

Ю. В. ГАМАЛЕИ

АППАРАТ ГОЛЬДЖИ — ИСТОЧНИК МИКРОФИБРИЛЛ И МАТРИКСА ОБОЛОЧКИ РАСТИТЕЛЬНОЙ КЛЕТКИ

(Представлено академиком А. Л. Тахтаджяном 11 XII 1972)

Формирование оболочки растительной клетки из веществ, секретируемых аппаратом Гольджи, является бесспорно установленным фактом благодаря целому ряду ультраструктурных и биохимических работ, проведенных в последние годы (¹⁻⁷). Данные, опубликованные в этих работах, свидетельствуют о том, что по крайней мере часть химических компонентов оболочки несомненно образуется внутри диктиосом и затем переносится в оболочку в производных от них структурах — пузырьках Гольджи. Какие конкретно компоненты оболочки образуются в диктиосомах, пока до конца неясно. Принято предполагать диктиосомное происхождение аморфных пектинов и полуаморфных гемицеллюлоз, слагающих матрикс оболочки. В большинстве случаев структура содержимого пузырьков Гольджи не выявляется на электронно-микроскопических снимках, поэтому кажется более естественным представить накопление и транспорт в пузырьках Гольджи именно аморфных веществ. Наоборот, содержание внутри пузырьков Гольджи кристаллической целлюлозы по той же причине на первый взгляд маловероятно. В отношении этого компонента оболочки более предпочтительной считается гипотеза экстрацеллюлярного образования микрофибрилл из сахаров цитоплазматического субстрата, поступающих путем молекулярной секреции через плазмалемму (^{3, 8, 9}). Тем не менее, возможность пузырьковой (гранулярной) секреции целлюлозы тоже окончательно не исключена (⁴). Последняя точка зрения недавно получила подтверждение в работах Брауна и сотрудников (²). На материале одноклеточной морской водоросли *Pleurochrysis scherffellii* они показали, что целые фрагменты будущей оболочки, включающие и сеть целлюлозных микрофибрилл и аморфные пектины, полностью формируются внутри цистерн аппарата Гольджи и в готовом виде выделяются за плазмалемму. Следовательно, в определенных случаях внутри структур аппарата Гольджи происходит не только образование и накопление полисахаридных предшественников целлюлозы, но даже и кристаллизация микрофибрилл. И такие случаи, по-видимому, не являются исключением. Вполне возможно, что кристаллизация целлюлозы всегда протекает (или хотя бы начинается) внутри структур аппарата Гольджи, хотя не всегда это столь очевидно, как у *Pleurochrysis scherffellii*.

В нашей предыдущей статье, касающейся структуры и функции аппарата Гольджи (¹), были описаны наблюдения за формированием оболочки из структур аппарата Гольджи в дифференцирующихся трахеидах. Анализируя эти наблюдения, мы пришли к убеждению, что диктиосомы участвуют в образовании не только матрикса, но и микрофибрилл оболочки. Мотивы для такого заключения были косвенные: 1) высокая секреторная активность аппарата Гольджи на стадии формирования вторичной оболочки; 2) большой процент микрофибрилл в составе вторичной оболочки.

Новые данные получены на материале клеток лучевой паренхимы *Picea abies* (L.) Karst. Аналогично трахеидам, формирование мощной вторичной оболочки свойственно этому типу клеток. Судя по изображению обо-

лочки на ряде снимков лучевых клеток (рис. 1), окончательная структура ее складывается постепенно. В своей наиболее ранней по времени образования части (рис. 1Б, I) оболочка выглядит как монолитная, сравнительно электронноплотная масса, в которой трудно различить отдельные слои микрофибрилл. Последующая по времени образования часть оболочки (рис. 1Б, II) выглядит как ряд отдельных слоев микрофибрилл, между которыми сохраняются электроннопрозрачные промежутки. Кроме того, существует еще область (рис. 1Б, III), дисперсно заполненная неорганизованными, но явно фибриллярными структурами. Она непосредственно примыкает к плазмалемме. Внутри цитоплазмы такие же фибриллярные структуры обнаруживаются в пузырьках Гольджи (рис. 1В). Плотность упаковки фибриллярных структур в пузырьках Гольджи и во внешнем, прилегающем к плазмалемме пространстве невысока. Промежутки между ними в обоих случаях заполнены электроннопрозрачным веществом, контрастным по отношению к исключительно электронноплотной в этих клетках цитоплазме (рис. 1).

