

THE CELL WALL OF PLANTS AND OUTSIDE MEDIUM OF CELL

V. I. CHIKOV

The data on the plant cell wall and intercellular medium are presented. A special attention is given to the metabolic activity of the content of space between cells (apoplast). The important role of apoplast processes for photosynthesis and transport of assimilants as well as the possibilities of productivity regulation by influence on the apoplast water content are shown.

В статье представлены данные о клеточной стенке и внеклеточной среде в растительных тканях. Особое внимание уделено метаболической активности внеклеточного пространства (апопласта). Показаны важная роль процессов, происходящих в апопласте для фотосинтеза и транспорта ассимилятов из листа, а также возможность управления продуктивностью путем воздействия на водную среду апопласта.

© Чиков В.И., 1998

КЛЕТОЧНАЯ СТЕНКА РАСТЕНИЙ И ОКРУЖАЮЩАЯ КЛЕТКУ СРЕДА

В. И. ЧИКОВ

Казанский государственный университет

ВВЕДЕНИЕ

Для большинства читателей клетка — это минимальная единица живого, и все главнейшие события, связанные с жизнедеятельностью организма, происходят внутри каждой из составляющих его клеток. В животных организмах с их крово- и лимфообращением клетка (в нашем представлении) активно взаимодействует и с внеклеточным содержимым тканей. Иное дело — растительная клетка. Отсутствие многих присущих животным организмам, интегрирующих систем привело к представлению о том, что у растений клетка более обособленная, а ее связи с остальными клетками в организме менее жесткие и многосторонние. Этому в большой мере способствовали и достижения в области искусственного культивирования изолированных растительных клеток *in vitro* (вне организма) и регенерации из них целых растений.

Действительно, клетки растений сильно отличаются от клеток животных. И главное отличие, как известно, заключается в наличии у растений фотосинтеза и клеточной стенки (рис. 1, 4). Клеточная стенка представляет собой двухфазную систему, в

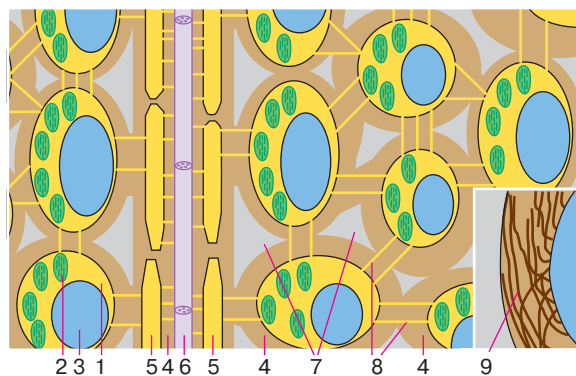


Рис. 1. Схема структуры листа в зоне флоэмных окончаний: мезофилльные клетки с цитоплазмой (1), хлоропластами (2) и вакуолей (3); 4 – клеточные стенки; 5 – сопровождающие клетки флоэмных окончаний; 6 – ситовидная трубка флоэмы; 7 – межклетники; 8 – плазмодесмы; 9 – увеличенный фрагмент клеточной стенки с целлюлозными волокнами, погруженными в гелеобразный полисахаридный матрикс

которой относительно жесткие микрофибриллы целлюлозы погружены в гелеобразный матрикс, состоящий из нецеллюлозных полисахаридов и протеинов (рис. 1, 9). Целлюлозные микрофибриллы при этом располагаются параллельно поверхности клетки.

Различия между животными и растениями не ограничиваются клеточной стенкой. Строению растительного организма свойственна полярность. У него имеется корневая система, поглощающая воду и минеральные вещества, которые поднимаются в надземную часть растения и способствуют ростовым процессам. В результате у растений поток почти всех веществ направлен в восходящем направлении. Верхняя, надземная часть растения воспринимает один из главных внешних потоков веществ — поглощение углерода в виде углекислоты (фотосинтез), но значительная часть образующихся в листьях из CO_2 продуктов фотосинтеза также движется в восходящем направлении, в сторону растущих побегов. Снизу же поступают вода и растворенные в ней многочисленные минеральные вещества. Растительная клетка функционирует как бы в потоке слабого раствора минеральных питательных веществ,двигающегося по ксилеме и клеточным стенкам вверх. Почему слабого? Потому что воды растение потребляет в тысячу — десять тысяч раз больше, чем любого другого элемента, и все вещества, поступающие из почвы, оказываются сильно разбавленными водой. Это и является одной из причин того, что в двигающемся по растению водном растворе пока мало обнаружено органических веществ.

