

УДК 573.086.581.085

Н.К. БИШИМБАЕВА, Е.В. РАХИМОВА*, А.К. АМИРОВА, И.Р. РАХИМБАЕВ

ЭЛЕКТРОННО-МИКРОСКОПИЧЕСКОЕ ИЗУЧЕНИЕ КЛЕТОК ЭМБРИОГЕННЫХ КАЛЛУСОВ ПШЕНИЦЫ

(Алматинский филиал Национального центра биотехнологии МОН РК,
*Институт ботаники и фитоинтродукции МОН РК)

Проведено электронно-микроскопическое изучение эмбриогенных каллусов (ЭК) пшеницы. Выявлены слабовакуолизованные, сильновакуолизованные клетки и деградирующие клетки различной морфологии: с пристеночной локализацией цитоплазмы, с полным лизисом содержимого цитоплазмы, деградирующие по типу псевдоплазмолита. Для деградации клеток ЭК пшеницы наиболее характерным является усиление вакуолизации клеток, формирование чашевидных инвагинаций пластид, разбухание митохондрий. Некоторым клеткам свойственны разрушение ядерной оболочки и выход ядерного материала в цитоплазму. Выявлено, что некоторые деградирующие клетки ЭК выделяют экстрацеллюлярные вещества.

Эмбриогенные каллусы являются идеальной моделью для изучения механизмов клеточной дифференцировки и морфогенеза в процессе длительного поддержания эмбриогенного потенциала растений. При исследовании строения рыхлых эмбриогенных (РЭ) каллусов зерновых злаков показано, что эмбриогенный потенциал в этом типе тканей поддерживается за счет эмбриогенных клеточных комплексов (ЭКК), состоящих из мелких изодиаметрических (эмбриогенных) и вакуолизованных клеток [1, 2]; охарактеризована ультраструктура обоих типов клеток. В мелких изодиаметрических клетках ядро занимает центральную позицию, цитоплазма плотная, вакуоли мелкие, органеллы равномерно распределены по всей цитоплазме, много митохондрий, пластид, диктиосом и микротелец [1, 2]. В вакуолизованных клетках, которые локализируются около эмбриогенных единиц, часто наблюдали скопления шероховатого эндоплазматического ретикулума со спиральными полисомами. Клетки, находящиеся на дальней дистанции от ЭКК, характеризовались большой вакуолью и митохондриями с электронно-плотным матриксом и хорошо развитыми кристами; плазмодесмы между вакуолизованными клетками отсутствовали. После отделения клеток друг от друга авторы отмечают наличие тонкой сети фибриллов в межклеточном пространстве [1].

Выявлено, что в процессе развития РЭ тканей эмбриогенные клетки пролиферируют и генерируют новые эмбриогенные клетки, соматические зародыши и вакуолизованные клетки [1]. В результате ЭКК диссоциируют на кла-

стеры, состоящие из эмбриогенных и вакуолизованных клеток, разделенных значительным межклеточным пространством. Такой же процесс фрагментации ЭКК наблюдался в каллусных культурах *Ranunculus esceleratus* [3, 4] и в клеточных культурах *Daucus carota* [5, 6]. E. Thomas с соавт. [3], P.F. Franz и J.H. Schell [1] предположили, что условиями, способствующими формированию рыхлой морфологии эмбриогенного каллуса, являются дифференциация и окончательная гибель вакуолизованных клеток.

Тем не менее вопросы цитоморфогенеза рыхлого эмбриогенного каллуса редко обсуждаются в литературе, и клеточные механизмы цитодифференцировки, обеспечивающие длительное поддержание эмбриогенного потенциала культивируемых клеток зерновых злаков, до сих пор не выяснены. Для восполнения этого пробела нами изучена структура клеточных популяций РЭ каллусов пшеницы и выявлено, что деградация клеток ЭКК не только имеет значение для формирования рыхлой морфологии РЭ каллусов, как было предположено предыдущими авторами [1, 3], но и тесно связана с наличием эмбриогенного потенциала [7]. Так, нами установлено, что количество интенсивно окрашенных деградирующих клеток прямо коррелирует с уровнем инициации соматических зародышей [7]. В целях выяснения особенностей ультраструктуры деградирующих клеток, обуславливающих их роль в процессах морфогенеза *in vitro*, нами предпринято электронно-микроскопическое исследование клеток эмбриогенных каллусов пшеницы.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Объектами исследования служили длительно культивируемые рыхлые эмбриогенные (РЭ) каллусы пшеницы. Для электронно-микроскопического исследования были зафиксированы каллусы, культивируемые на среде Мурасиге и Скуга с 1,0 мг/л АБК. Продолжительность светового и темнового периодов составляла 16 и 8 ч соответственно, температура +26 °С, длительность культивирования 28 сут.

