

А.И. Атабекова

Цитология растений

**Москва
«Книга по Требованию»**

УДК 57
ББК 28
А11

А11 **А.И. Атабекова**
Цитология растений / А.И. Атабекова – М.: Книга по Требованию, 2024. – 246 с.

ISBN 978-5-458-27071-7

На примере сельскохозяйственных культур дано общее понятие о растительной клетке, ее строении, роли отдельных структур в делении. Рассказано о полиплоидии, микро- и макроспорогенезе, развитии мужского и женского гаметофитов, оплодотворении и эмбриогенезе. В 4-м издании (3-е в 1980 г.) материал переработан и дополнен новыми материалами, обобщающими последние достижения цитологии. Книга предназначена для студентов высших учебных заведений по специальности «Агрономия».

ISBN 978-5-458-27071-7

© Издание на русском языке, оформление
«YOYO Media», 2024
© Издание на русском языке, оцифровка,
«Книга по Требованию», 2024

Эта книга является репринтом оригинала, который мы создали специально для Вас, используя запатентованные технологии производства репринтных книг и печати по требованию.

Сначала мы отсканировали каждую страницу оригинала этой редкой книги на профессиональном оборудовании. Затем с помощью специально разработанных программ мы произвели очистку изображения от пятен, клякс, перегибов и попытались отбелить и выровнять каждую страницу книги. К сожалению, некоторые страницы нельзя вернуть в изначальное состояние, и если их было трудно читать в оригинале, то даже при цифровой реставрации их невозможно улучшить.

Разумеется, автоматизированная программная обработка репринтных книг – не самое лучшее решение для восстановления текста в его первоизданном виде, однако, наша цель – вернуть читателю точную копию книги, которой может быть несколько веков.

Поэтому мы предупреждаем о возможных погрешностях восстановленного репринтного издания. В издании могут отсутствовать одна или несколько страниц текста, могут встретиться невыводимые пятна и кляксы, надписи на полях или подчеркивания в тексте, нечитаемые фрагменты текста или загибы страниц. Покупать или не покупать подобные издания – решать Вам, мы же делаем все возможное, чтобы редкие и ценные книги, еще недавно утраченные и несправедливо забытые, вновь стали доступными для всех читателей.

время как они своими исследованиями лишь завершили ее обоснование. Кроме того, несовершенства техники того времени мешали формированию подлинных представлений о структуре клетки. Так, оставалась недооцененной роль цитоплазмы, хотя разными исследователями уже были открыты и описаны клеточное ядро, хлорофилловые и крахмальные зерна и кристаллы оксалата кальция. В истории становления клеточной теории почетная роль принадлежит русскому ботанику Павлу Федоровичу Горянину, сформулировавшему принцип, согласно которому клетка — универсальная модель организации живых существ. Им же в 1834 г. было четко сформулировано положение о клеточном строении всего живого. Он — автор многих учебников, из которых наибольший интерес представляет книга «Начальные основы ботаники» (1827).



Рудольф Вирхов (1821—1902).

Однако наивысшим этапом в развитии клеточной теории являются труды Рудольфа Вирхова, пересмотревшего клеточную теорию и заменившего представление о цитогенезе законом: «*Omnis cellula e cellula*» (каждая клетка из клетки). Впоследствии теория Вирхова (1859), так называемая клеточная патология, сыграла большую роль в развитии цитологии, способствуя сближению этой науки с медициной.

Последняя треть XIX в. ознаменовалась крупнейшими открытиями в области цитологической науки: в растительной клетке были обнаружены особые внутриклеточные структуры — хромосомы, а также описаны способы деления ядра. Тогда же зоологи Шнейдер (1873) и Бючли (1874) наблюдали картину деления ядра в животных клетках (черви), но не сумели обобщить и оценить виденного ими явления. Эти интересные открытия были сделаны русским ученым И. Д. Чистяковым в 1874 г. Со времени выхода в свет его классического труда о структуре и делении ядра растительной клетки началось развитие цитологии в России. В 1875 г. Э. Страсбургером также было детально описано деление ядра оплодотворенной яйцеклетки. Им же были предложены термины: «профаза», «метафаза», «анафаза», «гаплоидное» и «диплоидное» число хромосом.

