

Г. А. СЕМЕНОВА, С. В. ТАГЕЕВА

## УЛЬТРАСТРУКТУРНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ МЕЖКЛЕТОЧНЫХ СВЯЗЕЙ ПЛАЗМОДЕСМ РАСТИТЕЛЬНЫХ КЛЕТОК

(Представлено академиком Г. М. Франком 10 V 1971)

Благодаря усовершенствованию методик фиксации и заливки растительных тканей, позволивших тонко дифференцировать различные мембранные структуры клетки, открылись пути детального изучения ультраструктуры мембран, составляющих аппарат межклеточных связей растительных клеток — плазмодесм.

Большинство авторов, изучавших плазмодесмы в течение последних пяти лет, считают, что поверхность цилиндрических каналов плазмодесм выстилает мембрана — плазмолемма, т. е. та мембрана, которая находится на периферии протопласта. Эта мембрана, отделяющая цитоплазму от оболочки клетки, имеет большое значение при транспорте веществ из клетки и поступления их в цитоплазму, являясь связующим звеном между цитоплазмой и оболочкой, носителем так называемого свободного пространства, обеспечивает непрерывность контакта структур между клетками и может способствовать обмену между цитоплазматическими структурами в плазмодесмах и структурами клеточной оболочки.

На основании литературных данных, можно выделить два типа организации плазмодесм, отличающихся по строению осевой части канала.

Первый тип плазмодесм встречается в оболочках клеток водорослей и характеризуется тем, что не имеет осевых структур во внутренней полости канала (<sup>1</sup>, <sup>2</sup>). Однако в мембране плазмолеммы, выстилающей плазмодесмы, могут быть структуры, создающие каркас, армирующий мембрану. Кроме того на уровне срединной пластинки клеточной оболочки существуют дополнительные структуры в виде диафрагмы, прикрывающие плазмодесмы.

Второй тип плазмодесм встречается у высших растений. Он отличается тем, что внутри канала плазмодесмы, выстланного плазмолеммой, существуют структурные компоненты, заполняющие полость канала (<sup>3</sup>, <sup>4</sup>, <sup>10</sup>, <sup>11</sup>). Робардс (<sup>3</sup>) называет осевой компонент плазмодесмы десмотубулой, диаметр ее 200 Å. Стенки этой десмотубулы составлены из 11 субъединиц диаметром 70 Å каждая, а в центре десмотубулы проходит стержень диаметром в 40 Å. У выхода из канала плазмодесмы десмотубула плотно контактирует с плазмолеммой, так что сообщение между соседними клетками идет внутри этой тубулы. Лопец-Саез (<sup>4</sup>) представляет строение плазмодесмы иначе. Внутри цилиндра, образованного плазмолеммой, лежит другой сплошной цилиндр, без полости внутри, 150 Å в диаметре, и эта структура представляет собой трубочку эндоплазматического ретикула, так плотно сжатую, что просвета в ней не остается.

Действительно имеются указания на то, что элементы эндоплазматического ретикула входят к входу в плазмодесму и соприкасаются с ним (<sup>6</sup>). Темные осмиофильные тяжи в центре плазмодесмы похожи на волокна ядерного веретена, однако природа этих тяжей пока еще не совсем ясна, и поэтому их части называют просто осмиофильными тяжами. Как следует из сказанного, структурная организация межклеточных связей еще далеко не разрешена.

Настоящая работа по изучению субмикроскопической организации межклеточных связей — плазмодесм является развитием наших исследований ультраструктуры цитоплазмы в связи с ее подвижностью и попыткой уточнения структурных элементов, составляющих межклеточные

связи, используя для этого современные улучшенные методики электронной микроскопии (<sup>7</sup>).

Нами были изучены ткани целого ряда растений, фиксированных в 2,5% глутаровом альдегиде на фосфатном буфере с постфиксацией в 1% четырехокси осмия и залитых в эпон-812 (<sup>8</sup>). Срезы докрашивали на сеточках цитратом свинца (<sup>9</sup>). Были просмотрены клетки тканей различных органов растений: листьев, лепестков, семян, покровов и мякоти плодов, корнеплодов и другие.