Каллусы фиксировали в 2%-ном глутаральдегиде (2,5 ч) с последующей дофиксацией в 1%-ном тетроксиде осмия (2 ч) на какодилатном буфере (рН 7,4). После отмывки от фиксаторов обезвоживали в этаноле и заключали в смесь Эпон-Аралдит. Ультратонкие срезы получали на ультрамикротоме Ultracut с помощью стеклянных ножей, контрастировали уранил-ацетатом и фотографировали при помощи трансмиссионного электронного микроскопа Jem-100В при 80 кВ. Для выявления внеклеточных веществ полисахаридной и гликопротеиновой природы материал для электронной микроскопии окрашивали соответственно алциановым синим и бромфеноловым синим по методике М. Бармичевой [8]. Размеры ядер и клеточных органелл определяли по электронно-микроскопическим снимкам медианных срезов этих органелл.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Ранее в результате гистологического исследования рыхлых эмбриогенных каллусов пшеницы нами выявлены следующие основные типы клеток [7]: 1) одиночные компетентные к эмбриогенезу клетки диаметром 10–15 мкм; 2) 2-, 3-, 4-клеточные проэмбрио; 3) ранние глобулы; 4) интенсивно окрашенные деградирующие клетки (ИОДК) (20–40 мкм); 5) пустые отмершие клетки с утолщенной клеточной стенкой. Среди описанных нами типов клеток наибольший интерес представляют ИОДК, так как их появление коррелирует с приобретением специфической рыхлой морфологии и эмбриогенного потенциала в РЭ каллусах пшеницы [7]. Наибольший выход ИОДК (до 66,8%) нами выявлен в варианте среды с 1,0 мг/л АБК [9], поэтому для электронно-микроскопического исследования были использованы РЭ каллусы пшеницы, культивируемые на этой среде.

В результате электронно-микроскопического изучения РЭ каллусов пшеницы нами выявлены клетки различной морфологии: слабовакуолизованные клетки эмбриоидов, сильновакуолизованные и деградирующие клетки.

Слабовакуолизованные клетки эмбриоидов. Из всех обнаруженных нами типов клеток цитоплазма слабовакуолизованных клеток эмбриоидов выглядит наиболее электронно-плотной (рис. 1, а). Рибосомы встречаются в значительном количестве. Они могут наблюдаться как в свободном состоянии, так и ассоциированные с цистернами эндоплазматического ретикулума (ЭР) – на поверхности их наружных мембран. Кроме того, часть рибосом встречается в виде полисомных агрегатов. У клеточной стенки описываемых клеток отмечены пузырьки, на наружной поверхности мембраны которых находятся прикрепленные рибосомы (так называемые «окаймленные пузырьки»).

Митохондрии вытянутые или удлиненные (в среднем 1,38x0,40 мкм), с длинными кристами, параллельными друг другу. Матрикс митохондрий несколько плотнее, чем цитозоль. В митохондриях хорошо заметны миторибосомы, интрамитохондриальные гранулы отмечаются крайне редко.

Эндоплазматический ретикулум развит очень хорошо. Длинные и средней длины цистерны ЭР окутывают ядро, образуя так называемый ретикулярный чехол (рис. 1, а). Кроме того, такие цистерны характерны для периферии клетки, где они располагаются преимущественно параллельно клеточной оболочке. Иногда цистерны контактируют с плазмалеммой и выглядят как ее инвагинации, и только при внимательном рассмотрении можно сделать вывод о контакте ЭР с плазмалеммой. Небольшие цистерны ЭР часто окружают вакуоли и митохондрии, контактируя с ними. В некоторых клетках трубочки и короткие цистерны ЭР формируют густую разветвленную сеть. Количество агранулярного ретикулума и соотношение агранулярных и гранулярных элементов сильно колеблется от клетки к клетке.

