

**Е.И. Барabanов
С.Г. Зайчикова**

БОТАНИКА

УЧЕБНИК

2-е издание, исправленное и дополненное

Министерство образования и науки РФ

Рекомендовано ГБОУ ВПО «Первый Московский
государственный медицинский университет
имени И.М. Сеченова» в качестве учебника для студентов
учреждений высшего профессионального образования,
обучающихся по специальности 33.05.01 (060301.65)
«Фармация» по дисциплине «Ботаника»



Москва
ИЗДАТЕЛЬСКАЯ ГРУППА
«ГЭОТАР-Медиа»
2020

ОГЛАВЛЕНИЕ

Предисловие.....	11
Введение.....	13
ГЛАВА 1. Цитология.....	14
История развития учения о клетке.....	14
Строение растительных клеток.....	15
Протопласт.....	16
Цитоплазма.....	16
Ядро.....	27
Плазматическая мембрана.....	28
Производные протопласта.....	32
Отличия растительной клетки от животной.....	41
Деление эукариотических клеток.....	43
Митоз.....	44
Цитокинез.....	45
Мейоз.....	45
Первое мейотическое (редукционное) деление.....	47
Второе мейотическое (эквационное) деление.....	49
Задания для самостоятельной подготовки.....	49
ГЛАВА 2. Растительные ткани.....	52
Классификация тканей.....	52
Образовательные ткани.....	54
Первичные меристемы.....	55
Вторичные меристемы.....	58
Покровные ткани.....	58
Первичная покровная ткань.....	58
Вторичная покровная ткань.....	65
Третичная покровная ткань.....	66
Основные ткани.....	69
Механические ткани.....	69
Проводящие ткани.....	74
Выделительные ткани.....	79
Выделительные ткани внутренней секреции.....	79
Выделительные ткани наружной секреции.....	81
Задания для самостоятельной подготовки.....	82
ГЛАВА 3. Вегетативные органы высших растений.....	84
Корень и корневая система.....	85

Общая характеристика корня	85
Типы корней и корневых систем	85
Зоны корня	87
Первичное строение корня	89
Вторичное строение корня	96
Метаморфозы корней	97
Побег и система побегов	105
Общая характеристика побега и почки	105
Развертывание побега из почки	107
Листорасположение	109
Характер ветвления побега	109
Метаморфозы побегов	112
Видоизменения подземных побегов	112
Видоизменения надземных побегов	113
Формирование тканей стебля	115
Формирование тканей стебля первичного строения	115
Формирование тканей стебля вторичного строения	123
Пучковое строение стебля	124
Переходное строение стебля	127
Непучковое строение стебля	128
Особенности строения стебля двудольных растений	132
Особенности строения корневищ двудольных растений	132
Особенности строения центрального осевого цилиндра однодольных и двудольных растений	132
Лист — боковой орган побега	133
Общая характеристика листа	133
Основные части листа	134
Жилкование	135
Классификация листьев, имеющих свои черешочки	137
Анатомическое строение листовой пластинки	138
Строение листа дорсовентральной структуры	140
Строение листа радиальной структуры	142
Листопад	144
Метаморфозы листа	146
Задания для самостоятельной подготовки	147

ГЛАВА 4. Царство Дробянки — Mychota. Царство Протоктисты — Protoctista. Царство Грибы — Mycota (Fungi).	149
Таксономические категории и таксоны. Бинарная номенклатура	149
Царство Дробянки — Mychota	150

Подцарство Настоящие бактерии — Bacteriobionta	150
Строение бактериальной клетки	151
Питание и энергетический обмен	152
Размножение бактерий	154
Значение бактерий	155
Подцарство Оксифотобактерии — Oxyphotobacteria	156
Строение	156
Размножение	157
Распространение и значение	159
Задания для самостоятельной подготовки	159
Царство Протоктисты — Protoctista	159
Грибоподобные протоктисты	160
Отдел Оомикоты — Oomycota	160
Отдел Хитридиомикоты — Chytridiomycota	161
Протоктисты-водоросли	161
Клеточная организация водорослей	162
Размножение	163
Отдел Эвгленовые водоросли — Euglenophycota	163
Отдел Красные водоросли (Багрянки) — Rhodophycota (Rhodophyta)	164
Отдел Диатомовые водоросли, или Диатомеи, — Diatomophycota	166
Общая характеристика	167
Размножение	167
Значение	167
Отдел Бурые водоросли — Fucophycota (Phaeophyta)	168
Общая характеристика	168
Размножение	169
Значение	169
Отдел Зеленые водоросли — Chlorophycota (Chlorophyta)	169
Класс Равногугтиковые. Порядок Вольвоксовые.	
Род Хламидомонада — Chlamydomonas	171
Класс Равногугтиковые. Порядок Вольвоксовые.	
Род Вольвокс — Volvox	173
Класс Равногугтиковые. Порядок Хлорококковые, или Протококковые, водоросли. Род Хлорелла — Chlorella	174
Класс Сцеплянки. Род Спиригира — Spirogyra	176
Задания для самостоятельной подготовки	178
Царство Грибы — Mycota (Fungi)	178
Общая характеристика	178

Размножение	180
Отдел Зигомикоты — Zygomycota	181
Отдел Сумчатые грибы, или Аскомикоты, — Ascomycota	183
Подкласс Голосумчатые — Hemiascomycetidae	184
Подкласс Плодосумчатые — Carpoascomycetidae	185
Отдел Базидиомикоты — Basidiomycota	186
Отдел Дейтеромицоты — Deuteromycota, или Несовершенные грибы — Fungi imperfecti	190
Отдел Лишайники — Lichenes	193
Общая характеристика	193
Размножение	196
Значение	197
Задания для самостоятельной подготовки	197

ГЛАВА 5. Царство Растения — Plantae, Embryophyta, Phytobiota.

Высшие споровые растения	198
Общая характеристика высших споровых растений	199
Отдел Моховидные — Bryophyta	202
Класс Печеночники — Hepaticopsida	202
Класс Листостебельные мхи — Bryopsida (Musci)	203
Подкласс Белые, или Торфяные, мхи — Sphagnidae	203
Подкласс Зеленые (Бриевые) мхи — Bryidae	206
Отдел Плауновидные — Lycopodiophyta	208
Класс Плауновые — Lycopodiopsida	209
Род Плаун — Lycopodium	209
Класс Полушниковые, или Шильниковые, — Isoetopsida	210
Род Селагинелла — Selaginella	211
Отдел Псилотовидные — Psilotophyta	211
Отдел Хвощевидные — Equisetophyta	212
Класс Хвощевидные — Equisetopsida	212
Род Хвощ — Equisetum	212
Отдел Папоротниковидные — Polypodiophyta	215
Класс Полиподиопсиды — Polypodiopsida	215
Задания для самостоятельной подготовки	220

ГЛАВА 6. Семенные растения. Отдел Голосеменные — Pinophyta

Общая характеристика	223
Особенности строения	223
Размножение	224
Микроспорогенез и микрогаметогенез	224
Мегаспорогенез и мегагаметогенез	227

Опыление.....	228
Оплодотворение.....	228
Формирование семян и развитие зародыша	229
Класс Семенные папоротники — Leginopteridopsida	230
Класс Саговники — Cycadopsida	230
Класс Беннеттитовые — Bennettitopsida.....	231
Класс Гинкговые — Ginkgoopsida	233
Класс Гнетовые — Gnetopsida.....	234
Порядок Гнетовые — Gnetales.....	234
Порядок Эфедровые — Ephedrales	234
Порядок Вельвичиевые — Welwitschiales	236
Класс Хвойные — Pinopsida. Подкласс Хвойные — Pinidae ...	236
Семейство Подокарповые — Podocarpaceae.....	238
Семейство Сосновые — Pinaceae	238
Семейство Кипарисовые — Cupressaceae	239
Задания для самостоятельной подготовки	241

ГЛАВА 7. Отдел Покрытосеменные — Angiospermae, или Цветковые —

Magnoliophyta	243
Общая характеристика.....	243
Происхождение	245
Теории происхождения цветка.....	249
Цветок	250
Околоцветник	251
Андроцей.....	254
Микроспорогенез и микрогаметогенез	255
Гинецей	257
Другие части цветка	260
Расположение частей цветка.....	261
Симметрия цветка.....	261
Формула и диаграмма цветка	262
Цветение	264
Семязачаток	264
Мегаспорогенез и мегагаметогенез	265
Опыление	266
Двойное оплодотворение.....	267
Соцветия.....	268
Моноподиальные соцветия.....	269
Плод	274
Семя	281
Виды семян.....	282

Семена двудольных без эндосперма	282
Семена двудольных с эндоспермом	284
Семена двудольных с эндоспермом и периспермом	284
Семена однодольных с эндоспермом	284
Семена однодольных без эндосперма	286
Семена злаков	286
Проращение семян	287
Надземное проращение	288
Подземное проращение	288
Задания для самостоятельной подготовки	290

ГЛАВА 8. Главнейшие таксономические группы отдела Цветковые —

Magnoliophyta	292
Класс Двудольные — Dicotyledones, или Магнолиописиды — Magnoliopsida	292
Подкласс Магнолииды — Magnoliidae	292
Порядок Магнолиецветные — Magnoliales	292
Порядок Бадьяновые — Illiciales	295
Порядок Лавровые — Laurales	296
Порядок Перцевые — Piperales	300
Порядок Кувшинкоцветные, или Нимфейные, — Nymphaeales	302
Порядок Лотосовые — Nelumbonales	303
Подкласс Ранункулиды — Ranunculidae	306
Порядок Лютикоцветные — Ranunculales	306
Порядок Макоцветные — Papaverales	312
Порядок Пионовые — Paeoniales	314
Подкласс Кариофиллиды — Caryophyllidae	314
Порядок Гвоздичные — Caryophyllales	315
Порядок Гречишноцветные — Polygonales	323
Подкласс Гамамелиды — Hamamelididae	327
Порядок Букоцветные — Fagales	327
Подкласс Дилленииды — Dilleniidae	332
Порядок Чайные — Theales	333
Порядок Фиалковые — Violales	337
Порядок Тыквенные — Cucurbitales	340
Порядок Каперсовые — Capparales	343
Порядок Ивоцветные — Salicales	346
Порядок Вересковые — Ericales	350
Порядок Примуловые, или Первоцветные, — Primulales ...	352
Порядок Мальвоцветные — Malvales	353

Порядок Крапивоцветные — Urticales	358
Порядок Молочайные — Euphorbiales	360
Подкласс Розиды — Rosidae	363
Порядок Камнеломковые — Saxifragales	363
Порядок Розоцветные — Rosales	365
Порядок Бобовые — Fabales	373
Порядок Миртоцветные — Myrtales	381
Порядок Рутоцветные — Rutales	383
Порядок Сапиндовые — Sapindales	388
Порядок Льновые — Linales	389
Порядок Крушиноцветные — Rhamnales	392
Порядок Виноградные — Vitales	396
Порядок Кизилловые — Cornales	397
Порядок Сельдерейные — Apiales, или Зонтичные, — Umbelliflorae	399
Порядок Ворсянковые — Dipsacales	405
Подкласс Ламииды — Lamiidae	409
Порядок Горечавковые — Gentianales	411
Порядок Пасленоцветные — Solanales	422
Порядок Вьюнковые — Convolvulales	425
Порядок Синюховые — Polemoniales	427
Порядок Бурачничкоцветные — Boraginales	428
Порядок Норичникоцветные — Scrophulariales	430
Порядок Яснотковые — Lamiales	435
Подкласс Астериды — Asteridae	441
Порядок Колокольчиковые — Campanulales	441
Порядок Астровые, или Сростнопыльниковые, — Asterales, или Synandreae	443
Класс Однодольные — Monocotyledones, или Лилиопсиды — Liliopsida	447
Подкласс Лилииды — Liliidae	447
Порядок Лилиецветные — Liliales	447
Порядок Амариллисовые — Amaryllidales	452
Порядок Спаржевые — Asparagales	459
Порядок Диоскорейные — Dioscoreales	462
Порядок Орхидные — Orchidales	464
Порядок Осоковые — Cyperales	467
Порядок Злаки, или Чешуецветные, — Poales	469
Подкласс Арециды — Arecidae	473
Порядок Пальмы — Arecales	473
Порядок Аронниковые — Arales	475

ГЛАВА 9. Основы ботанической географии растений	478
Флористическая география	478
Основные географические элементы флоры	479
Флористические области	480
Элементы экологии растений	481
Характеристика экосистемы	482
Факторы среды	485
Эдафические факторы	491
Биотические факторы	494
Элементы геоботаники	496
Растительные зоны России и сопредельных стран	499
Зона тундр	500
Лесная зона	501
Степная зона	506
Зона пустынь и полупустынь	507
Субтропики	510
Климатические зоны и интразональная растительность	511
Растительность лугов	513
Растительность болот	514
Сорно-рудеральная растительность	516
ГЛАВА 10. Элементы физиологии растений	517
Водообмен и передвижение веществ	518
Корневое питание растений	525
Содержание минеральных элементов в растении	527
Удобрения и их значение	530
Рост и развитие растений	531
Рост растений	531
Развитие растений	538
Тестовые задания	541
Ответы на тестовые задания	574
Литература	575
Предметный указатель	576
Указатель названий растений	582
Указатель латинский названий растений	587

Глава 1

ЦИТОЛОГИЯ

ИСТОРИЯ РАЗВИТИЯ УЧЕНИЯ О КЛЕТКЕ

Клетка представляет собой основную структурно-функциональную единицу животных, растений и грибов. Понятие о клетке и ее строении возникло благодаря изобретению микроскопа в 1590 г. голландскими мастерами — братьями Янсен.