Продольно срезаемые плазмодесмы (рис. 1а) представляют каналы с резервуарами на уровне срединной пластинки оболочки, иногда разветвляются, создавая внутри оболочки густую сеть соединительных каналов. Размеры внутренней темной части плазмодесмы, ограниченной плазмолеммой, порядка 500 Å, что вполне допускает проникновение внутрь элементов эндоплазматического ретикулума, волокон ядерного веретена — «десмотубулы», микротубочек и рибосом. На поперечном разрезе плазмодесм (рис. 1б) видны мембраны плазмолеммы толщиной в 100 Å и четко выраженная осевая внутренняя структура плазмодесмы. Полученные нами картины поперечных срезов плазмодесм показывают, что диаметр этой осевой структуры равен толщине двух мембран плазмолеммы.

Таким образом, из наших данных следует, в согласии с Лопец-Саезом и др., что темная центральная часть осевой структуры плазмодесмы представляет собой слившиеся вместе два внутренних слоя мембраны, а не стержень внутри тубулы, как полагает Робардс.

На рис. 1в показана плазмодесма в клетках лепестков дикой редьки, имеющей характерные расширения плазмодесмы в центре клеточной стенки, которые часто встречаются в плазмодесмах в тонких клеточных стенках без пор. На рис. 1в особенно отчетливо видна непрерывность мембраны плазмолеммы, входящей в плазмодесму и выстилающей внутреннюю полость канала плазмодесмы. Кроме того хорошо выделяются структуры цитоплазмы, непосредственно входящие во внутреннюю полость расширенной части плазмодесм, т. е. можно с большой уверенностью говорить о непосредственном контакте цитоплазматических структур соседних клеток. Это было подтверждено исследованиями ультраструктуры цитоплазмы в плазмолизированных клетках.

На рис. 1г, д представлены клетки листа краснокочанной капусты, плазмолизированной 1 М раствором сахарозы в течение 10 мин. Между оболочкой клетки и отступившей от нее массой цитоплазмы сохраняются тяжи цитоплазмы, проходящие через плазмодесму в соседнюю клетку. Отсюда следует, что тяжи цитоплазмы могут проходить внутри канала плазмодесм, выстланного плазмолеммой, и составляют единый симпласт (<sup>10</sup>).

На основании просмотра плазмодесм в клетках разнообразных растительных тканей (как на продольных, так и на поперечных срезах) следует отметить, что принцип построения плазмодесм весьма сходен и практически единообразен. Это хорошо подтверждает принцип единства организации биологических структур, предназначенных для выполнения аналогичных жизненных функций.

Институт биологической физики  
Академия наук СССР  
Москва

Поступило  
3 V 1971

#### ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- <sup>1</sup> T. Bisalputra, *Canad. J. Bot.*, **44**, 89 (1966). <sup>2</sup> T. W. Fraser, B. E. S. Gunning, *Planta*, **88**, 244 (1969). <sup>3</sup> A. W. Robards, *Planta*, **82**, 200 (1968). <sup>4</sup> J. Lopez-Saez, M. Gimenez, M. Risueno, *Protoplasma*, **61**, 81 (1966). <sup>5</sup> R. J. Helder, J. Vorma, *Acta Bot. Neerl.*, **18**, 99 (1969). <sup>6</sup> T. P. O'Brien, K. V. Thimann, *Protoplasma*, **63**, 417 (1967). <sup>7</sup> Т. А. Семенова, В сборн. Методы электронной микроскопии, «Наука», 1971. <sup>8</sup> S. Luft, *J. Biophys. Biochem. Cytol.*, **9**, 409 (1961). <sup>9</sup> E. S. Reynolds, *J. Cell Biol.*, **17**, 208 (1963). <sup>10</sup> G. W. H. Arisz, *Acta Bot. Neerl.*, **18**, 14 (1969). <sup>11</sup> W. G. Whaley, H. Mollenhauer, J. Leesch, *Am. J. Bot.*, **47**, 401 (1960). <sup>12</sup> А. Фрей-Висслинг, К. Мюлеталер, Ультраструктура растительной клетки, М., 1968.