Из литературы известно, что шероховатый ЭР участвует в синтезе гликопротеинов, гладкий ЭР – в синтезе терпеноидов и транспорте веществ внутри клетки [10]. В слабовакуолизованных клетках эмбриоидов РЭ каллусов пшеницы эндоплазматический ретикулум представ-

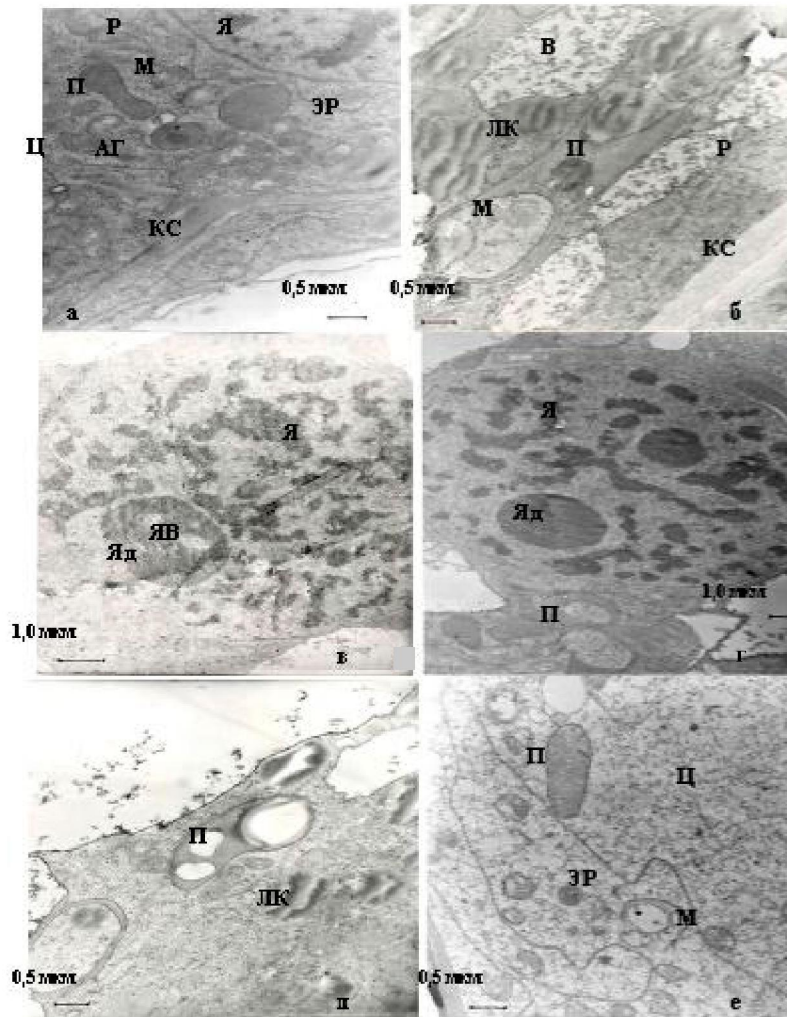


Рис. 1. Ультраструктура деградирующих клеток в РЭ каллусах пшеницы (1,0 мг/л АБК, Га-Оs). КС – клеточная стенка; Ц – цитоплазма; Я – ядро; Р – рибосомы; ЭР – эндоплазматический ретикулум; М – митохондрии; Яд – ядрышко; ЯВ – ядрышковая вакуоль; П – пластиды; ЛК – липидная капля; В – вакуоль; АГ – аппарат Гольджи. а – г – слабовакуолизованные клетки: а – фрагмент слабовакуолизованной клетки; б – чашевидные инвагинации пластид, заполненные цитоплазмой с митохондриями, рибосомами и липидами; в – присутствие вакуоли в ядрышке; г – ядро слабовакуолизованной клетки; д – фрагмент сильновакуолизованной клетки; е – разреженность цитоплазмы деградирующих клеток, вызванная разрушением тонопласта вакуолей и лизисом содержимого цитоплазмы

лен шероховатым ретикулумом, что может свидетельствовать о синтезе гликопротеинов.