ВНЕКЛЕТОЧНОЕ ПРОСТРАНСТВО И ТРАНСПОРТ АССИМИЛЯТОВ

Транспорт метаболитов (участников биохимических реакций) из клетки в клетку осуществляется в основном по плазмодесмам (рис. 1, 8). Плазмодесмы — это структурные образования, через которые протопласты (внутреннее содержимое) соседних клеток сообщаются друг с другом и благодаря чему цитоплазма (рис. 1, 1) всех клеток образует единое целое — симпласт, в котором находятся все внутриклеточные компоненты, в том числе и хлоропласты (рис. 1, 2). Благодаря наличию плазмодесм растительные клетки обмениваются друг с другом веществами и сигналами раздражимости [1].

Понятие о наличии и важности внеклеточного пространства первоначально возникло и получило развитие в связи с исследованиями поглощения и перемещения ионов. Было показано, что часть ионов и нейтральных веществ не только поступает в клетки из межклеточного пространства, но может и вымываться из растительных тканей. Ту часть внеклеточного объема ткани, содержимое которой может легко обмениваться с внутриклеточным веществами, было предложено называть свободным

пространством, или апопластом (АП). Оно включает заполненное водой пространство между отдельными целлюлозными волокнами клеточной стенки (рис. 1, 9). Это пространство, по оценкам разных исследователей, составляет от 10 до 25% объема ткани, так как клеточная стенка достаточно толстая. Таким образом, это слишком большое пространство, чтобы не иметь важное, а возможно, даже ключевое значение.

Апопласт рассматривается как среда обитания симпласта, физические и химические свойства и метаболическая активность которой во многом определяют уровень жизнедеятельности внутриклеточного содержимого. Долгое время эти представления не пользовались достаточной популярностью. Внимание к ним возросло, когда обострился интерес к процессам транспорта ассимилятов [2]. Основным транспортным продуктом фотосинтеза у подавляющего большинства высших растений является сахароза. Образующаяся в листьях сахароза транспортируется по растению с помощью специальных структур — флоэмных сосудов, которые обычно локализованы в жилках листьев и коре стеблей. Ассимиляты могут транспортироваться по флоэмным сосудам в разные органы и, следовательно, перемещаются как вверх, так и вниз, в том числе к корням. Ключевой вопрос, возникающий при этом: как ассимиляты перемещаются из фотосинтезирующих клеток мезофилла листа до флоэмных окончаний? И здесь возможны два пути. Либо их транспорт может осуществляться по плазмодесмам, либо они выходят в апопласт и уже оттуда переносятся во флоэму.

Первоначально предполагалось, что ассимиляты транспортируются только по симпласту и во внеклеточное пространство не выходят. Однако постепенно накапливалась информация о том, что внеклеточное пространство у растений не столь уж индифферентно в метаболическом отношении. Наиболее ярко внеклеточные метаболические процессы заметны при секреторной деятельности. Нектар, выделяемый в цветках, является эксудатом (выделениями) сока ситовидных трубок флоэмы.

Перемещение ассимилятов по ситовидным элементам флоэмы — довольно медленный процесс (скорость составляет 30–70 см/ч). В отдельных публикациях отмечают и более высокие скорости (до 300 и даже 1370 см/ч). Однако такая скорость наблюдалась в тех случаях, когда лист срезали и на остающееся основание черешка наносили каплю раствора, содержащего меченые вещества, а затем контролировали скорость перемещения метки в различные части растения. При такой методике закрадывалось сомнение, действительно ли столь значительные скорости перемещения метки соответствуют пропускной способности ситовидных элементов флоэмы. Как признавали сами авторы данного приема, наиболее вероятно, что в таких опытах происходит

механическое засасывание меченых растворов в перерезанный черешок и их перемещение с водным потоком по стеблю. Как показали микрорадиоавтографы тканей этих растений, в основании черешка меченые вещества действительно оказались как во флоэме, так и в ксилеме. Авторы исследования полагали, что, выйдя в ксилему, меченые ассимиляты могли затем проникнуть во флоэму путем латерального (поперечного) перемещения на расстояние всего в несколько микрометров. Это были одни из первых высказываний о возможности перемещения ассимилятов и по АП. Но в этом опыте поступление ассимилятов в АП происходило через раневую поверхность в нефизиологических условиях.