Непрямое деление ядра — мейоз при образовании половых клеток у растений впервые наблюдали Э. Страсбургер (1883—1888), Л. Гиньяр (1889) и В. П. Беляев (1892—1901).



Сергей Гаврилович Навашин
(1857—1930).



Лидия Петровна Бреславец
(1882—1967).

Открытие в 1896 г. выдающимся русским ученым Сергеем Гавриловичем Навашиним двойного оплодотворения у покрытосеменных растений положило начало новой эре исследований в биологической науке. С. Г. Навашин является также основателем науки о ядре — *кариологии*.

Исследования XX в. принесли громадные успехи цитологической науке, чему способствовали усовершенствования в области микроскопии, в частности в конструкции новых микроскопов.

Плеяде русских ученых принадлежит заслуга в изучении морфологии и чисел хромосом у многих видов, родов и семейств растений (труды С. Г. Навашина, М. С. Навашина, Г. А. Левитского, Л. Н. Делано и др.), что сыграло весьма существенную роль при решении филогенетических и генетических проблем.

В 1930 г. была опубликована книга Л. П. Бреславец «Введение в цитологию» — первое отечественное учебное пособие по цитологии, на котором воспитывались многие поколения советских цитологов. К этому времени в развитии цитологии наступил резкий перелом: вместо отдельного изучения структуры и функций клетки их стали исследовать в совокупности.

Клеточная теория, блестяще трактующая единство органического мира и историческое его развитие, получила всеобщее признание, послужила мощным толчком к дальнейшему усовершенствованию различных отраслей биологии. Современная цитология тесно связана с целым рядом других биологических

наук, например ботаникой, генетикой, селекцией, молекулярной биологией, физиологией, микробиологией, вирусологией, а также биохимией и биофизикой.

Результаты работ, проводимых в нашей стране и за рубежом, показали значительную эффективность цитологических и эмбриологических исследований при решении основных теоретических проблем биологии, а также практических задач, стоящих перед сельским хозяйством, медициной, пищевой промышленностью.

На современном этапе развития научно-технического прогресса цитологические и эмбриологические методы стали важными элементами познания живых объектов. Необходимость развития этих исследований сформулирована в решениях XXVII съезда КПСС. Цитология стала составной частью программы «Биотехнология», направленной на разработку новых методов управления жизнедеятельностью и наследственностью живых организмов, создание новых высокоорганизованных форм растений, животных, микроорганизмов.

Цитологические исследования полностью связаны с применением микроскопа, а также с использованием многочисленных приемов препаративной и аналитической химии и биофизики.

Основным прибором цитологических исследований является *световой микроскоп*, до сих пор не утративший своего значения при изучении клетки. Существуют самые разнообразные модели световых микроскопов. Для каждого способа микроскопирования необходимы свои методы приготовления препаратов. При изучении клетки под световым микроскопом многие ее структурные компоненты остаются незамеченными. Кроме того, при этом методе исследования живую клетку приходится обычно фиксировать (умерщвлять), дифференцированно ее окрашивать для выделения отдельных структур, что позволяет получить постоянные препараты хорошего качества, на которых отчетливо видно строение растительной клетки. Однако в некоторых случаях фиксирующие агенты (спирт, кислоты, формалин, соли металлов) и красители могут исказить истинную картину клеточной структуры, заменив ее артефактами (структуры, созданные фиксирующим веществом). В этом случае наряду с постоянными препаратами следует параллельно изучать живые клетки. Последние чаще всего окрашивают: нейтральными красителями — цитоплазму, янусом зеленым — митохондрии, метиленовым синим — комплекс Гольджи. Используют и некоторые другие красители, сравнительно легко проникающие в живые клетки.

Для изучения строения живой клетки были созданы специальные микроскопы *фазово-контрастный*, *интерференционный*, *поляризационный* и *люминесцентный*.

