

ПЛАСТИДЫ РАСТИТЕЛЬНЫХ КЛЕТОК: ИСТОРИЧЕСКИЙ АСПЕКТ ИХ ИЗУЧЕНИЯ

Установлено, что органеллы растительной клетки, в том числе и пластиды, начали исследовать и детально изучать только к концу XIX века, поскольку совершенствовалась микроскопическая техника. Новая эра в изучении растительных пигментов началась в начале XX столетия в результате открытия русским ботаником М. С. Цветом нового метода разделения пигментов, получившего название адсорбционного. О структуре хлоропластов также стало не сразу известно, а в процессе онтогенеза. Можно утверждать, что ботаниками в прошлом столетии были выполнены важные исследования пластид, преимущественно хлоропластов, в разных направлениях, благодаря чему получили развитие другие немаловажные вопросы, например природа и химизм фотосинтеза.

Ключевые слова: история цитологии, ботаника, исследования пластид, растительная клетка, пигменты пластид.

Анализируя найденные публикации, пособия по ботанике, цитологии приходим к мысли, что только в XIX в. внимание исследователей привлекает содержимое клетки, ее органеллы. К этому времени были уже известны крахмальные зерна, кристаллы, хлорофилловые зерна (т.е. пластиды) и др. Совершенствовалась микроскопическая техника и соответственно накапливался новый экспериментальный материал [13, с. 31].

Термин пластиды произошел от греческого слова «пластидос» – создающая, образующая. Это постоянные органоиды клеток зеленых растений. Грибы, бактерии, слизевики, а также сине-зеленые водоросли пластид не имеют. Первые наблюдения и описания пластид – хромофоров (носителей окраски у водорослей) и хлоропластов были сделаны А. Левенгуком в 1676 г. Детальное исследование пластид было проведено в 1882 г. А.Ф. В. Шимпером. Он описал три вида пластид: лейкопласты, хлоропласты и хромопласты [15].

В 1862 г. Сакс выяснил, что остов пластиды состоит из белковых веществ. Наблюдениями Шимпера в 1885 г. было установлено, что остов, или строма, является основной частью пластиды: пропитывающий его пигмент является включением которое может и отсутствовать [14, с. 60].

Шимпер в 1885 г. разделил пластиды на три группы в зависимости от их окраски: хлоропласты – зеленые, хромопласты (желто горячие) и лейкопласты – бесцветные [4].

Бесцветные пластиды – лейкопласты – были открыты и правильно изображены в 1854 г. Крюгером, но его наблюдения не привлекли внимания ботаников, пока Шимпер в 1880 г. не опубликовал своих исследований по этому же вопросу, указав на всеобщее распространение лейкопластов.

Окрашенные пигменты хромопластов стали известны еще ранее лейкопластов. В 1837 г. Берцелиус из желтых осенних листьев (спиртовой вытяжки) выделил пигмент и назвал его ксантофиллом. Вакенрадер в 1831 г. открыл каротин в корнях моркови. Краус в 1872 г. впервые спектроскопически исследовал пигменты хромопластов и установил три группы пигментов, отличающихся по своим спектрам поглощения. Одновременно с Краусом пигменты хромопластов изучал Сорби, который на основе спектроскопического исследования также выявил множественность пигментов хромопластов [14, с. 60].

Структуру хромопластов изучали Шимпер и Курше. Шимпер выявил генетическую связь хромопластов с другими пластидами, установил возникновение их из лейкопластов или хлоропластов, в последнем случае вследствие потери хлорофилла и появления пигментов-каротиноидов. По мнению Шимпера, в состав хромопластов входит белковый субстрат, включающий в одних случаях аморфный пигмент, а в других – зернышки пигмента или настоящие кристаллы пигмента. Шимпер полагал, что разнообразие форм хромопластов зависит не только от различия их по происхождению, но и от различия заключенных в них пигментов.

Курше изучал структуру и пигменты хромопластов более чем у 400 видов растений. Пигменты хромопластов он разделял на три категории: 1) содержащие пигменты из группы каротина, растворимые в петролейном эфире; 2) содержащие пигменты группы ксантеина, нерастворимые в петролейном эфире, но растворимые в спирте; 3) пигмент хромопластов алоэ (Aloe).

Хромопласты были найдены в цветках красного и желтого цвета, в плодах, в осенних листьях и в некоторых корнях, например у моркови. Русский ботаник В.А. Ротерт впервые нашел хромопласты в зеленых вегетативных органах растений.

