устьицами, в углублениях (криптах) движению воздуха препятствуют волоски (80×), **B** — крипта вид снаружи (170×), **C D** — листья ковыля *Stipa capillata* эпистоматичны, т.е. устьица расположены только на верхней стороне. При засухе листья скручиваются на верхнюю сторону, укрывая тем самым устьица от наружного воздуха, при хорошем водоснабжении листовая пластинка разворачивается и становится плоской. Мезофилл не дифференцирован на палисадную и губчатую паренхиму, как и у других злаков (C — 80×, D — 10×)

части солнечного излучения и связанному с ней разогреву темной хвои на прямом солнечном свете. Из-за сравнительно низкой пропускной способности трахеид древесины хвойных в игольчатых листьях такое прогревание уже в обычных условиях может приводить к дефициту воды. При длительных морозах, когда поглощение воды из промерзшей почвы прекращается, водный баланс в прогретых на свету

хвоинках легко становится критическим — «морозная сухость»

Сокращением транспирации водный обмен удается стабилизировать, но острой остается проблема перегрева паренхимы листа/стебля (рис. 4.72, 4.73, 4.74) (Транспирация создает мощный охлаждающий эффект из-за сравнительно высо-

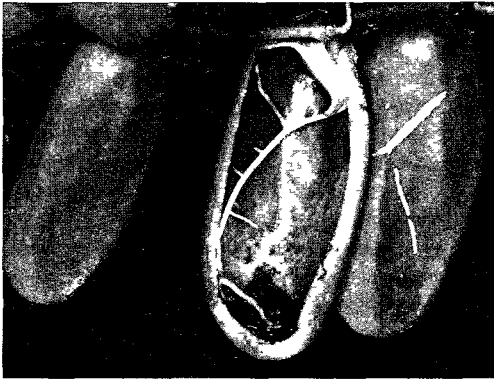


Рис. 4.72. Кувшинчатые листья *Dischidia major* (средний разрезан вдоль) с придаточным корнем, который вырастает в полость листа через отверстие кувшинчика (0,8×) (фотография W Barthlott)

ких энергетических затрат на испарение воды — около 41 кДж/моль.) У многих растений чрезмерному нагреванию листовых пластинок препятствует их поворот

ребром к направлению света. Известны не дающие тени австралийские эвкалипты, чьи серповидные листья отвесно свисают с ветвей. На стволы охлаждающе действуют выступающие ребра и корка с глубокими трещинами (см. рис. 4.54, А; 4.55, G—J).

4.3.3.3. Листья эпифитов

В противоположность лозящим растениям, всегда укореняющимся в почве, эпифиты с самого начала поселяются в кронах деревьев, чтобы занять место под солнцем. Деревья служат им только поддерживающим субстратом; их могут заменить скалы, крыши домов, даже телефонные провода. Таким образом, большинство эпифитов — не паразиты. Правда, при мощном развитии они могут «задушить» свою живую опору. Лишь немногие эпифиты, например омела, являются паразитами.

У растений, обитающих на бедных питательными веществами, особенно азотом, субстратах (например, на верховых болотах) встречается удивительная пищевая специализация: эти растения способны жить как фотавтотрофы, но дополнительно оснащены приспособлениями для ловли и удержания мелких животных, прежде всего насекомых. Эти **хищные**, или **насекомоядные**, растения используют добычу как дополнительный источник азота, переваривая ее внеклеточно (см. 9 1.2). Их листья преобразованы различным, часто весьма причудливым образом для ловли животных.

Сравнительно просто действуют **клеякие ловушки** росянок (*Drosera*). На их листьях расположены снабженные тяжем трахеид эмергенцы-«щупальца» (ср. рис. 3 31). Их железистые головки выделяют блестящие капельки клейкого секрета, который привлекает мелких животных. Насекомое прилипает к железке и, пытаясь освободиться, касается соседних железок и все крепче увязает. Раздражение «щупалец» вызывает их сгибание — насекомое оказывается прижатым к поверхности листа. Здесь его тело (за ис-

ключением хитина) химически разрушается выделяемыми специальными железками секретами и в растворенной форме всасывается.

Венерина мухоловка *Dionaea* (см. рис. 8 28, E, F) способна мгновенно закрыть **ловушку-капкан**, сложив пополам лист. Это движение осуществляется с помощью шарнирного сочленения на главной жилке и регулируется осмотическими процессами. Такое движение происходит, как только насекомое, садясь на открытый лист, касается одного из чувствительных волосков (см. 8.3.2.4). Сложенные пополам края листовой пластинки усажены зубцами наподобие капкана и могут удерживать даже таких сильных насекомых, как оса или шмель, которые перевариваются выделяющимися ферментами.

У *Nepenthes*, *Cephalotus*, *Sarracenia* и *Darlingtonia* **скользящими ловушками** служат урнообразные, имеющие форму кувшина или мешочка листья. Кувшинчики *Nepenthes* (рис. А) содержат водянистую кислую пищеварительную жидкость, выделяемую железками, расположенными на стенках. Привлеченные

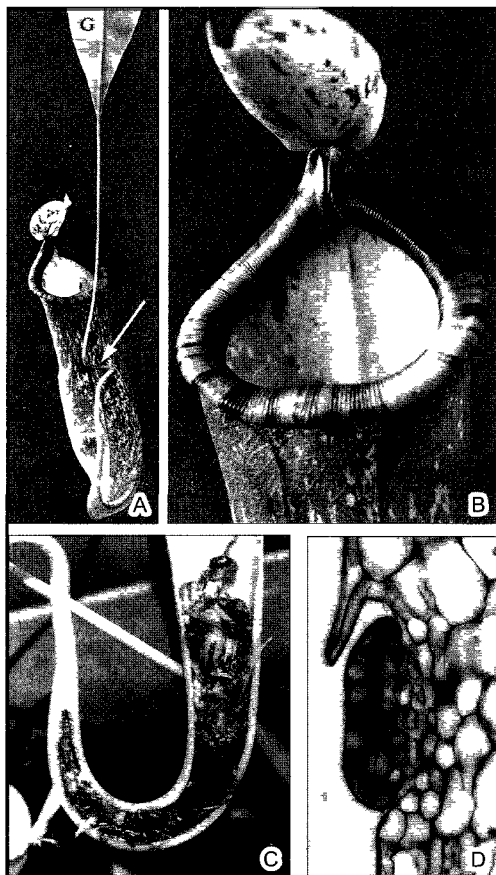


Рис. А. Ловчий кувшинчик у *Nepenthes* (С — фото W Barthlott)

Кувшинчик образован мешковидной листовой пластинкой. В кувшинчике высотой несколько сантиметров (А, 0,3х) скапливается несколько миллилитров пищеварительного секрета, выделяемого особыми щитовидными железами (D, 260х). Добыча, чаще всего насекомые, садится на ярко окрашенный край кувшинчика, скользкий из-за эпикутикулярных восковых пластинок (В, 1,2х), под завернутым краем внутри находятся нектарные железы. Насекомое, пытаясь добраться до нектара, случайно соскальзывает в ловушку. Крышка кувшинчика во время его развития закрыта и препятствует попаданию внутрь дождевой воды, позднее она остается постоянно открытой. Черешок листа может функционировать как усик (стрелка на А), подвешивая тяжелый кувшинчик на ветвях. Удлиненная и расширенная базальная часть листа (G — на А) берет на себя функции листовой пластинки.

животные соскальзывают по гладкому краю кувшина, «вымошенному» восковыми пластинками, тонут в его содержимом и перевариваются ферментами.

Живущие в стоячих водоемах погруженные растения видов *Utricularia* несут на своих рассеченных листьях маленькие зеленые

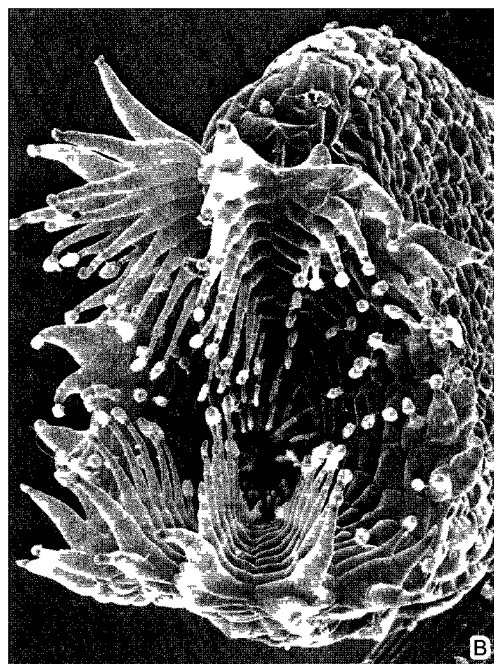
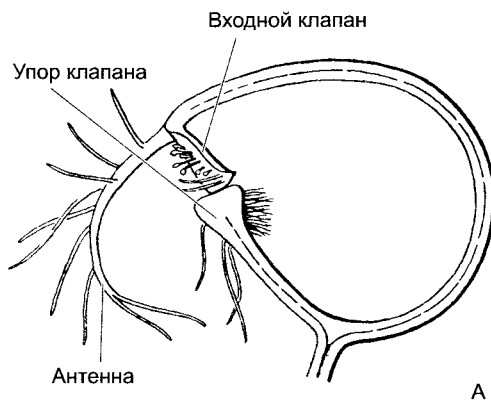


Рис. В. Ловчий пузырек пузырчатки (*Utricularia*) (В — СЭМ-фотография W Barthlott)

А — ловчий пузырек *U. vulgaris* в продольном разрезе (10х), В — сложный аппарат чувствительных антенн *U. sandersonii* (100х)

пузырьки (рис. В), наполненные водой: это **заглатывающие (засасывающие) ловушки**. «Рот» такой ловушки сначала водонепроницаемо закрыт клапаном. Если мелкое водяное животное натолкнется на один из волосков на внешней стороне клапана, действующих по типу рычага, то клапан откроется и с потоком воды засосет жертву (это

прежде всего мелкие рачки, личинки насекомых, коловратки и простейшие) в пузырьки величиной около 2 мм. Процесс заглатывания происходит путем ослабления напряжения в стенках пузырька, первоначально эластично вдавненных. Затем клапан возвращается в исходное положение и снова запирает ловушку.

Для более крупных листостебельных эпифитов обеспечение водой и минеральными солями представляет существенную проблему. Благоприятные условия для жизни эти растения находят только в регионах с обильными дождями и постоянно высокой влажностью воздуха, главным образом в дождевых тропических лесах. При этом эпифиты демонстрируют тем более выраженное ксероморфное строение, чем выше сухость воздуха.

В свободно свисающих, нередко зеленых воздушных корнях обычно развивается особая поглощающая воду ткань — **веламен** (рис. 4.73, А, В). У других эпифитов воздушные корни, растущие вверх, формируют густое ветвистое сплетение, в котором скапливаются влага и гумус. Папоротник костенец гнездовидный

(*Asplenium nidus*) образует густые розетки крупных вай, в их воронковидных пространствах постепенно накапливается гумус. У папорот-

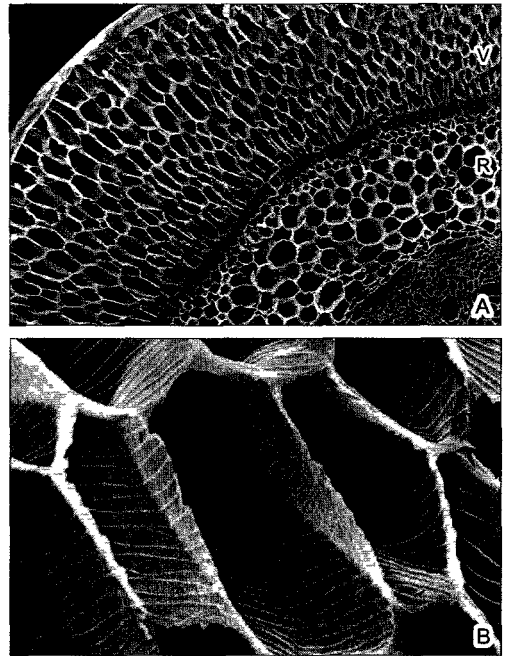
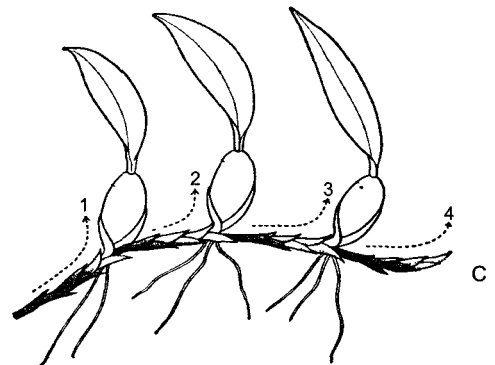


Рис. 4.73. Приспособления эпифитных орхидей тропических дождевых лесов (А, В — СЭМ-фотография S. Porembski и W Barthlott; С — по W. Troll):

А — поперечный срез воздушного корня *Den-drobium nobile*, между веламеном (лат. — покров) из заполняющихся водой при дожде мертвых клеток и корой находится однослойная экзодерма с пропускными клетками; паренхима коры отделена от стелы (на фото справа внизу) однослойной эндодермой (60х); **В** — клетки веламена со спиральными утолщениями стенок (460х) (Аналоги гиалиновых клеток в листьях торфяного мха, сфагнума, ср. рис. 11.120, G.) **С** — *Coelogyne* sp., симподиальная система четырех генераций побегов, завершающихся клубнями (1—4, 0,2х). (Правильнее называть эти структуры туберидиями. — Примеч ред.) **V** — веламен; **R** — кора



ника олени рога (*Platyserium*) через определенные промежутки времени образуются особые щитовидные листья, прилегающие к субстрату, за ними могут скапливаться вода и гумус — пример гетерофиллии (см. рис. 11.162). Еще дальше зашло преобразование части листьев у *Dischidia* из семейства Asclepiadaceae: за счет очень сильного плоскостного роста пластинок при одновременном торможении ее краевого роста отдельные листья становятся мешковидными с узким отверстием (см. рис. 4.72). В них живут колонии муравьев, натаскивающие туда почву, а влага накапливается благодаря конденсации водяного пара. В полость

каждого такого листа вырастает придаточный корень, развивающийся на том же узле. Таким образом, растение «высаживает» само себя в созданные им же «цветочные горшочки».

В других случаях образуются стеблевые клубни, запасающие воду во время дождей (см. рис. 4.73, С). Широко распространены и другие специфические приспособления для эффективного улавливания осадков. У бромелиевых корни представляют собой короткие жесткие органы прикрепления; у некоторых видов, как у часто свисающих с телефонных проводов представителей рода *Tillandsia*, корни могут совсем отсутствовать. Воду эти эпифиты получают исключительно через поглощающие волоски на листьях (рис. 4.74). Часто у этих растений плотно прилегающие друг к другу базальные части розеточных листьев образуют цистерны, где собирается дождевая вода.

В общем, созданные эпифитами мини-водоемы дают пристанище микроорганизмам, водным улиткам, насекомым и даже некоторым лягушкам. На Ямайке в цистернах бромелиевых живет даже пресноводный краб *Metopaulias depressus*.

4.4. Корни

Корневая система обычно выполняет две функции: **заякоривание** растения в почве и **поглощение** из нее воды и минеральных питательных веществ.

Второй задаче часто соответствует чрезвычайное увеличение всасывающей поверхности корня. Многие клетки самого наружного, не имеющего кутикулы слоя (**ризодермы** = эпидермы корня¹) вырастают в длинные (от нескольких миллиметров до нескольких сантиметров) **корневые волоски** (рис. 4.75). Корневые волоски, как и весь корень в целом, растут верхушкой и поэтому способны внедряться между частицами почвы. Они живут недолго (3—9 дней), зона корневых волосков растущего корня достигает всего 1—2 см в длину. Подсчитано, что, несмотря на это, взрослое растение ржи имеет свыше 10 млрд корневых волосков, общая длина которых достигает 10 000 км, а общая поверхность — 400 м². Это при-

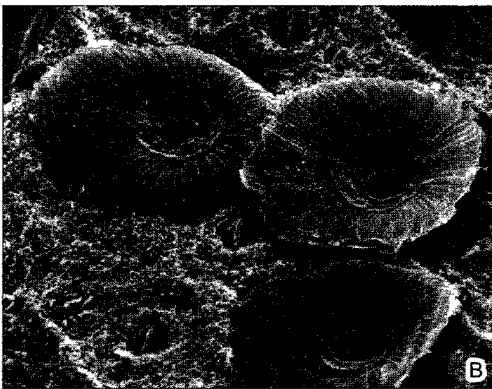
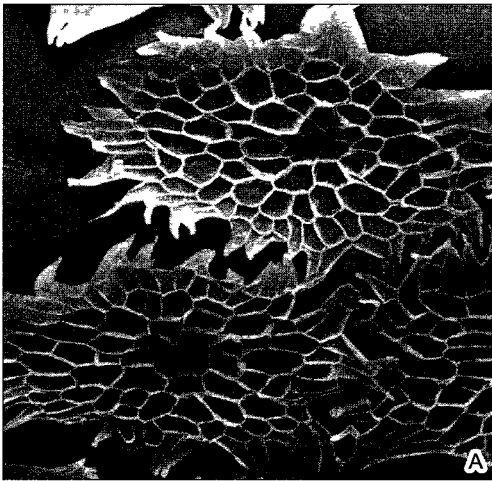


Рис. 4.74. Щитовидные всасывающие волоски (чешуйки) эпифитных бромелиевых (Bromeliaceae, 170×) (СЭМ-фотография W. Barthlott):

А — *Tillandsia rauhii*; **В** — *Acanthostachys*. Мертвые клетки щитков волосков при дожде заполняются водой, которая по живым клеткам ножки волоска передается в лист

¹ Ризодерма не гомологична эпидерме. — *Примеч. ред.*

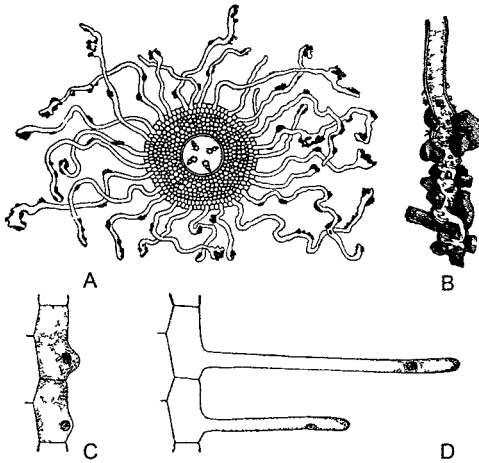


Рис. 4.75. Корневые волоски (A — по Frank B — по F Noll, C, D — по Rothert)

A — поперечный срез через зону всасывания корня с тетрадным центральным цилиндром корневые волоски с частицами почвы (10×) **B** — окончание корневого волоска при большем увеличении (50×), **C, D** — ризодерма на продольном срезе, начальные и последующие стадии образования корневого волоска (обратите внимание на положение клеточного ядра) (50×)

мерно в 50 раз больше, чем вдвое более тяжелая надземная часть растения, включая листья

Наряду с закориванием и поглощением воды и минеральных веществ корни часто выполняют и другие функции. В них, к примеру, синтезируются такие важные вещества, как растительные гормоны (цитокинины, гиббереллины, см. 762, 763). Обычно они функционируют и как запасующие органы (см. бокс 4.5)

4.4.1. Корневые системы

Корневые системы растений, как и все осевые системы, устроены весьма по-разному в зависимости от предпочитаемого местообитания. У молодых или быстро распространяющихся с помощью ползучих побегов растений корневая система часто больше, чем побеговая (рис. 4.76). И напротив, особенно слабо развита корневая система у многих кактусов, растущих в сухих, жарких биотопах, где почва почти всегда (по крайней мере в течение дня)

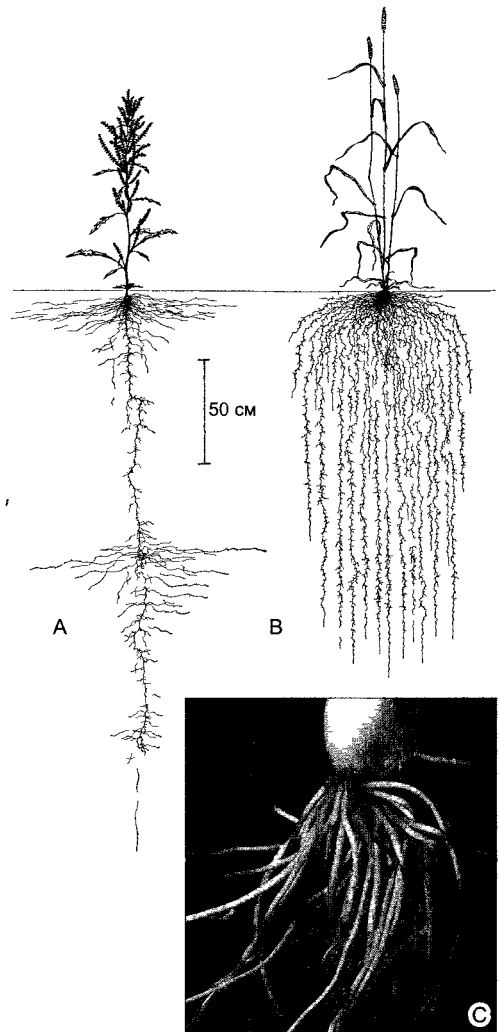


Рис. 4.76. Аллоризия и гоморизия (A, B — по L Kutschera)

A — *Rumex crispus* настоящее двудольное растение образует гетерогенную (аллоризную) корневую систему: первичный корень которой внедряется в почву более чем на 3 м **B** — вторичная гоморизная корневая система пшеницы с характерным для большинства злаков мочковатым типом корневой системы, **C** — ярко выраженная гоморизия имеется у луковичных растений (например у молодого лука *Allium fistulosum*) многочисленные, довольно мясистые корни все одинаковой толщины и почти не ветвятся (0,7×)

совершенно сухая. В зависимости от вертикального распространения корней в почвенном профиле можно выделить две группы растений — с **глубокой корневой системой** и с **поверхностной**. Самые глубокие корневые системы у растений из мест, где поверхностный слой почвы сухой, но в глубине проходят водоносные жилы грунтовых вод (например, *Welwitschia*; см. рис. 11.211, А; стержневые корни тамарисков достигают предположительно глубины 30 м, а у дерева *Prosopis juliflora* из североамериканских пустынь даже более 50 м). У деревьев размер корневой системы в целом определяется размером кроны: самая наружная зона корневой системы слегка выходит за пределы площади проекции кроны.

По особенностям развития и дефинитивного строения можно выделить два типа корневой системы: гетерогенную (аллоризия) и гомогенную (гоморизия).

Гетерогенные корневые системы. У многих растений зародышевой корешок вырастает в главный, или первичный, корень, образуя вертикально внедряющийся в почву **стержневой корень**. От него отходят вторичные, боковые корни первого порядка, растущие в почве косо или горизонтально, которые в свою очередь ветвятся (боковые корни второго, третьего и последующих порядков). Боковые корни высоких порядков растут независимо от вектора силы тяжести и поэтому могут пронизывать почву во всех направлениях. Такую иерархически построенную корневую систему называют аллоризной, или гетерогенной (от греч. *allos* — различный, *rhiza* — корень; см. рис. 4.76, А).

Большинство деревьев аллоризны, некоторые сохраняют исходную стержневую корневую систему и позже: пихта, сосна, дуб. У других древесных пород (например, у лиственницы, березы, липы) в дополнение к исходному главному корню образуются все новые мощные корни, идущие в почве косо, так что под основанием ствола возникает полусферическая система корней, примерно одинаковых по мощности, которую называют **кистевидной**. Деревья с поверхностной корневой системой (к ним относят ель и рябину) обладают системой мощных, растущих горизонтально почти под поверхностью почвы вторичных корней,

от которых вертикально вниз отходят существенно более слабые и короткие корни.

У некоторых видов деревьев, например у ели и вяза полевого, в загущенных популяциях корни срастаются с корнями других растений. Над толстыми, словно канаты, тяжами корней, тянущимися иногда на многие метры, несколько деревьев могут создать действительно «крепко спаянный» коллектив.

Гомогенные корневые системы. Гоморизные системы состоят полностью или преимущественно из корней одного порядка ветвления, сходного строения, не ветвящихся или слабо ветвящихся (греч. *homos* — одинаковый, похожий; см. рис. 4.76, В, С). Гомогенной корневой системой обладают все папоротникообразные. Как споровые растения они не образуют семян, так что у них нет зародышевого корешка; их осевая система вообще не имеет корневого полюса и закладывается униполярно, поэтому у *Pteridophyta* все корни придаточные (**первичная гоморизия**). Кроме того, расположение их корней четко коррелирует с положением листьев: под основанием каждого листа возникают один или несколько корней, у крупных древесных папоротников их бывает более 100.

Первичная гоморизия типична для папоротникообразных. У семенных растений с их биполярными зародышами имеется не первичная, а **вторичная гоморизия**. У однодольных она возникает вследствие того, что от нижнего узла побега отрастают многочисленные корни одного порядка ветвления. Они функционально дополняют слабо развитую систему первичного корня, которая, как и базальная часть побега, не претерпевает первичного утолщения (см. рис. 11.220). Эти корни часто выполняют дополнительно опорную функцию (например, у кукурузы; см. также бокс 4.5, рис. В). Они возникают, таким образом, в ходе регенерационного процесса и представляют пример **придаточных корней** (см. рис. 7.21; 7.24). И у настоящих двудольных часто бывают придаточные корни, например на усах и у всех корневищных растений. Крайне своеобразный случай представляют мангровые растения (*Rhizophora*; бокс 4.5, рис. В), а также тропический фикус *Ficus bengalensis*, чья рас-

кидистая крона покрывает площадь до 2 га (диаметр 170 м), опираясь на сотни придаточных колонновидных воздушных корней.

Строгая приуроченность корней к листьям, характерная для папоротникообразных, у семенных растений встречается редко. Тем не менее и у них придаточные корни часто развиваются на узлах побега. Однако из этого правила есть много исключений¹ (ср. бокс 4.5, рис. А).

4.4.2. Анатомия корня

4.4.2.1. Первичное строение

Схема поперечного среза корня на рис. 4.77 показывает радиальную симметрию на стадии первичного строения. К **ризодерме** изнутри примыкает более жесткий и долговечный, часто слабо опробковевший слой клеток — **гиподерма**; в оболочках ее клеток часто образуются пояски Каспари, благодаря чему она становится **экзодермой**. Этот слой окружает мощно развитую паренхиму первичной коры, которая внутри ограничена **эндодермой** (см. 3.2.2.3). Последняя представляет собой морфологическую и физиологическую границу **центрального цилиндра**, в котором объединены механические и проводящие элементы. Центральное положение этой прочной ткани в менее прочной оболочке обеспечивает гибкость при высокой прочности на растяжение (**кабельное строение**, см. 3.2.3) и соответствует выполняемой корнем функции закоривания растения в субстрате.

Самый наружный слой центрального цилиндра, **перицикл**, состоит из тонкостенных, богатых цитоплазмой клеток, которые длительное время сохраняют способность к делению. Поэтому этот клеточный слой, в котором, как и в ризо-, экзо- и эндодерме, мало межклетников, называют также **перикамбием**² (см. 4.4.2.2). Середина центрального цилиндра, устроен-

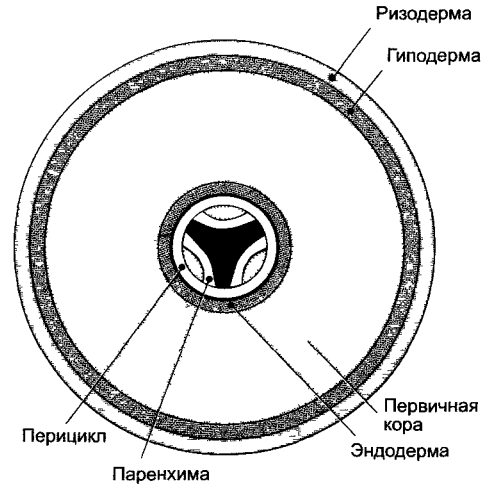


Рис. 4.77. Расположение тканей на поперечном срезе корня.

Центральный цилиндр окружен перициклом, ксилема показана черным, флоэма — крапом, между ними полосы паренхимы. Здесь ксилема трехлучевая, соответственно центральный цилиндр триархный. (Более правильно считать гиподерму экзодермой. — *Примеч. ред.*)

ная как актиностела¹, обычно занята ксилемой, которая в виде двух или большего числа радиальных гребней доходит до перицикла. По числу таких **ксилемных полюсов** различают 2-, 3- ... полиархные центральные цилиндры². У папоротникообразных, магнолиид и настоящих двудольных преобладают 2—4-архные центральные цилиндры (рис. 4.78, А; 4.79, А), в то время как однодольные часто обладают полиархным центральным цилиндром (рис. 4.78, В). В промежутках между гребнями ксилемы располагаются тяжи флоэмы. Ксилема и флоэма отделены друг от друга слоями паренхимы, которая по бокам от гребней ксилемы доходит до перицикла.

