

УДК 504.054:57.012.4:582.263

А.Ф. ПОПОВА, Г.Ф. ИВАНЕНКО

Ин-т ботаники им. Н.Г. Холодного НАН Украины,
ул. Терещенковская, 2, 01001 Киев, Украина
afpopova@ukr.net

**ВЛИЯНИЕ РАЗЛИЧНЫХ КОНЦЕНТРАЦИЙ
НЕИОНОГЕННЫХ ПАВ НА УЛЬТРАСТРУКТУРУ
КЛЕТОК *CHLAMYDOMONAS CF. REINHARDTII*
DANG. (*CHLOROPHYTA*)**

Приведены данные о широком спектре ультраструктурных перестроек компартментов клеток *Chlamydomonas cf. reinhardtii* Dang. (*Chlorophyta*) под влиянием различных концентраций неионогенных поверхностно-активных веществ (ПАВ), в частности оксиэтилового эфира полиэтиленгликоля. Показана четкая зависимость степени ультраструктурных изменений клеточных компартментов от концентрации ПАВ и продолжительности их действия на клетки водорослей, что открывает возможность использования цитологического анализа для оценки влияния химических загрязнителей на состояние клеток планктонных водорослей.

Ключевые слова: *Chlamydomonas reinhardtii*, неионогенные поверхностно-активные вещества, ультраструктура.

Введение

Важной составляющей антропогенных загрязнений являются поверхностно-активные вещества, представляющие обширную группу органических и синтетических соединений разных классов. Широкое использование их в качестве активного компонента в моющих и чистящих средствах, эмульгаторах, пенообразователях, а также в различных отраслях промышленности и невысокая степень их детоксикации очистными сооружениями приводит к значительному накоплению ПАВ в окружающей среде. Вместе со сточными водами они в значительных количествах попадают в естественные водоемы (Кузьмина, Руднева, 2005), достигая нередко концентрации 5,2 мг/л (Вашенко, 2000).

ПАВ представляют существенную опасность для водных организмов, в т.ч. водорослей, вызывая широкий спектр нарушений на популяционном и клеточном уровнях. В частности, отмечаются изменения динамики и численности видового состава организмов и их ростовых показателей, скорости деления и подвижности клеток, содержания био-

© А.Ф. Попова, Г.Ф. Иваненко, 2011

массы и фотосинтетических пигментов, а также других веществ, являющихся показателями функциональной активности клеток (Паршикова, 2003; Реунова, Айздайчер, 2004; Масюк и др., 2007; Syssoeva et al., 2002). Данные об отрицательном влиянии разных химических загрязнителей, в т.ч. ПАВ, на структурные особенности клеток водорослей, довольно ограничены (Ладыгин и др., 2001; Кузьмина, 2004). Однако имеются сведения о довольно существенных изменениях ультраструктуры клеток водорослей под воздействием ПАВ (Porova et al., 2004; Porova, Kemp, 2007).

Идентификация негативного влияния тех или других химических веществ на фоне комплексного антропогенного загрязнения водоемов значительно затруднена. Поэтому общепринятым методом выявления воздействия химических веществ являются модельные эксперименты (Прохоцкая, Артюхова, 2000) с использованием тест-культур — хорошо изученных видов водорослей, преимущественно планктонных одноклеточных, при обработке их веществом, которое подлежит исследованию. Применение цитологического анализа позволяет изучить структурные перестройки клеточных компартментов и, таким образом, оценить взаимосвязь структурных и функциональных перестроек клеток водных организмов под действием ПАВ и прогнозировать возможности выживания организмов или их элиминацию в зависимости от разных концентраций ПАВ.

При планировании экспериментов мы обратили внимание на совершенно не изученный в цитологическом аспекте класс неионогенных ПАВ, высокомолекулярных соединений, которые, в отличие от анион- и катионактивных ПАВ, не образуют ионов в водных растворах и считаются менее токсичными (Мудрый, 1985).

Цель данной работы — изучить влияние неионогенных ПАВ на ультраструктуру клеток планктонных водорослей в зависимости от уровня их концентрации и длительности воздействия.