Исследования отечественных и зарубежных ботаников, изучавших строение лейкопластов и хромопластов и пигменты последних, составившие основу современных представлений по этим вопросам, относятся уже к XX в.

Внимание ботаников, русских и зарубежных, более всего привлекало изучение зеленых пластид-хлоропластов, содержащих хлорофилл и сопутствующие ему пигменты. Они были открыты еще в 1791 г. Итальянским ученым Андреа Компаретти. Сам термин – хлоропласты – принадлежит Страсбургеру [14, с. 61].

Структура хлоропластов возникает не сразу, а в процессе онтогенеза. На формирование структуры хлорофилла впервые обратил внимание О.О. Табенцкий (1952). Позже развитие структуры хлоропластов описали А. Фрей-Висслинг и К. Люллеталер (1968) [5, с. 22].

В первой половине XIX в. было выяснено, что зеленые зернышки – хлоропласты – состоят не только из пигмента, но имеют остов, окрашивающийся йодом в желтый цвет [14, с. 61]. Выяснено, что хлоропласты состоят из окрашенной цитоплазматической основы – стромы, в которой размещены особенные зерноподобные образования – граны, которые еще выявил К. А. Тимирязев [7, с. 32].

Факты изучения хлорофилла и сопутствующих ему пигментов в XIX представляют лишь исторический интерес: несовершенство методики не позволяло выделить из хлоропластов пигменты в чистом виде, в связи с чем не могли быть выявлены их подлинные свойства [14, с. 61].

Новая эра в изучении растительных пигментов началась в начале XX столетия в результате открытия русским ботаником М. С. Цветом нового метода разделения пигментов, получившего название адсорбционного, или хроматографического [14, с. 62], а именно метод исследования им был предложен в 1903 году. В 1931 г. немецкие ученые Кун и Ледерер хроматографическим методом разделили каротины растительного происхождения на несколько компонентов [6, с. 106].

На основе этого метода пигменты хлорофиллового зерна – хлорофиллы, каротины и ксантофиллы – были впервые получены в чистом виде, в связи с чем за сравнительно короткий срок были достигнуты крупные успехи в изучении их свойств [14, с. 62].

Строение антоцианов было установлено в 1913-1916 гг. немецким ученым Р. Вильштеттером. Антоцианы – растительные хамелеоны, как их образно назвал М. С. Цвет (1914) за разнообразие окраски и способность ее быстро изменять [15].

Существовали различные точки зрения на структуру хлоропластов. Так, Н. Прингсгейм (1881-1882) приписывал хлоропластам губчатое строение, считая, что

пигмент заключен в порах белкового остова. А. Мейер (1883-1885) полагал, что пигмент в хлоропластах находится в виде зеленых зернышек, или гранул, включенных в бесцветную массу белкового остова. Шмиц и Фромман считали, что остов пластид имеет сетчатую структуру, с которой тесно связан пигмент. Впрочем, о сетчатой структуре хлоропластов значительно ранее писал С. М. Розанов (1867 г.), издавший ее у водоросли *Vruopsis*.

Шварц, подвергая в 1887 г. клетки различным воздействиям и изучая происходящие при этом изменения белкового остова, пришел к заключению о его волокнистом строении. По его мнению, тончайшие волокна белка, названного им хлоропластином, пропитаны хлорофиллом и склеены другим белковым веществом – метаксином [14, с. 62]. Последний имеет способность разбухать в воде или даже растворяться, в связи с чем волокна хлоропластина становятся видимыми.

Русский ботаник М. С. Цвет (1901), изучая строение хлоропластов, присоединился к представлениям Шварца. Цвет полагал, что остов хлоропласта состоит из двух различных частей: носителя пигментов – хлоропластина, образующего губчатый скелет пластиды, и менее плотного белкового вещества с непостоянными свойствами – метаксина, склеивающего хлоропластин.

Структурные же изменения стромы, по этим воззрениям, возникают при нарушении ее нормального состояния под влиянием внешних воздействий.

Относительно состояния хлорофилла в пластиде многие цитологии XX ст. склоняются к той мысли, что хлорофилл находится здесь в виде зернышек, или гранул, т.е. подтверждают старые наблюдения А. Мейера.