Фазово-контрастный метод основан на том, что различные участки прозрачного препарата отличаются друг от друга по показателю преломления. В результате происходит смещение

фаз, приводящее к изменению яркости и контрастности изображения. Этот метод открывает перед цитологами широкие возможности в познании живых клеток, их органелл и всевозможных включений в неповрежденном виде. Интерференционная микроскопия также основана на получении контрастного изображения неокрашенной живой клетки. Ее проводят на специальных микроскопах, приспособленных к этим исследованиям. При поляризационной микроскопии используют способность некоторых структур преломлять поляризованный свет, что связано с определенной ориентацией молекул и способностью двойного лучепреломления (анизотропные структуры). С помощью поляризационного микроскопа определяют ориентировку частиц в клетках, обнаруживают структуры с двойным лучепреломлением, наблюдают над молекулярной организацией различных зон клетки.

С помощью люминесцентного микроскопа также изучают живые, нефиксированные клетки. Люминесценцией называется свечение объекта в результате поглощения световой энергии, вызываемое ультрафиолетовыми, а также синими и фиолетовыми лучами. Многие клеточные структуры обладают способностью к собственной (первичной) люминесценции. Так, хлорофилл, содержащийся в хлоропластах растительных клеток, обладает ярко-красной люминесценцией; довольно отчетливое свечение имеется у витаминов А и В, а также некоторых бактерий.

Однако большинство клеточных веществ способно к свечению лишь после обработки их специальными красителями (вторичная люминесценция). К таким красителям относятся акридин оранжевый, барбаринсульфат, флоксин, флуоресцин и др. Многие из этих красителей способны избирательно окрашивать отдельные клеточные структуры, что помогает их изучению. Так, акридин оранжевый при известных условиях окрашивает ДНК в зеленый, а РНК в оранжевый цвет, что широко используется при определении локализации нуклеиновых кислот в растительных и животных клетках. Люминесцентный метод дает возможность изготовить контрастные препараты, удобные для изучения, а также определять функциональное состояние отдельных клеток.

Изучение клеточных структур на молекулярном уровне при помощи электронного микроскопа проводят на предварительно фиксированных и подготовленных препаратах. Их рассматривают на световом экране или фотографируют.

Современные методы исследований обуславливают взаимосвязь между структурой и функцией, структурой и обменом, что приводит к полному смыканию морфологии с биохимией и физиологией клетки. Так, в наше время широко распространены разные методы определения химического состава и химической динамики клеток.

С помощью цитологических методов исследования производят всевозможные анализы основных клеточных структур, нуклеиновых кислот, углеводов, ферментов и т. п. При исследовании функционального состояния клеток выявляют роль клеточных структур в процессе метаболизма в онтогенезе. Успешному изучению отдельных клеточных органелл — ядра, хромосом, пластид, митохондрий, рибосом и др. — во многом способствует метод фракционного центрифугирования.

Химический состав клетки можно определить и на основе ее физических особенностей, в частности по избирательному поглощению молекулами ультрафиолетовых, инфракрасных, а также рентгеновских лучей. Спектральное определение химического состава клеток, или так называемый метод *цитофотометрии*, позволяет установить не только качественное, но и количественное соотношение внутриклеточных структур.

Во многих лабораториях при решении различных цитологических проблем используют свойства меченых радиоактивных изотопов, например фосфора (^{32}P), железа (^{59}Fe), серы (^{35}S), углерода (^{14}C) и др. Сочетание цитофотометрии с методом *радиоавтографии* дает возможность определить локализацию веществ не только в самих клетках, но и в отдельных ее органеллах. С применением комплексных методов — радиоавтографии, цитофотометрии и электронной микроскопии — были получены весьма ценные данные о метаболической активности, месте синтеза и перемещении пластических веществ клетки.

В современной цитологии применяют различные химические ультрамикрометоды изучения одиночных клеток при их культуре в искусственных условиях для определения газообмена, минерального состава, ферментов и т. п.; с помощью *микрохирургии* производят операции по извлечению и трансплантации ядра из одной клетки в другую. Для экспериментальных целей при изучении чувствительности клеточных ядер и цитоплазмы используют микроманипуляторы самой различной конструкции.