При развитии центрального цилиндра его ткани в противоположность тканям стебля диф-

¹ Число таких примеров ничтожно мало по сравнению с числом видов, образующих узловые придаточные корни. — *Примеч. ред.*

² Этот термин широко применяли до середины XX в., а затем он вышел из употребления. — *Примеч. ред.*

¹ На самом деле сравнивать следует с радиальным проводящим пучком, но не с актиностелой. — *Примеч. ред.*

² Понятие архности правильно относить к ксилеме радиального пучка, а не к центральному цилиндру. — *Примеч. ред.*

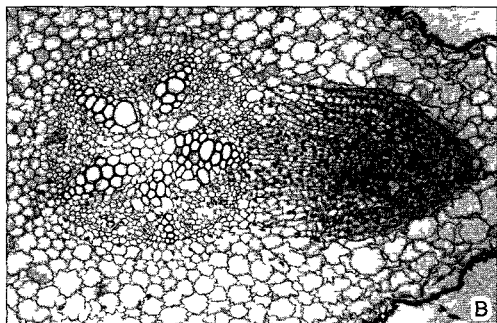
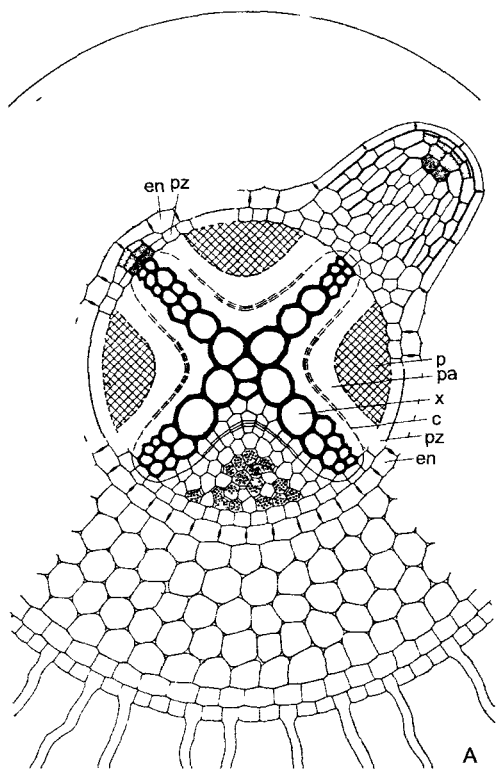
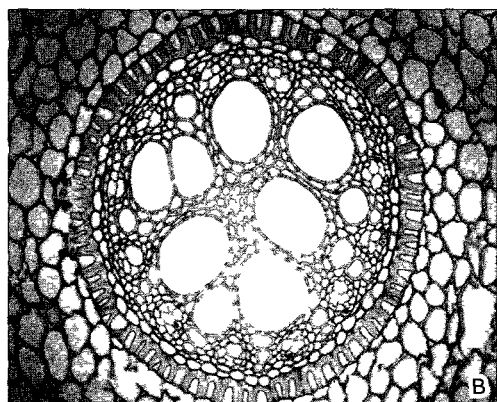
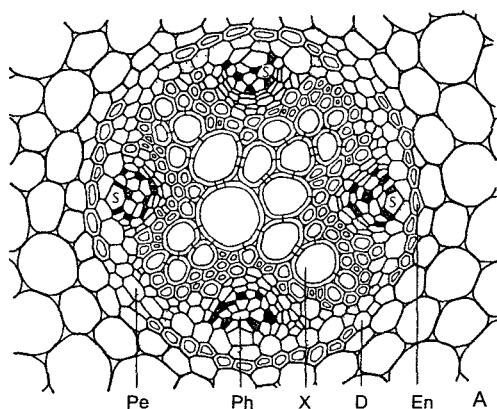


Рис. 4.78. Центральный цилиндр (А — по D von Denffer, В — СМ-фотография Н Falk)

А — поперечный срез тетраρχного проводящего пучка корня лютика едкого (*Ranunculus acer*) (160×), **В** — поперечный срез додекаρχного центрального цилиндра корня *Iris germanica*, на котором легко различимы те же ткани, что показаны на фрагменте А, за исключением участков тонкостенной флоэмы, расположенных непосредственно под перициклом между 12 ксилемными полюсами. Стрелка — пропускная клетка, эндодерма (как на А) в третичном состоянии (120×), Еп — эндодерма с пропускными клетками D, X — ксилема с сосудами, Ph — флоэма с ситовидными трубками S и показанными темными клетками-спутницами Pe — перицикл

ференцируются снаружи внутрь¹, поэтому протопфлоэма и протоксилема располагаются непосредственно под перициклом, а самые крупные сосуды метаксилемы — в центре. Иногда

¹ Флоэма в стебле также дифференцируется снаружи внутрь — *Примеч ред*

метаксилема в самом центре корня не развивается. В таких случаях и в корнях настоящих двудольных в центре центрального цилиндра находится паренхимная сердцевина, у однодольных сердцевина обычная. В особенно мощных корнях высоких однодольных растений центральный цилиндр содержит и склеренхиму.

В гипокотиле, пограничной зоне между корнем и стеблем, актиностела корня акропетально переходит в эвстелу или атактостелу стебля (бOX 4.3). Строение этой переходной зоны различно у разных покрытосеменных

Рис. 4.79. Эндогенное возникновение боковых корней (А — по О Stocker):

А — поперечный срез корня настоящего двудольного; над ксилемным полюсом центрального цилиндра из делящихся клеток перикамбия (слева сверху) образуется конус нарастания будущего бокового корня, который позднее (вверху справа) прорастает наружу сквозь ткань коры (120×); **В** — поперечный срез корня *Vicia faba* с пентархным центральным цилиндром и растущим боковым корнем; меристематические клетки выглядят более темными, чем сильно вакуолизированные клетки постоянных тканей (75×); ep — эндодерма; pz — перикамбий, с — камбий в паренхиме (pa), х — ксилема; р — флоэма

◀

Обычно от корня вверх центральный цилиндр разделяется на отдельные сектора проводящих тканей в каждом с одним ксилемным полюсом и двумя половинками соседних тяжей флоэмы, примыкающими к ксилеме с боков. Эти сектора выше смещены на периферию осевого органа, здесь между ними расположена паренхима — сердцевинные лучи, а в центре — сердцевина. Ксилема каждого выделившегося таким образом проводящего пучка разворачивается так, что участки протоксилемы, лежавшие в центральном цилиндре корня на периферии, теперь оказываются обращенными внутрь, к сердцевине, а метаксилема, соответственно, — наружу.

Поскольку корень не несет листьев, у него нет характерной для побегов метамерии — продольного расчленения на узлы и междоузлия. За покрытым **корневым чехликом (калиптрой)** (см. 3.1.1.2) и, таким образом, субапикальным конусом нарастания следует (за область покоящегося центра) зона клеточных делений¹ и далее — зона растяжения длиной 3—10 мм. Максимальная частота клеточных делений в образующейся первичной коре (**перилеме**) приходится на область рядом с конусом нарастания, в возникающем центральном цилиндре (**плероме**), отступя от него, а в молодой ризодерме (**дерматоген**, или **эпилема**) — в наиболее удаленной от инициалей области. Много клеточных

¹ Следует уточнить: покоящийся центр и зона клеточных делений составляют конус нарастания корня, а не располагаются позади него. — *Примеч ред.*

делений происходит также в зоне растяжения. К ней примыкает **зона корневых волосков** и, наконец, область образования боковых корней — **зона ветвления**. Образованием зоны корневых волосков завершается первичный рост корня. Продольный рост корня здесь заканчивается (рис. 4.80), в противном случае, протискиваясь между частицами почвы, он обрывал бы отходящие вбок корневые волоски. Таким образом, корни растут только на самом конце (см. рис. 7.3).

Зона растяжения корня значительно короче, чем у развивающегося в воздухе стебля, где она часто достигает нескольких сантиметров. Это связано со значительно большим сопротивлением, которое приходится преодолевать растущим в земле верхушкам корней: соответственно и у воздушных корней зона растяжения почти в десять раз длиннее, чем у обычных корней.

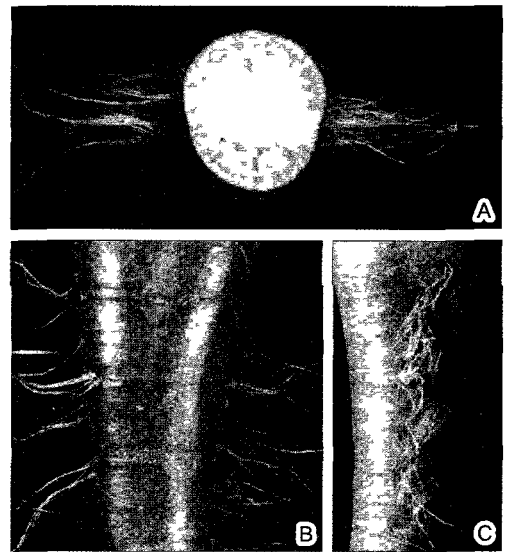


Рис. 4.80. Ризостихи у редьки: **А** — поперечный срез (1,2×), **В, С** — внешний вид, 0,8×).

Каждая из двух ортостих корня (они указывают на диархный центральный цилиндр) в действительности двойная, так как у крестоцветных, или капустных (к которым относится редька) снаружи от каждого ксилемного полюса центрального цилиндра образуются две тесно сближенные ортостихи. Диаметр главного корня, образующего корнеплод, в 100 раз больше диаметра боковых корней.

Бокс 4.5. Метаморфозы корня

Известны многочисленные приспособления корней к выполнению особых функций. Уже функция закоренения растения в особых условиях может потребовать видоизменения корней. Известные примеры — придаточные **цепляющиеся корни** лазящих растений (рис. А) и эпифитов. **Ходульные корни** мангровых растений способствуют закреплению их в подвижном грунте приливной зоны тропических морских побережий (рис. В). В принципе сходную роль играют — правда в совсем других условиях существования — и адвентивные корни высоких злаков. **Доско-видные корни** образуются при усиленном вторичном утолщении верхней стороны корней, растущих горизонтально непосредственно под поверхностью почвы. У некоторых высоких тропических деревьев они образуют вокруг ствола метровой высоты контрфорсы (ив. табл. 15.1, Е, т. 4).

Своеобразна функция **втягивающих корней**, заглубляющих подземные побеги — корневища, клубни или луковицы (рис. С). Сокрытие этих корней основано на том, что стенки продольно вытянутых клеток первичной коры имеют продольно ориентированные фибриллы целлюлозы, так что на повышение тургора они отвечают укорочением (при одновременном утолщении).

Немало растений образуют особые **запасающие корни** (рис. D); у многих корнеплодов запасающие ткани также хотя бы частично принадлежат корню (рис. E). Аномальное вторичное утолщение¹ приводит к возникновению толстых, но слабо разветвленных участков корня; в некоторых случаях даже образуются шаровидные корневые клубни, не имеющие боковых корней. В качестве запасных веществ встречаются преимущественно ди-, олиго- и полисахариды (сахароза, крахмал, инулин)².

Корневые колючки — короткие, полностью одревесневшие, остроконечные боковые корни на придаточных воздушных корнях. У некоторых пальм они защищают основание ствола.

Воздушные корни, как уже говорилось, часто выполняют функцию поддержки побеговой системы над субстратом. Воздушными корнями поглощают воду эпифиты, которые не могут добраться до почвенной влаги (хотя в некоторых случаях делают это с помощью листьев). Такие корни имеют особую наружную ткань (**веламен**, ср. рис. 4.73, А, В). Он развивается из протодермы путем периклинальных клеточных делений. Веламен состоит из многочисленных, рано отмирающих крупных клеток со спиральными утолщениями стенок и отверстиями в стенках. Подобно водяным клеткам в листьях торфяного мха сфагнума эти пустые клетки заполняются дождевой водой, которую веламен впитывает и удерживает, словно губка.

В постоянно переувлажненных почвах мощные корневые системы испытывают дефицит кислорода из-за малой его растворимости в воде. Поэтому многие деревья и кустарники тропических заболоченных лесов и мангры образуют растущие вверх (отрица-

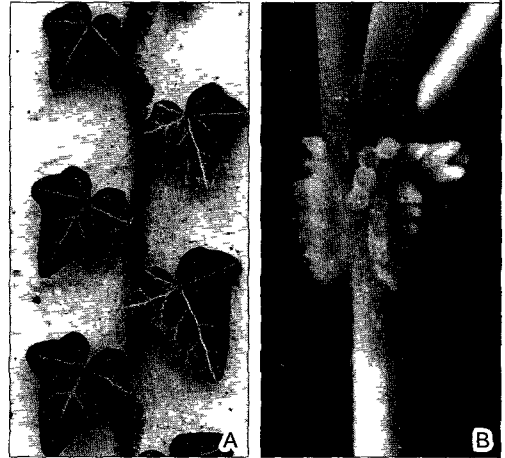


Рис. А. Придаточные цепляющиеся корни:

А — у плюща цепляющиеся корни служат не для поглощения воды и минеральных веществ, а исключительно для закрепления на субстрате (здесь — на бетоне; 0,7×). Двухрядное расположение листьев типично для ювенильных форм; В — у кампсиса укореняющегося (*Campsis radicans*) цепляющиеся корни образуются только в узлах (2,6×)

¹ Подавляющее большинство запасающих корней обладают либо вторичным утолщением нормального типа (двудольные), либо первичным утолщением (одnodольные). — *Примеч. ред.*

² Корни некоторых растений запасают воду. — *Примеч. ред.*

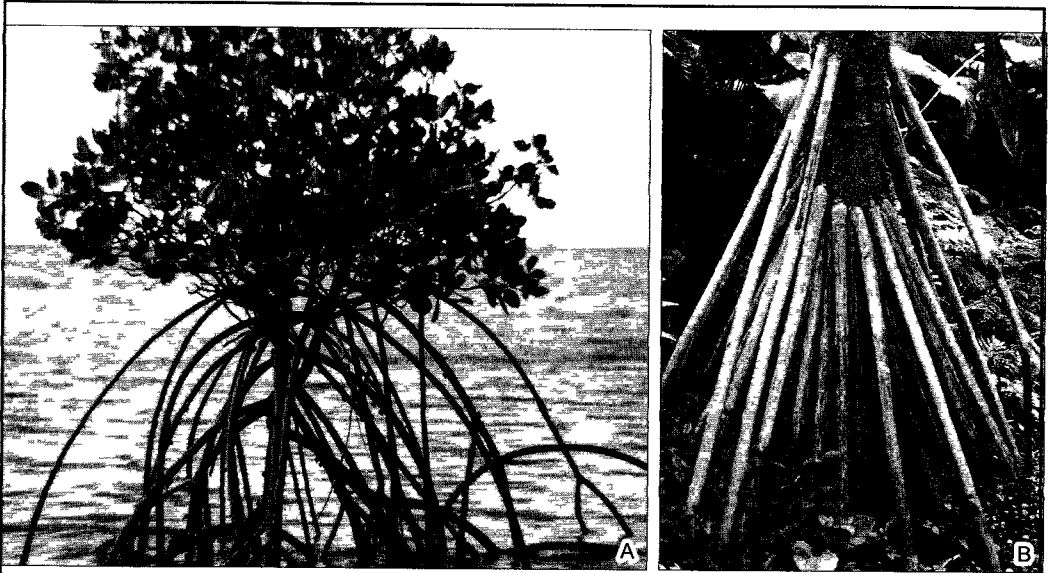


Рис. В. Ходульные корни (фото А — D Lupnitz, В — W Barthlott)

А — *Rhizophora mucronata*, одно из настоящих двудольных растений мангровых зарослей на заливаемом морском пляже (острова Тонга, Юго-Западная Полинезия), В — относящийся к однодольным западноафриканский панданус, или винтовая пальма (*Pandanus candelabrum*)

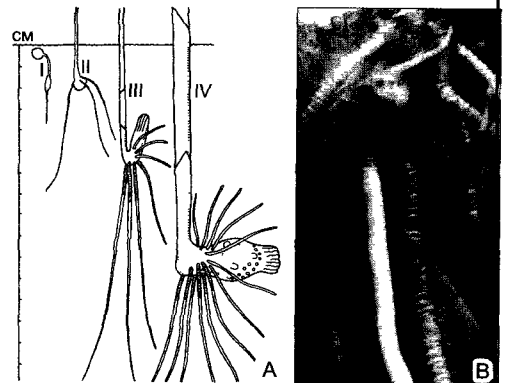
тельно геотропные) **дыхательные корни** — **пневматофоры**, которые поднимаются над поверхностью почвы (воды) так, что система межклетников в тканях коры контактирует с воздухом. Особая форма — **коленчатые корни**, которые сначала растут вверх, но достигнув поверхности почвы, изгибаются и снова уходят вниз, под землю. Благодаря одностороннему утолщению (как у досковид-

ных корней) на таких изгибах часто образуются торчащие в воздух вздутия — **корневые шишки**.

Уже было упомянуто, что корни эпифитных орхидей берут на себя даже функции листьев (см. рис. 4.4). К сильным морфологическим изменениям корней приводят паразитический и симбиотический образ жизни (см. 9.2.9.3).

Рис. С. Втягивающие корни у аронника пятнистого (*Arum maculatum*) (А — по Rimbach)

А — заглупление клубня за счет сокращения корня I — прорастание, II — начало, III — конец второго года, IV — взрослое растение, клубень на глубине 10 см от поверхности почвы (0,4х), В — клубень и втягивающие корни, наружные ткани которых не участвуют в сокращении корня и пассивно собираются в поперечные складки (1,8х)¹



¹ Укорочение корня обусловлено как раз активным сокращением кольцевых зон периферийных тканей корня — *Примеч ред*

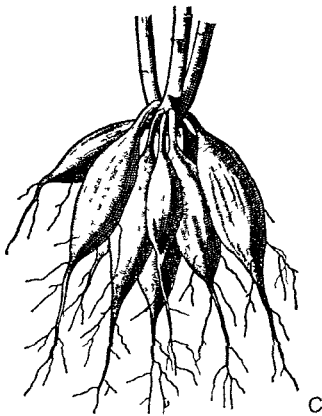
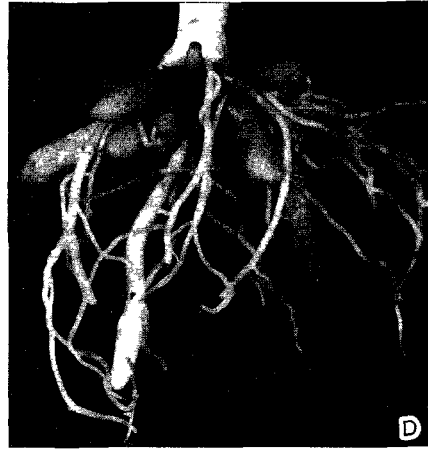
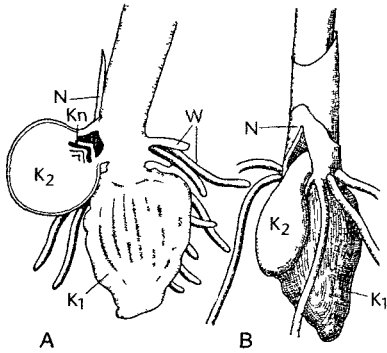


Рис. D. Корни как запасные органы (A, B — по R. von Wettstein, C — по Weber)

A, B — корневые клубни *Orchis militaris* (0,7x), K₁ — прошлогодний клубень, из которого вырос цветонос текущего года, в пазухе самого нижнего чешуевидного низового листа N на пазушном побеге развивается новый корневой клубень K₂, W — нормальные придаточные корни, Kп — почка пазушного побега следующего вегетационного периода, **C** — придаточные запасные корни георгины (0,15x), **D** — придаточные корневые клубни гоморизной корневой системы чистяка весеннего (*Ranunculus ficaria*), клубни легко отрываются у основания и затем вырастают в новое растение (2x), **E** — менее выраженные, чем у георгины, корневые клубни лилейника, или красоднева (*Hemerocallis*), но и здесь боковые корни образуются только в дистальной, не запасной части корня, а — подземный стolon (0 5x)

Полупаразиты — это зеленые растения, которые сами еще способны к фотосинтезу, но воду и питательные соли получают от растения-хозяина, в киселему которого внедряются с помощью **корневых гаусториев** К этой

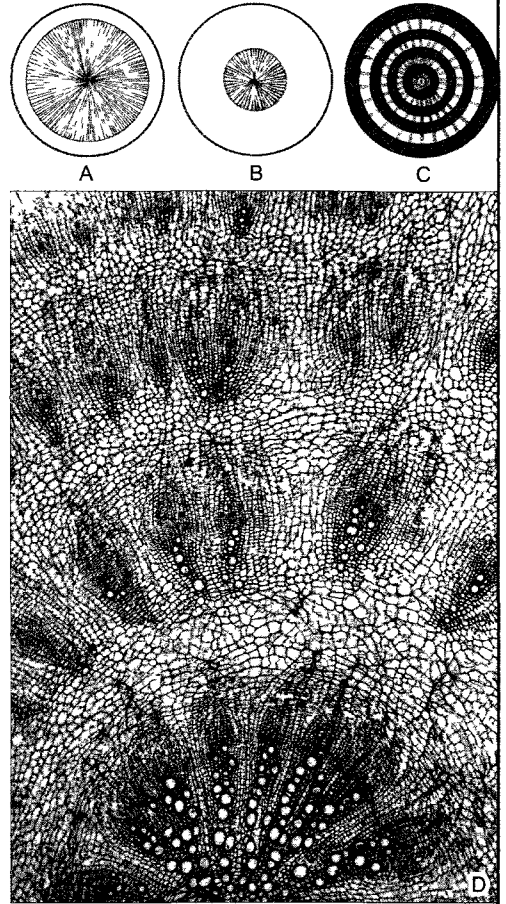
категории относятся, к примеру, очанка, погребок, марьянник и мытник из норичниковых, а также вечнозеленая омела. Она прорастает как паразитический эпифит на ветвях определенных деревьев. Затем ее корне-

Рис. Е. Анатомия корнеплодов (поперечные срезы) (А—С — по W Franke)

А — в «древесинных» корнеплодах мощно развита главным образом ксилема, которая, однако, состоит преимущественно из древесинной паренхимы; пример — редька, **В** — в «лубяных» корнеплодах, наоборот, запасажущей тканью становится вторичная флоэма; пример — морковь, **С** — в корнеплодах свеклы (культурные формы *Beta vulgaris*: сахарная, кормовая, столовая) образуются чередующиеся кольца из ксилемы (светлые) с флоэмой¹ и паренхимы (темные); это происходит в результате аномального вторичного утолщения с повторным образованием добавочных камбиев в коре². Как это выглядит в световом микроскопе, показано на **Д** (внизу исходный центральный цилиндр; 48×).

¹ В корнеплоде свеклы образуются отдельные коллатеральные пучки, а не кольца ксилемы с флоэмой. — *Примеч. ред.*

² Добавочные камбии образуются не в коре, а в пролиферирующем перичикле. — *Примеч. ред.*



вая система распространяется под лубом ветви хозяина, а от корней в заболонь хозяина внедряются гаустории, через характерные короткие сосуды подсоединяющиеся к водопроводящей системе ветви (см. рис. 4.39, В)

Полными паразитами считают растения, не образующие хлоропластов и питающиеся полностью за счет хозяина. Петров крест (*Lathraea*) через корневые гаустории потребляет пасоку из ксилемы корней древесных хозяев. Виды рода *Orobanche*, напротив, присасываются к флоэме корней своей жертвы. Гаустории этих желтоватых, красноватых или лиловых паразитов внедряются сбоку в корень хозяина и так интенсивно поглощают флоэмный сок, что это приводит к отмиранию дистального участка корня. Поэтому ка-

жется, что паразит сидит на конце корня хозяина.

При симбиозе с азотфиксирующими бактериями образуются **корневые клубеньки** — локальные разрастания тканей коры (см. 9.2.1) В особых вакуолях увеличенных полиплоидных паренхимных клеток прокариотические симбионты живут в форме «бактероидов».

Гораздо шире распространен называемый **микоризой** симбиоз с почвенными грибами (см. 9.2.3). Растение использует чрезвычайно мощную всасывающую способность грибных гиф прежде всего для снабжения минеральными солями. Характерно, что корни с микоризой вообще не образуют корневых волосков.

4.4.2.2. Боковые корни

В отличие от боковых побегов боковые корни образуются **эндогенно**, т.е. внутри тела корня, точно на границе между центральным цилиндром и первичной корой (рис. 4.79). При этом клетки перикарля реэмбрионируются и, делясь пери- и антиклинально, образуют конус нарастания нового корня. Первые боковые корни всегда закладываются позади зоны корневых волосков. Таким образом, речь идет о настоящем новообразовании конусов нарастания; фракционирования материнской апикальной меристемы, как в побеге, здесь нет. Придаточные корни также закладываются внутри коры стебля¹. Поэтому проводящие ткани боковых корней рано устанавливают связь с проводящей системой материнского органа, сквозь ткани коры которого новый корень прорастает наружу. Место отхождения бокового корня часто бывает окружено выпяченным краем прорванной коры корня или стебля подобно воротнику.

Эндогенное возникновение боковых корней и субапикальное положение инициалей конуса нарастания корня имеет важные морфологические и анатомические последствия. В обоих случаях поверхность корня образует внутренняя ткань, первоначально окруженная другой тканью. (Ризодерма первичных корней первоначально ведь также покрыта недолговечными клетками корневого чехлика.) С этим, очевидно, связано то, что ризодерма не покрыта кутикулой и не имеет устьиц.

Боковые корни часто располагаются на материнском корне отчетливыми продольными рядами — **ризостихами** (рис. 4.80), так как новообразование конусов нарастания в перикарле чаще всего происходит против ксилемных полюсов центрального цилиндра. Следовательно, по числу ризостих можно уже по внешнему виду корня сделать вывод об архности центрального цилиндра.

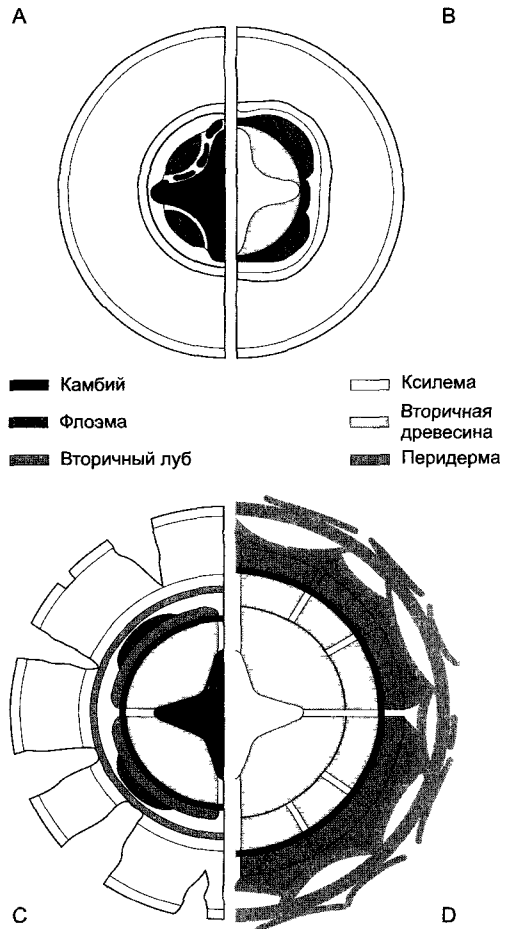


Рис. 4.81. Вторичное утолщение корня (поперечные срезы)

А — образование замкнутого камбиального слоя путем реэмбрионизации клеток в паренхиме между ксилемой и флоэмой и над ксилемным полюсом тетраэдричного центрального цилиндра, **В** — округление слоя камбия благодаря образованию древесины под тяжами флоэмы, **С** — начало образования вторичного луба, над ксилемными полюсами возникают лубодревесинные лучи; первичная кора и эндодерма отмирают и разрушаются, в ставшем многослойным перикарле образуется феллоген, откладывающий наружу слои пробки, **Д** — в следующих годичных кольцах закладываются вторичные лубодревесинные лучи, в лубе благодаря серии феллогенов образуются чешуи корки

¹ Как правило, закладываются в области камбия — *Примеч. ред*

4.4.2.3. Вторичное строение

У многолетних древесных растений главный корень подобно стволу мощно утолщается вторично (рис. 4.81). Вначале в вогнутых полосках паренхимы между первичными флоэмой и ксилемой путем реэмбрионизации образуются отдельные участки камбия, которые откладывают внутрь вторичную древесину. Первоначально однослойный перицикл снаружи от ксилемных полюсов становится многослойным, и клетки его самого внутреннего слоя образуют участки камбия. Последние, соединяясь с участками камбия между ксилемой и флоэмой, замыкают камбиальное кольцо. Возникшее кольцо камбия *поначалу на поперечных срезах имеет звездчатую форму*. Однако вскоре оно округляется благодаря усиленному образованию древесины под тяжами флоэмы. Против ксилемных полюсов закладываются первичные лучи. (Настоящих сердцевинных лучей в корне нет.) Нежная

ризодерма чаще всего еще до начала вторичного утолщения отмирает и заменяется гиподермой. Ни она, ни первичная кора корня не участвуют в процессе вторичного утолщения — они разрываются и после отмирания сбрасываются, включая и эндодерму. Поэтому корка, покрывающая сильно утолщенные старые корни, образуется не благодаря формированию перидерм в первичной коре, как в стебле, а за счет перицикла, который сохраняется в виде замкнутого кольца и после начала роста корня в толщину.

Древесина и луб корня гистологически устроены так же, как в стебле. Это относится и к лучам. Поперечный срез корня, который ежегодно рос в толщину, почти не отличается от соответствующего поперечного среза ствола. Только в центре, где сохраняется первичная структура, остаются явные анатомические различия. Но особую переходную зону многолетнего корня в ствол подобно гипокотиллю на стадии первичного строения выделить уже не удастся.

