

Міністерство освіти і науки України  
Львівський національний університет імені Івана Франка

С.О.Волгін, А.І.Прокопів

# МОРФОЛОГІЯ І АНАТОМІЯ ВИЩИХ РОСЛИН

ЧАСТИНА 1  
*Клітина рослин*

Навчальний посібник

Рекомендовано до друку  
Вченою Радою університету  
Протокол № 19/10 від 25.10.2000

Львів  
Видавничий центр ЛНУ імені Івана Франка  
2001

**Волгін С.О., Прокопів А.І.** Морфологія і анатомія вищих рослин.  
Частина 1. Клітина рослин. Навчальний посібник. - Львів, ЛНУ імені Івана  
Франка, 2001. - 110 с.

У першій частині навчального посібника викладено коротку історію вивчення рослинної клітини, сучасні відомості про її будову на мікро- та ультраструктурному рівні, пояснено функції частин клітини та їх роль в метаболізмі, механізми об'єднання рослинних клітин у тканини, типи поділу клітин та їх диференціацію у багатоклітинному організмі.

Для студентів біологічних спеціальностей університетів.

Бібліогр. 10. Ілюстр. 1.

Рецензенти: д-р біол. наук, проф. М.Ю.Клевець  
(Львів, ун-т ім. Івана Франка)

д-р біол. наук, проф. О.Т.Демків  
(Львів, ін-т екології Карпат НАН України)

Редактор Л.М.Макітринська

## ВСТУП

Мета курсу "Морфологія і анатомія вищих рослин" – дати студенту загальні уявлення про принципи структурної організації тіла найбільш високоорганізованої групи рослинних організмів на клітинному, тканинному й організменому рівнях. Знання будови і початкових елементів фізіології клітини необхідне для розуміння закономірностей організації і життєдіяльності організму вищої рослини як цілого, процесів розмноження і відтворення, що забезпечують існування видів рослин у часі і просторі. Тому розділ курсу "Клітина рослин" передуватиме вивченню тканинної організації, будови органів і циклів відтворення рослин. Він охоплює матеріал про мікроструктурну і ультраструктурну організацію клітини вищих рослин у зв'язку із виконанням нею основних функцій, про її життєвий цикл і способи поділу з огляду на диференціацію в складі багатоклітинного організму. Традиційна орієнтація загальноуніверситетських курсів з цитології і гістології майже виключно на тваринні об'єкти зумовлює необхідність більш детального розгляду особливостей рослинної клітини в ботанічних курсах. Особлива увага приділяється таким її специфічним компонентам, як клітинна оболонка і різноманітні вclusions.

Навчальний посібник призначений для студентів I курсу біологічного факультету. Він доповнює матеріал загального курсу цитології і формує основу для подальшого вивчення тканин і органів, систематики вищих рослин. Автори сподіваються, що його вихід із друку деякою мірою компенсує повну відсутність сучасної навчальної літератури з цитології рослин, виданої українською мовою, і чекають на критичні зауваження читачів, безумовно корисні для подальшого покращення видання.

## Розділ 1

# КОРОТКА ІСТОРІЯ ВИВЧЕННЯ КЛІТИНИ РОСЛИН

Історія вивчення клітини рослин починається із спостережень РОБЕРТОМ ГУКОМ (1635-1703) тонких зрізів корка під простим світловим мікроскопом. Так, він у 1665р. описав у цієї мертвої тканини рослин комірчасту будову, а самі комірочки назвав **клітинами** (лат. *cellula* – келія, маленьке приміщення). Довгий час мікроскопісти розглядали клітину як вмістилище, порожнину. Визнання саме вмісту клітини носієм усіх проявів життя прийшло в науку лише в середині ХІХ сторіччя, але сам термін "клітина" зберігся. В 1830р. чеський фізіолог Ян ПУРКІНЕ (1787-1869) запропонував називати слизисту речовину, яка заповнює клітини, **протоплазмою**, а ГУГО ФОН МОЛЬ (1805-1878) у 1846р. застосував цей термін до рослинних об'єктів, розрізняючи в клітині зернисту густу протоплазму і рідкий **клітинний сік** вакуолі. Одиницю протоплазми, яка міститься в одній клітині, ЙОГАНЕС ФОН ГАНШТЕЙН (1822-1880) назвав у 1880р. **протопластом**.

Дослідження клітини за допомогою світлового мікроскопа виявляють її **мікроструктуру** з максимальною роздільною здатністю в звичайному світлі близько 0,4 мкм, а в ультрафіолетовому – близько 0,24 мкм. Ще АНТОН ВАН ЛЕВЕНГУК (1632-1723 ) у 1676р. описав зелені **пластиди**. Він же спостерігав у багатьох клітинах **ядра**. Але уявлення про ядро як про сталий і обов'язковий компонент клітини ввів РОБЕРТ БРАУН (1773-1858) у 1831р. Ядро і пластиди розміщуються в зернистій напіврідкій речовині протопласта, яку ЕДУАРД СТРАСБУРГЕР (1844-1912) у 1882р. запропонував називати **цитоплазмою**, протиставивши цей термін більш широкому поняттю "протоплазма". За допомогою світло-

вого мікроскопа ВАЛЬТЕР ФЛЕММІНГ (1843-1905) у 1882 р. в клітинах тварин, а Ф.МЕВЕС у 1904р. в клітинах рослин вперше спостерігали **мітохондрії**.

Дослідження клітини за допомогою електронного мікроскопа виявляють її **ультраструктуру** з максимальною роздільною здатністю близько 0,2 нм. Електронний мікроскоп широко застосовують при вивченні біологічних об'єктів з середини ХХ сторіччя. Він дав змогу не тільки з'ясувати деталі будови вже відкритих за допомогою світлового мікроскопа клітинних компонентів, але і виявити в клітині досі невідомі структури. В цитоплазмі, яка під світловим мікроскопом виглядала як однорідна, хоча і зерниста речовина, були відкриті різноманітні структури, яким притаманні свої специфічні функції. Структурно відокремлені частини клітини з власними функціями за аналогією із органами організму стали називати **органоидами** або **органелами**. Поняття "цитоплазма" на ультраструктурному рівні виявилось так само зашироким, як і поняття "протоплазма" на мікροструктурному. Однорідну, навіть при спостереженні за допомогою електронного мікроскопа, частину цитоплазми називають **гіалоплазмою**.

Важливим досягненням сучасної біології стало відкриття **біологічних мембран** і з'ясування різноманітності їхніх функцій. Біологічні мембрани можна "побачити" лише за допомогою електронного мікроскопа, оскільки їхні розміри (біологічні мембрани в середньому 0,0085 мкм завтовшки) лежать поза межами роздільної здатності світлового мікроскопа. Біологічна мембрана обмежує ззовні протопласт рослинної клітини, виступає структурною основою багатьох її органел, зокрема розділяє клітинний сік вакуолі і цитоплазму.

## Розділ 2

# МІКРОСТРУКТУРНА ОРГАНІЗАЦІЯ КЛІТИНИ РОСЛИН

Форма клітини одноклітинних водоростей залежить від умов їхнього життя і стратегії пристосування видів. Від округлої форми, що найбільш природня для клітини, яка зазнає однакового впливу зовнішнього середовища з усіх боків, зустрічаються численні відхилення. У рухомих форм вони пов'язані зі становленням певних гідродинамічних властивостей (по-різному витягнуті, нерівномірно сплющені клітини). Планктонні нерухомі форми утворюють різноманітні вирости для збільшення відносної поверхні клітини, що важливо для підтримання організму в товщі води. Клітини бентосних водоростей часто білатерально, інколи дорзовентрально симетричні. Форма тіла амебоїдних видів нестала. Клітини прикріплених видів, особливо сифональних, часто складно розчленовані.

Форма клітин багатоклітинних рослин дуже залежить від їхнього положення в тілі і взаємодії із сусідніми клітинами. Тому правильно округлі клітини у вищих рослин зустрічаються рідко. Вони, як правило, мають вигляд неправильних багатогранників, грані яких відповідають площинам контакту із сусідніми клітинами тканини. Але нерідко форма клітини визначається її специфічною функцією і не залежить від механічних впливів тканини. Наприклад, утворюючи численні вирости, клітини інколи набувають зірчастої форми, часто з химерно розгалуженими відростками. Часто трапляються клітини сильно витягнуті, циліндричні, які виглядають як прості або неправильно розгалужені трубки.

За загальними обрисами і пропорціями розрізняють клітини **паренхімні** – більш менш ізодіаметричні або такі, у яких дов-

жина лише у декілька разів перевищує ширину, зазвичай з тупими кінцями, і **прозенхімні** – сильно видовжені, у яких довжина у багато разів перевищує ширину, зазвичай з гострими кінцями. Відхилення форми клітин від ізодіаметричної часто поєднане з їхньою закономірною орієнтацією в тілі вищої рослини. Як правило, довша вісь клітини орієнтована вздовж органа, в якому вона знаходиться. На поперечному зрізі така клітина виглядає ізодіаметричною або дещо видовженою вздовж поверхні органа чи перпендикулярно до неї. Слабо видовжені клітини інколи орієнтовані перпендикулярно до поверхні тіла рослини або до певних клітинних структур. Тому повне уявлення про форму клітини вищих рослин можна отримати лише під час вивчення трьох взаємно перпендикулярних зрізів, або виділивши її неушкодженою із тканини.

Поперечні розміри ізодіаметричних клітин вищих рослин зазвичай вимірюють десятками мікрометрів. Клітини більших розмірів часто утворюють тканини, що запасають поживні речовини (в бульбах картоплі) або воду (в листках і стеблах деяких пустельних рослин), а також тканини, що швидко старіють і відмирають (в серцевині стебла бузини, м'якоті соковитих плодів гарбузових, цитрусових). Такі клітини, що досягають 0,2-0,5 мм і навіть 1,5 мм у діаметрі, можна побачити неозброєним оком без допомоги мікроскопа. Прозенхімні клітини, зберігаючи середні значення поперечних розмірів, сягають значної довжини, що часто зумовлене їхньою провідною, механічною або іншою специфічною функцією. Довжину механічних волокон рослин зазвичай вимірюють міліметрами: у льону і кропиви вона сягає 6,5-7,0 см, а у технічної культури рамі (*Boehmeria nivea*) – 55 см. Такі клітини, як правило, функціонують мертвими, але і живі клітини (багатоядерні молочники деяких молочайних), як вважається, можуть сягати кількох метрів завдовжки.

Глибока диференціація клітин у межах багатоклітинної вищої рослини, пов'язана із складним розподілом функцій між ними, обумовлює різноманітність не тільки зовнішньої форми і розмірів, але і внутрішньої мікроскопічної будови органів. Практично неможливо перелічити ознаки, які у сукупності були б притаманні будь-якій клітині. Абстрагуючись від рис крайньої спеціалізації, можна побудувати схему будови так званої типової клітини вищих рослин на рівні мікроструктури, враховуючи деякі результати ультраструктурних досліджень.

Кожна клітина в тканині оточена власною твердою **оболонкою**. Протопласт зазвичай щільно прилягає до неї. Мембрану, що обмежує протопласт ззовні, називають **плазмалемою**. В світловий мікроскоп вона непомітна, але про її існування свідчить упорядковане розміщення видимих клітинних компонентів. Одна або кілька **вакуолей** з клітинним соком обмежені мембраною, яку називають **тонопластом**. Між плазмалемою і тонопластом міститься цитоплазма. Хоча на зрізах клітини можна бачити нібито кілька вакуолей, але після просторової реконструкції часто з'ясується, що вакуоля одна, хоча її можуть перетинати численні тяжі цитоплазми. Вміст вакуолі може складати більше 90% загального об'єму протопласта так, що цитоплазма розміщена в клітині лише тонким пристінним шаром. Так звані великі органоїди клітини (ядро, пластиди і мітохондрії) занурені в цитоплазму і розміщені пристінно, або в тяжах цитоплазми, які перетинають вакуолю. Якщо ядро розміщене останнім способом, то цитоплазму, що його оточує, називають **ядерною кишенькою**.

Цитоплазма, на відміну від клітинного соку, має високу густину. В живій клітині спостерігається рух цитоплазми, помітний завдяки переміщенню органел, які в ній розміщені. **Круговий (ротаційний)** рух цитоплазми відбувається вздовж клітинної оболонки довкола великої центральної вакуолі. Його інтенсивність дещо менша у пристінному шарі і більша поблизу вакуолі.

**Струминний (циркуляційний)** рух здійснюється цівочками, які перетікають у різних напрямках. Найчастіше він спостерігається в тяжках цитоплазми, що перетинають вакуолю. **Коливальний** рух відбувається як короткочасне, інколи змінного напрямку переміщення невеликих об'ємів цитоплазми. Часто коливальний рух виникає внаслідок стресу клітини, яка при поверненні до нормального фізіологічного стану відновлює характерний для неї рух цитоплазми. **Фонтануючий** рух в певному розумінні займає проміжне положення між круговим і струминним. Він відбувається за наявності масивних тяжів цитоплазми, в яких напрямок руху зворотний тому, який характерний для її пристінного шару. Характер і інтенсивність руху цитоплазми відбивають фізіологічний стан клітини і залежать від впливу факторів зовнішнього середовища (температури, освітлення, хімічних сполук тощо).

Клітини вищих рослин у процесі спеціалізації можуть втрачати свої оболонки. Отримані експериментально голі протопласти здатні підтримувати життєдіяльність і відновлювати оболонки. З іншого боку, функціональна спеціалізація клітин інколи завершується повним або частковим відмиранням протопласта. Але навіть клітинні оболонки без протопласта можуть залишатись фізіологічно активним компонентом багатоклітинного тіла рослини. Тому на практиці клітинами називають і голі протопласти, і без'ядерні клітини, і навіть позбавлені протопластів клітинні оболонки.

## Розділ 3

# ПРОТОПЛАСТ

### 3.1. Хімічний склад

Хімічний склад протопласта відображає своєрідність живих організмів порівняно із неживими тілами в природі. В елементному складі протопласта абсолютно переважають 10 хімічних елементів: вуглець (С), кисень (О), водень (Н), азот (N), сірка (S), фосфор (P), калій (K), кальцій (Ca), магній (Mg) і залізо (Fe), які називають **макроелементами**. Інші елементи, які містяться в протопласті в значно меншій, часто слідовій кількості, але важливі для життєдіяльності клітини, називають **мікроелементами**. За складом хімічних речовин протопласт являє собою надзвичайно складну систему, всі компоненти якої не піддаються не тільки кількісному, але і точному якісному визначенню. Він містить як органічні, так і неорганічні сполуки, серед яких абсолютно переважає вода. Вміст води в протопласті досягає 98%, а в середньому становить 85-90%. Лише в клітинах, що знаходяться в стані глибокого спокою, він знижується до 5-15%. Мінеральних речовин у клітині близько 1%.

Серед органічних сполук клітини близько 20% припадає на речовини з молекулярною вагою менше 500, а решту становлять органічні речовини з молекулярною вагою, що перевищує 10000. Всі органічні речовини клітини умовно поділяють на основні, а також проміжні і вторинні продукти обміну. **Основні органічні речовини** – це сталі складові клітини, в утворенні і перетворенні яких полягає сутність обміну речовин, які, власне, цей обмін і забезпечують (білки, нуклеїнові кислоти і вуглеводи). **Проміжні продукти обміну (метаболіти)** – це проміжні сполуки

в процесах утворення і розпаду основних речовин, які швидко перетворюються в клітині. **Вторинні продукти обміну** не включені в цикли перетворень основних речовин, не забезпечують здійснення цих циклів, а тому можуть накопичуватись в клітині в великій кількості або виводитись з неї.

Вода створює універсальне середовище протікання біологічних процесів. Її молекула складається з атома кисню і двох атомів водню із кутом  $104,5^\circ$  між ними. Електронні хмари киснево-водневих ковалентних зв'язків зміщені в бік атома кисню, а тому молекула води із несиметрично розташованими атомами водню являє собою диполь із позитивним і негативним полюсами. Полярні молекули води взаємодіють протилежно зарядженими полюсами між собою, іншими зарядженими або полярними частками (іонами, мікромолекулами) або групами атомів в макромолекулах (гідроксильними, карбоксильними, аміногрупами), утворюючи так звані водневі зв'язки. Частки і групи атомів у макромолекулах, здатні притягатись до молекул води, називають **гідрофільними**. Незаряджені і неполярні молекули або частини молекул, які в водному середовищі прагнуть зменшити число контактів із полярними молекулами води ("відштовхуються" ними), називають **гідрофобними**.

Білки – це нерегулярні полімери, утворені полімеризацією близько 20 властивих живим організмам амінокислот. Молекули останніх можуть, крім аміногрупи і карбоксильної групи, з'єднаних із спільним атомом вуглецю, нести гідрофільні або гідрофобні групи атомів. Кожному білкові властива своя структура молекули, яка визначається послідовністю з'єднання амінокислот при їхньому утворенні і багаторівневою просторовою складеністю молекули. Просторова структура білкової молекули підлягає зворотним конформаційним змінам під впливом фізичних факторів і внаслідок взаємодії з іншими молекулами.

Білки становлять структурну основу багатьох клітинних компонентів, виконують функцію біологічних каталізаторів-ферментів, можуть зв'язуватись з інформаційними макромолекулами і регулювати перебіг фізіолого-біохімічних процесів, а також відкладатись як запасні поживні речовини.

Білки утворюють сполуки із речовинами інших хімічних класів – **протеїди: ліпопротеїди** (з ліпідами), **глікопротеїди** (з цукрами), **хромопротеїди** (з пігментами), **фосфопротеїди** (з фосфорною кислотою), **нуклеопротеїди** (з нуклеїновими кислотами).

Нуклеїнові кислоти забезпечують кодування і збереження генетичної інформації, регуляцію її зчитування і "переклад" генетичної інформації у послідовність амінокислот первинної структури білкових молекул. Нуклеїнові кислоти – полімери з молекулярною вагою від 25000 до багатьох мільйонів. Їхні мономери – мононуклеотиди, що складаються з азотистої основи, залишків пентози і фосфорної кислоти. В дезоксирибонуклеїновій кислоті (ДНК) інформація кодується послідовністю 4 мононуклеотидів: дезоксиаденозинфосфат, дезоксигуанозинфосфат, дезокситимидинфосфат, дезоксицитозинфосфат. Рибонуклеїнова кислота (РНК) утворена мономерами: аденозинфосфат, гуанозинфосфат, уридинфосфат і цитозинфосфат.

Лінійні молекули нуклеїнових кислот, розташовуючись паралельно, утворюють комплекси за рахунок водневих зв'язків між так званими комплементарними парами залишків азотистих основ: аденін-тимін (або урацил), гуанін-цитозин. ДНК у клітині існує у вигляді спірально скручених комплексів із двох повністю комплементарних лінійних молекул. Процес **реплікації** забезпечує їхнє розходження і добудову нових комплементарних ниток ДНК, в яких послідовність мононуклеотидів кодує генетичну інформацію. Процес **транскрипції** генетичної інформації полягає у побудові на основі молекули ДНК одноланцюжкової комплементарної молекули РНК. У клітині відомі три типи РНК: інфор-

маційна (і-РНК), послідовність нуклеотидів якої кодує первинну структуру білків; транспортна (т-РНК), яка містить ділянку, що зв'язується з певною амінокислотою і ділянку, комплементарну триплету нуклеотидів, що кодують цю амінокислоту в і-РНК, та рибосомальна (р-РНК), що входить до складу рибосом. Всі типи РНК забезпечують процес **трансляції** генетичної інформації – синтез молекули білка визначеної первинної структури.

Ліпіди – це група гідрофобних, нерозчинних у воді і, як правило, добре розчинних в органічних розчинниках речовин. Тверді при кімнатній температурі ліпіди називають **жирами**, а рідкі – **оліями**. Легкість плавлення ліпідів дуже залежить від вмісту ненасичених жирних кислот.

**Прості ліпіди** являють собою складні ефіри гліцерину і жирних кислот – тригліцериди. Молекули простих ліпідів неполярні. У **фосфоліпідів** одна з гідроксильних груп гліцерину заміщена залишком фосфорної кислоти, який одночасно може утворювати ефірний зв'язок із іншими спиртами. У **гліколіпідів** одна з гідроксильних груп гліцерину заміщена залишком цукру. Молекули фосфоліпідів і гліколіпідів складаються із неполярної і гідрофобної (залишки жирних кислот) та полярної і гідрофільної (спиртова "головка" з залишком фосфорної кислоти або цукру) частини. Існують ліпіди, до складу яких входять і інші полярні групи.

**Воска** являють собою ефіри особливо довголанцюжкових кислот і одноатомних спиртів жирного, рідше ароматичного ряду. В їхньому утворенні можуть брати участь каротиноїди і стероїди.

Функціонально розрізняють **структурні ліпіди**, що визначають будову клітинних компонентів, і **запасні ліпіди**, які являють собою форму відкладання енергоємних речовин у клітині.

Вуглеводи – це клас хімічних сполук, до складу молекул яких входять кілька  $>CH-OH$  груп, одна або дві  $-CH_2OH$  групи та кетонна або альдегідна група. Лінійні молекули за рахунок вну-

трішніх ефірних зв'язків утворюють циклічні форми, що здатні полімеризуватись. Відповідно виділяють **моносахариди (прості цукри або монози)**, що розрізняються за числом атомів вуглецю (у рослин найбільш поширені пентози і гексози). **Олігосахариди** – полімери з 2-3 (до 20) залишків цукру. Найбільше в рослинній клітині міститься водорозчинних моноз глюкози і фруктози та дисахариду сахарози. **Полісахариди** – високополімерні вуглеводи, утворені залишками одної (прості полісахариди) або кількох (складні полісахариди) моноз. Вони різняться величиною молекул, яка може бути нерозгалуженою або розгалуженою, що суттєво позначається на фізико-хімічних властивостях полісахариду.

Вуглеводи беруть участь в утворенні багатьох важливих біологічних макромолекул, накопичуються як запасні поживні речовини, складають структурну основу клітинної оболонки.

Вторинні продукти метаболізму представлені в рослинній клітині кількома класами сполук. **Глікозиди** – сполуки цукру з неуглеводним компонентом (агліконом). Під дією специфічних ферментів вони розкладаються на цукор і аглікон. Кумаринові глікозиди містять пахучий колосок (*Anthoxanthum odoratum*), багато зонтичних; гірчичні глікозиди – хрестоцвіті (*Cruciferae*); гіркі глікозиди – тирличі (*Gentiana*); сапоніни – гвоздичні (*Caryophyllaceae*); серцеві глікозиди дуже характерні для родів строфант (*Strophanthus*) і наперстянка (*Digitalis*). Глікозиди в клітині переважно розчинені в клітинному соці. Якщо аглікон являє собою пахучу речовину або розпадається, утворюючи таку речовину, то рослина починає пахнути після ушкодження або підсихання, яке спричиняє звільнення ферментів, що руйнують глікозиди, наприклад, гірчичні утворюють гірчичну ефірну олію. Розпад глікозиду може супроводжуватись виділенням отруйних речовин. Так, глікозид амідгалін з листків і кісточок плодів багатьох розоцвітих розпадається на глюкозу, бензальдегід та синильну кислоту.

До глікозидів можна віднести клас водорозчинних жовтих і червоних пігментів, які накопичуються, передусім, у клітинному соці вакуолей. Серед них **антоциани** містять аглікони антоціанідин, який побудований на основі модифікацій флавонолу. Вони зумовлюють рожево-сині відтінки забарвлення багатьох квіток і плодів. Молекули антоціанів утворюють хелатні комплекси з дво- і тривалентними іонами металів, змінюючи своє забарвлення. Кислоти легко руйнують такі комплекси. Забарвлені антоцианами квітки часто змінюють свій колір від рожево-фіолетового (на початку цвітіння) до синього (при відцвітінні) у медунки лікарської (*Pulmonaria obscura*), чини весняної (*Lathyrus vernus*). Такі квітки часто змінюють свій колір залежно від часу доби. **Антоксантини** містять аглікони на основі флавонолу – продукту окислення антоціанідина. Вони зумовлюють жовте забарвлення квіток, відтінок якого легко змінюється під впливом аміаку.