Впервые увидел и описал клетку английский естествоиспытатель Роберт Гук в 1665 г. Рассматривая в микроскоп тонкий срез бутылочной пробки, Р. Гук обнаружил, что она состоит из многочисленных камер, которые он назвал клетками.

В 1671 г. М. Мальпиги, а затем в 1682 г. Н. Грю впервые описали микроскопическое строение органов растений, подтвердив их клеточное строение.

В 1676 г. А. Левенгук открыл мир микроскопических растений и описал окрашенные включения в клетках высших растений и водорослей.

До XIX в. существовало представление, что основные функции клетки связаны с ее стенкой, а содержимому клетки отводилась второстепенная роль. С усовершенствованием микротехники расширялись и познания о внутреннем содержимом клетки. Так, в 1831 г. Р. Браун обнаружил клеточное ядро и описал его как важнейшее образование. В 1839 г. Ян Пуркинье ввел новый термин — «протоплазма», т.е. живое содержимое клетки.

Обобщив все накопленные знания о клетке, ботаник М. Шлейден (1838) и зоолог Т. Шванн (1839) сформулировали *клеточную теорию*, согласно которой клетка есть единая элементарная и функциональная структура всех живых организмов.

В 1858 г. Р. Вирхов добавил новое положение к клеточной теории, обосновав принцип преемственности клеток путем деления (каждая клетка происходит из клетки).

В течение 350 лет для изучения клетки применяли световой, или оптический, микроскоп.

С 1946 г. стали использовать электронный микроскоп, разрешающая способность которого почти в 400 раз больше, чем у светового. Это позволило установить тонкую структуру — ультраструктуру клетки и сделать множество крупнейших открытий.

СТРОЕНИЕ РАСТИТЕЛЬНЫХ КЛЕТОК

Все растения относятся к эукариотам, поскольку имеют оформленное ядро. Более примитивные организмы — бактерии, в частности цианобактерии (сине-зеленые водоросли), называемые *прокариотами* (доядерными организмами), отличаются от эукариот по ряду признаков (табл. 1.1).

Таблица 1.1. Основные особенности прокариот и эукариот

Признак	Прокариоты (бактерии)	Эукариоты (грибы, водоросли, растения)
Размер клеток, мкм	1–10	10–100 и более
Внешний вид организма	Одноклеточные, колониальные, нитчатые, подвижные и неподвижные	Одноклеточные, колониальные, подвижные и неподвижные, нитчатые, многоклеточные
Особенности строения ядра	Ядерная мембрана отсутствует	Ядерная мембрана имеется
ДНК	Кольцевая ДНК в цитоплазме	Очень длинная линейная молекула ДНК, организованная в хромосомы и окруженная ядерной мембраной
Деление клеток	Равновеликое бинарное деление	Митоз, мейоз
Плоидность	Гаплоидные организмы	Гаплоидные и диплоидные организмы; в цикле развития идет чередование гаплоидной и диплоидной фаз
Органеллы цитоплазмы	Мезосомы, рибосомы, газовые вакуоли, разные гранулы	<i>Двумембранные:</i> митохондрии, пластиды. <i>Одномембранные:</i> эндоплазматическая сеть (ЭПС), диктиосомы (аппарат Гольджи), вакуоли, лизосомы, микротельца. <i>Немембранные:</i> рибосомы, микротрубочки, микрофиламенты

Окончание табл. 1.1

Признак	Прокариоты (бактерии)	Эукариоты (грибы, водоросли, растения)
Межклеточные связи	Отсутствуют	Клетки растений связаны плазмодесмами
Способы питания	Гетеротрофные и автотрофные (хемо- и фотосинтезирующие) организмы	Гетеротрофные и автотрофные (фотосинтезирующие) организмы
Пигменты фотосинтеза	Бактериохлорофилл, бактериокаротин, хлорофилл, каротин, фикобилины (фикоцианин, фикоэритрин)	Хлорофиллы <i>a, b, c, d</i> , каротин, ксантофилл
Клеточная стенка	Гликопептид муреин	Состоит из полисахаридов: целлюлозы, гемицеллюлозы, пектиновых веществ

Во взрослой растительной клетке (рис. 1.1) выделяют *протопласт* и его производные — *клеточную стенку (оболочку)*, *вакуоль* и *включения*.

Протопласт

Протопласт — живое содержимое растительной клетки. Он включает *цитоплазму* и *клеточное ядро*.

Цитоплазма

В состав цитоплазмы входят *гиалоплазма* — внутренняя жидкая среда клетки и погруженные в нее *клеточные органеллы*.

Для живых растительных клеток характерно движение цитоплазмы, называемое *током цитоплазмы*, или *циклозом*, связанное прежде всего с физико-химическими особенностями гиалоплазмы. Различают два типа движения цитоплазмы: *струйчатое* и *круговое* (ротационное). *Струйчатое* движение наблюдают в молодых клетках, где цитоплазма образует пристенный слой и тяжи, а *круговое* — в более старых клетках с центральной вакуолью и пристенным слоем цитоплазмы. Цитоплазма при этом движется по кругу, увлекая за собой клеточные органеллы и ядро. Скорость движения цитоплазмы незначительна (1–2 мм/с), но при повышении температуры до 40 °С, наличии освещения, O₂ и других факторов скорость увеличивается и становится заметной.

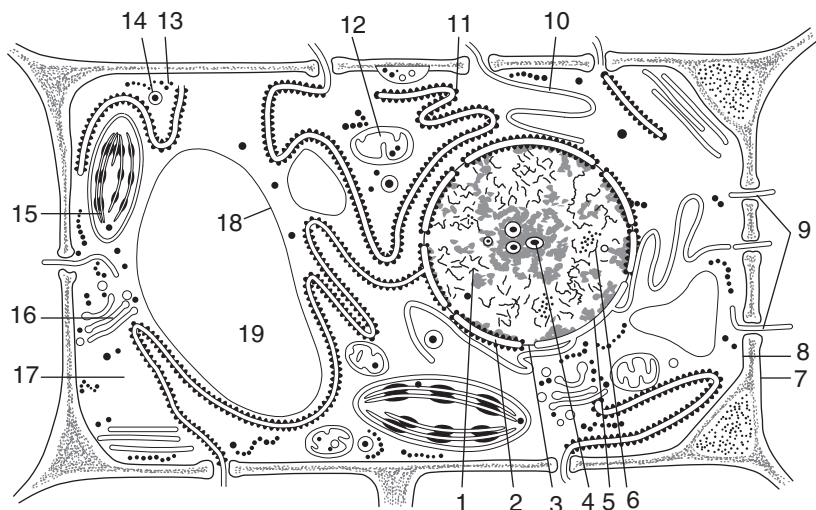


Рис. 1.1. Схема строения растительной клетки (электронная микроскопия): 1 — ядро; 2 — ядерная оболочка (две мембраны — внутренняя и внешняя и перинуклеарное пространство); 3 — ядерная пора; 4 — ядрышко; 5 — конденсированный хроматин; 6 — диффузный хроматин; 7 — клеточная стенка; 8 — плазмалемма; 9 — плазмодесмы; 10 — агранулярная эндоплазматическая сеть; 11 — гранулярная эндоплазматическая сеть; 12 — митохондрии; 13 — свободные рибосомы; 14 — лизосомы; 15 — хлоропласт; 16 — диктиосома аппарата Гольджи; 17 — гиалоплазма; 18 — тонопласт; 19 — вакуоль с клеточным соком

Гиалоплазма

Гиалоплазма представляет собой сложный бесцветный коллоидный раствор слизистой консистенции, напоминающей консистенцию яичного белка. Обычно это *золь*, т.е. коллоидная система с преобладанием дисперсионной среды — воды. Золь может переходить в *гель* (более твердое состояние) и обратно — одно из проявлений живого состояния гиалоплазмы. Гиалоплазма содержит 70–90% воды, в которой растворены ионы минеральных солей, играющие важную роль в создании осмотического давления в клетке. В состав гиалоплазмы входят также растворимые белки, рибонуклеиновые кислоты (РНК), полисахариды, липиды.

Вещества, входящие в состав живой клетки, объединяют в понятие «конституционные», т.е. участвующие в строении клетки. Основные классы конституционных органических веществ — белки, нуклеиновые кислоты, липиды и углеводы.

Белки — вещества, определяющие строение и свойства живой материи. На их долю приходится основная масса органических веществ клетки. Они участвуют в построении структуры и в функциях всех клеточных органелл. Белки выполняют важную ферментативную функцию, постоянно участвуя в процессах синтеза и распада конституционных веществ. Белки могут быть и эргастическими веществами клетки, т.е. откладываться в запас, а также выполнять сократительную и транспортную функции и, кроме того, служить источником энергии.

Белки — биополимеры, состоящие из аминокислот, соединенных пептидными связями. Из известных 40 аминокислот в состав белков входят 20. Простые белки — *протеины* — состоят только из аминокислот и откладываются в клетке в качестве запасных веществ. Простые белки могут соединяться с углеводами (гликопротеиды), нуклеиновыми кислотами (нуклеопротеиды), жирными кислотами (липопротеиды), и тогда их называют сложными белками — *протеидами*. Протеиды представляют собой конституционные белки, поскольку входят в состав цитоплазмы и ядра.

Нуклеиновые кислоты (ДНК и РНК) — важная группа фосфорсодержащих биополимеров, обеспечивающих хранение и передачу наследственной информации. Мономер нуклеиновых кислот — *нуклеотид*, включающий азотистое основание, сахар и остаток фосфорной кислоты. Для каждого вида характерен свой нуклеотидный состав нуклеиновых кислот.

Молекула ДНК состоит из двух полинуклеотидных антипараллельных цепей, закрученных в двойную спираль вокруг центральной оси. Цепи выстраиваются по типу комплементарности между азотистыми основаниями, образующими между собой водородные связи. Структуру ДНК описали в 1953 г. Д. Уотсон и Ф. Крик. РНК, в отличие от ДНК, представляет собой одноцепочную молекулу (табл. 1.2). ДНК и РНК могут находиться как в ядре, так и в цитоплазме, а также в митохондриях и хлоропластах.

Липиды (фосфолипиды) — жироподобные вещества, представляющие собой структурные компоненты клетки, т.е. входящие в состав клеточ-

ной мембраны (плазмалеммы, тонопласта). Протопласт растительной клетки содержит липиды:

- простые (жирные масла);
- полимерные (воск, кутин, суберин);
- сложные (липоиды, или жироподобные вещества).

Таблица 1.2. Состав нуклеиновых кислот

Нуклеиновая кислота	Пуриновое основание	Пиримидиновое основание	Сахар	Остаток фосфорной кислоты
ДНК	Аденин, гуанин	Цитозин, тимин	Дезоксирибоза	Имеется
РНК	Аденин, гуанин	Цитозин, урацил	Рибоза	Имеется

Простые липиды состоят из остатков жирных кислот и спиртов. Сложные липиды — комплексы липидов с белками (липопротеиды), фосфорной кислотой (фосфолипиды), сахарами (гликолипиды).

Некоторые пигменты (каротиноиды) также относят к сложным липидам. Липиды служат одним из основных компонентов биологических мембран, а также составляют их энергетический резерв.

Углеводы входят в состав гиалоплазмы в виде:

- моносахаридов — глюкозы и фруктозы;
- дисахаридов — сахарозы, мальтозы и др.;
- полисахаридов — крахмала, гликогена.

У растений моносахариды представляют собой первичные продукты фотосинтеза и используются для биосинтеза полисахаридов, аминокислот, жирных кислот и др. Углеводы запасаются в виде крахмала как энергетический резерв у растений. Некоторые углеводные полимеры служат опорным материалом жестких клеточных стенок (целлюлоза) или выполняют функцию цементирующего материала в межклеточном пространстве (пектины).

Органеллы цитоплазмы

В гиалоплазме находятся различные по своим функциям клеточные органеллы:

- двумембранные — митохондрии и пластиды;
- одномембранные — диктиосома, ЭПС, микротельца, лизосомы;
- немембранные — рибосомы, сферосомы, микротрубочки, микрофиламенты (табл. 1.3), жгутики и ундулоподии;
- ядро.