Среди современных приемов исследования особое место занимают *методы культуры клеток и тканей*. Разработан комплекс экспериментальных методов, позволяющих поддерживать рост и размножение растительных клеток, изолированных из растений и помещенных для выращивания на специальные стерильные питательные среды. В этих условиях клетки утрачивают признаки, характерные для той ткани, из которой они были взяты, и в дальнейшем ведут себя как независимые одноклеточные организмы. При выращивании на твердой питательной среде размножающиеся клетки формируют видимые простым глазом колонии (культура ткани, или каллюс), а при выращивании в жидкой питательной среде возникает суспензия, состоящая из одиночных клеток и различных по числу клеток агрегатов (культура клеток). Это состояние неорганизованного роста и размножения клеток можно поддерживать в течение

многих лет. Меняя состав фитогормонов в среде, можно индуцировать формообразование в культуре ткани и осуществлять регенерацию целого растения. Все эти приемы позволяют изучать поведение растительных клеток на организменном и одноклеточном уровнях, а также при переходе от дифференцированного состояния к недифференцированному росту и при регенерации целого растения.

Разработаны приемы освобождения растительных клеток от твердых клеточных оболочек для получения культуры изолированных протопластов, отграниченных от окружающей среды одной только плазмалеммой. Изолированные протопласты получают в результате комбинированного действия ряда ферментов (пектиназы и целлулазы), которые гидролизуют клеточные оболочки. В результате возникает возможность более детального изучения внутреннего строения клетки. Культивирование протопластов приводит в дальнейшем к ресинтезу клеточных стенок и образованию обычной культуры клеток, из которой затем можно вновь регенерировать целое растение. Изолированные протопласты представляют также большой научный и практический интерес, поскольку, изменяя соответствующим образом состав питательной среды, можно стимулировать их слияние друг с другом, осуществляя таким образом процесс так называемой соматической (неполовой) гибридизации растительных клеток. Культивируемые затем в определенных условиях гибридные протопласты могут дать начало новому растению с признаками, унаследованными от обоих родителей. Соматическая гибридизация может применяться во всех случаях, когда получение гибридов обычным (половым) путем невозможно из-за ряда физиологических или цитогенетических барьеров между растениями, например при отдаленной гибридизации.

Клеточное строение, характерное для всех растительных и животных организмов, обусловлено деятельностью клеток, составляющих единое целое. Основные свойства живой материи — это обмен веществ, рост, раздражимость, саморепродукция, наследственность, изменчивость и т. п. — осуществляются на уровне клетки. Несмотря на различия в структуре и функциях клеток отдельных организмов, имеются некоторые общие особенности, присущие всем клеткам, они и являются основным предметом цитологических исследований.

В многоклеточных растительных и животных организмах существует физиологическое разграничение функций, определяющее специализацию клеток различных тканей. Но при этом каждая клетка несет полную генетическую информацию, которая находится либо в активном, либо в репрессированном виде. Отсюда возникла возможность выращивания полноценного растения лишь из одной единственной соматической клетки. Развитие и специализация клеток многоклеточного растения — результат последовательного избирательного включения различ-

ных участков хромосом. Этот сложный процесс называется *дифференцировкой* клеток.

Возникновение в процессе эволюции многоклеточности открыло широкие перспективы для приспособления организмов к различным условиям внешней среды. Чем выше растение в эволюционном отношении, тем совершеннее в нем процесс специализации клеток.

Клеткам высших растений, кроме способности к превращению солнечной энергии и размножению путем саморепродукции, свойственны другие особенности, благодаря которым они оказываются приспособленными к той сложной и согласованной деятельности, какой является жизнь многоклеточного организма.