**Алкалоїди** являють собою азотомістки, переважно гетероциклічні органічні основи. У вигляді солей (переважно лимонної, яблучної, винної і дубильної кислот) вони розчинені в клітинному соці. Вільні алкалоїди у воді нерозчинні. Відомо близько 5500 алкалоїдів, переважно таких, що мають високу фізіологічну активність, часто гостро отруйних. Сюди належать кофеїн (насінини кавового дерева – *Coffea arabica*, листки чайного куща – *Thea sinensis*, плоди і насінини дерева какао – *Theobroma cacao*), теофілін (чай), теобромін (какао), хінін (кора хінного дерева – *Cinchona calisaya*), морфін (мак – *Papaver somniferum*), атропін (беладона – *Atropa belladonna*), никотин (тютюн – *Nicotiana tabacum*). Алкалоїд колхіцин (із бульбоцибулин пізньоцвіта – *Colchicum autumnale*) зупиняє клітинні поділи і спричиняє утворення поліплоїдних клітин.

**Терпенові сполуки** формально можна розглядати як похідні ізопрену, що сам по собі в клітинах не трапляється. Прості терпени, загальна формула яких  $C_{10}H_{16}$ , бувають алифатичними і

циклічними. Аліфатичні терпени, як і похідні від них спирти, альдегіди і карбонові кислоти, входять до складу ефірних олій (ліналоол, гераніол, цитронелол). Циклічний терпен ментол міститься в ефірній олії кмину (*Carum carvi*), кропу (*Anethum graveolens*), м'яти перцевої (*Mentha piperita*). Окислений біциклічний терпен камфен – камфора з деревини камфорного дерева (*Cinnamomum camphora*).

Як самі терпени, так і похідні спирти, кетони, феноли і карбонові кислоти, з'єднуються в молекули політерпенів. У рослинах зустрічаються їхні складні суміші, які отримали власні технічні назви. **Ефірні олії** містять леткі спирти, альдегіди і кетони моно-, сескви- і дитерпенового ряду. Вони утворюють краплі в цитоплазмі, виділяються за межі клітинних оболонок на поверхню рослини (залозисті волоски) або накопичуються у внутрішньотканинних порожнинах різного походження. В твердих або майже твердих **смолах** переважають циклічні дитерпенові смоляні кислоти. Після відгонки з живиці сосни (*Pinus sylvestris*) леткої фракції (**скипідару**) залишається тверда **каніфоль**. Напіврідкі суміші смол і ефірних олій називають **бальзамами** (канадський, ялицевий). Смоли накопичуються в рослині у внутрішньотканинних порожнинах. Лінійні поліізопрени з числом ізопрених залишків до 100 утворюють **гутаперчу**, а з 500-5000 таких залишків – **каучук**, які містяться в цитоплазмі спеціалізованих клітин деяких рослин (*Hevea*, *Ficus*, *Taraxacum kok-saghyz*, *Scorzonera tau-saghyz*).

**Каротиноїди** можна формально віднести до групи тетра-терпенів. Серед цих ліпофільних жовтих, оранжевих або червоних пігментів рослин розрізняють безкисневі **каротини** і частково окислені **ксантофіли**. Серед каротинів найбільш поширений β-каротин із циклічними групами атомів з обидвох кінців молекули – так званими β-іононними кільцями. В молекулі α-каротину одне із кілець α-іононне. Тому перетворенням однієї молекули β-

каротину утворюються 2 молекули вітаміну А, а  $\alpha$ -каротину – лише одна. Деякі каротиноїди (наприклад, лікопін з плодів томатів) взагалі не містять іононних кілець і не слугують попередниками вітаміну А. Каротиноїди містяться в цитоплазмі, але дуже їх багато накопичується в пластидах.

**Дубильні речовини** – це розчинні в воді і спирті ароматичні речовини: ефіри оксикарбонових кислот і конденсованих ароматичних сполук здатні осаджувати білки. Їм властивий терпкий смак. Дубильні речовини заповнюють вакуолі, утворюють включення або зв'язуються з клітинною оболонкою. Нерозчинні продукти окислення дубильних речовин – **флобафени**, забарвлення яких буває від жовтого до жовто-коричневого і майже червоного. До флобафенів близькі коричневі до чорних **фітомелани** – нерозчинні полімери на основі похідних амінокислоти тирозину.

Фізіологічне значення продуктів вторинного метаболізму в клітині майже нез'ясоване. Непотрібні для клітини на перший погляд речовини можуть бути важливими для рослини, захищаючи її від хвороб, поїдання комахами і вищими тваринами, приваблюючи запилювачів і рознощиків плодів та насіння. Деякі з них, безумовно, можуть включатися в цикли біохімічних перетворень речовин або беруть участь у регуляції цих циклів, у процесах енергетичного обміну. З іншого боку, важко відносити до речовин вторинного обміну усі ті сполуки, які виділяються протопластом або виникають за його межами (компоненти клітинної оболонки). По-перше, деякі з них також можуть бути утилізовані клітиною. По-друге, частина таких речовин не включена в метаболічні цикли внаслідок специфічних функцій, але створює структурну основу необхідних для життєдіяльності клітини компонентів (клітинна оболонка). Визнаючи умовність поняття "вторинний продукт обміну", доцільно обмежити його застосування

лише сполуками, які знаходяться в протопласті, хоча і можуть виділятися за його межі.

Вторинні продукти метаболізму рослин як тонізуючі пряносмакові речовини (глікозиди, дубильні речовини) входять до складу сировини харчової промисловості. Як фізіологічно активні сполуки глікозиди й алкалоїди, терпени багатьох рослин широко використовують в медицині. Антисептична дія багатьох терпенів, дубильних речовин і отруйність деяких алкалоїдів здавна привертала до них увагу як до засобів боротьби з інфекційними захворюваннями, паразитами рослин і тварин. Здатність алкалоїду колхіцину зупиняти поділ клітини важлива не тільки при лікуванні деяких захворювань, але і корисна в експериментальних цитологічних дослідженнях та в селекційній роботі. В промисловості різноманітно застосовують терпени (парфумерія, оптична, лакофарбова промисловість та ін.) і дубильні речовини (вчинка шкіри).

### 3.2. Біологічні мембрани

Біологічні мембрани – це ультраструктурні компоненти протопласта, що створюють активні поверхні розділу між його окремими ділянками, між ним та позапротоплазматичним середовищем. Активність мембран як поверхонь розділу полягає в створенні і підтримуванні градієнтів різноманітних факторів внутрішньоклітинного середовища (концентрації іонів і неелектролітів, різниці електричного та окисно-відновного потенціалу); із мембранами просторово пов'язаний ряд біохімічних процесів. У деяких клітинах на мембрани припадає більша частина сухої речовини протопласта, що свідчить про їхнє ключове значення для життєдіяльності клітини.

На електронних мікрофотографіях зрізів відповідно фіксованих клітин мембрани в поперечному перерізі виглядають як

тришарові структури (середній шар – світлий, периферійні – темні) від 4 до 10 нм завтовшки. В середньому товщина світлого шару становить 3,5 нм, а темних шарів – по 2,5 нм. Хімічний аналіз показує, що основні компоненти мембран – фосфо- та гліколіпіди (близько 40%) і білки (близько 60%). Оптична щільність середнього шару на електронній мікрофотографії відповідає оптичній щільності ліпідних, а периферійних шарів – білкових утворень. Гіпотеза про тришарову будову біологічних мембран підтверджується здатністю рідких фосфо- і гліколіпідів утворювати при контакті з водою плівку, що має впорядковану молекулярну структуру. Полярні "головки" їхніх молекул, за достатньої щільності розміщення, повернені до водної фази, а неполярні залишки жирних кислот розміщені паралельно і перпендикулярно до поверхні води. Зі збільшенням числа ліпідних молекул на межі водної і ліпідної фаз ліпідна плівка стає двошаровою або утворює двошарові складки. В бімолекулярних ліпідних шарах неполярні "хвости" молекул орієнтовані до середини, а полярні "головки" – до периферії так, що стає можливою максимальна ізольованість полярних і неполярних груп атомів. Припускають, що в складі мембрани наявний такий бімолекулярний ліпідний шар, а глобулярні білкові молекули зв'язані з полярними групами ліпідів з обидвох його сторін.

Електронномікроскопічні дослідження зрізів клітин після екстрагування ліпідів показали, що вигляд перерізу мембран суттєво не змінюється. Відстань між темними периферійними шарами інколи навіть дещо збільшується, що свідчить про стабілізованість структури біологічної мембрани зв'язками між білковими молекулами. На поверхнях сколювання заморожених клітин, які проходять в площині середнього шару мембрани, помітні заглибини від вибитих молекул білка, що доводить перервність ліпідного шару і наявність поперечних зв'язків між білковими шарами мембрани.

За сучасними уявленнями ліпідна основа мембрани не є абсолютно правильною і неперервною бімолекулярною плівкою. В ній можуть існувати структури міцелярного типу з радіальним розміщенням молекул ліпідів. Мембранні білки розташовані на поверхні мембрани, частково занурені в ліпідний шар або перетинають його. В мембрані, таким чином, можливе існування наскрізних гідрофільних каналів. З білками мембрани часто зв'язані молекули вуглеводів, стероїдів та інших сполук. Поверхні мембрани асиметричні, тобто нерівноцінні за молекулярною організацією.

Хімічний склад і структура визначають загальні властивості мембрани. За консистенцією вона, незважаючи на відносну стабільність організації, текуча, постійно змінює свою структуру (молекули здатні мігрувати в межах мембрани), наближається за властивостями до рідких кристалів. Здатність до самозбирання і самоорганізації забезпечує легке включення в мембрану нових компонентів і її неперервність, зумовлює неможливість існування незімкнутих мембранних фрагментів.

Властива мембранам **вибіркова проникливість** полягає у легкому пересуванні через мембрану розчинних у ліпідах сполук, тоді як полярні частки (іони, молекули води і водорозчинних сполук) пересуваються через мембрану за законами звичайної дифузії лише тоді, коли їхній розмір (як у молекул води) не перевищує умовного діаметра гідрофільних каналів. Його величина приблизно оцінюється в 0,8 нм. Природа таких каналів повністю не з'ясована. Вони можуть бути різними для різних речовин, можуть створюватись і закриватись. Швидкість дифузії через канали певною мірою обмежує кількість останніх. Молекули води зазвичай пересуваються через мембрану за законами дифузії. Для багатьох іонів доведено існування каналних білків, які зв'язуються з іонами, змінюють свою просторову структуру і переносять іон

без витрати енергії через мембрану. Сумарно такий транспорт здійснюється за градієнтом концентрації.

Здатність мембрани до **активного транспорту** забезпечує пересування іонів і молекул, у тому числі і завеликих для проходження каналів, незалежно від градієнта їхньої концентрації із витратою енергії. Її джерелом може бути енергія макроергічних зв'язків аденозинтрифосфорної кислоти (АТФ). Так, існує білок, здатний, розщеплюючи АТФ на АДФ (аденозиндифосфат) і фосфат, переносити із клітини в зовнішнє середовище три іони натрію і, водночас, у клітину два іони калію. В деяких випадках для активного транспорту використовується енергія, зумовлена існуванням градієнта концентрації іонів. Наприклад, молекула глюкози може бути перенесена через мембрану специфічним білком спряжено із перенесенням іону натрію за градієнтом концентрації.

Властивості мембран зумовлюють їхні основні функції. **Бар'єрна функція**, передусім, полягає у регуляції потоку речовин між протопластом і зовнішнім відносно до нього середовищем, унаслідок чого в клітині підтримується властива їй концентрація речовин, деякі з них взагалі не виходять з клітини і не заходять у неї. В межах протопласта бар'єрна функція реалізується як **функція компартментації** (від англ. "*compartment*") – поділу протопласта на розмежовані ділянки, в яких створюються умови протікання різних, часом і різноспрямованих фізіолого-біохімічних процесів. Ефективність мембран як внутрішньоклітинних бар'єрів яскраво ілюструє нешкідливість для клітини сильноотруйних речовин, як, наприклад, колхіцин, що можуть накопичуватись у її вакуолі. В оточених мембранами пухирцях відбувається **транспорт** порівняно великих об'ємів речовин. Здатність мембрани таких пухирців зливатись з іншими мембранами, в тому числі з плазмалею, дає змогу виділяти речовини з клітини шляхом **екзоцитозу**. Відшнування оточених мембра-

ною пухирців від різноманітних мембран, у тому числі від плазмалеми, робить можливим поглинання клітиною відносно великих об'ємів речовин шляхом **ендоцитозу**. Здатність мембрани зв'язувати молекули ферментів, пігментів та інших речовин визначає існування на мембранах просторово впорядкованих реакційних комплексів, які **забезпечують швидке і ефективне протікання ланцюгів послідовних хімічних реакцій**. Мембранам властива важлива **функція переведення фізичних форм енергії в енергію хімічних зв'язків** у процесі енергетичного обміну.

Структуруючи протопласт, мембрани беруть участь в утворенні багатьох органодів. Всі органодиди можна умовно поділити на **мембранні** і **немембранні**. В свою чергу, перші можуть бути **одномембранними**, обмеженими однією біологічною мембраною, і **двомембранними**, обмеженими двома мембранами.

### 3.3. Гіалоплазма

**Гіалоплазма (основна плазма, матрикс цитоплазми)** заповнює простір між усіма немембранними і обмеженими мембранами компонентами протопласта. Вона не виявляє впорядкованої структурованості під час звичайних мікроскопічних досліджень. Від збільшення зображення клітини, яке досягається за допомогою електронного мікроскопа, залежить видима консистенція гіалоплазми, яка виглядає або гомогенною, або зернистою при екстремальних збільшеннях. Розміри зерен, що виявляються в гіалоплазмі, порівнювані із розмірами макромолекул. Застосування високовольтної електронної мікроскопії інколи виявляє в гіалоплазмі лінійні структури, так звані **трабекулярні тяжі**, існування яких у живій, непідготовленій для мікроскопічного дослідження, клітині визнають не всі дослідники.

До складу гіалоплазми фізіологічно активної клітини входить 75-80% води, практично всі відомі в протопласті іони і

класи органічних сполук. Незважаючи на високий вміст води, гіалоплазма характеризується високою густиною, тягучістю і, на думку деяких дослідників, еластичністю. Ділянки гіалоплазми, що знаходяться під дією факторів механічної деформації, виявляють подвійне світлозаломлення. Ці факти свідчать, що мікроскопічно безструктурній гіалоплазмі притаманна певна організація на молекулярному рівні.

Існуючі моделі фізико-хімічної організації гіалоплазми покищо дуже гіпотетичні, оскільки відсутні відповідні методи її експериментального вивчення. Загальновизнано, що гіалоплазма являє собою колоїдну систему, яка легко переходить зі стану гелю в стан золю (звідси ще одна назва гіалоплазми – **цитозоль**). Вона змінює густину залежно від зміни фізіологічного стану клітини, в тому числі під впливом зовнішніх факторів. Такі перетворення можуть несинхронно здійснюватись у різних частинах цитоплазми. Зазвичай у зовнішньому шарі цитоплазми, **ектоплазмі**, густина гіалоплазми більша, а у її внутрішніх шарах, **ендоплазмі**, гіалоплазма більш рідка. Основну структуроутворюючу роль приписують фібрилярним молекулам так званих структурних білків, здатних утворювати ковалентні і нековалентні зв'язки між собою і іншими компонентами клітини. Значна частина води в гіалоплазмі знаходиться у зв'язаному стані, утворює гідратаційні оболонки іонів, молекул і молекулярних комплексів. Процес гідrataції гіалоплазми, зв'язування нею води називають набуханням. Сильна дегідrataція всього протопласта характерна для клітин у стані глибокого спокою.

Всі зв'язки між компонентами гіалоплазми і оточеними нею органелами надзвичайно лабільні. Цим забезпечується структурованість протопласта, з одного боку, і можливість руху цитоплазми та її органел, транспорту речовин, з іншого. Низка біохімічних процесів локалізується саме в гіалоплазмі, складна

молекулярна організація якої забезпечує їхнє протікання і регуляцію.

### 3.4. Одномембранні органели

**Ендоплазматичний ретикулум (ЕПР), або ендоплазматична сітка**, на електронних мікрофотографіях зрізів клітин виглядає як сплетіння обмежених мембраною каналців і пухирців у цитоплазмі. Просторова реконструкція будови ЕПР за серією зрізів однієї клітини засвідчує, що, дійсно, він складений системою з'єднаних між собою плоских цистерн і циліндричних трубочок, від яких можуть відшнуровуватись пухирці. Внутрішній простір цистерн не сполучається з цитоплазмою, в ньому не розміщуються органели.

Розрізняють **агранулярний** і **гранулярний** ЕПР. На зовнішній поверхні мембран гранулярного ЕПР помітні асоційовані з нею рибосоми, які на електронних мікрофотографіях виглядають як темні гранули. В цистернах агранулярного ЕПР здійснюється низка реакцій, пов'язаних із обміном ліпідів і внутрішньоклітинних полісахаридів, відбувається синтез терпенових і стероїдних сполук. Зв'язані з цистернами гранулярного ЕПР рибосоми синтезують переважно мембранні білки, а також білки, які виділяються з клітини або містяться всередині інших органел. Механізм їхнього проникнення в цистерни до кінця нез'ясований, але ЕПР, безумовно, бере участь як у накопиченні цих білків, так і в їхній ізоляції у відокремлених, оточених мембраною, пухирцях. Спостерігається зв'язок мембран ЕПР із зовнішньою мембраною оболонки ядра, в утворенні якої ЕПР бере участь під час поділу клітини. Основні функції ЕПР, таким чином, пов'язані з біосинтезом (цьому сприяє велика поверхня його мембран), накопиченням і ізоляцією речовин, їхнім внутрішньоцистерним дифузійним транспортом і транспортом у вигляді оточених мем-

браною пухирців, із побудовою інших мембранних структур клітини.

**Диктіосоми** – це стопки округлих в обрисах плоских цистерн, які мають 0,5-2 мкм в діаметрі, тобто їхні розміри є близько межі роздільної здатності світлового мікроскопа. Диктіосома полярна. Її проксимальний полюс зазвичай розташований поблизу великої цистерни ЕПР або ядерної оболонки.

Вважається, що проксимальний полюс є місцем постійного утворення (регенерації) цистерн диктіосоми. Краї цистерн нерівні, часто сітчасто розчленовані. Від них відокремлюються числені пухирці. Цистерни дистального (секреторного) полюса найбільше розчленовані. Вважається, що тут цистерни поступово розпадаються аж до повного зникнення на окремі пухирці. В рослинній клітині міститься від кількох до ста звичайно розкиданих диктіосом. У тварин значно частіше ніж у рослин диктіосоми концентруються, утворюючи комплекс, відкритий після імпрегнації сріблом за допомогою світлового мікроскопа. Цей комплекс отримав назву "**апарат Гольджі**", якою за традицією позначають і всю сукупність розкиданих диктіосом рослинної клітини. Пухирці, що відчленовуються від цистерн диктіосом, називають **пухирцями Гольджі**.

В цистерни диктіосоми надходять цукри і білки, первинно синтезовані, як правило, в ЕПР. Просування цистерни до секреторного полюса супроводжується синтезом і модифікацією полісахаридів, утворенням глікопротеїдів. Пухирці Гольджі містять, переважно, полісахариди, пектинові речовини і слизи, речовини-попередники компонентів клітинної оболонки. Вони мігрують до плазмалемі, контактують з нею, виливаючи свій вміст за межі протопласта і вбудовуючи свою мембрану в плазмалему. Пухирці Гольджі всередині протопласта можуть брати участь в утворенні вакуолей, у тому числі і запасуючих.

**Мікротільця** або **цитосоми** являють собою дрібні округлі органели, які разом із дрібними твердими частками зумовлюють зернистий вигляд цитоплазми при її вивченні за допомогою світлового мікроскопа. Термін "мікротільця (мікросоми)" використовують по-різному. Якщо говорити про природні компоненти цитоплазми, то розрізняють **сферосоми** – правильно кулясті органели, що мають приблизно 1 мкм у діаметрі, оточені мембраною з мономолекулярним ліпідним шаром, із гомогенним, багатим ліпідами і ферментами ліпідного обміну вмістом, які розглядають як центри синтезу і накопичення ліпідів. Саме мікротільця дещо меншого розміру, часто не такої правильної форми, оточені мембраною з бімолекулярним ліпідним шаром, із зернистим або фібрилярним вмістом. Мікротільця поділяють за складом ферментів, які вони містять. У **лізосомах** переважають гідролітичні ферменти, здатні при ушкодженні мембрани органели спричинити розчинення (лізис) компонентів простопласта. Вони беруть участь у знищенні старіючих і непотрібних органел. **Пероксисоми** містять фермент пероксидазу, вони здатні ферментативно перетворювати один із продуктів фотосинтезу – гліколат. У **гліоксисоми** є ферменти гліоксилатного циклу перетворень ліпідів. Мікротільця зазвичай розглядають як похідні ЕПР.

**Вакуоля** – оточена біологічною мембраною (**тонопластом**) органела, заповнена так званим **клітинним соком**. Великі вакуолі характерні для більшості рослинних клітин. У клітинному соці розчинені різноманітні мінеральні і органічні сполуки (цукри, білки, органічні кислоти, таніни, глікозиди, алкалоїди та інші). Сукупність вакуолей клітини називають **вакуомом**. Часто вакуом розглядають як своєрідне звалище кінцевих і вторинних продуктів клітинного метаболізму, що абсолютно не відповідає дійсності. Клітина може активно використовувати речовини клітинного соку. Антоціани і антоксантини можуть забарвлювати клітинний сік великих центральних вакуолей, визначаючи жов-

тий, рожево-червоний, фіолетовий або синій колір пелюсток, плодів і вегетативних органів рослин. У вакуолях часто зустрічаються кристали органічних і неорганічних речовин, тверді аморфні частки. Типовий клітинний сік рідкий, але трапляються вакуолі, що містять густий вміст (наприклад, слизів), або він втрачає воду і перетворюється в тверде, оточене тонопластом тільце, складене зазвичай танінами або білками в запасаючих вакуолях.

У неспеціалізованих рослинних клітинах, що активно діляться, в більшості випадків наявні численні дрібні вакуолі – так звані **провакуолі**. Велика кількість дрібних вакуолей характерна і для біосинтетично активних залозистих клітин. Втрату клітиною здатності до активних поділів в процесі її росту і спеціалізації супроводжує збільшення провакуолей, вони зливаються і утворюють одну або кілька великих вакуолей зрілої клітини. Походження провакуолей пов'язують із гідратацією частини цитоплазми і самоорганізацією довкола неї тонопласту, з розширенням деяких цистерн ЕПР або з перетворенням мікротільць, які містять гідролітичні ферменти. Такі мікротільця відповідають лізосомам тваринних клітин. Вони можуть зливатись з пухирцями, утвореними плазмалею при ендоцитозі, або диктіосомами, збільшуватись у розмірах. Зрілим вакуолям зазвичай властива гідролітична активність. Тонопласт часто утворює впинання всередину вакуолі, які захоплюють частини цитоплазми разом з органелами і відокремлюються в оточений мембраною пухирець, вміст якого згодом повністю гідролізується, а мембрана руйнується. Провести межу між мікротільцями і вакуолями в ряду перехідних форм між ними буває важко. Гідролітичні ферменти в клітині рослин містяться в клітинній оболонці і в різноманітних обмежених мембраною органелах, а функція лізису клітинних компонентів властива не лише певному типу органел. Тому в цитології рослин термінові "лізосома" надають виключно фізіо-

лого-біохімічного змісту. Вся сукупність структур з лізосомальною функцією, включаючи вакуолі, утворює **лізосомну систему** рослинної клітини.

Вакуоля бере активну участь у підтримуванні тургору клітини, зумовленого осмотичними явищами. **Осмосом** називають процес направленої дифузії розчинника (води) через напівпроникну мембрану, що розділяє розчини різної концентрації і непроникна для розчиненої речовини. Кількість ударів молекул розчинника у мембрану під час броунівського руху статистично більша з боку розчину меншої концентрації. Відповідно з розчину меншої концентрації у розчин більшої концентрації за одиницю часу переходитиме більше молекул розчинника, ніж в протилежному напрямку. Перетікання розчинника через мембрану відбуватиметься доти, доки концентрації розчинів не зрівняються або доки в розчині вищої концентрації не буде створено тиск, який урівноважить тиск розчинника на мембрану з боку більш розбавленого розчину (**осмотичний тиск**).

Оболонка більшості рослинних клітин не є перепорою для водних розчинів. Вона насичена водою, а протопласт нібито занурений у межах клітинної оболонки у водний розчин нижчої концентрації (**гіпотонічний розчин**), ніж підтримується в клітинному соці і гіалоплазмі. Топопласт, як і плазмалема, напівпроникний, а гіалоплазма являє собою водний колоїдний розчин. Вода буде прагнути перейти через плазмалему в гіалоплазму і далі через топопласт у вакуолю. Об'єм вакуолі і цілого протопласта збільшуватиметься, але не безмежно. Заповнивши порожнину твердої клітинної оболонки, протопласт почне тиснути на неї. Відповідний тиск твердої оболонки на протопласт урівноважить осмотичний тиск води і її надходження через плазмалему в протопласт припиниться. Характерний для клітини рослин стан напруження, зумовлений урівноваженим тиском протопласта на клітинну оболонку, називають **тургором**.