Таблица 1.3. Структура цитоплазмы

Цитоплазма	Функции
Гиалоплазма	Внутренняя среда клетки
Клеточные органеллы	
<i>Двумембранные:</i>	
Митохондрии (рис. 1.2)	Синтез аденозинтрифосфорной кислоты
Пластиды (рис. 1.3–1.5)	Фотосинтез, запасающая, биологическая
<i>Одномембранные:</i>	
Эндоплазматическая сеть (рис. 1.6)	Синтез липидов, стероидов, белков и транспорт веществ
Диктиосомы (рис. 1.7)	Образование лизосом, секреторная, накопительная, укрупнение белковых молекул, синтез сложных углеводов (целлюлозы)
Микротельца: пероксисомы листьев	Участие в фотодыхании
Глиоксисомы	Метаболизм жиров
Жгутики и ундулоподии	Органоиды движения
<i>Немембранные:</i>	
Рибосомы (рис. 1.8)	Синтез белков
Микротрубочки	Цитоскелет, веретено деления
Микрофиламенты	Цитоскелет

Двумембранные органеллы

Митохондрии — от греч. *mitos* — нить и *chondrion* — зерно (рис. 1.2). Основная функция митохондрий заключается в выработке энергии в виде аденозинтрифосфорной (АТФ) кислоты. Форма митохондрий может быть различной — от овальной, палочковидной до нитевидной. Митохондрия ограничена наружной мембраной, которая имеет в основном то же строение, что и плазматическая мембрана. Внутренняя мембрана митохондрий образует выросты — *кристы*. Во внутреннем содержимом — *матриксе* — находятся рибосомы, РНК, кольцевая молекула ДНК и фосфатные гранулы. При аэробном дыхании на кристах происходят окислительное фосфорилирование и перенос электронов, а в матриксе находятся ферменты, участвующие в цикле Кребса и окислении жирных кислот.

Пластиды представлены хлоропластами, хромопластами и лейкопластами. **Хлоропласт** — крупная двумембранная пластида, в которой происходит фотосинтез (рис. 1.3). Содержит светочувствительные пигменты: хлорофиллы, каротиноиды и ксантофиллы. Хлоропласт заполнен студенистообразным веществом — матриксом, или *стромой*. В строме находится система мембран — *тилакоидов*, собранных в стопки — *граны*. В них может откладываться крахмал. В тилакоидах протекает све-

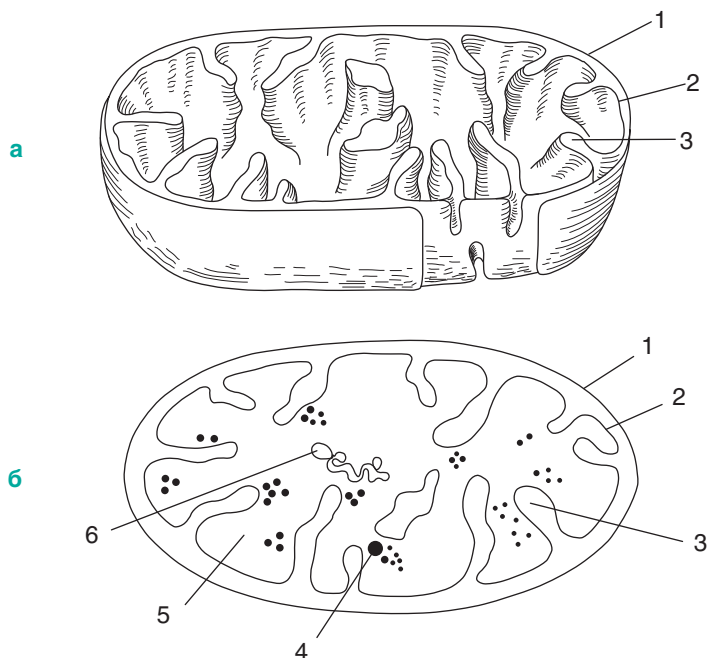


Рис. 1.2. Схема строения митохондрии в трехмерном изображении (**а**) и на срезе (**б**): 1 — наружная мембрана; 2 — внутренняя мембрана; 3 — криста; 4 — рибосома; 5 — матрикс; 6 — кольцевая нить ДНК

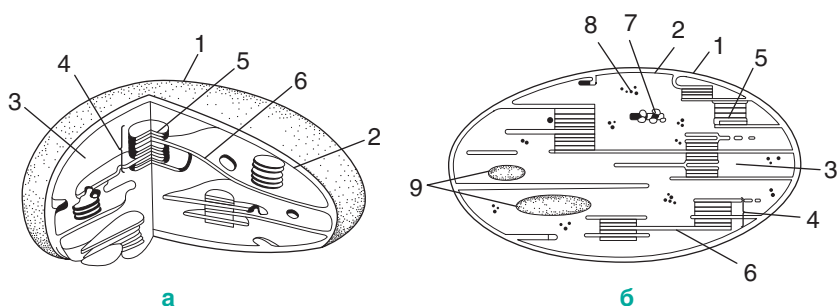


Рис. 1.3. Строение хлоропласта: **а** — объемная схема; **б** — схема среза через хлоропласт; 1 — наружная мембрана; 2 — внутренняя мембрана; 3 — строма; 4 — грана; 5 — тилакоид граны; 6 — ламелла; 7 — ДНК; 8 — рибосомы хлоропласта (отличаются от цитоплазматических рибосом); 9 — крахмальные зерна

товая фаза фотосинтеза, включающая процессы циклического и нециклического фосфорилирования и фотолиза воды под действием квантов света. Строма содержит рибосомы, РНК, кольцевую молекулу ДНК и капельки масла. В строме протекает темновая фаза фотосинтеза, т.е. непосредственно синтезируются органические соединения с использованием энергии, полученной в период световой фазы в виде АТФ-кислоты и НАДФН₂. Хлоропласты обладают способностью превращаться в хромопласты (пожелтение листьев) или лейкопласты при помещении растения в темноту.

Хромопласт — окрашенная пластида, содержащая пигменты каротиноиды (оранжевые) и ксантофиллы (желтые) (рис. 1.4). Хромопласты представляют собой конечный этап в развитии пластид, поэтому у них, как правило, отсутствует внутренняя мембранная система. От хлоропластов они отличаются меньшими размерами и разнообразной формой.

Больше всего хромопластов содержится в плодах томата, красного перца, в цветках, яркая окраска которых служит для привлечения насекомых и птиц, участвующих в опылении растений и распространении семян.

Лейкопласт — бесцветная пластида, не содержащая пигментов. Лейкопласты отличаются от хлоропластов более слабым развитием мембранной системы и редким расположением одиночных тилакоидов. Лейкопласты могут превращаться в хлоро- и хромопласты. Лейкопласты приспособлены для хранения запасных питательных веществ, поэтому их особенно много в запасающих органах: корнях, семенах и молодых листьях (рис. 1.5). В амилопластах находится запасной крахмал, в олеопластах — липиды, в протеинопластах — белки.

Одномембранные органеллы

ЭПС — система уплощенных одномембранных мешочков — цистерн в виде трубочек и пластинок, образующих единое целое с наружной мембраной ядерной оболочки (рис. 1.6). Различают два типа ЭПС: если на ее поверхности имеются рибосомы, то ее называют *шероховатой*, или *гранулярной*, при отсутствии рибосом — *гладкой*. На мембранах шероховатой ЭПС синтезируются белки, на мембранах гладкой ЭПС — вещества небелковой природы (углеводы, липиды).

Диктиосома (аппарат Гольджи) представляет собой стопку уплощенных одномембранных мешочков — цистерн (рис. 1.7). На одном конце стопки мешочки образуются непрерывно, а с другого — отшнуровы-

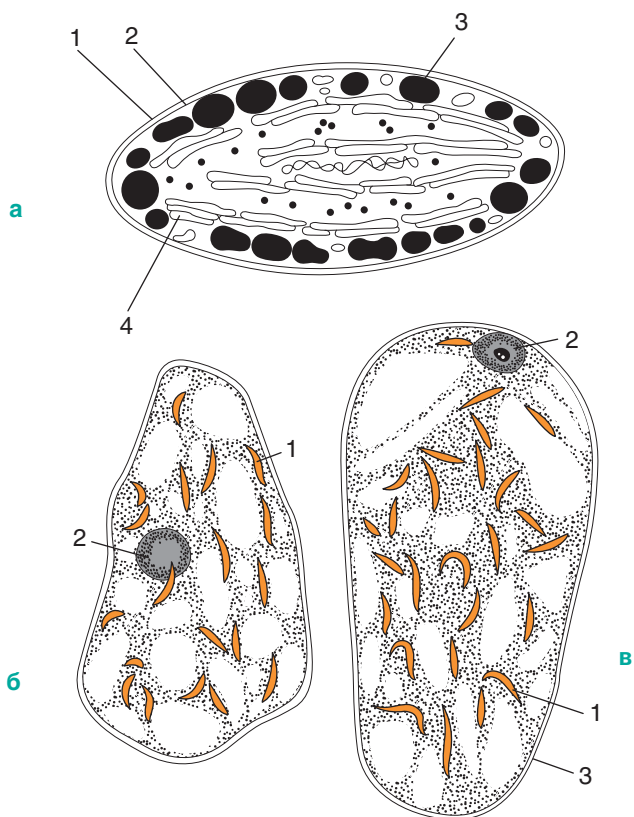
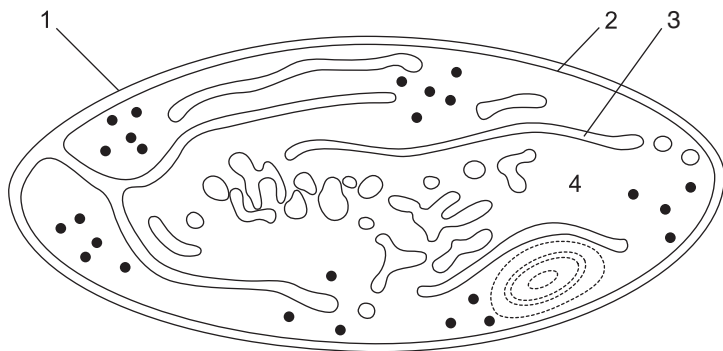


Рис. 1.4. Строение хлоропласта: **а** — внешний вид: 1 — наружная мембрана; 2 — внутренняя мембрана; 3 — жировые капли; 4 — ламеллы; **б, в** — хлоропласты в клетках мякоти зрелых плодов рябины (*Sorbus aucuparida*) и боярышника (**в**) (*Crataegus sanguinea*) соответственно: 1 — ядро; 2 — хлоропласты; 3 — стенка клетки

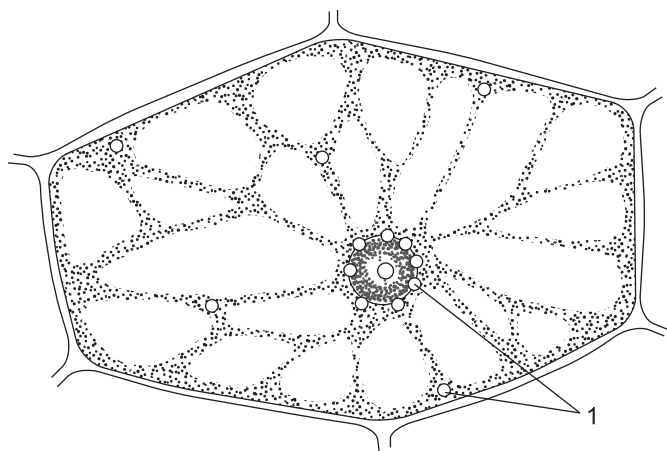
ваются в виде пузырьков Гольджи. Стопки могут существовать также в виде дискретных диктиосом. Диктиосомы участвуют в процессах секреции и синтеза углеводов (растительная клеточная стенка), в них образуются первичные лизосомы. Многие ферменты, синтезируемые на ЭПС, претерпевают модификацию в цистернах и транспортируются пузырьками Гольджи.

Микротельца — органеллы, имеющие не совсем правильную сферическую форму и содержащее зернистой структуры, но иногда в них встречаются кристаллоиды или скопление нитей.