В первой половине XIX в., до работ Негели, общепринятым было мнение, что хлоропласты, как и клеточные ядра, возникают непосредственно из протоплазмы, в процессе формирования клетки. В 1846 г. Негели открыл у хлоропластов способность к размножению путем деления. Далее, обстоятельными работами Шмица о хлоропластах у водорослей, относящимися к 1880-1884 гг., и работами Шимпера, относящимися к 1880-1885 гг. на большом фактическом материале были подтверждены наблюдения Негели [14, с. 63].

Процесс образования пластид в растительных клетках изучал профессор Петербургского университета А. С. Фаминцын [10, с. 158-159] на семенах подсолнечника. Результаты своих наблюдений он изложил в статье «О судьбе зерен хлорофилла в семенах и проростках» (1894 б) [11, с. 11]. Он пришел к выводу, что хлоропласты в проростках подсолнечника не возникают заново из протоплазмы, а в виде маленьких сморщенных образований (лейкопластов) содержатся в зрелых семенах; только из этих образований, зеленеющих во время прорастания, и возникают хроматофоры проростков [14, с. 63].

Передвижения хлоропластов внутри клеток впервые наблюдал и описал Сакс. Частично затеняя лист и выставляя его на солнце, Сакс наблюдал побледнение освещенной части листа. После удаления затенявшего предмета на листе получался темно-зеленый рисунок на светлом фоне. Сакс, описав эти «теневые картины» не дал им объяснения [14, с. 64].

Аналогичные опыты проводил А. С. Фаминцын над листьями мха *Mnium* (1867 б, в), изучая влияние света и темноты на расположение хлоропластов в его листьях. Листья этого мха состоят из одного слоя клеток и поэтому удобны для наблюдения. Переноса растения из освещенного помещения в темное, Фаминцын наблюдал перемещение зерен хлорофилла с наружных на боковые стенки клеток. На основе этих наблюдений Фаминцын пришел к выводу, что хлорофилловые зерна мха *Mnium* каждые сутки совершают периодические движения: утром переходят с боковых стенок на наружные, верхнюю и нижнюю стороны, а вечером перекачываются снова на боковые стенки. Это передвижение хлоропластов, по мнению Фаминцына,

вызывается исключительно светом; рассеянный дневной свет вызывает передвижение зерен хлорофилла на наружные стенки, сильный же прямой свет действует подобно темноте [14, с. 64].

Фаминцын полагал, что зерна хлорофилла передвигаются пассивно, увлекаемые движением окружающей их протоплазмы. Отсюда он делал вывод, что не зерна хлорофилла, а протоплазма реагирует на световое раздражение [12, с. 53; 14, с. 64].

Изучение движения хлоропластов в клетках в зависимости от света и других внешних факторов было продолжено И. П. Бородиным [3, с. 18-20], изучавшим это явление у многих высших и низших растений: *Elodea Canadensis*, *Marchantia polymorpha*, *Blasia pusilla*, *Pellia epiphylla*, *Funaria Hydrometrica*, *Aspidium spinulosum* и других. Бородин описывал свои наблюдения (1869, 1870) над движением зерен хлорофилла на ярком солнечном свете: в этих условиях через 10-15 минут хлоропласты передвигались с наружных стенок на боковые, вследствие чего происходило побледнение листа, т. е. была установлена причина, вызывающая «теневые картины» Сакса. Одновременно наблюдения Бородина подтвердили выводы Фаминцына относительно действия рассеянного солнечного света на движение хлоропластов. Как было указано, на прямом свету пластиды перемещались на боковые стенки, на рассеянном же свету они вновь передвигались на наружные стенки клеток [14, с. 64].

У *Stellariamedia* и некоторых других растений Бородин (1872) изучал зависимость расположения хлорофилла от температуры. Переноса листья *Stellariamedia* из воды комнатной температуры в воду, нагретую до 30°C, он наблюдал быстрое, в течении часа, перемещение зерен хлорофилла с наружных стенок клеток на боковые. Охлаждение воды до обычной комнатной температуры вновь вызывало перемещение пластид в «дневное положение» – на наружные стенки. Чем слабее был рассеянный свет, тем быстрее перемещались хлоропласты с наружных стенок на боковые под влиянием нагревания. В темноте для этого было достаточно 25 минут. Бородин помещал два листа, находившиеся перед тем в темноте, один в комнатную, другой в теплую воду при рассеянном свете [14, с. 64-65].

В первом случае хлоропласты быстро перемещались на наружные стенки, во втором случае – они оставались неопределенно долгое время в старом положении, на боковых стенках.