Наблюдаемая в данном случае картина может быть интерпретирована следующим образом: фибриллярные структуры, содержащиеся внутри пузырьков Гольджи, после выделения за плазмалемму служат основой для формирования микрофибриллярного остова оболочки; из электроннопрозрачного вещества пузырьков, окружающего фибриллярные структуры, складывается матрикс оболочки. Иными словами, на материале клеток лучевой паренхимы, как ранее на материале дифференцирующихся трахеид, мы приходим к тому же заключению, к которому пришли и Браун с сотрудниками (²): как микрофибриллы, так и матрикс оболочки имеют диктосомное происхождение. У *Pleurochrysis scherffellii*, согласно Брауну, переносчиком обоих структурных компонентов оболочки являются цистерны аппарата Гольджи, в клетках ксилемы *Picea abies* (L.) Karst. — пузырьки Гольджи.

В клетках высших растений до сих пор не было обнаружено полностью сформированных целлюлозных микрофибрилл внутри структур аппарата Гольджи. Браун и сотрудники (²) объясняют это следующим образом. Между образованием глюконовых цепочек и формированием из них кристаллических микрофибрилл целлюлозы существует определенный временной интервал. У *Pleurochrysis scherffellii* этот интервал очень короткий. Процесс кристаллизации микрофибрилл заканчивается до выделения содержимого цистерн в оболочку. В клетках высших растений интервал более длителен. Поэтому кристаллизация микрофибрилл становится процессом экстрацеллюлярным, протекающим после выделения вещества за плазмалемму. Наблюдения за развитием оболочки в клетках лучевой паренхимы не дают основания с этим согласиться. Трудно сказать, можно ли интерпретировать обнаруженные в пузырьках Гольджи фибриллярные структуры как полностью сформированные микрофибриллы, хотя по размеру и прочим морфологическим признакам они идентичны микрофибриллам, наблюдаемым в оболочке. Но если даже они соответствуют какой-то промежуточной стадии в развитии микрофибрилл, то несомненно более продвинутой, чем начало процесса кристаллизации.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР
Ленинград

Поступило
6 XII 1972

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ Ю. В. Гамалей, Бот. журн., 55, 11, 1570 (1970). ² R. M. Brown, J. Malcolm, W. W. Franke et al., J. Cell Biol., 45, 2, 246 (1970). ³ J. R. Colvin, S. T. Bayley, M. Beer, Biochim. et biophys. acta, 23, 5, 652 (1957). ⁴ J. Cronshaw, Planta, 72, 1, 78 (1967). ⁵ E. G. Jordan, Protoplasma, 69, 3, 405 (1970). ⁶ H. H. Mollenhauer, D. J. Morre, Ann. Rev. Plant Physiol., 17, 27 (1966). ⁷ D. H. Northcote, Endeavour, 30, 109, 26 (1971). ⁸ R. D. Preston, In: The Formation of Wood in Forest Trees, N.Y., 1964, p. 63. ⁹ R. D. Preston, R. N. Goodman, J. Roy. Micr. Soc., 88, 4, 513 (1968).