Позднее в литературе стали появляться данные о поступлении ассимилятов в АП естественным путем. Например, в растениях фасоли после декапитации (удаления точек роста) происходило накопление сахарозы в АП стебля, и авторы пришли к выводу, что по крайней мере часть радиального транспорта ассимилятов происходит по АП.

Поскольку поток образующихся в листе ассимилятов очень велик, а расчеты показывают, что имеющиеся в стенках клеток мезофилла листа плазмодесмы не в состоянии обеспечить массовый поток такого количества ассимилятов, то возникло предположение о наличии в тканях листа апопластного транспорта ассимилятов. В этом случае ассимиляты могут выходить из фотосинтезирующей клетки через всю поверхность клеточной мембраны.

Дальнейшее изучение этого вопроса [2] показало, что процессы транспорта ассимилятов находятся под энергетическим контролем. Они подавляются, если обрабатывать проводящие пути (участок стебля) дыхательными ядами, и, следовательно, осуществляются активно, то есть с затратами энергии, так как подавление дыхания в клетках флоэмы, снижая их энергообеспечение, тормозит и транспорт ассимилятов. Затем путем промывания межклеточного пространства листа было обнаружено повышение в апопласте концентрации сахаров и других продуктов фотосинтеза в ответ на предварительное освещение листа.

Еще более убедительные данные о выходе ассимилятов в АП были получены в работе [3], когда авторы изучали динамику транспорта меченых ассимилятов после поглощения листом радиоактивного $^{11}\text{CO}_2$. Прохождение меченых веществ контролировали прижизненно с помощью счетчика радиоактивности в стебле выше листа (донора меченых ассимилятов) и ниже (в корнях). Как видно на рис. 2, в восходящем направлении (кривая 1) прохождение метки имело две временные составляющие: быструю и медленную. Медленная — это обычный транспорт ассимилятов по флоэме, а быстрая — перемещение меченых ассимилятов с транспирационным током воды после выхода продуктов фотосинтеза в АП стебля. В нисходящем направлении движения

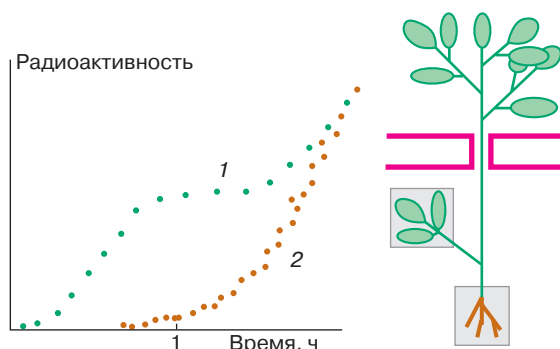


Рис. 2. Динамика появления радиоактивного углерода в стебле выше листа, ассимилировавшего $^{11}\text{CO}_2$ (1) и корнях (2)

меченых ассимилятов (кривая 2) присутствовала только медленная составляющая, которая при длительном времени наблюдения совпадала с кривой 1. Данные опыта свидетельствуют о том, что меченые ассимиляты выходят в АП не только в листе из фотосинтезирующих клеток, но и в процессе их передвижения по флоэме стебля. Если бы они выходили в АП только в тканях листа, то до основания черешка им пришлось бы “плыть против течения” поступающей в лист воды. Поскольку, как уже отмечалось, поток воды по крайней мере в тысячу раз превышает потоки метаболитов, маловероятно, чтобы ассимиляты могли в этих условиях достичь основания листа. Следовательно, чтобы попасть в АП выше листа, они должны до стеблевой части транспортироваться по флоэме, а ассимиляты, выходящие из флоэмы в черешке листа, должны увлекаться водным потоком обратно в лист. Так накапливались все новые подтверждения о большом значении апопласта для экспорта ассимилятов из листа.