При зануренні клітини в **гіпертонічний** розчин вода за законами осмосу почне виходити з вакуолі і протопласта. Відбувається **плазмоліз** – відставання протопласта від оболонки клітини внаслідок втрати ним води і зменшення його об'єму. Плазмоліз легко спостерігати за допомогою світлового мікроскопа. Залежно від стадії і умов протікання розрізняють такі його типи. **Увігнутий** плазмоліз відбувається на початкових етапах зневоднення протопласта, який починає відставати, зазвичай поблизу кутів клітинної порожнини. Поверхня протопласта в зоні відділення ввігнута. Із посиленням зневоднення плазмоліз стає **опуклим** – поверхня значних ділянок протопласта, що відійшли від клітинної оболонки, стає опуклою. Сильно зневоднений протопласт може набути форми сферичного або овального тільця, зануреного в гіпертонічний розчин, який заповнює оболонку. **Судорожний** плазмоліз відбувається за дуже високої концентрації плазмолізуючого розчину і раптовому зневодненні протопласта. Протопласт зменшується в об'ємі нерівномірно і неупорядковано, часто фрагментується, а сама клітина часто гине.

Відновлення об'єму і форми протопласта після плазмолізу називають **деплазмолізом**. Спонтанний деплазмоліз спостерігається з часом у розчинах низької концентрації і при незначному зневодненні протопласта. Він зумовлений тим, що плазмалема і тонопласт не просто напівпроникні, а селективно (вибірково) проникні. Через них, в оточуючий протопласт розчин, можуть виділитись іони, що зменшить концентрацію речовин у протопласті. Зазвичай деплазмоліз відбувається після перенесення клітини в гіпотонічний розчин або воду. Плазмоліз і деплазмоліз відбуваються лише у живих клітинах, що експериментально доводить наявність у протопласта зовнішньої мембрани, що має вибірково проникність, і підтверджує можливість регуляції живою клітиною властивостей мембран.

### 3.5. Двомембранні органели

До двомембранних, тобто відмежованих від гіалоплазми двома біологічними мембранами, органел рослинної клітини належать мітохондрії, пластиди і ядро. Їх можна розглянути в світловий мікроскоп, але їхня тонка будова стала відома лише в результаті електронномікроскопічних досліджень.

**Мітохондрії (хондріосоми)** – це округлі, витягнуті, паличкоподібні, ниткоподібні еластичні тільця змінної форми. Їхній діаметр знаходиться в межах 0,5-1,5 мкм, а довжина становить 1-10 мкм (у ниткоподібних форм до 18-20 мкм). Вони здатні пересуватись (мабуть, пасивно) в цитоплазмі. Сукупність мітохондрій клітини (від 1 до 50 000, зазвичай 100-1000) називають **хондріомом**.

Мембрани, що оточують мітохондрію, близько 7 нм завтовшки, розташовані на відстані 10-20 нм одна від одної. Між зовнішньою і внутрішньою мембранами знаходиться **перимітохондріальний простір**. Внутрішня порожнина мітохондрії заповнена **мітохондріальним матриксом** або **стромою**. Внутрішня мембрана утворює впинання в строму – **кристи**, які у рослин мають вигляд поперечних до осі мітохондрії складок або трубочок. У стромі мітохондрій містяться рибосоми властивого бактеріям типу, а також замкнуті в кульце молекули ДНК 20-30 мкм завдовжки, в яких закодована структура близько 10% мітохондріальних білків.

Функції мітохондрій визначаються наявністю в їхньому матриксі ферментів кінцевих етапів окислення жирів і цукрів (циклу КРЕБСА) та пов'язаних з мембраною крист ферментних систем окисного фосфорилування – синтезу аденозинтрифосфату (АТФ). Отже, ці органели забезпечують зв'язування енергії, яка виділяється в процесі дихання, в макроергічних зв'язках АТФ. Молекули АТФ, в свою чергу, використовуються клітиною як

майже універсальне джерело енергії для забезпечення її життєдіяльності. Не випадково, що мітохондрії в клітині зазвичай концентруються в тих частинах цитоплазми, де протікають енергозалежні процеси.

Мітохондрії у клітині виникають за рахунок їхнього поперечного поділу або фрагментації відразу на кілька дрібних органел. Можна спостерігати розвиток типових мітохондрій з подібних на мікротільця, але оточених двома мембранами утворень, так званих **промітохондрій**. Наявність власної ДНК і рибосом заперечує можливість самозбирання як зрілих мітохондрій, так і промітохондрій. Деякі спостереження доводять можливість не тільки поділу, але й злиття цих органел, свідчать про наявність обміну генетичною інформацією між ними.

**Пластиди** в клітинах водоростей представлені лише одним типом – фотосинтезуючими забарвленими **хроматофорами**. У вищих рослин відбувається їхня диференціація на три типи: безбарвні пластиди – **лейкопласти**, жовто-червоні нефотосинтезуючі пластиди – **хромопласти** і хлорофілмісткі зелені фотосинтезуючі пластиди – **хлоропласти**.

Пластиди вищих рослин майже кулясті до лінзоподібних. Їхнє число в клітині варіює від 1 (деякі мохоподібні) до 20-100, а розміри – від 3 до 10 мкм, причому найдрібніші серед пластид лейкопласти, а найбільші – хлоропласти. Мембрани, що оточують пластиду, близько 7 нм завтовшки, відстань між ними 20-30 нм. Обриси зовнішньої мембрани зазвичай рівні. Внутрішня мембрана оточує **строму** пластиди і утворює в її напрямку цистерноподібні складки. Обмежені мембранами цистерни (або плоскі мішечки), розміщені в стромі пластид, називають **тилакоїдами**. Інколи серед них розрізняють **ламели** – складки внутрішньої мембрани, порожнина яких сполучається з **міжмембранним простором**, і власне тилакоїди – повністю замкнуті мішечки. Але

чітко розмежувати ламели і тилакоїди в такому вузькому визначенні під мікроскопом майже неможливо.

Будова системи мембран строми, склад включень в стромі специфічні для різних типів пластид. До спільних для всіх пластид елементів строми можна віднести рибосоми бактеріального типу і ДНК, молекули якої близько 40 нм завдовжки, замкнуті в кільце. Однак пластидна ДНК кодує інформацію лише про частину пластидних білків.

Лейкопласти характерні для безбарвних клітин переважно підземних органів рослини (коренів, кореневищ, цибулин та ін.), але трапляються і в клітинах незелених тканин надземних органів (шкірочки, флоєми, серцевини, ендосперму та ін.). Внутрішня мембрана утворює лише кілька неупорядковано розташованих тилакоїдів. У стромі можуть зустрічатись **пластоглобули** (ліпідні краплі); включення фібрилярного, аморфного глобулярного або кристалоїдного білка; дрібні або великі крохмальні зерна. Лейкопласти беруть участь в обміні вуглеводів і жирів, у біосинтезі терпеноїдних сполук. Спеціалізовані запасуючі лейкопласти накопичують крохмаль (**амілопласти**), білок (**протеїнопласти**) або жири (**елайопласти** або **олеопласти**).

Амілопласти характерні для клітин в тканинах передусім запасуючих органів (кореневищ, бульб, коренів), в запасуючих тканинах насінин, часто в великій кількості трапляються в пилкових зернах і спорах. Досить часто вони розвиваються в клітинах кореневого чохла і так званої крохмалоносної піхви стебла. Часто крохмаль повністю заповнює строму пластиди, яка фактично перетворюється на крохмальне зерно, вкрите тоненькою двомембранною плівкою. Білок запасуючих тканин, як правило, не відкладається в пластидах. Протеїнопласти з голчастими кристалоїдами білка відомі в пилкових зернах багатьох *Asclepiadaceae*, в клітинах низових листків канни, у деяких комелінових вони заповнені аморфним рідким білком. Елайопласти характерні

насамперед для печіночних мохів і однодольних: у клітинах шкірочки листка ванілі (*Vanilla*, орхідні) міститься по одному великому елайопласту, кілька елайопластів містять деякі клітини шкірочки у листочків оцвітини рястки (*Ornithogalum*), зав'язі драцен (*Dracaena*), функій (*Hosta*).

Хромопласти властиві клітинам пелюсток (настурції, жовтеців, форзиції та ін.) і плодів (глоду, томатів, конвалії та ін.) багатьох рослин, надають їм забарвлення. Зрідка їх можна знайти в надземних вегетативних органах (безхлорофільні паразити, гніздівка) або в коренях (коренеплоди моркви), в деяких спеціалізованих клітинах (антеридії мохів). Для хромопластів, як і для лейкопластів, характерний слабкий розвиток системи мембран у стромі. Їхнє забарвлення зумовлене накопиченням жиророзчинних червоних (**каротинів**) і жовтих (**ксантофілів**) пігментів. Каротиноїди відкладаються в стромі у вигляді глобул, пучків фібрил або кристалів. Якщо кристал каротиноїдів дуже великий, то мембрани пластиди щільно прилягають до нього, а хромопласт відтворює часом дуже своєрідну форму кристала. Тому хромопласти різноманітні за формою і порівняно рідко лінзоподібні або округлі, частіше веретеноподібні, паличкоподібні, голчасті, у вигляді плоских або спірально скручених стрічок, трикутників і чотирикутників різних пропорцій. У стромі хромопластів часто зустрічаються пластоглобули, звичайні крохмальні зерна і кристалоїди білка.

Хлоропласти вищих рослин відносно одноманітні за формою, округло-лінзоподібні, містяться в клітинах усіх зелених тканин листка, периферійних частин стебла, а інколи і спеціалізованих коренів і навіть у частинах квітки, в спорах багатьох видів рослин. Система розміщених в стромі тилакоїдів має складну організацію. Частина з них дископодібної форми, зібрана в щільні стопки – **грані** 0,3- 0,5 мкм у діаметрі. Ці тилакоїди називають **тилакоїдами гран**. Грані з'єднані між собою **тилакоїдами**

**строми** в складну тримірну систему. Строма безбарвна. В ній можуть траплятися пластоглобули, часто утворюються зерна крохмалю.

Забарвлення хлоропластам надають дві групи пігментів – зелені **хлорофіли** і жовто-червоні **каротиноїди**. Пігменти хлоропластів жиророзчинні, вони зв'язані з мембранами тилакоїдів, передусім гран. Молекула хлорофілу складається з гідрофільного порфіринового ядра (з 4 пірольних кілець і атома магнію у центрі) та гідрофобного залишка спирту фітола. Відомі типи хлорофілів різняться радикалами, з'єднаними з зовнішніми атомами вуглецю тетрапірольного кільця. У вищих рослин наявний хлорофіл а і хлорофіл b. Відмінності між ними полягають у тому, що до одного з атомів вуглецю у хлорофілу а приєднаний  $-CH_3$ , а у хлорофілу b –  $-CHO$  радикал. Порфіриновому ядру властиві спільні багатьом атомам електрони, які легко збуджуються при поглинанні енергії світла і можуть залишати молекулу. Довжина хвилі кванта світла, при якій можливе таке збудження, залежить як від будови молекули хлорофілу, так і від її оточення.

Властивості хлорофілу зумовлюють основну функцію хлоропластів – фотосинтетичну. Фотосинтез – це процес, який забезпечує переведення енергії світла в доступну клітинам форму енергії хімічних сполук, а також використання цієї енергії для зв'язування неорганічного вуглецю  $CO_2$  в молекули простих органічних речовин, здатних включитись в обмін речовин клітини. Таким чином, фотосинтез визначає автотрофність рослини, слугує джерелом енергії і органічних речовин для забезпечення всіх процесів її життєдіяльності.

Сумарне рівняння фотосинтезу спрощено можна записати в такій формі:



в якому  $C_6H_{12}O_6$  – глюкоза, один із можливих продуктів склад-

ного ланцюга біохімічних реакцій. Наявність води і в лівій, і в правій частині рівняння пов'язана з тим, що ця сполука вступає в одні реакції і виникає в інших реакціях цього ланцюга неодноразово.

Процес фотосинтезу можна поділити на дві фази – світлову і темнову. В світловій фазі фотосинтезу відбувається фотоліз води – її розкладання за рахунок енергії світла з виділенням кисню і утворенням відновлених органічних сполук, а також фотофосфорилування – синтез АТФ із використанням енергії світла. Пігменти хлоропластів зв'язані з мембранами. Фізіологічно вони утворюють дві фотосистеми, до складу яких входять різні форми хлорофілу а, хлорофіл b і допоміжні пігменти каротиноїди. Фотосистема I із пігментів-каротиноїдів включає каротин, максимум поглинання нею світла припадає на довжину хвилі 700 нм. Фотосистема II включає ксантофіл, максимум поглинання нею світла припадає на довжину хвилі 680 нм. Лише збудження фотосистеми II квантом світла та втрата нею електронів може вести до подальшого фотолізу води при відновленні пігментів системи і окисненні кисню води. Передача електронів від збудженої фотосистеми II на збуджену (відновлену) фотосистему I здійснюється через ланцюг акцепторів-донорів електронів, супроводжується втратою останніми енергії, яка використовується для синтезу АТФ. Електрони збудженої фотосистеми I можуть брати участь у відновленні органічних сполук, необхідних для темної фази фотосинтезу, або через ланцюг акцепторів-донорів ці електрони повертаються до молекул фотосистеми I, передаючи енергію для синтезу АТФ.

Темнова фаза фотосинтезу необов'язково здійснюється в темряві, вона лише безпосередньо не залежна від світла і полягає у зв'язуванні  $\text{CO}_2$  в органічні сполуки з використанням АТФ і відновлених донорів протонів, утворених у світловій фазі фотосинтезу. У більшості рослин  $\text{CO}_2$  приєднується до фосфорильо-

ваної пентози з утворенням нестійкої сполуки, що відразу розпадається на дві молекули фосфогліцерату, що містять по 3 атоми вуглецю. В так званому циклі КАЛЬВІНА з фосфогліцерату відновлюються молекули фосфорильованої пентози і виникає кінцевий продукт темної фази фотосинтезу, наприклад, глюкоза, яка і використовується клітиною. При такому перебігу реакцій перші стабільні продукти темної фази містять 3 атоми вуглецю, а тому такий фотосинтез отримав назву  $C_3$  - фотосинтезу.

У деяких рослин, передусім посушливих місцезростань, у яких закриті вдень продихи обмежують надходження  $CO_2$ , а надмірне освітлення робить концентрацію  $CO_2$  обмежуючим фактором продуктивності фотосинтезу, розвинувся механізм накопичення зв'язаного вуглецю для подальшого використання в циклі КАЛЬВІНА. Вуглекислий газ зв'язується фосфоенолпіруватом, молекула якого містить 3 атоми вуглецю. Перші сталі продукти в процесі зв'язування  $CO_2$  у таких рослин містять 4 атоми вуглецю в молекулі, а тому такий фотосинтез називають  $C_4$ -фотосинтезом. Сполуки з 4 атомами вуглецю транспортуються в інші клітини. Тут ці сполуки розщеплюються, утворюючи  $CO_2$ , який включається в цикл КАЛЬВІНА. Внутрішній будові листка рослин з  $C_4$ -фотосинтезом властивий ряд особливостей, пов'язаних з розподілом функцій між клітинами.

У деяких рослин посушливих місцезростань із майже закритими вдень продихами процес фіксації  $CO_2$  та утворення сполук з 4 атомами вуглецю відбувається вночі. Ці проміжні сполуки накопичуються в вакуолі. Вдень вони надходять в цитоплазму, розщеплюються, утворюючи  $CO_2$ , який включається в цикл КАЛЬВІНА в хлоропластах.

Складну взаємодію реакцій у процесі фотосинтезу забезпечує складна структурна організація хлоропластів. У ті мембрани тилакоїдів гран, які не контактують із строною пла-

стиди, вбудовані: частки, що мають 16-18 нм в діаметрі, з пігментами фотосистеми II; фермент, який звільняє кисень води; частки, що мають близько 12 нм в діаметрі і являють собою нефосфорильований ліпопротеїновий комплекс з хлорофілами a і b. У мембрани тилакоїдів, які контактують із строною пластиди, вбудовані: частки з пігментами фотосистеми I, що мають 10-11 нм в діаметрі; частки фосфорильованого ліпопротеїнового комплексу з хлорофілами a і b; комплекси молекул донорів-акцепторів електронів; комплекси ферментів синтезу АТФ, що мають 8-9 нм в діаметрі. Ліпопротеїнові комплекси передають енергію своєї світлової активації на антенні пігменти обидвох фотосистем, запускаючи процес світлових фаз фотосинтезу. Фотоліз води, таким чином, здійснюється всередині грани. На її поверхневих мембранах синтезується АТФ і відновлені протономісткі органічні сполуки, що надходять у строуму пластиди. В строумі відбуваються реакції темної фази фотосинтезу.

В клітинах рослин, які довгий час знаходяться в темряві, відбувається деградація хлоропластів. Система гран руйнується, зникає хлорофіл. Хлоропласти перетворюються на **етіопласти**. Етіопласти містять у строумі **проламельярні тільця**, складені мембранним матеріалом. Проламельярні тільця, утворені в порядку розміщеними трубчастими і пластинчастими елементами, нагадують на зрізах стільники, мають правильну, напівкристалічну організацію. Після перенесення рослини на світло внутрішня організація хлоропластів відновлюється. В етіопластах поступово формується система гран. Тилакоїди знаходяться в контакті із проламельярними тільцями аж до повного зникнення останніх, що дає підставу вважати проламельярні тільця центрами утворення внутрішньої системи мембран хлоропласту.

Пластиди змінюють свою будову і функціональну спеціалізацію з віком і, відповідно, із зміною функцій тої частини тіла рослини, в клітинах якої вони знаходяться. В неспеціалі-

зованих клітинах, що активно діляться, містяться дрібні **пропластиди**, здатні до амебоїдної зміни форми, оточені двома мембранами, без внутрішньої системи мембран, без пігментів і включень. Їх важко відрізнити від молодих мітохондрій. У процесі спеціалізації клітини пропластида може перетворитись у пластиду будь-якого типу – лейкопласт, хромопласт або хлоропласт. Підземні органи рослин (корені деяких видів, кореневища, бульби) після тривалого освітлення можуть зеленіти. Водночас їхні лейкопласти перетворюються на хлоропласти. В процесі дозрівання плодів часто також спостерігається перетворення лейкопластів у хлоропласти (плоди зеленіють), а потім – у хромопласти (плоди червоніють). У хлоропластах листків перед листопадом руйнується хлорофіл, який маскує колір каротиноїдів, хлоропласти перетворюються в хромопласти. Листки жовтіють і червоніють. Незірвані стиглі плоди лимонів можуть знову зеленіти – в них з хромопластів розвиваються хлоропласти. Однак в нормі хромопласти практично не здатні давати початок пластидам інших типів. Тому хромопласти часто розглядають як старіючий тип пластид, кінцеву фазу їхнього розвитку.

Пластиди не здатні до самоутворення. Нові пластиди завжди виникають у результаті поділу вже існуючих. Зигота отримує пластиди щонайменше через яйцеклітину. При поділі клітини пластиди перерозподіляються між дочірніми клітинами. Цікаво, що деякі антибіотики здатні пригнічувати розвиток і розмноження пластид. Якщо штучно забезпечити клітини необхідними для життєдіяльності поживними речовинами, то через певну кількість поділів під впливом антибіотиків можуть виникнути безпластидні клітини і, відповідно, рослини. Останні можливо культивувати лише на зелених підщепках, оскільки в їхніх клітинах не розвиваються хлоропласти.

**Ядро** у вищих рослин являє собою найбільшу органелу, обов'язкову складову частину клітини, хоча б на певній фазі її

розвитку. Лише в деяких випадках виникають живі спеціалізовані без'ядерні клітини, життєдіяльність яких забезпечується ядрами сусідніх клітин. Багатоядерність клітин – явище звичайне, дуже характерне для фізіологічно активних тканин.

Ядра зазвичай кулясті, від 0,5 до 600 мкм, зазвичай 5-30 мкм у діаметрі, в прозенхімних клітинах часто витягнуті. Однак навіть у кулястих ядер часто можна спостерігати заглибини поверхні, як, наприклад, у клітинах шкірочки лусок цибулин у цибулі. Зазвичай ядро розміщене в центрі клітини або дещо зміщене до одного з її полюсів, але при сильній вакуолізації часто зміщується в тонкий пристінний шар цитоплазми і разом з тим деформується. Відомі також нитчасті, пластинчасті, лопатеві ядра. В клітинах, що часто діляться або фізіологічно дуже активні, об'єм ядра відносно об'єму протопласта зазвичай більший, ніж у клітин із нижчою здатністю до поділів і менш активним метаболізмом.

Оболонка ядра складена двома мембранами, кожна з яких 6-8 нм завтовшки, що зазвичай знаходяться на відстані 20-60 нм одна від одної. Простір між двома мембранами оболонки ядра називають **перинуклеарним**. Він заповнений **енхілемою**. Зовнішня ядерна мембрана в деяких місцях переходить у мембрану ЕПР так, що перинуклеарний простір сполучається з порожнинами ЕПР. На поверхні ядра можуть розміщуватись зв'язані рибосоми. Зовнішня його мембрана здатна утворювати вирости в цитоплазму, від яких інколи відчленовуються пухирці, а внутрішня інколи утворює такі вирости в перинуклеарний простір або до центру ядра. Все це дає змогу багатьом дослідникам вважати ядерну оболонку спеціалізованою цистерною ендоплазматичної сітки.

Під електронним мікроскопом на сколах, які пройшли по поверхні ядерної оболонки, помітно до 150 на 1 мкм<sup>2</sup> кратеро-подібних утворень – **ядерних пор**. У ділянці пори зовнішня і

внутрішня мембрана, що оточують ядро, переходять одна в одну. Однак пора в ядерній оболонці – не просто отвір. Руйнуючи ядерні мембрани, можна виділити короткотрубчасті структури, трохи звужені на кінцях і в середній частині – **порові комплекси**. Діаметр порових комплексів близько 100 нм. Вони складені трьома поверхами з восьми білкових глобул у кожному близько 20 нм у діаметрі. Глобули середнього ярусу – менші, на їхньому рівні пору перетинають фібрили, а в її центрі часто можна спостерігати глобулярне утворення. Максимальний внутрішній діаметр пори близько 80 нм, а відстань між глобулами середнього ярусу близько 50 нм.

Через ядерні пори гіалоплазма сполучається з вмістом ядра – **каріолімфою (нуклеоплазмою або ядерним соком)**. Каріолімфа трохи гущіша і щільніша за гіалоплазму, а їхній показник заломлення світла майже однаковий або незначно більший у каріолімфі. За допомогою спеціальних оптичних методів дослідження або після фіксації і подальшого фарбування клітини в каріолімфі простежуються фібрилярно-гранулярні компоненти – **хроматин**, який надає вмісту ядра своєрідну сітчасто-гранулярну структуру або утворює окремі грудки (**хромоцентри**). Лише у деяких рослин кількість скупчень хроматину в ядрі постійна і відповідає числу хромосом. За хімічною природою хроматин – це нуклеопротейд: комплекс специфічних білків з довгими нитчастими молекулами ДНК. Останнє пояснює його фібрилярну організацію. Гранули хроматину відповідають щільніше спіралізованим ділянкам нуклеопротейдних ниток.

У каріолімфі зазвичай помітні 1-2 або декілька сферичних тілець не обмежених мембраною. Їх називають **ядерцями**. Ядерце складається з великої кількості фібрилярних (ближче до його центру) і гранулярних (у периферійній частині) нуклеопротейдних часток, які містять РНК. Вони скупчені довкола

ділянки хроматинової нитки, де багаторазово повторені гени, що кодують рибосомну РНК, і де відбувається їхня інтенсивна транскрипція. Рибонуклеопротеїдні частки ядерця являють собою **передрибосоми** в процесі їхнього утворення. Під світловим мікроскопом усередені ядерця можуть простежуватись менш щільні, оптично гомогенні, округлі вакуольки. Оскільки ядерця не є органелами з визначеними межами, вони можуть зливатись у межах одного ядра. Так, в ядрах цибулі звичайно два ядерця, але в деяких з них може бути одне ядерце, але вдвічі більше.