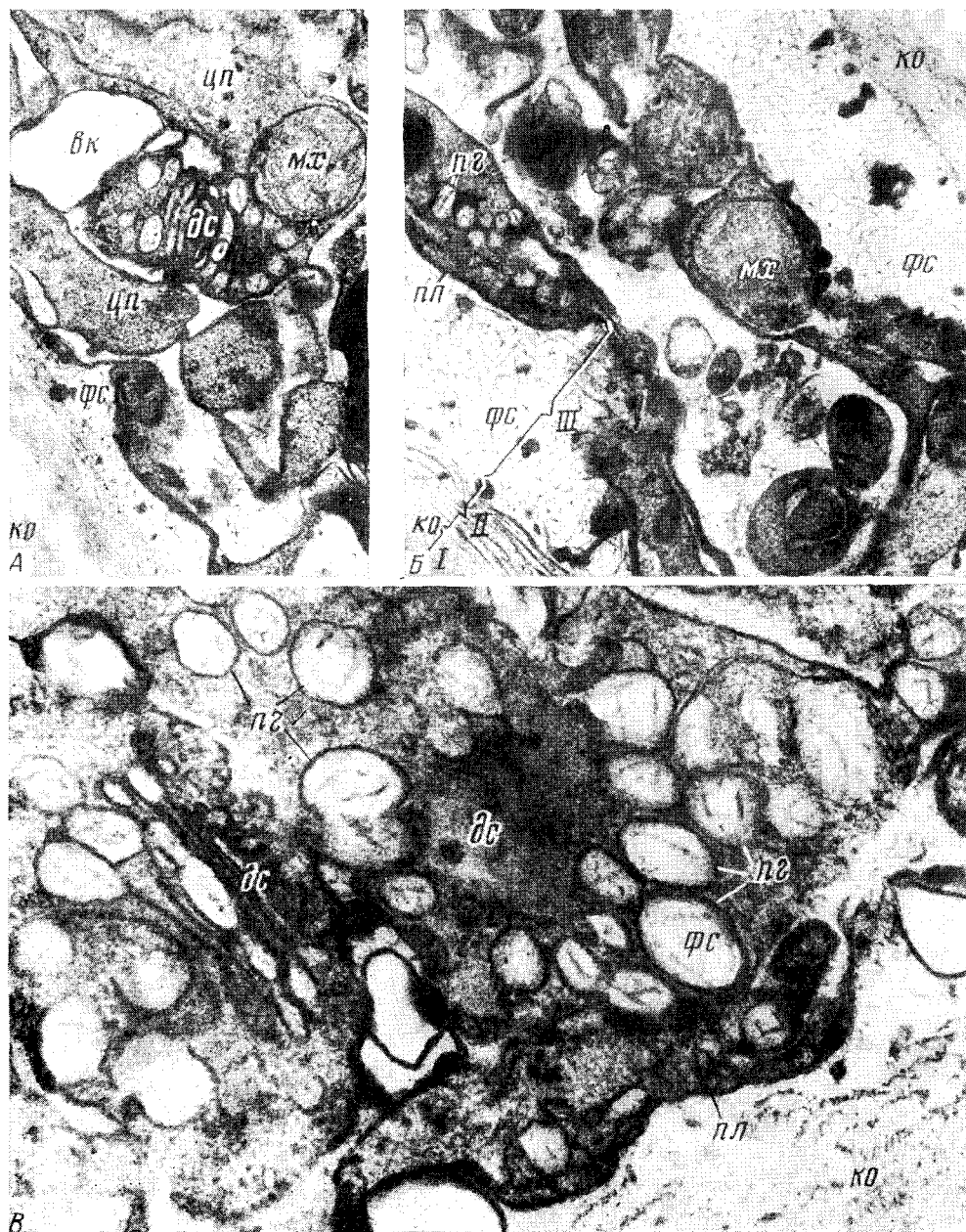


Рис. 1. Фрагменты продольного среза клетки лучевой паренхимы *Picea abies* (L.) Karst. Структура цитоплазмы и развивающейся оболочки (А, В) и диктиосом и пузырьков аппарата Гольджи (В) паренхимной клетки. А, В — 15 000 \times , В — 80 000 \times . I, II, III — последовательные по времени образования участки формирующейся оболочки. вк — вакуоль, дс — диктиосома, к.о. — клеточная оболочка, мх — митохондрия, п.г. — пузырек Гольджи, п.п. — плазмалемма, ф.с. — фибриллярные структуры пузырьков Гольджи и оболочки, цп — цитоплазма