Глиоксисомы участвуют в метаболизме глиоксилата и превращении липидов в сахарозу в некоторых богатых маслами семенах (например, в эндосперме семени клещевины).



a



б

Рис. 1.5. Строение лейкопласта: **a** — внешний вид: 1 — наружная мембрана; 2 — внутренняя мембрана; 3 — ламелла; 4 — строма; **б** — лейкопласты (1) в клетках листа традесканции

Пероксисомы содержат фермент каталазу, катализирующую разложение пероксида водорода на воду и кислород. Пероксид водорода представляет собой побочный продукт некоторых окислительных процессов, протекающих в клетке. Он очень токсичен и должен немедленно

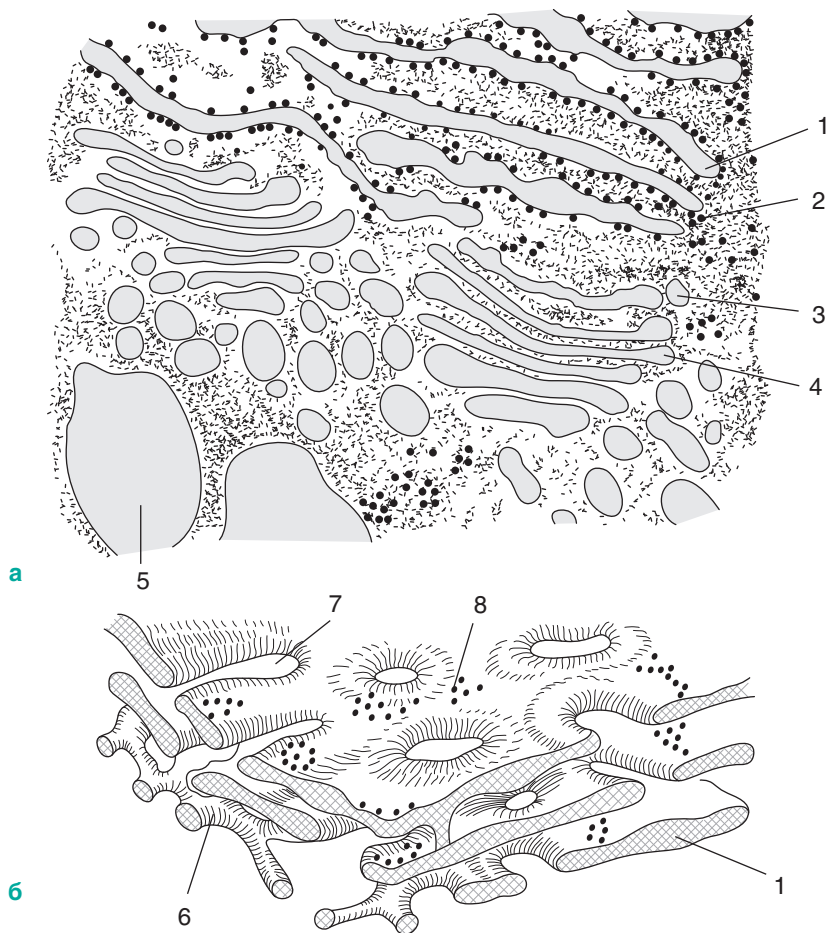


Рис. 1.6. Строение эндоплазматической сети: **а** — цистерны гранулярной ЭПС; **б** — система цистерн гранулярной ЭПС и трубок агранулярной ЭПС; 1 — цистерна гранулярной ЭПС; 2 — рибосома; 3 — пузырек Гольджи; 4 — цистерны диктиосомы; 5 — вакуоль; 6 — трубка агранулярной ЭПС; 7 — окна в ретикулярной цистерне; 8 — прикрепленная полисома

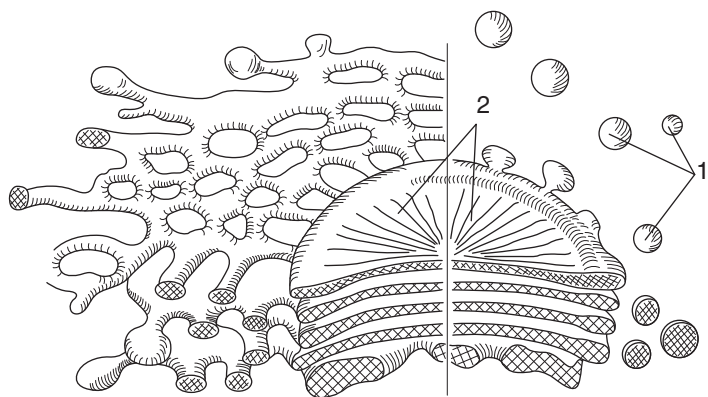


Рис. 1.7. Строение диктиосомы (аппарата Гольджи): 1 — пузырек Гольджи; 2 — цистерна диктиосомы в плане

удаляться из клетки. Пероксисомы листьев тесно связаны с процессом фотодыхания при участии хлоропластов и митохондрий.

Жгутики и ундулиподии. *Жгутики, реснички, фимбрии* — двигательные приспособления прокариот. Расширенную в основании часть жгутиков называют *базальным тельцем*.

У определенной части эукариотических клеток двигательными приспособлениями служат ундулиподии, отличающиеся по строению от жгутиковидных образований. Ундулиподии имеются у многих водорослей и у части грибоподобных протоктист, особенно на одноклеточных стадиях их жизненного цикла. У таких растений, как мхи, папоротники, и у части голосеменных ундулиподиями снабжены только мужские половые клетки. Ундулиподии имеют единый план строения: покрывающая их мембрана образует единое целое с плазматической мембраной клетки. На поперечном срезе ундулиподии видно кольцо из 9 пар микротрубочек, а 2 дополнительные микротрубочки расположены в центре кольца (организация 9+2). Ундулиподии отходят от цилиндрических структур, называемых *кинетосомами*. У них на поперечном срезе заметно лишь периферическое кольцо микротрубочек, собранных по три (организация 9+0). Движение ундулиподиев может

также осуществляться автономно: они способны двигаться и после отделения от клетки.

Немембранные органеллы

Рибосомы — очень мелкие немембранные органеллы, состоящие из двух субчастиц (единиц): большой и малой. РНК и белок содержатся в рибосомах приблизительно в равных долях. Рибосомы располагаются в цитоплазме свободно либо прикрепляются к мембранам ЭПС (рис. 1.8). Рибосомы могут образовывать полисому, в которой они нанизаны на единую нить информационной РНК. В рибосомах происходит синтез белка.

Микротрубочки — тонкие цилиндрические структуры, состоящие из субъединиц белка *тубулина*. Микротрубочки контролируют упаковку целлюлозных микрофибрилл при формировании клеточной стенки, а также участвуют в формировании веретена деления.

Микрофиламенты — длинные нити, состоящие из сократительного белка актина. Пучки микрофиламентов играют определяющую роль в токах цитоплазмы. Микрофиламенты вместе с микротрубочками образуют гибкую сеть, называемую *цитоскелетом*.

Ядро

Ядро — самая крупная органелла, заключенная в оболочку из двух мембран и пронизанная ядерными порами. В ядре присутствует хроматин: *гетерохроматин* (компактный, менее активный) и *эухроматин* (диффузный, активный) — в такой форме раскрученные хромосомы находятся в интерфазе. Хромосомы содержат нуклеиновую кислоту ДНК, отвечающую за наследственность. ДНК эукариот образует комплекс с гистоновыми белками и содержит информационно-функциональные

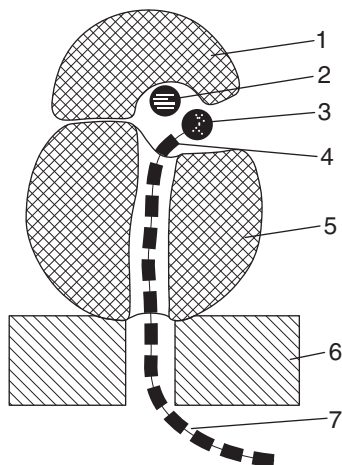


Рис. 1.8. Схема строения рибосомы, сидящей на мембране ЭПС: 1 — малая субъединица; 2 — иРНК; 3 — аминокислота; 4 — аминокислота; 5 — большая субъединица; 6 — мембрана ЭПС; 7 — синтезируемая полипептидная цепь

участки — *гены*. Деление ядра лежит в основе размножения клеток. Внутри ядра находится хорошо заметная округлая структура — *ядрышко*, в нем происходит синтез рибосомальной РНК (рРНК). В ядре может быть одно или несколько ядрышек.

Плазматическая мембрана

Цитоплазма отделена от клеточной стенки *плазмалеммой* (плазматической мембраной), а от вакуоли — элементарной мембраной, называемой *тонопластом*.

Строение плазматической мембраны

В настоящее время цитологи придерживаются жидкостно-мозаичной модели мембраны (рис. 1.9), согласно которой мембрана состоит из бислоя липидных молекул (фосфолипидов) с гидрофильными головками и двумя гидрофобными хвостами, обращенными внутрь слоя. Помимо липидов, в состав мембран входят белки. Различают три типа мембранных белков, плавающих в билипидном слое:

- *интегральные*, пронизывающие всю толщу бислоя;
- *полуинтегральные*, пронизывающие бислой не полностью;
- *периферические*, прикрепляющиеся с внешней или внутренней стороны мембраны к другим мембранным белкам.

Мембранные белки выполняют различные функции: одни представляют собой ферменты, другие служат переносчиками специфических молекул через мембрану или образуют гидрофильные поры, через которые могут проходить полярные молекулы.

Одно из основных свойств клеточных мембран — их полупроницаемость: они пропускают воду, но не пропускают растворенные в ней вещества, т.е. обладают избирательной проницаемостью.

Транспорт веществ через мембрану

В зависимости от затрат энергии транспорт веществ и ионов через мембрану может быть пассивным, не требующим затрат энергии, и активным, связанным с потреблением энергии.

К *пассивному транспорту* относят диффузию, облегченную диффузию и осмос.

Диффузия — процесс проникновения молекул через липидный бислой по градиенту концентраций (из области большей концентрации в область меньшей концентрации). Чем молекула меньше и более не-

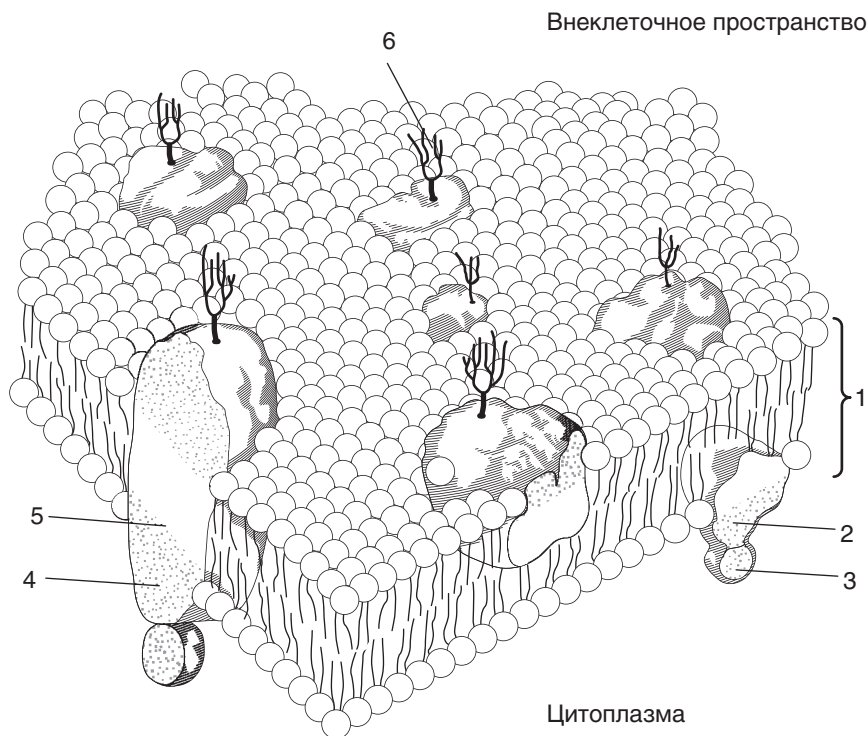


Рис. 1.9. Строение плазматической мембраны: 1 — бимолекулярный слой липидов; 2 — белковая молекула; 3 — периферическая белковая молекула; 4 — гидрофильная часть белковой молекулы; 5 — гидрофобная область погруженной белковой молекулы; 6 — углеводная цепь

полярна, тем быстрее она диффундирует через мембрану. Малые неполярные молекулы (например, кислород) быстро диффундируют через липидный бислой. Незаряженные полярные молекулы также проходят через мембрану с большой скоростью, если они достаточно малы (CO_2 , этанол, мочеви́на). Однако если молекула заряжена, то на ее транспорт влияет как градиент концентраций, так и общий электрический градиент по обе стороны мембраны (электрохимический градиент). В растительных клетках обычно существуют электрохимические градиенты через плазматическую мембрану и тонопласт. Основное вещество

заряжено отрицательно по отношению как к водной среде, окружающей клетку, так и к содержимому вакуоли.

Облегченная диффузия — разновидность диффузии, при которой пройти веществу через мембрану помогает какой-либо транспортный белок. Транспортный белок высокоизбирателен и может взаимодействовать только с молекулами одного типа и не принимать другие, даже если они почти идентичны. Таким способом в клетку поступают различные полярные молекулы: сахара, аминокислоты, нуклеотиды и др.

Существует два основных класса мембранных транспортных белков: белки-переносчики и каналообразующие белки. *Белки-переносчики* связывают молекулу переносимого вещества, что вызывает их конформационное изменение, позволяющее переместиться этой молекуле через мембрану. *Каналообразующие белки* формируют заполненные водой поры, пронизывающие липидный бислой. Когда эти поры открыты, молекулы специфических веществ проходят сквозь них.