Ядро відповідає за збереження і копіювання генетичної інформації, що закодована в ДНК, а також за її транскрипцію в інформаційні молекули РНК. У ньому синтезується транспортна і рибосомальна РНК, причому, початкові етапи збирання рибосом також протікають в ядрі. Через ядерні пори макромолекули і цілі їхні комплекси переходять у цитоплазму, а з цитоплазми в ядро легко проходять навіть великі молекули білків. Тому ядру належить центральне місце в системі регуляції внутрішньоклітинних фізіолого-біохімічних процесів.

Усім двомембранним органелам, окрім будови їхньої оболонки, характерні такі риси, як наявність власної ДНК і нездатність до самозародження, що вимагає пояснення, яке важко знайти в межах функціональної зумовленості будови цих органел. Спроба пояснити особливості двомембранних органел спільними історичними шляхами виникнення може бути більш плідною. Згідно з однією точкою зору на їхнє походження, двомембранні органели виникають у результаті відокремлення цистернами ЕПР, які й утворюють двомембранну оболонку, функціонально спеціалізованих ділянок цитоплазми. Ця гіпотеза, однак, не пояснює відсутність неперервності внутрішньої і зовнішньої мембран, особливості рибосом і ДНК мітохондрій та пластид, неможливість їхнього самозародження.

Важливу гіпотезу про походження пластид і мітохондрій, висловлену ще в 1883р. А.Ф.В.ШИМПЕРОМ, на початку нашого сторіччя інтенсивно пропагував Б.М.КОЗО-ПОЛЯНСЬКИЙ, а в останні десятиліття Л.МАРГУЛІС підтримав її на основі молекулярно-біологічних досліджень. За цією гіпотезою первинні еукаріоти були амебоподібними організмами з гетеротрофним живленням, не здатні до дихання. Вони могли житись прокаріотами, серед яких траплялись як гетеротрофи здатні до дихання, так і фотосинтезуючі автотрофи. Для багатьох прокаріот характерні складчасті вирости плазмалеми, з якими зв'язані фотосинтетичні пігменти або дихальні ферменти. Якщо первісна еукаріотична клітина перестала перетравлювати такі організми, поглинуті і оточені додатково мембраною, а останні залишилися жити як ендосимбіонти, то вони могли дати початок відповідно мітохондріям і пластидам. **Ендосимбіотична гіпотеза** добре пояснює всі властивості цих органел, у тому числі прокаріотичний тип організації їхніх ДНК і рибосом. На можливість подібного ендосимбіозу вказують численні приклади нині існуючих тварин, в клітинах яких ендосимбіотично живуть одноклітинні водорості зооксантели, а також приклади ендосимбіозу у найпростіших. Клітини ендосимбіонтів втрачають свої оболонки. Тоді подібність будови ядра і згаданих органел буде пояснена не спільністю механізму походження, а конвергентною еволюцією. Ендосимбіотична гіпотеза походження мітохондрій і пластид не може бути беззаперечно доведена, але вона дає плідний інструмент для осмислення еволюційних зв'язків між тваринами і рослинами, для пояснення відмінностей у будові фотосинтезуючих пластид і у складі їхніх пігментів у різних групах рослин, оскільки пластиди могли виникати неодноразово, коли основою був ендосимбіоз з різними фотосинтезуючими прокаріотами.

### 3.6. Немембранні органели

Немембранні органели значно дрібніші за ті, які обмежені мембранами. Усі вони можуть самозбиратись, інколи це буває настільки яскраво виражено, що деякі немембранні структури, що постійно розпадаються і наново створюються в протопласті, воліють не відносити до органел. Такому підходові суперечить структурно-функціональна своєрідність і постійність організації цих динамічних утворень.

**Рибосоми** – це округлі тільця, що мають 10-25 нм у діаметрі, асоційовані із зовнішньою поверхнею мембран ЕПР і ядра або розміщені в гіалоплазмі, стромі мітохондрій і пластид поодинокі чи групами. Побудовані рибосоми особливою рибосомальною РНК і зв'язаними з нею білками, тобто є нуклеопротеїдним комплексом. Основна функція рибосом – синтез білкової молекули відповідно до інформації про її первинну структуру, закодованої в послідовності нуклеотидів інформаційної РНК. Групи рибосом (**полісоми**) в гіалоплазмі утворені кількома рибосомами, які одночасно "зчитують" інформацію з однієї молекули інформаційної РНК. Працююча рибосома складена двома субодинамиці: більшою дугоподібно вигнутою, і меншою, гантелеподібних обрисів, вкладену в заглибину більшої субодинамиці. Після завершення синтезу білкової молекули рибосоми розпадаються на субодинамиці, щоб знову зібратись для нового робочого циклу.

Рибосоми прокариотичних і еукариотичних організмів відрізняються за швидкістю осідання під час центрифугування. Швидкість осідання за однакових умов центрифугування залежить від розміру і щільності частки. Вона оцінюється в одиницях Сведберга ( $1S = 10^{-13}$  сек). Рибосоми прокариот (70S) трохи менші від цитоплазматичних рибосом еукариот (80S), відрізняються вони і за деталями молекулярної організації.

Цікаво, що мітохондріальні і пластидні рибосоми – прокаріотичного типу.

**Мікротрубочки** – це циліндричні утворення близько 25 нм у діаметрі і невизначеної довжини, що може досягати кількох мікрометрів. Мікротрубочка має центральну порожнину, а її стінка складена 13 рядами димерних комплексів глобулярних білків-тубулінів, що мають розмір близько 4 нм. Димерні комплекси можуть легко асоціюватись у мікротрубочку і розпадатись. Мікротрубочки концентруються переважно в периферійних шарах цитоплазми. Вони скорочуються, розщеплюючи АТФ, зумовлюють рух цитоплазми, підтримують її структуру і входять до так званого цитоскелета.

Мікротрубочки є у складі **джгутиків** еукаріотичних організмів, організація яких досить однотипна. В центрі джгутика проходять дві центральні мікротрубочки, оточені дев'ятьма парами асоційованих мікротрубочок. Джгутик вкритий плазмалемою, а при його основі в цитоплазмі утворюється **блефаропласт (базальне тіло)**. У вищих рослин джгутики характерні лише для рухомих чоловічих гамет спорових рослин і сперматозоїдів деяких голонасінних.

**Мікрофіламенти**, на відміну від мікротрубочок, є суцільними нитчастими утвореннями близько 7 нм у діаметрі і до кількох мікрометрів завдовжки, складені білком-актином в комплексі з іншими білками. Мікрофіламенти розміщуються поодинокі, сітчасто, найчастіше паралельними пучками переважно в периферійних шарах цитоплазми. Вони нескоротливі, але здатні до ковзаючих рухів відносно інших мікрофіламентів. Такий ковзаючий рух відбувається із витратою енергії АТФ. Як і мікротрубочки, мікрофіламенти відповідають за рух компонентів клітини і входять до складу її **цитоскелету**.

Цитоскелет організовує просторове розміщення компонентів цитоплазми, мабуть визначає напрямок пересування

органел і транспортування речовин в оточених мембраною пухирцях. Він визначає орієнтацію клітинних органел, площину поділу клітини, впорядкований ріст клітинної оболонки.

## Розділ 4

# КЛІТИННА ОБОЛОНКА

## 4.1. Хімічний склад і ультраструктура

Хімічний склад клітинної оболонки змінюється з віком клітини, залежить від її функціональної спеціалізації і систематичної приналежності рослини. Всі речовини, які можна зустріти в оболонках клітин вищих рослин, умовно поділяють на дві групи. Основні компоненти клітинної оболонки характерні практично всім клітинам на будь-якій стадії їхнього розвитку. Інші речовини з'являються в оболонці у зв'язку з функціональною спеціалізацією клітини.

До основних компонентів клітинної оболонки вищих рослин належать полісахариди та їхні похідні (целюлоза, геміцелюлози і пектинові речовини); вода, вміст якої досягає 90%; білки та неорганічні іони, на які в сукупності припадає до 10% сухої речовини оболонки. В невеликій кількості до клітинної оболонки можуть входити майже всі водорозчинні низькомолекулярні сполуки, відомі в клітині.

**Целюлоза** – це полісахарид ( $\beta$ -1,4-D-глюкан), емпірична формула якого  $(C_6H_{10}O_5)_n$ . Її лінійні і нерозгалужені молекули складені залишками  $\beta$ -D-глюкози, з'єднаними  $\beta$ -1,4-зв'язками. Число залишків глюкози  $n$  в молекулі целюлози визначити важко, його мінімальне значення знаходиться в межах від 300 до 3000. Хімічно целюлоза надзвичайно інертна. Вона не розчиняється і майже не набухає у воді і органічних розчинниках, в неконцентрованих розчинах кислот і лугів. Концентровані кислоти і деякі солі (хлориди цинку, кальцію, олова) спричиняють руй

нування молекул целюлози з утворенням менш інертних сполук, що використовують для гістохімічного визначення целюлози.

**Геміцелюлози** – неоднорідна група полдісахаридів, молекули яких часто складені залишками різних цукрів. Залежно від того, які з них переважають після гідролізу, серед геміцелюлоз розрізняють **пентозани (ксилани, арабани)** і **гексозани (глюкани, галактани, манани, фруктани)**, але існують також **арабогалактани, глюкоманани** та інші. Ступінь полімеризації геміцелюлоз значно менший, ніж у целюлози. Молекули геміцелюлоз часто розгалужені, геміцелюлози ліпше набухають у воді, але нерозчинні в ній та органічних розчинниках. Однак геміцелюлози розчиняються в слабких розчинах лугів і легко гідролізують у кислотах.

За фізичними властивостями целюлоза і геміцелюлози помірно тверді і ламкі. Вони погано розтягуються, міцні на розрив. Наявністю цих полісахаридів можна пояснити міцність клітинних оболонок, однак не можна пояснити здатність оболонок легко розтягуватись у процесі росту клітини і вільно пропускати в клітину воду, газу і інші розчинні в воді речовини.

**Пектини**, як і геміцелюлози, утворюють збірну групу сполук-похідних **пектинової кислоти**. Пектинова кислота виникає внаслідок полімеризації **галактуронової кислоти**, залишки якої здатні утворювати лінійні молекули полігалактуронових (пектинових) кислот різного ступеня полімеризації. В пектинах частина карбоксильних груп в молекулах полігалактуронових кислот етерифікована так, що виникають метилові ефіри полігалактуронових кислот. Двовалентні іони кальцію і магнію можуть утворювати солеві зв'язки із неетерифікованими карбоксильними групами, зв'язуючи між собою різні молекули пектину та утворюючи нерозчинний **протопектин**. У складі оболонок переважає протопектин, але містяться і розчинні пектини. Цим пояснюється затвердіння розтертої маси плодів

деяких рослин (порічок, наприклад) у желе внаслідок утворення колоїдного розчину протопектинів при взаємодії пектинів оболонки і звільненого клітинного соку зруйнованих вакуолей.

Пектини розчинні або дуже набухають в воді, здатні утворювати колоїдні розчини. Ще в кінці XIX сторіччя висловлювались думки, що в складених целюлозою і геміцелюлозами оболонках рослинних клітин існують проміжки між їхніми молекулами, заповнені пектиною речовиною. Через такі проміжки можливе проникнення через оболонку води і розчинних у ній речовин. Дослідження фізичних властивостей та ультраструктури клітинної оболонки дали змогу побудувати сучасну модель її організації.

Під електронним мікроскопом помітно, що клітинна оболонка складена з фібрил (волокон) різного розміру, з яких найбільші макрофібрили можна інколи побачити в світловий мікроскоп. Переважно розмір фібрил лежить за межами роздільної здатності світлового мікроскопа. Макрофібрили, в свою чергу, складені мікрофібрилами, розміщеними майже паралельно, здатними розгалужуватись і зливатися між собою. Простір між фібрилами заповнений аморфною речовиною. Ці спостереження обґрунтували модель двокомпонентної організації клітинної оболонки. Вона складається з фібрилярної **скелетної основи**, зануреної в аморфний пластичний **матрикс**.

Скелетну основу клітинної оболонки вищих рослин утворює целюлоза. На відміну від штучно отриманих її форм, целюлоза у складі тіла живих рослин (так звана природна целюлоза) характеризується специфічною **багаторівневою організацією**. Нижчий рівень організації целюлози у складі оболонки відповідає її лінійним **макромолекулам**, які можуть досягати кількох мікрометрів завдовжки та мають діаметр близько 8 Å, а тому непомітні навіть в електронний мікроскоп.

Макромолекули целюлози розміщені паралельними тяжами. Регулярність будови макромолекул целюлози дає можливість залишкам глюкози в деяких місцях цих тяжів утворювати кристалоподібні структури з впорядкованим просторовим розміщенням атомів – **міцели**. Існування міцел доведено за допомогою рентгеноструктурного аналізу. Міцелам, як і багатьом кристалам, характерна анізотропія – відмінність властивостей щодо дії фізичних факторів, по-різному спрямованої до кристалічної решітки. Так, світло, яке падає на міцелу перпендикулярно осі тяжа макромолекул і площині, в якій розміщені залишки глюкози, заломлюється набагато сильніше, ніж світло, яке падає паралельно осі тяжа. Таке явище отримало назву подвійного світлозаломлення. Завдяки впорядкованому розміщенню міцел, воно характерне і для клітинної оболонки загалом, оптична анізотропія якої може в кілька разів перевищувати оптичну анізотропію кристалів кварцу.

В тяжах, де утворюються міцели, нараховують близько 100 макромолекул целюлози, і досягають вони близько 50-100 Å в діаметрі. Їх називають **міцелярними тяжами** або **елементарними фібрилами**. Між міцелярними тяжами міжмолекулярні відстані не перевищують 1 нм. Ці простори досяжні для проникнення лише води, йоду та інших дрібних молекул. Міцелярні тяжі (елементарні фібрили) – нечітко відмежовані структурні елементи. Між макромолекулами сусідніх тяжів також можуть виникати міцели, тому багато дослідників не погоджуються з концепцією міцелярного тяжа як елементарної фібрили целюлози в клітинній оболонці.

Міцелярні тяжі по 15-20 об'єднуються в структурно добре обмежені **мікрофібрили** (до 25 Å в діаметрі), що містять до 2000 молекул целюлози. Міжмікрофібрилярні проміжки мають близько 10 нм у діаметрі і доступні для проникнення великих молекул. Розташовані паралельно в пучках мікрофібрили ство-

рюють **макрофібрили** до 400 нм у діаметрі, які об'єднують до 500 000 молекул целюлози. Мікрофібрили у складі макрофібрил, можливо, здатні утворювати між собою анастомози. Макрофібрили за рахунок розходження мікрофібрил можуть галузитись, а їхні розгалуження – зливатись, утворюючи нові макрофібрили.

У складі клітинної оболонки фібрили целюлози різних рівнів організації можуть розміщуватись неупорядковано, утворюючи неправильне сітчасте сплетіння різноспрямованих пучків, або впорядковано, більш-менш паралельно одна одній. В останньому випадку орієнтація фібрил змінюється від поперечної (горизонтальної) відносно повздовжньої осі клітини через спіральну з різним нахилом фібрил до майже повздовжньої. Від розміщення фібрил відносно осі клітини залежить орієнтація міцел і прояв анізотропії у клітинної оболонки загалом. Оболонки з неупорядкованим розміщенням фібрил не мають анізотропії. Фібрили целюлози часто по-різному орієнтовані в різних шарах оболонки, а в межах шару їхня орієнтація може змінюватись з віком клітини.

Основу аморфного матрикса, який заповнює міжфібрилярний простір, складають геміцелюлоза і пектинові речовини. Ксилоглюкани геміцелюлози зазвичай міцно зв'язані з целюлозними фібрилами. Через арабінани і галактани вони контактують із рамногалактоуронановим компонентом пектину. Переважно арабіногалактанова фракція геміцелюлози здатна утворювати міцні зв'язки як з пектинами, так і з гідроксипроліновими та сериновими залишками амінокислот, якими особливо багаті білки оболонки (переважно глікопротеїни). На целюлозу і речовини матрикса оболонки припадає близько 20% її ваги, а решту складає вода. Матрикс, а в деякій мірі і елементи скелетної основи, можуть зв'язувати воду (гідратуватись).

Гідратація оболонки спричиняє її набухання. Збільшення розмірів клітинної оболонки при набуханні проходить значно інтенсивніше у напрямку, перпендикулярному повздовжнім осям фібрил целюлози. Зв'язки між компонентами матрикса і скелетної основи переважно водневі, частково сольові і ковалентні. Вони, особливо між ксилоглюканами і целюлозою, між арабіанами і арабіногалактанами та залишками гідроксипроліну і серину, між протопектином і білками, чутливі до рН середовища. Отже, клітина може регулювати їхню міцність та здатність оболонки розтягуватися.

Двокомпонентна складна молекулярна і ультраструктурна організація клітинної оболонки забезпечує виконання її основних функцій. Оболонка забезпечує вільний доступ до протопласта води і водних розчинів мінеральних і органічних речовин через аморфний колоїдний матрикс. Вона надає форми клітині і попереджає розрив протопласта в результаті надмірного надходження в нього води завдяки міцності фібрил целюлози. Захисна функція оболонки полягає у попередженні механічних ушкоджень протопласта та враження його мікроорганізмами. Фібрилярна структура скелетної основи і лабільність зв'язків між нею та компонентами матрикса дають можливість оболонці розтягатися під час росту протопласта без порушення інших її функцій.

Клітинні оболонки забезпечують здійснення низки функцій тканин і цілих органів. Опорно-механічна функція здійснюється завдяки тургорному напруженню у клітинах і механічним властивостям оболонок. Структура останніх нагадує залізобетон. Міцність целюлозного каркаса, особливо стійкого до розтягування, посилюється зв'язками з компонентами матрикса, які підвищують стійкість оболонки при деформаціях на згин і на стискування. Механічні властивості оболонок залежать від їхнього складу, розміщення компонентів скелетної основи і матрикса та

міцності зв'язків між ними. Так, поперечно-кругове розміщення фібрил особливо вигідне при протидії тиску в горизонтальній площині, повздожне – при протидії вертикальному тиску і розтягуванню, а спіральне – при деформаціях на згин. Загалом механічні властивості оболонки не дорівнюють сумі механічних властивостей її компонентів. Вона в деякій мірі пластична (здатна зберігати залишкову деформацію) і водночас еластична (здатна в певних межах відновлювати порушену деформацією форму).

Обводненість оболонок створює протопластам своєрідне вологе середовище, яке служить джерелом не тільки води, але і різних розчинених у ній речовин, зумовлює можливість міжклітинного транспорту по оболонках. Одночасно в матриксі можуть бути присутні різноманітні білки-ферменти, протікати різноманітні біохімічні реакції. Тому оболонку не можна розглядати просто як мертвий продукт життєдіяльності протопласта. Це є фізіологічно активний компонент клітини, який у рослинних організмів забезпечує не тільки життєдіяльність окремих клітин, але і цілої рослини.

Внаслідок функціональної спеціалізації клітин в їхніх оболонках можуть відкладатись різноманітні додаткові сполуки. Серед полісахаридів до таких речовин можна віднести **калозу**. За хімічною природою калоза – поліглюкан, але рештки глюкози в складі її молекул, на відміну від целюлози, з'єднані  $\beta$ -1,3-зв'язками. Вона аморфна, а її молекули не лінійні, як у целюлози, а спіральсно скручені. Нерозчинна за звичайних умов у воді, калоза може відкладатись у матриксі клітинних оболонок, значно знижуючи їхню проникливість для води і водорозчинних сполук. В оболонках деяких спеціалізованих клітин (провідні елементи лубу, материнські клітини спор) вона, мабуть, відкладається, щоб обмежити транспортування речовин через оболонки. Відкладання калози в протопласті провідних елементів лубу і пилкових трубок, мабуть, також виконує бар'єрну функцію.

Дуже часто і у великій кількості в клітинних оболонках відкладається **лігнін** – нерегулярний і нелінійний полімер, побудований залишками спиртів фенольного ряду (коніферилового, синапілового і кумарилового), які утворюють тримірну складну просторову сітку. Лігнін відкладається в матриксі клітинної оболонки, спричиняючи її **лігніфікацію** або **здерев'яніння**. В лігніні голонасінних переважають залишки коніферилу, дводольних – коніферилу і синапілу із слідами кумарилу, в лігніні однодольних залишки кумарилу містяться в значній кількості.

Лігнін є надзвичайно інертною сполукою, нерозчинною у воді й органічних розчинниках, яка погано піддається впливу мікроорганізмів. Відкладання лігніну надає клітинним оболонкам додаткової міцності і жорсткості, підвищує їхню стійкість до тиску, але водночас і ламкість. Клітини з сильно здерев'янілими оболонками часто відмирають, але можуть і довгий час залишатися живими. Лігніфікація зменшує здатність оболонок розтягуватись, але відомі випадки росту клітин із здерев'янілими оболонками. Інколи відбуваються **делігніфікації** (роздерев'яніння) клітинних оболонок.

Серед речовин жирової природи в клітинних оболонках часто відкладається **суберин**, який є причиною **суберинізації** або **окорковіння**. Суберин – високополімерний ефір насичених і ненасичених, в тому числі частково окислених, жирних кислот, що мають 16-32 атоми вуглецю, та фенольних сполук. Він нерозчинний в органічних і неорганічних розчинниках, не піддається впливу кислот, але розкладається під впливом концентрованих лугів. Відкладається в оболонках у вигляді окремих суберинових пластинок, до складу яких не входять інші компоненти клітинних оболонок. Утворення в клітинній оболонці суцільного суберинового шару спричиняє повну ізоляцію протопласта від джерел води, поживних речовин і газів, його відмирання. Суберинізація властива оболонкам клітин покривних і захисних тканин, а також

деяким спеціалізованим клітинам, у яких обмежене пересування розчинів у клітинних оболонках.

До суберину за хімічною природою і властивостями наближається **кутин**, який відрізняється вищим ступенем полімеризації і дещо іншим вмістом жирних кислот, серед яких переважають оксикислоти насиченого ряду. Кутин частіше відкладається в оболонках клітин покривних тканин у вигляді пластинок або виділяється на поверхню клітин, вкриваючи всі надземні органи рослин тоненькою плівкою – **кутикулою**, яка запобігає випаровуванню води. Інколи кутин трапляється в оболонці разом з суберином. Суцільна кутинізація оболонки веде до відмирання клітини.

До складу кутикулярної плівки часто входить **віск** – суміш ефірів довголанцюгових (26-34 атоми вуглецю) жирних кислот і одноатомних спиртів, вільних жирних кислот та спиртів. На відміну від кутину і суберину, віск розчиняється в органічних розчинниках, зазвичай здатен плавитись при температурі нижчій 100°C. Він може бути аморфним або відкладатися на поверхні тіла рослини у вигляді гранул або кристалів, утворюючи білий або синюватий наліт, який розсіює світло і захищає рослину від надмірного випаровування води.

В оболонках клітин деяких покривних тканин, старої деревини, захисних тканин насінин і плодів, зрідка внутрішніх тканин вегетативних органів можуть відкладатись **флобафени** і **фігомелани**. Перші надають оболонкам жовто-коричневого до червоного, а другі темно-коричневого до чорного забарвлення. Ці сполуки відзначаються дуже високою стійкістю. Вони не розчиняються навіть у суміші сірчаної кислоти і біхромату калію, а йодистоводнева кислота за наявності червоного фосфору лише змінює забарвлення просочених ними оболонок, не руйнуючи їх.

**Слизи і камеді** – це суміші полісахаридів (пентозанів та гексозанів) та їхніх похідних. У сухому стані вони тверді, часто

рогової консистенції, в воді частково або дуже набухають, зрідка повністю розчиняються в ній. Чіткої межі між слизами і камедями не існує. Їх зазвичай розрізняють за здатністю (камедей) витягуватися в нитки. Слиз часто наявний в оболонках спеціалізованих клітин шкірочки листків, у внутрішніх тканинах вегетативних органів, частин квітки і плодів багатьох рослин, особливо посушливих місцезростань. Часто ослизнені оболонки у клітин в покривах насінин. Ослизнення підвищує здатність оболонок зв'язувати воду, робить їх клейкими, менш вразливими до ушкоджень. У деяких випадках воно слугує природним механізмом руйнування частини твердої оболонки або цілої клітини. Патологічне ослизнення, або **гумоз**, спостерігається як захисна або побічна реакція на ушкодження чи несприятливі умови зростання. Так, у багатьох представників роду *Rubus*, у тому числі й кісточкових плодових, камеді, які виникають унаслідок гумозу, виступають на поверхню стовбура і гілок, застигають у вигляді твердих напливів.