Постепенно сформировалась и гипотеза о механизме транспорта ассимилятов в листе, которая включала в себя оба из известных путей транспорта (симпластный и апопластный). Суть ее заключалась в следующем. Сахароза (основной транспортируемый продукт фотосинтеза у подавляющего большинства видов растений) выходит в мезофилле листа из ассимилирующих клеток во внеклеточное пространство, откуда специальными транспортными системами активно (с затратами энергии) закачивается в так называемые сопровождающие клетки (рис. 1, 5), которые окружают со всех сторон флоэмные окончания (рис. 1, 6). Таким образом, в сопровождающих клетках создается высокая концентрация сахарозы, превышающая в десятки и даже сотни раз ее концентрацию в самих ассимилирующих клетках — донорах ассимилятов. Высокая концентрация сахарозы в сопровождающих клетках могла бы обеспечивать ее дальнейший перенос уже просто по градиенту концентрации от листа к по-

требляющим ассимиляты органам, где сахара расходуется на дыхание и ростовые процессы.

Для подтверждения этой идеи необходимо было не только показать выход в апопласт меченых ассимилятов, но и оценить временные характеристики этого процесса, а также состав этих меченых веществ. Исследования облегчились, когда для этой цели была использована так называемая камера давления. Последняя была предложена Диксоном еще в 1914 году для измерения показателей водного режима листа. Зарубежные исследователи обычно называют измеряемый этой камерой параметр дефицитом тургорного давления. Это название хорошо отражает то, что действительно измеряется с помощью камеры давления. Измерение заключалось в следующем (рис. 3). Лист растения (1) или целый побег помещается внутрь прочной камеры (2) с крышкой (3), при этом черешок листа или побега через резиновую пробку (4) выводится наружу. Оказывая на клетку внутри камеры внешнее давление инертного газа (обычно берут сжатый азот) заставляют внутриклеточную воду выходить из клетки в направлении, обратном естественному: сначала во внеклеточное пространство, а далее через древесные сосуды ксилемы выделяться наружу из черешка листа.

Если клетки листа насыщены водой до полного тургора, когда давление протоплазмы на клеточную мембрану полностью компенсируется сопротивлением клеточной стенки (например, при 100% влажности воздуха клетка насыщена водой), то вода начнет выделяться из черешка листа при оказании на лист внутри камеры малейшего внешнего давления. Наоборот, чем больший водный дефицит испытывает клетка, тем большее внешнее гидростатическое давление на лист необходимо будет оказать, чтобы вызвать обратное движение воды. Измерив гидростатическое давление на лист, при котором

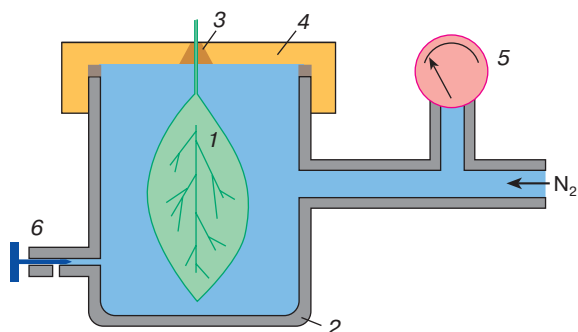


Рис. 3. Камера давления для измерения водного потенциала листа и извлечения растворимых веществ из апопласта листа: 1 – лист; 2 – корпус камеры; 3 – навинчивающаяся крышка; 4 – резиновая пробка; 5 – манометр; 6 – вентиль для сброса избыточного давления после измерения; ← N₂ – подача сжатого азота

только начинается движение воды в обратном направлении, экспериментатор получал информацию для данного листа о величине дефицита (недостатка) тургорного давления на клеточную стенку, необходимого до полного насыщения клеток водой.

Таким образом, камера давления позволяла не только измерять дефицит тургорного давления, но и собирать через черешок листа (или побега) воду из апопласта. Однако таким способом можно извлечь очень малую долю воды апопласта. Большую часть объема межклетников мезофилла листа составляют воздушные полости. Если их заполнить водой, а затем извлечь, то вещества, находящиеся в апопласте, будут разбавлены водой и степень их извлекаемости будет во много раз выше. Кроме того, разбавление затрудняло возврат веществ из апопласта в клетки. Для осуществления такой процедуры и использовали камеру давления. Суть методики заключалась в следующем. Неотделенный от растения лист помещали в листовую камеру, где он при освещении поглощал радиоактивный углекислый газ. Экспозиция листа в присутствии ¹⁴CO₂ могла быть очень короткой (10–15 с). Затем лист отделяли от растения, быстро инфильтрировали (то есть погружали в сосуд с водой, в котором создавали вакуум). Под водой из внутренних полостей листа воздух под действием вакуума удалялся, а когда возвращалось атмосферное давление, межклетники заполнялись водой. После инфильтрации лист помещали в камеру давления и, создавая внешнее давление, равное дефициту тургорного давления в клетках листа до инфильтрации (которое предварительно определяли), извлекали всю выходящую через черешок избыточную воду вместе с растворенными в ней веществами. В этой воде можно определять как общую радиоактивность всех меченых соединений, так и состав этих веществ.