5

Принципы строения талломных растений (таллофитов)

5.1. Одноклеточность и многоклеточность	318
5.2. Клеточный и сифональный талломы	321
5.3. Многоклеточные талломы водорослей	322

5.3.1. Нитчатый таллом	322
5.3.2. Тканевые талломы	324
5.4. Мицелий грибов	325
5.5. Формы организации печеночников и листовенных мхов	326

Среди листостебельных растений находятся не только самые крупные, но также и самые дифференцированные растения. Цветковые растения могут образовывать свыше 70 по-разному устроенных и специализированных к тем или иным функциям типов клеток. Остальные отделы растений не достигают столь сложной организации. **Степень дифференцированности**, т.е. число типов клеток и тканей, здесь меньше. В этом смысле можно различать растения с низким (более простым) и более высоким (сложным) уровнем организации. Ископаемые находки показывают, что историческое развитие растительного мира, как и мира животных в целом, шло от более простых форм к более сложным. Просто устроенные организмы поэтому обычно противопоставляют как «примитивные» по отношению к более сложному, «продвинутому». Однако с этими понятиями не следует связывать оценки в смысле худшей или лучшей **приспособленности**. На каждом организационном уровне развились хорошо приспособленные к соответствующим экологическим нишам формы, которые в равной мере прошли испытание отбором.

Все же «примитивные» формы обычно исходные. У них часто сохранились особенности, появившиеся на ранней стадии филогенетическо-

го развития. С другой стороны, растения высокого уровня дифференцированности способны осваивать также биотопы, в которые проще устроенные формы могут внедриться лишь в исключительных случаях.

Например, благодаря тому что листостебельные растения способны образовывать одревесневшие и кутинизированные или суберинизированные клеточные стенки, среди них смогли возникнуть крупные наземные формы. Многие из них могут активно выживать и в сухих местообитаниях, так как обладают стабилизированной системой регуляции водного обмена, — это **гомогидрические растения**. Напротив, большинство мхов, грибов и водорослей «обречены на жизнь» во влажных биотопах или в воде, так как их водный обмен из-за отсутствия снижающих испарение покровных тканей нестабилен в изменчивой влажности воздуха. Они ведут себя как губка, а в сухие периоды впадают в особое состояние, когда все жизненные проявления замирают (**латентная жизнь = анабиоз**). Такие организмы называют **пойкилогидрическими** (от греч. *poikilos* — изменяющийся).

5.1. Одноклеточность и многоклеточность

Очень гетерогенные фототрофные одноклеточные называются **протофитами**. Такие одноклеточные формы имеются почти во всех классах водорослей.

Переход от одноклеточных к многоклеточным характеризуется образованием тканей. Уже у некоторых прокариот имеются межклеточные связи и дифференциация клеток (особенно у цианобактерий, рис. 5.1, 11.15). Среди водорослей наряду со слабыми связями клеток, которые удерживаются вместе только за счет общей стенки материнской клетки (**ценобии**, рис. 5.2), имеются и агрегационные связи, и колонии клеток. **Агрегационные связи** образуются путем закономерного взаимного расположения клеток, которые первоначально были независимы и подвижны (см. рис. 11.97; 11.98). Крайний случай представляют клеточные слизевики (Asciomyceta, например *Dictyostelium*, рис. 5.3). Агрегационные связи встречаются, впрочем, и у определенных прокариот, например у миксобактерий. **Колониями клеток** называют правильно построенные образования из малого или большого числа клеток, которые происходят от един-

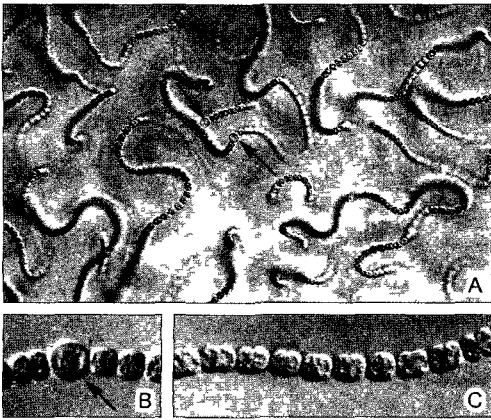


Рис. 5.1. Нитчатые колонии *Nostoc*, цианобактерии, погруженной в полисахаридный гель, который образуют эти прокариоты

Гетероцисты (стрелки на **A**, **B**) выделяются своей величиной. Эти не способные больше к делению клетки с жесткими стенками специализированы на фиксации азота, в то время как фотосинтез идет только в зеленых вегетативных клетках. Гетероцисты непосредственно связаны с соседними клетками через многочисленные плазмодесмообразные каналы. На **B** и **C** видно несколько делящихся клеток (разные стадии) (**A** — 170х, **B**, **C** — 860х)

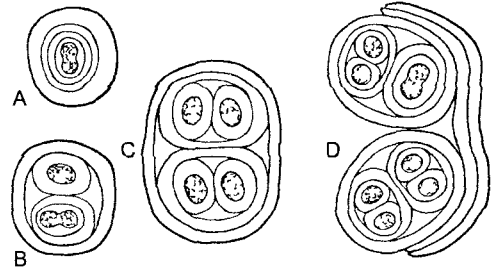


Рис. 5.2. Ценобии (по E Strasburger)

A—C — образование ценобиев у цианобактерии *Gloeocapsa*; **D** — распад ценобия вследствие разрыва самой старой, набухшей клеточной оболочки (500х)

ственной материнской клетки и остаются в постоянной, хотя все еще слабой связи друг с другом. Самый известный пример — *Volvox*, шаровидным колониям которого свойственны дифференцированность клеток и явный морфогенез (см. рис. 11.96).

Наконец, макроскопического размера могут достигать многоядерные (полиэнергидные) **плазмодии** (см. рис. 2.9; 11.16). Плазмодии слизевика *Physarium polycephalum* вырастают до нескольких квадратных сантиметров, содержат свыше миллиарда ядер и ползают, постоянно изменяя форму, по твердым субстратам.

Однако для эволюции крупных морских водорослей, наземных высших грибов и листостебельных растений основополагающим было развитие настоящей **многоклеточности**. Более $9/10$ всех известных видов растений и грибов относятся к многоклеточным. Их вегетативные тела состоят из многих или очень многих, преимущественно одноядерных клеток. В 1 мм³ ткани находится свыше 1 500 клеток (растительные клетки средних размеров). Из трех этапов, свойственных размножению эукариотических одноклеточных, а именно: деление ядра, деление клетки и расхождение дочерних клеток, — последний остается незавершенным при образовании ценобиев и совсем отсутствует при формировании многоклеточной бластемы — клетки остаются прочно связанными друг с другом. Характер бластемы подчеркивает

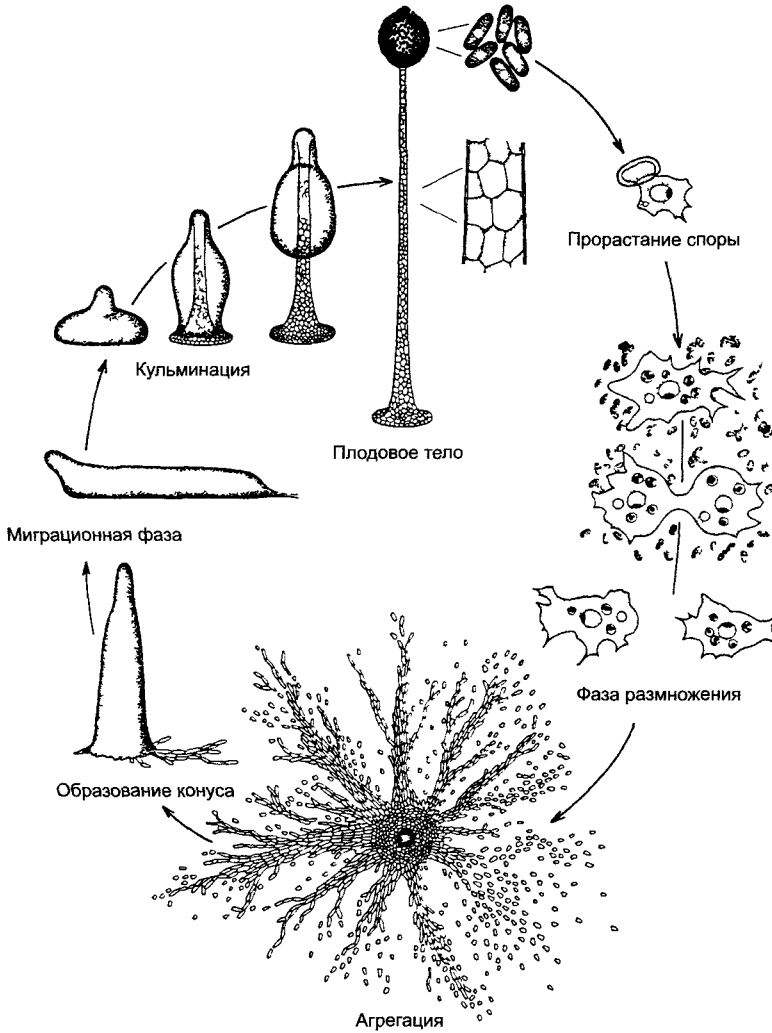


Рис. 5.3. Образование упорядоченных агрегатов из амебоидных клеток (по G Gerisch)
Цикл развития *Dictyostelium discoideum* (увеличение справа 100х, слева 8х)

наличие плазмодесм между соседними клетками

Многоклеточность почти без исключений связана с дифференцировкой, которую можно считать прямо-таки типичным признаком многоклеточных Протисты также способны к преобразованию своих клеток, что выражается, например, в образовании покоящихся стадий (цист) или особых форм размножения. Однако у них регуляция соответствующей генной актив-

ности в общем и целом зависит от внешних факторов, тогда как у типичных многоклеточных наследственно закрепленная дифференцировка происходит благодаря химическим сигнальным веществам, которые образуются внутри бластымы и специфически опознаются компетентными клетками, специфически отвечающими на сигнал. Дифференцировка означает **специализацию**, т.е. ограничение функций клеток

Это имеет очень важное биологическое последствие. Освобожденные от определенных функций соматические клетки больше не служат непосредственно для размножения организма — для этого образуются специальные клетки (половые клетки, споры). Многоклеточный организм освобождает эти клетки и в конце концов погибает. Уже у вольвокса, у которого дочерние колонии образуются из особых клеток, материнская колония отмирает и превращается в труп после того, как заключенные внутри дочерние колонии через разрывы в ней высвобождаются. Смерть по внутренним причинам (**физиологическая смерть**, в противоположность вызванной внешними причинами **катастрофической смерти**) и появление трупов жестко коррелирует в живом мире с дифференцировкой и поэтому является неизбежной судьбой всех многоклеточных.

В огромной группе многоклеточных растений, **метафитов**, можно различить несколько типов организации. В те времена, когда это многообразие типов еще не было четко осознано специалистами, было принято противопоставлять рассмотренные в предыдущей главе листостебельные растения (кормофиты) **слоевидным растениям (таллофитам)**, вегетативные тела которых представлены безлиственными осями, не имеющими корней¹. Только кормофиты представляют единый тип организации, а в филетическом отношении они также, очевидно, происходят от единого «корня» — группы высокоорганизованных зеленых водорослей. Таллофиты, напротив, развивались независимо друг от друга и многократно. Понятиям таллофиты и протофиты не соответствуют никакие таксоны, это сборные группы, объединяющие многообразные формы. Поэтому и понятие **таллом** (от греч. thallos — ветвь, лист) можно определить только негативно: оно означает любое многоклеточное или полиэнергидное вегетативное тело, которое не имеет типичного для листостебельного растения

расчленения. К таллофитам причисляют разнообразные водоросли, грибы и дишайники, а также антоцеротовые и печеночники¹. Листостебельные мхи в морфологическом отношении занимают промежуточное положение между талло- и кормофитами.

5.2. Клеточный и сифональный талломы

Общая филогенетическая тенденция развития все более крупных организмов проявлялась у таллофитов совершенно различным образом.

Кажущийся простейшим путь увеличения единственной однойядерной клетки, т. е. развитие **крупноклеточности**, — очевидный эволюционный тупик. Растительные организмы такого строения находятся только в одной из групп зеленых водорослей — *Dasycladaceae*, к которым относят хорошо известную, достигающую более 5 см *Acetabularia*. В их сложно устроенных вегетативных телах (см. рис. 11.92) содержится сначала только единственное, необычно крупное «первичное» ядро диаметром более 70 мкм, из которого при дальнейшем развитии возникает свыше 10 000 мелких «вторичных» ядер.

Увеличение однойядерной клетки ограничено ядерно-плазменным отношением. При особенно крупных ядрах отношение поверхности ядра к его объему неблагоприятно. Число ядерных пор, чья плотность на поверхности ядра не может превышать 80 на 1 мкм², слишком мало относительно объема ядра. Кроме того, слишком велики расстояния для внутриклеточного транспорта генных продуктов в далеко расположенные части плазмы и органеллы. Вторую трудность можно обойти образованием многоядерных гигантских клеток — ценобластов. Многоядерные плазмодиальные крупные клетки широко распространены в различных группах водорослей и у грибов, они представляют

¹ Во многих случаях они имеют не осевое, а пластинчатое тело. — *Примеч. ред.*

¹ Большинство печеночников имеет побеговую организацию. — *Примеч. ред.*

сифональный тип организации (от греч. *siphon* — бурдюк). Так, есть сифональные зеленые водоросли (например, *Caulerpa*, см. рис. 11.91) и сифональные Xanthophyceae (*Botrydium*, *Vaucheria*, см. рис. 11.73). Среди грибов многоядерные талломы особенно свойственны Oomycota, Chytridiomycota и Zygomycota.

Но и этот тип увеличения таллома имеет предел, с одной стороны, потому, что дальнейшее дифференцирование путем модуляции генной активности в многоядерных клетках вряд ли возможно, с другой стороны — сифонобластема, единственная клеточная стенка которой не может быть достаточно толстой, легко уязвима и недостаточно прочна. Характерно, что у превышающего дециметр таллома *Caulerpa* (см. рис. 11.91, А) противоположные части клеточной стенки укреплены «балками», которые тянутся поперек внутри клетки. У других водорослей (*Cladophora*, см. рис. 11.90) сифональный таллом поделен на камеры поперечными стенками, но такие клетки все еще многоядерные — **сифонокладальная организация**.

5.3. Многоклеточные талломы водорослей

5.3.1. Нитчатый таллом

Самой простой формой трихальной организации можно считать нитчатый таллом — **гаплонему**, равновеликие следующие в ряд друг за другом одноядерные клетки (рис. 5.4, А; от греч. *trichos* — волосистый, соответственно *thrix* — волос, *nema* — нить). Известный пример — водоросль спиругира (*Spirogira*) (см. рис. 2.87; 11.104, А). У нее все клетки вдоль нити равноценные, дифференцировки нет. В других случаях нитчатый таллом на одном конце прочно соединен с особо устроенной клеткой без хлорофилла — **ризоидом**, как, например, у зеленой водоросли *Ulothrix* (см. рис. 11.89, А). В этом случае гаплонема **полярна**, т. е. имеется ризоидный конец и верхушка. Полярность нередко усилена тем, что клеточные деления ограничены апикальной клеткой (рис. 5.4, В).

Когда в нитчатом талломе совершаются не только поперечные деления (веретено деления ориентировано вдоль), про-

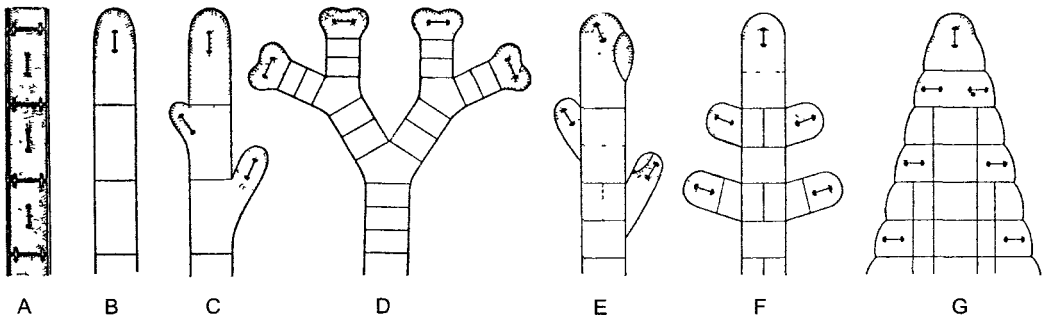


Рис. 5.4. Рост и ветвление нитчатого или соответственно плоского таллома водорослей, отмечены оси веретен деления (по D. von Denffer)

А — нитчатый таллом с интеркалярным ростом; **В** — рост посредством верхушечной клетки, **С** — то же с апикально-полярным ветвлением, **Д** — вильчатое деление верхушечной клетки путем делений, периодически происходящих перпендикулярно направлению предыдущих делений, **Е** — субапикальное боковое ветвление путем неравного деления верхушечной клетки; **Ф** — боковое ветвление из сегментов, расположенных позади верхушечной клетки, **Г** — благодаря срастанию боковых ветвей возникает плоский тканевый таллом

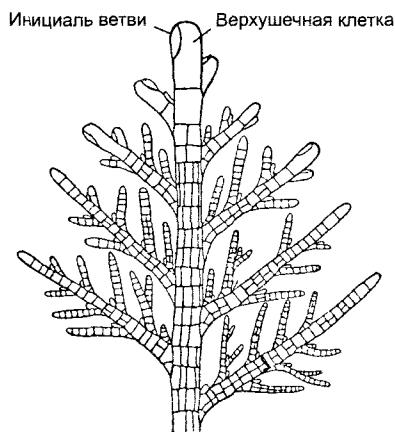


Рис. 5.5. Длинный побег бурой водоросли *Halopteris filicina* (по К. Goebel).

Верхушечная клетка в ходе неравных делений отщепляет сегменты, которые далее делятся поперечными и продольными стенками. Чередясь с образованием сегментов, от верхушечной клетки косыми изогнутыми стенками отделяются инициали, формирующие боковые ветви (40×)

исходит **ветвление** (рис. 5.4, С—F). Ветви могут возникать из апикальной клетки, а также и из других клеток. Обычно соответствующие клеточные деления неравные, что ведет к иерархической системе ветвления: можно различить главную и боковые ветви, а при дальнейшем ветвлении — боковые ветви первого, второго и т.д. порядка (рис. 5.5). В результате клеточных делений, следующих, хотя и в одной плоскости, но в разных направлениях,

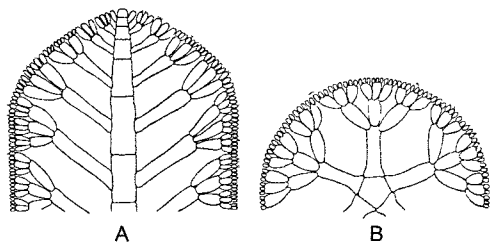


Рис. 5.6. Таллом красной водоросли, центрально-нитчатый тип, пример *Chondria tenuissima* (по Falkenberg):

A — продольный срез; **B** — поперечный срез

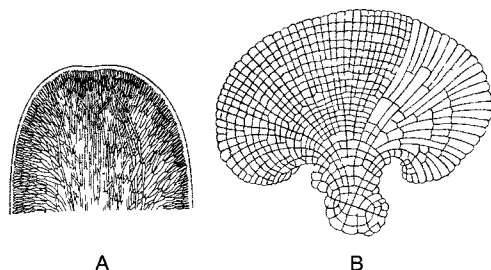


Рис. 5.7. Пластинчатые талломы красных водорослей (**A** — F. Oltmanns, **B** — по Rosanoff):

A — верхушка ветви таллома *Furcellaria fastigiata* (35×); **B** — однослойный таллом *Melobesia* растет веерообразно в одной плоскости благодаря нерегулярным продольным делениям краевых клеток (45×)

может в конце концов образоваться плоский таллом. Из-за внешнего сходства с листом его называют **филлоидом** (см. рис. 5.4, G; 5.8, A).

Самый известный пример талломы такого типа — родственник улотрикса морской салат *Ulva lactuca* (см. рис. 11.89, L), чьи лопастные талломы размером примерно с ладонь часто удается найти в приливной и прибойной зонах европейских морских побережий. Филлоид *Ulva* состоит из двух слоев клеток. Сравнение с родственными видами показывает, что они соответствуют однослойной стенке трубчатого таллома, который у *Ulva*, однако, сплюснен. Необходимая механическая прочность достигается благодаря прочным на разрыв нитевидным («гифальным») клеткам, которые врастают между обоими клеточными слоями от ризоидного полюса филлоида. Это — простая механическая ткань¹.

Талломы многих **красных водорослей** внешне сложно расчленены. Тем не менее настоящих тканей у них нет. Напротив, в основе расположения клеток, как проявления онтогенетического развития, лежит тип организации нитчатого таллома. Vegetативные тела большинства красных водорослей образованы множеством нитей, растущих согласованно, так что возникают вполне определенные макроструктуры. Отдельные нити в основном растут апикально. Они вегетируют или субапикально, благодаря чему возникает мутовка боковых нитей (центрально-нитчатый тип. рис. 5.6), или

¹ В большей мере они соответствуют идиобластам, а не тканям. — *Примеч. ред.*

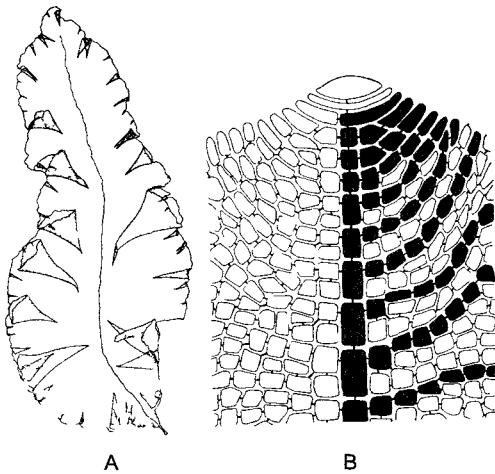


Рис. 5.8. Листовидный таллом красной водоросли *Grinellia americana* (0,5×) (А) и передний конец однослойного таллома (В) с крупной верхушечной клеткой и образованной ею центральной нитью, последняя и некоторые отходящие от нее линии клеток зачернены (300×) (А — по R L Smith, В — по J Tilden)

апикально (пластинчатый тип, рис 5 7) При этом могут возникать и плоские талломы (рис 5 8) В обоих случаях нити или срастаются (либо склеиваются) между собой в ложную ткань — **псевдопаренхиму**, которую в зрелом состоянии вряд ли можно отличить от типичной паренхимы, или же нити образуют плотное сплетение — **плектенхиму** (греч *plectos* — сплетенный) При этом только клетки одной нити связаны между собой порообразными структурами

5.3.2. Тканевые талломы

Высшей степени дифференцирования таллома среди водорослей достигают, с одной стороны, харовые (*Charophyceae*, рис 5 9, 11 106), с другой — бурые водоросли Среди морских бурых водорослей есть самые крупные и долговечные водные растения Длина талломов некоторых ламинарий может быть более 100 м¹ Они дифференцированы на органы прикреп-

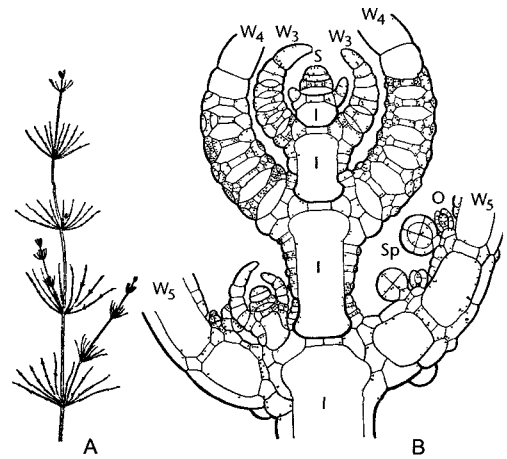


Рис. 5.9. Строение таллома харовой водоросли *Chara fragilis* (А — по A W Haupt, В — по J Sachs)

А — расчленение на узлы с мутовками ветвей и соединяющие их междуузлия На каждом узле может образоваться боковой побег (0,5×), В — продольный срез через верхушку таллома с апикальной клеткой Отчленяющиеся от нее клетки делятся вновь неравно на дистальную узловую клетку и базальную клетку междуузлия, которая обрастает корой из производных узловой клетки Клетки междуузлий во взрослом состоянии необычно крупные, в них наблюдается быстрое движение цитоплазмы Из наружных узловых клеток вырастают ветви мутовки (W_3 — W_5), которые также расчленяются на узлы и междуузлия, на их узлах возникают оогонии и антеридии (30×), I — клетки междуузлий, O — оогоний, S — верхушечная клетка, Sp — сперматогоний

ления (несмотря на многоклеточность их и здесь называют **ризоидами**), аналоги стеблей — **каулоиды** (греч *kaulos* — стебель) и листовидные ассимиляторы — **филлоиды** Этому соответствует сравнительно богатая дифференцировка клеток, позволяющая различать покровную, коровую и сердцевинную ткани

В каулоидах находятся так называемые ситовидные гифы, структурно и функционально соответствующие членикам ситовидных трубок покрытосеменных Диаметр пор их поперечных стенок, наполняющих ситовидные пластинки, достигает 6 мкм (рис 5 10) Сходство ситовидных гиф бурых водорослей и члени-

¹ Столь крупные размеры имеют бурые водоросли нескольких родов, но собственно ламинарии значительно мельче — *Примеч ред*

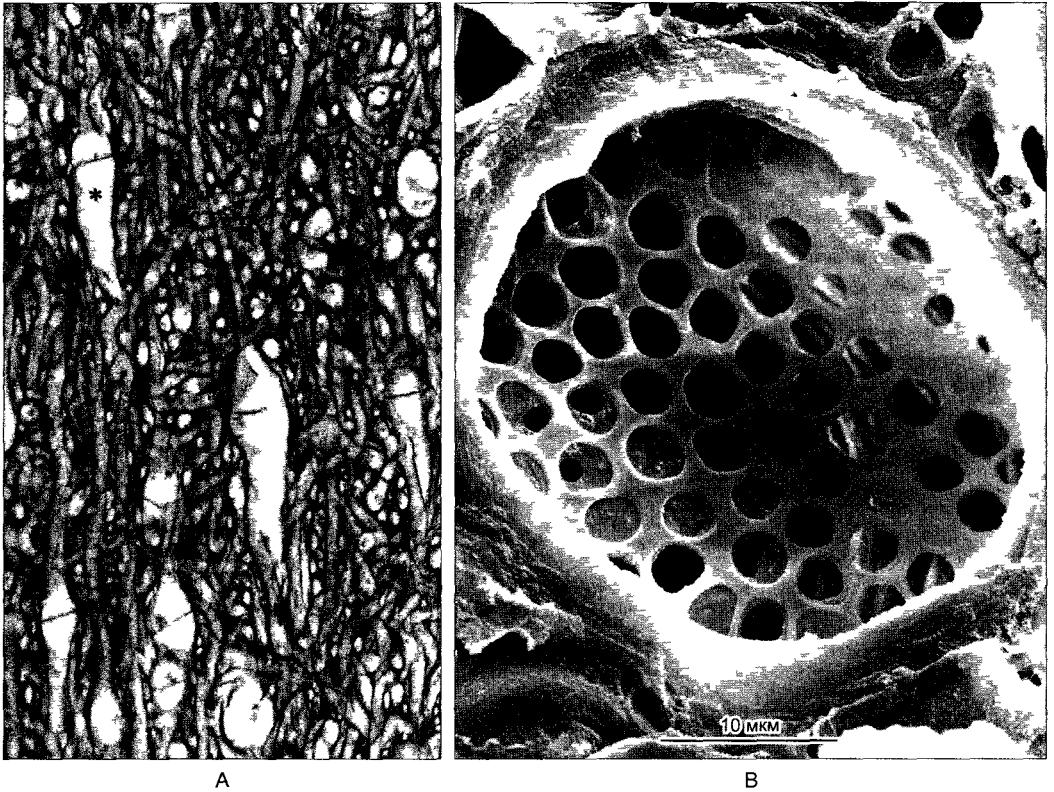


Рис. 5.10. **А** — переплетение клеточных нитей в каулодии бурой водоросли *Laminaria*, видны широкопросветные ситовидные гифы (одна из них обозначена звездочкой) с поперечными ситовидными пластинками (150×) **Б** — ситовидная пластинка в плектенхиме бурой водоросли *Macrocyctis integrifolia* (СЭМ-фотография К Schmitz)

ков ситовидных трубок высших растений (см рис 3 22) представляет собой аналогию, это — впечатляющий пример конвергенции

5.4. Мицелий грибов

Вегетативные тела большинства грибов (и, следовательно, всех лишайников) построены из разделенных на клетки нитей, называемых **гифами** (от греч *hyphē* — ткань из ниток). Гифы растут исключительно апикально, только на верхушке гифы длиной менее 20 мкм, клеточная оболочка настолько мягкая и пластичная за счет постоянного встраивания в нее нового материала, что способна растягиваться под

тургорным давлением. Грибные гифы могут расти очень быстро до 1 мм/ч. Быстрый рост и частые ветвления в субстрате (почве, разлагающейся листве, стволах деревьев и т.п.), а также в жидкостях способствуют возникновению рыхлого сплетения нитей с огромной общей поверхностью — это **мицелий** (греч *myzes* — сосать, *mykes* — гриб, рис 5 11). Гифы не имеют кутикулы, поэтому мицелий легко высыхает, но зато хорошо приспособлен к осмотрофному поглощению растворенных веществ. Многие высшие растения используют это, вступая в симбиоз с грибами и образуя **микоризу** (см 9 2 3). Впрочем, по тем же причинам грибы легко аккумулируют и ядовитые тяжелые металлы (например, кадмий) и радионуклиды, что

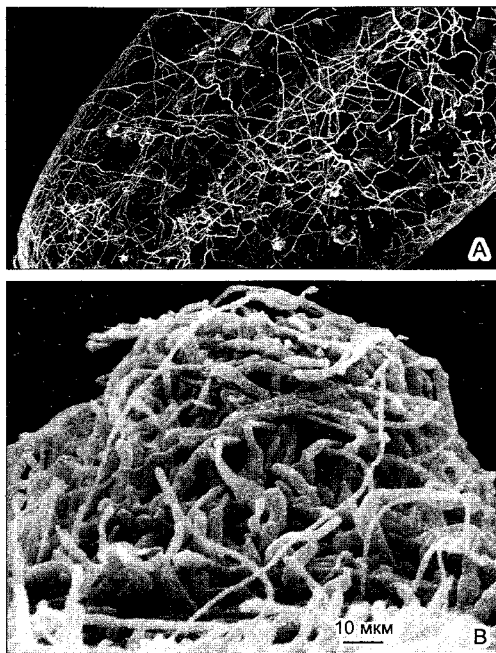


Рис. 5.11. Мицелии грибов (СЭМ-фотографии: А — L. Schreiber; В — V. Kern):

А — рыхлый мицелий на поверхности однолетней хвоинки пихты (62 \times); В — плектенхима зимнего гриба *Flammulina velutipes* (Basidiomycota) из семейства рядовок

следует принимать во внимание при современном уровне загрязнения окружающей среды.