Пластиды в слабовакуолизованных клетках каллуса пшеницы характеризуются высокой полиморфностью своей формы. В большинстве описываемых клеток пластиды имеют удлиненную форму (в среднем $1,84 \times 0,75$ мкм). Плотность стромы пластид выше, чем таковая митохондрий или цитозоля. У некоторых пластид не выражена двумембранная оболочка, а имеется лишь одна из мембран. В некоторых пластидах отмечаются также проламеллярное тельце, зачатки ламеллярной системы или 1–2 мелкие пласто-

глобулы. В описываемых клетках наблюдаются пластиды гантелевидной и неправильной формы.

Для многих из них характерны чашевидные инвагинации (рис. 1, б), заполненные цитоплазмой с митохондриями, рибосомами и липидами. Подобные инвагинации отмечены у лейкопластов в клетках нектарника *Heracleum sp.* в период максимума цветения, в клетках нектарников *Cucumis sativus* на завершающем этапе старения и непосредственно перед отмиранием, в клетках секретирующей эфирномасличной железки *Ribes nigrum*, в клетках смоляного хода растущей хвои *Pinus sibirica* [11].

Согласно выводам некоторых авторов [12] описанные особенности строения характерны для пластид, встречающихся в секреторных клетках сосудистых растений и продуцирующих вторичные метаболиты – терпены и гликопротеины.

Вакуолярная система слабовакуолизованных клеток развита довольно слабо. Мелкие вакуоли часто содержат пузырьки или остатки непереваренной цитоплазмы, крупным свойствен хлопьевидный осадок. Аппарат Гольджи представлен достаточно хорошо и состоит из 3–12 цистерн, сложенных стопочкой и окруженных отчленяющимися от них пузырьками. Необходимо отметить, что среди этих пузырьков не наблюдаются «окаймленные».

Ядро описываемых клеток довольно крупное, в среднем 10,89x8,88 мкм в диаметре, центральную позицию занимает редко, что, вероятно, связано с прогрессирующей вакуолизацией клеток. Ядерная оболочка на срезах слегка волнистая, на наружной мембране отмечаются редкие рибосомы.

Ядрышко крупное, в среднем 3,63x2,55 мкм в диаметре, с ядрышковыми вакуолями (рис. 1, в). Присутствие вакуолей в ядрышке считается одним из признаков, характерных для секреторных клеток [13]. В некоторых ядрах наблюдаются два ядрышка, одно из которых значительно крупнее второго (2,64x2,17 и 1,85x1,53 мкм соответственно) (рис. 1, г). Конденсированный хроматин представлен длинными высококонтрастными тяжами-хромонемами. Некоторые хромонемы контактируют с ядерной оболочкой. Тип ядра хромонемный. Наличие конденсированного хроматина в виде хромонем – признак высокой функциональной активности клеток [14]. Из продуктов запаса характерны довольно многочисленные липидные капли.

Таким образом, присутствие довольно большого количества шероховатого ЭР свидетельствует об активном синтезе гликопротеинов в слабовакуолизованных клетках эмбрионидов. Наличие хорошо представленного аппарата Гольджи, пластид гантелевидной формы с чашевидной инвагинацией, присутствие вакуолей в ядрышке – все эти признаки, характерные для секреторных клеток, имеются в слабовакуолизованных клетках.

Сильновакуолизованные клетки. В этих клетках вакуоль занимает наибольшую часть

объема (рис. 1, д). Клетка буквально заполнена несколькими крупными вакуолями с редким рассеянным осадком. В некоторых из них встречаются непереваренные липидные капли.

Цитоплазма оттеснена к клеточной стенке, и в ней наблюдаются мелкие вакуоли с пузырьками. Распределение рибосом в цитозоле идентично таковому в слабо вакуолизованных клетках.

Митохондрии удлинённые, с хорошо развитыми кристами. Средний размер 1,28x0,57 мкм. У некоторых органелл матрикс несколько просветлен, а кристы выглядят разбухшими. По нашей визуальной оценке количество диктиосом при прогрессирующей вакуолизации клеток не меняется, а количество липидных капель возрастает (рис. 1, д).