Осмоз — диффузия воды через полупроницаемые мембраны: вода переходит из раствора, имеющего высокий водный потенциал, в раствор с низким водным потенциалом. Диффузия воды при осмосе будет происходить из области низкой концентрации растворенного вещества (и высокой концентрации воды) в область высокой концентрации растворенного вещества (и низкой концентрации воды) до тех пор, пока водный потенциал с обеих сторон мембраны не станет одинаковым.

Активный транспорт — перенос молекул и ионов через мембрану, сопровождаемый энергетическими затратами. Активный транспорт идет против градиента концентрации и электрохимического градиента, используя энергию АТФ-кислоты. В процессе транспорта белки-переносчики не претерпевают изменений наподобие ферментов и не вызывают химических изменений транспортируемых веществ в отличие от ферментов. В основе механизма активного транспорта веществ у растений и грибов лежит работа протонного насоса (H^+ и K^+), сохраняющего внутри клетки высокую концентрацию K^+ и низкую H^+ (Na^+ и K^+ у животных). Энергия, необходимая для работы этого насоса, поставляется в виде АТФ-кислоты, синтезируемой в процессе клеточного дыхания.

Транспорт H^+ и K^+ осуществляется специальным белком, у которого существуют две альтернативные формы. Одна форма имеет полость, открываемую внутрь клетки, в которую может входить H^+ (1). При этом АТФ-кислота расщепляется до аденозиндифосфорной (АДФ) кислоты, а высвободившийся фосфат присоединяется к белку (2). Фосфорилиру-

емый белок меняет конформацию, H^+ переносится на наружную сторону мембраны и высвобождается (3). Высвободившийся транспортный белок захватывает ион K^+ (4), что ведет к отсоединению фосфата от белка (5) и возвращению белка к первоначальной форме (6). При этом ион K^+ высвобождается внутрь клетки. Так создается градиент H^+ и K^+ по обе стороны мембраны (рис. 1.10).

Известна еще одна разновидность активного транспорта: эндо- и экзоцитоз. Это два активных процесса, с помощью которых различные молекулы транспортируются через мембрану в клетку — *эндоцитоз* или из клетки — *экзоцитоз*. При эндоцитозе вещества попадают в клетку в результате инвагинации (впячивания) плазматической мембраны. Образующиеся при этом пузырьки переносятся в цитоплазму вместе с заключенными в них веществами. Поглощение больших частиц, таких как микроорганизмы или отломки клеток, называют *фагоцитозом*. В этом случае образуются крупные пузырьки — вакуоли.

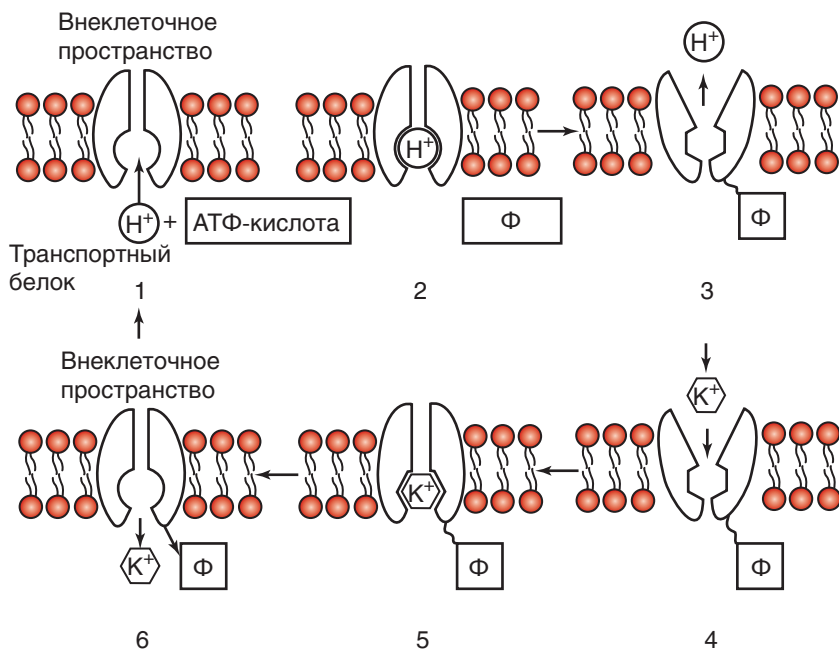


Рис. 1.10. Модель работы протонного насоса (пояснения см. в тексте)

Поглощение жидкостей (суспензий, коллоидных растворов) или растворенных веществ с помощью небольших пузырьков называют *пиноцитозом*. При экзоцитозе вещества выводятся из клетки в специальных пузырьках или вакуолях. Типичные примеры — вывод секрета из железистых клеток и участие пузырьков диктиосом в формировании клеточной оболочки.

В многоклеточных организмах минеральные и органические вещества транспортируются от клетки к клетке по особым тяжам цитоплазмы — *плазмодесмам*, обеспечивающим связь между протопластами соседних клеток. Это *симпластический транспорт*.

Перенос воды и неорганических веществ — *апопластический транспорт* — осуществляется по системе клеточных оболочек. Для транспорта воды существует также прерывистая *транспортная система вакуолей*.

Производные протопласта

Как упоминалось ранее, к производным протопласта относят вакуоль с клеточным соком, различные включения и клеточную стенку.

Вакуоль

Вакуоль представляет собой резервуар, ограниченный одинарной мембраной — *тонопластом*. Вакуоль заполнена *клеточным соком* — концентрированным раствором различных веществ, таких как минеральные соли, сахара, пигменты, органические кислоты и ферменты. В зрелых клетках вакуоли сливаются в одну, центральную. В вакуолях хранятся различные вещества, в том числе и конечные продукты обмена.

От содержимого вакуоли существенно зависят осмотические свойства клетки. В связи с наличием в вакуоли крепких растворов солей и других веществ клетки растений постоянно осмотически поглощают воду. Это создает гидростатическое давление на клеточную стенку, называемое *тургорным*. Тургорному давлению противостоит равное ему по величине давление клеточной оболочки, направленное внутрь клетки. Большинство растительных клеток обычно существует в гипотонической среде. Однако если такую клетку поместить в гипертонический раствор, то вода по законам осмоса начнет выходить из клетки для выравнивания водного потенциала с обеих сторон мембраны. При этом вакуоль уменьшится в объеме, соответственно уменьшится ее давление на протопласт, и мембрана начнет отходить от клеточной стенки. Такой процесс называют *плазмолизом* (рис. 1.11). В природных условиях при потере тургора в клетках растения увядают, листья и сте-

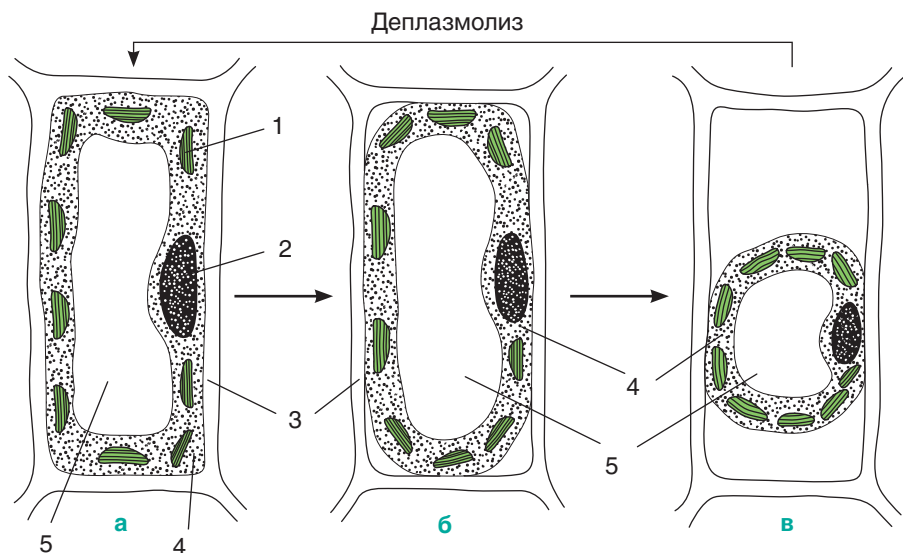


Рис. 1.11. Схема плазмолиза: **а** — клетка в состоянии тургора (в изотоническом растворе); **б** — начало плазмолиза (клетка, помещенная в 6% раствор KNO_3); **в** — полный плазмолиз (клетка, помещенная в 10% раствор KNO_3); 1 — хлоропласт; 2 — ядро; 3 — клеточная оболочка; 4 — протопласт; 5 — центральная вакуоль

бель опускаются. Однако процесс обратим, если обеспечить поступление воды в клетку (например, при поливе). Процесс, обратный плазмолизу, получил название *деплазмолиза*.

Включения

К клеточным включениям относят запасные и экскреторные вещества. *Запасные* (то есть временно выключенные из обмена) и *экскреторные* («отбросы») вещества вместе часто называют *эргастическими веществами* клетки. К запасным веществам относят запасные белки, жиры и углеводы. Эти вещества накапливаются в течение вегетационного периода в семенах, плодах, подземных органах растения и в сердцевине стебля.

Запасные вещества

Запасные белки, относящиеся к простым белкам — протеинам, чаще всего откладываются в семенах. Осаждающиеся белки в вакуолях образуют зерна округлой или эллиптической формы — *алеироновые*. Если

алеироновые зерна не имеют заметной внутренней структуры и состоят из аморфного белка, то их называют *простыми*. Если в алеироновых зернах среди аморфного белка встречаются кристаллоподобная структура (*кристаллоиды*) и блестящие бесцветные тельца округлой формы (*глобоиды*), то такие алеироновые зерна называют *сложными* (рис. 1.12). Аморфный белок алеиронового зерна представлен гомогенным непрозрачным белком желтоватого цвета, набухающим в воде. Кристаллоиды имеют характерную для кристаллов ромбоэдрическую форму, но в отличие от истинных кристаллов составляющий их белок набухает в воде. Глобоиды состоят из кальциево-магниевой соли, содержат фосфор, нерастворимы в воде и не дают реакции на белки.

В зависимости от строения различают следующие типы алеироновых зерен:

- зерна с глобоидами (характерны для семян бобовых и зерновых злаков);
- зерна с глобоидами и кристаллоидами (характерны для семян льна и клеверины);
- зерна с кристаллами оксалата кальция (характерны для семян зонтичных и винограда).

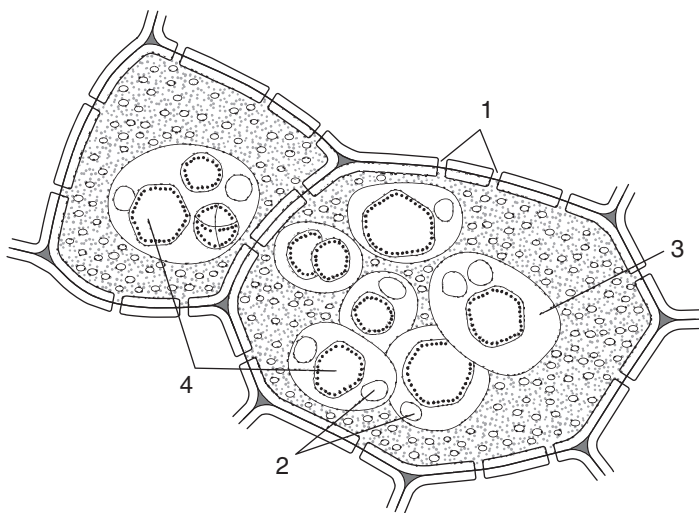


Рис. 1.12. Сложные алеироновые зерна: 1 — поры в оболочке; 2 — глобоиды; 4 — кристаллоиды, погруженные в аморфную белковую массу (3)

Запасные жиры обычно расположены в гиалоплазме в виде капель, они встречаются почти во всех растительных клетках. Это основной тип запасных питательных веществ большинства растений, наиболее богаты ими семена и плоды. Жиры — наиболее калорийное запасное вещество. Например, в семенах подсолнечника, сои или арахиса растительное масло составляет до 50% массы сухого вещества. Масло клещевины (касторовое масло) используют в медицине, масло подсолнечника, сои и арахиса — в пищевой промышленности.

Реактив на жироподобные вещества — Судан III, окрашивающий их в оранжевый цвет.

Запасные углеводы в виде растворимых в воде сахаров (глюкозы, фруктозы, сахарозы) и нерастворимых в воде полисахаридов (целлюлозы, крахмала) входят в состав каждой клетки. В клетке углеводы играют роль источника энергии для реакций обмена веществ. Сахара, связываясь с другими биологическими веществами клетки, образуют гликозиды, а полисахариды — гликопротеины.