В то время как гифы низших грибов не разделены перегородками на клетки и полиэнергидны, т. е. находятся на сифональной ступени организации, гифы аскомицетов и базидиомицетов поделены на клетки поперечными перегородками (**септами**), так что имеют клеточное строение (см. рис. 11.43). В септах, правда, имеются центральные поры диаметром от 50 до 500 нм, так что и у высших грибов цитоплазма непрерывна во всей бластеме. При формировании недолговечных плодовых тел — именно их принято называть грибами — мицелий уплотняется в типичную **плектенхиму** (см. рис. 5.11, В). При этом в типичных случаях ткани, такие как проводящие, механические и т. п., не дифференцируются, но образующий споры ги-

мений нередко сильно отличается от остальной плектенхимы. Однако в долгоживущих плодовых телах трутовиков есть механические толстостенные, длинные и обычно разветвленные скелетные гифы, оплетенные также жесткими, но короткими связующими гифами (см. рис. 11.58).

5.5. Формы организации печеночников и листовенных мхов

Большинство мхов — наземные обитатели влажных биотопов. Особенно пышная моховая растительность встречается в дождевых и туманных горных лесах, в тенистых местах и у водотоков, а также на низинных и верховых болотах. Наличие мхов в определенном смысле указывает на повышенную влажность. Они нуждаются в капельно-жидкой воде для оплодотво-

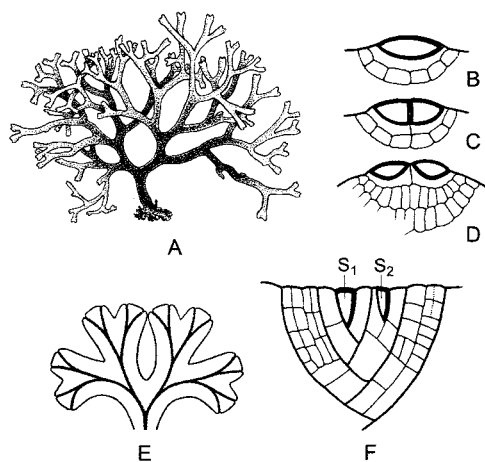


Рис. 5.12. Вильчатое ветвление талломов бурых водорослей (А—D) и печеночников (Е, F) (А — по H. Schenk; В—D — по de Wildeman; Е — по W. Kingmüller; F — по L. Kny).

В то время как у бурой водоросли *Dictyota dichotoma* (А, 0,5 \times) имеется настоящая дихотомия — деление верхушечной клетки (В—D, 250 \times), у печеночников (например, у *Riccia rhenana*, Е, 2,5 \times) ветвление таллома начинается благодаря новообразованию дополнительной двухсторонней верхушечной клетки S₂ рядом с уже имевшейся S₁ (F, 370 \times)

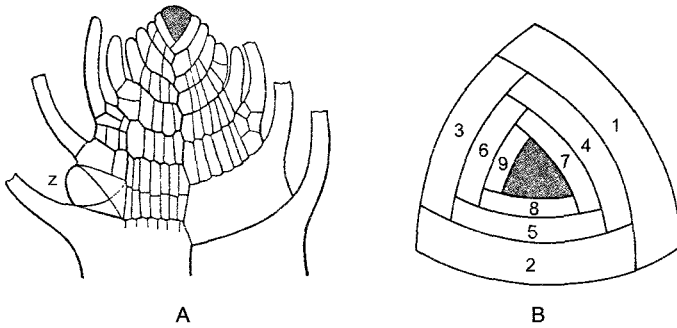


Рис. 5.13. Верхушка побега листовенного мха *Fontinalis antipyretica* (А — по Н. Leitgeb; В — по О. Stocker):

А — продольный срез (120×); **В** — вид сверху; трехсторонняя верхушечная клетка закрашена. Каждый образованный ею сегмент делится периклиальной стенкой на внутреннюю и наружную (коровую) клетку. Последняя образует ткань коры и лист. Боковые веточки возникают ниже листа путем образования новой трехсторонней верхушечной клетки *z*. У *Fontinalis*, погруженного обитателя текучих вод, листья расположены тремя продольными рядами. У большинства остальных листовенных мхов листья слегка асимметричны, что приводит к очередному их расположению

рения, так как мужские гаметы (сперматозоиды, образующиеся в антеридиях) имеют жгутики и вплавь добираются до расположенных в архегониях яйцеклеток. Кроме того, одноклеточные или многоклеточные ризоиды лишь на несколько миллиметров внедряются в почву, так что не могут достичь глубоких водоносных ее слоев. (Корней у мхов нет.) Наконец, и способность проведения воды в наземные органы весьма ограничена.

У **печеночников** талломы находятся на высоком уровне дифференцированности. У многих из них многослойные тканевые талломы плоские, они растут с помощью двухсторонних верхушечных клеток (рис. 5.12, Е, F). Вильчатое ветвление их происходит не путем равного деления самой верхушечной клетки (как, например, у бурых водорослей, — настоящая **дихотомия**), а путем превращения клетки, отчлененной от исходной верхушечной клетки, в новую, вторую верхушечную клетку. У так называемых слоевищных печеночников, например у маршанции (*Marchantia*, см. рис. 11.111), талломы лежат на почве. Антеридио- и архегониофоры возвышаются на вертикальных ножках более 1 см длиной над талломом. У многих листостебельных печеночников вместо плоского лопастного таллома образуются стелющиеся по поверхности почвы побеги с листьями тол-

щиной в один слой клеток без средней жилки. (Стебель и листья печеночников не тождественны куда более сложным стеблям и листьям кормофитов.) Еще более

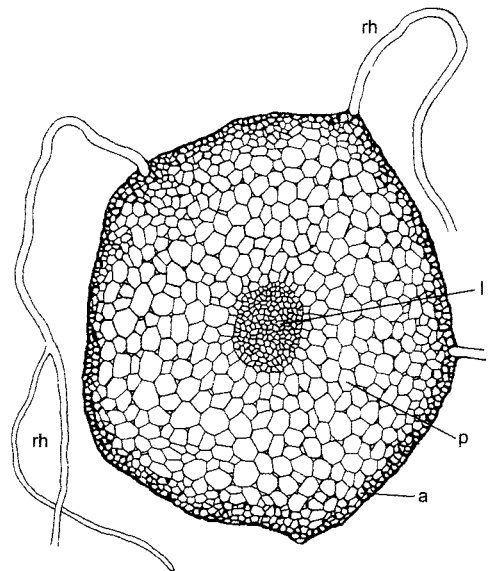


Рис. 5.14. Поперечный срез стебля листовенного мха *Mnium undulatum* (90×) (по Е. Strasburger): а — покровная ткань; l — центральный проводящий пучок; р — коровая паренхима; rh — ризоиды

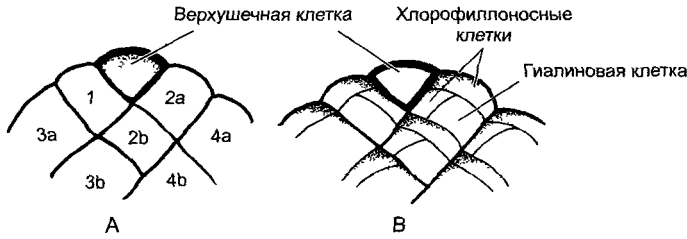


Рис. 5.15. Деления клеток в листке торфяного мха *Sphagnum* (В — по E. Bübbing):

А — двухсторонняя верхушечная клетка отделяет налево и направо сегменты (1—4), которые затем снова делятся на одинаковые ромбические клетки (2a, 2b, 3a, 3b...); **В** — после прекращения делений верхушечной клетки каждая ромбическая клетка делится двумя неравными делениями на две хлорофиллоносные и одну гиалиновую клетку (150х). Гиалиновые клетки отмирают после того, как их стенки укрепляются спиральными утолщениями и обретают большое отверстие наружу; гиалиновые клетки служат для впитывания воды (см. рис. 11.120, G, H)

продвинута организация **лиственных мхов**. Их побеги растут благодаря трехсторонней верхушечной клетке¹ (рис. 5.13), их стебли имеют сложную тканевую структуру с центральным проводящим пучком (центральный тяж, рис. 5.14, 1), ответвления которого часто продолжают в листья как средняя жилка. Строение листьев может быть усложнено вследствие закономерной смены равных и неравных делений клеток (сфагнум, рис. 5.15; 11.120); возможно также увеличение поверхности

листьев при образовании на их верхней стороне продольных гребней из клеток, особенно богатых хлоропластами (см. рис. 11.122, А).

Лиственные мхи, близкие по своей организации кормофитам, в ходе развития уникальным образом проходят разные типы организации таллофитов. С прорастания споры начинается рост на трихальной ступени организации и образуется **протонема** — сплетение из однорядных разветвленных клеточных нитей (гаплонем). На этом нитчатом талломе вырастают образующие половые клетки гаплоидные гаметофиты в виде побегов. На них возвышаются развивающиеся из зигот диплоидные спорофиты, на которых (не на листьях!) находятся простые устьица.

¹ Такая же клетка находится на верхушке побега у листостебельных печеночников. — *Примеч. ред.*

Список литературы

Приведенные здесь книги и статьи позволяют более углубленно проработать изучаемый материал, используя цитируемую литературу. Значительно ускорившийся прогресс исследований во многих областях науки документирован в многочисленных специальных журналах. Ввиду увеличения потока данных и возрастающей специализации все более важным становится периодическое издание обзоров. Уже в 1931 г. в Германии было основано издание «Die Fortschritte der Botanik», т. е. «Успехи ботаники» (современное название — *Progress in Botany*, Springer, Berlin), которое ежегодно информирует о новых результатах исследований в ботанике. Регулярно выходят также различные ежегодные обзоры по разделам клеточной биологии и биологии развития, генетики, микробиологии, фитопатологии, физиологии растений и молекулярной биологии растений, ежегодные обзоры на английском языке (*Annual Reviews of Cell and Developmental Biology*, *Genetics*, *Microbiology*, *Phytopathology*, *Plant Physiology and Plant Molecular Biology*), *Annu Rev Inc*, Palo Alto. Можно рекомендовать также менее широко охватывающие периодические издания *Advances in Botanical Research* (*Academic Press*, San Diego) и *Critical Reviews in Plant Sciences* (*CRC Press*, Boca Raton). О новейших успехах все чаще сообщается также в обзорах или миниобзорах, печатающихся в еженедельных или ежемесячных журналах. Они предлагаются также собранными в особые серии, такие, как *Trends in Biochemical Sciences*, *in Biotechnology*, *in Cell Biology in Genetics*, *in Plant Sciences* (*Elsevier Science*, London), *Current Opinion in Plant Biology* (также издается *Elsevier Science*). Миниобзоры по биологии и медицине ежемесячно появляются собранными в *Current Biology* (*Current Biology*, Ltd, London).

ВВЕДЕНИЕ

История ботаники

Cremer T (1985) *Von der Zellenlehre zur Chromosomentheorie*. Springer, Berlin

Jahn I, Hrsg (2000) *Geschichte der Biologie*, 3 Aufl. Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg.
Magdefrau K (1992) *Geschichte der Botanik*, 2 Aufl. Gustav Fischer, Stuttgart.
Mayr E (1984) *Die Entwicklung der biologischen Gedankenwelt*. Springer, Berlin.
Moltmann UG, Hrsg (1994) *100 Jahre Strasburgers Lehrbuch der Botanik für Hochschulen*. Gustav Fischer, Stuttgart.

Лексика, терминология, даты, иллюстрации

Cole CH, Hauser-Siffer I (1998) *Wörterbuch der Biologie, Englisch-Deutsch/Deutsch-Englisch (auch als CD-ROM)*. Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg.
Dietrich G, Stocker FW, Hrsg (1986) *Fachlexikon ABC Biologie*, 7 Aufl. Harri Deutsch Verlag, Thun.
Flindt R (2000) *Biologie in Zahlen*, 5 Aufl. Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg.
Lexikon der Biologie (seit 2000 im Erscheinen) 14 Bände und 1 Registerband, auch auf CD-ROM. Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg.
Medawar PB, Medawar JS (1986) *Von Aristoteles bis Zufall. Ein philosophisches Wörterbuch der Biologie*. Piper, München.
Schubert R, Wagner G (1993) *Botanisches Wörterbuch*, 11 Aufl. Ulmer, Stuttgart.
Vogel G, Angermann H (1998) *dtv-Atlas zur Biologie*, 3 Bände, 10 Aufl. Deutscher Taschenbuchverlag, München.
Vogellehner D (1983) *Botanische Terminologie und Nomenklatur*, 2 Aufl. Gustav Fischer, Stuttgart.
Wagenitz G (1996) *Wörterbuch der Botanik*. Gustav Fischer, Jena.

Интернет

<http://gened.emc.maricopa.edu/bio/bio181/BIOBK/BioBook>
TOC.html (Online Biology Book)
<http://www.wisc.edu/botany/virtual.html> (Pflanzenbilder, auch mikroskopisch, M Clayton)
<http://www.Biologie.de/menu.html> (Schule-Studium-Beruf-Business)

Теория науки и познания

- Lorenz K (1973) *Die Rückseite des Spiegels* Piper, München (als Taschenbuch 1997)
- Mohr H (1977) *Lectures on Structure and Significance of Science* Springer, New York
- Popper KR (1994) *Logik der Forschung*, 10 Aufl Mohr Tübingen
- Popper KR (1995) *Objektive Erkenntnis*, 3 Aufl Hoffmann & Campe, Hamburg
- Vollmer G (1985, 1986) *Was können wir wissen?* Hirzel, Stuttgart
- Vollmer G (1995) *Biophilosophie* Reclam, Stuttgart

Возникновение и развитие жизни

- Bengtson S, ed (1993) *Early Life on Earth* Nobel Symposium 84 Columbia University Press, New York
- de Duve C (1994) *Ursprung des Lebens* Prebiotische Evolution und die Entstehung der Zelle Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg
- de Duve C (1995) *Aus Staub geboren* Leben als kosmische Zwangsläufigkeit Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg
- Doolittle WF, Brown JR (1994) *Tempo, mode, the progenote and the universal root* Proc Natl Acad Sci USA 91 6721—6728
- Ebeling W, Feistel R (1994) *Chaos und Kosmos* Prinzipien der Evolution Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg
- Haken H, Haken-Krell M (1989) *Entstehung biologischer Information und Ordnung* Wissenschaftliche Buchgesellschaft, Darmstadt
- Hayes JM (1996) *The earliest memories of life on earth* Nature 384 21—22
- Lazcano A, Miller SL (1996) *The origin and early evolution of life prebiotic chemistry, the pre-RNA world, and time* Cell 85 793—798
- Rizzuti M (2000) *Early Evolution* Birkhauser, Basel
- Schopf JW, ed (1983) *Earth's Earliest Biosphere* Princeton University Press Princeton

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ ПО МОРФОЛОГИИ**ГЛАВА 1 МОЛЕКУЛЯРНЫЕ ОСНОВЫ. ЭЛЕМЕНТЫ КЛЕТКИ****Общие работы**

- Ackermann T (1992) *Physikalische Biochemie* Springer, Berlin
- Bielka H, Borner I (1995) *Molekulare Biologie der Zelle* Gustav Fischer, Jena
- Branden C, Tooze J (1991) *Introduction to Protein Structure* Garland, New York

- Gassen HG, Minol K (1996) *Gentechnik*, 4 Aufl Gustav Fischer, Stuttgart
- Heldt HW (1999) *Pflanzenbiochemie*, 2 Aufl Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg
- Hemleben V (1990) *Molekularbiologie der Pflanzen* Gustav Fischer, Stuttgart
- Ibelgauffs H (1993) *Gentechnologie von A bis Z* VCH, Weinheim
- Knippers R (2001) *Molekulare Genetik*, 8 Aufl Thieme, Stuttgart
- Kornberg A, Baker T (1992) *DNA Replication*, 2nd ed Freeman, New York
- Kyte J (1995) *Structure in Protein Chemistry* Garland, New York
- Lewin B (2000) *Genes VII* Oxford Univ Press, Oxford
- Lexikon der Biochemie und Molekularbiologie (1990—1991), 3 Bände, 2 Ergänzungsbande 1993, 1995 Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg
- Mortimer CE (1996) *Chemie Das Basiswissen der Chemie*, 6 Aufl Thieme, Stuttgart
- Nelson DL, Cox MM (2001) *Lehninger Biochemie*, 3 Aufl Springer, Berlin
- Richter G (1996) *Biochemie der Pflanzen* Thieme, Stuttgart
- Sinden RR (1994) *DNA Structure and Function* Academic Press, San Diego
- Stryer L (1996) *Biochemie*, 4 Aufl Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg
- Voet D, Voet JG (1992) *Biochemie* VCH, Weinheim

ГЛАВА 2 СТРОЕНИЕ И МИКРОСТРУКТУРА КЛЕТКИ**Учебники**

- Alberts B, Bray D, Lewis J, Raff M, Roberts K, Watson JD (1995) *Molekularbiologie der Zelle*, 3 Aufl VCH, Weinheim Abgemagerte Studienform derselben Autoren (1997) *Essential Cell Biology* Garland, Hamden, CT
- Gunning BES, Steer MW (1996) *Bildatlas zur Biologie der Pflanzenzelle*, 4 Aufl Gustav Fischer, Stuttgart
- Karp G (2002) *Cell and Molecular Biology*, 3rd ed Wiley, New York
- Kleimig H, Maier U (1999) *Zellbiologie*, 4 Aufl Gustav Fischer, Stuttgart
- Lodish H, Berk A, Zipursky SL, Matsudaira P, Baltimore D, Darnell JE (2001) *Molekulare Zellbiologie*, 4 Aufl Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg
- Hayes JM (1996) *The earliest memories of life on earth* Nature 384 21—22
- Lazcano A, Miller SL (1996) *The origin and early evolution of life prebiotic chemistry, the pre-RNA world, and time* Cell 85 793—798

Rizzotti M (2000) *Early Evolution* Birkhauser, Basel

Schopf JW, ed (1983) *Earth's Earliest Biosphere* Princeton University Press, Princeton

Интернет

http://vlib.org/Science/Cell_Biology/index.shtml (Virtual Library of Cell Biology)

<http://personal.tmlp.com/Jimr57/index.htm> (The Virtual Cell Tour, The Virtual Textbook)

Предметные журналы и доклады

Unter den zahlreichen zellbiologischen Journalen befassen sich speziell mit Pflanzenzellen *The Plant Cell* (Amer Soc Plant Physiol, Rockville, MD), *Plant Molecular Biology* (Kluwer Academic Publishers, Dordrecht), *Plant Cell Reports* (Springer, Berlin), *The Plant Journal for Cell and Molecular Biology* (Blackwell, Oxford)

2.1. Исследование клетки

Beesley JE, ed (1993) *Immunocytochemistry A Practical Approach* IRL Press, Oxford

Berns MW (1998) Mit Laserwerkzeugen ins Zellinnere *Spektrum der Wissenschaft Juni 98* 56—61

Clark MS, ed (1997) *Plant Molecular Biology A Laboratory Manual* Springer, Berlin

Dykstra MJ (1992) *Biological Electron Microscopy Theory, Techniques, and Troubleshooting* Plenum Press, New York

Flegler SL, Heckman JW Jr, Klomparens KL (1995) *Elektronenmikroskopie Grundlagen, Methoden, Anwendungen* Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg

Gerlach D (1985) *Das Lichtmikroskop*, 2 Aufl Thieme, Stuttgart

Gilroy S (1997) Fluorescence microscopy of living plant cells *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol* 48 165—190

Glauert AM, Lewis PR (1998) *Biological Specimen Preparation for Transmission Electron Microscopy* Portland Press, London

Goke G (1988) *Moderne Methoden der Lichtmikroskopie* Franckh, Stuttgart

Harris N, Oparka KJ, eds (1994) *Plant Cell Biology A Practical Approach* IRL Press, Oxford

Hawes C, Saint-Jore CM, Brandizzi F, Zheng H, Andreeva AV (2001) Cytoplasmic illuminations in planta targeting of fluorescent proteins to cellular organelles *Protoplasma* 215 77—88

Hepler PK, Gunning BES (1998) Confocal fluorescence microscopy of plant cells *Protoplasma* 201 121—157

Herman B, Lemasters JJ, eds (1993) *Light Microscopy Emerging Methods and Applications* Academic Press, London

Lichtmann JW, Knebel W (1994) Konfokale Mikroskopie *Spektrum der Wissenschaft April 94* 78—87

Maunsbach AB, Afzelius BA (1999) *Biomedical Electron Microscopy Illustrated Methods and Interpretations* Academic Press, San Diego

McIntosh JR (2001) Electron microscopy of cells a new beginning for a new century *J Cell Biol* 153 F25—F32

Neumann KH (1995) *Pflanzliche Zell- und Gewebekulturen* Ulmer, Stuttgart

Plattner H, Zingsheim HP (1987) *Elektronenmikroskopische Methodik in der Zell- und Molekularbiologie* Gustav Fischer, Stuttgart

Rawlins DJ (1992) *Light Microscopy* BIOS Science Publishers, Oxford

Rizzuto R, Fasolato C, eds (1999) *Imaging Living Cells* Wiley, New York

Rubbi CP (1994) *Light Microscopy Essential Data* Wiley, New York

Ruzin SE (1999) *Plant Microtechnique and Microscopy* Oxford University Press, Oxford

Shotton D, ed (1993) *Electron Light Microscopy Techniques in Modern Biomedical Microscopy* Wiley-Liss, New York

Sullivan KF, Kay SA, eds (1999) *Green Fluorescent Proteins* Academic Press, London

Интернет

<http://micro.magnet.fsu.edu/primer/index.html> (Microscopy Primer, Introduction)

<http://www.accessexcellence.org/RC> (Resources der Zellbiologie)

2.2.2. Цитоплазма

Brown RC, Lemmon BE (2001) The cytoskeleton and spatial control of cytokinesis in plant life cycle *Protoplasma* 215 35—49

Brinkley W (1997) Microtubules a brief historical perspective *J Struct Biol* 118 84—86

de Ruijter NCA, Emons AMC (1999) Actin-binding proteins in plant cells *Plant Biol* 1 26—35

Downing KH, Nogales E (1998) Tubulin and microtubule structure *Curr Opin Cell Biol* 10 16—22

Howard J (2001) *Mechanics of Motor Proteins and the Cytoskeleton* Sinauer/Palgrave, Sunderland, Mass

Hyams JS, Lloyd CW (1994) *Microtubules* Wiley-Liss, New York

Joshi HC, Palevitz BA (1996) α -Tubulin and microtubule organization in plants *Trends Cell Biol* 6 41—44

Kumagai F, Hasezawa S (2001) Dynamic organization of microtubules and microfilaments

during cell cycle progression in higher plant cells *Plant Biol* 3 4—16

Lambert, A-M (1995) Microtubule-organizing centers in higher plants evolving concepts *Bot Acta* 108 535—537

McCurdy DW, Kovar DR, Staiger CJ (2001) Actin and actin-binding proteins in higher plants *Protoplasma* 215 89—104

Meagher RB, McKinney EC, Kandasamy MK (1999) Isovariant dynamics expand and buffer the responses of complex systems the diverse plant actin gene family *Plant Cell* 11 995—1005

Menzel D (1993) Chasing coiled coils intermediate filaments in plants *Bot Acta* 106 294—300

Menzel D, Vugrek O (1997) Muskelproteine in Pflanzenzellen *BIUZ* 27 195—203

Mineyuki Y (1999) The preprophase band of microtubules Its function as a cytokinetic apparatus in higher plants *Int Rev Cytol* 187 1—49

Nogales E, Wolf SG, Downing KH (1998) Structure of the $\alpha\beta$ tubulin dimer by electron crystallography *Nature* 391 199—203

Oakley BR (1995) A nice ring to the centrosome *Nature* 378 555—556

Reddy ASN (2001) Molecular motors and their functions in plants *Int Rev Cytol* 204 97—178

Shibaoka H, Nagai R (1994) The plant cytoskeleton *Curr Opin Cell Biol* 6 10—15

Stoppin-Mellet V, Peter C, Lambert AM (2000) Distribution of α -tubulin in higher plant cells cytosolic α -tubulin is part of high molecular weight complexes *Plant Biol* 2 290—296

Vale RD, Milligan RA (2000) The way things move looking under the hood of molecular motor proteins *Science* 288 88—95

Vaughn KC, Harper JDI (1998) Microtubule-organizing centers and nucleating sites in land plants *Int Rev Cytol* 181 75—149

Wasteneys GO (2000) The cytoskeleton and growth polarity *Curr Opin Plant Biol* 3 503—511

2.2.3. Клеточное ядро

Baskin TI, Cande WZ (1990) The structure and function of the mitotic spindle in flowering plants *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol* 41 277—315

Dave RK (1998) Meiotic chromosome organization and segregation in plants *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol* 49 371—395

Dean C, Schmidt R (1995) Plant genomes a current molecular description *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol* 46 395—418

Franklin AE, Cande WZ (1999) Nuclear organization and chromosome segregation *Plant Cell* 11 523—534

Gresshoff PM, ed (1994) *Plant Genome Analysis Current Topics in Plant Molecular Biology* CRC Press, Boca Raton

Grill VG (2000) Some aspects of plant karyology and karyosystematics *Int Rev Cytol* 196 131—175

Gruenbaum Y, Wilson KL, Harel A, Goldberg M, Cohen M (2000) Nuclear lamins — structural proteins with fundamental functions *J Struct Biol* 129 313—323

Heslop-Harrison JS (2000) Comparative genome organization in plants from sequence and markers to chromatin and chromosomes *Plant Cell* 12 617—635

Kipling D (1995) *The Telomere* Oxford University Press, Oxford

Knippers R (2001) *Molekulare Genetik*, 8 Aufl. Thieme, Stuttgart

Luger K, Mader AW, Richmond RK, Sargent DF, Richmond TJ (1997) Crystal structure of the nucleosome core particle at 2.8 Å resolution *Nature* 389 251—260

McIntosh JR, Koonce MP (1989) *Mitosis Science* 246 622—628

Murray A, Hunt T (1993) *The Cell Cycle* Oxford University Press, New York

Nakielnny S, Dreyfuss G (1999) Transport of proteins and RNAs in and out of the nucleus *Cell* 99 677—690

Nebenfuhr A, Frohlick JA, Staehelin LA (2000) Redistribution of Golgi stacks and other organelles during mitosis and cytokinesis in plant cells *Plant Physiol* 124 135—151

Pidoux AL, Allshire RC (2000) Centromeres getting a grip of chromosomes *Curr Opin Cell Biol* 12 308—319

Ormrod JC, Francis D, eds (1993) *Molecular and Cell Biology of the Plant Cell Cycle* Kluwer Academic Publishers, Norwell

Otegui M, Staehelin LA (2000) Cytokinesis in flowering plants more than one way to divide a cell *Curr Opin Plant Biol* 3 493—502

Oud O, Rickards G (1999) *Understanding Mitosis and Meiosis CD-ROM* Springer, Berlin

Rieger R, Michaelis A, Green M (1991) *Glossary of Genetics — classical and molecular* 5 Aufl Springer, Berlin

Rout MP, Aitchinson JD, Suprpto A, Hjertaas K, Zhao Y, Chait BT (2000) The yeast nuclear pore complex composition, architecture, and transport mechanism *J Cell Biol* 148 635—651

Ryan KJ, Wentz SR (2000) The nuclear pore complex a protein machine bridging the nucleus and cytoplasm *Curr Opin Cell Biol* 12 361—371

Schubert I (1999) Evolution von Eukaryotenchromosomen *Naturw Rundsch* 52 383—390

Seyffert W, Hrsg (1998) *Lehrbuch der Genetik* Gustav Fischer, Stuttgart

Sharp DJ, Rogers GC, Scholey JM (2000) Microtubule motors in mitosis *Nature* 407 41—47

Shaw PJ, Jordan EG (1995) The nucleolus. *Annu Rev Cell Dev Biol* 11: 93—121

Stachelin LA, Hepler PK (1996) Cytokinesis in higher plants. *Cell* 84: 821—824

Stahl FW (1987) Genetische Rekombination. *Spektrum der Wissenschaft April* 87: 98—109