Таким образом, опыты И. П. Бородина показали, что высокая температура стремится удержать или перевести зерна хлорофилла в ночное положение, обнаруживая антагонизм в отношении воздействия рассеянного света. От того, который из этих двух факторов брал перевес в воздействии на движение хлоропластов, зависел и результат опыта.

У К. А. Тимирязева (1903) была своя оригинальная точка зрения относительно воздействия прямого солнечного освещения на хлоропласты. Он отрицал перемещение и изменение формы хлоропластов под влиянием сильного освещения. «Предположение, - писал он по этому поводу, - как мне кажется, мало вероятное в применении к палисадной паренхиме, особенно, когда лучи не падают в направлении, строго параллельном продольной оси клеточек» [8, с. 415]. Тимирязев предполагал, что побледнение зеленых листьев при ярком освещении происходит благодаря химическому превращению хлорофилла [9, с. 226; 14, с. 65].

Однако объяснение, предложенное Тимирязевым, относительно выцветания листьев на прямом солнечном свете, не встретило поддержку у ботаников, передвижение хлорофилловых зерен в этих условиях считается твердо установленным, и заслуги Фаминцына и Бородина в выяснении этого явления общепризнанны.

А. Ф. Баталин (1873 а, б, 1874) [1, с. 3; 2, с. XVII-XVIII] изучал влияние света на хлорофилловые зерна, ставя перед собой другие задачи исследования: выяснить воздействие света разной напряженности на процесс образования и разрушения

хлорофилла. Помещая растения на несколько дней в условия яркого освещения, он наблюдал, что хлорофилл исчезает из пластид, но хромофоры не изменяют своей формы, не разрушаются. У растений, длительное время находившихся в условиях яркого освещения, Баталин наблюдал рост новых частей, оставшихся совершенно желтыми. Изучение под микроскопом показало, что в их бесцветных круглых пластидах не содержится крахмала. Затеняя желтые ветви, Баталин наблюдал их позеленение и образования крахмала. В течение лета Баталин вызывал смену пожелтения и позеленения хлорофилловых зерен у хвойных растений, перенося их с рассеянного света в условия сильного освещения и обратно. Аналогичное явление он наблюдал у *Equisetum arvense*, *Cerastium triviale*, *Saxifraga sarmentosa*, *Sparmannia africana* и др. [14, с. 65-66].

Чтоб исключить возможность предположения о влиянии высокой температуры на пожелтение хлорофильных зерен, Баталин видоизменял эксперимент: яркий свет он пропускал предварительно сквозь плоскопараллельный сосуд, наполненный водой; растения все равно желтели, хотя нагревания и не происходило. В то же время пожелтевшие растения начинали зеленеть и в том случае, когда одна ветвь затенялась полупрозрачной бумагой и, следовательно, под ней не происходило значительного нагревания.

Исходя из своих опытов, Баталин пришел к заключению, что разрушение хлорофилла происходит вследствие непосредственного действия яркого света; возвращение растения в условия рассеянного освещения приводит к регенерации хлорофилла.

Вразрез с общепринятыми представлениями о том, что хлорофилл распределен во всей массе хлоропласта, Тимирязев считал, что пигмент находится только на его поверхности (1903). Он проводил наблюдения над хлоропластами *Phajus*, которые было удобно изучать благодаря их значительным размерам.

Извлеченные из клеточек зеленые пластиды Тимирязев рассматривал в сахарном растворе, подбирая концентрацию, не изменяющую хлоропласты. При разбавлении раствора водой хлорофилловые зерна лопались. В этот момент Тимирязев прибавлял раствор медного купороса, чтобы задержать хлоропласты на данной стадии. Прибавляя эозин, он получал изящные препараты, напоминающие почку розового мака с двусторчатой чашечкой благодаря поверхностному расположению хлорофилла.

Хлоропласты Тимирязев изучал также в красном свете и замечал крупинки хлорофилла, распределяющиеся в виде черных точек на поверхности хлоропласта.

Эту точку зрения Тимирязева разделяли английские ботаники Пристлей и Ирвинг, они наблюдали, что у *Selaginella* и *Chlorophytum* хлорофилл расположен лишь в наружном слое пластиды. Зиркль, изучавший в 1926 г. хлоропласты у элодеи, также присоединился к этим представлениям. Однако в целом эти взгляды не встретили большой поддержки [14, с. 66].