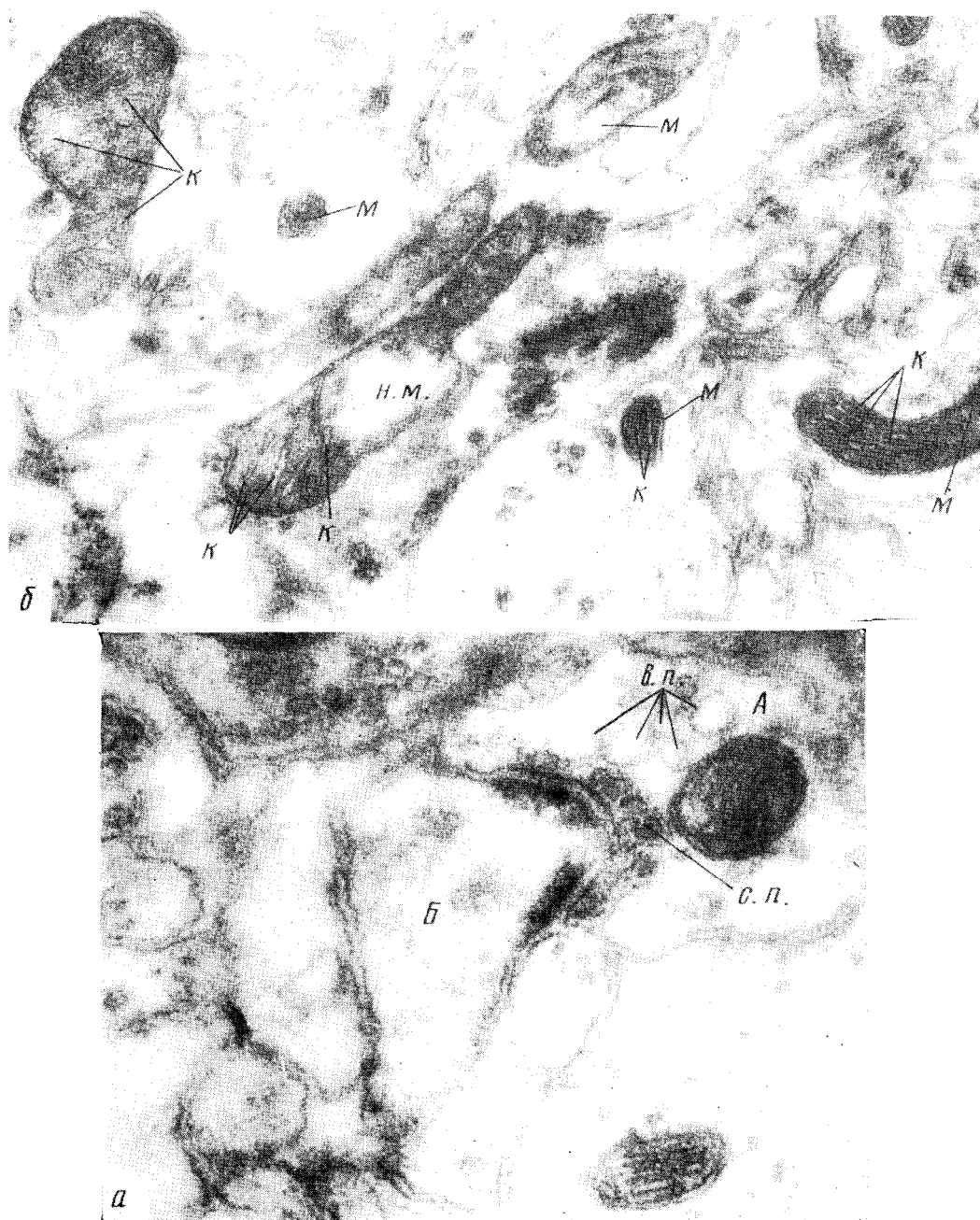


Рис. 2. Кора головного мозга крысы после 10-кратного введения КВг. Различная степень набухания крист и электронной плотности матрикса митохондрии (а) и аксо-дендритический синапс с небольшим числом синаптических пузырьков, сгруппированных у пресинаптической мембраны, и повышенной электронной плотностью постсинаптической части (б). а — 25 000 \times , б — 30 000 \times . м — митохондрии, н.м. — набухшая митохондрия, к — кристы, А — пресинаптический и Б — постсинаптический отростки, с.п. — синаптические пузырьки, в.п. — вакуолеобразные профили