Материалы и методы

Объектом исследования в модельных экспериментах служила альгологически чистая одноклеточная зеленая водоросль *Chlamydomonas reinhardtii*, выделенная из планктона Киевской части Каневского водохранилища. Водоросль выращивали в накопительной культуре на питательной среде Тамия при искусственном освещении (при 190 ммоль/м²·с). Для проведения исследований использовали культуру с концентрацией 5,7·10⁴ млн кл/мл.

В модельных экспериментах изучали действие оксиэтилового эфира полиэтиленгликоля (со степенью оксиметилирования 20) [(C₈P₁₇-O(CH₂-CH₂O)₂₀)], относящегося к классу неионогенных ПАВ. Исходя из имеющихся данных о наличии довольно высоких концентраций ПАВ в естественных водоемах (Ващенко, 2000), мы тестировали довольно широкий диапазон концентраций — от 0,1 до 10,0 мг/л, как и в

предыдущих опытах с ПАВ других классов (Ророва, Кемр, 2007), что позволило осуществить сравнительный анализ. Продолжительность экспериментов составляла 3–72 ч. Повторность опытов была трехкратной.

Для изучения ультраструктурной организации клеток культуру *Ch. reinhardtii* фиксировали по предварительно разработанной методике (Ророва et al., 2004). Ультратонкие срезы клеток изготавливали с помощью ультрамикротомы MT XL (Bocker Instruments, США). Срезы окрашивали растворами уранилацетата и цитрата свинца по Рейнольдсу (Reinolds, 1975), исследовали и фотографировали в транс миссионном электронном микроскопе JEM-1230 EX (Jeol, Япония).

Результаты и обсуждение

Контроль. Ультраструктура клеток *Ch. reinhardtii* хорошо изучена и является типичной для одноклеточных зеленых водорослей (рис. 1, а, б). Удлиненно-овальной формы клетки содержат один чашевидной формы хлоропласт с 1-2 пиреноидами. Матрикс последних обычно окружен амилогенной оберткой – коронкой из крахмальных зерен (см. рис. 1, б). Тилакоиды хлоропласта при стационарных условиях выращивания культуры собраны в пучки, но не сгруппированы в граны. В строме хлоропласта между тилакоидами локализованы многочисленные крахмальные зерна разного размера, а также мелкие осмиофильные глобулы размером 20–30 нм (см. рис. 1, б).

Ядро клетки *Ch. reinhardtii* ахроматического типа имеет, как правило, одно ядрышко. В цитоплазме клеток преимущественно апикальной зоны расположены ортодоксальной структуры митохондрии небольшого размера (до 0,3 мкм), аппарат Гольджи, состоящий из 4–6 диктиосом, мелкие везикулы и небольшого размера вакуоли (см. рис. 1, а). Последние часто содержат миэлиноподобные структуры, вероятно, как результат автолиза их содержимого.

Экспериментальная часть

Низкие концентрации оксиэтилового эфира полиэтиленгликоля (до 1 мг/л) в течение кратковременного воздействия (1 сут) почти не изменяли ультраструктуру клеток *Ch. reinhardtii*, хотя в ядрах появлялись различного размера расширения перинуклеарного пространства, которые на отдельных участках составляли 0,7–1 мкм (рис. 2, а, указано стрелкой). Профили расширений внешней мембраны ядерной оболочки часто приобретали неправильные контуры (рис. 2, а). При этом структура хлоропластов почти не изменялась. Пиреноид имел типичную амилогенную обертку, в строме хлоропластов наблюдались мелкие осмиофильные глобулы, хотя в тилакоидах хлоропластов нередко появлялись незначительные расширения интратилакоидного пространства.