В сильновакуолизованных клетках отмечены пластиды с проламеллярными тельцами, со слабым развитием ламеллярной системы и с пластоглобулами, группирующимися вокруг проламеллярного тельца. Размеры пластид несколько выше, в среднем 3,19x1,19 мкм. Многие имеют чашевидную форму. Кроме того, появляются пластиды с крахмальными зёрнами. Иногда крахмальное зерно занимает почти весь объём органеллы.

Содержание и тип ЭР не меняются по мере вакуолизации, однако цистерны, примыкающие к клеточной оболочке, выглядят значительно короче. По-видимому, происходит их фрагментация. Цистерны, окружающие ядро, сохраняют свои размеры. Структура ядра идентична описанной выше. Однако необходимо отметить, что нити конденсированного хроматина не примыкают к ядрышкам, а находятся на некотором расстоянии от них.

Деградирующие клетки. Деградация клеток в РЭ каллусов пшеницы может происходить несколькими путями. При деградации клеток с пристеночной локализацией цитоплазмы образуется крупная центральная вакуоль с редкими фибриллами, которая оттесняет цитоплазму к клеточной стенке, и цитоплазма при этом сильно уплотняется.

В других клетках цитоплазма становится разреженной (рис. 1, е), количество полисомных агрегатов резко уменьшается. По-видимому, в первую очередь разрушается тонопласт некоторых вакуолей и содержимое цитоплазмы равномерно распределяется по всей клетке.