В XX столетии в связи с открытием коллоидной структуры протоплазмы в ряде работ, например Либальда, Пономарева, высказывается мысль о гомогенном строении стромы пластид в виде тонкого коллоидного раствора.

Хлоропласты растительных клеток часто содержат включения в виде капелек масла, зерен крахмала, реже – белковых кристаллов. В хлоропластах многих водорослей выявлены особые образования – пиреноиды. Термин этот введен Шмицем. Суть работы Шмица заключалась в том, что пиреноиды встречаются в хромофорах большинства водорослей; у одних организмов они всегда окружены крахмалом, расположенным в форме зерен в плазме хромофора, у других они голы; в обоих случаях пиреноиды представляют округленные, часто шаровидные тела; размножаются они делением, однако могут возникать и непосредственно из плазмы хромофора.

Мейер приписывал пиреноидам кристаллическое строение. Однако к 90-м годам XIX столетия сведения о пиреноидах были еще скудны и противоречивы. Изучение строения, развития и функций пиреноидов составляет немалую заслугу В. Ф. Хмелевского. его труды по этому вопросу были опубликованы в 1895-1901 гг.

Хмелевский изучал пиреноиды на обширном материале – у видов *Zygnema*, *Spirogyra*, *Oedogonium*, *Mougeotia*, *Cladophora*, *Didymoprium*, некоторых *Protococcaseae* [14, с. 66].

Хмелевский нашел, что строение пиреноидов у всех изученных им видов водорослей более или менее сходно, однотипно и более сложно, чем считали его предшественники, изучавшие пиреноиды. В строении пиреноида он различал центральное тело (которое до его работ и принималось другими авторами за пиреноид в целом), от которого отходят пленчатые участки, придающие пиреноиду звездчатую форму. Хмелевский выявил, что в промежутках между упомянутыми лучеобразными отростками пиреноида отлагается крахмал. До его же исследований считалось, что крахмал находится в плазме хроматофора, окружающей пиреноид. По его наблюдениям, центральное тело пиреноида состоит из двух морфологически различных веществ: одного, более плотного, имеющего вид сети, и другого, менее плотного, заключенного в петлях этой сети. Более плотные, сетчато расположенные пластинки размещаются обыкновенно параллельно продольной оси клеток и всей нити водоросли: в петлях этой сети содержится вещество, слабее окрашивающееся. Продольные и поперечные разрезы центрального тела имеют вид полосатой структуры. При внимательном изучении оказывается, что полоски – это оптические разрезы пластинок, идущих параллельно друг другу, вследствие чего при некоторых положениях разрезов пластинчатая структура не обнаруживается. Представления Хмелевского о строении пиреноидов вполне отвечают современным взглядам [14, с. 67-68].

Однако в сводке П. Данжара «Цитология растений и общая цитология», изданной в 1950 г., работы Хмелевского о пиреноидах даже не упомянуты.

Изучая пиреноиды Хмелевский пришел к выводу, что свободного образования их из протоплазмы не происходит, они размножаются только делением. Он наблюдал процесс этого деления у *Zygnema*. Ядро перемещалось вдоль хроматофора и располагалось сбоку его. Пиреноид немного удлинялся, и на нем образовывалась перетяжка. Характерно, что углубление в перетяжке пиреноида увеличивалось именно со стороны ядра, что указывало на его роль в делении пиреноида. Ядро внедрялось в перетяжку, вследствие чего углубление возрастало, затем пиреноид и его крахмальная оболочка делилась на две части. На отдельных стадиях деления Хмелевский наблюдал мостик протоплазмы пиреноида, соединяющий обе его половины, затем мостик утончался, ядро помещалось между двумя пиреноидами, и происходило полное разделение его на две части. В более редких случаях пиреноиды делились ранее деления ядра. Аналогичный процесс деления пиреноидов Хмелевский наблюдал и у водорослей других видов [14, с. 68].

В 90-е годы среди ботаников было общепринятым мнение о том, что пиреноиды представляют собой склад запасов крахмала. Для выяснения роли пиреноидов в клетке, в частности их отношения к образованию крахмала, Хмелевский поставил обширный ряд опытов, выясняя, что происходит с пиреноидами при голодании клеток, при усиленном дыхании, при отравлениях, в атмосфере, насыщенной углекислотой без доступа кислорода (1896, 1899).