С увеличением длительности воздействия неионогенного ПАВ (до 3 сут) такой же концентрации (1 мг/л) усиливались изменения в струк-

туре ядер, вызывая нередко „везикуляцию” ядерной оболочки как результат расширения перинуклеарного пространства между густо расположенными порами; наблюдалась также дезинтеграция ядерной оболочки на значительном ее протяжении (см. рис. 2, б). Расширения интра-тилакоидного пространства в тилакоидах были незначительными. Отмечалось наличие мелких крахмальных зерен в амилогенной обертке пиреноида, а также в стромах хлоропласта.

При воздействии на клетки водоросли *Ch. reinhardtii* этой же концентрации (1 мг/л) неионогенного ПАВ в течение 5 сут значительно чаще формировались расширения перинуклеарного пространства, сформированные внешней ядерной мембраной и имеющие разный размер, достигая иногда 1/3 объема ядра. Ядра клеток в популяции водоросли характеризовались разным количеством гетерохроматина. Во многих ядрах его количество существенно уменьшалось. В некоторых клетках, обработанных данным детергентом в концентрации 1 мг/л, ядра содержали увеличенное количество гетерохроматина, локализованного обычно вдоль ядерной оболочки. В стромах хлоропластов клеток формировались осмиофильные глобулы большего размера (50–200 нм) по сравнению с контролем.

С повышением концентрации детергента (3 мг/л) и увеличением срока воздействия на культуру клеток *Ch. reinhardtii* до 3 сут ультраструктура различных клеточных компартментов существенно изменялась. Это касалось, в первую очередь, хлоропластов. Амилогенная обертка пиреноидов присутствовала, но белковая часть пиреноида имела меньший размер по сравнению с контролем (рис. 3, а). Отмечалась также неупорядоченность топографии тилакоидов и расширения меж-тилакоидного пространства, увеличивалось и количество осмиофильных глобул в стромах хлоропластов. В периферической зоне цитоплазмы наблюдалось формирование митохондрий, отличающихся от таковых органелл контроля структурой и значительно увеличенным размером (до 1,5 мкм). Матрикс центральной части митохондрий имел низкую электронную плотность; округлой формы кристы были локализованы преимущественно в периферической части органелл (см. рис. 3, а).

С увеличением длительности (5 сут) воздействия оксиэтилового эфира полиэтиленгликоля в концентрации 3 мг/л в ядрах клеток *Ch. reinhardtii* формировались многочисленные расширения перинуклеарного пространства ядерных оболочек, причем почти всегда в таких ядрах кариоплазма имела низкую электронную плотность (см. рис. 3, б). На срезах ядер в местах расширений перинуклеарного пространства профили внешней ядерной мембраны нередко контактировали с вакуолями и приобретали различную конфигурацию. На площади среза часто формировались 4-5 расширений размером до 0,5 мкм, образованных внешней ядерной мембраной (см. рис. 3, б). Особым изменениям подвергались митохондрии, которые формировали сложные комплексы неправильной формы с электронно-прозрачным матриксом и незначительного размера кристами вдоль их оболочки.

Более высокая концентрация (5 мг/л) оксиэтилового эфира полиэтиленгликоля в течение 3 сут вызывала сильное обводнение клеток *Ch. reinhardtii*. Часто размер вакуолей достигал почти 1/3 объема клеток, при этом наблюдались значительные расширения интратилакоидного пространства тилакоидов (рис. 4, а), хотя в некоторых хлоропластах последние как бы слипались, настолько тесно они располагались между собой в пучках (см. рис. 4, б). В строме хлоропластов увеличивались как размер, так и количество осмиофильных глобул (см. рис. 4, а) по сравнению с контролем (см. рис. 1, б).

Воздействие указанной концентрации (5 мг/л) в течение 5 сут на клетки водоросли *Ch. reinhardtii* приводило к увеличению количества и размера расширений перинуклеарного пространства ядер. Довольно часто размер расширений составлял почти 2/3 диаметра ядра (см. рис. 4, в). На отдельных участках происходила дезинтеграция ядерной оболочки, при этом электронная плотность кариоплазмы ядер обычно была снижена. Гетерохроматин в таких ядрах часто полностью отсутствовал (см. рис. 4, в).