Многоклеточное растение возникает из одной оплодотворенной яйцеклетки. Следовательно, клетка — особая единица, обладающая всеми свойствами живого и передающая их из поколения в поколение. Условно называя клетку единицей, не следует забывать, что она характеризуется весьма сложной химической и структурной организацией. Между растительными и животными организмами существует глубокое принципиальное различие, связанное с особенностями их клеточной структуры. Так, зеленые растения благодаря хлоропластам могут поглощать солнечную энергию, превращать ее в химическую и запасать в виде углеводов и в макроэргических связях молекул *аденозинтрифосфорной кислоты* (АТФ), к чему не приспособлены клетки животных.

Синтезирующиеся в клетках зеленых частей растений углеводы, жиры и белки не могут быть непосредственно использованы для клеточных процессов. В результате распада этих веществ высвобождается энергия, которая также запасается в виде АТФ. Впоследствии эта энергия и значительная часть низкомолекулярных продуктов расщепления углеводов, жиров и белков служат для синтеза новых углеводов, жиров и белков. При этом молекула АТФ переносит полученную за счет солнечного света свободную энергию от центров дыхания или фотосинтеза во все части клеток, обеспечивая течение процессов, связанных с ее потреблением.

С помощью электронной микроскопии установлено существование двух основных типов клеточной организации. К наиболее примитивному типу — *прокариотическому* (доядерному) относятся клетки бактерий и синезеленых водорослей, не имеющие клеточного ядра, к более совершенному — *эукариотическому* (ядерному) — клетки всех остальных одноклеточных и многоклеточных растений, животных и человека. Они содержат сложное ядро, отграниченное от цитоплазмы ядерной оболочкой.

Прокариоты отличаются от эукариот небольшими размерами (0,5—3 мкм) и более простой организацией. Протопласт этих клеток заключен в плазматическую мембрану (плазмалем-

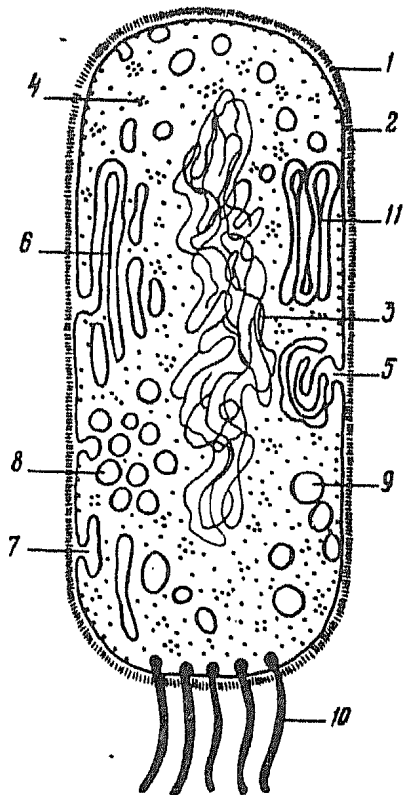


Рис. 1. Комбинированная схема прокариотической клетки:

1 — клеточная стенка, 2 — плазматическая мембрана, 3 — ДНК в зоне нуклеоида, 4 — полирибосомы цитоплазмы, 5 — лизосома, 6 — ламеллярные структуры, 7 — впячивания плазматической мембраны, 8 — хроматофоры, 9 — вакуоли с включениями, 10 — жгутики, 11 — пластинчатые тилакоиды. По Ченцову.

ма), обычно покрытую клеточной стенкой. Мембранные системы прокариотической клетки весьма слабо выражены (за исключением некоторых бактерий и синезеленых водорослей) и развиваются за счет плазматических мембран (рис. 1). Цитоплазма прокариотической клетки богаче рибосомами, расположенными в ее наружном слое. Однако основное отличие в строении клеток прокариот и эукариот — организация их генетического аппарата. Роль ядра у прокариот выполняет *нуклеоид*. Эта структура состоит из одиночной кольцевой молекулы *дезоксирибонуклеиновой кислоты*

(ДНК), практически лишенной белков, у бактерий она носит название *генофор*, т. е. носитель генов. Нуклеоид не отделен мембраной от цитоплазмы. Размножение бактерий происходит исключительно путем деления исходной клетки, которому предшествует редупликация генетического материала, распределяемого с помощью особого механизма между двумя дочерними клетками.