Мінеральні речовини відкладаються в оболонках в аморфному (**кремнезем**) або кристалічному (**карбонат і оксалат кальцію**) стані. Високий вміст кремнезему ( $\text{SiO}_2$ ) характерний для оболонок клітин шкірочки хвоць, деяких злаків та інших родин, зрідка він відкладається в оболонках клітин внутрішніх тканин (листки коркового дуба, очерету). Він визначає ламкість і гостроту зламу жалких волосків кропиви. Карбонат кальцію у вищих рослин відкладається часто разом з кремнеземом, в оболонках волосків кропиви та гарбуза, клітин деяких плодів. У шкірочці фікуса він бере участь в утворенні на особливих виростах оболонки так званих цистолітів. Оксалат кальцію часто відкладається в оболонках клітин голонасінних. У повітряних ходах черешків листків латаття розташовані спеціалізовані клітини з дрібними кристалами оксалату кальцію в оболонках.

Мінералізація оболонок клітин зазвичай пов'язана з їх захисною функцією.

Додаткові речовини можуть входити до складу клітинних оболонок шляхом **інкрустації** – включення в матрикс, **акрустації** – відкладання суцільними шарами з внутрішньої поверхні оболонки, інколи відкладаються на її зовнішній поверхні. Інкрустують оболонку гідрофільні сполуки (калоза, лігнін, мінеральні речовини), а акрустують – гідрофобні (суберин, кутин, віск). Кутин і віск часто відкладаються на поверхні клітин. Спеціалізовані оболонки спор і пилоквих зерен, складені особливими жироподібними речовинами – **спорополєнінами**, будуються за рахунок відкладання речовин ззовні за участю оточуючих клітин.

Додаткові речовини видозмінюють вже притаманні клітинним оболонкам властивості: підвищують механічну міцність, посилюють здатність зв'язувати воду, збільшують стійкість до ушкоджень мікроорганізмами. Вони часто обмежують проникливість оболонок, запобігаючи втраті речовин клітиною або надходженню небажаних речовин у неї, утворюючи бар'єри для транспортування сполук в оболонці. Інколи відбувається і повна ізоляція протопласта, яка може призвести навіть до його відмирання.

## 4.2. Ріст і вікові зміни

Більшість клітин вищих рослин протягом усього свого життя вкриті оболонками. Безоболонковими ("голими") можна вважати хіба що чоловічі гамети і клітини деяких спеціалізованих тканин (амебоїдного тапетуму), які втрачають оболонки. За винятком, мабуть, клітин деяких типів запасуючих тканин насінини, клітини в нормі ніколи не будують свою оболонку повністю наново. Тому не зовсім коректно говорити про утворення клітинної оболонки у

клітинах вищих рослин, і виникає проблема пошуку початкової структури, з якої слід починати розгляд вікових змін оболонки.

Здатність до потенційно необмеженого росту у вищих рослин забезпечена постійним поділом клітин у точках росту. Можна умовно вважати, що доки клітини інтенсивно діляться, доти їхній розмір, як правило, залишається майже постійним, а будова оболонки – майже незмінною. Втрачаючи здатність ділитися, клітина зазнає розтягнення, а після досягнення кінцевого розміру функціонує як складова частина певної тканини. Ріст і вікові зміни оболонки ми розглядатимемо протягом двох етапів розвитку модельної типової клітини після остаточної або тимчасової втрати нею здатності ділитися: фази розтягування (росту) і фази стаціонарного функціонування.

Зміни, які в цей період відбуваються в оболонці, пов'язані зі збільшенням її поверхні і, як правило, товщини, тобто з включенням до її складу нових порцій речовин. Речовини-попередники компонентів клітинної оболонки синтезуються в протопласті, передусім у диктіосомах апарату Гольджі, концентруються в його цистернах і транспортуються до плазмалеми. Мембрана пухирця зливається з плазмалею і входить до її складу, пухирець розкривається, а його вміст виходить за межі протопласта. Тут відбувається остаточний синтез компонентів клітинної оболонки.

Якщо розуміти ріст оболонки як зростання кількості в ній сухої речовини, то можливі два його способи: (1) **інтусуспенція** – вбудовування нового матеріалу у вже існуючі ділянки оболонки і (2) **апозиція** – накладання з середини нових шарів оболонки на вже існуючі. За локалізацією ріст може бути **дифузним**, тобто рівномірно розподіленим по поверхні клітинної оболонки, або **локалізованим** на кінцях клітини. Оболонки сусідніх клітин у тканині збільшуються в розмірах **синхронно** при **симпластич**

ному рості або **асинхронно**, зі зміщенням ділянок оболонки однієї клітини відносно іншої при **ковзаючому** рості.

Зростання поверхні клітинної оболонки переважно не пов'язане зі зменшенням її товщини і дійсно супроводжується збільшенням вмісту сухої речовини. Лише у виняткових випадках швидкість розтягування не компенсується темпами входження в оболонку нового матеріалу, і її товщина зменшується. У клітин паренхімної форми переважає апозиційний ріст оболонки, пов'язаний із відкладанням протопластом нових шарів оболонки на старі із середини. Але у деяких прозенхімних клітин можливість інтусусцепції речовин в клітинну оболонку не викликає сумніву.

Спосіб відкладання нового матеріалу в оболонці певною мірою залежить від локалізації росту. Якщо ріст оболонки паренхімних клітин дифузний, приурочений до всіх ділянок її поверхні, то у прозенхімних клітин частіше термінальний. Так, видовжені механічні волокна часто ростуть своїми гострими кінцями, просуваючись між клітинами, які водночас розходяться (**інтрузивний ріст**). Кореневі волоски видовжуються за рахунок верхівкового росту. Біля кінчика кореневого волоска концентруються диктіосоми, які забезпечують постачання нового матеріалу клітинної оболонки. Такий локалізований ріст можливий лише шляхом інтусусцепції. Не виключена можливість вбудовування нової речовини у вже існуючі ділянки оболонки і у молодих паренхімних клітин. Тим не менше, апозиція матеріалу простежується в клітинах будь-якої форми і визнана основним, а після закінчення росту клітини – єдиним способом відкладання нових її основних компонентів. Цю закономірність дещо порушує можливість деполімеризації і подальшої переполімеризації речовин в оболонці, а також інкрустації її матрикса лігніном і мінеральними речовинами.

Ріст клітин вищих рослин симпластичний, синхронний у сусідніх клітин, без зміщення їхніх оболонок одна відносно одної. Інтрузивний ріст не обов'язково супроводжується ковзаючим ростом. Зміщення ділянок оболонок простежується, мабуть, лише під час порушення тканинної структури і відокремлення клітин (утворення материнських клітин спор), можливе в процесі росту зародка в насініні. Лише як виняток, деякі клітини в межах тканини при розростанні розсувають сусідні, в тому числі і бічними поверхнями, і заходять між них.

Оболонка клітини в фазі росту і в фазі стаціонарного функціонування, після досягнення клітиною кінцевого розміру, розвивається за неоднакових умов. Прийнято називати оболонку, що формується у фазі росту клітини, **первинною**, а після його завершення – **вторинною**. Переважання апозиційного відкладання основних компонентів дає змогу розрізняти первинну оболонку як зовнішній, а вторинну – як внутрішній шар.

Первинна оболонка містить багато води, складена в основному протопектином і геміцелюлозою. Вміст целюлози часто не перевищує 15%. Її фібрили розташовані неупорядковано, часто під майже прямим або близьким до 45° кутом щодо повздовжньої осі клітини, перехрещуються одна з одною в просторі. Така організація скелетної основи робить можливим площинний ріст оболонки шляхом розтягнення.

Рушійною силою розтягнення оболонки слугує тургорний тиск протопласта. Під контролем регуляторів росту ауксинів клітина виділяє в матрикс оболонки іони водню, знижуючи його рН, що веде до руйнування водневих зв'язків між компонентами оболонки. Можливий також ферментативний розрив ковалентних зв'язків між нецелюлозними полісахаридами матрикса. Зв'язок між целюлозними фібрилами послаблюється, і вони, нездатні до розтягування, зміщуються одна відносно одної. Відстань між фібрилами збільшується, вони розміщуються під більш гострим

кутом до повздовжньої осі клітини. Водночас інтенсифікується синтез попередників речовин клітинної оболонки та їхнє виділення з протопласта. Хоча апозиція матеріалу і відбувається, але послаблення зв'язків між компонентами не виключає інтусусцепції речовин в оболонці. Первинна оболонка може зазнавати декілька циклів площинного росту і потовщення. Вона часто однорідна, але при значному потовщенні може бути шаруватою. У деяких клітин розвивається лише первинна оболонка, хімічний склад якої з віком може змінюватись унаслідок інкрустації лігніном, танінами, мінеральними речовинами, або внаслідок ослизнення.

Вторинна оболонка завжди відкладається шляхом апозиції речовин на первинну оболонку. Вторинна оболонка містить порівняно мало води, складена переважно целюлозою, в ній порівняно мало пектинів. Відсутність площинного росту зумовлює те, що у вторинних шарах оболонки збільшується ступінь полімеризації целюлози. Об'єм матрикса значно зменшується, а кількість зв'язків між його компонентами збільшується. Фібрили целюлози розміщені щільно, паралельно одна одній у межах шару. У деяких клітин вторинна оболонка відкладається не суцільно, а у вигляді спіральних або кільчастих потовщень.

Шаруватість у суцільній вторинній оболонці майже завжди виразна, а різниця між її шарами зумовлена не тільки іншим хімічним складом, але і різною орієнтацією фібрил целюлози – від поперечної до спіральної з неоднаковим нахилом і напрямком спіралі і до майже паралельної повздовжній осі клітини. Шари у вторинній оболонці завжди відкладаються доцентрово, а їхня кількість і особливості дуже варіабельні. В товстостінних мертвих клітинах деревини їх часто три. Ці шари нумерують від периферії до центру і позначають як  $V_1$ ,  $V_2$  і  $V_3$ . В шарі  $V_1$  фібрили переважно розміщені майже поперечно, в шарі  $V_2$  – спірально, під значно меншим кутом до осі клітини, в шарі

V<sub>3</sub> – під більшим кутом, менш впорядковано. На внутрішній поверхні шару V<sub>3</sub> часто розвиваються горбочки, і його називають бородавчастим. Інколи самий внутрішній шар оболонки несущий. Вторинна оболонка з віком здебільшого інкрустується лігніном, танінами і мінеральними речовинами. У спеціалізованих клітинах у ній можуть відкладатися шари суберину, кутину і воску, які часто чергуються з целюлозними прошарками. Розвиток потужної вторинної оболонки характерний дуже спеціалізованим у функціональному відношенні клітинам і часто пов'язаний із виконанням ними опорно-механічної і захисної функції, а також із транспортуванням води.

Різниця між первинною і вторинною оболонками клітини полягає у часі утворення щодо фаз розвитку клітини, хімічному складі і орієнтації фібрил целюлози. Оскільки будову скелетної основи оболонки найлегше вивчати, а досліджувати під електронним мікроскопом можливо лише мертву клітину, то ультраструктура шару стає на практиці основним критерієм його віднесення до первинної чи вторинної оболонки.

Велике значення, якого надають структурному критерію у вивченні шаруватості оболонок, примушує деяких дослідників відносити самий внутрішній, своєрідно побудований, шар оболонок у товстостінних мертвих клітин до особливої **третинної** оболонки. Різноманітність типів розшарування вторинної оболонки робить виділення третинної оболонки зайвим. Визнаючи існування третинної оболонки у випадку доцільності, необхідно пам'ятати, що різниця між нею і вторинною оболонкою менш суттєва з функціональної і онтогенетичної точки зору, ніж між вторинною і первинною оболонками.

### 4.3. З'єднання клітин

В багатоклітинному тілі вищої рослини клітинні оболонки беруть безпосередню участь в об'єднанні клітин – як суто механічному, так і фізіологічному. Механічне об'єднання клітин здійснюється аморфною **міжклітинною речовиною**, що заповнює вузькі проміжки між оболонками клітин. Міжклітинна речовина складена в основному протопектином, здатним утворювати зв'язки з компонентами оболонок і, в певному розумінні, неперервним з її матриксом.

Структуру, яку утворює міжклітинна речовина між первинними оболонками сусідніх клітин, називають **простою серединною пластинкою**. Фізичні властивості міжклітинної речовини наближаються до властивостей молодих первинних оболонок, що містять багато пектинів і дуже мало целюлози. Вони практично однаково заломлюють світло, а тому межа між ними під світловим мікроскопом майже непомітна. В межах тканини, утвореної клітинами, що мають лише первинні оболонки, протопласти відділені один від одного однорідними (можна побачити під світловим мікроскопом) перегородками – **клітинними стінками**.

Термін "клітинна стінка" в анатомії рослин використовують по-різному. По-перше, цим терміном загалом позначають клітинну оболонку, що є невиправданою підміною одного терміна іншим. По-друге, клітинною стінкою називають оптично однорідну перегородку між протопластами, складену простою серединною пластинкою і двома прилеглими первинними оболонками сусідніх клітин. Не виключено, що при такому використанні терміна ним позначають не тільки тришарові, але і п'ятишарові утворення, якщо клітини вже почали утворювати вторинні оболонки. По-третє, клітинною стінкою

називають частину оболонки клітини, якою вона контактує з сусідньою або з зовнішнім середовищем. У двох останніх значеннях термін "клітинна стінка" є дуже корисним під час опису будови клітини і тканини.

Якщо клітини тканини розвивають потужні вторинні оболонки, різко відмінні від первинних за хімічним складом і здатністю заломлювати світло, то довкола протопластів під світловим мікроскопом помітна межа вторинних оболонок. Зовнішній простір між ними заповнений оптично однорідною речовиною. Ця структура утворена простою серединною пластинкою і прилеглими первинними оболонками сусідніх клітин. Сукупність цих шарів називають **складною серединною пластинкою**. Вона структурно відповідає клітинній стінці в тканині, клітини якої не мають вторинної оболонки. Інколи і самі зовнішні шари вторинної оболонки недостатньо оптично відрізняються від первинної оболонки, але дуже відрізняються від внутрішніх. Тоді складну серединну пластинку ми сприйматимемо не як тришарову, а як п'ятишарову структуру, до складу якої увійдуть і самі внутрішні шари вторинних оболонок двох сусідніх клітин.

Лише в деяких тканинах клітини розташовані щільно. В кутах, де контактують декілька клітин, оболонки зазвичай дещо заокруглені, між ними виникають проміжки, більші за відстань між площинами контакту клітин. Ці простори називають міжклітинниками. Маленькі міжклітинники часто повністю наповнені міжклітинною речовиною і малопомітні. Більші за розмірами міжклітинники заповнені повітрям і утворюють у рослині цілу систему взаємопов'язаних порожнин. Такі міжклітинники утворюються за рахунок незначного розходження клітин під час збільшення їхнього об'єму в процесі росту.

В деяких тканинах міжклітинні простори, необмежені кутами контакту клітин, часом утворюють порожнини, більші за розмірами ніж клітини тканини. В тканинах рослин можуть ви-

никати порожнини різного походження, які заповнює не тільки повітря, але, інколи, вода або речовини, які секретують клітини (слиз, смоли тощо).

За походженням виділяють три основних типи внутрішньотканинних порожнин у рослин. **Схизогенні** порожнини виникають шляхом розходження клітин. До них можна віднести і типові міжклітинники. **Лізигенні** порожнини утворюються при руйнуванні (лізисі) протопластів живих клітин разом з оболонками. Речовини, які накопичують ці клітини, заповнюють новоутворену порожнину. Лізис одних клітин звичайно супроводжується розходженням тих, що їх оточують. Виникає комбінована за походженням схизо-лізигенна порожнина. Інколи швидкий ріст одних клітин тканини супроводжується відмиранням і розриванням інших. На місці останніх формується **рексигенна** порожнина, стінки якої вкривають рештки розірваних оболонок відмерлих клітин (порожнина стебла злаків).

Під час дозрівання плодів міжклітинна речовина в їхній м'якоті часто руйнується, і м'які тканини можуть легко розпадатися на окремі клітини. Подібний процес спричиняють збудники деяких захворювань, ферменти деяких тварин, хімічні речовини. Розпад тканин на окремі клітини внаслідок руйнування міжклітинної речовини називають **мацерацією**.

Неперервність матрикса клітинних оболонок і міжклітинної речовини зумовлює один із способів фізіологічних контактів між клітинами тканин – безпосередньо через клітинні оболонки. Речовини, що виділяються протопластом назовні, можуть мігрувати з клітини в клітину по матриксу оболонок і міжклітинній речовині внаслідок простої дифузії, навіть ферментативно перетворюватись у цьому середовищі.

Модифікації хімічного складу оболонок часто захоплюють і міжклітинну речовину. Процес здерев'яніння зазвичай почина-

ється з серединної пластинки, продовжується у первинній оболонці і завершується у вторинній.

Оболонка надає можливість здійснюватися фізіологічним контактам іншого типу між клітинами. В ній виникають дрібні наскрізні каналці, через які проходять тонкі ниткоподібні вирости протопластів, **плазмодесми**, що з'єднують протопласти сусідніх клітин. Канали в оболонці, через які проходять плазмодесми, називають **плазмодесменими каналцями**.

Діаметр як самих плазмодесм, так і плазмодесмених каналців настільки малий, що їх рідко можна побачити за допомогою світлового мікроскопа. Плазмодесми відкрив у 1861р. І.Н.ГОРОЖАНКІН. Вони найліпше помітні у товстостінних клітин запасуючих тканин насінини (ендосперм хурми і пальм, сім'ядолі кінського каштана), особливо після попереднього оброблення препарату, яке спричиняє набухання оболонок. Якщо простежити за плазмолізом методом темнопольної мікроскопії, плазмодесми можна помітити у вигляді тонких ниток, які з'єднують протопласт з оболонкою.

Плазмодесми характерні для вищих рослин і трапляються лише у деяких високоорганізованих водоростей. Особливо потужні плазмодесми перетинають оболонки клітин у колонії вольвокса.

Структура плазмодесм вивчена недостатньо. Електронно-мікроскопічні дослідження доводять, що плазмодесма вкрита мембраною, неперервною із плазмалемами сусідніх клітин. Її заповнює гомогенна гіалоплазма. В деякі плазмодесми проходять трубочки ЕПР, отже, не виключена можливість контакту не тільки гіалоплазми, але і внутрішнього простору ЕПР сусідніх клітин. Трубочки ЕПР у плазмодесмах можуть змикатися, перериваючи цей зв'язок. Плазмодесмені контакти забезпечують ефективно міжклітинне транспортування, в тому числі високомолекулярних речовин.

Плазмодесмени каналці, які пронизують первинну оболонку, можуть бути нерівномірно розподілені на стінках різної орієнтації. В межах однієї стінки вони, як правило, концентруються групами на ділянках первинної оболонки, які називають **первинними поровими полями**. Тут оболонка часто тонша, з іншою орієнтацією фібрил целюлози. В світловий мікроскоп первинні порові поля можна побачити лише при достатній товщині первинної оболонки і заглибленості поля. Число плазмодесм між клітинами може збільшуватись, але механізми їхнього новоутворення до кінця нез'ясовані. Описано випадки розщеплення плазмодесм у процесі розтягування клітини, яке може забезпечувати необхідну щільність контактів.

Відкладання шарів вторинної оболонки може призвести до переривання деяких плазмодесм. Але, як правило, над первинним поровим полем вторинна оболонка не відкладається. Виникає тонша ділянка оболонки, пронизана плазмодесмами, яку називають **порою**. При мікроскопічних дослідженнях буває важко відрізнити заглиблене первинне порове поле від пори, оскільки природу потовщення оболонки часом складно визначити. Над деякими поровими полями пори не утворюються або виникає не одна, а більше пор. Тому краще уникати термінів "примордіальна пора" і "первинна пора" для позначення первинного порового поля. Пори – великі структури, добре помітні в світловий мікроскоп.

Пора складається з пронизаної плазмодесмами **замикаючої плівки** пори, що відповідає ділянці первинної оболонки клітини на місці первинного порового поля, і **порового каналу** у вторинній оболонці. Поровий канал відкривається в порожнину клітини **внутрішнім отвором** пори. У товстостінних клітин порові канали, що перетинають вторинну оболонку, мають значну довжину, що багаторазово перевищує діаметр пори. Нашарування матеріалу оболонки може супроводжуватися злит-

тям деяких порових каналів, унаслідок чого виникають так звані розгалужені пори. В поперечному розрізі порові канали округлі або еліптичні, інколи щілиноподібні. Щілиноподібні пори характерні здебільшого прозенхімним клітинам. Площина їхнього порового каналу орієнтована паралельно фібрилам целюлози.

За будовою порового каналу розрізняють **прості** і **облямовані** пори. Діаметр каналу простих пор приблизно однаковий по всій його довжині. У облямованих пор вторинна оболонка нависає над замикаючою плівкою, утворюючи **облямування**. Облямовані пори характерні переважно для оболонок мертвих клітин деревини, що проводять воду.

Діаметр внутрішнього отвору, або **апертури**, облямованої пори менший за діаметр замикаючої плівки. В центрі замикаючої плівки облямованих пор хвойних розвивається дископодібне потовщення – **торус**, діаметр якого більший за діаметр внутрішнього отвору облямування. В непотовщеній крайовій (**маргінальній**) зоні замикаючої плівки фібрили целюлози розміщені менш щільно, а матрикс оболонки розчиняється, утворюючи проникні для води капіляри. Торус, як і вторинна оболонка, просочується лігніном, дерев'яніє. Завдяки еластичності маргінальної зони замикаючої плівки торус може зміщуватися в напрямку облямування, перекриваючи вхід у пору. В плані такі пори виглядають як три концентричних кола, з яких зовнішнє відповідає замикаючій плівці, середнє – торусу, а внутрішнє – апертурі пори. Апертура може бути також овальною або щілиноподібною, але тоді торус відсутній.

Ускладнюються облямовані пори в дуже потовщених оболонках. Їхній поровий канал ділиться на **власне поровий канал** у масивному облямуванні і **порожнину**, або **камеру**, пори під облямуванням. Канал в облямуванні може мати щілиноподібну **зовнішню** (щодо порожнини пори) і округлу **внутрішню апертуру**, тобто форму сплющеної лійки.

Забезпечує фізіологічний зв'язок між клітинами, власне, не пара, а дві, розміщені навпроти одна одної, пори сусідніх клітин – **пара пор**. Пари пор можуть бути складені двома простими або двома облямованими порами. **Напівоблямовані** пари пор утворені простою і облямованою порою.

Крім плазмодесмених каналців в оболонках можуть утворюватися великі, не перетнуті замикаючими плівками отвори, які називають **перфораціями**. Термін "перфорація" доцільніше застосовувати для позначення великих отворів, які не є видозміненими плазмодесменими каналцями, утворюються за рахунок руйнування великих ділянок оболонки клітини. Перфорації найчастіше утворюються в оболонках старіючих клітин, перед відмиранням протопласта (гіалінові клітини листків і стебла сфагнових мохів, клітини покриву деяких повітряних коренів, членики водопровідних судин). Вони виникають і між живими клітинами, що складають так звані членисті молочники.

Багатоклітинна рослина, таким чином, утворена механічно і фізіологічно об'єднаними клітинами, мертвими клітинними і неклітинними компонентами, пронизана системою внутрішньотканинних порожнин. Це не просто "держава" співпрацюючих клітин, а система, що як єдине ціле взаємодіє з оточуючим середовищем і регулює внутрішні процеси життєдіяльності. Одним із компонентів цієї системи є **апопласт** – неперервна сукупність клітинних оболонок і міжклітинної речовини. Іншим обов'язковим компонентом тіла вищої рослини є **симпласт** – неперервна сукупність з'єднаних плазмодесмами протопластів. Як в симпласті, так і в апопласті протікають важливі для життєдіяльності рослини біохімічні реакції. Але лише симпласт активно регулює фізіологічні процеси, що нехарактерно для апопласта як похідного компонента тіла рослини, не здатного до самовідтворення.

## Розділ 5

# ЗАПАСНІ ПОЖИВНІ РЕЧОВИНИ І ВКЛЮЧЕННЯ

У тілі, мабуть, будь-якої рослини наявні речовини, утворені клітинами, але тимчасово чи назавжди виведені з процесу обміну речовин. Такі речовини називають **ергастичними**. До ергастичних речовин можна віднести більшість компонентів клітинної оболонки, вміст вакуолей, деякі цитоплазматичні утворення, сполуки, що виділяються з тіла рослини або накопичуються в тканинних порожнинах чи спеціалізованих клітинах. Вони дуже неоднорідні за функціональним значенням: служать структурними компонентами постійних частин клітини (клітинна оболонка); індиферентні для окремої клітини, але важливі для виконання спеціальних функцій організму загалом (нектар, пахучі речовини та інші); відкладаються як резерв сполук або є кінцевими продуктами обміну речовин – шлаки.