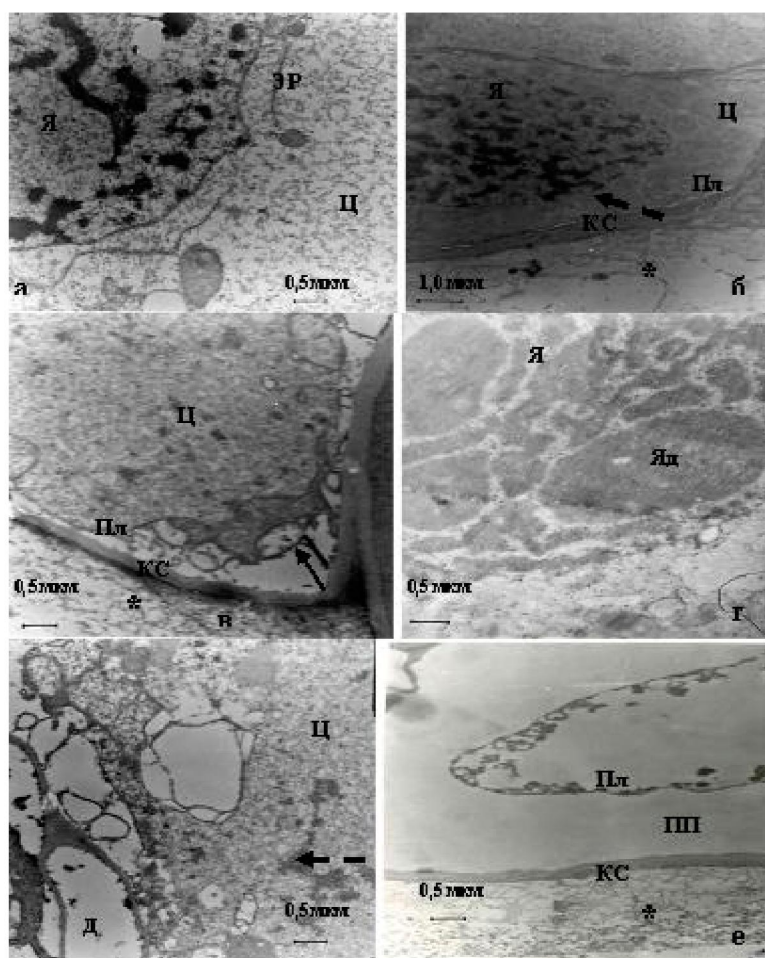


Рис. 2. Ультраструктура клеток РЭ каллусов пшеницы. Я – ядро; Ц – цитоплазма; Яд – ядрышко; ЭР – эндоплазматический ретикулум; Пл – плазмалемма; ПП – периплазматическое пространство; КС – клеточная стенка; ↑ – крупные пузырьки; * -- фибриллы экстрацеллюлярного матрикса; -- → – конденсированный хроматин. а – ядро деградирующей клетки (1,0 мг/л АБК, Га-Оs); б – деградирующая клетка на начальных этапах псевдоплазмолиза (1,0 мг/л АБК, бромфеноловый синий); в – крупные пузырьки между плазмалеммой и клеточной стенкой на начальных стадиях псевдоплазмолиза (1,0 мг/л АБК, Га-Оs); г – частичное разрушение ядерной оболочки в ядре клетки с псевдоплазмолизом (1,0 мг/л АБК, Га-Оs); д – конденсированный хроматин в виде хромонем в цитоплазме деградирующих клеток с псевдоплазмолизом при полном разрушении ядерной оболочки (1,0 мг/л АБК, Га-Оs); е – ЭЦМ на поверхности деградирующих клеток с псевдоплазмолизом (1,0 мг/л АБК, бромфеноловый синий)

В обоих указанных типах деградации клеток целостность плазмалеммы чаще всего сохраняется, но появляются ее инвагинации и ломасомы. Митохондрии теряют правильную форму (средний размер $0,84 \times 0,52$ мкм), их матрикс просветляется, а кристы сильно укорачиваются и разбухают. Миторибосомы собираются в группы.

По визуальной оценке количество пластид уменьшается, некоторые из них сохраняют остатки ламеллярной системы. Размеры пластид $2,61 \times 1,17$ мкм.

Интересно отметить, что в таких деградирующих клетках сохраняется ядро, из него лишь исчезает ядрышко, а тяжи хромонем со-

храняются и становятся более контрастными (рис. 2, а).

Длинные цистерны ЭР, окружающие ядро и находящиеся свободно в цитоплазме, не изменяются, тогда как короткие трубочки и цистерны полностью разрушаются (рис. 2, а). Содержимое цитоплазмы полностью лизируется, сохраняются лишь электронно-прозрачные вакуоли с остатками пластид и пузырьки, локализирующиеся вдоль клеточных стенок. На поверхности клеток у двух первых типов деградирующих клеток тяжи внеклеточных веществ не обнаружены.

При деградации клеток по типу псевдоплазмолиза на начальных этапах плазмалемма кле-

ток становится более извилистой и образует инвагинации (рис. 2, б). Подобные инвагинации плазмолеммы наблюдаются во всех вакуолизованных клетках каллуса *Hibiscus rosasinensis* [15] и полностью вакуолизованных клетках каллусной ткани, полученной из зародышевых структур пшеницы [16]. В процессе псевдоплазмолиза между плазмолеммой и стенкой клеток исследуемого нами каллуса пшеницы отмечаются крупные пузырьки (рис. 2, в), которые в дальнейшем исчезают.

Для изученных нами клеток с псевдоплазмолизом характерно быстрое разрушение всех органелл, в том числе и ядра. Вначале возрастает объем ядра и ядрышек, число последних увеличивается (1–3). Затем наблюдаются разрушение ядерной оболочки и выход ядерного материала в цитоплазму. При частичном разрушении ядерной оболочки ядро с ядрышками выглядят интактными (рис. 2, г). При полном разрушении ядерной оболочки конденсированный хроматин в виде хромоном сохраняется и в цитоплазме (рис. 2, д).

На поверхности клеточных стенок деградирующих клеток с начальной стадией псевдоплазмолиза обнаружены фибриллы экстрацеллюлярного матрикса (ЭЦМ) (рис. 2, б, в), наблюдаемые и в клетках с полным псевдоплазмолизом (рис. 2, е). При этом, чем сильнее выражен псевдоплазмолиз, тем четче оформлены фибриллы ЭЦМ вокруг деградирующей клетки. При использовании двух способов фиксации глутаральдегидом-тетроксидом осмия – без подкраски и с подкраской алциановым синим экстрацеллюлярный матрикс на поверхности клеточных стенок РЭ каллусов пшеницы нами не выявлен. При фиксации с подкраской бромфеноловым синим на поверхности клеточных стенок деградирующих клеток с начальной стадией псевдоплазмолиза фибриллы ЭЦМ выглядят электронно-плотными и контрастными. На заключительных этапах псевдоплазмолиза клеток ЭЦМ становится двухслойным: внутренний слой фибриллярный, наружный – гранулярный. Очевидно, что химическая природа веществ, формирующих слои ЭЦМ, различается. Толщина такого двухслойного экстрацеллюлярного матрикса достигает 3,38 мкм.