Использование этой методики показало, что меченые продукты фотосинтеза в первую же минуту выходят в АП. По составу они оказались сходными с образующимися продуктами фотосинтеза внутри клетки, но доля сахарозы в них была больше. Максимум наполнения АП мечеными ассимилятами наступал через 3–5 мин. Однако радиоактивность в АП, хотя и в меньшем количестве, сохранялась очень долго, так как интенсивное образование меченой сахарозы в ходе усвоения ¹⁴CO₂ приводит к ее накоплению в вакуолях (рис. 1, 3), откуда она постепенно поступает в транспортное русло, разбавляя уже нерадиоактивные продукты фотосинтеза, так как после “глотка” ¹⁴CO₂ лист ассимилирует уже ¹²CO₂. Характерно, что если растение выращивали в условиях низкой освещенности, то в АП накапливалось относительно больше меченых ассимилятов, чем при высокой освещенности. Из этого следует, что при низкой освещенности фотосинтез подавлен не столько из-за плохой активности хлоропластов, сколько из-за трудностей с эвакуацией из листа уже образовавшихся ассимилятов.

Накопление ассимилятов в АП зависело как от условий осуществления фотосинтеза в листе, так и от потребностей растения в ассимилятах. Любое внезапное увеличение фотосинтеза (например, при повышении освещенности или концентрации CO_2) приводило к накоплению ассимилятов в АП. Ассимиляты, как уже отмечалось (рис. 2), могут выходить не только в апопласт тканей листа, но и в ходе их транспортировки по стеблю. Если листья в средней части побега (например, льна-долгунца) подкормить на свету $^{14}\text{CO}_2$, а затем проследить поступление меченых продуктов фотосинтеза в листья верхней, донорной (поглощавшей $^{14}\text{CO}_2$) или нижней части, то можно заметить (рис. 4), что вверх их поступает в несколько раз больше, чем вниз [4], так как вышедшие в апопласт ассимиляты увлекаются восходящим током воды вверх. В последующем меченые ассимиляты, попавшие в апопласт верхних листьев, используются клетками мезофилла в очень малой степени, а повторно загружаются во флоэмные окончания и снова экспортируются в нисходящем направлении по флоэме. Поэтому их количество в верхних листьях убывает (рис. 4). По пути они могут повторно выходить в апопласт стебля и снова уноситься восходящим током воды (рис. 5).

Таким образом, ассимиляты рециркулируют по флоэме и апопласту и могут перераспределяться в растении в зависимости от складывающихся потоков транспирационной воды по растению, при этом ассимиляты нижележащих листьев, попадаю-

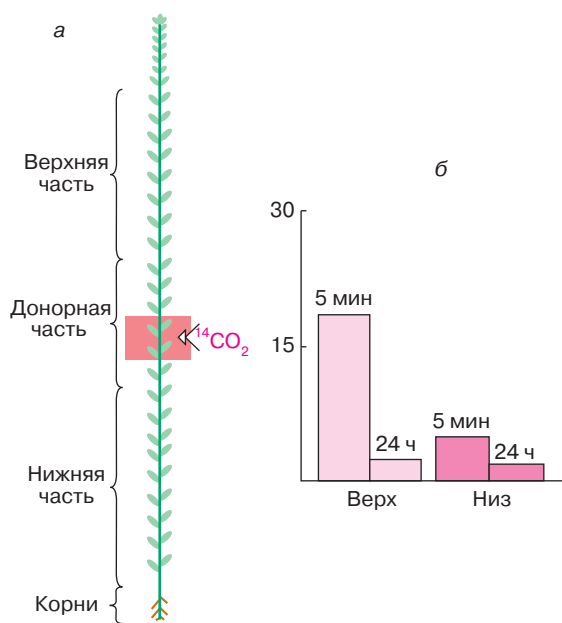


Рис. 4. Схема введения $^{14}\text{CO}_2$ в растение льна-долгунца (а) и изменение радиоактивности в верхних и нижних листьях через 5 мин и 24 ч после ассимиляции $^{14}\text{CO}_2$ листьями в средней части побега (б)