Состав углеводов растительной клетки значительно шире, чем у животных клеток, за счет разнообразного состава полисахаридов клеточной оболочки и сахаров клеточного сока вакуолей.

Главнейший и наиболее распространенный запасной углевод — полисахарид *крахмал*. Первичный ассимиляционный крахмал образуется в хлоропластах. Ночью, при прекращении фотосинтеза, крахмал гидролизуются до сахаров и транспортируется в запасующие ткани: клубни, луковицы, корневища. Там в особых типах лейкопластов — амилопластах — часть сахаров откладывается в виде зерен вторичного крахмала.

Крахмальные зерна (рис. 1.13) имеют слоистость, которая объясняется различным содержанием воды, обусловленным неравномерным поступлением крахмала в течение суток.

В темных слоях крахмального зерна воды больше, чем в светлых. Если же имеется один центр крахмалообразования в центре амилопласта, то такое зерно называют *простым концентрическим*, если центр смещен — *простым эксцентрическим*.

При наличии нескольких крахмалообразующих центров зерно называют *сложным*. У *полусложных* зерен новые слои откладываются вокруг нескольких крахмалообразующих центров, а затем формируются общие слои и покрывают крахмалообразующие центры (см. рис. 1.13).

Реактивом на крахмал служит раствор йода в йодиде калия, дающий синее окрашивание.

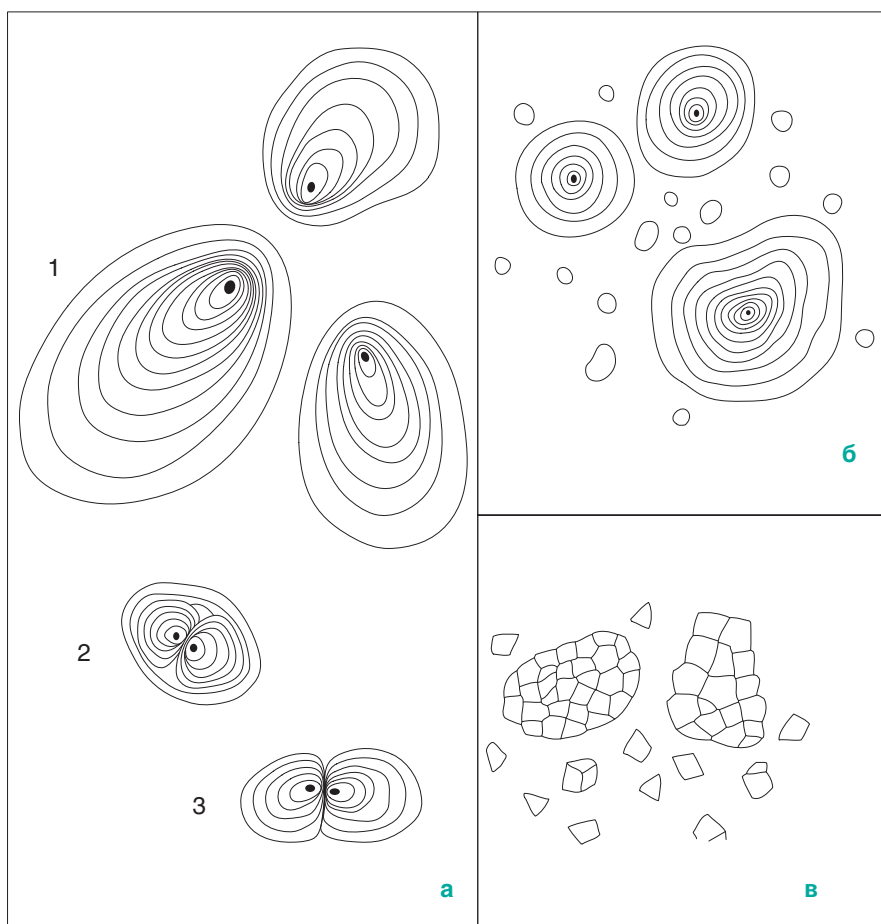


Рис. 1.13. Крахмальные зерна: **а** — картофеля: 1 — простое; 2 — полусложное; 3 — сложное; **б** — пшеницы; **в** — овса

Экскреторные вещества (продукты вторичного обмена)

К клеточным включениям относятся и экскреторные вещества, например различной формы кристаллы **оксалата кальция** (одиночные кристаллы; *рафиды* — игольчатые кристаллы; *друзы* — сrostки кристаллов; *кристаллический песок* — скопление множества мелких кристаллов) (рис. 1.14). Реже кристаллы состоят из карбоната кальция, или кремне-

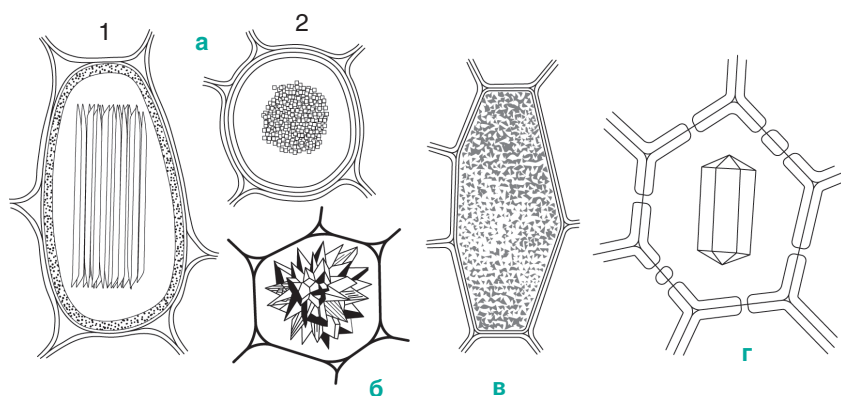


Рис. 1.14. Формы кристаллов оксалата кальция в клетках: **а** — рафида (недотрога): 1 — вид сбоку; 2 — на поперечном срезе; **б** — друза (опунция); **в** — кристаллический песок (картофель); **г** — одиночный кристалл (ваниль)

зема (*цистолиты*) (рис. 1.15). Цистолиты откладываются на клеточной стенке, вдающейся внутрь клетки в виде гроздьев винограда, и характерны для представителей семейств крапивных и тутовых.

В отличие от животных, растения не имеют развитых органов выделения, выводящих избытки солей вместе с мочой. Именно поэтому считают, что кристаллы оксалата кальция представляют собой конечный продукт метаболизма протопласта, образуемый как приспособление для выведения из обмена излишков кальция. Как правило, эти кристаллы накапливаются в органах, которые растения периодически сбрасывают (листьях, коре).

Эфирные масла концентрируются в листьях (мята, лаванда, шал-

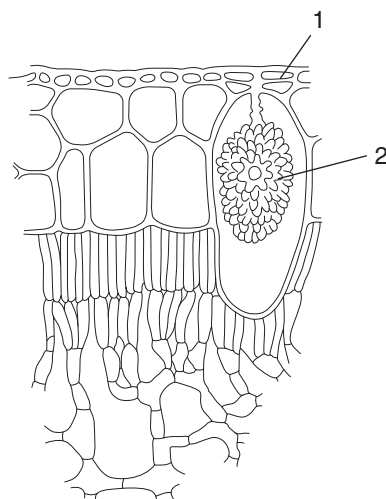


Рис. 1.15. Цистолит (на поперечном срезе листа фикуса): 1 — кожа листа; 2 — цистолит

фей), цветках (шиповник), плодах (цитрусовые) и семенах (укроп, анис) растений. Эфирные масла не принимают участия в обмене веществ, но их широко используют в парфюмерии (розовое и жасминное масло), пищевой промышленности (анисовое, укропное) и медицине (мятное и эвкалиптовое). Резервуарами для скопления эфирных масел могут быть желёзки (мята), лизигенные вместилища (апельсин), железистые волоски (герань).

Смолы — комплексные соединения, образующиеся в процессе нормальной жизнедеятельности или в результате разрушения тканей. Они образуются эпителиальными клетками, выстилающими смоляные ходы, как побочный продукт обмена веществ, часто с эфирными маслами. Могут накапливаться в клеточном соке, цитоплазме в виде капель или во вместилищах. Они нерастворимы в воде, непроницаемы для микроорганизмов и благодаря своим антисептическим свойствам повышают сопротивляемость растений к болезням. Применяют смолы в медицине, а также при изготовлении красок, лаков и смазочных масел. В современной промышленности смолы заменяют синтетическими материалами.

Клеточная стенка

Жесткая клеточная стенка (оболочка), окружающая растительную клетку, состоит из целлюлозных микрофибрилл, погруженных в матрикс, в состав которого входят другие сложные полисахариды — гемицеллюлозы и пектиновые вещества. Клеточная стенка обеспечивает сохранение формы клетки, ее механическую опору и защиту протопласта. При этом клеточная стенка способна к растяжению. Будучи продуктом жизнедеятельности протопласта, стенка может расти только в контакте с ним. Через клеточную стенку происходит передвижение воды и минеральных солей, но для высокомолекулярных веществ она полностью или частично непроницаема. При отмирании протопласта стенка может продолжать выполнять функцию проведения воды.

Наличие клеточной стенки больше всех других признаков отличает растительные клетки от животных. Не так давно клеточную стенку считали внешним, неактивным продуктом протопласта. Теперь установлено, что она играет существенную роль в поглощении, транспорте и выделении веществ.

Архитектуру клеточной стенки в значительной степени определяет *целлюлоза*. Мономер целлюлозы — глюкоза. Пучки молекулы целлюлозы формируют мицеллы, которые объединяются в более крупные пучки — микрофибриллы. Микрофибриллы перевиваются и образуют тонкие нити, которые могут обматываться одна вокруг другой, как пряжи

в канате. Каждый такой «канат», или фибрилла, имеет прочность, равную стальной проволоке такой же толщины.

Реактивом на целлюлозу служит раствор Cl-Zn-I (хлора-цинка-йода), дающий сине-фиолетовое окрашивание.

Целлюлозный каркас клеточной оболочки заполнен нецеллюлозными молекулами матрикса. В состав матрикса входят:

- полисахариды, называемые гемицеллюлозами;
- пектиновые вещества (пектин), очень близкие к гемицеллюлозам;
- гликопротеиды.

Пектиновые вещества, сливаясь между соседними клетками, образуют *срединную пластинку*. Срединная пластинка расположена между первичными оболочками соседних клеток. При растворении или разрушении срединной пластинки, происходящих в мякоти созревших плодов, наблюдается процесс, называемый *мацерацией*. Естественную мацерацию можно наблюдать у многих перезревших плодов (арбуза, дыни, персика). Искусственную мацерацию, происходящую при обработке тканей щелочью или кислотой, используют для приготовления различных анатомических и гистологических препаратов.

Клеточная стенка в процессе жизнедеятельности клетки может подвергаться различным видоизменениям: одревеснению, опробковению, ослизнению, кутинизации, минерализации (табл. 1.4).

Таблица 1.4. Характерные изменения вторичной клеточной стенки

Изменение	Вещества, вызывающие изменения	Реактив	Результат реакции
Наслаивание целлюлозы	Целлюлоза	Хлор-цинк-йод	Сине-фиолетовое окрашивание
Кутинизация	Кутин	Судан III	Оранжевое окрашивание
Одревеснение	Лигнин	Флороглюцин и концентрированная соляная кислота	Красно-малиновое окрашивание
Опробковение	Суберин	Судан III	Оранжевое окрашивание
Минерализация	Кремнезем, соли Ca, Mg и др.	Сжигание	Минеральный остаток
Ослизнение	Углеводы: слизи, камеди	Вода	Набухание

Одревеснение клеточной стенки связано с внедрением между молекулами целлюлозы *лигнина*. Это самый распространенный после целлюлозы полимер растительных клеток. Лигнин увеличивает жесткость

оболочки, вызывая одревеснение клеточных стенок, и обычно содержится в клетках, выполняющих опорную или механическую функцию.

Реактив «концентрированная соляная кислота + флороглюцин» на лигнин дает красно-малиновое окрашивание.

Кутин, суберин и воск — жироподобные вещества. *Кутин* и *воск* обычно откладываются на поверхности клеток эпидермы. Кутиновая пленка образует *кутикулу*. *Суберин* пропитывает клеточные стенки вторичной покровной ткани, вызывая *опробковение*. В момент завершения опробковения протопласт клетки разрушается, а клеточная стенка пробки становится непроницаемой для воды и газов. Кутин и суберин встречаются в комбинации с восками, они предотвращают чрезмерную потерю воды растением и проникновение в его клетки различных бактерий и грибов.

Клеточные стенки могут пропитываться оксалатом кальция и кремнеземом, что придает им твердость и хрупкость и приводит к их *минерализации*. Отложение кремнезема характерно для стеблей и боковых побегов хвощей, стеблей злаков и осок.