При такому широкому трактуванні поняття "ергастичні речовини" майже безкорисне. Віднести конкретну сполуку до певного класу ергастичних речовин буває важко, оскільки їхня фізіологічна роль часто неоднозначна і погано вивчена. Легше визначити термін "**запасна речовина**", під яким зазвичай розуміють суміш сполук або конкретну сполуку, здатну в більшій чи меншій кількості накопичуватися у клітині і бути використаною нею як джерело необхідних для життєдіяльності речовин або енергії. Як запасні речовини, так і сполуки будь-якого іншого фізіологічного класу часто утворюють в клітині хімічно більш або менш однорідні, структурно відокремлені, хоча б тимчасово виключені з обміну речовин, скупчення, які називають **включеннями**.

Резервні вуглеводи накопичуються в клітині вищих рослин у різних формах. Так, часто значна кількість розчинних вуглеводів міститься в клітинному соці вакуолей. Найпоширенішими запасними моносахаридами є глюкоза (виноградний цукор) і фруктоза (плодовий цукор). Деякі рослини запасують дисахарид сахарозу – продукт конденсації глюкози і фруктози. В особливо великій кількості сахарозу накопичують клітини коренеплодів цукрового буряка і стебла цукрової тростини, але як резервна сполука вона в меншій кількості міститься і в клітинах запасуючих листків цибулі, коренів моркви та різних органів інших рослин.

До найпоширеніших розчинних запасних полісахаридів можна віднести **інулін**, спіральна молекула якого побудована залишками молекул фруктози, з'єднаними  $\beta$ -2,1-зв'язками. Інулін як запасна речовина дуже характерний для складноцвітих і представників близьких родин, міститься в клітинах підземних запасуючих органів (бульби топінамбура і жоржин, кореневища оману високого), зрідка в листках і стеблах надземних пагонів (цикорій, кремена). Хоча і рідко, інулін накопичують і рослини з інших систематичних груп. Розчинні вуглеводи неможливо виявити в живих клітинах під час звичайних мікроскопічних досліджень без проведення гістохімічних реакцій. Однак інулін погано розчинний у спирті. Під час дослідження консервованого в ньому рослинного матеріалу в клітинах помітні великі сферокристали інуліну, що з'явилися унаслідок впливу спирту.

Нерозчинні геміцелюлози слугують основною формою запасання вуглеводів у тканинах насінин деяких рослин, зокрема, пальм. Потовщені і дуже тверді завдяки високому вмісту геміцелюлози, оболонки клітин ендосперму у пальм пронизані численними плазмодесмами. При проростанні насінини завдяки ферментам, що містяться в плазмодесмах, відбувається гідроліз

геміцелюлози, а його розчинні продукти утилізуються простком.

Запасні полісахариди здатні утворювати включення. В клітинах цибулин багатьох рослин, надземних бульб орхідних вони часто відкладаються у формі слизу в слизових вакуолях. Але найпоширенішими включеннями полісахаридів слід вважати зерна крохмалю – основного запасного полісахариду вищих рослин.

**Крохмаль** – це суміш полісахаридів. Їхні молекули побудовані залишками  $\alpha$ -глюкози, які з'єднані переважно  $\alpha$ -1,4-зв'язками. Кількість глюкозних мономерів у складі молекул крохмалю варіює від кількох сотень до (приблизно) шести тисяч. У складі крохмалю можна виділити дві основні фракції – **амілозу** і **амілопектин**. Амілоза є добре розчинним у воді лінійним полімером, в якому рештки глюкози зв'язані виключно  $\alpha$ -1,4-зв'язками. У водному середовищі молекули амілози скручені в спіраль. Із йодом вони утворюють комплексні сполуки синього кольору, в яких молекули йоду входять у центральну порожнину спіралі. Ступінь полімеризації амілопектину вищий ніж у амілози. Його молекули нелінійні: у ланцюгах залишків глюкози, з'єднаних  $\alpha$ -1,4-зв'язками, в середньому на один із 12 мономерів припадає додатковий  $\alpha$ -1,6-зв'язок, що має бічне розгалуження молекул. Амілопектин, набухаючи у воді, може утворювати густі колоїдні розчини. Він сполучається з йодом, утворюючи червоно-фіолетові сполуки. Крохмалеподібні речовини нижчих рівнів полімеризації, **декстрини**, розчинні у воді, взаємодіючи з йодом, утворюють сині, червоно-коричневі сполуки або не забарвлюються зовсім.

У рослинних клітинах крохмаль може утворювати дрібні зерна в цитоплазмі, каріоплазмі, але найчастіше він відкладається в пластидах. Розрізняють три основні фізіологічні форми крохмалю: **асиміляційний** – відкладається в хлоропластах, якщо фотосинтез проходить інтенсивно, **транзиторийний** – утворюється в

лейкопластах клітин на шляху транспортування цукрів від асимілюючих до запасуючих тканин, **резервний** – утворюється в спеціалізованих амілопластах запасуючих клітин. Існують фізіологічні форми крохмалю, не пов'язані з процесами утворення-запасання вуглеводів. Так, у спеціалізованих клітинах-статистах деяких тканин важкі амілопласти виконують функцію **статолітів** при сприйнятті рослиною напрямку дії сили тяжіння.

Типові крохмальні зерна утворює резервний крохмаль амілопластів. Полімеризація компонентів крохмалю починається в **центрі утворення** крохмального зерна і продовжується відцентрово. Молекули крохмалю розташовуються в зерні радіально так, що виникають групи впорядковано розміщених залишків глюкози, які мають характерну кристалоподібну структуру. Крохмальне зерно – це сферокристал, в якому при просвічуванні поляризованим світлом (між двома схрещеними поляризаційними фільтрами) помітний темний хрест із перехрестям у центрі утворення зерна. Крім крохмалю до складу крохмальних зерен у незначній кількості входять і інші сполуки: білки, РНК, фосфати, навіть жирні кислоти. Зі збільшенням крохмального зерна в ньому починає проявлятися шаруватість. Шари крохмалю довкола центру утворення відкладаються рівномірно (концентрично) або нерівномірно (ексцентрично). Їхнє існування зумовлене не стільки різницею в речовинах, що відкладаються, скільки ступенем гідратації шарів. Тому шаруватість крохмального зерна посилюється в процесі набухання крохмальних зерен і майже зникає при їхній дегідратації. Вона відбиває часову фізіологічну ритміку крохмалеутворення.

Крохмальні зерна різних рослин відрізняються за співвідношенням компонентів. Наприклад, крохмаль картоплі містить близько 20% амілози, тоді як у деяких сортів рису, сорго, кукурудзи, амаранта її вміст становить лише 1-2%. Залежно від особливостей складу крохмальні зерна можуть забарвлюватися

після оброблення розчином йоду не тільки в синій, але і фіолетовий, рожевий, червоний, навіть з коричневим відтінком колір.

В амілопласті може виникнути лише один центр утворення крохмального зерна. Після завершення свого формування воно повністю виповнює струму пластиди. Такий амілопласт дає початок **простому** крохмальному зерну. Якщо в пластиді виникає кілька центрів утворення, довкола яких відкладаються власні шари крохмалю, то розвивається кілька, інколи багато (до 300 у вівса і навіть до 30 000 у шпинату) елементарних крохмальних зерен. У процесі розвитку вони деформуються і об'єднуються в межах пластиди в **складне** крохмальне зерно. Інколи довкола кожного з кількох центрів утворення виникають окремі крохмальні зерна, які змикаються, а після цього довкола цих зерен відкладаються спільні шари крохмалю. Так виникають **напівскладні** крохмальні зерна. В бульбах картоплі і кореневищах канни клітини можуть одночасно містити прості і складні крохмальні зерна. У деяких сортів гороху в клітинах сім'ядолей можна побачити прості і складні крохмальні зерна, тоді як у квасолі вони завжди прості, а у шпинату – завжди складні.

Розміри зрілих крохмальних зерен коливаються, залежно від виду рослини, від кількох до трьохсот мікрометрів. В одній клітині бульби картоплі трапляються зерна від 5 до 145 мкм, причому, більшість з них є розміром від 70 до 100 мкм. У деяких рослин є зерна крохмалю двох типів – дрібні і великі. Вони можуть бути характерні для різних клітин. Форма простих крохмальних зерен різноманітна і може бути характерною для певної групи рослин. У твердих пшениць – округлі, лінзоподібні, у багатьох бобових – овальні, у картоплі – яйцеподібні. У різних видів молочаїв у молочниках містяться різні паличкоподібні крохмальні зерна: зігнуті, у формі барабанної палички або гомілкової кістки, інколи з сильно потовщеними кінцями. Різ-

ниться і внутрішня будова крохмальних зерен, у середині яких може виникати порожнина довільного розміру і форми, від якої часто розходяться радіальні тріщини. Особливості будови крохмальних зерен використовують для експертизи рослинної сировини.

В одній клітині може утворитись лише кілька крохмальних зерен або їх може бути так багато, що вони майже повністю заповнюють порожнину клітини. Остання, звичайно, залишається живою, але крохмалоносні клітини внутрішніх шарів у зернівках пшениці відмирають. Крохмаль – основна форма запасання речовин у вегетативних органах рослини. В стовбурі сагової пальми (*Medesmia nobilis*, *Metroxylon sagu*) накопичується до 60% крохмалю від його сухої ваги, але особливо багато його в підземних запасаючих органах (кореневищах, деяких цибулинах, запасаючих коренях батату та інших рослин, у бульбах картоплі – 20-30% від живої ваги). Менш характерним є накопичення крохмалю в плодах і насінинах. Багато крохмалю містять банани. В зернівках хлібних злаків його близько 70%. Багаті крохмалем органи рослин і насінини – одне із основних джерел продуктів харчування людини.

Ліпіди, як резервні речовини, містяться майже в усіх клітинах рослин, але в дуже різній кількості. Вони трапляються в пластидах, у тому числі в спеціалізованих елайопластах, і в цитоплазмі – в сферосомах. Нерозчинні у воді, ліпіди завжди утворюють включення: рідкі олії – в формі крапель, тверді жири у вигляді кристалів або аморфних тілець. Найпоширенішою формою накопичення ліпідів у клітині необхідно вважати ліпідні краплі в цитоплазмі. Питання про наявність мембрани, що їх оточує, залишається дискусійним.

Ліпіди – менш окислені сполуки ніж вуглеводи, а тому є енергетично більш вигідною і компактною формою запасання речовин. Ліпідні краплі нагромаджуються в запасаючих клітинах

стовбурів дерев (хвойні, липа, береза та інші), підземних запасаючих органах (деякі цибулини, кореневища аїру та купальниці, бульби таро – *Colocasia antiquorum*, кореневі шишки чуфи – *Cyperus esculentum*). В плодах авокадо, маслини, олійної пальми (*Elaeis guineensis*) міститься до 40-70% ліпідів. Вони трапляються в спорах, але найчастіше ліпіди відкладаються в запасаючих тканинах насінин – майже у 90% видів.

Тверді жири накопичуються рідко. Вони характерні для тропічних рослин, трапляються в насінинах шоколадного дерева (*Theobroma cacao*), в копрі (висушеному ендоспермі) деяких пальм (*Cocos nucifera*) їхній вміст може досягати 60-70%. Рідкі олії широко розповсюджені. Насінини деяких рослин містять до 70% олії від сухої ваги і слугують джерелом цієї цінної сировини. Харчову олію добувають з насіння соняшника (*Helianthus annuus*), рапса (*Brassica napus*), сої (*Glycine max*), арахісу (*Arachis hypogaea*) та інших видів рослин. Розрізняють олії, що висихають – легко окислюються на повітрі, утворюючи плівки, і поступово тверднуть, і такі, що не висихають. Здатність легко окислюватись і загустати пов'язана з високим вмістом ненасичених жирних кислот. Олії льону (*Linum usitatissimum*), тунга (*Aleurites fordii*), катальпи (*Catalpa bignonioides*), що висихають, використовують у виробництві оліфи і фарб, у тому числі для захисних покриттів. Олію рицини (*Ricinus communis*), що не висихає, широко використовують у медицині, парфумерії, як високоцінну змащувальну речовину.

На ліпідні краплі дуже подібні за формою включення терпеноїдних сполук – ефірних олій, смол, каучуку. Такі включення характерні не для запасаючих, а для секреторних клітин. Терпеноїдні сполуки утворюють краплі в цитоплазмі або в вакуолях, інколи виділяються в простір між плазмалею і оболонкою і заповнюють оточений мембраною мішечок, що глибоко

впинається в протопласт, а після його відмирання повністю заповнюють внутрішньоклітинний простір (деякі олійні клітини).

Вуглеводи і ліпіди – безазотисті запасні речовини. Азотисті сполуки накопичуються в клітинах у формі протеїногенних (глутамінової і аспарагінової, серину і аргініну) та не-протеїногенних (цитруліну і канаваміну) амінокислот та їхніх амідів, алантоїну і алантоїнової кислоти, амонійних солей органічних кислот та білків. Більшість цих сполук розчинні в клітинному соці або гіалоплазмі і не утворюють включень.

Запасні білки за розчинністю поділяють на **альбуміни** (розчинні в воді), **глобуліни** (розчинні в слабких розчинах солей), **глютеліни** (розчинні в розчинах кислот або лугів) і **проламіни** (розчинні в 60-80% етанолі). Запасні білки утворюють колоїдні розчини в клітинному соці вакуолей, аморфні або фібрилярні включення в цитоплазмі і пластидах, дрібні кристало-подібні включення в цитоплазмі, стромі пластид (протеїнопласти) і навіть у каріоплазмі. Білок здатні накопичувати клітини всіх вегетативних органів, особливо кореневищ, бульб і цибулин, переважно у розчинній формі. Кристалоїди нерозчинного білка є у заповнених крохмалем периферійних клітинах бульб картоплі. Особливо багато нерозчиненого білка у формі включень містять клітини дуже зневоднених запасуючих тканин насінини.

В насінинах білок відкладається здебільшого у формі своєрідних включень – **алейронових зерен** вакуолярного походження. Запасний білок синтезується рибосомами на поверхні цистерн гранулярного ЕПР, надходить у їхні порожнини і нагромаджується у формі (переважно) легкорозчинного альбуміну в локальних розширеннях каналців ЕПР. Із ЕПР синтезований білок транспортується в цистерни диктіосом, де модифікується в глобуліни, глутеліни і проламіни, з пухирцями Гольджі потрапляє в цитоплазму. Злиттям пухирців Гольджі формуються

протеїнові вакуолі. Втрата ними води веде до утворення алейронових зерен.

Зневоднення алейронового зерна, як правило, спричиняє випадання у нерозчиненому вигляді солей, що мають вигляд дрібних кристалів оксалату кальцію або глобоїдів **фітину**. Фітин – це суміш кальцієвих і магнієвих солей інозитгексафосфорної кислоти. Він служить важливою формою запасання фосфату в клітині.

В простих алейронових зернах білок утворює більш-менш гомогенну аморфну масу (бобові, рис, кукурудза), інколи з включеннями оксалату кальцію (виноград). У складних алейронових зернах (овес, пшениця, гарбуз, льон) менш розчинні фракції білка утворюють один або кілька кристалоїдів, які разом з глобулами фітину і кристалами оксалату кальцію занурені в аморфну білкову фракцію. Так, алейронові зерна в клітинах ендосперму рицини містять 1-4 бідні на білок і багаті фосфатами глобоїди і найчастіше 1 (рідко 2-3) кристалоїд, оточені аморфним білком. У деяких рослин в алейроновому зерні утворюється до 10 кристалоїдів.

Вакуолярне походження мають тверді аморфні включення нерозчинних дубильних речовин. Таніни можуть утворювати пластівці в вакуолях або відкладатись у формі одної або кількох темних грудок. Інколи внаслідок зневоднення великої центральної вакуолі, що містить таніни, виникає тверде жовто- або червоно-коричневе тіло, яке після відмирання протопласта може повністю виповнювати клітинну порожнину.

До дуже поширених включень рослинної клітини належать кристали солей кальцію, дуже рідко – магнію. Кристали найчастіше утворені оксалатом кальцію ( $\text{CaC}_2\text{O}_4 \cdot \text{H}_2\text{O}$  або  $\text{CaC}_2\text{O}_4 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$ ), інколи гіпсом ( $\text{CaSO}_4$ ), карбонатом кальцію. Сферокристали оксалату магнію знайдені в клітинах листка мишія (*Setaria*) і небагатьох інших рослин. Дрібні кристали, не-

помітні в світловий мікроскоп, можуть утворюватися в цитоплазмі і матриксі мінералізованих оболонок. Великі кристали та їхні скупчення характерні для вакуолей, а інколи трапляються і в оболонках (мертві водопровідні клітини багатьох голонасінних). Кристалоутворення часто пов'язують із виведенням з цитоплазми надлишку мінеральних іонів, на користь чого свідчить збільшення кількості кристалів у старіючих тканинах. Однак відомі випадки їхнього розчинення і реутилізації, що свідчить про можливий запасаючий характер кристалічних включень. Мінералізація клітинних оболонок може змінювати їхні механічні властивості, а масове утворення кристалів у деяких тканинах може бути пов'язане з їхніми захисними функціями.

Характер кристалічних вакуолярних включень залежить від їхнього хімічного складу, кількості молекул гідратаційної води і умов кристалізації. Утворення кристала в вакуолі – складний і маловивчений фізіологічний процес, пов'язаний із виникненням у клітинному соці трубчастих і мембранних, фібрилярних структур. Розрізняють такі форми відкладення кристалів у вакуолях.

**Кристалічним піском** називають скупчення дрібних поодиноких кристалів переважно ромбоїдальної форми. Кристалічний пісок характерний для багатьох представників родини пасльонових, трапляється в деяких клітинах стебла чорної бузини (*Sambucus nigra*) та в інших рослин. Якщо кристалічного піску багато, то він має вигляд матово-сірого тіла, що майже заповнює порожнину клітини, в якому форму окремих і дуже дрібних кристалів практично неможливо визначити.

Великі **поодинокі кристали** часто мають форму подвійної піраміди (*Fagus sylvatica*) або призми з більш або менш загостреними кінцями (відмерлі клітини лусок цибулини часнику і цибулі). Дуже великі і видовжені гострі поодинокі кристали називають **стилоїдами**. В спеціалізованих клітинах листка півників

вони загострені на одному кінці, а з іншого – виїмчасті на зразок хвоста ластівки. Великі стиліоди з листків агави дуже подразнюють шкіру при розтиранні подрібненою м'якоттю листка, що використовують у медицині. Поряд з поодинокими кристалами у цибулі й інших рослин можна помітити зрілі **подвійні** і **потрійні кристали** і навіть цілі зростки кристалів, форму яких, однак, можна добре визначити.

Майже у всіх групах рослин поширені **друзи** – сферичні зростки багатьох кристалів, пірамідальні верхівки яких стирчать на поверхні, а внутрішні частини повністю зростаються в центрі. Друзи часто відкладаються в паренхімних клітинах листків і стебла, квіток і плодів.

Дрібні голчасті кристали, розміщені паралельно в пучках, називають **рафідами**. Пучки рафід зазвичай оточені слизовою оболонкою і легко розпадаються при пошкодженні клітини. Рафіди можна побачити в листках і стеблах багатьох дводольних, але найчастіше вони трапляються в однодольних рослин.

Дуже рідкісною формою кристалічних включень є **сферо-кристали** оксалату кальцію. Вони побудовані дрібними гольчастими кристалами, розміщеними радіально багатьма шарами.

Гіпс у вигляді паличкоподібних, зірчастих кристалів і їхніх скупчень є у клітинах листків деяких видів каперсів, у тамарискових. Шаруваті конкреції вуглекислого кальцію інколи заповнюють порожнини клітин у старих шарах деревини (бук, груша та інші). Більш поширені включення карбонату кальцію **літоцисти**, пов'язані з виростами оболонок клітин-**цистолітів**, у шкірочці тутових, кропивних та коноплевих.

У однієї рослини і навіть в одній клітині можуть траплятися різні типи кристалічних включень. Однак конкретним групам рослин часто властиві визначені їхні типи, що інколи можна використати в систематиці. В межах органа кристалоносні клітини мають закономірне розміщення. Вони можуть мало від-

різнятися від оточуючих клітин або бути різко відмінними за формою і внутрішньою будовою. В останньому випадку спеціалізовані кристалоносні клітини називають **кристалідіобластами**.

В деяких кристалідіобластах кристалічні включення вкриваються целюлозною оболонкою, що з'єднується перемичками з оболонкою клітини. Такі кристали називають розанівськими. Вони трапляються в черешках листків цитрусових, в серцевині керії японської та у деяких інших рослин. Целюлозний футляр кристала може дерев'яніти, а в оболонці кристалоносної клітини часто відкладається суберин.

Кремнезем ( $\text{SiO}_2$ ) бере участь не тільки в мінералізації оболонок. У вигляді аморфних тілець він може утворювати включення всередині клітини багатьох злакових і осокових.

## Розділ 6

# ЖИТТЄВИЙ ЦИКЛ КЛІТИНИ

В попередніх розділах описано клітину лише на тому відтинку її життя, який вона проходить у складі вже утвореного органа рослини, набуваючи своїх специфічних функцій і здійснюючи їх. Між тим, кількість клітин у тілі рослини не залишається незмінною, вона постійно росте разом з утворенням, ростом і розвитком нових частин тіла в незавершеному онтогенезі рослин. Характерною особливістю їхнього відкритого росту є зв'язок основних процесів морфогенезу з певними осередками клітинних поділів – точками росту. В їхніх межах кількість клітин за рахунок клітинних поділів збільшується найбільш інтенсивно. Нові клітини виходять із складу точок росту, поступово втрачають здатність ділитися й існують як складові частини зрілих органів аж до їхнього відмирання. Сукупність усіх фаз розвитку, які проходить клітина від свого утворення в точці росту до припинення своєї життєдіяльності у складі спеціалізованої тканини, називають **життєвим циклом** клітини.

## 6.1. Періодизація розвитку клітини

На рисунку (див. рис. 1) показано узагальнений графік, що відображає зміну частоти поділів клітини в її життєвому циклі, періоди якого позначені цифрами (0)I-III. Нульовий період відповідає так званій ініціальній клітині, яка постійно знаходиться у складі точки росту і ділиться потенційно необмежено довго із відносно невисокою і сталою частотою.

Перший період характеризується підвищеною частотою поділів, кількість яких для кожної клітини, похідної від ініціаль-

ної, обмежена. Розмір клітини у вищих рослин у цій фазі життєвого циклу змінюється мало: зменшується після поділу і відновлюється до вихідного в період між поділами. Клітини в нульовому і першому періодах життєвого циклу зберігають первинну оболонку, не утворюють спеціалізованих органел.

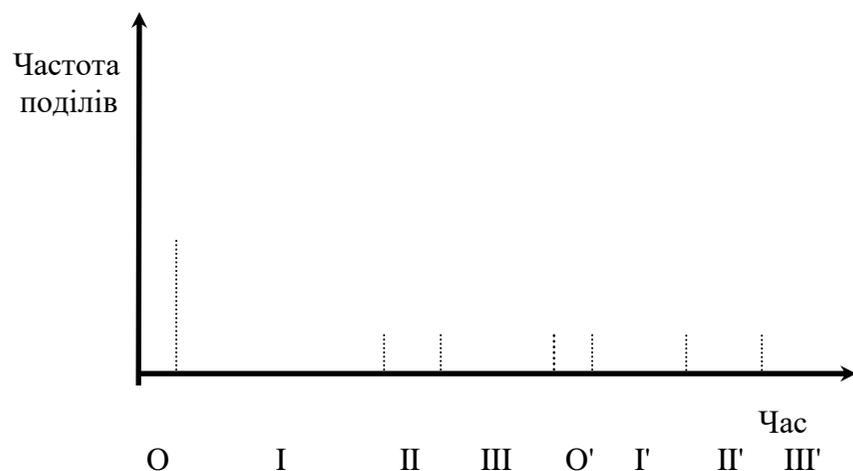


Рис. 1. Графік якісної залежності інтенсивності поділів від часу в життєвому циклі клітини. Римськими цифрами позначені фази життєвого циклу (пояснення в тексті).