В пределах эукариотического типа клетки растений и животных по своей структуре отличаются друг от друга гораздо меньше, чем клетки прокариот от клеток эукариот. Различия между клетками прокариотических и эукариотических организмов настолько разительны, что возникает предположение о том, что переход от одного типа клеточной организации к другому является определенным этапом в ходе эволюции живой природы.

Для всех эукариот характерны отграниченные мембранные органеллы — ядро, митохондрии и лизосомы, а также сильно развитая система внутриклеточных мембран — эндоплазматическая сеть и аппарат Гольджи. Цитоплазма эукариотических клеток способна к движению, а ядра их содержат ядрышки и хромосомы, состоящие из ДНК и гистонов (рис. 2). Молекулы ДНК эукариот в отличие от ДНК прокариот полирепликантные и линейные.

Для эукариотических клеток характерно наличие ядерной оболочки, состоящей из липопротеидных мембран с полинуклеарным пространством между ними. В оболочке имеются спе-

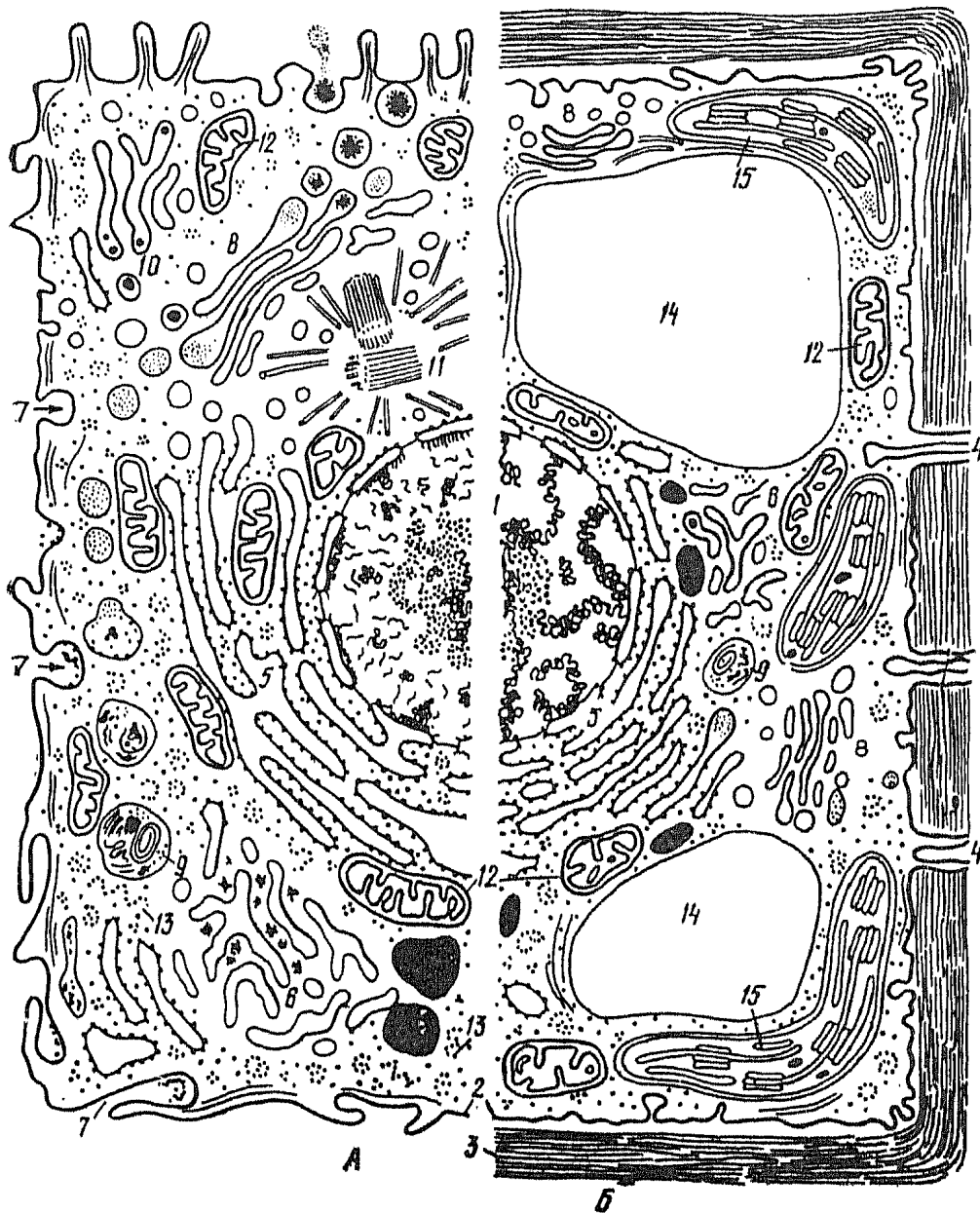


Рис. 2. Комбинированная схема строения эукариотической клетки.

А — клетка животного происхождения; Б — растительная клетка: 1 — ядро с хроматином и ядрышком, 2 — плазматическая мембрана, 3 — клеточная стенка, 4 — плазмодесмы, 5 — гранулярная эндоплазматическая сеть; 6 — гладкая эндоплазматическая сеть, 7 — пиноцитозная вакуоль, 8 — аппарат Гольджи, 9 — лизосома, 10 — жировые включения в гладкой эндоплазматической сети, 11 — центриоль и микротрубочки центросферы, 12 — митохондрия, 13 — полирибосомы гиалоплазмы, 14 — центральная вакуоль, 15 — хлоропласт. По Ченцову.

циальные структурные образования — поры, через которые происходит сообщение ядерного вещества с гиалоплазмой.

Общее строение клеток различных организмов, отмеченное еще Т. Шваном (1839), было научно обосновано в 1920 г. академиком Н. И. Вавиловым в открытом им законе гомологических рядов в наследственной изменчивости.

Под термином «гомологичность» подразумевается сходство объектов по основным признакам и различие — по второстепен-



Николай Иванович Вавилов