Ранее на гистологических препаратах РЭ каллусов пшеницы, выращенных на среде с АБК, методом световой микроскопии мы выявили

ЭЦМ полисахаридной природы при помощи красителя алцианового синего [9]. В результате данного исследования на ультратонких срезах с подкраской бромфеноловым синим нами идентифицирован ЭЦМ белковой природы. Суммируя данные световой и электронной микроскопии, мы полагаем, что клетки, деградирующие путем псевдоплазмолиза, в результате стресса, вызванного АБК, выделяют в среду сначала гликопротеины, которые при удалении от самой клетки и соприкосновении с условиями внешней среды распадаются на гликановую (полисахаридную) и белковую части. В каллусах *Zea mays* также методами световой и иммунофлюоресцентной микроскопии идентифицированы ЭЦМ, имеющие полисахаридную и гликопротеиновую природу [1, 17].

Таким образом, в результате электронно-микроскопического исследования на ультраструктурном уровне нами выявлены слабовакуолизованные клетки, сильновакуолизованные клетки и деградирующие клетки различной морфологии: с пристеночной локализацией цитоплазмы, с полным лизисом содержимого цитоплазмы и деградирующие по типу псевдоплазмолиза. Сильновакуолизованные клетки, по сути, представляют собой одну из стадий деградации клеток. Выявлено, что наиболее характерным для деградации клеток ЭК пшеницы является усиление вакуолизации клеток, формирование чашевидных инвагинаций пластид, разбухание митохондрий.

Выявленные нами особенности ультраструктуры деградирующих клеток согласуются с ранее полученными нами данными гистологических исследований о том, что в процессе деградации клеток РЭ каллусов происходят сжатие цитоплазмы с образованием периплазматического пространства (псевдоплазмолиз), разрушение ядерной оболочки и выход ядерного материала в цитоплазму [18].

Электронно-микроскопическое исследование также подтвердило полученные нами данные световой микроскопии о том, что деградирующие клетки могут быть вовлечены в процесс выделения экстрацеллюлярных веществ [18]. Известно, что экстрацеллюлярные вещества могут играть важную роль в межклеточных взаимодействиях, осуществляя сигнальную трансдукцию клеточных ответов на действие гормональных и стрессовых факторов [19]. Мы полагаем, что со

способностью деградирующих клеток выделять в окружающее пространство внеклеточные вещества гликопротеиновой или полисахаридной природы связана их роль в процессах морфогенеза и клеточной дифференцировки в рыхлых эмбрионных каллусах пшеницы.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Franz P.F., Schell J.H.N.* An ultrastructural study on the early development of *Zea mays* somatic embryos // *Can J. Bot.* 1991. V. 69. P. 858-865.
2. *Wang Y., Cui K., Wang L., Wang L.* Ultrastructure of somatic embryogenesis of wheat // *Acta Bot.Sci.* 1994. V. 36, N6. P. 418-422.
3. *Thomas E., Konar R.N., Street H.E.* The fine structure of the embryogenic callus of *Ranunculus sceleratus* // *L.J. Cell Sci.*, 1972. V. 11. P. 95-109.
4. *Profumo P., Gastaldo P., Rascio N.* Ultrastructural study of different types of callus from leaf explants of *Aesculus hippocastanum L.* // *Protoplasma*, 1987. V. 138. P. 89-97.
5. *Halperin W., Jensen W.A.* Ultrastructural changes during growth and embryogenesis in carrot cell cultures // *J. Ultrastruct. Res.*, 1967. V. 18. P. 428-443.
6. *McWilliam A.A., Smith S.M., Street H.E.* The origin and development of embryoids in suspension cultures of carrot (*Daucus carota*) // *Ann. Bot.*, 1974. V. 38. P. 243-250.
7. *Амирова А.К., Бишимбаева Н.К.* Влияние 2,4-Д на процесс соматического эмбриогенеза в длительно культивируемых каллусных тканях пшеницы // *Биотехнология. Теория и практика.* 2004. №3-4. С. 42-47.
8. *Бармичева Е.М.* Цитохимическое изучение секреции слизи клетками корневого чехлика *Raphanus sativus (Cruciferae)* // *Бот. ж.* 1982. Т. 67. № 12. С.1627-1635.
9. *Бишимбаева Н., Амирова А., Денебаева М.* Влияние абсцизовой кислоты на состав клеточных популяций и морфогенез в культуре тканей пшеницы и ячменя // *Поиск, серия естественных и технических наук.* 2007. №1. С. 136-139.
10. *Васильев А.Е.* Функциональная морфология секреторных клеток растений. Л.: Наука, 1977. 208 с.
11. *Vassilyev A.E.* Quantitative ultrastructural data of secretory epithelial cells in *Rhus toxicodendron* // *Int. J. Plant Sci.* 2000. V.161. N4. P. 615-630.
12. *Колалите М.Р., Иванова А.Н.* Особенности ультраструктуры пластид секреторных клеток растений // *Труды II Международ. конф. по анатомии и морфологии растений.* СПб., 2002. С.338-339.
13. *Шубникова Е.А.* Цитология и цитофизиология секреторного процесса. М., 1967. 116 с.
14. *Nagl W.* Nuclear ultrastructure: condensed chromatin in plants is species-specific (kaaryotypical), but not tissue-specific (functional) // *Protoplasma*, 1979. V. 100 (1). P. 53-71.