Особенно значительные нарушения в клетках *Ch. reinhardtii* происходили при воздействии на клетки высокой концентрации (10 мг/л) оксиэтилового эфира полиэтиленгликоля даже при кратковременном воздействии (1 сут). В хлоропластах тилакоидная система была разобщена, причем происходило как расширение межтилакоидного пространства, так и слипание тилакоидов. В строме хлоропластов формировались многочисленные осмиофильные глобулы, диаметр которых варьировал, достигая в среднем 50–70 нм.

Увеличение длительности контакта клеток *Ch. reinhardtii* с неионогенным ПАВ (до 3 сут) приводило к значительным изменениям структуры хлоропластов, что проявлялось в неупорядоченности топографии тилакоидов и значительном увеличении как количества, так и размера осмиофильных глобул (до 100–120 нм в диаметре).

При более длительном контакте (5 сут) клеток водоросли с данным детергентом значительным изменениям подвергалась структура ядер. В частности, ядра характеризовались разной степенью хроматизации: конденсированный хроматин наблюдался в виде многочисленных мелких глыбок, локализованных по всему объему ядра (рис. 5, а), или в виде крупных скоплений (см. рис. 5, б), расположенных в основном по периферии ядер и напоминающих пикнотические ядра. Кроме того, многие ядра имели различного размера расширения перинуклеарного пространства. В популяции водоросли *Ch. reinhardtii* под влиянием 10 мг/л оксиэтилового эфира полиэтиленгликоля выявлялись клетки, ядра которых находились в стадии продвинутой дегенерации, когда на больших участках происходила дезинтеграция ядерной мембраны, причем часто отмечался контакт дегенерирующих ядер с вакуолями (см. рис. 5, в). Такие ядра характеризовались низкой электронной плотностью кариоплазмы и почти полным отсутствием конденсированного хроматина.

Как показали экспериментальные данные, в ультраструктуре клеток *Ch. reinhardtii* происходят дегенеративные изменения ультраструктуры клеточных компартментов в зависимости от концентрации детергента и сроков длительности его контакта с клетками водорослей. Низкие концентрации оксиэтилового эфира полиэтиленгликоля и кратковременное его воздействие на клетки водоросли в основном не приводят к значительным перестройкам клеточных компартментов. Полученные результаты коррелируют с литературными данными (Реунова, Айздайчер, 2004), где показано, что низкие концентрации детергентов не влияют на важные показатели функционального состояния клеток, что подтверждалось содержанием хлорофилла *a* в клетках одноклеточной криптофитовой водоросли.

Повышение концентрации исследованного детергента вызывало значительные перестройки разных компартментов клеток, в т.ч. хлоропластов. Изменялась ультраструктура тилакоидов, а также их топография, что, несомненно, может привести к нарушениям в синтезе фотосинтетических пигментов. Полученные нами результаты об изменениях структуры хлоропластов согласуются с данными других авторов (Брагинский и др., 1979), показавших, что химические вещества, воздействуя на фитопланктон, являются одной из основных причин снижения интенсивности фотосинтеза в клетках водорослей. Известно (Абдурашидова и др., 1988), что фотосинтетическая система подвергается значительному влиянию детергентов, что проявляется, прежде всего, в блокировании синтеза пигментов и часто приводит к обесцвечиванию клеток (Кузьмина, 2004).

Появление расширений перинуклеарного пространства ядерной оболочки, ее дезинтеграция на разных участках и контактирование ядер с вакуолями может быть результатом структурных изменений в мембранах клетки под влиянием детергентов. Как было показано (Micelli et al., 2005), поверхностно-активные вещества способны увеличивать скорость сформированных каналов в плоских липидных мембранах, что усиливает их проницаемость для воды. Перестройки структуры хлоропластов под влиянием оксиэтилового эфира полиэтиленгликоля, проявляющиеся в изменении топографии тилакоидов, появлении расширений интратилакоидного пространства, увеличении количества и размера осмиофильных глобул, уменьшении размера и количества крахмальных зерен, свидетельствуют о деструктивных изменениях в мембранной системе хлоропластов и нарушениях функционирования фотосинтетической системы в условиях воздействия разных концентраций детергентов. Выявленные перестройки митохондрия клеток *Ch. reinhardtii* под действием оксиэтилового эфира полиэтиленгликоля свидетельствуют о низком энергетическом состоянии клеток в этих условиях, учитывая взаимосвязь структуры митохондрий с их функциональной активностью. Такое состояние митохондрия клеток, очевидно, снижает адаптационные возможности клеток к условиям химического загрязнения.