Клеточные стенки кожуры семян (льна) способны к *ослизнению*. Это происходит вследствие превращения целлюлозы и пектина в слизи и камеди, которые, будучи полимерами, могут сильно набухать при соприкосновении с водой. Слизь удерживает влагу, защищая семена от высыхания, и закрепляют их на определенном месте, склеивая с частицами почвы. Например, у стеблей вишни выделение слизи и камеди наблюдается из пораненных участков. Камедь при этом выделяется в виде наплывов (вишневого клея), а процесс называют *гуммозом*.

При образовании клетки в процессе митоза формируется **первичная клеточная стенка**. Первичные клеточные стенки неодинаковы по толщине на всем своем протяжении и имеют тонкие участки, которые называют *первичными поровыми полями*. В них имеются отверстия, через которые проходят тяжи цитоплазмы — плазмодесмы, соединяющие протопласты соседних клеток (рис. 1.16, а).

У некоторых клеток протопласт откладывает на внутреннюю поверхность первичной оболочки еще один слой — **вторичную клеточную стенку** (рис. 1.16, б). На первичных поровых полях вторичная оболочка не откладывается. Таким образом, во вторичной оболочке образуется **пора**. Поры двух контактирующих клеток лежат друг против друга. В клетках, имеющих вторичные оболочки, существуют два типа пор: *простые* (рис. 1.16, в) и *окаймленные* (рис. 1.16, г). Вторичная оболочка в окаймленных порах нависает над порой, и внутри, на первичной оболочке, имеется утолщение — *торус*, который регулирует движение жидкости

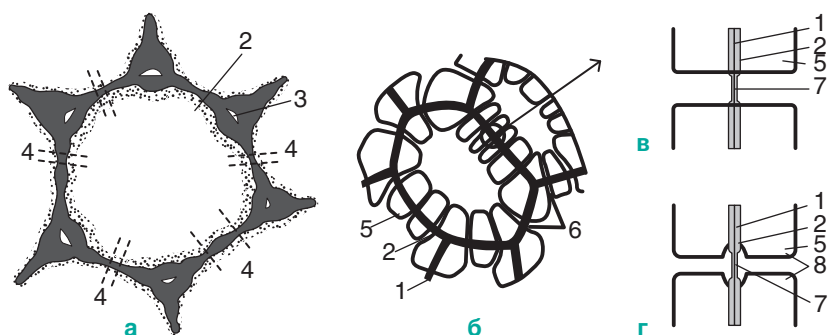


Рис. 1.16. Первичные поровые поля, поры и плазмодесмы: **а** — паренхимная клетка с первичной оболочкой и первичными поровыми полями; **б** — клетки со вторичными оболочками и многочисленными порами; **в** — пара простых пор; **г** — пара окаймленных пор; 1 — срединная пластинка; 2 — первичная оболочка; 3 — межклеточное пространство; 4 — плазмодесмы в первичном поровом поле; 5 — вторичная оболочка; 6 — поры; 7 — поровая мембрана; 8 — окаймление

в соседние клетки (рис. 1.17). В простых порах диаметр порового канала одинаков по всей длине.

Такие оболочки нужны специализированным клеткам, выполняющим механическую и проводящую функции. После отложения вторичной оболочки и ее одревеснения протопласт клеток разрушается. Обычный компонент вторичных оболочек клеток древесины (ксилемы) и склеренхимы — *лигнин*.

Отличия растительной клетки от животной

Ниже перечислены основные особенности строения растительной клетки, отличающие ее от животной клетки.

- Наличие прочной целлюлозной оболочки, клеточной стенки, представляющей собой видоизмененный гликокаликс. В животных клетках гликокаликс — гликопротеидный комплекс, включенный в наружную поверхность плазматической мембраны.
- Автотрофность и наличие пластид.
- Наличие крупной центральной вакуоли (как правило).
- Рост путем растяжения (в основном за счет увеличения объема вакуоли).

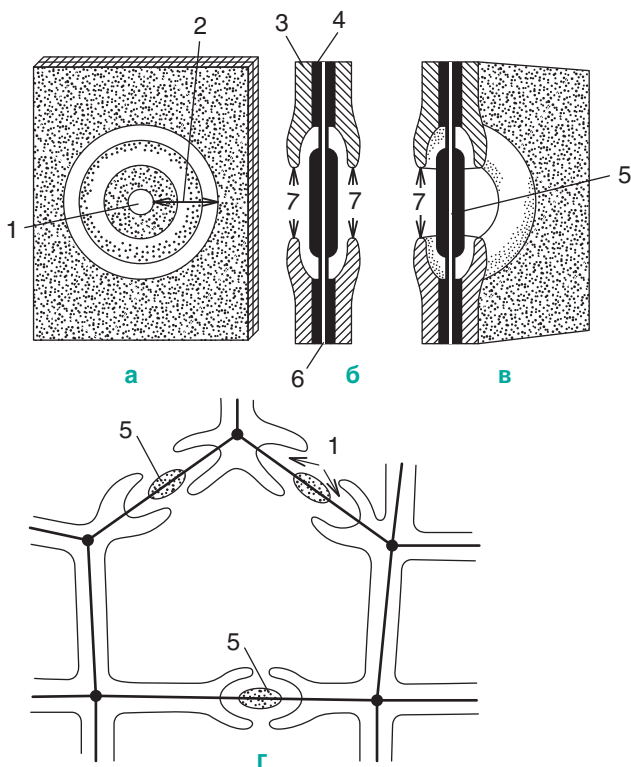


Рис. 1.17. Схема строения окаймленных пор (в трахеидах хвойных): **а** — поры в плане; **б** — поперечный срез; **в** — объемное изображение; **г** — поперечный срез трахеиды сосны с окаймленными порами; 1 — внутреннее отверстие поры, упирающееся в полость клетки; 2 — наружное отверстие поры, упирающееся в первичную оболочку; 3 — вторичная оболочка; 4 — первичная оболочка; 5 — торус; 6 — срединная пластинка

- Отсутствие центриолей у высших растений, участвующих в делении клетки, роль которых выполняют отдельные микротрубочки.
- Способность растений к неограниченному или очень продолжительному росту.
- Как правило, все клетки высших растений лишены подвижности, свойственной животным клеткам, т.е. они не перемещаются в про-

странстве. Лишь среди зеленых водорослей встречается много подвижных форм. Однако растениям свойственны особые медленные движения: настии, нутации, тропизмы (см. гл. 10).

ДЕЛЕНИЕ ЭУКАРИОТИЧЕСКИХ КЛЕТОК

Жизненный цикл — время жизни клетки.

Клеточный цикл — совокупность процессов подготовки клетки к делению (интерфазу) и собственно деление клетки (рис. 1.18).

В клеточном цикле выделяют две фазы:

- интерфаза (автосинтетическая)
- деление клетки (митоз, мейоз).

Интерфаза — подготовка клетки к делению, в которой выделяются периоды:

- пресинтетический G_1 ;
- синтетический S;
- постсинтетический период G_2

G_1 — биохимическая подготовка клетки к редупликации ДНК, которая сопровождается:

- синтезом органелл (прежде всего рибосом), белка, р-РНК, т-РНК, пуриновых и пиримидиновых оснований нуклеотидов;
- повышенной активностью ферментов, участвующих в биосинтезе ДНК;
- накоплением АТФ

S — редупликация ДНК с образованием двухроматидных хромосом

G_2 — завершение подготовки клетки к делению:

- интенсивный синтез белков, РНК и АТФ;
- удвоение центриолей, митохондрий, пластид;
- синтез белков, идущих на построение ахроматинового веретена деления;
- завершение роста клетки.

Продолжительность клеточного цикла различна, так, у одноклеточных эукариот он может варьировать от 0,5 ч до 2–3 сут. У многоклеточных (например, у вики посевной) — 15 сут, у бобов — около 2 сут.

Деление клетки подразделяется на процессы, происходящие в ядре — **кариокinesis** (деление ядра) и в цитоплазме — **цитокinesis** (деление цитоплазмы).

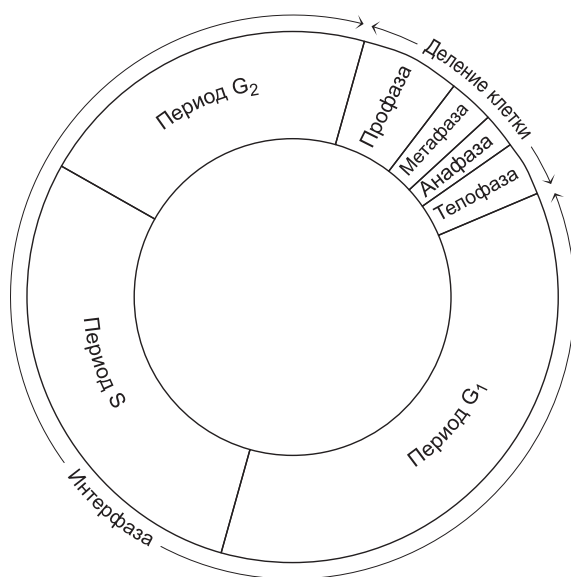


Рис. 1.18. Этапы клеточного цикла

Митоз

Митоз — не прямое деление, при котором сохраняется идентичность хромосомного набора материнской и дочерних клеток. Это основной способ деления эукариотических клеток. Так, из одной материнской клетки с набором $2n4c$ образуются две дочерние с набором $2n2c$ (n — гаплоидный набор; $2n$ — диплоидный набор; c — количество молекул ДНК в хромосомах). Однако в митоз могут вступать и гаплоидные клетки. Например, у голосеменных и покрытосеменных растений митоз наблюдается при образовании половых клеток.

Биологический смысл митоза: сохранение точного генетического материала в дочерних клетках наравне с материнской клеткой.

Митоз подразделяют на четыре фазы: профазу, метафазу, анафазу, телофазу.

Профаза — самая длительная фаза митоза. Она включает следующие процессы:

- спирализацию и укорочение хромосом;
- исчезновение ядрышка и распад ядерной мембраны;

- формирование ахроматинового веретена, или веретена деления, состоящего из пучков микротрубочек, идущих от полюсов клетки.

В результате этих преобразований в конце профазы каждая хромосома состоит из двух хроматид (двух молекул ДНК — $2c$), скрепленных центромерой.

Метафаза — хромосомы расположены на экваторе клетки. Происходит продольное расщепление хромосом на две хроматиды. Плечи хроматид продольно расходятся, но они остаются скрепленными центромерой.

Анафаза — происходит деление центромер надвое. Хроматиды расходятся к полюсам клетки вследствие сокращения ахроматинового веретена. В результате на каждом полюсе сохраняется тот же набор хромосом ($2n$), но все они теперь состоят из одной хроматиды ($2n2c$), а во всей клетке находятся два диплоидных набора ($4n4c$).

Телофаза — фаза, обратная профазе: идет деспирализация хромосом, они становятся плохо видимыми. Формируются ядрышко и ядерная оболочка вокруг хромосом на каждом полюсе. Веретено деления исчезает.

Цитокинез

В процессе **цитокинеза** происходит формирование клеточной пластинки в экваториальной плоскости после образования двух ядер. Между ядрами образуется бочкообразная система волокон, состоящая из микротрубочек, называемая *фрагмопластом*. В экваториальной плоскости фрагмопласта появляются пузырьки Гольджи, содержащие пектиновые вещества. Из них формируется срединная пластинка, а мембраны пузырьков идут на построение плазматической мембраны по обеим сторонам клетки. Каждый протопласт над срединной пластинкой откладывает первичную оболочку (рис. 1.19).

Мейоз

Мейоз — деление, при котором происходит редукция хромосомного набора (от диплоидного к гаплоидному). Он наблюдается у растений при образовании спор. Так, из одной диплоидной клетки ($2n4c$) образуются четыре с гаплоидным набором (nc).

Биологический смысл мейоза: обеспечивает рекомбинацию генов в хромосомах, за счет чего осуществляется генетическое разнообразие организмов.

Мейоз открыл в животных клетках в 1882 г. В. Флемминг. В 1888 г. Э. Страсбургер установил редукцию числа хромосом у растений.