Travers AW (1994) Chromatin structure and dynamics. *Bio-Essays* 16: 657—662

Vasu SK, Forbes DJ (2001) Nuclear pores and nuclear assembly. *Curr Opin Cell Biol* 13: 363—375

Wagner RP, Maguire MP, Stallings RL (1993) *Chromosomes*. Wiley-Liss, New York

Wanner G, Formanek H (2000) A new chromosome model. *J Struct Biol* 132: 147—161

West CF (1992) Enzymes and molecular mechanisms in genetic recombination. *Annu Rev Biochem* 61: 603—640

Wolf KW (1994) Die Architektur der Centromeren. *BIUZ* 24: 306—314

Wolf KW, Winking H (1994) Der synaptische Komplex. *BIUZ* 24: 30—35

Wolffe A (1998) *Chromatin: Structure and Function*, 3rd ed. Academic Press, San Diego

Zyprian E (1994) Histones in higher plants. *Progr Bot* 56: 319—331

2.2.4. Рибосомы

Ban N, Nissen P, Hansen J, Moore PB, Steitz TA (2000) The complete atomic structure of the large ribosomal subunit at 2.4 Å resolution. *Science* 289: 905—920

Cate JH, Yusupov MM, Yusupova GZ, Earnest TN, Noller HF (1999) X-ray crystal structures of 70S ribosome functional complexes. *Science* 285: 2095—2077

Cech TR (2000) The ribosome is a ribozyme. *Science* 289: 878—879

Fütterer J, Hohn T (1996) Translation in plants — rules and exceptions. *Plant Mol Biol* 32: 159—189

Hill WE, Moore PB, Dahlberg A, Schlessinger D, Garrett RA, Warner JR (1990) *The Ribosome: Structure, Function, and Evolution*. American Society of Microbiology Press, Washington DC

Wimberly BT, Brodersen DE, Demons WM Jr, Morgan-Warren RJ, Carter AP, Vornheim C, Hartsch T, Ramakrishnan V (2000) Structure of the 30S ribosomal subunit. *Nature* 407: 327—339

2.2.5. Биомембраны

Aidley DJ, Stanfield PR (1996) *Ion Channels*. Cambridge University Press, Cambridge

Moller IM, Brodelius P, eds (1996) *Plant Membrane Biology*. Clarendon Press, Oxford

Santoni V, Gerbeau P, Javot H, Maurel C (2000) The high diversity of aquaporins reveals

novel facets of plant membrane functions. *Curr Opin Plant Biol* 3: 476—481

Smallwood M, Knox JP, Bowles DJ, eds (1996) *Membranes: Specialized Functions in Plants*. BIOS Scientific Publishers, Oxford

Tanner W, Caspari T (1996) Membrane transport carriers. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol* 47: 595—626

Tyerman SD, Bohnert HJ, Maurel C, Steudle E, Smith JAC (1999) Plant aquaporins: their molecular biology, biophysics and significance for plant water relations. *J Exp Bot* 50: 1055—1071

2.2.6. Клеточные мембраны и компартменты

Bassham DC, Raikhel NV (2000) Unique features of the plant vacuolar sorting machinery. *Curr Opin Cell Biol* 12: 491—495

Battey NH, James NC, Greenland AJ, Brownlee C (1999) Exocytosis and endocytosis. *Plant Cell* 11: 643—659

Becker B, Melkonian M (1995) Intra-Golgi transport mediated by vesicles? *Bot Acta* 108: 172—173

Beevers L (1996) Clathrin-coated vesicles in plants. *Int Rev Cytol* 167: 1—35

Bethke PC, Jones RL (2000) Vacuoles and prevacuolar compartments. *Curr Opin Plant Biol* 3: 469—475

Blatt MR, Leyman B, Geelen D (1999) Molecular events of vesicle trafficking and control by SNARE proteins in plants. *NewPhytol* 144: 389—418

De DN (2000) *Plant Cell Vacuoles*. CSIRO, Collingwood

Fabry S (1996) SNAREs, Membranen und Vesikel. *Molekulare Mechanismen des intrazellulären Transports*. *BIUZ* 26: 179—186

Glick BS (2000) Organization of the Golgi apparatus. *Curr Opin Cell Biol* 12: 450—456

Hadlington JL, Denecke J (2000) Sorting of soluble proteins in the secretory pathway of plants. *Curr Opin Plant Biol* 3: 461—468

Harborne JB (2000) Arsenal for survival: secondary plant products. *Taxon* 49: 435—449

Herman EM, Larkins BA (1999) Protein storage bodies and vacuoles. *Plant Cell* 11: 601—613

Hoffmann-Thoma G (2001) Recycling and Entsorgung in der Pflanzenzelle. *Biol in unserer Zeit* 31: 313—323

Leigh RA, Sanders D, eds (1997) *The Plant Vacuole*. *Adv Bot Res*, vol 25. Academic Press, San Diego

Low PS, Chandra S (1994) Endocytosis in plants. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol* 45: 609—631

Marcote MJ, Gu F, Gruenberg J, Aniento F (2000) Membrane transport in the endocytic

pathway: animal versus plant cells. *Protoplasma* 210: 123—132

Marty F (1999) Plant vacuoles. *Plant Cell* 11: 587—599

McNiven MA (1998) Dynamitin: a molecular motor with pinchase action. *Cell* 94: 151—154

Nebenführ A, Staehelin LA (2001) Mobile factories: Golgi dynamics in plant cells. *Trends Plant Sci* 6: 160—167

Okita TW, Rogers JC (1996) Compartmentation of proteins in the endomembrane system of plant cells. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol* 47: 327—350

Olsen LJ, Harada JJ (1995) Peroxisomes and their assembly in higher plants. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol* 46: 123—146

Pishvace B, Payne GS (1998) Clathrin coats — threads laid bare. *Cell* 95: 443—446

Rothman JE (1994) Mechanisms of intracellular protein transport. *Nature* 372: 55—63

Sanderfoot AA, Raikhel NV (1999) The specificity of vesicle trafficking: coat proteins and SNAREs. *Plant Cell* 11: 629—641

Schatz G, Dobberstein B (1996) Common principles of protein translocation across membranes. *Science* 271: 1519—1526

Schekman R (1996) Polypeptide translocation: a pretty picture is worth a thousand words. *Cell* 87: 593—595

Sitte P (1997) Facts and concepts in cell compartmentation. *Progr Bot* 59: 3—45

Staehelin LA, Moore I (1995) The plant Golgi apparatus: structure, functional organization and trafficking mechanisms. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol* 46: 261—288

Tobin AK, ed (1992) *Plant Organelles. Compartmentation in Photosynthetic Cells*. Cambridge University Press, Cambridge

Webb MA (1999) Cell-mediated crystallization of calcium oxalate in plants. *Plant Cell* 11: 751—761

2.2.7. Клеточные стенки

Barceló AR (1997) Lignification in plant cell walls. *Int Rev Cytol* 176: 87—132

Baskin TI (2001) On the alignment of cellulose microfibrils by 1048 Literaturhinweise cortical microtubules: a review and a model. *Protoplasma* 215: 150—171

Brett CT (2000) Cellulose microfibrils in plants: biosynthesis, deposition, and integration into the cell wall. *Int Rev Cytol* 199: 161—199

Brett CT, Waldron K (1990) *Physiology and Biochemistry of Plant Cell Walls*. Unwin, London

Brown RM, Saxena IM, Kudlicka K (1996) Cellulose biosynthesis in higher plants. *Trends Plant Sci* 1: 149—156

Boudet AM (1998) A new view of lignification. *Trends Plant Sci* 3: 67—71

Cassab GI (1998) Plant cell wall proteins. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol* 49: 281—309

Cosgrove DJ (2000) Loosening of plant cell walls by expansins. *Nature* 407: 321—326

Delmer DP (1999) Cellulose biosynthesis: exciting times for a difficult field of study. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol* 50: 245—276

Ding B, Itaya A, Woo Y-M (1999) Plasmodesmata and cell-to-cell communication in plants. *Int Rev Cytol* 190: 251—316

Ehlers K, Kollmann R (2001) Primary and secondary plasmodesmata: structure, origin, and functioning. *Protoplasma* 216: 1—30

Frey-Wyssling A (1959) *Die pflanzliche Zellwand*. Springer, Berlin

Ghoshroy S, Larley R, Sheng J, Citovsky V (1997) Transport of proteins and nucleic acids through plasmodesmata. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol* 48: 27—50

Holloway PJ, Wattendorf J (1987) Cutinized and suberized cell walls. In: Vaughn KC et al., eds, *CRC Handbook of Plant Cytochemistry* vol II, pp 1—35. CRC Press, Boca Raton, Florida

Kerstins G, ed (1996) *Plant Cuticles: An Integrated Functional Approach*. BIOS Scientific Publishers, Oxford

Kollmann R (1992) Zellkommunikationen bei Transplantationen an Pflanzen. *BIUZ* 22: 264—273

Levy S, Staehelin LA (1992) Synthesis, assembly and function of plant cell wall macromolecules. *Curr Opin Cell Biol* 4: 856—862

Lewis NG, Yamamoto E (1990) Lignin: occurrence, biogenesis and biodegradation. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol* 41: 455—496

Lucas WJ (1995) Plasmodesmata: intercellular channels for macromolecular transport in plants. *Curr Opin Cell Biol* 7: 673—680

McQueen-Mason SJ, Rochange F (1999) Expansins in plant growth and development: an update on an emerging topic. *Plant Biol* 1: 19—25

Pickard BG, Beachy RN (1998) Intercellular connections are developmentally controlled to help move molecules through the plant. *Cell* 98: 5—8

Post-Breitenmiller D (1996) Biochemistry and molecular biology of wax production in plants. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol* 47: 405—430

Schindler T (1993) Das neue Bild der Zellwand. *BIUZ* 23: 113—120

Tsekos I (1999) The sites of cellulose synthesis in algae: diversity and evolution of cellulose-synthesizing enzyme complexes. *J Phycol* 35: 635—655

Whetten RW, MacKay JJ, Sederoff RR (1998) Recent advances in understanding lignin biosynthesis. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol* 49: 585—609

2.2.8. Митохондрии

Bauer MF, Hofmann S, Neupert W, Brunner M (2000) Protein translocation into mitochondria: the role of TIM complexes. *Trends Cell Biol* 10: 25–31

Chen XJ, Clark-Walker GD (1999) The petite mutation in yeasts: 50 years on. *Int Rev Cytol* 194: 197–238

Douce R (1985) *Mitochondria in Higher Plants*. Academic Press, Orlando

Fillingame RH (1999) Molecular rotary motors. *Science* 286: 1687–1688

Herrmann RG, ed (1992) *Cell Organelles*. Springer, Wien

Mackenzie S, McIntosh L (1999) Higher plant mitochondria. *Plant Cell* 11: 571–585

McCabe TC, Daley D, Whefan J (2000) Regulatory, developmental and tissue aspects of mitochondrial biogenesis in plants. *Plant Biol* 2: 121–135

Nicastrò D, Frangakis AS, Typke D, Baumeister W (2000) Cryoelectron tomography of *Neurospora* mitochondria. *J Struct Biol* 129: 48–56

Schulz GE (1996) Porins: general to specific, native to engineered passive pores. *Curr Opin Struct Biol* 6: 485–90

Schuster W, Brennicke A (1994) The plant mitochondrial genome. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol* 45: 61–78

2.2.9. Пластиды

Ball S, Guan H-P, James M, Myers A, Keeling P, Mouille G, Buléon A, Colonna P, Preiss J (1996) From glycogen to amylopectin: a model for the biogenesis of the starch granule. *Cell* 86: 349–352

Chen X, Schnell DJ (1999) Protein import into chloroplasts. *Trends Cell Biol* 9: 222–227

Cline K (2000) Gateway to the chloroplast. *Nature* 403: 148–149

Deruere J, Römer S, d'Harlingue A, Backhaus RA, Kuntz M, Camara B (1994) Fibril assembly and carotenoid overaccumulation in chromoplasts: a model for supramolecular lipoprotein structures. *Plant Cell* 6: 119–133

Douce R, Joyard J (1990) Biochemistry and function of the plastid envelope. *Annu Rev Cell Biol* 6: 173–216

Gray JC, Sullivan JA, Hibberd JM, Hansen MR (2001) Stromules: mobile protrusions and interconnections between plastids. *Plant Biol* 3: 223–233

Gunning BES (2001) Membrane geometry of 'open' prolamellar bodies. *Protoplasma* 215: 4–15

Haucke V, Schatz G (1997) Import of proteins into mitochondria and chloroplasts. *Trends Cell Biol* 7: 103–106

Herrmann RG, ed (1992) *Cell Organelles*. Springer, Wien

Kiessling J, Kruse S, Rensing SA, Harter K, Decker EL, Reski R (2000) Visualization of a cytoskeleton-like FtsZ network in chloroplasts. *J Cell Biol* 151: 945–950

Kirk JTO, Tilney-Bassett RAE (1978) *The Plastids*, 2nd ed. Elsevier, Amsterdam

Kuroiwa T, Kuroiwa H, Sakai A, Takahashi H, Toda K, Itoh R (1998) The division apparatus of plastids and mitochondria. *Int Rev Cytol* 181: 1–41

Ljubešić N, Wrischer M, Devidé Z (1991) Chromoplasts — the last stages in plastid development. *Int J Dev Biol* 35: 251–258

Parthier B (1988) Gerontoplasts — the yellow end in the ontogenesis of chloroplasts. *Endocyt Cell Res* 5: 163–190

Pyke K (1998) Plastid division: the origin of replication. *Plant Cell* 10: 1971–1972

Pyke KA (1999) Plastid division and development. *Plant Cell* 11: 549–556

Schatz G, Dobberstein B (1996) Common principles of protein translocation across membranes. *Science* 271: 1519–1526

Schleiff E, Soil J (2000) Travelling of proteins through membranes: translocation into chloroplasts. *Planta* 211: 449–456

Schnell DJ (1998) Protein targeting to the thylakoid membrane. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol* 49: 97–126

Sitte P, Falk H, Liedvogel B (1980) Chromoplasts. In: Czygan F-C, ed, *Pigments in Plants*, 2nd ed, pp 117–148. Gustav Fischer, Stuttgart

Smith AM, Denyer K, Martin C (1997) The synthesis of the starch granule. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol* 48: 67–87

Wehrmeyer W (1964) Zur Entstehung der Grana durch Membranüberschiebung. *Planta* 63: 13–30

2.3. Строение клетки у прокариот

DeRosier DJ (1998) The turn of the screw: the bacterial flagellar motor. *Cell* 93: 17–20

Drews G (1992) Intracytoplasmatic membranes in bacterial cells: organization, function and biosynthesis. In: Mohan S, Dow C, Coles JA, eds, *Prokaryotic Structure and Function: A New Perspective*, pp 249–274. Cambridge University Press, Cambridge

Erickson HP (1997) FtsZ, a tubulin homologue in prokaryote cell division. *Trends Cell Biol* 7: 362–367

Fritsche W (2002) *Mikrobiologie*, 3. Aufl. Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg

Jensen RB, Shapiro L (1999) Chromosome segregation during the prokaryotic cell division cycle. *Curr Opin Cell Biol* 11: 726–731

Lengeler JW, Drews G, Schlegel HG, eds (1999) *Biology of the Prokaryotes* Thieme, Stuttgart

Madigan MT, Martinko JM, Parker J (2000) *Mikrobiologie Spektrum Akademischer Verlag*, Heidelberg

Pinevich AV (1997) Intracytoplasmic membrane structures in bacteria *Endocyt Cell Res* 12 9–40

Rothfield LI, Justice SS (1997) Bacterial cell division the cycle of the ring *Cell* 88 581–584

Samatey FA, Imada K, Nagashima S, Vonderviszt F, Kumasaka T, Yamamoto M, Namba K (2001) Structure of the bacterial flagellar protofilament and implications for a switch for supercoiling *Nature* 410 331–337

Schmitt R (1997) Molekulare Propeller Bakteriengeißeln und ihr Antrieb *BIUZ* 27 40–47

Schulz HN, Brinkhoff T, Ferdelman G, Marine MH, Teske A, Jørgensen BB (1999) Dense populations of a giant sulfur bacterium in namibian shelf sediments *Science* 284 493–495

Sogin ML (1993) Giants among the prokaryotes *Nature* 362 207

van den Ent F, Amos LA, Lowe J (2001) Prokaryotic origin of the actin cytoskeleton *Nature* 413 39–44

2.4. Эндосимбиотическая теория и гидрогенная гипотеза

Doolittle WF (1998) A paradigm gets shifty *Nature* 392 15–16

Gray MW (1992) The endosymbiont hypothesis revisited *Int Rev Cytol* 141 233–357

Maier U-G, Hofmann CJB, Sitté P (1996) Die Evolution von Zellen *Naturwissenschaften* 83 103–112

Martin W, Muller M (1998) Schwitzte Wasserstoff den ersten Eukaryoten zusammen? *Spektrum der Wissenschaft* Juli 98 18–20

Nobles DR, Romanowicz DK, Brown RM, Jr (2001) Cellulose in cyanobacteria *Origin of vascular plant cellulose synthase?* *Plant Physiol* 127 529–542

Reeve JN, Sandman K, Daniels CJ (1997) Archaeal histones, nucleosomes, and transcription initiation *Cell* 89 999–1002

Schenk HEA, Herrmann RG, Jeon KW, Muller NE, Schwemmler W, eds (1997) *Eukaryotism and Symbiosis* Springer, Berlin

Sitté P (1993) Symbiogenetic evolution of complex cells and complex plastids *Eur J Protistol* 29 131–143

Wagner E, Normann J, Greppin H, Hackstein JHP, Herrmann RG, Kowallik KV, Schenk HEA, Seckbach J, eds (1999) *Endocytobiology VII* Geneva Univ Press, Genf

ГЛАВА 3 ТКАНИ ПОБЕГОВЫХ РАСТЕНИЙ

Armstrong W (1979) Aeration in higher plants *Adv Bot Res* 7 226–332

Behnke H-D (1990) Siebelemente *Naturwissenschaften* 77 1–11

Behnke H-D, Sjolund RD, eds (1990) *Sieve Elements – Comparative Structure, Induction and Development* Springer, Berlin

Bowes BG (2001) *Farbatlas Pflanzenanatomie* Parey, Berlin

Carlquist S (2001) *Comparative Wood Anatomy 2nd ed* Springer, Berlin

Clark SE (1997) Organ formation at the vegetative shoot meristem *Plant Cell* 9 1067–1076

Esau K (1969) *Pflanzenanatomie* Gustav Fischer, Stuttgart

Eschrich W (1976) *Strasburgers Kleines Botanisches Praktikum für Anfänger*, 17 Aufl Gustav Fischer, Stuttgart

Eschrich W (1995) *Funktionelle Pflanzenanatomie* Springer, Berlin

Fahn A (1990) *Plant Anatomy*, 4th ed Pergamon Press, Oxford

Fukuda H (1996) Xylogenesis initiation, progression, and cell death *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol* 47 299–325

Gallagher K, Smith LG (1997) Asymmetric cell division and cell fate in plants *Curr Opin Cell Biol* 9 842–848

Goldberg RB, de Parva G, Yadegari R (1994) Plant embryogenesis zygote to seed *Science* 266 605–614

Haberlandt G (1924) *Physiologische Pflanzenanatomie* 6 Aufl Engelmann, Leipzig

Jurzitza G (1987) *Anatomie der Samenpflanzen* Thieme, Stuttgart

Kaussmann B, Schiewer U (1989) *Funktionelle Morphologie und Anatomie der Pflanzen* Gustav Fischer, Stuttgart

Kerstetter RA, Hake S (1997) Shoot meristem formation in vegetative development *Plant Cell* 9 1001–1010

Laux T, Jurgens G (1997) Embryogenesis a new start in life *Plant Cell* 9 989–1000

Lyndon RF (1998) *The Shoot Apical Meristem Its Growth and Development* Cambridge University Press, New York

Mauseth JD (1988) *Plant Anatomy* Benjamin/Cummings, Menlo Park, California

Meijer M, Murray JAH (2001) Cell cycle controls and the development of plant form *Curr Opin Plant Biol* 4 44–49

Meyerowitz EM (1997) Genetic control of cell division patterns in developing plants *Cell* 88 299–308

- Neinhuis C, Barthlott W (1997) Characterization and distribution of water-repellent, self-cleaning plant surfaces *Ann Bot* 79 667—677
- Niklas KJ (1992) *Plant Biomechanics an engineering approach to plant form and function* University of Chicago Press, Chicago
- Niklas KJ (1999) A mechanical perspective on foliage leaf form and function *New Phytol* 143 19—31
- Nultsch W, Ruffer U (1995) *Mikroskopisch-botanisches Praktikum*, 10 Aufl Thieme, Stuttgart
- Oparka KJ, Turgeon R (1999) Sieve elements and companion cells — traffic control centres of the phloem *Plant Cell* 11 739—750
- Post-Bettenmiller D (1996) Biochemistry and molecular biology of wax production in plants *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol* 47 405—430
- Romberger JA, Hejnowicz Z, Hill JF (1993) *Plant Structure function and development* Springer, Berlin
- Scheres B, Benfey PN (1999) Asymmetric cell division in plants *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol* 50 505—537
- Schiefelbein JW, Masucci JD, Wang H (1997) Building a root the control of patterning and morphogenesis during root development *Plant Cell* 9 1089—1098
- Schreiber L, Breiner H-W, Riederer M, Duggelin M, Guggenheim R (1994) The Casparian strip of *Clivia miniata* Reg roots isolation, fine structure and chemical nature *Bot Acta* 107 353—361
- Sell J, Zimmermann T (1997) Werkstoff Holz *Spektrum der Wissenschaft* April 97 86—102
- Speck T, Rowe NP (1999) A quantitative approach for analytically defining size, growth, form and habit in living and fossil plants In Kurmann MH, Hemsley AR, eds, *The Evolution of Plant Architecture*, pp 447—479 Royal Botanical Garden, Kew
- Carlquist S, Cutler DF, Fink S, Ozenda P, Roth I, Ziegler H, eds (2 Aufl seit 1953) *Handbuch der Pflanzenanatomie* Borntraeger, Berlin
- Dickison WC (1993) Comparative morphology, anatomy, and function of the stem and root of the flowering plants *Progr Bot* 55 39—58
- Esau K (1969) *Pflanzenanatomie* Gustav Fischer, Stuttgart
- Franke W (1997) *Nutzpflanzenkunde*, 6 Aufl Thieme, Stuttgart
- Fukuda H (1996) Xylogenesis initiation, progression, and cell death *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol* 47 299—325
- Glaubrecht M (1999) Mangrove — tropische Gezeitenwälder *Naturw Rundschaу* 52 264—271
- Hagemann W (1984) *Die Bauplane der Pflanzen*, 3 Aufl Selbstverlag, Heidelberg
- Hall BK, ed (1994) *Homology The Hierarchical Basis of Comparative Biology* Academic Press, San Diego, California
- Haszprunar G (1992) The types of homology and their significance for evolutionary biology and phylogenetics *J Evol Biol* 5 13—24
- Hudson A (2000) Development of symmetry in plants *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol* 51 349—370
- Jean RV (1994) *Phyllotaxis* Cambridge University Press, Cambridge
- Luttge U (1983) Ecophysiology of carnivorous plants In *Encycl Plant Physiol*, vol 12C, pp 489—517 Springer, Berlin
- Ma H, dePamphilis C (2000) The ABCs of floral evolution *Cell* 101 5—8
- McCully ME (1999) Roots in soil unearthing the complexities of roots and their rhizospheres *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol* 50 695—718
- Natho G, Muller C, Schmidt H (1990) *Morphologie und Systematik der Pflanzen* (Wörterbücher der Biologie) 2 Bände Gustav Fischer, Stuttgart
- Raghavan V (2000) *Developmental Biology of Flowering Plants* Springer, Berlin
- Rauh W (1994) *Morphologie der Nutzpflanzen*, 2 Aufl Quelle & Meyer, Heidelberg
- Richter PH, Schraner R (1978) *Leaf arrangement Geometry*
- Rudall P (1995) *Anatomy of Flowering Plants*, 2nd ed Cambridge University Press, Cambridge
- Sattelmacher B (2000) The apoplast and its significance for plant mineral nutrition *New Phytol* 149 167—192
- Sinha N (1999) Leaf development in angiosperms *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol* 50 419—446
- Sitte P (1984) Symmetrien bei Organismen *BIUZ* 14 161—170

ГЛАВА 4 МОРФОЛОГИЯ И АНАТОМИЯ КОРМОФИТОВ

- Bell AD (1994) *Illustrierte Morphologie der Blütenpflanzen* Ulmer, Stuttgart
- Bowes BG (2001) *Farbatlas Pflanzenanatomie* Parey, Berlin
- Braun HJ (1992) *Bau und Leben der Baume*, 3 Aufl Rombach, Freiburg i Br
- Braune W, Leman A, Taubert H (1999) *Pflanzenanatomisches Praktikum I Zur Einführung in die Anatomie der Samenpflanzen*, 8 Aufl Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg
- Breuer G (2000) *Lebensraum und Wurzeltiefe* *Naturw Rundschaу* 53 94—95

Steubing L, Schwantes HO (1992) *Okologische Botanik* 3 Aufl Quelle & Meyer, Heidelberg

Stedle E (2000) Water uptake by roots effects of water deficit *J Exp Bot* 51 1531—1542

Sussex IM, Kerk NM (2001) The evolution of plant architecture *Curr Opin Plant Biol* 4 33—37

Troll W (1937, 1967) *Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen* 3 Teile Borntraeger, Berlin, Neudruck mit Register Koeltz, Königstein/Taunus

Troll W (1954, 1957) *Praktische Einführung in die Pflanzenmorphologie*, 2 Bände Gustav Fischer, Jena

Vogellehner D (1981) *Bauplane der Pflanzen* Herder, Freiburg

ГЛАВА 5 ПРИНЦИПЫ СТРОЕНИЯ ТАЛЛОФИТОВ

Bold HC, Alexopoulos L, Delevoras T (1980) *Morphology of Plants and Fungi*, 4th ed Harper & Row, New York

Braune W, Leman A, Taubert H (1999) *Pflanzenanatomisches Praktikum II Zur Einführung in den Bau, die Fortpflanzung und Ontogenie der niederen Pflanzen, der Bakterien und der Pilze*, 4 Aufl Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg

Esser K (2000) *Kryptogamen 1, Cyanobakterien, Algen, Pilze, Flechten*, 3 Aufl Springer, Berlin

Esser K (1992) *Kryptogamen 2, Moose, Farne* Springer, Berlin

Frahm J-P (2001) *Biologie der Moose* Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg

Margulis L, Corliss JO, Melkonian M, Chapman DJ, McKhann HI (1989) *Handbook of Protoctista* Jones and Bartlett, Boston

Proctor MCF (2000) Mosses and alternative adaption to life on land *New Phytol* 148 1—6

Rasbach K, Rasbach H, Wilmanns O (1976) *Die Farnpflanzen Zentraleuropas*, 2 Aufl Gustav Fischer, Stuttgart

Richardson DHS (1981) *The Biology of Mosses* Blackwell, Oxford

Round FE (1975) *Biologie der Algen Eine Einführung* 2 Aufl Thieme, Stuttgart

van den Hoek C, Mann DC, Jahns HJ (1996) *Algae An Introduction to Phycology* Cambridge University Press, Cambridge

Throm G (1997) *Biologie der Kryptogamen I Bakterien — Pilze - Flechten, II Algen — Moose* Haag & Herchen, Frankfurt/M

Fortschritte der Botanik/Progress in Botany (1931 ff) Springer, Berlin

Annual Reviews of Plant Physiology (1950—1987) Annual Reviews Inc, Palo Alto

Annual Reviews of Plant Physiology and Plant Molecular Biology (1988 ff) Annual Reviews Inc, Palo Alto

Plant Physiology (1960—1991) Steward FC, ed, 10 vols Academic Press, New York

Учебники

Alberts B, Bray D, Lewis J, Ruff M, Roberts K, Watson JD (1997) *Molekularbiologie der Zelle*, 3 Aufl, 1 korr Nachdrack VCH, Weinheim

Buchanan BB, Grussem W, Jones RL (2000) *Biochemistry and Molecular Biology of Plants* American Society of Plant Physiologists Press, Rockville, Maryland

Cooper GM (2000) *The Cell A Molecular Approach*, 2nd ed ASM Press, Washington

Larcher W (1994) *Okophysiologie der Pflanzen*, 5 Aufl Ulmer, Stuttgart

Lengeler JW, Drews G, Schlegel HG, eds (1999) *Biology of the Prokaryotes* Thieme, Stuttgart

Libbert E (1993) *Lehrbuch der Pflanzenphysiologie*, 5 Aufl Gustav Fischer, Jena

Lodish H, Berk A, Zipurski SL, Matsudara P, Baltimore H, Darnell J (2000) *Molecular Cell Biology*, 4th ed WH Freeman, New York

Luttge U, Kluge M, Bauer G (1999) *Botanik*, 3 Aufl VCH, Weinheim

Schopfer P, Brennicke A (1999) *Pflanzenphysiologie*, 5 Aufl Springer, Berlin

Taiz L, Zeiger E (2000) *Physiologie der Pflanzen* Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg