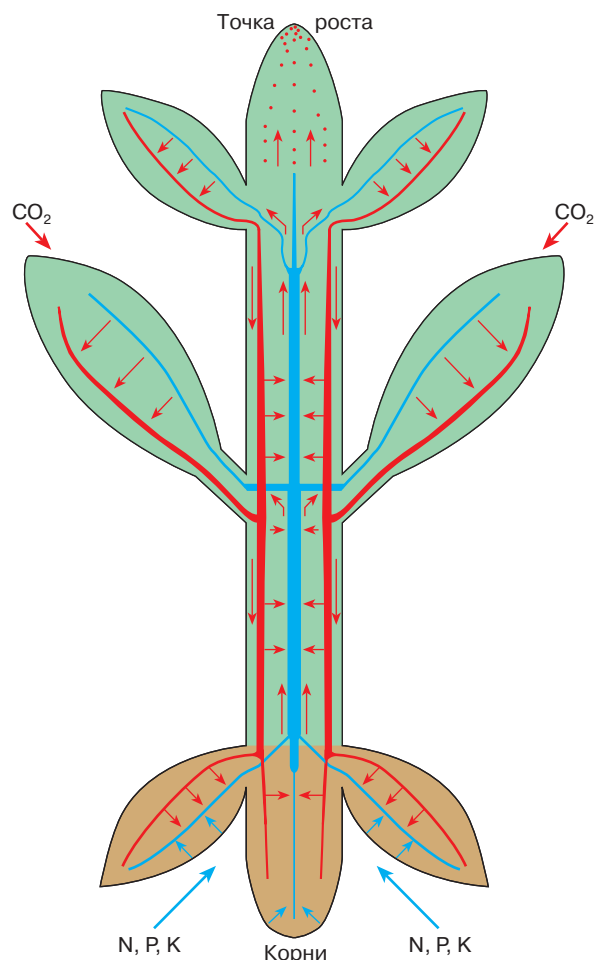


Рис. 5. Схема взаимодействия потоков веществ по флоэме (красный цвет) и апопласту с ксилемой (голубой цвет). Стрелки указывают направление движения ассимилятов (красные) и минеральных веществ и воды (голубые)

щие в межклетники стебля, увлекаются потоком воды вверх в те органы, которые интенсивнее испаряют воду.

ВОЗМОЖНОСТИ УПРАВЛЕНИЯ ФОТОСИНТЕЗОМ И ПРОДУКТИВНОСТЬЮ РАСТЕНИЙ ВЛИЯНИЕМ НА ПРОЦЕССЫ, ПРОИСХОДЯЩИЕ В АПОПЛАСТЕ

Исследование роли состава водной среды апопласта в регуляции фотосинтеза и экспорта ассимилятов из листа показало большое значение ее кислотности [5]. Если растение помещали под стеклянный колпак в атмосферу с парами соляной кислоты, то фотосинтез снижался, а в АП накапливались меченые ассимиляты. Наоборот, если лист помещали в атмосферу аммиака, то содержание метки в АП снижалось, а фотосинтез стимулировался. Понятно, что концентрации этих веществ были низкие, а действие непродолжительное. Итак, стало очевидным,

что для успешного экспорта ассимилятов важно оптимальное кислотно-основное равновесие в АП. Эти данные оказались в согласии с известным фактом о различии действия восстановленной и окисленной форм азота на фотосинтез и транспорт ассимилятов. Восстановленный азот обычно благоприятствует образованию сахаров в ходе фотосинтеза и их транспорту из листа, а нитраты тормозят эти процессы.

Анализ этих результатов позволил сделать два важных вывода. Во-первых, принятая система азотного питания растений в наших хозяйствах не совсем оптимальна для растения. Очень большая доля азота вносится весной перед посевом в виде аммиачной воды. Это довольно дешево, так как, чтобы сделать из аммиака азотсодержащие соли (сухие удобрения), необходимы большие дополнительные затраты. Поэтому около одной трети, а в некоторых случаях даже половину вносимого в почву азота обычно вносили в виде аммиака. Но для растений в начальный период их развития предпочтительнее иметь не восстановленный, а окисленный азот, так как в это время идет нарастание листовой поверхности и продукты фотосинтеза должны не экспортироваться, а оставаться в большей степени в самом листе и использоваться на его собственный рост.