Выясняя влияние голодания на пиреноиды, Хмелевский держал водоросль *Nyalothesa* в помещении с высокой температурой (40°C), что повышало процессы диссимиляции. Опыт длился десять дней. Вначале из клеток исчезал крахмал, затем начиналась потеря более сложных органических веществ. Из органоидов клетки оказалось наиболее пострадавшим ядро, настолько уменьшающее в размерах, что в

ряде случаев Хмелевский ставил под сомнение и самое его существование. Хроматофоры оказывались скученными около пиреноидов, сами же пиреноиды оказались органами более устойчивыми, хотя и значительно уменьшались в размерах, по сравнению с нормальными клетками [14, с. 68-69].

При культуре водорослей в атмосфере углекислого газа при отсутствии кислорода из клеток исчезал крахмал. Хроматиновое вещество ядра осталось без изменений, однако оказалась измененной структура ядра. Хроматофоры помещались в центре клетки. Центральное тело пиреноида не изменилось. Испытывая влияние цианистого калия на водоросли, Хмелевский примешивал небольшое количество его в воду, где помещались водоросли. Результатом опыта, поставленного при обыкновенной температуре, было исчезновение крахмала и запасных белков. Ядра же и пиреноиды сохраняли свою морфологическую обособленность, причем Хмелевский часто обнаруживал интересный морфологический факт – протоплазматическую связь между ядром и центральным телом пиреноида, в связи с чем ставил вопрос, не являются ли пиреноиды обособившейся частью ядра.

Действие цианистого калия в условиях низкой температуры (4°C, опыт длился 24 дня) дало результаты, противоположные вышеописанному опыту: Хмелевский наблюдал накопление крахмала. Ядра и пиреноиды сохраняли свой первоначальный состав и форму, хлорофилл также не изменялся. Клетки сохраняли здоровый зеленый вид, во многих из них наблюдался даже процесс деления.

Раздумывая над этими неожиданными явлениями, в частности над причинами, обусловившими накопление крахмала, Хмелевский высказал предположение, что цианистый водород усваивается водорослью. Он напоминал о мнении Траубе, считавшего, что цианистая кислота является первым продуктом ассимиляции азотистых веществ протоплазмы. Хмелевский выдвигал и другое предположение для объяснения указанных явлений. По его мнению, цианистая кислота может выступать в роли сильного раздражителя протоплазмы, в связи с чем в условиях холода повышается способность цианистой кислоты к ассимиляции других органических веществ, находящихся в среде, окружающей водоросль [14, с. 69].

Выставляя на свет водоросли (ранее находившиеся в темноте и при высоких температурах), клетки которых при голодании потеряли крахмал, Хмелевский в первые же часы после начала опыта наблюдал вновь появление крахмала. Крахмал появлялся в виде мельчайших зернышек на периферии центрального тела пиреноида. Через несколько часов крахмала накоплялось так много, что пиреноиды приобретали свой нормальный вид звездчатых телец, с облегающей их крахмальной оболочкой [14, с. 69-70].

На основе своих исследований Хмелевский пришел к новым для того времени выводам о природе пиреноидов; в противовес общепринятому мнению о том, что пиреноиды представляют собой только запас питательных веществ, он указывал, что пиреноиды являются органоидами клетки, размножающимися путем деления и сохраняющими преемственность в развитии от одного поколения к другому.

Что же касается физиологической роли пиреноидов в клетке, то, по мнению Хмелевского, присутствие крахмала около центрального тела пиреноидов свидетельствует о том, что они имеют какое-то отношение к образованию крахмала: зерна крахмала при неблагоприятных условиях всего дольше удерживаются около центрального тела пиреноидов или же, что вероятнее, продолжают образовываться на самом центральном теле пиреноида.

Хмелевский наблюдал появление крахмала при неблагоприятных для его синтеза условиях (высокая температура +30°C, яркое освещение, отсутствие углекислоты). Отсюда он заключил, что в этих случаях крахмал образовывался из

веществ центрального тела пиреноидов, путем их превращения, так как величина пиреноидов при этом значительно уменьшалась.

Эта точка зрения Хмелевского нашла подтверждение и развитие в исследованиях 20-30-х годов XX в. (Зурда, Гейтлера, Шадфо): оказалось, что крахмал является продуктом деятельности пиреносом – элементов белковой природы, находящихся в центральном теле пиреноидов [14, с. 70].

Изложенный материал показывает, что русскими ботаниками в прошлом столетии были выполнены важные исследования пластид, преимущественно хлоропластов, в разных направлениях. Цвет интересовался структурой хлоропластов, Тимирязев – расположением хлорофилла в пластидах, Фаминцын – процессами образования хлоропластов в растительных клетках.