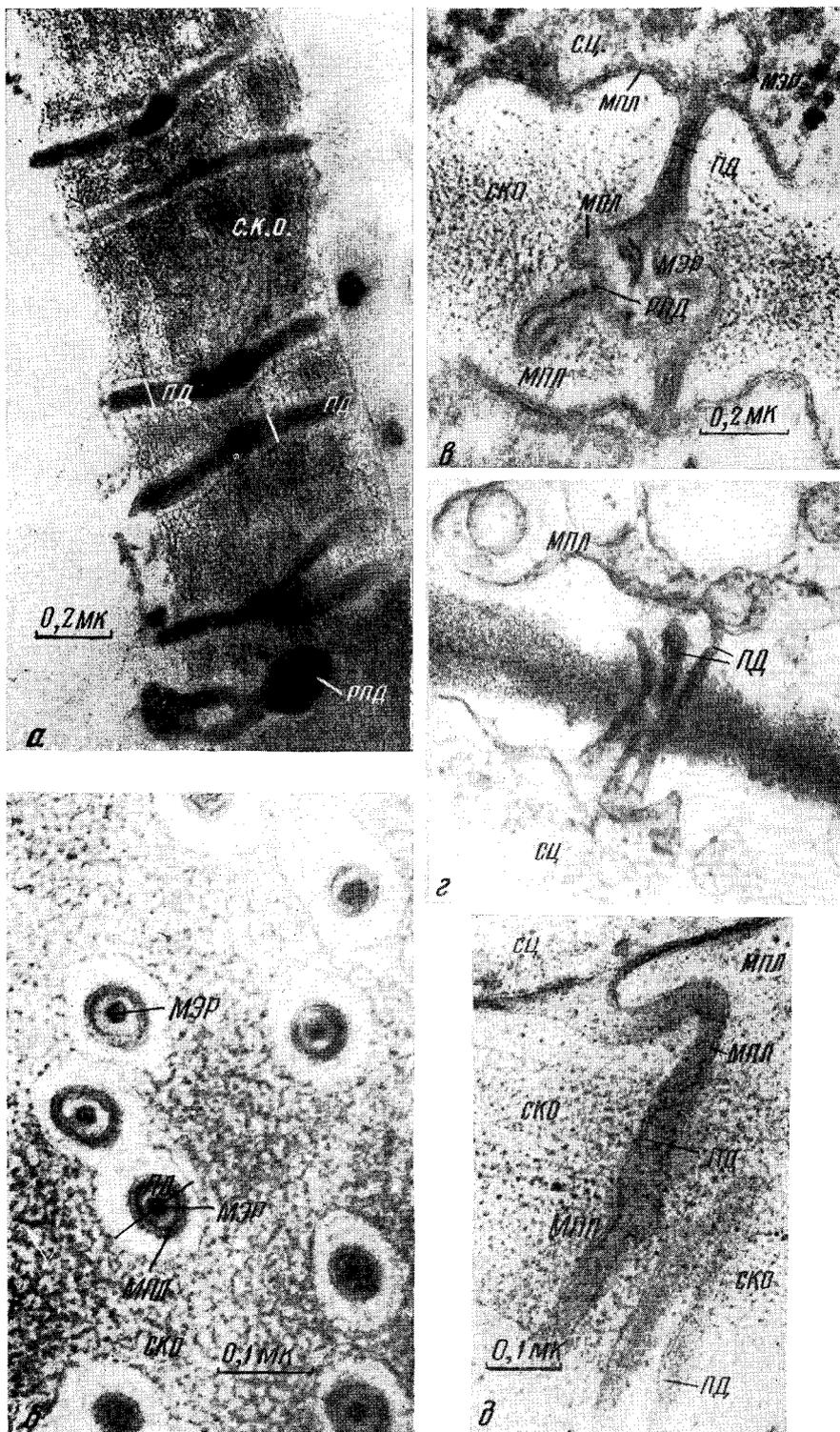


Рис. 1. Электронномикроскопические фотографии плазмодесм. а, б — в оболочках клеток бесцветной ткани кожуры плода апельсина (а — продольный разрез, б — поперечный); в — в клетках лепестка дикой редьки; г, д — в плазмоллизированных клетках листа краснокочанной капусты. м.п.л. — мембраны плазмолеммы, м.э.р. — мембраны эндоплазматического ретикулума, п.д. — плазмодесмы, р.п.д. — расширения плазмодесмы, с.к.о. — структуры клеточной оболочки, с.ц. — структуры цитоплазмы