В этих условиях торможение оттока ассимилятов из листа в определенной мере есть благо. Когда же листовая поверхность развивается и сформированы ярко выраженные доноры (экспортирующие ассимиляты листья) и акцепторы (потребляющие ассимиляты органы – колосья, плоды, корнеплоды) и необходимо будет экспортировать ассимиляты из листьев, почти весь азот в почве (кроме органического) в результате нитрификации окажется в нитратной форме. Таким образом растение получает аммиак, когда ему желательны нитраты, и, наоборот, оно имеет в основном нитраты, когда предпочтительнее восстановленный азот.

Второй вывод касается возможности корректировать транспортные процессы изменяя обстановку в АП, меняя форму азотного питания. Для получения высокого урожая необходимо вносить много удобрений (в том числе азотных). Но много нитратного азота – это относительное торможение оттока ассимилятов из листьев и снижение доли полезного урожая. Короче говоря, повышая дозы азотных удобрений, мы относительно больше загоняем их в листья, ботву, солому и т.п., а доля хозяйственно ценной части урожая (зерен, плодов) снижается. Ситуация на первый взгляд неразрешимая. Но это только на первый взгляд. Поскольку выяснилось, что положительное влияние дополнительного внесения восстановленного азота наблюдалось и у растений, развивающихся на повышенном нитратном питании, то, чтобы снизить негативное влияние нитратов, необходимо в период интенсивного транспорта ассимилятов из листьев к потребляющим органам про-

водить небольшую подкормку восстановленным азотом. Причем если использовать такую подкормку, то количество азота при предпосевном внесении можно резко сократить. В качестве подкормки хорошо использовать тот же аммиак, но связав его с углекислым газом.

Использование углекислого аммония вместо водного аммиака имеет преимущество – снижается летучесть аммиака, что уменьшает негативное влияние его на почвенную фауну да и на самого работника, выполняющего подкормку. Кстати, положительная роль аммиака на фотосинтез и транспорт ассимилятов дает еще одно объяснение известного благоприятного влияния навоза на продуктивность растений. Навоз (особенно свежий) кроме большого набора полезных растений веществ всегда выделяет и аммиак и тем самым интенсифицирует в апопласте транспорт ассимилятов. Это особенно важно в период массового образования на растении плодов.

СВОИ И ЧУЖИЕ ДЛЯ КЛЕТКИ МЕТАБОЛИТЫ

Исследование перемещения и утилизации метаболитов из АП в клетки позволило обнаружить интересное явление. Одни и те же вещества, но эндогенного (внутриклеточного) или экзогенного (внеклеточного) происхождения по-разному используются внутри клетки. Для иллюстрации приведем результаты такого опыта. Будем анализировать включение радиоактивного углерода из $^{14}\text{CO}_2$ в меченые соединения верхнего листа пшеницы, но при этом подкармливать радиоактивным углекислым газом либо сам лист, либо листовое влагалище (та часть листа, которая обертывает соломинку). В этом случае в листе на синтетические процессы будут использоваться либо свои ассимиляты (синтезированные из $^{14}\text{CO}_2$), либо чужие – пришедшие с транспирационным током воды из нижней части растения (листового влагалища). Исследования показали, что собственные ассимиляты находятся в основном в виде низкомолекулярных веществ, а меченые вещества, пришедшие из других органов растения, использовались главным образом на синтез белков, причем структурные белки из чужих ассимилятов синтезировались в относительно большей степени, чем из собственных [6].

Эта закономерность подтвердилась и в опытах с культурой изолированных клеток. Распределение ^{14}C среди белковых фракций из аминокислот, образовавшихся внутри изолированных клеток (через ассимиляцию $^{14}\text{CO}_2$ в ходе фотосинтеза), отличалось от использования экзогенных ^{14}C -аминокислот из культуральной среды, в которой выращивали эти клетки. Более того, исследования, связанные с культивированием изолированных клеток, показали, что они могут нормально функционировать только при определенной их плотности. Это означает, что им необходим определенный состав внешней среды и при большом внеклеточном объеме и

малом числе клеток они сами не в состоянии создать эту среду.