Наблюдениями русских ботаников были выяснены и получены объяснение характерные перемещения хлоропластов под влиянием света и других внешних факторов.

Благодаря работам Хмелевского были детально изучены особенности в строении хлоропластов у водорослей – пиреноиды, их возникновение и функции, причем представления Хмелевского вполне отвечают современным взглядам на природу пиреноидов.

1. *Баталин А. Ф.* О влиянии сильного света на разрушение зеленого красящего вещества хлорофилловых зерен у хвойных растений. *Труды 3-го съезда русских естествоисп. в Киеве в 1871 г.* Киев. 1873 а. с. 3.
2. *Баталин А. Ф.* О влиянии сильного света на разрушение хлорофилла. *Труды С.-Петербур. об-ва естествоисп.*, 1873 б. т. 4. вып. 1. с. XVII-XVIII.
3. *Бородин И. П.* О влиянии света на распределение зерен хлорофилла в зеленых частях семенных растений. *Труды С.-Петербур. об-ва естествоисп.*, 1870. т. 1. вып. 1. с. 18-20.
4. *Красильникова Л. О. Садовниченко Ю. О.* Анатомія рослин. Рослинна клітина, тканини, вегетативні органи. Навч. посіб. Харків: Видавнича група «Основа». 2007. 237 с.
5. *Проценко Д. Ф.* Физиология растений. Киев: Издательское объединение «Вища школа». 1978. 352 с.
6. *Сопин Е. Ф., Виноградова Р. П.* Основы биохимических методов исследования. Киев: Изд-ое объединение «Вища школа». 1975. 244 с.
7. *Сухарева И. Х.* Фізіологія рослин. Навч. посіб. Київ: Видавництво «Радянська школа. 1972. 173 с.
8. *Тимирязев К. А.* Космическая роль растения. 1903. В кн.: Тимирязев К.А. Сочинения. т. 1. 1937. с. 415.
9. *Тимирязев К. А.* Життя рослин. Київ–Харьков, 1946. 238 с.
10. *Фаминцын А. С.* Действие света на образование хлорофилла в цветковых растениях. *Натуралист.* 1867 а. № 10-12. с. 158-159.
11. *Фаминцын А.С.* О судьбе зерен хлорофилла в семенах и проростках. *Труды С.-Петербур. Об-ва естествоисп.*, отд. бот. 1894 в. т. 24. с. 11.
12. *Фаминцын А. С.* Учебник физиологии растений. СПб., 1887. с. 53.
13. *Хржановський В. Г.* Курс общей ботаники (цитология, гистология, органография, размножение): Учебник для сельхозвузов. 2-е изд., перераб. и доп. М.: Высш. школа, 1982. 384 с.
14. *Щербакова Антонина Алексеевна.* История цитологии растений в России в XIX веке. М.: Изд-во Академии наук СССР. 1961. 188 с.
15. <https://studfiles.net/preview/2143158/page:4-5/>

References

1. *Batalin A. F.* O vliyaniy sil'nogo sveta na razrushenie zelenogo krasnyashchego veshchestva khlороfillovykh zeren u khvoynykh rasteniy. *Trudy 3-go s'ezda russkikh estestvoisp. v Kieve v 1871 g.* Kiev. 1873 а. s. 3.
2. *Batalin A. F.* O vliyaniy sil'nogo sveta na razrushenie khlороfilla. *Trudy S.-Peterb. ob-va estestvoisp.*, 1873 b. t. 4. vyp. 1. s. XVII-XVIII.
3. *Borodin I. P.* O vliyaniy sveta na raspredelenie zeren khlороfilla v zelenykh chastyakh semennykh rasteniy. *Trudy S.-Peterb.ob-va estestvoisp.*, 1870. t. 1. vyp. 1. s. 18-20.
4. *Krasilnikova L. O. Sadovnychenko Yu. O.* Anatomiiia roslyn. Roslynnna klityna, tkanyny, vehetatyvni orhany. *Navch. posib.* Kharkiv: Vydavnycha hrupa «Osnova». 2007. 237 s.
5. *Protsenko D. F.* Fiziologiya rasteniy. Kiev: Izdatel'skoe ob"edinenie «Vishcha shkola». 1978. 352 s.