Другий період життєвого циклу клітини пов'язаний із раптовим зниженням частоти поділів. Розмір клітини різко зростає за рахунок збільшення об'єму вакуолі і розтягнення первинної оболонки. Ріст клітини в цій фазі розвитку майже не супроводжується зростанням вмісту органічних речовин: збільшення об'єму клітини пов'язане з поглинанням нею води, тому відбувається дуже швидко. Клітина набуває певних розмірів і форми, вла-

стивих клітинам тих тканин, до складу яких вона входить. На цій фазі розвитку у клітини з'являються перші видимі ознаки спеціалізації.

Третій період життєвого циклу у більшості клітин пов'язаний із майже повним припиненням росту і поділів. Лише деякі спеціалізовані клітини, наприклад, гігантські трубчасті молочники, ростуть фактично протягом усього свого життя. Як ріст клітин у цей період, так і їхні поділи зазвичай пов'язані зі специфічною функціональною спеціалізацією або з неспецифічним збільшенням клітинної маси і ніколи не супроводжуються утворенням нових частин тіла рослини. Клітина набуває всіх ознак, властивих клітинам тієї тканини, до складу якої вона входить: розвиває спеціалізовані органели, видозмінює свою оболонку, в якій, як правило, відкладаються вторинні шари. Вона виконує ті функції, до яких пристосована в тілі рослини. Зміни в її будові пов'язані лише з виконанням цих функцій або старінням.

Завершується життєвий цикл клітини по-різному. Якщо його третя фаза пов'язана з відмиранням протопласта (більшість механічних клітин, водопровідні елементи і деякі інші), то розвиток клітини надалі не має продовження. Клітини, що зберігають протопласт, як правило, також відмирають одночасно із відмиранням того органа, до складу якого вони входять. Однак деякі з них здатні входити в новий цикл розвитку.

Початок нового, вторинного, циклу розвитку завжди пов'язаний із відновленням здатності клітини до поділів. Це може бути зумовлене відповіддю на пошкодження рослини і процесами регенерації. При непатологічному, природному розвитку активізація клітинних поділів відбувається в таких випадках. По-перше, при формуванні нових точок росту пагонів і коренів (більшість випадків галуження, утворення додаткових коренів і бруньок). Так відновлюється можливість повторення циклів розвитку

клітин за первинною схемою. По-друге, при виникненні нових неосьових органів (листіків, частин квітки, спорангіїв і гаметангіїв) або багатоклітинних виростів на поверхні тіла (шипів, залозок та ін.). Так виникають нові частини тіла, що мають обмежений ріст. По-третє, в процесі формування вторинних зон поділу клітин з власними ініціалами (наприклад, камбію, зон встановного росту), за рахунок яких відбувається вторинне потовщення вже існуючих органів або їхнє видовження. Так виникають нові тканини, але не нові частини тіла. По-четверте, перед функціональною спеціалізацією деяких клітин у межах клітинного комплексу (утворення прокамбію, що передує розвитку провідних тканин; материнських клітин продихів і корневих волосків та ін.). Так виникають нові типи клітин у складі вже існуючих або новостворених тканин. По-п'яте, перед утворенням спеціалізованих клітин – спор і гамет, які забезпечують розвиток нових багатоклітинних організмів із єдиної клітини – спори або зиготи. Так забезпечується закономірна зміна поколінь у вищих рослин.

Описана схема життєвого циклу клітини не враховує сезонних і добових ритмів, вікових змін і відхилень, пов'язаних із зовнішніми впливами. Навіть ініціальні клітини можуть мати свій життєвий цикл і змінювати ритм поділів і характер своєї діяльності при припиненні, наприклад, верхівкового росту пагона (кореня) або утворенні верхівкової квітки (суцвіття), навіть завершувати своє існування відмиранням. Життєві цикли клітин різняться не лише у різних видів, але і в межах однієї рослини і тканини. Тим не менш, описані закономірності їхнього протікання мають загальний характер і значною мірою визначаються процесами, які відбуваються під час поділу клітини.

## 6.2. Мітоз

Процеси, пов'язані з подвоєнням молекул ДНК і копіюванням у такий спосіб генетичної інформації клітини, відбуваються в її ядрі і створюють передумови для збільшення кількості ідентичних у генетичному відношенні клітин. Поділ клітини, який забезпечує рівний і правильний розподіл ДНК між дочірніми клітинами, генетично ідентичними материнській клітині, називають **мітозом**. Мітоз включає два процеси, які зазвичай протікають узгоджено: **каріокінез** (поділ ядра) – рівний розподіл інформаційних макромолекул ДНК з утворенням двох нових ядер, і **цитокінез** (поділ клітини) – утворення двох нових протопластів із власними оболонками довкола цих ядер.

Каріокінез починається з утворення транспортних форм хроматину – морфологічно відмежованих **хромосом**. В ядрі клітини **первинні нитки** молекул ДНК, що утворюють подвійну спіраль і мають діаметр близько 2 нм, знаходяться в комплексі з основними білками-гістонами. Об'єднанням 8 молекул гістонів утворюються так звані октамери, з якими зв'язується, обгортаючи їх спіралью приблизно в  $1\frac{3}{4}$  оберта, первинна нитка ДНК. Виникають подвійно спіралізовані ділянки ДНК у комплексі з октамерами гістонів близько 10-15 нм у діаметрі – **нуклеосоми**. У штучно розпрямлених хроматинових ниток між нуклеосомами під електронним мікроскопом помітні ділянки первинної нитки ДНК. У ядрі нуклеосоми стягнуті іншим гістоном з утворенням суперспіралізованої **елементарної хроматинової фібрили** близько 11 нм у діаметрі.

Припускають, що елементарна фібрила хроматину може зазнати ще два послідовних етапи суперспіралізації, утворюючи соленоїд, що має близько 30-50 нм у діаметрі і суперсоленоїд 100-250 нм завтовшки. Остання структура утворює нуклео-

протеїдну нитку найменшого діаметра, яку ще можна побачити в світловий мікроскоп – **хромосомну нитку**. Довжина цієї нитки внаслідок трикратної спіралізації в 300-600 разів менша за довжину первинної нитки ДНК. Ця нитка, мабуть, відповідає нитчастому компоненту хромосоми – **хромонемі**, яку виявляють під світловим мікроскопом. Її вузликоподібно потовщені (внаслідок подальшої спіралізації) ділянки називають **хромоцентрами**. За допомогою зв'язаних з нею негістонних білків хромонема суперспіралізується щонайменш двічі в **малу** і **велику спіралі**.

В результаті п'яти послідовних процесів спіралізації первинна нитка ДНК у комплексі з гістоновими і негістоновими білками здатна утворити компактне тільце. Його довжина приблизно в 5000 разів менша за довжину нитки ДНК, а діаметр збільшений настільки, що ця структура помітна в світловий мікроскоп як морфологічно відмежована хромосома.

Перед поділом клітини подвоєння молекул ДНК в ядрі вже відбулось, і в утворенні кожної хромосоми в процесі каріокінезу беруть участь дві елементарні нитки ДНК. У результаті кожна з хромосом на початкових етапах каріокінезу складена двома з'єднаними рівнозначними одиницями – **хроматидами**. Досі не з'ясовано, скільки індивідуальних молекул ДНК містить хроматида рослин і еукаріот взагалі. Не виключено, що елементарна нитка ДНК утворена кількома послідовно зв'язаними молекулами.

Сукупність хромосом клітини називають **хромосомним набором**. У клітинах всіх листостеблових вищих рослин, за винятком мохів, кожна хромосома міститься в двох копіях, кожна з яких перед мітозом подвійна. Подвійне число хромосом позначають  $2n$ , а набір з  $2n$  хромосом називають **диплоїдним**. Якщо в клітині кожна хромосома репрезентована однією (навіть подвійною) копією, то набір хромосом клітини називають **га-**

**плоїдним.** Гаплоїдне число хромосом позначають  $n$ . У клітинах вегетативного тіла мохів набір хромосом гаплоїдний. У природних умовах спонтанно, а в умовах експерименту, внаслідок втручання в нормальний цикл поділу клітин, або в процесі запліднення можуть виникнути клітини зі збільшеним (часто кратно) або **поліплоїдним** набором хромосом: **триплоїдним** –  $3n$ , **тетраплоїдним** –  $4n$ , **пентаплоїдним** –  $5n$  і т.д. Гаплоїдне число, що лежить в основі поліплоїдного ряду, називають **основним** числом хромосом ( $x$ ). Найменше відоме для вищих рослин число хромосом  $2n=4$  у *Haploappus gracilis* із складноцвітих та *Zingiberia biebersteinii* і *Colpodium versicolor* із злакових. У звичайного об'єкта досліджень хромосом *Crepis capillaris*  $2n=6$ , твердої пшениці – 28, а м'якої – 42, у цибулі зазвичай – 16. Найбільші числа хромосом характерні для спорових рослин, особливо для хвощів, плаунів, деяких папоротей, у клітинах яких містяться сотні хромосом, які часто не можна точно підрахувати.

Спіралізовані хромосоми паличкоподібні до майже кулястих, звужені в так званій **первинній перетяжці**. Розміщена тут частина хромосоми отримала назву **центромера** або **кінетохор**. Вона бере участь у процесах, які забезпечують рух хромосом у мітозі. Центромера погано фарбується гістологічними барвниками. Вона ділить хромосому на два **плеча** рівної або нерівної довжини. Деякі хромосоми можуть мати додаткові, **вторинні перетяжки**. Відокремлену тонкою, часто ниткоподібною і майже непомітною в світловий мікроскоп, вторинною перетяжкою частину плеча хромосоми називають **супутником**. Кінцеві ділянки пліч хромосоми позначають як **теломери**.

Розміри і будова спіралізованих хромосом, їхнє гаплоїдне число  $n$  і число хромосом у клітині характерні для конкретних видів. Сукупність ознак, яка дає змогу розрізнити їхні хромосомні набори, складає **каріотип**. Вивчення каріотипів різних організмів – завдання окремої науки **каріології**.

Мітоз – неперервний процес, але його можна поділити на кілька послідовних фаз. Початок першої з них, **профази**, при дослідженнях за допомогою світлового мікроскопа, визначається появою в ядрі чітких ниток хромосом, які з'являються на зміну зернисто-фібрилярному хроматину. Ядерце ще помітне. Протягом профазі спіралізація і потовщення хромосом прогресує, ядерця поступово зникають. На ультраструктурному рівні в профазі можна простежити зміщення мікротрубочок і мікрофіламентів цитоплазми в площину майбутньої перегородки між клітинами (екваторіальну площину) і утворення ними так званого препрофазного пояса. Наприкінці профазі зникає ядерце, ядерна оболонка розпадається на фрагменти, що входять до складу ЕПР. Сильно вкорочені і добре помітні хромосоми зберігають своє розміщення в обрисах колишньої ядерної оболонки. Кількість хромосом, як правило, визначити неможливо, але вже прослідковується їхня складеність з двох хроматид.

Наприкінці профазі на полюсах клітини по обидва боки від екваторіальної площини з'являються скупчення чашеподібно розташованих мікротрубочок – **полярні ковпачки**. Нові мікротрубочки наростають і утворюються в напрямку від полярних ковпачків до екваторіальної площини. У тварин, багатьох грибів і деяких водоростей утворення полярних груп мікротрубочок пов'язане з особливою органелою – **центріоллю (центросомою)**. Центріоля в профазі ділиться, нові центріолі розходяться до полюсів. У вищих рослин відомі одиничні приклади наявності центріолей, наприклад, вегетативні клітини деяких мохоподібних, але вони часто трапляються в тих клітинах вищих спорових і навіть голонасінних, поділ яких веде до утворення рухомих чоловічих гамет – сперматозоїдів. Після поділу центріолі беруть участь в утворенні базальних тіл (блефаропластів) їхніх джгутиків.

У **метафазі** хромосоми розміщуються в екваторіальній

площині, часто орієнтуючись центромерами до центру клітини. Вони дуже спіралізовані. Дві хроматиди кожної хромосоми добре помітні, при достатній довжині плечей часто спіралью скручені одна довкола одної. Розміщені в одній площині хромосоми складають так звану **метафазну пластинку**. Спостерігаючи її з боку полюсів клітини, особливо зручно вивчати будову і підраховувати кількість хромосом. Мікротрубочки, що відходять від полярних ковпачків, досягають екваторіальної площини і утворюють **ахроматинове веретено**. Деякі мікротрубочки ахроматинового веретена перетинають метафазну пластинку і утворюють волокнисті тяжі, що продовжуються від полюса до полюса клітини. Частина мікротрубочок прикріплюється до центромерів хромосом. У деяких видів (рід *Luzula*, наприклад) хромосомам властива так звана розсіяна центромера, тобто до хромосоми прикріплюється багато мікротрубочок уздовж усієї довжини хроматид.

Початок **анафази** пов'язаний із розділенням кожної з двоохроматидних хромосом на дві однохроматидні хромосоми і початком їхнього розходження до полюсів клітини. Переміщуючись у напрямку полюсів, хромосоми вигинаються так, що центромера напрямлена до полюса клітини, а кінці плеч дещо відстають. Така форма, як вважають, свідчить про розтягування хромосом силою, прикладеною до центромери. Хромосоми з дифузними центромерами не вигинаються. В кінці анафази біля обидвох полюсів клітини збираються однохроматидні копії кожної з хромосом.

Деякі речовини, з яких найбільш відомий алкалоїд колхіцин, блокують об'єднання молекул білків-тубулінів у мікротрубочки. Оброблення клітин, що діляться, колхіцином порушує формування і діяльність ахроматинового веретена і зупиняє мітоз на стадії метафази. Хромосоми не розходяться, що може спричинити до виникнення поліплоїдних клітин.

У заключній фазі мітозу, **телофазі**, хромосоми біля полюсів материнської клітини поступово деспіралізуються і їх неможливо розрізнити під мікроскопом. З'являються ядерця, число яких зазвичай відповідає кількості хромосом, які мають супутники. Довкола обидвох полярних груп хромосом за участю цистерн ЕПР формується ядерна оболонка. Каріокінез завершується утворенням двох нових дочірніх ядер.

У телофазі відбувається і цитокінез – поділ клітини на дві нові. Мікротрубочки ахроматинового веретена формують між дочірніми ядрами бочкоподібне тіло – **фрагмопласт**. У його екваторіальній площині збираються пухирці Гольджі. Впорядковане розміщення пухирців Гольджі в екваторіальній площині клітини зумовлене фібрилярними елементами фрагмопласта. Якщо ахроматинове веретено і, відповідно, фрагмопласт розміщуються не паралельно повздовжній осі клітини, то площина, в якій концентруються пухирці Гольджі, розміститься косо відносно цієї осі.

Починаючи з середини клітини у відцентровому напрямку, пухирці Гольджі поступово об'єднуються. Їхні мембрани зливаються, утворюючи плазмалеми двох майбутніх клітин, а їхній вміст утворює серединну пластинку між ними і шари двох первинних клітинних оболонок у складі нової клітинної стінки. Мікротрубочки фрагмопласта поступово зсуваються до периферії клітини. Процес цитокінезу завершується, коли новоутворена стінка досягне меж материнської клітини, зникне фрагмопласт і мембрани крайових пухирців Гольджі зіллються з плазмалемою материнської клітини. Довкола кожного з утворених у результаті каріокінезу ядер виникає свій обмежений неперервною плазмалемою протопласт. Цитокінезу сильно вакуолізованих клітин передують формування в площині поділу шару щільної цитоплазми, так що пухирці Гольджі збираються, а нові ділянки плазмалеми і клітинна стінка завжди будуються в цитоплазмі.

Якщо клітина, що ділиться, мала тонку і пластичну первинну оболонку, яка за хімічним складом не дуже відрізняється від новоутвореної стінки, то ця оболонка переривається в місці контакту з новою стінкою. Шари первинних оболонок останньої добудовують первинну оболонку кожної із дочірніх клітин. У місці розходження частин клітинної оболонки материнської клітини виникає міжклітинник, або тут відкладається міжклітинна речовина і формується неперервна проста серединна пластинка. Так завершується цитокінез і виникають дві дочірні клітини, менші за розмірами за материнську.

При поділі клітин з потовщеними вторинними оболонками контакт утвореної фрагмопластом складної серединної пластинки із первинною оболонкою материнської клітини неможливий. У цьому випадку довкола кожного з дочірніх протопластів будується нова неперервна клітинна оболонка. Новоутворені клітини залишаються в межах старої оболонки материнської клітини.

Ще на етапі формування стінки між двома майбутніми клітинами деякі каналці ЕПР перетинають екваторіальну площину клітини, що ділиться. Деякі з них перериваються при цитокінезі, а деякі не руйнуються. В місці їхнього розміщення пухирці Гольджи не зливаються, залишаючи в клітинній стінці плазмодесмені каналці з ниткоподібними залишками протопласта, оточеними новоутвореною плазмалею – плазмодесмами. Отже, забезпечується не тільки утворення нової клітинної стінки, але і збереження зв'язку між новоутвореними протопластами за рахунок плазмодесм. Щонайменш на початкових етапах розвитку дочірніх клітин існує і неперервність внутрішніх просторів їхніх ЕПР. Відцентровий поділ клітин за допомогою фрагмопласта властивий, крім вищих рослин, лише деяким водоростям. Він визначає таку характерну рису клітинної

організації вищих рослин, як існування неперервних симпласта і апопласта. Їхнє тіло називають **фрагмобластемою**.

### 6.3. Мітотичний цикл

У процесі мітозу лише розподіляються хромосоми і органели цитоплазми між новоутвореними дочірніми клітинами. Збільшення маси цитоплазми і клітинної оболонки, подвоєння хромосом, а також синтез усіх необхідних для подальшого поділу клітини сполук відбувається після завершення мітозу. Клітинам, які неперервно діляться, притаманна циклічна зміна фізіологічних станів – так званий **мітотичний цикл**.

Мітотичний цикл складається з власне мітозу (з усіма його фазами) і з **інтерфази**, яка чергується з періодами поділу клітини. В межах інтерфази розрізняють три періоди. **G<sub>1</sub>-період** (від англ. "gap" – перерва, розрив) іде безпосередньо за телофазою мітозу. Він відзначається ростом новоутвореної клітини, синтезом усіх ферментів, енергетичних сполук і речовин-попередників, необхідних для подальшого подвоєння молекул ДНК. У **S-періоді** (від англ. "synthesis"- синтез) відбувається реплікація ДНК. У завершувальному **G<sub>2</sub>-періоді** клітина синтезує всі сполуки, необхідні для каріокінезу і цитокінезу, в тому числі білки ахромаинового веретена.

Протяжність мітотичного циклу неоднакова у різних клітин і залежить від виду рослини. У більшості клітин точок росту пагонів і коренів вона становить 24-36 годин, з яких на мітоз припадає лише 1-5 годин. Найдовша фаза мітозу – профаза, найкоротші – метафаза і анафаза. Фізіологічний стан рослини і зовнішні фактори середовища впливають на швидкість проходження клітиною фаз мітотичного циклу. Так, підвищення температури в оптимальних межах прискорює його. Протяжність мітотичного циклу клітин у кінчиках корінців традесканції,

наприклад, при 21°C становить 17-23 години, з яких 2-3 години припадають на мітоз. При 30°C мітотичний цикл завершується приблизно за 16 годин, причому поділ клітини продовжується близько 2 годин. При 13°C протяжність мітотичного циклу збільшується вже до 51 години, швидкість перебігу мітозу – до 5 годин. Цей приклад свідчить про відносну фізіологічну автономність мітозу і про важливість процесів, що відбуваються в інтерфазі, необхідних для його забезпечення.

Хромосоми в інтерфазі знаходяться в максимально деспіралізованому стані. Їх неможливо розрізнити у більшості організмів під час мікроскопічних досліджень, але вони зберігають, за сучасними уявленнями, свою індивідуальність. Зчитування генетичної інформації (транскрипція) можлива лише з деспіралізованої молекули ДНК. Утворення її ділянками комплексів з білками-гістонами блокує транскрипцію.

Сильно спіралізовані ділянки хромосоми із заблокованим зчитуванням генетичної інформації інтенсивно зафарбовуються гістологічними барвниками, помітні в світловий мікроскоп і утворюють так званий **гетерохроматин**. Деспіралізовані ділянки хромосом не зафарбовуються і непомітні під світловим мікроскопом. Вони утворюють **еухроматин**. В еухроматинових ділянках хромосом розміщені гени, в яких закладена інформація, що реалізується в якийсь конкретний період життя клітини.

Співвідношення еухроматинових і гетерохроматинових ділянок хромосом визначають дрібнозернисто-нитчасту картину хроматину так званого **інтерфазного ядра**. Суттєвими особливостями інтерфазного ядра є переважна активність генів, які забезпечують протікання мітотичного циклу і збереження сталості закодованої в ДНК генетичної інформації. Вміст ДНК змінюється в межах, визначених мінімальною її кількістю після мітозу і максимально подвоєною перед подальшим поділом клітини.

В мітотичному циклі постійно знаходяться лише клітини рослини, що перебувають у періоді поділу свого життєвого циклу. Навіть такі клітини можуть призупиняти свій розвиток на стадії інтерфази, що спостерігається, наприклад, у точках росту рослин, які у стані спокою.

Суттєві зміни фізіологічного стану ядра і цілої клітини відбуваються при її переході в період розтягу і до функціонування у складі певної спеціалізованої тканини. Як правило, вихід клітини з мітотичного циклу відбувається після мітозу. Період розвитку клітини, в який вона вступає, позначають як **G<sub>0</sub>-період**. Він не відноситься до мітотичного циклу. Відбуваються суттєві зміни структури хроматину: блокуються ті його ділянки, які не містять генетичну інформацію, необхідну для виконання нею її безпосередніх функцій. При спостереженні за допомогою світлового мікроскопа це часто виявляється у переході дрібнозернистої структури хроматину у більш грубозернисту. В ядрі часто виникають великі грудки гетерохроматину, розміщені в оптично прозорій каріоплазмі. Структура хроматину і функції ядра в цей період життєвого циклу клітини і в інтерфазі мітотичного циклу не ідентичні. Тому ядро клітини, що входить до складу спеціалізованої тканини і виконує властиві їй функції, не пов'язані з клітинними поділами, називають **робочим ядром**.

Клітини тіла рослини, як правило, тотипотентні, тобто зберігають усю властиву виду генетичну інформацію і здатні за певних умов відновити свою здатність ділитися і навіть дати початок новому організму чи перетворитись на клітину будь-якої іншої його тканини. Для більшості клітин така можливість у природних умовах залишається лише потенційною, а при відмиранні протопласта в процесі спеціалізації втрачається ними повністю. Дуже часто клітини частково повертаються в G<sub>1</sub>-період мітотичного циклу, але подальший їхній розвиток істотно відхиляється від типового.

Спеціалізована клітина може періодично входити в S-період і, минаючи інші фази мітотичного циклу, повертатися в G<sub>1</sub>-період інтерфази. Завершення кожного з циклів після подвоєння молекул ДНК може супроводжуватись утворенням нових хромосом або цей процес випадає.

В першому випадку виникають клітини із збільшеним, поліплоїдним, набором хромосом. Процес збільшення числа хромосом в ядрі без втрати ним оболонки називають **ендомітозом**, а поліплоїдію, що при цьому виникає, **ендополіплоїдією**. Особливо часто ендополіплоїдія трапляється в клітинах запасуючих тканин і в клітинах з особливо активним обміном речовин: число хромосом в їхніх ядрах інколи в десятки, сотні і навіть у тисячі разів перевищує звичайне.

Якщо процес подвоєння ДНК не супроводжується утворенням нових хромосом, то виникають гігантські, так звані **політенні** хромосоми, складені великим числом (до кількох тисяч) паралельно розміщених нуклеопротейдних ниток. Політенні хромосоми також властиві фізіологічно дуже активним клітинам, часто трапляються в ядрах антипод і синергід зародкового мішка покритонасінних і в деяких інших типах клітин.

Якщо мітотичний цикл переривається в анафазі після руйнування ядерної оболонки, то хромосоми не розходяться, не відбувається цитокінез. У клітині виникає так зване **реституційне ядро** з поліплоїдним набором хромосом. Реституційні ядра виникають у процесі спеціалізації деяких клітин в пиляках тичинок, можуть бути отримані штучно за допомогою, наприклад, колхіцину. Ендомітоз і утворення реституційних ядер зумовлюють дуже поширене явище **соматичної поліплоїдії** – збільшення числа хромосом деяких клітин тіла рослини.

Під час поділу клітин розходження хромосом і утворення ядер може відбуватись, але цитокінез, тобто поділ клітини, випадає. Тоді виникають багатоядерні поліенергідні клітини

(гігантські клітини-молочники, деякі волокна і клітини пиляків тощо), а такий процес їхнього утворення називають **вільним ядерним поділом**. Фаза вільних ядерних поділів характерна, наприклад, для ранніх етапів розвитку зародків голонасінних, їхнього первинного ендосперму і вторинного ендосперму багатьох покритонасінних. Фаза вільного утворення ядер часто переходить у фазу вільного утворення клітин довкола ядер і клітинних стінок між ними.