Список сокращений

A/A — аденин	IAA/ИУК — индол-3-уксусная кислота
A_{max} — максимальная ассимиляция (CO_2)	kb, kbp/т.п.н. — килобазы, тысячи нуклеотидных пар
ABA/АБК — абсцизовая кислота	kDa/кДа — килодальтон
ADP/АДФ — аденозиндифосфат	КТР — короткодневное растение
AMP/АМФ — аденозинмонофосфат	LAI/ИЛП — индекс листовой поверхности
ATP/АТФ — аденозинтрифосфат	LAR — отношение листовой поверхности к общему весу растения
bp/п.н. — пар нуклеотидов (п.н.)	LHC — светособирающий комплекс
C/Ц — цитозин	LTP — длиннодневное растение
SAM — кислотный метаболизм <i>Cra-ssulaceae</i>	M — молярность
cAMP/цАМФ — циклический аденозинмонофосфат	M_r — относительная масса молекулы
cDNA/кДНК — сору-ДНК	mRNA/мРНК — матричная РНК
см — сантиметры	mtDNA/мтДНК — митохондриальная ДНК
CS — пояска Каспари	МТОС/ЦОМТ — центр организации микротрубочек
d — 2'-дезоксид(рибо)-	$\text{NAD}^+/\text{НАД}^+$ — никотинамидаденидинуклеотид (окисленный)
Da/Да — дальтон	$\text{NADH}/\text{НАДН}$ — никотинамидаденидинуклеотид (восстановленный)
DIC — контраст дифференциальной интерференции	$\text{NADP}^+/\text{НАДФ}^+$ — никотинамидаденидинуклеотидфосфат (окисленный)
DNA/ДНК — дезоксирибонуклеиновая кислота	$\text{NADPH}/\text{НАДФН}$ — никотинамидаденидинуклеотидфосфат (восстановленный)
DNase/ДНКаза — дезоксирибонуклеаза	NMR/ЯМР — ядерно-магнитный резонанс
dNTP — дезоксинуклеозидтрифосфат	NOR — область ядрышкового организатора
DR — темно-красный (синоним дальний красный)	NPC — комплекс ядерной поры
dsDNA — двуцепочечная ДНК	NPP — нетто-первичная продукция
EM — электронный микроскоп	NTP — нуклеозидтрифосфат
EMS — этилметансульфонат	PAGE/ПААГ — полиакриламидный гелевый электрофорез
ER/ЭР — эндоплазматический ретикулум (ЭР)	PAR/ФАР — фотосинтетически активная радиация
FAD/ФАД — флавинаденидинуклеотид (окисленный)	PCR/ПЦР — полимеразная цепная реакция
$\text{FADH}_2/\text{ФАДН}_2$ — флавинаденидинуклеотид (восстановленный)	PEP/ФЕП — фосфоенолпируват
g — диффузионная проводимость	PFD — плотность потока фотонов
G/Г — гуанин	
GA/ГК — гиббереллин А	
GFP — протеин, флуоресцирующий зеленым светом	
GTP/ГТФ — гуанозинтрифосфат (ГТФ)	
GUS — β -глюкуронидаза	
hnRNA/гяРНК — гетерогенная ядерная РНК	
HPLC/ВЖХ — жидкостная хроматография высокого давления	
HR — светло-красный	

PS/ФС	— фотосистема	sER	— гладкий эндоплазматический ретикулум
Ψ	— водный потенциал («пси»)	SLA	— специфическая листовая поверхность
ptDNA/птДНК	— пластидная ДНК	snDNA/мяДНК	— малая ядерная ДНК
cpDNA/хлДНК	— хлоропластная ДНК	SRP	— частица распознавания сигнала
R	— дыхание	ssDNA	— одноцепочечная ДНК
REM	— растровый электронный микроскоп	T/T	— тимин (частично также температура)
rER	— гранулярный эндоплазматический ретикулум	TEM	— трансмиссионный электронный микроскоп
RNA/РНК	— рибонуклеиновая кислота	TF	— фактор транскрипции
RNase/РНаза	— рибонуклеаза	Tr	— транспирация
RQ	— дыхательный индекс	tRNA/тРНК	— транспортная РНК
rRNA/рРНК	— рибосомальная РНК	U/У	— урацил
RubisCO	— рибулозо-1,5-бифосфат-карбоксилаза/оксигеназа	VP	— точка роста
RubP	— рибулозо-1,5-бифосфат		
S	— единица Сведберга		
SAM	— апикальная меристема побега		

ЕДИНИЦЫ И СИМВОЛЫ

СИ—SI (Système International d'Unités): Основные единицы и символы

Величина	Наименование	Обозначение международное/ русское	Величина	Наименование	Обозначение международное/ русское
Сила электрического тока (I)	ампер	A/A	Количество вещества (N)	моль	mol/моль
Длина (L)	метр	m/м	Температура (T)	кельвин	K/K
Сила света (J)	кандела	cd/кл	Время (t)	секунда	s/c
Масса (M)	килограмм	kg/кг			

Важные производные единицы СИ

Величина	Наименование	Обозначение международное/ русское	Эквивалент в единицах СИ
Давление	паскаль	Pa/Па	$1 \text{ Pa} = 1 \text{ N m}^{-2} = 1 \text{ kg m}^{-1} \text{ s}^{-2}$ $1 \text{ Па} = 1 \text{ Н/м}^2 = 1 \text{ кг/(м c}^2)$
Электрический заряд	кулон	C/Кл	$1 \text{ C} = 1 \text{ A s} = 1 \text{ J V}^{-1}$ $1 \text{ Кл} = 1 \text{ А c} = 1 \text{ Дж/В}$
Электрическое напряжение	вольт	V/В	$1 \text{ V} = 1 \text{ J A}^{-1} \text{ s}^{-1} = 1 \text{ W A}^{-1}$ $1 \text{ В} = 1 \text{ Дж/А c} = 1 \text{ Вт/А}$
Электрическое сопротивление	ом	Ω /Ом	$1 \Omega = 1 \text{ m}^2 \text{ kg s}^{-3} \text{ A}^{-2}$ $1 \text{ Ом} = 1 \text{ м}^2 \text{ кг/(с}^3 \text{ А}^2)$
Энергия, работа, количество теплоты	джоуль электронвольт	J/Дж eV/эВ	$1 \text{ J} = 1 \text{ W s} = 1 \text{ kg m}^2 \text{ s}^{-2}$ $1 \text{ Дж} = 1 \text{ Вт c} = 1 \text{ кг м}^2/\text{с}^2$ $1 \text{ eV} = 1,602 \cdot 10^{-19} \text{ J}$ $1 \text{ эВ} = 1,602 \cdot 10^{-19} \text{ Дж}$
Поглощенная доза излучения (ионизирующее излучение)	грэй	Gy/Гр	$1 \text{ Gy} = 1 \text{ J kg}^{-1} = 1 \text{ m}^2 \text{ s}^{-2}$ $1 \text{ Гр} = 1 \text{ Дж/кг} = 1 \text{ м}^2/\text{с}^2$
Частота	герц	Hz/Гц	$1 \text{ Hz} = 1 \text{ s}^{-1}$ $1 \text{ Гц} = 1/\text{c}$
Каталитическая активность (энзимы)	катал	kat/кат	$1 \text{ kat} = 1 \text{ mol s}^{-1}$ $1 \text{ кат} = 1 \text{ моль/с}$
Сила	ньютон	N/Н	$1 \text{ N} = 1 \text{ kg m s}^{-2}$ $1 \text{ Н} = 1 \text{ кг м/с}^2$
Мощность, поток излучения	ватт	W/Вт	$1 \text{ W} = 1 \text{ kg m}^2 \text{ s}^{-3}$ $1 \text{ В} = 1 \text{ кг м}^2/\text{с}^3$
Освещенность	люкс	lx/лк	$1 \text{ lx} = 1 \text{ lm m}^{-2}$ $1 \text{ лк} = 1 \text{ лм/м}^2$
Световой поток	люмен	lm/лм	$1 \text{ lm} = 1 \text{ cd sr}^{-1}$ (sr = стерадиан) $1 \text{ лм} = 1 \text{ кл/ср}$
Радиоактивность	беккерель	Bq/Бк	$1 \text{ Bq} = 1 \text{ s}^{-1}$ $1 \text{ Бк} = 1/\text{c}$

Единицы фотохимически действующего излучения

Величина	Эквивалент в единицах СИ	Величина	Эквивалент в единицах СИ
Лучистая экспозиция	J m^{-2} Дж/м ²	Световая энергия	lm s лм с
Плотность потока излучения	$\text{J m}^{-2} \text{s}^{-1} = \text{W m}^{-2}$ Дж/м ² с = Вт/м ²	Плотность потока квантов (фотонов)	mol m^{-2} моль/м ²
Количество энергии	J Дж	Поток квантов (фотонов)	$\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ моль/(м ² с)
Поток энергии	J s^{-1} Дж/с	Скорость тока квантов (фотонов)	mol s^{-1} моль/с
Плотность световой энергии	lm m ⁻² s лм с/м ²		

Единицы процессов транспорта, роста и движения

Величина	Эквивалент в единицах СИ
Транспортный поток	
Интенсивность (J)	$\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ или $\text{m}^3 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1} = \text{m s}^{-1}$ моль/(м ² с) или м ³ /(м ² с) = м/с
Поток (J)	mol s^{-1} или $\text{m}^3 \text{s}^{-1}$, моль/с или м ³ /с
Рост, движение	
Скорость (v)	m s^{-1} м/с

Часто используемые единицы в физиологии (не содержащиеся в СИ)

Величина	Наименование	Обозначение международное/русское	Эквивалент в единицах СИ
Давление (p)	бар	bar/бар	1 bar = 10 ⁵ Pa = 10 ⁵ N m ⁻² 1 бар = 10 ⁵ Па = 10 ⁵ Н/м ²
Масса (m)	грамм	g/г	1 g = 10 ⁻³ kg 1 г = 10 ⁻³ кг
	тонна	t/т	1 t = 10 ³ kg 1 т = 10 ³ кг
Молярная масса	грамм/моль	g/mol г/моль	1 g mol ⁻¹ = 10 ⁻³ kg mol ⁻¹ 1 г/моль = 10 ⁻³ кг/моль
Константа седиментации	сведберг	S/S	1 S = 10 ⁻¹³ s 1 S = 10 ⁻¹³ с
Концентрация количества вещества			
Молярность	моль/литр	M/M	$\text{mol l}^{-1} = \text{mol dm}^{-3}$ моль/л = моль/дм ³
Моляльность	моль/кг		mol kg^{-1} моль/кг
Осмоляльность	моль осмотически действующих частиц на килограмм раствора (воды)		osmol kg^{-1} моль/кг

Окончание

Величина	Наименование	Обозначение международное/ русское	Эквивалент в единицах СИ
(Молекулярная) масса частиц	дальтон	Da/Да	1 Da = 1,6605 · 10 ⁻²⁷ kg 1 Da = 1,6605 · 10 ⁻²⁷ кг
Температура (Т)	градус Цельсия	°C/°C	0°C = 273,15 K 0°C = 273,15 K
Объем (V)	литр	л/л	1 л = 10 ⁻³ м ³ = 1 dm ³ 1 л = 10 ⁻³ м ³ = 1 дм ³
Время (t)	минута	мин/мин	1 мин = 60 s
	час	h/ч	1 мин = 60 с 1 h = 3 600 s
	сутки	d/сут	1 ч = 3 600 с 1 d = 86 400 s
	год	a/год	1 сут = 86 400 с

Коэффициенты пересчета для больше не разрешенных единиц

Величина	Наименование	Обозначение международное/ русское	Пересчет в единицы СИ
Давление	атмосфера	atm/атм	1 atm (760 mm Hg) = 101 325 Pa = 1,013 bar
	торр	torr/торр	1 атм (760 мм рт ст) = 101 325 Па = 1,013 бар 1 torr = 101 325 Па / 760 = 133,3 Па 1 торр = 101 325 Па / 760 = 133,3 Па
Энергия	эрг	erg/эрг	1 erg = 10 ⁻⁷ J
	калория	cal/кал	1 эрг = 10 ⁻⁷ Дж 1 cal = 4,1868 J 1 кал = 4,1868 Дж
Доза энергии	рад	rd/рад	1 rd = 0,01 J kg ⁻¹ 1 рад = 0,01 Дж/кг
Доза ионов	рентген	r/P	1 r = 2,58 · 10 ⁻⁴ C kg ⁻¹ 1 P = 2,58 · 10 ⁻⁴ Кл/кг
Длина	ангстрем	Å	1 Å = 10 ⁻¹⁰ m = 10 ⁻¹ nm 1 Å = 10 ⁻¹⁰ м = 10 ⁻¹ нм
Количество кван- тов (фотонов)	эйнштейн	E	1 E = 1 mol квантов (фотонов) 1 E = 1 моль квантов (фотонов)
Радиоактивность	кюри	Ci/Ки	1 Ci = 3,77 · 10 ¹⁰ Bq 1 Ки = 3,77 · 10 ¹⁰ Бк

Кратные доли единиц (приставки)*

пета- (P/П)	10 ¹⁵	гекто- (h/г)	10 ²	микро- (μ/мк)	10 ⁻⁶
тера- (T/Т)	10 ¹²	дека- (da/да)	10 ¹	нано- (n/н)	10 ⁻⁹
гига- (G/Г)	10 ⁹	деци- (d/д)	10 ⁻¹	пико- (p/п)	10 ⁻¹²
мега- (M/М)	10 ⁶	санти- (c/с)	10 ⁻²	фемто- (f/ф)	10 ⁻¹⁵
кило- (k/к)	10 ³	милли- (m/м)	10 ⁻³	атто- (a/а)	10 ⁻¹⁸

* Для предотвращения ошибок при расчетах рекомендуется использование степеней

Предметный указатель

- Абиогенность 26
Абсорбция 301
Автолиз 148
Автомат ноймановский (клеточный) 25
Агава 203
Агликон 65
Адгезия 71
Аденин 46
Аденозинмонофосфат 46
Аденозиндифосфат 46, 130, 169
Аденозинтрифосфат (АТФ) 46, 47, 86, 88, 89, 94—130, 133, 166, 169, 171, 188
АТФаза 83, 113, 142
— протонная 58
АТФ-синтаза 130
Аквапорины 132
Аккрустация 163, 164
Аконема 97, 99
Акротония 258
Активность дифференциальная 101
Актин 61, 62, 89, 91, 94, 95, 130, 182
Актиностелла 270, 309, 310
Алейрон 147
Алкалоиды 88, 130, 146, 222
Аллели 117, 121—123
Аллелофизиология 36
Аллоризия 308
Альдозы 63, 65
Амеба 185
Амилаза 43, 176, 147
Амилоза 68, 175
Амилопласт 148, 175, 176, 196, 268
Амилопектин 67—69, 175, 176
Аминоацил-гРНК-синтетаза 125
Аминогруппа 45, 55
Аминокислота 45, 53—59, 61, 88, 91, 92, 96, 101, 108, 124, 125, 127, 280
Анабиоз 318
Анаболизм 23
Аналогия 230, 231, 233, 325
Анатомия 34, 36, 230, 295, 309
Анафаза 112—118, 120, 121
— митоза 105, 109, 110
Анаэроб факультативный 168
Анаэробность 168, 181
Анизофилия 299
Аномеры 64, 65
Антеридии 327
Антеридиофоры 327
Антибиотики 123, 182
Антиклинальность 194, 211
Антикодон 53, 124, 125
Антоциан 201
Апекс 85, 190, 191, 194, 260
Апертура 205, 206
Апопласт 133, 211, 212, 222
Апоптоз 210, 219
Аппарат веретена 109, 115, 117, 182
Аппарат Гольджи 83, 98, 115, 126, 130, 133, 137—139, 140, 158, 222
Аппарат жгутиковый 94
Аппарат устьичный 198, 205, 206
Арабинаны 150
Арабиногалактан 150
Арабиноглюкан 153
Ареол 291, 292
Ароморфозы 27
Архебактерии (архей) 21, 27, 28, 125, 182
— метаногенные 188
Архегонии 327
Архегониофоры 327
Архей 25
Археозои 188
Архность 316
Аскомицеты 122
Ассимилятор 288
Ассимиляция 23, 289
— углерода 21
Атактостелла 275, 310
Ауксин 273
Аутэкология 36
Ацетилхолин 207
Аэренхима 201
Базидиомицеты 116, 122
Базипластии 294
Базитония 258
Бактерии 21, 27, 29, 52, 68, 97, 104, 125, 169, 175, 180—182, 185, 187
— азотфиксирующие 315
— граммотрицательные 181, 185
— грамположительные 179, 183

- эндосимбиотические 153
- Бактериология 36
- Бактериофаги 29
- Бактериохлорофилл 181
- Бактороиды 315
- Бальзам 224
- Белок — 126, 148, 218
 - арабиногалактановый 151
 - гликозилированный 127
 - глобулярный 60, 63, 88, 154, 155
 - двигательный 156
 - запасной 55, 147, 148
 - интегральный 125, 169,
 - мембранный интегральный 82, 127—129, 135, 138, 145, 155
 - — периферический 127
 - моторный 61, 94, 139
 - Ф 218
 - рецепторный 54
 - рибосомальный 124
 - секреторный 125, 136
 - сократительный 55
 - структурный 54, 151
 - транслокационный 55
 - фибриллярный 60
- Бензол 45
- Бетациан 201
- Биваленты 119
- Биогенез 126
- Биолистика 79
- Биология клеточная 36, 74
 - молекулярная 75
- Биомембрана 42, 126, 127, 129—133, 145, 180, 185
- Биомеханика 215
- Биоразнообразие 37
- Биосфера 28, 37
- Биосинтез 69
 - белков 123
 - целлюлозы 152
- Биотехнология 30, 35, 37,
- Биотоп 318
- Биофизика 36
- Биохимия 36, 74, 75
- Бислой липидов 127, 133
 - мембранный 127
- Бифациальность 239
- Бластема 227, 319, 320, 326
- Блефаропласт 99
- Борозда большая 48
 - малая 48
- Ботаника 34
- В-петли 59—61
- Брактеи 254, 300
- Брожение 24
- Ваи** 290
- Вакуолизация 198
 - Вакуоль 22, 57, 82, 83, 86, 87, 115, 126, 129, 130, 133, 136, 139, 142, 143—147, 172, 179—181, 187, 201, 222, 291, 300, 315
 - запасующая 35
 - пищеварительная 35, 140, 187
 - секреторная 139
 - сократительная 22, 139
 - центральная 35, 76, 86, 88, 135, 143, 147, 148
 - Вакуум 222
 - Веер 255
 - Везикула 42, 86, 126, 133, 139, 141—143
 - Веламен 305, 312
 - Ветвление 323
 - дихотомическое 251, 293
 - монохазальное 255
 - пазушное 240, 251, 254, 259
 - побега 254
 - филлогенное 251
 - Веретено 77, 109, 113, 121, 122
 - деления 98, 104, 108, 112, 113
 - митотическое 108, 110
 - ядерного деления 92, 94, 99
 - Верификация 31
 - Вещества аккрустирующие 166
 - дубильные 146, 282, 285
 - инкрустирующие 165
 - запасные 297
 - липофильные 211
 - неполярные 133
 - пектиновые 149, 150, 154, 214
 - полярные 133
 - резервные 200
 - Вид 48, 116, 117, 119, 123, 157
 - Видеомикроскопия 78
 - Вилка репликационная 50, 51,
 - Вирион 29, 30
 - Вироиды 29, 45, 53, 54
 - Вирус 22, 24, 29, 45, 48, 52, 54, 63, 80, 104, 155
 - Вирус табачной мозаики 29, 30
 - золотистой мозаики турнепса 42
 - Витализм 32
 - Витки случайные 59
 - Влагалище крахмалоносное 268
 - листовое 288, 293
 - Вместилища 224
 - лизигенные 225
 - секрета 222
 - схизогенные 225
 - Водоросль 68, 74, 87, 89, 91, 113, 115, 116, 123, 129, 139, 140, 148, 151, 153, 159, 168, 171, 174—176, 181, 190
 - бурая 174
 - дисмидиевая 141, 174
 - зеленая 149, 152, 171, 186
 - зигменова 174
 - золотистая 174

- красная 152, 171, 174, 175
- сифоновая 115, 153
- Волокна 149, 155, 159, 160, 283
 - древесинные 220, 282
 - жесткие 214
 - либриформа 276, 278, 280
 - лубяные 214, 283
 - мягкие 214
 - прозенхимные 214
 - протофлоэмные 268
 - склеренхимные 214, 215, 220, 269, 301
- Волоски 88, 153, 158, 161, 198, 207, 225, 248, 268, 303, 305
 - головчатые 225
 - глущие 207
 - железистые 207, 250
 - корневые 88, 91, 142, 155, 207, 306
 - поглощающие 306
 - цепляющиеся 207
 - чувствительные 207
 - щетинистые 207
- Воск 164, 165, 202, 203
 - эпикутикулярный 165, 202, 203
- Воспроизведение 24
- Выделение 34, 86
- Высота организации 189

- Габитус 253, 258, 259
- Газообмен 200, 201, 205
- Галактаны 66, 150
- Галактолипиды 65, 72
- Галактуронан 67, 68, 150
- Гаметофит 328
- Гаметы 74, 99, 116, 117, 122, 123, 150, 327
- Гамофилия 295
- Гаплонема 322, 328
- Гаптеры 153
- Гаустория 266, 315
 - корневая 314
- Гексозы 63
- Гель 88, 149
- Гемикриптофиты 251
- Гемиллюлоза 68, 149, 150, 154
- Ген 26, 36, 45, 50, 54, 58, 74, 100, 101, 104—106, 109, 117, 122, 151, 170, 182, 188
- Генетика 35, 54, 104
- Генная инженерия 108
- Геном 91, 104, 123, 186
 - ядерный 104
- Геномика 37, 75
- Генотип 297
- Геоботаника 36
- Геотропность 313
- Геофиты 250
- Гербицид 93
- Геронтопласт 170, 177, 300
- Гетерогликаны 63
- Гетеродимер 91—93
- Гетерополимерность 55
- Гетерополимеры 43
- Гетеротрофность 21, 175
- Гетеротроф 171
- Гетерофилия 299, 306
- Гетерохроматин 83, 87, 100
- Гиббереллин 307
- Гибрид 170
 - соматический 135
- Гигрофит 301
- Гидатода 206, 280
- Гидренхима 201, 205
- Гидрогеносома 188
- Гидроиды 220
- Гидролиз 43, 58, 89
- Гидрофильность 45, 127, 133, 145, 150, 185
- Гидрофобность 45, 127, 128, 163—165
- Гимении 326
- Гиподерма 210, 297, 309, 317
- Гипокотиль 141, 239, 298, 310, 317
- Гипотеза 31
 - водородная 185, 188
- Гипсофила 233
- Гистамин 207
- Гистогены 194, 197, 198
- Гистология 36, 189
- Гистон 87, 101, 102, 104, 108, 109, 130, 167, 182, 187
 - линкерный 102
 - основной 110
- Гифы 68, 116, 325, 326
 - грибные 155
 - поисковые 266
 - связующие 326
 - ситовидные 324
 - скелетные 326
- Гликаны 63, 140
- Гликоген 67—69, 88, 130, 138, 175
- Гликозидазы 65, 147
- Гликозиды 65, 88, 130, 145
 - стероидные 222
- Гликозилирование 60
- Гликолипиды 65, 70, 72, 128
- Гликопротеин 54, 65, 131, 133, 138, 140, 151
- Глиоксисома 142
- Глюканы 66, 130, 131, 150, 155, 166, 176
- Глюкоза 42, 68, 130, 151, 175
- Глюкозиды 161
- Головка 254
- Голосемные 99, 113, 196
- Гомогликаны 63
- Гомологи 119, 121
- Гомологичность 58
- Гомология 230, 231
- Гомоплазия 233
- Гомополимеры 43, 175
- Гоморизия 308
 - вторичная 308

- первичная 308
- Голопаразиты 266
- Гормоны 55
 - растительные 307
- Градиент плотности 85
 - протонный 169, 183
- Градуализм 27
- Граны 171—173, 297
- Гриб 21, 24, 29, 35, 37, 40, 68, 87, 89, 91, 113, 116, 117, 133, 146, 151, 153, 169, 175, 185
 - высший 123
 - низший 88
 - паразитический 137, 150
 - сумчатый 120
- Группа карбоксильная 45, 55, 65, 150
 - карбонильная 63, 64
 - протетическая 60
 - сцепления 122
- ГТФ 91—93, 142
- Гуанин 46
- Гуттация 206, 216, 280

- Давление тургорное 200, 325
- Дарвинизм 27
- Движение 36
 - амебоидное 88
 - гигроскопическое 153
 - ростовое 289
 - тургорное 289
 - цитоплазмы 207
- Дедифференцирование 190
- Дезоксирибоза 46, 47, 52
- Дезоксирибонуклеиновая кислота (ДНК) 24, 27, 29, 45—54, 63, 78—80, 82, 87, 94, 95, 100, 101, 103—107, 110, 114, 117, 120—122, 130, 140, 166, 168, 170, 175, 179, 181, 182, 186
 - двухцепочечная 24, 42, 45, 51, 52, 54
 - кольцевые 51, 52, 186
 - линейные 52
 - линкерная 102
 - митохондриальная 166, 168, 169
 - однопитевая 48
 - одноцепочечная 54
 - пластидная 170—174, 178
 - двойная спираль 48—50
 - ядерная 179, 186
- ДНК-полимераза 50—52, 188
- Деконденсация 104, 110
- Деление 77, 82, 87, 91, 93, 101, 102, 148, 149, 172, 157, 178, 181, 182
 - антиклинальное 197
 - клеточное 96, 114, 182
 - периклиналиное 197
 - редуционное 117
 - эквационное 108
- Демиры тимидиновые 50
- Денатурация 48, 61
- Дендрохронология 278

- Деплазмолиз 145
- Деревья 149, 258
 - хвойные 29
- Дерматобласт 148
- Дерматоген 195, 267
- Дермато-каллитроген 198
- Десмотрубочка 155, 157
- Детергенты 127
- Дефицит воды 302
- Диакнез 118—120
- Диатомен 74
- Дикариофаза 123
- Диктиосома 82, 83, 85, 115, 129, 130, 133, 135, 137—140, 141, 142, 147, 148, 180, 218
- Дилатация 285
 - диффузная 283
- Дилатировать 284
- Динактин 96
- Динамин-ГТФаза 142
- Динеин 93, 94—97, 113
- Динофиты 138
- Динофлагелляты 101, 174
- Динуклеотид 47
- Диплотен 118, 119
- Диполь 43
- Дисахарид 65,
- Диски прикрепительные 266
- Диссимилиация 23
- Дистихия 247
- Дифференциация 227
 - терминальная 196
- Дифференцирование 74
- Дифференцировка 24, 87, 94, 100, 108, 114, 138, 149, 175
- Диффузия 88, 132, 133, 164
 - латеральная 127
- Дихазий 253
- Дихокладии 251
- Дихотомия 327
- Докембрий 25, 27
- Домен 60
- Дорсовентральность 235, 239, 291, 293, 299
- Древесина 43, 146, 149, 153, 161, 192, 199, 215, 216, 222, 272, 273, 275, 278, 282, 288, 317
 - вторичная 317
 - кольцепоровая 280, 282
 - поздняя 277
 - ранняя 273, 277
 - рассеянно-поровая 280, 282
 - реакционная 161
 - трахеидальная 278
 - ядровая 282, 283
- Дрожжи 135, 168
- Друза 146
- Дыхание 34, 169
- Дыхание клеточное 26, 27

- Единица Сведберга 86

- Жгутик** 22, 42, 96, 97—99, 116, 138, 182, 183, 327
 — бактериальный 182, 183
Жгутиковые 21, 35, 74, 88, 116
Железка 207, 303
 — пищеварительная 223, 225
 — соляная 223
Животное 33, 34
Жилка 291, 293, 328
 — главная 291, 292, 303
 — средняя 290
Жилкование 291
 — веерное 293
 — параллельное 292
 — сетчатое 293
Жиры 69
- Заболонь** 282
 — запасаящая 282
 — проводящая 282
Завиток 255
Загрузка ситовидных трубок 218
Замораживание-скальвание 81, 107, 152, 173
Запасание 74
Зародыш 147, 190, 239, 240, 251, 272, 308
Зачатки листовые 196, 198, 248, 251, 266
Зерна алейроновые 147
Зерно крахмала 87, 176
Зерновка 147
Зигота 24, 117, 170, 190
Зигомицеты 116
Зиготена 118, 119, 120
Злаки 204, 206
Золь 88, 148
Зона ветвления 311
 — корневых волосков 311, 316
 — возобновления 256, 258
 — всасывания 213, 216
 — гистогенетическая 196, 198
 — гистогенная 266
 — дифференциации 196, 198
 — дифференцирования 266
 — инициальная 266, 272
 — интеркалярная роста 198
 — морфогенетическая 196
 — обогащения 256
 — подавления 256
 — растяжения 267, 311
Зонтик 254
Зооксантеллы 185
Зоология 34
Зоофилия 177
Зоохория 177
Зооциты 35
- Идиобласты** 189, 198, 205, 222, 268
Извилины 255
Импорт белковый 169, 188
- Индекс центромерный** 105
Индол-3-уксусная кислота 196
Инициали 192, 194, 198, 272, 275
 — ветереновидные 198, 272, 273, 274
 — изолиамметрические лучевые 272
 — камбия 273
 — лучевые 272, 274
 — прозенхимные 198
Инкрустация 161
Интеркинез 118, 121
Интерфаза 93, 94, 108—110, 114, 121
Интроны 105
Интрузивность 283
Инфлуоресценция 256
Инфузория 96, 97
- Кактус** 201, 203
Калиптра 196, 311
Калиптроген 197
Каллеза 218
Каллоза 68, 131, 155, 157, 166
Каллус 157
 — раневой 288
Кальмодулин 96, 113
Кальциофильность 206
Камедь 150, 222
Камбий 115, 192, 198, 240, 272, 274, 283, 317
 — корневой 192
 — межпучковый 198, 273
 — неярусный 273
 — пробковый 192, 198, 201, 209
 — пучковый 273, 222
 — стеблевой 192
 — ярусный 273
Камбиформ 276
Канал 133
 — ионный 78
 — поровый 163
Капли масляные 69
Капсил 29, 54, 63
Карбоксисома 181
Кариогамия 122
Кариокинез 108, 115
Кариология 75
Кариоплазма 130, 131
Кариотип 104
Каротиноиды 45, 170, 171, 176, 177, 300
Каротины 177, 178
Картина мира естественно-научная 31
Катаболизм 23
Каталаза 82, 86, 143
Катафиллы 233
Каузальность 33
Каулифлория 260
Каулоиды 324
Кепирование 186
Кетозы 63, 65
Кинезин 93, 94—96, 113