6. *Sopin E. F., Vinogradova R. P. Osnovy biokhimiicheskikh metodov issledovaniya.* Kiev: Izd-oe ob'edinenie «Vishcha shkola». 1975. 244 s.
7. *Sukhariyeva I. Kh. Fiziologhiia roslyn. Navch. posib.* Kyiv: Vydavnytstvo «Radianska shkola. 1972. 173 s.
8. *Timiryazev K. A. Kosmicheskaya rol' rasteniya.* 1903. V kn.: Timiryazev K.A. Sochineniya. t. 1. 1937. s. 415.
9. *Tymyriazev K. A. Zhyttia roslyn.* Kyiv–Kharkov, 1946. 238 c.
10. *Famintsyn A. S. Deystvie sveta na obrazovanie khlorofilla v tsvetkovykh rasteniyakh.* Naturalist. 1867a. № 10-12. s. 158-159.
11. *Famintsyn A. S. O sud'be zeren khlorofilla v semenakh i prorostkakh.* Trudy S.-Peterb. Ob-va estestvoisp., otd. bot. 1894 v. t. 24. s.11.
12. *Famintsyn A. S. Uchebnik fiziologii rasteniy.* SPb., 1887. s. 53.
13. *Khrzhanovskiy V. G. Kurs obshchey botaniki (tsitologiya, gistologiya, organografiya, razmnnozhenie): Uchebnik dlya sel'khozvuzov. 2-e izd., pererab. i dop.* M.: Vyssh.shkola, 1982. 384 s.
14. *Shcherbakova Antonina Alekseevna Istoriya tsitologii rasteniy v Rossii v XIX veke.* M.: Izd-vo Akademii nauk SSSR. 1961. 188 s.
15. <https://studfiles.net/preview/2143158/page:4-5/>

Глоба О. Ф.

Пластиди рослинних клітин: історичний аспект їх вивчення.

Встановлено, що органели рослинної клітини, в тому числі й пластиди, почали досліджувати і детально вивчати тільки в кінці XIX століття, оскільки удосконалювалася мікроскопічна техніка. Нова ера у вивченні рослинних пігментів почалася на початку XX століття в результаті відкриття російським ботаніком М. С. Цветом нового методу розподілу пігментів, що отримав назву адсорбційного. Про структуру хлоропластів також стає не відразу відомо, а в процесі онтогенезу. Можна стверджувати, що ботаніками в минулому столітті були зроблені важливі дослідження пластид, переважно хлоропластів, в різних напрямках, завдяки чому отримали розвиток інші важливі питання, наприклад природа і хімізм фотосинтезу.

Ключові слова: історія цитології, ботаніка, дослідження пластид, рослинна клітина, пігменти пластид.

Globa O. F.

Plastids of plant cells: the historical aspect of their study.

It has been established that plant cell organelles, including plastids, began to be investigated and studied in detail only towards the end of the 19th century, as microscopic technique was improved. A new era in the study of plant pigments began in the early twentieth century as a result of the discovery by the Russian botanist M. Tsvet of a new method of separation of pigments, called adsorption. The structure of chloroplasts also does not immediately become known, but in the process of ontogeny. It can be argued that botanists in the last century carried out important studies of plastids, mainly chloroplasts, in different directions, which gave rise to other important questions, such as the nature and chemistry of photosynthesis.

Key words: history of cytology, botany, plastid research, plant cell, plastid pigments.

УДК 94:[639.11/.16-027.3:613.2]"18/19"(477.83/.86)

О.Р. Проців

**ОЦІНКА ХАРЧОВОЇ ЦІННОСТІ ДИЧИНИ У ГАЛИЧИНІ
КІНЦЯ ХІХ – ПОЧАТКУ ХХ СТ.**

У статті описано вартість дичини та проаналізовано її харчосмакові цінності в залежності від виду, віку, способів добування, кулінарних особливостей приготування. На основі аналізу історичних джерел виявлено кулінарні преференції, які надавало населення Галичини при купівлі дичини. Проведено порівняльний аналіз уподобань населення Галичини щодо споживання дичини з іншими європейськими країнами. Описано споживання екзотичних видів дичини та методології фальсифікації свійських видів тварин під дичину.

Ключові слова: мисливство, дичина, Галичина.

На землях, на яких пізніше знаходилась Галичина, полювання відбувались приблизно 40–38 тис. років тому. Головною метою у той період було елементарне добування їжі, щоб не загинути з голоду. З економічним розвитком суспільства трансформується також й галузь мисливства, яка еволюціонує від добування продукції