БЕЛКИ-ФЕРМЕНТЫ В АПОПЛАСТЕ

Но значение АП не ограничивается его участием в транспорте ассимилятов. Во внеклеточном пространстве были обнаружены различные белки-ферменты. Некоторые из них активируются в кислой среде и участвуют в гидролизе сахарозы. Интересно, что гидролиз сахарозы до глюкозы и фруктозы с последующим возвратом моносахаров в клетки является одним из механизмов торможения ее экспорта из листа. К настоящему времени известно, что в апопласт выходят и другие белки-ферменты. Установлен и предположительный механизм выноса таких больших молекул за пределы клетки. В основе этого механизма лежит явление, известное у цитологов как экзоцитоз. Участвуют в этом процессе особые структуры клетки, называемые эндоплазматическим ретикулом (ЭПР), который в завершивших рост клетках образует густую эндоплазматическую сеть [1]. ЭПР представляет собой разнообразные пузырьки, цистерны, полости и другие мембранные образования внутри цитоплазмы. Отдельные участки мембран таких структур могут захватывать часть протоплазмы и изолировать ее от остальной части клеточного содержимого. Затем такой пузырек, содержащий часть цитоплазмы, перемещается к внешней мембране клетки, а мембрана, его ограничивающая, сливается с плазматической мембраной. Далее мембрана этого пузырька с внешней стороны разрывается и его содержимое выбрасывается во внеклеточное пространство. Таким способом клетка выносит во внеклеточное пространство различные ферменты, а также регуляторные вещества.

Некоторые ферменты, находящиеся в АП, атакуют полимерные вещества клеточной стенки и гидролизуют их до растворимых мономеров [7]. В результате органическое вещество, запасенное в клеточной стенке, оттекает в другие органы и повторно используется в построении новых структур. Такой процесс реутилизации сухого вещества листьев и соломы приобретает особое значение в условиях засухи, когда поступление в растение минеральных веществ с водой затруднено. В этом случае завершающее формирование урожая зерна осуществляется в большой мере за счет реутилизации.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В настоящее время становится очевидным, что у растений во внеклеточном пространстве происходят самые разнообразные химические процессы.

По-видимому, можно даже говорить об определенной внеклеточной биохимии и у растений, которую еще только предстоит исследовать и понять ее роль. Весь ансамбль внеклеточных процессов в определенной мере формирует необходимую для клетки среду. Само строение клеточной стенки, степень заполненности промежутков между микрофибриллами матриксными полисахаридами могут изменять объем и концентрации различных метаболитов в отдельных компартментах апопласта, а значит, и среду, в которой функционирует клетка. Изменение условий выращивания растений может включать или выключать гидролитические механизмы в межклетниках.

Кроме того, в ходе гидролиза полимерных веществ образуются олигомеры (полимеры, содержащие небольшое число мономеров), которые могут играть определенную регуляторную функцию. Уже обнаружены олигосахариды, обладающие гормональными эффектами.

ЛИТЕРАТУРА.

1. *Гамалей Ю.В.* Эндоплазматическая сеть растений. СПб.: БИН РАН, 1994. 81 с.
2. *Курсанов А.Л.* Транспорт ассимилятов в растении. М.: Наука, 1976. 646 с.
3. *Minchin P.E.H., McNaughton* // Austral. J. Plant Physiol. 1987. Vol. 14. P. 325.
4. Национальная коллекция русского льна / Под ред. А.А. Жученко. Торжок: ВНИИ льна, 1996.
5. *Чиков В.И.* Фотосинтез и транспорт ассимилятов. М.: Наука, 1987. 188 с.
6. *Чиков В.И., Зернова О.В., Конюхова Т.М.* // Докл. Акад. наук. 1993. Т. 329, № 5. С. 683.
7. *Fry S.C.* // Ann.Rev. Plant Physiol. 1995. Vol. 46. P. 497.

* * *

Владимир Иванович Чиков, доктор биологических наук, профессор, руководитель лаборатории углеродного метаболизма Казанского института биологии Российской академии наук. Область научных интересов: физиология и биохимия фотосинтеза, продукционные процессы растений. Автор более 140 научных работ, в том числе одной монографии и двух изобретений.