- Кинетохор 104, 110, 112, 113, 120, 121
 Кислоты жирные 69, 88, 129, 137, 164, 185, 300
 — насыщенные 69, 137
 — ненасыщенные 69, 137
 Кислоты нуклеиновые 23, 26, 27, 29, 43, 45, 54, 63, 78 130, 131, 143
 Кислота галактуронозная 65, 68
 — муравьиная 207
 — яблочная 300
 Кисть 254
 — двойная 254
 Кладодии 261
 Клатрин 141, 142
 Клетка 23, 24, 26, 27, 28, 29, 32, 34—37, 40, 54, 55, 63, 66, 69, 75, 76, 78, 81, 83, 85, 89, 92—94, 98, 99, 101, 113, 114, 116, 123, 125, 126, 129—133, 137, 139—142, 146, 147, 154, 158, 160, 168, 170, 175, 177, 183
 — автополиплоидная 115
 — антипода 114
 — апикальная 194, 196, 239, 322, 323
 — бактериальная 180
 — верхушечная 327, 328
 — водоносная 300
 — волокон 158
 — гаплоидная 116, 179
 — генеративная 106
 — гифальная 323
 — граммотрицательная 179
 — древесины 158
 — диплоидная 104, 106, 116
 — железистая 222, 225
 — замыкающая 157, 205, 206, 297
 — изодиаметрическая 200, 214, 266
 — инициальная 115, 194, 195, 197
 — камбия 148
 — каменная 214, 283
 — кристаллоносная 283
 — листа 135
 — мезофилла 157
 — меристематическая 175
 — одревесневшая 158
 — паренхимная 209
 — передаточная 223, 295
 — побочная 205
 — полиэнергидная 153
 — половая 321
 — постоянная 196
 — пробки 163
 — прозенхимная 213, 216, 266, 274
 — прокариот 179
 — пропускная 213, 223,
 — ситовидная 217, 218
 — соматическая 104, 227, 321
 — сопровождающая 218, 223
 — спутница 157, 283
 — ствольная 192, 194, 273
 — Страсбургера 219, 283, 297
 — терминально-дифференцированная 216
 — центральная материнская 194
 — эмбриональная 85, 109
 — эпидермальная 88, 136, 163
 — эукариотическая 27—29, 89, 101, 179, 188
 — эукариотная 87
 Клон 74, 108
 Клонирование 75
 — ДНК 108
 Клубень 200, 243, 261, 312
 — гипокотильный 261
 — корневой 312
 — стеблевой 261, 306
 Клубеньки корневые 315
 Когезии 44
 Код генетический 26, 53
 — триплетный 47
 Колон 53, 124
 Кожура семенная 150, 297
 Колленхима 213, 214, 268
 Колонии 319
 Колос 254
 — двойной 254
 Колпачки склеренхимные 268
 Колумелла 196
 Кохицин 93, 112, 113, 146, 159, 195
 Кольцо актомиозиновое 116
 Кольца годовые 34
 — годовые 277, 278, 280
 — пиранозные 64, 66, 151
 — почечные 250
 Колючки 207, 230, 233, 261, 288, 289, 300, 301
 — побеговые 264
 Комбинация межтаксонная 188
 Компаратмент 82, 126, 129—133, 139, 143, 147, 180, 181
 — целевой 126
 Компаратментация 130, 169
 Комплекс F0 166
 — F1 166
 — АТФ-синтазный 169, 171
 — АТФ-синтезазный 166, 167
 — инициалей 195
 — инициальный 194
 — мультиферментный 62, 169
 — поровый 100, 107
 — рибонуклеопротеиновый 123
 — светособирающий 174
 — синаптонемальный 119, 120, 122
 — целлюлозосинтазный 152—154
 — ядерный 108
 Конвергентность 263
 Конвергенция 233, 325
 Конденсация 100, 104, 110
 5'-конец 47, 51, 124, 125, 182, 186
 3'-конец 47, 50, 51, 125, 186

- С-конец 57, 59, 60, 89, 102
 N-конец 57, 60, 89, 95, 96, 102, 169
 Конец карбоксильный 57
 Конкаулесценция 260
 Контакт плотный 212
 Контраст интерференционный 77, 144, 168
 — негативный 152
 — фазовый 77, 136, 144, 163
 Конус нарастания 192, 194, 196, 198, 239, 240, 243, 248, 251, 271, 272, 293, 311, 316
 — закрытый 198
 — открытый 198
 Конформация 170
 Конъюгация 182
 Кора 79, 199, 263, 266, 316
 — ложная 288
 — первичная 195, 197, 198, 200, 210, 211, 267, 274, 285, 309, 311, 312, 316, 317
 Коралл 185
 Корень 34, 79, 110, 129, 161, 162, 178, 190, 240
 — адвентивный 312
 — боковой 190
 — воздушный 231, 305, 309, 312
 — втягивающий 312
 — главный 261, 308
 — досковидный 312, 313
 — дыхательный 313
 — запасающий 312
 — коленчатый 313
 — первичный 190
 — придаточный 233, 306, 308, 312
 — стержневой 308
 — ходульный 312
 — цепляющийся 312
 Корешок зародышевой 308
 Корка 192, 201, 284, 285, 288, 317
 — кольцевая 286
 — полосчатая 288
 Кормофиты 321, 328
 Корневище 240, 242, 248, 312
 Корнеплоды 200, 261, 312
 Корпус 194, 196
 Корреляция 31, 253
 Кортекс 268
 Кофлоресценция 255
 Крапива 207
 Крахмал 43, 68, 76, 77, 82, 130, 138, 148, 151, 168, 171, 175, 176, 218, 283
 — ассимиляционный 205, 297
 Криптофиты 138, 250
 Кристаллики восковые 210
 Кристы 87, 166, 167
 — митохондрий 171
 Критерии гомологии 233
 — переходных форм 233
 — положения 233
 Кромифиты 269
 Кроссинговер 105, 119—122
 Ксантофиллы 177
 Ксерофиты 261, 301
 Ксилан 150, 153
 Ксилема 94, 161, 213, 216, 219, 271, 291, 309, 311, 314, 315, 317
 — внешняя 221
 — внутренняя 221
 — вторичная 272, 273
 Ксилоглюкан 68, 150, 153—155
 Ксилоподий 258
 Кувшинчик 304
 Культура клеток 78, 150
 Кутикула 164—166, 202, 203, 225, 268, 301, 306, 316, 325
 — внутренняя 203
 Кутин 163—165, 202, 203
 Кутиназы 202
 Кутис 210, 213
 Кустарник 149, 258

 Ламеллы 164
 Ламены 171
 Ламины 94, 108
 Лейкопласт 76, 168, 170, 175, 177, 201, 295
 Лепесток 177, 178
 Лептотена 117—119
 Либриформа 220
 Лигазы 51
 Лигнин 43, 161, 211
 Лигнификация 161, 220
 Лигулы полшника 138
 Лизигенность 200
 Лизис 151
 Лизосома 130, 140—142, 147, 187
 Липидный бислой мембран 71
 Липиды 23, 43, 69, 72, 126, 127, 129, 133, 170, 171, 178, 185, 200
 — запасные 69—71, 88
 — структурные 69, 71, 126, 127, 140
 Липополисахариды 185
 Липосома 71
 Липофильность 45, 163, 164, 185
 Лист 34, 42, 74, 82, 88, 162, 171, 173, 177
 — бифациальный 293, 295
 — вальковатый 290, 294
 — верховой 240, 297, 300
 — гипостоматический 195
 — игольчатый 297
 — кроющий 251
 — ксероморфный 301
 — ловчий 288
 — — трубчатый 290
 — метаморфизированный 207
 — мечевидный 290, 294
 — низовой 240, 248, 297
 — пальчатый 290
 — перистый 289, 293

- сидячий 289
- теневой 301
- трубчатый 295
- щитовидный 290, 294, 306
- эквифациальный 293, 297
- ювенильный 240
- Листопад 210, 300
- Листорасположение 196, 199, 243, 248
 - двурядное 243, 247, 248
 - мутовчатое 243, 248
 - спиральное 243, 246, 247
- Ловушка заглывающая 305
 - запасающая 305
 - капкан 303
 - клейкая 303
 - скользкая 303
- Луб 192, 216, 222, 273, 274, 283, 285, 288, 315
 - мягкий 283
 - непроводящий 283, 285
 - проводящий 283, 285
 - твердый 283
- Луковица 200, 240, 241, 288, 312
- Луч 270, 275, 277, 283, 317
 - вторичный 272, 273
 - — лубодревесинный 274
 - древесинный 280
 - первичный 272, 273, 274, 317
- Макромолекула** 43
- Макроорганизм** 27, 28
- Маннаны** 153
- Мантия** 271
- Масло** 69, 137, 143, 283
- Масса молекулярная** 40
 - молярная 40
- Мастигонемы** 98, 138
- Матрикс** 85, 130, 148, 149, 153—155, 164, 166, 167, 169
 - клеточной стенки 115, 138, 151, 161
 - ядерный 100, 107, 108
- Мацерация** 149
- Междоузлие** 88, 240, 311
 - удлинненное 241
- Межклетники** 200, 201, 210, 295, 297
- Мезофилл** 201, 291, 296, 297, 300
 - гомогенный 297
 - листа 76
 - палисадный 294
- Мезофит** 301
- Мейоз** 37, 74, 102, 103, 112, 116—118, 121, 122, 182
- Мейоциты** 121
- Мембрана** 23, 54, 69, 71, 72, 79, 81, 83, 85, 88, 89, 92—94, 96, 107, 115, 124, 125, 126—131, 133, 137, 142, 143, 145, 148, 152, 154, 166, 167, 169—171, 173, 178, 179—181, 182, 183
 - внешняя 179
 - внутренняя 187
 - двойная 131, 172, 181
 - интеграцитоплазматическая 181
 - клеточная 130, 133, 139—142, 145, 152, 155, 158, 159, 181
 - наружная 185
 - плазматическая 89, 98, 133, 138, 144, 152, 154, 158, 166, 179, 181—183, 211
 - пластид 181
 - тонопластная 144
- Меристема** 86, 93, 157, 168
 - апикальная 190, 192, 196, 198, 250, 273, 293, 316
 - верхушечная 251
 - вторичная 190, 210
 - интеркалярная 191, 241, 293
 - краевая 239, 293, 294
 - латеральная 198, 240
 - медуллярная 195
 - объемная 196
 - основная 191, 196, 266
 - остаточная 191, 195, 198, 241
 - сердцевинная 195, 267
 - тяжелая 196
 - фланговая 195, 266, 293
 - центральная 266
- Меристемойды** 191, 198, 199, 206, 207
- Мессенджеры вторичные** 55
- Метаболизм** 23, 43, 69
 - САМ 300
- Метаболиты** 43
- Метакинез** 110
- Метаксилема** 222, 267, 310, 311
- Метамерия** 234, 311
 - временная 238
 - гетерономная 235
 - гомономная 234
- Метаморфоза** 231, 300, 301, 312
- Метафаза** 112, 114, 118, 120, 121
 - митоза 102, 109, 105, 110
- Метафит** 321
- Метафлоэма** 22, 267
- Метилирование** 104, 106
- Метод баллистический** 79
 - микроинъекции 79
 - типологический 228
- Мешок зародышевый** 114
- Микология** 36
- Микориза** 315, 325
- Микоплазма** 29, 42, 183
- Микоплазмы сапротрофные** 26
- Микробиология** 36
- Микроорганизм** 37
- Микроскоп** 75
 - поляризационный 77, 163, 176
 - световой 76, 77, 81, 106, 131, 136, 157, 163, 172

- флуоресцентный 78
- электронный 75, 77, 80, 81, 120, 128, 143, 172, 185
- — сканирующий 81, 105, 110
- Микроспорогенез 99
- Микроскопия конфокальная лазерная сканирующая 78
- световая 105, 182
- флуоресцентная 155
- электронная 119
- — растровая 103
- Микротельца 143
- Микротрубочка 42, 54, 61, 82, 88, 89, 91—94, 96—99, 104, 110, 112, 113, 115, 182
- кортикальная 154, 159
- периферическая 109
- Микрофибрилл 45, 151—153, 158, 159, 160
- целлюлозный 94, 154, 159, 160
- целлюлозы 135, 158
- Микрофиламент 91, 94—96
- Микрофиламенты актиновые 82, 89, 91, 92
- Миксобактерия 181
- Миозин 94—96, 130, 183
- Митоз 37, 74, 87, 93, 94, 99, 108—110, 112, 113, 114, 116, 121, 122, 132, 182
- Митохондрии 27, 51, 57, 72, 76, 82, 83, 85, 87, 88, 100, 104, 123, 126, 127, 129—131, 133, 135, 166—170, 175, 185—188, 218
- Мицелий 325
- Млечник 42, 116, 222, 223, 224
- плазмодиальный 224
- членистый 224
- Многоклеточность 319
- Мономер 43, 68
- глобулярный 91
- Моносахариды 63, 65
- Мономер 151, 155
- Монослой 137
- Моносома 125, 126
- Монохазий 266
- Морфогенез 319
- органов 89
- Морфология 36, 226
- экологическая 301
- Мостики фосфодиэфирные 47
- Мох 134, 172, 190
- антоцеротовый 171
- листостебельный 152, 172
- Мохообразные 87
- Муреин 68, 179
- Мутант 168
- Мутация 25, 33, 108, 188
- Мутовка листьев ложная 243

- Набор диплоидный 74
- хромосом 112
- — гаплоидный 104, 106, 117, 121
- — диплоидный 117

- Насекомые 94
- Наследственность 24
- Наследование материнское 170
- Натяжение поверхностное 44
- Нексин 98
- Нектарники 206, 223
- экстрафлоральные 223
- Нити актиновые 88, 115
- Нитратредуктаза 130
- Нуклеазы 52
- Нуклеоид 179, 186
- Нуклеозид 46, 47
- Нуклеозидмонофосфат 46
- Нуклеозиддифосфат 47
- Нуклеом 104
- Нуклеоплазма 100, 131
- Нуклеопорины 108
- Нуклеосома 42, 49, 101, 102, 106, 167, 188
- Нуклеотид 24, 46, 88, 100, 122, 124, 171, 173, 177, 181, 182
- бактерии 167
- Нуклиофиламенты 102, 103

- Обкладка 291
- пучка 295, 296, 297
- Область флористическая 40, 41
- ядрышкового организатора 105
- Обмен веществ 36, 82, 83, 86, 291
- водный 302
- гетеротрофный 29
- Обобщение 31
- Оболочка 216, 219
- вторичная 207, 220
- гидратная 43, 44, 45
- двойная 166
- клеточная 210, 325
- первичная 214
- ядерная 82, 83, 85, 99, 100, 101, 105, 107, 108, 110, 113, 117, 119, 120, 122, 132, 133, 139, 140
- Образования папиллозные 202
- Обызвествление 204
- Однодольные 151
- Одревеснение 161, 162, 213
- Окремнение 204
- Оксалат кальция 146
- Оксалаты 223
- Олезины 69, 71
- Олеосома 69, 71, 76, 82, 86, 130, 136, 143, 168, 200
- Олигопептиды 58
- Олигосахариды 127, 138, 150, 312
- Олигосахарины 150
- Онтогенез 74, 149, 195, 233
- Оомицеты 116
- Оплодотворение 55
- Опробковение 210
- Опушение 301

- Орган 34, 36, 189
 — запасающий 300, 307
 Органелла 52, 75, 81—83, 86, 87, 96, 97, 110, 113, 123, 124, 148, 168, 170, 171, 174, 188
 Организатор ядрышковый 104, 114
 Оргазация биполярная 272
 — открытая 199
 — сифонокладальная 322
 — трихальная 322, 328
 Организм 36, 57, 123, 125, 135
 — многоклеточный 74, 123, 138, 226
 — одноклеточный 75, 137
 — пойкилогидрический 318
 — примитивный 318
 — продвинутый 318
 — термофильный 28
 Органотрофность 26
 Органотрофы 171
 Ортогостихи 244, 245—248
 Осмос 37, 75, 133, 138, 144
 Осмотрофность 35, 141
 Осмофоры 222
 Основание 49
 — азотистое 46, 47, 52, 53
 — комплементарное 125
 — листовое 288, 293
 Осность 254
 Особь 157
 Осока 204
 Остатки аминокислотные 124, 125, 151
 — гидрофобные 125
 Ось побегта 161
 — полярности 190
 Отбор естественный 25
 Отношение ядерно-плазменное 321
- Пазуха листа** 244, 251
Палеоботаника 36
Палеонтология 25
Палпоротникообразные 87, 99, 104
Парадигма 32
Паразитизм 21
Паразит 151, 187, 266, 303
 — корневой 266
 — полный 315
 — стеблевой 266
Параклади 255
Параллелизм 233
Парамилон 130
Паренхима 76, 144, 157, 160, 191, 200, 210, 211, 213, 273—275, 280, 283, 302, 309, 311, 317
 — ассимиляционная 201
 — губчатая 201, 291, 295, 297
 — ланевидная 297
 — древесинная 201, 282
 — запасающая 200, 272, 280
 — контактная 280
 — лубяная тяжевая 283
 — лучевая 280
 — палисадная 291, 295, 297
 — сердцевинная 200, 267
 — тяжевая 276
Пасока 280
Пахитена 118, 119, 121, 122
Пектин 150
Пектиназа 135
Пектины 65, 68, 149, 150, 154
Пентоза 63, 65
Пентозы 46, 47
Пептид транзитный 169, 170
Пептидазы 124
Пептидогликан бактерий 65
Перегородка стручка 157
Переклоняемость 199, 210, 214, 273, 312
Периблема 311
Перидерма 196, 209, 285, 288, 317
 — внутренняя 285, 286
 — поверхностная 285
 — раневая 165
Перикамбий 309
Перисперм 251
Перицикл 198, 295, 309, 310, 316, 317
Пероксис 72, 126
Пероксисома 82, 83, 86, 130, 142, 143
Пестик 150
Печеночник 171
Пигменты 86, 178, 181, 291
Пиреноиды 171, 174
Пиримидины 46, 48, 49
Питание 34
 — миксотрофное 35
 — фаготрофное 148
Плазма 181, 182
Плазмиды 29, 182
Плазмогамия 122
Плазмодесма 23, 68, 81—83, 135, 148, 155, 157, 158, 163, 211, 212, 217, 218, 297, 320
 — вторичная 157, 158, 214
 — первичная 91, 115, 157
Плазмодии 88, 89, 115, 116, 319
Плазмалемма 58, 72, 81, 130, 133
Плазмолиз 145
Пластиды 21, 27, 35, 51, 62, 69, 85—88, 100, 104, 123, 126, 130, 131, 133, 136, 137, 143, 170—177, 186, 187, 201, 218, 296
Пластинка 241
 — клеточная срединная 149
 — лестничная перфорационная 276
 — листовая 289, 293, 304
 — простая 276
 — ситовидная 157, 324
 — срединная 82, 91, 109, 115, 148—150, 158, 160, 161, 163
 — экваториальная 109
 — ядерная 94, 108, 117

- Пластиночка эпикутикулярная восковая 304
 Пластом 104
 Пластоглобулы 69, 82, 87, 171, 172, 174, 175, 177
 Пластохинон 130
 Пластохрон 248
 Пласты муреиновые 185
 Платиклады 261
 Плейохазий 253
 Плектенхима 324, 326
 Плектостела 270
 Пленка замыкающая 163
 Плерома 198, 311
 Плод 66, 86, 144, 149, 170, 177, 178
 Плоидность 104, 106, 112
 Плоскость схизогенная 224
 Плюмудла 239
 Пневматофоры 313
 Побег 34, 157, 176, 190, 233, 238, 328
 — адвентивный 260
 — боковой 190, 259
 — — перевершинивающий 253
 — вегетативный 85
 — возобновления 258, 261
 — первичный 254
 — плагиотропный 299
 — повторения 256
 — ползучий 299, 307
 — придаточный 233, 240
 — продолжения 259
 — розеточный 241, 242
 — удлинённый 261
 — укороченный 240, 241, 261
 Поглощение веществ 207, 306
 — воды 301
 Подвесок 190
 Подмаренник 207
 Позвоночные 94
 Покрытосеменные 98, 106, 113, 196, 197
 Поле первичное 135, 155, 157
 — поровое 155, 163
 — ситовидное 217
 — торможения 199
 Полигалактуронан 45
 Полимеризация 43, 161
 Полимераза 52
 Полимеры 43, 45
 Полинуклеотид 47
 Полип 185
 Полипептиды 55, 56, 62, 151
 Полиплоидизация 195
 Полирибосома 148
 Полисахариды 23, 43, 63, 65—68, 78, 130, 138, 148, 150, 153, 175, 200, 312
 — запасные 63, 66, 68, 138, 163
 — структурные 63, 66, 68, 131
 Полисомы 82, 83, 125, 126, 135—137, 143, 170
 Полистела 270
 Полость сердцевинная 200, 268
 Полуверетена 112
 Полупаразиты 314
 Полюса 99, 112, 113
 — веретена 110, 112, 113
 Полярность 291, 322
 Популяция 25, 36
 Пора 161, 163, 185, 214, 280
 — лестничная 280
 — окаймленная 163, 219, 276, 277, 280
 — полуокаймленная 277
 — ситовидная 157
 — центральная 326
 — шелевидная 214
 — ядерная 42, 83, 85, 87, 113, 132, 321
 Порины 169, 185
 Последовательность лидерная 143
 Постредукция 122
 Потенциал мембранный 169
 Потоки мембранные 131, 133, 139, 140, 143
 Початок 254
 Почечка зародышевая 260
 Почка 196, 243, 250, 251, 258, 260
 — адвентивная 260
 — боковая 266
 — возобновления 250, 251, 256
 — выводковая 260
 — добавочная 253
 — пазушная 240, 253, 259
 — покоящаяся 260
 — спящая 240, 260
 — терминальная 253, 254
 — цветочная 126
 Почкование 116
 Поясок Каспари 145, 210, 211, 212, 268, 309
 Правило компартментализации 218
 — равноудаленности 244
 — чередования 244
 Праймаза 51
 Праймер 51, 52
 Предлист 254, 255
 Прерибосома 100, 105—107
 Прилистник 288
 Примордии листовые 196, 240, 293
 Принцип варьирующих пропорций 255
 Прирост 34
 — годовой 283
 Приспособленность 318
 Происхождение монофилетическое 22
 — филогенетическое 151
 Пробка 146, 149, 163, 165, 201, 209, 210, 284, 286
 — каллозная 166
 Провакуоль 148
 Прогеноты 26
 Продуценты 37
 Прокамбий 191, 195, 196, 266, 267, 271—274

- Прокариоты 21, 22, 24—26, 29, 42, 45, 48, 51, 54, 57, 74, 100, 117, 123, 174, 179—183, 185, 319
 Проплиферация 288
 Прометафаза 109, 110, 114
 Промитохондрия 168
 Пропластиды 82, 85, 86, 170, 175
 Прорастание надземное 298
 — подземное 298
 — семян 147
 Проросток 254
 Прорыв веточный 274
 — листовой 270, 274
 Простейшие 153, 188
 Пространство межмембранное 131, 166—168
 — мембранное 169
 — периплазматическое 185
 Протеаза 43, 62
 Протеин 200, 212
 Протеиназа 147
 Протеомика 37
 Протеасома 62
 Протеиназы 124
 Протеобактерия 188
 Протеомика 75
 Протисты 21, 35, 74, 75, 94, 138, 185
 Протодерма 191, 197, 205, 312
 Протосилема 222, 267, 310, 311
 Протомеры 61—63, 97
 Протонема 152, 328
 Протоплазма 87
 Протопласт 78, 81, 82, 89, 116, 134, 135, 142, 144, 148, 159, 172, 217, 219
 Протостела 269
 Протофиламенты 91, 92, 97, 99
 Протофит 318
 Протофлоэма 222, 267, 310
 Протоциты 21
 Протозоукариот 188
 Профаза 93, 109, 110, 113, 114, 117—121
 Процесс осмотический 303
 — половой 75, 117
 Процессинг 182
 — мРНК 52
 — РНК 100
 Птеридофиты 196
 Псевдопаренхима 324
 Пузырьки 96, 110, 130, 133, 137—141, 143, 148, 158, 180
 — Гольджи 137, 139, 140, 147, 149, 155, 161, 164
 — клатриновые 142
 — коатпротеиновые 142
 — мембранные 83, 140—142
 — секреторные 137, 139, 140
 — транспортные 142
 Пурины 46, 48, 49
 Пучок 296
 — биколлатеральный проводящий 222
 — главный 293
 — закрытый коллатеральный 268
 — — проводящий 222, 271, 275
 — концентрический 221, 270
 — ксилемный 161
 — открытый 222
 — — коллатеральный 268
 — препрофаза 109
 — проводящий 79, 157, 161, 195, 198, 215, 216, 220, 248, 263, 268, 270, 273, 274, 291, 292, 297, 311, 328
 — радиальный проводящий 220
 Пыльники 116
 Пыльца 146, 177
 Радикла 239
 Развитие 24, 36, 149
 — индивидуальное 75
 Разгрузка сидовидных трубок 218
 Размножение 24, 74, 75, 181
 — вегетативное 34, 243
 Рамногалактуронаны 150, 154
 Раса 48, 157
 Растение 21, 33, 34, 37
 — водное 297
 — высшее 89, 92, 106, 116
 — гомогидрическое 318
 — жестколистное 301
 — лазящее 303, 312
 — насекомоядное 225, 228, 303
 — побеговое 190
 — подушковидное 242, 250
 — полиплоидные 113
 — САМ 145, 300
 — семенное 87, 124
 — слоевищное 321
 — хищное 303
 — шпалерное 250
 Растительность 37
 Растяжение 159
 — постэмбриональное 200
 Рафилы 146
 Рахис 289, 290
 Реакция конденсации 43
 — световая 181
 Реакции фотосинтеза световые 171, 173
 Революция научная 32
 Регенерация 34
 Регуляция водного обмена 318
 Редукционизм 33
 Редукция 122
 Раздельнополость 117, 123
 Реакция темновая 171
 Рекадлесценция 260
 Рекомбинация 74, 117, 182
 — интрохромасомная 117
 — интрохромасомальная 117, 119

- межхромасомная 120, 122
- Рексигенность 200
- Репарация 50, 51
- Репликация 24, 26, 29, 45, 49, 51, 114, 122, 181, 182
- ДНК 74, 87, 100, 101, 105, 107, 109, 114, 121
- Репликон 52
- Реплицирование 108
- Реснички 96, 97
- Ретикулум эндоплазматический 218, 222
- Решетчатый 24, 61, 78, 140, 141
- Реэμβрионализация 114, 190, 198, 210, 273, 316, 317
- Рибоза 46, 47, 52, 66, 106
- Рибозимы 26
- Рибонуклеиновая кислота (РНК) 24, 26, 27, 29, 30, 45, 46, 47, 51, 52, 53, 54, 63, 79, 87, 105, 108, 114, 125, 140, 169, 179, 182
- информационная 52, 100, 124, 125
- малая цитоплазматическая 52
- — ядерная 52
- матричная 52, 54, 80
- однопитевая 52
- рисомальная 52, 54, 105, 106, 123, 124, 125, 126
- транспортная 52—54, 100, 124, 125, 182
- РНК-полимераза 51, 106—108, 130
- Рибонуклеопротеиды 86
- Рибосома 42, 45, 52, 54, 55, 63, 80, 82, 83, 85, 87, 88, 100, 106, 107, 108, 123—126, 130, 131, 135, 136, 141, 166, 167, 171, 177—179, 182, 218
- шероховатая 135
- Рибулезобисфосфаткарбоксилаза 130
- Рибулезобисфосфаткарбоксилазы-оксигеназы 171
- Ризоиды 91, 322, 324, 327
- Ризодерма 197, 202, 306, 309, 311, 316, 317
- Ризостихи 316
- Риказы 147
- Ритмика циркадная 154
- Розетка листьев 243
- Рост 24, 75, 91, 159, 190
- акропластический 293
- базипластический 293
- верхушечный 190
- дилатационный 273
- интеркалярный 293
- интерпозиционный 214
- интрузивный 214, 273
- краевой 306
- ортотропный 253
- первичный 311
- плагитропный 253
- плазматический 190
- плоскостной 306
- поперечный 271
- постэмбриональный 149, 157, 190, 196
- продольный 267, 271
- усиления 272
- эмбриональный 149, 190
- Саккодерма 82, 149, 160, 163, 164
- Сапротрофность 21
- Сателлит 105
- Сахара 140, 280
- Сахариды 65
- Сахароза 65, 88, 145
- Свойства эмергентные 32
- Связь агрегационная 319
- ангидридная 46
- водородная 44, 45, 48, 53, 59, 60, 69, 71, 124, 151, 154, 155
- гликозидная 46, 65, 66, 68, 151
- двойная 129
- дисульфидная 60
- ионная 43
- ковалентная 43, 53, 71, 61, 122, 127
- неполярная 45
- пептидная 55, 57, 59, 60
- эфирная 46
- Сегрегация геномов 182
- Седиментация 123
- Секрет 83, 98, 144, 222
- Секреция 35, 207
- Семена 23, 55, 66, 69, 143, 147, 153, 177, 190
- Семядоля 147, 239, 240, 251, 297, 298
- Серия листовая 297, 299, 240
- Сердцевина 263, 270, 274, 310, 311
- Септы 168, 182, 326
- Сеть сосудистая 280
- Симпласты 23
- Симбиогенез 185
- Симбиоз 28, 186, 315
- Симбионт 187, 188
- Симметрия 34, 234
- билатеральная 34, 235
- дорсовентральная 34
- комплексная 235
- радиальная 34, 235
- Симпластичность 212
- Синапсис 118, 119
- Синаптомеры 120
- Сингамия 74, 116, 117, 121—123, 170, 182
- Синдром приспособительный 301
- Синтез 86
- липидов 137
- терпиноидов 137
- флавоноидов 137
- Синцианозы 186
- Синцитии 116, 224
- Синэкология 36
- Система актиномиозиновая 89, 96, 113
- водопроводящая 275, 278
- запасающая 276