15. *Li L., Deng J.M., Guo L.R.* Ультраструктура инвагинаций плазмалеммы у каллуса *Hibiscus rosa – sinensis* // *Acta Bot. Unnanica.* 1998. V. 20. № 3. P. 312-334.
16. *Косулина Л.Г., Латикова В.П.* Ультраструктурная организация клеток каллусной ткани, полученной из зародышевых структур пшеницы сорта Мироновская яровая // *Ультраструктурная организация растений: Всесоюзного симпозиума по ультраструктуре растений.* Кишинев, 1983. С. 86.
17. *Samaj J., Baluska F., Bobak M., Volkmann D.* Extracellular matrix surface network of embryogenic units of friable maize callus contains arabinogalactan proteins recognized by monoclonal antibody JIM 4 // *Plant Cell Reports.* 1999. V. 18. P. 369-374.
18. *Бишимбаева Н.К., Денебаева М.Г., Амирова А.К., Рахимова Е.В.* Особенности гистологического строения рыхлых эмбрионных каллусов ячменя // *Известия АН РК. Серия биологическая и медицинская.* 2001. №1-2. С.7-14.
19. *Алехина Н.Д., Балнокин Ю.В., Гавриленко В.Ф., Жигалова Т.В., Мейчик Н.Р., Носов А.М., Полесская О.Г., Харитонашвили Е.В., Чуб В.В.* / *Физиология растений: Учебник для студ. вузов.* Под ред. И.П. Ермакова. М.: Академия, 2005. 640 с.

Резюме

Электронды-микроскоп арқылы бидайдың эмбрионды каллустарына (ЭК) зерттеу жүргізілді. Төмен деңгейде вакуольденген клеткалар, жоғары деңгейде вакуольденген клеткалар және морфологиясы әртүрлі жойылатын клеткалар анықталды: цитоплазмасы қабырғалық локализацияланған, цитоплазма заттары толығымен лизистенген және псевдоплазмоллиз типі бойынша жойылатын клеткалар. Бидай ЭК-ның жойылатын клеткаларына клетка вакуольденуінің күшеюі, тостағаншалы иілген пластидтердің түзілуі, митохондрияның ісінуі тән болып табылады. Кейбір клеткалар үшін ядро қабырғасының бұзылуы және ядро материалының цитоплазмаға шығуы тән. ЭК-тың кейбір жойылатын клеткаларының клетка сыртқылық заттарды бөлетіні көрсетілді.

Summary

Electron microscopic investigation of wheat friable embryogenic calli (EC) cells has been conducted. Poorly vacuolated cells, strongly vacuolated cells and degrading cells of different morphology have been revealed: with cell wall localization of cytoplasm, with full lysis of cytoplasm content and pseudoplasmolysis type degrading cells. Increase of cell vacuolization, formation of plastids deep invaginations, mitochondrias swelling are the main characteristics of degrading cells in wheat EC. Damage of nuclear coat and release of nuclear material were typical for some cells. It was revealed, that some degrading cells of EC release extracellular substances.