(1887—1943).

ным. При этом структурная гомология является результатом их внутриклеточных функций, в то время как разнообразие признаков — следствием не только их специализации внутри организма, но и приспособлением в процессе эволюции. Так, прокариотические клетки могут отличаться друг от друга по величине, структуре клеточных стенок, особенностям вакуолярной системы и многим другим второстепенным особенностям, но постоянными и обязательными компонентами их цитоплазмы являются рибосомы, а ДНК нуклеоида управляет процессом деления клеток.

Та же самая закономерность наблюдается и у эукариот.

Микроскопическое изучение клеток растений и животных показало изумительное сходство в их структуре и функциях, наряду с чем обнаруживается огромное разнообразие признаков даже в пределах одного многоклеточного организма. Клетки растений характеризуются рядом структурных и функциональных особенностей, отличающих их от клеток животных. К таким особенностям относятся: наличие упругой и прочной клеточной оболочки; значительное развитие вакуолярной системы, в большой степени определяющей осмотические свойства клетки; существование пластид, способствующих прохождению первичного синтеза органических веществ из углекислого газа и воды под влиянием солнечной энергии; преобладание в клетках процессов синтеза над процессами освобождения энергии.

Специализация клеток и особенно групп клеток (тканей) определяется функциями, которые они выполняют в организме, что отражается и в их местоположении. Так, в точках роста стеблей и корней находятся недифференцированные, постоянно делящиеся меристематические клетки; в проводящих участках стебля — ситовидные трубки с клетками-спутницами, наружные органы растений покрыты клетками эпидермиса, но на всасывающей поверхности корня они обладают иными свойствами, чем на поверхности листа.

Основная функция клетки — сохранение и передача от поколения к поколению наследственной информации, закодированной в виде ДНК. Большая часть ДНК находится в клеточном ядре, ее содержат также хлоропласты, митохондрии и другие