- запасающая 275
- корневая 307
- глубокая 308
- кистевидная 308
- поверхностная 308
- мембранная 180
- механическая 275, 276, 278
- моноподиальная 258
- монохазильная 258
- побеговая моноподиальная 253
- — симподиальная 253
- симподиальная 258
- Систематика 30, 36, 104
 - молекулярная 57
- Сифоногамия 99
- Сифонотела 270
- Складчатость кутикулярная 202
- Склериды 158, 163, 214
 - звездчатые 301
- Склеренхима 214, 283, 310
- След веточный 266
 - листовой 196, 266, 270
- Слизевик 88, 89, 115
- Слизь 150, 152
- Слияние гамет 131
- Слой восковой 165
 - вторичный 160, 163
 - β -складчатый 59, 60
 - кутикулярный 165
 - липидный двойной 81, 128, 129, 132
 - озоновый 26, 171
 - палисадный 201
 - стенки 154
 - субериновый 164, 165
- Смерть катастрофическая 321
 - клеток запрограммированная 169
 - физиологическая 321
- Сок вакуолярный 144, 145
 - клеточный 86, 143
 - млечный 176, 222, 224, 250, 277
- Соленоиды 102
- Соломина 288
- Соматогамия 123
- Соответствие индуцированное 61
- Сосуды 42, 212, 220, 276, 278, 280, 282, 315
 - млечные 149, 155
 - спиральные 94
- Соцветие 242, 254, 256
 - закрытое 256
 - комплексное 256
 - монотелическое 155, 256, 258
 - открытое 256
 - полителическое 255, 256, 258
 - простое 254, 256
 - рацемозное 256
 - сложное 254, 256
 - цимозное 256
- Спазмонема 96
- Спейсеры 106
- Сперматозоиды 94, 99, 327
- Специализация 320
 - функциональная 227
- α -спираль 59, 61, 127, 141
- Спираль генетическая 247
 - двойная ДНК 87, 102, 122
 - основная 247
- Спиростихи 247
- Спородерма 166
- Спорополленины 166
- Спорофит 239, 328
- Споры 23, 33, 153, 185, 321, 326
- Среда окружающая 37
- Стадия дикариотичная 116
- Ствол 42, 161
- Стебель 162, 191
 - запасающий 261
 - ложный 288
- Стела 268, 269
- Стенка 157, 160, 163
 - вторичная 160, 163, 276
 - первичная 160, 161, 163, 165
 - третичная 160, 164
- Стенка клеточная 22, 23, 29, 35, 57, 63, 68, 77, 79, 81—85, 87—89, 94, 110, 115, 129, 135—138, 141, 144, 145, 148—152, 154, 155, 157, 160, 161, 163—166, 175, 179, 182, 183, 185, 186, 200, 204, 206, 211, 213, 225, 283, 312, 322
 - вторичная 149, 150, 151, 157—159, 214
 - инкрустированная 161
 - кутинизированная 318
 - лигнифицированные 276
 - одревесневшая 318
 - первичная 149, 154, 155, 159, 164
 - суберинизированная 318
- Столон 241, 242, 261
- Стрепситен 119
- Стереом 213
- Стигма 22, 174
- Сторона абаксиальная 291
 - адаксиальная 291
- Строение вторичное 213
 - кабельное 309
 - клеточное 326
 - ксероморфное 305
 - первичное 211, 269, 309
- Строма 57, 130, 171, 173
- Строматолиты 25
- Структура вторичная 48, 52, 59, 240
 - первичная 47, 48, 57, 240, 317
 - тела первичная 192
 - третичная 49, 52, 59, 60, 92
 - четвертичная 94
- Суберин 146, 163—165, 210
- Суберинизированность 213
- Субстрат 129

- Субъединица 124
 Суккулентность 201, 294
 Суккуленты листовые 300
 Суккуленты стеблевые 261, 263, 300, 301
 Сукцинатдегидрогеназа 130
 Суспензия клеток 10
 Суспензор 190
 Сухость морозная 302
 Схизогенность 200, 205
- Таксол** 93
Таксон 321
Таллом 233, 321, 327
 — нитчатый 322, 323
 — тканевый 324, 327
Таллофиты 321, 328
Танины 16
Тапетум 116
Текстура 159
Телеономия 33
Тело грибовидное 166, 167
 — проламеллярное 177
Теломеры 105
Теломеры 105, 117—120
Телофаза 109, 110, 112—114, 115, 118
Тельца базальные 96, 97—99
 — жгутиков 92
Тельца липидные 82
Теория 31
Теория отбора 33
 — симбиогенеза 185—187
 — стелярная 269
 — хемиосматическая 169
 — эндосимбиоза 169
 — эволюции 31
 — эволюционная познания 32
 — эндосимбиоза 27, 28
Терофиты 251
Тетрады 119
Тетрамер 95
Тетраплоидность 112, 113
Терпеноиды 222
Тигмонастия 266
Тил 282
Тилакоид 72, 82, 86, 130, 131, 133, 170—174, 176, 177, 181, 182, 295
Тимидин 78, 79
Тимин 46, 47
Тип 230, 233
 — апопластический 219
 — дикий 168
 — организации сифональный 322, 326
 — пиранозный 63
 — симпластический 218
 — фуранозный 63, 66
 — центрально-нитчатый 323
Тирс 254
Тирсоид 254
- Ткань** 23, 34—36, 42, 75, 78, 82, 85, 86, 89, 100, 101, 104, 114, 123, 133, 136, 143, 146, 149, 150, 155, 165, 167, 170, 171, 175, 179, 189, 226, 266, 319, 323
 — барьерная 268
 — вторичная покровная 201
 — — проводящая 198
 — железистая 144, 222
 — запасаящая 170, 175, 267
 — каллусная 34, 260, 288
 — коровая 324
 — корпусный 233
 — лигнифицированная 297
 — меристематическая 143
 — механическая 158, 213, 274, 323, 326
 — образовательная 114
 — отделительная 211, 240, 300
 — основная 191, 200
 — паренхимная 189
 — первичная покровная 201
 — пластинчатый 324
 — плотная 200
 — побега 113
 — пограничная 201
 — покровная 189, 191, 213, 324
 — постоянная 190, 191, 196, 198, 199, 222
 — пробковая 192
 — проводящая 191, 211, 216, 220, 267, 268, 274, 326
 — прозенхимная 189
 — рыхлая 200
 — сердцевидная 324
 — трансфузионная 297
Ток цитоплазмы 88
Токсин 86, 91, 146, 182
Тонопласт 86, 130, 143—145, 147, 148
Топоизомераза 50
Торус 163
Точка роста 192
 — изоэлектрическая 57
Транскрибировать 106, 110
Транскрипты 106
Транскрипция 52, 104, 107, 119, 182
 — РНК 100
Трансляция 100, 101, 123, 124, 182
Трансмиссионный ЭМ 80
Транслокаторы 61
Транслокатор 129, 169, 170, 185
 — аденикатный 169
Транслокация 170
Трансляция 52, 185, 125
Транспиратор 288
Транспирация 166, 185, 205, 210, 216, 262, 280, 289, 297, 301, 302
 — кутикулярная 301
Транспозоны 30
Транспорт 127
 — активный 86, 129

- везикулярный 139
- веществ 88
- воды 44
- дальний 223
- мембранный 127
- метаболический 129
- электронов 169
- Трансфрекция 80
- Трахеи 158, 161
- Трахеиды 158, 160, 161, 163, 215, 219, 220, 276, 277, 280, 282, 297
- волокнистые 215, 276
- лучевые 276, 277
- спиральные 160
- Триацилглицериды 130
- Триацилглицерин 69, 70
- Триглицериды 71
- Триозы 63
- Триплет 125
- Трубка млечная 160
- пыльцевая 68, 88, 91, 99, 106, 135, 150, 155
- ситовидная 157, 217
- Тубулин 91, 92, 94, 97, 130, 170, 182
- Тубулины 55, 62
- Туника 194, 195
- Тургесценция 213
- Тургор 35, 135, 142, 144, 148, 149

- У**биквитин 157
- Убихинон 130
- Углеводороды 45
- Углеводы 151
- Узел 240, 243, 245, 246, 299, 306, 311
- Ультрацентрифуга 85, 123
- Ундулоподии 97
- Унифациальность 238, 294
- Урацил 46, 47, 52, 53
- Уридин 78
- Усик 233, 261, 300, 304
- побеговый 266
- Усиление акротонное 255
- базитонное 255
- Устье 157, 200, 201, 205, 248, 268, 291, 293, 294, 297, 300, 301, 316, 328
- водяное 206
- нектарное 206
- Утолщение 154
- вторичное 160, 192, 196, 198, 201, 222, 240, 268, 271, 275, 282, 285, 312, 317
- первичное 240, 267, 271, 272, 275
- Участки ДНК промоторные 104
- Учение эволюционное 36

- Фа**ги 48, 52, 54
- Фагосомы 187
- Фаза-G0 114
- Фаза-G 114
- Фаза-G2 114, 115
- Фаза-M 114, 115
- Фаза-S 101, 105, 114, 115, 117, 121
- Факторы транскрипции 80, 100, 104
- Фрагменты Оказаки 51
- Фаготрофность 35
- Фагоцитоз 140, 141, 187, 188
- Фактор транскрипционный 50
- Фальсификация 31
- Фанерофиты 250
- Фауна 25
- Феллема 201, 209
- Феллоген 192, 201, 209, 285
- Феллодерма 209
- Фен 26
- Фенотип 45
- Ферменты 23, 26, 43, 54, 58, 60, 61, 88, 93, 100, 104, 107, 122, 125, 126, 129, 130, 138, 140, 143, 145, 151, 153, 154, 166, 168, 171, 304
- Феромоны 55
- Фибрилла 80, 81, 148, 152, 153, 155, 161, 164
- хроматиновая 102, 103
- целлюлозные 85, 115, 150, 152, 161, 312
- элементарные 151—153
- Фибрилл 276
- Физиология 36, 75
- клетки 74
- Фикобилиосомы 174, 175
- Фикобилипротеины 174
- Филаменты 54
- актиновые 61, 144, 155
- промежуточные 94
- Филлодии 289
- Филлогенность 251
- Филлоид 323, 324
- Филлоклады 231, 261
- Филломы 239, 288, 297
- Филлотаксис 243, 248, 254
- двурядный 245
- Филоалексины 150
- Филогенез 25, 27, 28
- Филогения 34, 36, 104
- Финальность 33
- Фитогормоны 155, 196
- Фитомер 240, 253
- Фитопатология 36
- Фитоциты 35
- Флавоноиды 130, 201
- Флагеллин 182
- Флиппаза 137
- Флобафены 283, 285
- Флора 25
- Флоресценция 255
- главная 255
- частичная 255
- Флоэма 157, 216, 222, 223, 271, 291, 309, 311, 315, 317

- вторичная 273, 283
- Флуоресценция 78
- Форма кортикальная 271
- медуллярная 271
- пиранозная 65
- побеговая 190
- фуранозная 64, 65
- Фосфолипид 70, 72, 185
- Фосфорилирование 169
- окислительное 169
- Фотоавтотрофы 186, 303
- Фотодыхание 143, 169
- Фотолитотрофность 21
- Фотосинтез 21, 26, 27, 86, 153, 171, 175, 177, 181, 186, 201, 291, 314
- Фототрофность 26, 35, 37
- Фрагмопласт 96, 109, 112, 115, 149, 198
- Фракционирование меристем 194
- Фруктаны 66

- Хамефиты 250
- Хаос детерминистический 33
- Хвойные 161
- Хвощ 153, 204
- Хиазмы 119, 120, 121
- Химера 188
- периклиальная 195
- секториальная 195
- Химохромы 201
- Хитин 65, 68, 81, 153, 165
- Хитридиомицеты 116
- Хлоренхима 200, 201, 268
- мезофилла 295
- Хлоропласты 21, 57, 72, 76, 82, 83, 86, 91, 96, 130, 131, 135, 167, 170—175, 177, 178, 201, 205, 209, 297, 300, 315, 328
- Хлорофилл 86, 130, 170—172, 177, 295
- Хмель 207
- Ход смоляной 222, 224, 277, 297
- травматический 277
- Хондриом 104
- Хроматиды 105, 112, 119, 121, 122
- Хроматин 76, 82, 87, 100—103, 105, 106, 109, 113, 114, 130, 148
- активный 104
- конденсированный 104
- Хроматоплазма 186
- Хроматофор 174, 181
- Хромомеры 117, 118
- Хромонома 102, 117
- Хромопласт 86, 127, 170, 177, 178, 201
- Хромосома 29, 36, 37, 49, 51, 52, 63, 74, 82, 87, 101—109, 112, 113, 117—119, 121, 122
- бактериальная 181
- гомологичная 118
- сателлитная 106
- SAT 106, 114
- эукариот 181

- Царство 188, 189
- грибов 189
- растений 189
- Цветковые 99
- Цветок 34, 86, 70, 177
- Цветонос 242
- Целлюлаза 153,
- Целлюлоза 45, 67, 68, 80, 81, 131, 135, 149—153, 192, 207, 213, 214, 276
- Целлюлозосинтаза 130
- Ценобий 227, 319
- Ценобласты 115, 116, 321
- Центр активный 61, 62
- организации микротрубочек (ЦОМТ) 92, 98, 112, 113
- покоящийся 194
- Центрифугирование дифференциальное 85
- Центрины 96
- Центриоли 92, 96—99, 113
- Центромеры 104—106, 110, 112, 113, 118, 120, 121
- Центроплазма 186
- Центросомы 99, 113
- Цепь гликановая 128, 175
- дыхательная 169
- неполярная 127
- пищевая 37
- Цианеллы 186
- Цианобактерии 25, 174, 175, 181, 185, 186
- Цибриды 135
- Цикл жизненный 24, 117
- клеточный 87, 94, 105, 108, 114, 115
- Кребса 169
- Цилиндр центральный 197, 198, 211, 212, 216, 309—311, 316
- полиархный 309
- Циста 23, 91, 320
- Цистерны 82, 85, 136—138, 147, 178
- Гольджи 137—140
- перинуклеарная 110
- ЭР 108, 110, 113, 125, 130, 135, 137, 141, 148, 155
- Цитогенетика 75
- Цитокинины 307
- Цитозин 46
- Цитозоль 82
- Цитокинез 108, 115
- Цитозисосома 147, 148
- Цитология 36, 74, 75, 104
- Цитоплазма 57, 76, 82, 83, 87, 89, 96, 99, 101, 107—110, 113, 114, 116, 123, 125, 126, 129—133, 136—139, 142—145, 147—149, 155, 167, 169, 170, 175, 179, 181, 188, 192, 222, 326
- кортикальная 94
- периферическая 98
- Цитоскелет 82, 88, 89, 91, 94, 97, 139, 155
- Цитохром 57, 60

- Частица гидрофильная 169
 — рибонуклеопротеиновая 108
 Черви 24
 Черешок 288—290, 293, 294, 304
 Чехлик 197
 — корневой 92, 194, 196, 198, 311, 316
 Чечевичка 200, 201, 210
 Чешуи луковиц 135
 — почечные 196, 250, 288, 297
 Число Авогадро 40
 — хромосом гаплоидное 119
 Членик ситовидных трубок 217, 283, 324, 325
 — сосудов 219, 276, 280, 282
- Шапероны** 54, 60
Шаперонины 54, 62
Шапка полярная 109, 113
Шейка корневая 239
Шипы 207, 230, 265
Шишка корневая 313
Шпинат 167
- Щель** устьичная 297
- Эвапорация** 205
Эвмеристема 190
Эволюция 24, 25, 32, 33, 58, 91, 101, 102, 125, 185, 188
 — конвергентная 166
Эвстела 270, 310
Экватор 93
 — веретена 112, 120
 — клетки 110, 112, 115
Эквифациальность 301
Экзогенность 194, 233, 239, 293
Экзодерма 210, 309
Эзоны 105
Экзоцирование 161
Экзоцит 98
Экзоцитоз 83, 131, 139—141, 143, 155
Экология 28, 36
 — растений 37
Экосистема 37, 40
Экскреты 145, 222
Экскреция 223
Экспанзины 155
Экспрессия дифференциальная 100
Экстензин 151
Эктоплазма 88, 89, 136
Электропорация 79
Элементы механические 309
 — проводящие 309
 — ситовидные 283
Эмболия воздушная 163
Эмбрионизация 240
Эмергенцы 207, 225, 265, 303
Элиситоры 55, 150
Эндогенность 194, 233, 316
Эндодерма 145, 198, 202, 210, 220, 268, 271, 295, 297, 309, 317
 — третичная 213
Эндомембрана 93, 133
Эндонуклеаза 122
Эндоплазма 88, 89
Эндоплазматическая сеть 82, 135, 136
Эндоплазматический ретикулум 82, 100, 113, 115, 126, 129, 135—137, 140, 142, 155, 158, 180
 — — гладкий 69, 82, 136, 137, 164
 — — гранулярный 136
 — — шероховатый 82, 83, 130, 136—138, 140, 147, 148
Эндосимбиоз 185—187
Эндосимбионты 185—187
Эндосома 140, 141, 187
Эндосперм 116, 142, 147, 157, 190, 251
 — каменистый 163
Эндоцитоз 131, 139—141, 142, 143
Энзим 43
Эпидермис 76, 91
Эпикотиль 239
Эпистемология 32
Эпителий 224, 277
Эпитема 223
Эпифиты 305, 312, 314
Эпиблема 311
Эпидерма 191, 197, 201, 202—205, 207, 210, 248, 267, 268, 284, 285, 291, 294, 295, 301
Эпидермис 135, 144, 146, 153, 163—166, 168
Этиоляция 176
Этиопласт 176, 177
Эубактерии 28, 182
Эукариоты 21, 22, 24, 28, 29, 42, 45, 48, 50, 51, 52, 54, 57, 74, 91, 94, 96, 97, 100, 101, 108, 117, 123, 124, 126, 168, 179, 181, 182, 188
 — фотоавтотрофные 171
Эухроматин 83, 87, 100
Эуциты 21
Эфирные масла 222, 224, 225
Эфиры сложные 300
- Явление осмотическое** 36
Ядро 37, 75, 76, 79, 82, 83, 85, 87, 88, 91, 99, 101, 103, 105—110, 112—116, 119, 121, 130, 135, 136, 139, 144, 148, 168, 169, 170, 186, 218, 222, 321
 — гаплоидное 104
 — гистоновое 101
 — диплоидное 112
 — клеточное 21, 35, 51, 100, 129, 130, 186
 — полиплоидное 104
 — триплоидное 106
 — эндополиплоидное 114
Ядрышко 35, 76, 82, 83, 87, 100, 101, 105—107, 109, 110, 114, 135, 148, 181, 186
Яйцеклетка 55, 89, 327

Координаты для контактов с авторами

Профессор, доктор, почетный доктор Петер Зитте
Lerchengarten 1
79249 Merzhausen
peter.sitte@biologie.uni-freiburg.de

Профессор, доктор Эльмар В. Вайлер
Lehrstuhl für Pflanzenphysiologie / кафедра физиологии растений
Fakultät für Biologie / факультет биологии
Ruhr-Universität / Университет в Руре
Universitätsstraße 150
44780 Bochum
elmar.weiler@ruhr-uni-bochum.de

Профессор, доктор Андреас Брезински
Am Katzenbichel 22
93161 Sinzing (Viehhausen)
abresinsky@t-online.de

Профессор, доктор Йоахим В. Кадерайт
Institut für Spezielle Botanik und Botanischer Garten / Институт специальной ботаники и
ботанический сад
Johannes Gutenberg-Universität Mainz / Университет Иоганна Гуттенберга в Майнце
55099 Mainz
kadereit@mail.uni-mainz.de

Профессор, доктор Кристиан Кёрнер
Institut für Botanik der Universität Basel / Институт ботаники Университета Базеля
Schönbeinstraße 6
CH-4056 Basel
SCHWEIZ
ch.koerner@unibas.ch

Оглавление

Предисловие к 35-му немецкому изданию	7
Предисловие к 1-му немецкому изданию	9
Авторы учебника «Ботаника»	11
Издания на иностранных языках	11
Хронология	12
Предисловие к русскому изданию	16
Предисловие научного редактора	18
Введение	21
Ботаника как биологическая наука	21
Что такое жизнь?	22
Происхождение и эволюция жизни	25
Границы жизни	28
Биология как естественная наука	30
Особое положение биологии	32
Животное и растение	33
Подразделение и значение ботаники	35
Морфология	39
1. Молекулярные основы — строительные «кирпичики» клеток	40
1.1. Структура и свойства воды	43
1.2. Нуклеиновые кислоты	45
1.2.1. Строение нуклеиновых кислот	45
1.2.2. Структура дезоксирибонуклеиновой кислоты (ДНК, DNA)	48
1.2.3. Репликация ДНК	49
1.2.4. Рибонуклеиновые кислоты (РНК, RNA)	52
1.2.5. Вирусы, фаги, вириды	54
1.3. Белки	54
1.3.1. Аминокислоты, входящие в состав белков	55
1.3.2. Строение белков	57
1.3.2.1. Первичная структура	57
1.3.2.2. Пространственная структура	58
1.3.2.3. Белковые комплексы	61
1.4. Полисахариды	63
1.4.1. Моносахариды, строительные блоки (звенья цепей) полисахаридов	63
1.4.2. Образование гликозидов	65
1.4.3. Запасные и структурные полисахариды	66
1.5. Липиды	69
1.5.1. Запасные липиды	69
1.5.2. Структурные липиды — образование липидного бислоя мембран	71
2. Строение и ультраструктура клетки	72
2.1. Изучение клетки	75
2.1.1. Световая микроскопия	77

2.1.2. Электронная микроскопия	80
2.2. Растительная клетка	81
2.2.1. Обзор	81
2.2.2. Цитоплазма	87
2.2.2.1. Цитоскелет	89
2.2.2.2. Моторные белки и процессы движения в клетке	94
2.2.2.3. Жгутики и центриоли	97
2.2.3. Клеточное ядро	100
2.2.3.1. Хроматин	101
2.2.3.2. Хромосомы и кариотип	104
2.2.3.3. Ядрышки и прерибосомы	105
2.2.3.4. Ядерный матрикс и ядерная оболочка	107
2.2.3.5. Митоз и клеточный цикл	108
2.2.3.6. Клеточное деление — ценобласты и энергиды	115
2.2.3.7. Мейоз	116
2.2.3.8. Кроссинговер	122
2.2.3.9. Сингамия	122
2.2.4. Рибосомы	123
2.2.5. Биомембраны	125
2.2.5.1. Молекулярный состав биомембран	126
2.2.5.2. Модель текучей мозаики	127
2.2.5.3. Мембраны как разграничивающие структуры	129
2.2.6. Клеточные мембраны и компартменты	133
2.2.6.1. Клеточная мембрана	133
2.2.6.2. Эндоплазматическая сеть (ЭС), или эндоплазматический ретикулум (ЭР)	135
2.2.6.3. Диктиосомы и аппарат Гольджи	137
2.2.6.4. Мембранный поток, экзо- и эндоцитоз	139
2.2.6.5. Мембранные пузырьки (coated vesicles)	141
2.2.6.6. Пероксисомы и глиоксисомы	142
2.2.6.7. Вакуоли и тонопласт	143
2.2.7. Клеточные стенки	148
2.2.7.1. Развитие и дифференцировка	149
2.2.7.2. Первичная клеточная стенка	149
2.2.7.3. Плазмодесмы и поровые поля	155
2.2.7.4. Вторичные стенки клеток волокон и древесины	158
2.2.7.5. Поры	161
2.2.7.6. Модификации вторичных стенок	163
2.2.8. Митохондрии	166
2.2.8.1. Структурные изменения и размножение	168
2.2.8.2. Мембраны и компартментация митохондрий	169
2.2.9. Пластиды	170
2.2.9.1. Форма и ультраструктура хлоропластов	171
2.2.9.2. Другие формы пластид. Крахмал	175
2.3. Строение прокариотической клетки	179
2.3.1. Размножение и генетический аппарат	181
2.3.2. Жгутики бактерий	182
2.3.3. Структуры стенки	183
2.4. Теория симбиогенеза и водородная гипотеза	185
2.4.1. Эндосимбиоз	185
2.4.2. Возникновение пластид и митохондрий путем симбиогенеза	186

3. Ткани побеговых растений	189
3.1. Образовательная ткань (меристема)	190
3.1.1. Апоикальная (верхушечная) меристема и первичная меристема	192
3.1.1.1. Конус нарастания побега	194
3.1.1.2. Конус нарастания корня	196
3.1.2. Латеральные меристемы (камбии)	198
3.2. Постоянные ткани	199
3.2.1. Паренхима	200
3.2.2. Пограничные ткани	201
3.2.2.1. Эпидерма и кутикула	202
3.2.2.2. Пробка	209
3.2.2.3. Эндодерма	211
3.2.3. Механические ткани	213
3.2.4. Проводящие ткани	216
3.2.4.1. Флоэма	216
3.2.4.2. Ксилема	219
3.2.4.3. Проводящий пучок	220
3.2.5. Железистые клетки и ткань	222
3.2.5.1. Млечники	223
3.2.5.2. Смоляные ходы и вместилища выделений	224
3.2.5.3. Головчатые волоски и железистые эмергенцы	225
4. Морфология и анатомия листостебельных растений	226
4.1. Морфология и анатомия	227
4.1.1. Гомология и аналогия	230
4.1.2. Побег (кормус) и таллом	233
4.2. Побег	238
4.2.1. Продольная структура побега	240
4.2.2. Листорасположение	243
4.2.3. Корневище	248
4.2.4. Жизненные формы	249
4.2.5. Ветвление побега	251
4.2.5.1. Дихотомическое и пазушное ветвление	251
4.2.5.2. Пазушные системы ветвления	251
4.2.5.3. Соцветия	256
4.2.5.4. Жизненные формы древесных растений: кустарник и дерево	258
4.2.5.5. Метатопия, каулифлория, придаточные побеги, выводковые почки	259
4.2.6. Особые функции и приспособительные формы	261
4.2.7. Анатомия стебля: первичное строение	266
4.2.7.1. Развитие	266
4.2.7.2. Первичное строение	267
4.2.7.3. Первичное утолщение	271
4.2.8. Вторичное строение стебля	272
4.2.8.1. Функциональное значение вторичного утолщения	272
4.2.8.2. Камбий, древесина и луб	272
4.2.8.3. Вторичное утолщение у однодольных	275
4.2.8.4. Древесина	275
4.2.8.5. Древесина голосеменных	276
4.2.8.6. Древесина покрытосеменных	278
4.2.8.7. Заболонь и ядровая древесина	282
4.2.8.8. Луб	283

4.2.8.9. Корка	284
4.3. Листовые органы. Строение и метаморфозы	288
4.3.1. Типичный лист	288
4.3.1.1. Расчленение и симметрия	288
4.3.1.2. Развитие и особые формы листьев	293
4.3.1.3. Анатомия	295
4.3.2. Листовая серия	297
4.3.3. Видоизменения листьев	300
4.3.3.1. Метаморфозы	300
4.3.3.2. Ксероморфные листья	301
4.3.3.3. Листья эпифитов	303
4.4. Корни	306
4.4.1. Корневые системы	307
4.4.2. Анатомия корня	309
4.4.2.1. Первичное строение	309
4.4.2.2. Боковые корни	316
4.4.2.3. Вторичное строение	317
5. Принципы строения талломных растений (таллофитов)	318
5.1. Одноклеточность и многоклеточность	318
5.2. Клеточный и сифональный талломы	321
5.3. Многоклеточные талломы водорослей	322
5.3.1. Нитчатый таллом	322
5.3.2. Тканевые талломы	324
5.4. Мицелий грибов	325
5.5. Формы организации печеночников и листовенных мхов	326
Список литературы	329
Список сокращений	339
Единицы и символы	341
Предметный указатель	344
Координаты для контактов с авторами	362

Учебное издание

Зитте Петер, Вайлер Эльмар В , Кадерайт Йоахим В ,
Брезински Андреас, Кернер Кристиан

Ботаника. Учебник для вузов

В четырех томах

Том 1. Клеточная биология. Анатомия. Морфология

Учебник