Таким образом, результаты исследований об изменениях ультраструктуры клеток под действием оксиэтилового эфира полиэтиленгликоля, одного из неионогенных детергентов, подтверждают высокую его токсичность для живых организмов, в частности клеток одноклеточных водорослей. Негативное влияние неионогенного ПАВ, а именно полиэтоксилированного эфира сорбита, также описано в литературе (Cantero et al., 2005).

Полученные нами данные свидетельствуют о том, что неионогенные ПАВ вызывают широкий спектр изменений клеточных компартментов, причем проявляются и специфические изменения ультраструктуры клеток водорослей под действием неионогенных ПАВ в отличие от перестроек органелл под влиянием ПАВ других классов. Так, даже низкие концентрации неионогенных ПАВ приводят, в первую очередь, к структурным перестройкам ядер клеток *Ch. reinhardtii*. Спектр ультраструктурных изменений ядер клеток усиливался при повышении концентрации (5-10 мг/л) исследуемого детергента, причем часто возникающие перестройки несовместимы с нормальным функционированием ядер.

В отличие от неионогенных ПАВ, анион- и катионактивные ПАВ существенно повышают вакуолизацию клеток за счет структурных изменений цитоплазматической мембраны (Ророва, Кемп, 2007), что усиливает гидратацию клеток. Рядом авторов (Паршикова, 2003; Рунова, Айздайчер, 2004; Ророва et al., 2004) установлено, что фотосинтетическая система под действием анион- и катионактивных детергентов подвергается значительным функциональным и структурным изменениям, что приводит к существенному ингибированию синтеза пигментов.

В целом экспериментальные данные свидетельствуют о существенном влиянии неионогенного ПАВ – оксиэтилового эфира полиэтиленгликоля на ультраструктуру *Ch. reinhardtii*.

Выводы

Оксиэтиловый эфир полиэтиленгликоля, относящийся к классу неионогенных ПАВ, вызывает разносторонние перестройки ультраструктуры компартментов клеток планктонной водоросли *Ch. reinhardtii*, что свидетельствует о его высокой токсичности.

Полученные экспериментальные данные о разнонаправленном действии неионогенного ПАВ на ультраструктуру клеток *Ch. reinhardtii* подтверждают четкую зависимость степени ультраструктурных перестроек клеток от концентрации ПАВ и длительности контакта с клетками водоросли.

Результаты экспериментов о перестройках ультраструктурных особенностей клеточных компартментов под действием ПАВ открывают возможности использования цитологического метода для оценки влияния химических загрязнителей на состояние структуры клеток планктонных водорослей, что позволяет прогнозировать степень их выживания или их элиминацию.

Авторы выражают искреннюю благодарность д.х.н. Т.В. Кармазинной, зав. отд. адсорбции и адсорбционной очистки воды и промстоков Ин-та коллоидной химии и химии воды им. А.В. Думанского НАНУ за предоставленные ПАВ. Исследования проведены при финансовой поддержке НАН Украины согласно Распоряжению Президиума НАНУ № 63 от 09.02.2009.