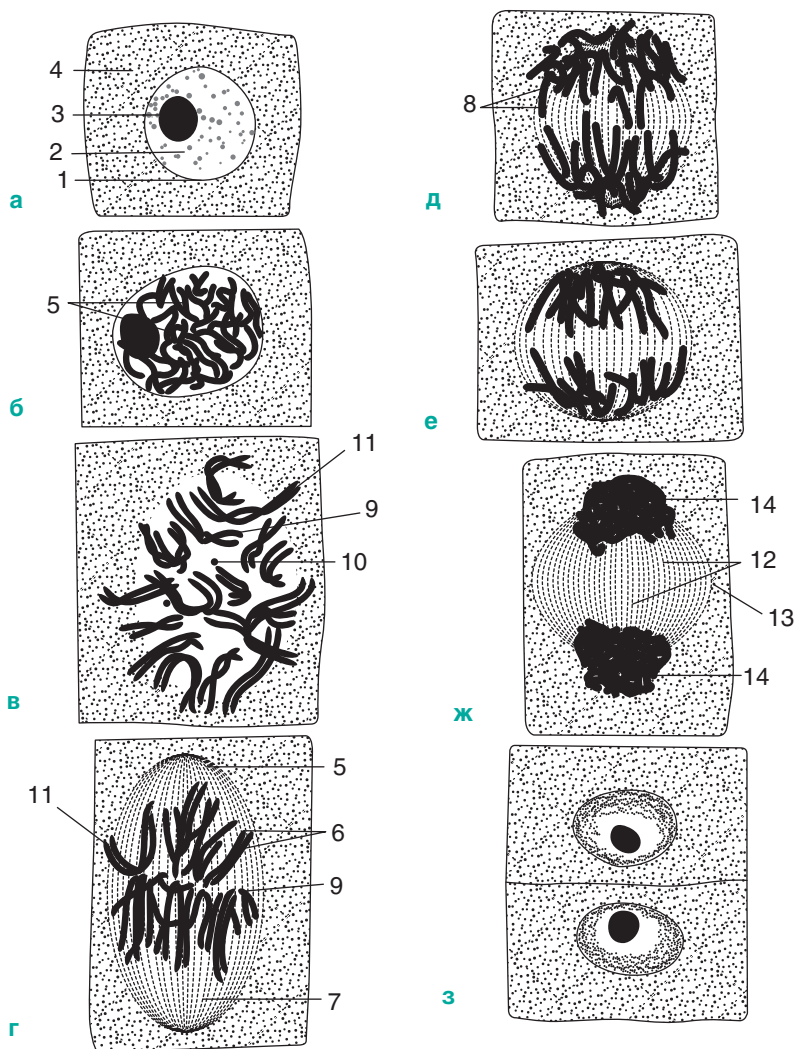


Рис. 1.19. Митоз и цитокinesis: **а** — ядро в интерфазе; **б** — ранняя; **в** — поздняя профазы; **г** — метафаза; **д** — ранняя анафаза; **е** — поздняя анафаза; **ж, з** — телофазы и цитокinesis; 1 — ядерная мембрана; 2 — кариолимфа; 3 — ядрышко; 4 — цитоплазма; 5 — хроматиновая нить; 6 — хромосомы; 7 — ахроматиновое веретено; 8 — хроматиды; 9 — центромера; 10 — спутник; 11 — плечи хромосом; 12 — фрагмопласт; 13 — закладывающаяся пектиновая перегородка; 14 — формирующееся ядро

В мейоз вступают только диплоидные клетки. Он лежит в основе образования гамет (при половом размножении у животных организмов) и спор (при бесполом размножении) у высших растений.

Мейоз состоит из двух последовательных делений:

- 1) первого мейотического — редукционного деления, при котором количество хромосом в дочерних клетках уменьшается в 2 раза (по сравнению с материнской);
- 2) второго мейотического — эквационного (уравнительного) деления, при котором количество ДНК в дочерних клетках уменьшается в 2 раза, а количество хромосом не изменяется (протекает по схеме митоза) (рис. 1.20).

Первое мейотическое (редукционное) деление

Первое мейотическое деление включает пять фаз.

- **Профаза I (самая длительная по времени).** Она состоит из пяти стадий.

1. *Лептотена* — стадия тонких нитей: происходит значительная, но неполная спирализация хромосом.

2. *Зиготена* — стадия начала конъюгации и образования бивалентов. Конъюгация — соединение двух гомологичных хромосом по всей своей длине за счет формирования белкового синаптонемального комплекса с образованием бивалента. Таким образом, бивалент — конъюгированные гомологичные хромосомы, состоящие из четырех хроматид.

3. *Пахитена* — стадия полной конъюгации и кроссинговера. Кроссинговер — обмен идентичными участками гомологичных хромосом в бивалентах за счет их перекреста, что приводит к обмену генетической информацией между хромосомами. Место перекреста хромосом называют *хиазмой*.

4. *Диплотена* — стадия начала распада синаптонемального комплекса.

5. *Диакинез* — стадия распада синаптонемального комплекса и разъединения хроматид. Связь хроматид остается только в области хиазм.

К концу профазы исчезают ядрышко и ядерная оболочка, формируется ахроматиновое веретено.

- **Метафаза I.** Биваленты хромосом выстраиваются в экваториальной плоскости, образуя метафазную пластинку. К ним прикрепляются кинетохорные нити.

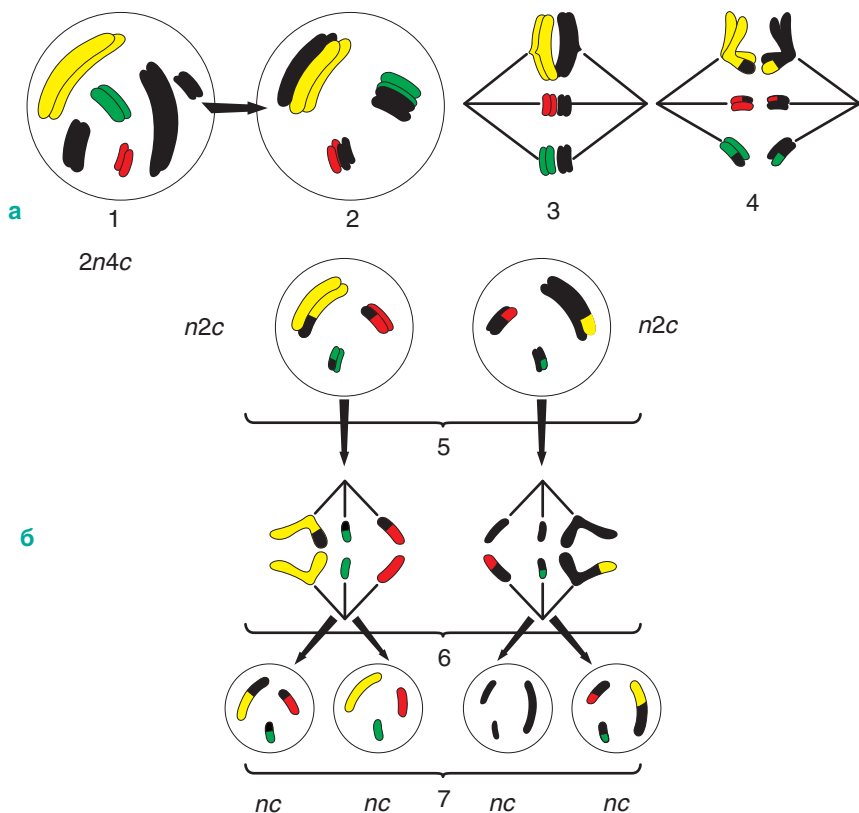


Рис. 1.20. Схема мейоза: **а** — первое мейотическое (редукционное) деление: 1, 2 — профаза I; 3 — метафаза I; 4 — анафаза I; 5 — телофаза I; **б** — второе мейотическое деление: 6 — анафаза II; 7 — телофаза II

- **Анафаза I.** Гомологичные хромосомы расходятся к полюсам клетки, и у каждого полюса количество хромосом становится гаплоидным ($n2c$). В дочерние клетки попадают только по одной из пары гомологичных хромосом, т.е. в анафазе I происходит *редукция хромосомного набора*.
- **Телофаза I.** На короткое время образуется ядерная оболочка, хромосомы деспирализуются, ядро становится интерфазным. У растительной клетки начинает формироваться клеточная стенка.

У многих растений нет телофазы I, клеточная стенка не образуется, нет интерфазы II, клетки сразу переходят из анафазы I в профазу I.

- **Интерфаза II.** Интерфаза II отсутствует в растительных клетках. Нет редупликации ДНК (отсутствует S-период).

Второе мейотическое (эквационное) деление

Второе мейотическое деление следует за первым, минуя S-период. Профаза II, метафаза II, телофаза II протекают по схеме митоза. В анафазе II центромеры делятся надвое (в отличие от анафазы I), и к полюсам расходятся хроматиды. Теперь на каждом полюсе формируются хроматиды, а не хромосомы, и набор становится *nc*. Из двух гаплоидных ядер (*n2c*) формируются четыре (*nc*), и далее наступает цитокинез.

Значение мейоза велико: кроме редукции хромосомного набора, в половых клетках за счет рекомбинации хромосом в анафазе I и процесса кроссинговера достигается генетическое разнообразие (рис. 1.21).

Задания для самостоятельной подготовки

1. Дайте определение протопласта и его первичных производных.
2. Перечислите органеллы цитоплазмы и назовите их роль в жизнедеятельности клетки.
3. Перечислите типы пластид, укажите их биологическое значение и различия в строении и составе пигментов.
4. Опишите значение вакуоли и клеточного сока в жизни клетки.
5. Дайте определение понятиям «тургорное давление» и «сосущая сила клетки».
6. Опишите механизм плазмолиза и деплазмолиза.
7. Опишите строение клеточной стенки.
8. Охарактеризуйте химический состав первичной и вторичной клеточных стенок.
9. Опишите строение простых и окаймленных пор.
10. Назовите формы запасных веществ (жиров, белков, углеводов), места их локализации в клетке и реактивы на них.
11. Перечислите экскреторные вещества клетки и назовите места их локализации в клетке.
12. Перечислите видоизменения клеточной стенки в процессе жизнедеятельности клетки.
13. Назовите реактивы на целлюлозную, одревесневшую и пробковевшую клеточные стенки.

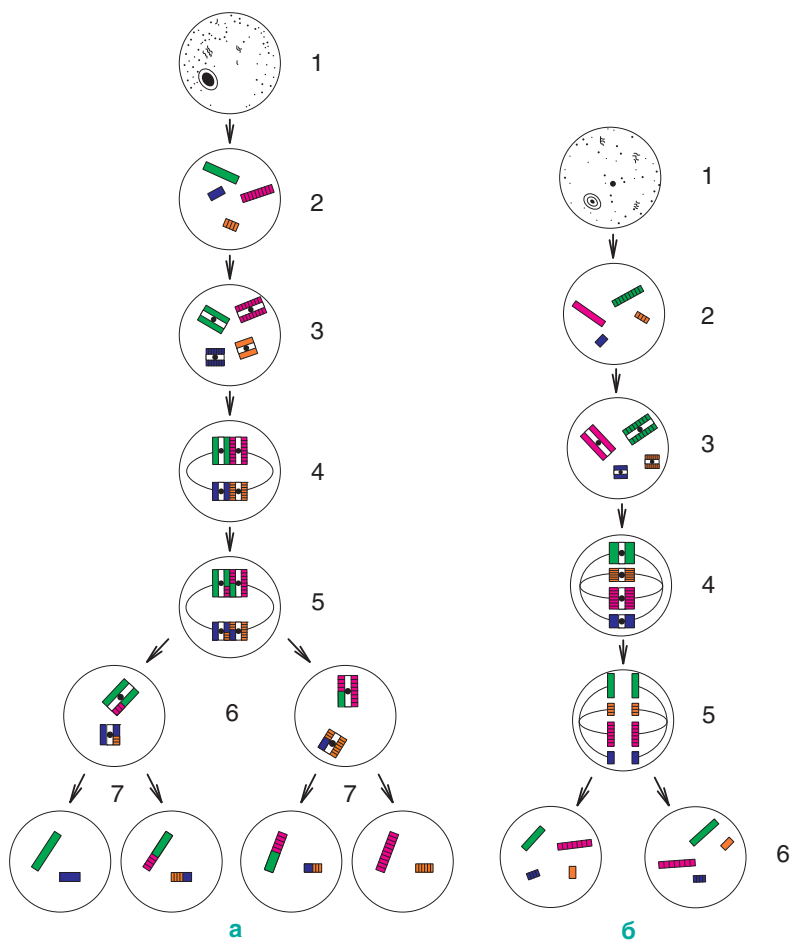


Рис. 1.21. Сравнительные схемы мейоза и митоза: **а** — мейоз: 1 — материнская клетка; 2 — период G_1 интерфазы; 3 — S-период интерфазы; 4 — образование бивалентов; 5 — кроссинговер (обмен участками в бивалентах); 6 — расхождение хромосом в анафазе I; 7 — расхождение хроматид в анафазе II; **б** — митоз: 1 — материнская клетка; 2 — период G_1 интерфазы; 3 — S-период интерфазы; 4 — метафаза митоза; 5 — расхождение хроматид в анафазе митоза; 6 — дочерние клетки с идентичным набором хромосом, как у материнской клетки

14. Охарактеризуйте жизненный и митотический циклы клетки.
15. Назовите периоды митотического цикла, их особенности.
16. Перечислите стадии митоза и их особенности. Укажите биологическое значение митоза.
17. Назовите особенности цитокинеза в растительной клетке.
18. Опишите мейоз с точки зрения жизненного цикла.
19. Перечислите стадии первого мейотического (редукционного) деления.
20. Перечислите стадии второго мейотического (эквационного) деления.
21. Укажите биологическое значение мейоза.
22. Опишите митоз, его особенности и значение.