Інколи під час патологічних процесів, а також старіння або перед відмиранням протопласта деяких клітин відбувається **амітоз**. Амітоз не супроводжується зникненням ядерної оболонки, спіралізацією хромосом, виникненням ахроматинового веретена. Ядро клітини ділиться шляхом перешнуровування, а дочірні ядра часто є нерівного розміру.

Відхилення в поділах клітин, що складають тіло рослини, бувають пов'язані з їхньою глибокою спеціалізацією. Вони можуть обмежувати різноманітність доступних клітині шляхів подальшого розвитку і тотипотентність клітин організму.

## 6.4. Мейоз

Особливим типом клітинних поділів, який в життєвому циклі клітин не може повторюватись циклічно, є мейоз. Він характерний лише для організмів, у яких відбувається статевий процес, і призначений компенсувати подвоєння хромосом, яке періодично повторюється в їхніх циклах відтворення після злиття статевих клітин.

**Мейоз**, або **редукційний поділ** – це механізм утворення з однієї диплоїдної клітини зазвичай чотирьох гаплоїдних. Типовий мейоз полягає у двох послідовних поділах клітини – **першому і другому поділах** мейозу, розділених фазою **інтер**

**кінезу.** Послідовність фаз мейотичних поділів в основних рисах збігається з послідовністю фаз мітозу.

Першому поділу мейозу властива профаза, в межах якої можливо, в свою чергу, виділити кілька досить чітко розмежованих фаз. У фазі **лептитени** (фаза тонких ниток) хромосоми спіралізуються і потовщуються до стану тонких, але добре помітних у світловий мікроскоп, хроматинових ниток, часом з виразними потовщеними ділянками – хромоцентрами. Між сестринськими хроматидами хромосом виникають так звані **латеральні елементи** – зв'язані з хроматидами рибонуклеопротеїдні комплекси. Однак двохроматидна структура кожної з хромосом у лептонемі під світловим мікроскопом непомітна.

В **зигонемі** однакові (гомологічні) двохроматидні хромосоми диплоїдного ядра починають кон'югувати, з'єднуватися в деяких точках. Кон'югація хромосом відбувається за допомогою їхніх латеральних елементів, між якими встановлюється зв'язок через ще один об'єднуючий рибонуклеопротеїд. З'єднання починається в окремих точках і продовжується від них у сторони, нагадуючи замикання застібки-змійки, так, що, судячи за розміщенням хромомер, однакові ділянки гомологічних хромосом опиняються точно одна навпроти одної.

В **пахітені** продовжується вкорочення і потовщення хромосом. Вони кон'югують по всій довжині, утворюючи **біваленти**, подвійна природа яких, однак, погано помітна. Латеральні елементи двох хромосом і з'єднуючий їх рибонуклеопротеїд утворюють так званий **синаптонемальний комплекс**. У цій фазі за участю спеціальних ферментів відбуваються множинні розриви хроматид з подальшою їхньою репарацією – з'єднанням кінців хроматид в місці розриву. Це з'єднання часто відбувається між фрагментами хроматид різних гомологічних хромосом. Між хроматидами виникають перехрестя, на цій фазі ще непомітні під мікроскопом.

**Диплонема** характеризується розпадом синаптонемальних комплексів і розходженням гомологічних хромосом. Хромосоми у місцях перехресного зшивання між хроматидами, мабуть, залишаються з'єднаними довше. Між гомологічними хромосомами залишаються точкові ділянки синаптонемальних комплексів, які об'єднують ділянки плечей у так звані **хіазми**. Із розходженням плечей хромосом, починаючи від центромер до теломерних ділянок, першими розриваються ближчі до центромер хіазми. Протягом диплонемі спостерігається так звана **терміналізація хіазм**. Щілина, що виникає між гомологічними хромосомами, лежить у площині редукційного розщеплення бівалента. В межах кожної гомологічної хромосоми відбувається розщеплення хроматид у площині, яку називають площиною екваційного поділу. Вона перпендикулярна площині редукційного поділу.

В **діакінезі** гомологічні хромосоми, об'єднані в біваленти кінцевими хіазмами, максимально спіралізуються і потовщуються, розміщуються чітко по периферії ядра. Поступово зникає ядерна оболонка і ядерце.

В метафазі першого мейотичного поділу біваленти розміщуються в екваторіальній площині клітини. Стає помітним ахроматинове веретено. З переходом клітини в анафазу першого мейотичного поділу відбувається розходження бівалентів, внаслідок чого остаточно розриваються хіазми так, що до полюсів розходяться двохроматидні гомологічні хромосоми. Телофаза першого поділу мейозу в багатьох випадках завершується утворенням ядерної оболонки, цитокінез відбувається не завжди. Коротка проміжна фаза між двома мейотичними поділами, інтеркінез, не відповідає повною мірою інтерфазі. Хромосоми залишаються сильніше спіралізованими і складені двома хроматидами, не відбувається синтез ДНК. Телофаза першого поділу мейозу і інтеркінез часто випадають із

мейотичного поділу і обидва ядра відразу вступають у другий мейотичний поділ.

Профаза другого поділу мейозу відповідає профазі мітозу, але дуже коротка або її може й не бути, якщо перший поділ не завершується телофазою. В подальшій метафазі чітко розрізняються дві хроматиди кожної хромосоми. В анафазі ці хроматиди розходяться до полюсів ахроматинового веретена. Телофаза завершується утворенням постмейотичних ядер з деспіралізованими хромосомами, оточених оболонками, і, як правило, цитокінезом.

Утворення клітинних стінок при мейозі може відбуватися **послідовно (сукцесивно)** після обидвох поділів. Тоді після першого з них виникає 2, а після другого – 4 гаплоїдні клітини. При **одночасному (симультанному)** утворенні перегородок перший мейотичний поділ не супроводжується цитокінезом і завершується утворенням однієї клітини з двома гаплоїдними ядрами. Після другого поділу одночасно закладаються стінки між чотирма гаплоїдними клітинами. Однак інколи цитокінез відбувається лише після першого поділу, і в результаті мейозу утворюються дві клітини з двома гаплоїдними ядрами. За повної відсутності цитокінезу після мейозу виникає одна клітина з чотирма гаплоїдними ядрами. Після будь-якого мейотичного поділу може відмирати одна з клітин або одне з ядер. Тому у вищих рослин мейоз може завершуватись утворенням менш ніж чотирьох клітин з гаплоїдними ядрами. Більш ніж чотири клітини після мейозу виникають лише у деяких нижчих рослин за рахунок додаткових мітотичних поділів гаплоїдних ядер або клітин.

Поділи мейозу відрізняються функціонально. Перший з них супроводжується зменшенням числа хромосом удвічі з утворенням гаплоїдних ядер, що містять двохроматидні хромосоми. Його називають **редукційним**. У другому мейотич-

ному поділі кожне з цих ядер дає початок двом новим з гаплоїдним числом однохроматидних хромосом. Його називають **екваційним**. У результаті мейозу не тільки виникають гаплоїдні клітини і зменшується число хромосом. У профазі першого мейотичного поділу відбувається перехресний обмін ділянками хроматид, який часто веде до перерозподілу генетичної інформації між хроматидами різних гомологічних хромосом, що в генетиці отримало назву **кросинговер**. Після першого поділу мейозу хроматиди однієї хромосоми не повністю ідентичні за генетичною інформацією, а всі чотири клітини після другого поділу, як правило, генетично різні. Мейоз, таким чином, на відміну від мітозу, забезпечує виникнення нових комбінацій генів у хромосомах, генетичну рекомбінацію.

## 6.5. Клітинна диференціація

Багатоклітинні рослини здатні в ряду послідовних поділів навіть однієї клітини та її похідних утворити всі різноманітні клітини, тканини і органи цілісного організму з усім багатством їхньої будови і функцій. Розміщення різних клітин в тканинах, тканин в органах, а органів у тілі рослини закономірне і впорядковане. Воно визначає просторову організацію тіла рослини. Саму різноякісність клітин організму, а також процес, який приводить до її становлення, називають **диференціацією** клітин. Диференціація клітин і становлення просторової організації тіла – дві основні складові частини становлення форми – **морфогенезу рослини**.

З диференціацією нерозривно пов'язана функціональна і структурна спеціалізація клітин. Потенційно більшість клітин рослини **тотипотентні**: володіючи повною і однаковою генетичною інформацією, здатні забезпечити реалізацію будь-яких рис будови і функцій, властивих іншим спеціалізованим клітинам. Незважаючи на тотипотентність, кожна клітина багатоклітинного

тіла рослини реалізує лише частину генетично закодованої інформації, структурно і функціонально **спеціалізована**. Кількісно оцінити ступінь спеціалізації важко. Тому більш спеціалізованими вважають такі клітини, у яких коло функцій більш обмежено або такі, властивості яких характерні для найменшої кількості інших типів клітин. Кожний крок у процесі диференціації **детермінує** (обмежує, визначає) можливості подальшої функціональної спеціалізації клітини. Оцінити ступінь детермінованості розвитку клітини також важко. Він тим більший, чим менше можливостей подальшої спеціалізації відкрито клітині і чим менша ймовірність її деспеціалізації.

Диференціація клітин – процес стадійний. Визначення напрямку спеціалізації клітини не відразу позначається на її будові і функціях. Початковий етап диференціації, коли доля клітини вже визначена, часто не супроводжується видимим проявом характерних рис спеціалізації, пов'язаний з **детермінацією**. Детермінація клітин відрізняється за ступенем: вона може передбачати багатоваріантність подальших шляхів спеціалізації або обмежену навіть одним варіантом спеціалізацію. Детермінація може бути остаточною або може змінюватися. Видимі фази диференціації називають **фазами дозрівання**, спеціалізації або власне диференціації клітин.

Одними з найбільш спеціалізованих, для прикладу, треба вважати провідні клітини лубу покритонасінних, які транспортують у рослині органічні речовини. Вони втрачають у процесі диференціації ядро, процеси їхньої життєдіяльності забезпечують спеціалізовані сусідні клітини-супутники із збереженими ядрами. Такі спеціалізовані без'ядерні клітини практично здатні виконувати лише провідну функцію, абсолютно детерміновані в своєму розвитку, повністю втратили тотипотентність з іншими клітинами рослини. Одні з найменш спеціалізованих – клітини паренхіми, яка складає основну масу корової частини

молодого надземного стебла багатьох рослин. Вони можуть здійснювати фотосинтез, проводити воду і розчинені в ній органічні і неорганічні сполуки, запасати поживні речовини та виконувати інші функції, звичайно, менш ефективно, ніж клітини тканин, які спеціалізовані на будь-якій із цих функцій. Клітини корової паренхіми дуже сильно детерміновані в своєму розвитку, але можуть, наприклад, відновлювати здатність до активних поділів і, зберігаючи тотипотентність, давати початок клітинам інших спеціалізованих тканин – твірних, захисних та інших.

Слабо детерміновані в своєму розвитку, зазвичай здатні до активних поділів клітини рослин часто називають ембріональними. Ними складені молоді зародки рослин, точки росту пагона і кореня, органи рослини на самих ранніх стадіях їхнього розвитку. У процесі розвитку органів рослини осередки ембріональних клітин часто залишаються серед вузькоспеціалізованих тканин або виникають наново з їхніх клітин при ушкодженні рослини, а інколи і в процесі нормального розвитку. Диференціація клітин, таким чином, може супроводжуватись як зростанням детермінованості їхнього розвитку і функціональної спеціалізації, так і деспеціалізацією та зменшенням детермінованості розвитку, що часто називають **ембріоналізацією**.

Диференціація клітин і їхнє закономірне розміщення в тілі рослини – наслідок диференціальної активності генів. Механізми, які визначають диференціальну активність генів і регулюють морфогенез, до кінця нез'ясовані. Основна проблема полягає в тому, що ж примушує від початку однакові клітини вибірково і закономірно реалізовувати лише частину генетичної інформації, яка міститься в їхніх ядрах.

З точки зору генетики, морфогенез – це послідовна реалізація клітинами певних генетичних програм. Їхнє здійснення передбачає певні механізми регуляції активності генів, їхню послідовну активацію і відключення. Перехід від виконання

клітиною однієї програми до реалізації іншої генетично недетермінований або детермінований частково, якщо в процесі диференціації не змінюється спадкова інформація: виконання певної послідовності генетичних програм лише обмежує можливість вибору, каналізує його. Вибір клітиною визначеного ланцюга генетичних програм розвитку зумовлений складною взаємодією як зовнішніх (напрямок дії сили тяжіння, променів світла тощо), так і внутрішніх (механічні впливи сусідніх клітин, існування в тілі рослини градієнтів концентрації різних, у тому числі і регуляторних, речовин тощо) факторів.

Одним із важливих механізмів переключення генетичних програм розвитку є **диференціальний**, або **нерівний**, поділ клітин. Він передбачає полярне розміщення компонентів їхньої цитоплазми. В результаті поділу такої клітини ядра опиняються в різному цитоплазматичному оточенні і починають виконувати різні генетичні програми. Поляризацію клітин можуть визначати як зовнішні фактори середовища (зигота водорості фукуса), так і фактори, що визначаються положенням клітини в багатоклітинному тілі. Так, клітини в точках росту рослин поляризовані вже внаслідок свого положення. Диференціальні поділи спостерігаються як у точках росту рослини, так і при утворенні клітин, що розвивають кореневі волоски або дають початок замикаючим клітинам продихів.

Визначення програми подальшого розвитку конкретної клітини оточуючими різноманітне за формами. В деяких випадках простежується стимуляція клітинами певного типу реалізації такої самої генетичної програми в розвитку сусідніх клітин. Наприклад, камбій здатний стимулювати клітинні поділи і утворення камбію в оточуючих паренхімних тканинах. Зростання підщепи і прищепи при щепленнях супроводжується утворенням провідних клітин у раневій тканині під впливом провідних тканин підщепи і прищепи. Але дуже поширена стимуляція роз-

витку в іншому напрямку. Так, у коренях сусідство із провідною клітиною деревини зумовлює розвиток клітин ендодерми в пропускні клітини. Часто спостерігається ефект стримування подібного типу розвитку з боку деяких клітин у сусідніх з ними. Клітини шкірочки дводольних, з яких розвиваються продихи і волоски, часто не дають розвиватись в найближчому оточенні подібним клітинам. У результаті продихи і волоски в зрілій шкірочці розміщені на певній мінімальній відстані. Вплив клітин на сусідні пов'язують із поширенням ними специфічних інгібуючих сполук, концентрація яких падає з відстанню. Однак природа останніх не завжди відома.

В багатоклітинному тілі рослини доля окремої клітини визначається взаємодією внутрішніх механізмів, що регулюють її розвиток, різнонаправленими впливами оточуючих клітин і факторами зовнішнього середовища. Так, при інтенсивному поділі камбію виникають ряди з багатьох слабо диференційованих клітин. Яка з них залишиться власне клітиною камбію, а які спеціалізуються в клітини провідних тканин визначає вплив прилеглих клітин деревини і лубу. Потенційну здатність клітини з точки росту кореня або стебла до необмежених поділів визначає її просторове розміщення. При пошкодженні такої клітини її місце займає сусідня. Складність взаємодії різних чинників морфогенезу і невизначеність природи морфогенетичних сигналів змушує користуватися в процесі вивчення диференціації клітин і органів рослини абстрактною концепцією морфогенетичних полів, "напруженість" яких змінюється з відстанню від можливого джерела. В останні роки можливість застосування концепції морфогенетичних полів підтвердили дослідження градієнтів концентрації регуляторів росту рослин – фітогормонів.

Процес диференціації клітини, набування нею відмінних від інших клітин рис і властивостей відбувається в її життєвому циклі. Процеси детермінації розвитку і спеціалізації, звичайно,

протікають у клітин різних типів дуже своєрідно як за темпами і глибиною, так і за напрямком. Доцільно описати лише саму узагальнену схему узгодженого перебігу цих процесів у життєвому циклі усередненої клітини. В органах рослин, які нарастають за допомогою верхівкових точок росту (стебло пагона, корінь), нерухомі клітини утворюють часто добре помітні повздовжні ряди. В цих рядах фаза розвитку послідовно розміщених членів від початку ряду (в точці росту) до його основи (в зрілій частині органа) відповідає фазі життєвого циклу кожної окремої клітини ряду на відмінних за часом фазах її диференціації. Такі послідовні ряди клітин можуть слугувати своєрідною біологічною шкалою часу для опису процесу клітинної диференціації і пов'язаних з ним явищ.

На початку ряду клітин в стані диференціації в точці росту органа розміщені своєрідні ініціальні клітини. Спеціалізація цих клітин полягає у нечастих, але потенційно необмежених в часі, майже виключно диференціальних поділах з утворенням двох похідних клітин. Одна з них відтворює ініціальну, а друга разом із своїми похідними здатна лише до обмеженої кількості поділів, будує певну частину тіла рослини. Отже, ступінь детермінованості розвитку ініціальної клітини дуже високий. Відмінність багатьох ініціальних клітин від сусідніх за формою, розміром і будовою визначає, разом з функціональною спеціалізацією, певний рівень їх диференціації. Цей рівень досягається при виділенні ініціальних клітин в онтогенезі рослини, часто ще серед клітин передзародка.

Найближчі похідні ініціальної клітини вступають у фазу інтенсивних поділів. Детермінованість їхнього розвитку часто знижується, оскільки його багатоваріантність збільшується порівняно з ініціальними клітинами. В процесі поділів детермінованість подальшого розвитку клітини зростає, а кількість його можливих варіантів зменшується. Спеціалізація клітин у

фазі поділу мінімальна. Вона навіть дещо зменшується порівняно з ініціальними клітинами і лише дещо зростає в кінці фази. Ступінь видимої диференціації лише незначно зростає.

В фазі розтягу детермінація розвитку клітини зазвичай завершується і надалі в її життєвому циклі залишається майже сталою. Це не виключає багатоваріантності подальшого розвитку, але кількість його варіантів мінімальна. Процес диференціації клітин у цій фазі найбільш інтенсивний, а сам ріст клітини є його найяскравішим і легко помітним проявом. Одночасно зростає і спеціалізація клітин. Наприкінці періоду росту шляхом розтягнення клітини майже повністю диференціюються – досягають властивого їм розміру і набувають специфічну для них форму.

Після досягнення остаточного розміру і припинення поділів у фазі існування клітини в складі конкретної тканини процес її розвитку не завершується. Його детермінованість вже не змінюється або змінюється мало, або зростає, особливо в кінці циклу з поглибленням спеціалізації клітин і часто незворотними змінами в ядрі. Зростає функціональна спеціалізація саме в період так званого дозрівання, коли остаточно формуються характерні для даного типу клітини органели і структура оболонки. Диференціація клітин на початку фази збільшується, але це є, в основному, продовженням тенденцій, закладених у фазі розтягу.

В кінці життєвого циклу клітини співвідношення процесів детермінації, спеціалізації і диференціації залежить від способу завершення циклу. При старінні і відмиранні клітини немає сенсу говорити про ці процеси, якщо відмирання протопласта не пов'язане з нормальною крайньою її спеціалізацією. Якщо клітина знову починає ділитися і переходить у вторинний цикл розвитку, то тут можливі два основних варіанти. По-перше, перехід до нового циклу розвитку може супроводжуватися деспеціалізацією клітини, зниженням детермінованості її розвитку внаслідок зростання його поліваріантності. Це від-

бувається при формуванні ініціальних клітин нових точок росту кореня і пагона і зон вторинного росту. По-друге, нові поділи можуть вести до зростання спеціалізації клітин і детермінованості їхнього розвитку. Це можна простежити при виникненні зачатків листків і багатоклітинних виростів поверхні тіла (шипів, залозок та ін.). В нормальному розвитку дедиференціація неможлива, оскільки навіть виникнення нових ініціальних клітин є процесом їхньої диференціації.

Особливість паталогічної, в тому числі регенераційної, активації клітинних поділів полягає в тому, що тут часто відбувається повна або часткова дедиференціація клітин. Під час вкорінення живців і щепленні в місці зрізу, при введенні клітин у культуру на штучних середовищах спостерігається втрата клітинами рис їхньої спеціалізації і детермінованості їхнього розвитку. Утворюється більш-менш однорідна маса недиференційованих клітин, так званий **калус**, в якому пізніше можлива диференціація клітин різних типів, у тому числі і ініціальних. Дедиференціація пов'язана з виходом клітин із природних програм морфогенезу. Але навіть паталогічні регенераційні процеси не завжди супроводжуються дедиференціацією, оскільки в них можуть бути використані і програми природного розвитку.

Клітина в багатоклітинному тілі рослини є основною і елементарною одиницею будови, найменшим носієм фізіологічних функцій. Одночасно весь її життєвий цикл визначається місцем клітини в складі тканини і органа, цілісного організму. Клітини в його межах утворюють системи різного рівня організації. Сам організм розвивається і взаємодіє з оточуючим середовищем не просто як зібрання автономних зчеплених клітин і навіть не як держава співпрацюючих клітин, а як цілісна система, клітинна організація якої служить основою диференціації його частин і інтенсифікації його функцій.

## СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

1. Атабекова А.И., Устинова Е.И. Цитология растений. – М.: Агропромиздат, 1987. – 246 с.
2. Атлас ультраструктуры растительных клеток / Под ред. М.Ф.Даниловой и Г.М.Козубова. – Петрозаводск: Карелия, 1972. – 296 с.
3. Атлас ультраструктуры растительных тканей / Под ред. М.Ф.Даниловой и Г.М.Козубова. – Петрозаводск: Карелия, 1980. – 456 с.
4. Брайон О.В., Чикаленко В.Г. Анатомія рослин. – К.: Вища школа, 1992. – 272 с.
5. Васильев А.Е. и др. Ботаника. Морфология и анатомия растений. – М.: Просвещение, 1988. – 480 с.
6. Курсанов Л.И. и др. Ботаника.-Т.1. Анатомия и морфология растений. – М.: Просвещение, 1966. – 422 с.
7. Раздорский В.Ф. Анатомия растений. – М.: Советская наука, 1949. – 524 с.
8. Эзау К. Анатомия семенных растений: В 2-х кн. – М.: Мир, 1980. – 558 с.
9. Kausmann B., Schiewer U. Funktionelle Morphologie und Anatomie der Pflanzen. – Jena: Fischer, 1989. – 465 S.
10. Lehrbuch der Botanik / Begr. von E.Strasburger, F.Noll, H.Schenk. – 32. Aufl. / Neubearb. Von D. von Denffer, H.Ziegler, F.Ehrendorfer, A.Bresinsky. – Jena: Fischer, 1983. – 1164 S.

## ЗМІСТ

ВСТУП .....	3
Розділ 1	
КОРОТКА ІСТОРІЯ ВИВЧЕННЯ КЛІТИНИ РОСЛИН .....	4
Розділ 2	
МІКРОСТРУКТУРНА ОРГАНІЗАЦІЯ КЛІТИНИ РОСЛИН .....	6
Розділ 3	
ПРОТОПЛАСТ .....	10
3.1. Хімічний склад .....	10
3.2. Біологічні мембрани .....	18
3.3. Гіалоплазма .....	22
3.4. Одномембранні органели .....	24
3.5. Двомембранні органели .....	30
3.6. Немембранні органели .....	43
Розділ 4	
КЛІТИННА ОБОЛОНКА .....	46
4.1. Хімічний склад і ультраструктура .....	46
4.2. Ріст і вікові зміни .....	56
4.3. З'єднання клітин .....	62
Розділ 5	
ЗАПАСНІ ПОЖИВНІ РЕЧОВИНИ І ВКЛЮЧЕННЯ .....	59
Розділ 6	
ЖИТТЄВИЙ ЦИКЛ КЛІТИНИ .....	81
6.1. Періодизація розвитку клітини .....	81
6.2. Мітоз .....	85

6.3. Мітотичний цикл .....	92
6.4. Мейоз .....	96
6.5. Клітинна диференціація .....	100
СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ .....	108

Навчальне видання

Сергій Олександрович Волгін, Андрій Іванович Прокопів

Морфологія і анатомія вищих рослин.  
Частина 1. Клітина рослин

Навчальний посібник

Підписано до друку . Формат 60x84/16.

Папір друк. № 3. Друк ризогр.

Умовн. друк. арк. 5. Тираж 300. Зам. .

Видавничий центр Львівського національного університету  
імені Івана Франка.

79000, Львів, вул. Дорошенка, 41