- Абдурашидова Ф.А., Барский Е.А., Гусев М.В. и др. Действие сапонины и фосфолипидов на состояние хлорофилла в мембранах и пигмент-белковых комплексах цианобактерии *Anabaena variabilis* // Биохимия. – 1988. – **49**, № 4. – С. 644–650.
- Брагинский Л.П., Бескаравайная В.Д., Щербань Э.П. Реакции пресноводного фито- и зоопланктона на воздействие пестицидов. – М.: Наука, 1979. – С. 599–606.
- Ващенко М.А. Загрязнение залива Петра Великого Японского моря и его биологические последствия // Биол. моря. – 2000. – **26**, № 3. – С. 149–159.
- Кузьмина Н.С. Исследования токсического действия фунгицида купросата на *Platyonas viridis* Rouch. (*Chlorophyta*) // Альгология. – 2004. – **14**, № 2. – С. 127–134.
- Кузьмина Н.С., Руднева И.И. Влияние сточных вод на морские водоросли // Там же. – 2005. – **15**, № 1. – С. 128–136.
- Ладыгин В.Г., Ширшикова Г.Н., Семенова Г.А., Креславский В.Д. Ультраструктура хлоропластов и рост клеток *Chlamydomonas reinhardtii* при действии холинхлорида // Биофизика. – 2001. – **46**, № 2. – С. 256–264
- Масюк Н.П., Посудин Ю.И., Лилицкая Г.Г. Фотодвижение клеток *Dunaliella* Теод. (*Dunaliellales*, *Chlorophyceae*, *Viridiplantae*). – Киев, 2007. – 264 с.
- Мудрый И.В. Оценка комплексного и комбинированного воздействия сульфонала и синтамида-5 на организм в целях гигиенической регламентации применения СМС в быту: Автореф. дис. ... канд. мед. наук. – Киев, 1985. – 21 с.
- Паршикова Т.С. Участие поверхностно-активных веществ в регуляции развития микроскопических водорослей // Гидробиол. журн. – 2003. – **39**, № 1. – С. 64–70.
- Прохоцкая В.Ю., Артюхова В.И. Особенности формирования структуры лабораторной популяции *Scenedesmus quadricuda* при интоксикации // Мат. Всерос. конф. по водным растениям «Гироботаника 2000», Борок, 10–13 сент., 2000 г.). – Борок, 2000. – С. 56–57.
- Реунова Ю.А., Айздайчер Н.А. Влияние детергента на содержание хлорофилла *a* и динамику численности у микроводоросли *Chroomonas salina* (Wils.) Butch. (*Cryptophyta*) // Альгология. – 2004. – **14**, № 1. – С. 32–37.
- Cantero M., Rubio S., Perez-Bellido D. Determination of non-ionic polyethoxylated ether of sorbitole surfactants in wastewater and river water by mixed hemimicelle extraction and lipid chromatographion trap mass spectrometry // J. Chromatogr. – 2005. – **1067**, N 1/2. – P. 161–170.
- Micelli S., Meleleo D., Picciarelli V. et al. Effect of nanomolar concentrations of sodium dodecylsulfate, a catalytic inductor of alpha-helices, on human calcitonin incorporation and channel formation in planar lipid membranes // Biophys J. – 2004. – **87**, N 2. – P. 1065–1075.
- Popova A.F., Kemp R. Effects of surfactants on the ultrastructural organization of the phytoplankton, *Chlamydomonas reinhardtii* and *Anabaena cylindrica* // Arch. Hydrobiol. – 2007. – **169**, N 2. – P. 131–136.

- Popova A.F., Parshikova T.V., Kemp R. Influence of catamine on structural-functional peculiarities of *Chlamydomonas reinhardtii* Dang cells // Intern. J. Algae. – 2004. – 14, N 3. – P. 229–239.
- Reinolds E.S. The use of lead citrate at high pH as an electron opaque stain in electron microscopy // J. Cell Biol. – 1976. – 17. – P. 208–212.
- Sysoeva I., Sysoev A., Popova A., Kemp R. The adenylate energy charge in marine microplankton under pollution by oil products and the stage of seasonal succession // Intern. J. Algae. – 2002. – 4, N 3. – P. 117–125.

Получена 24.12.09

Рекомендовал к печати И.Ю. Костиков

A.F. Popova, G.F. Ivanenko

N.G. Kholodny Institute of Botany, National Academy of Sciences of Ukraine,
2, Tereshchenkivska St., 01001 Kiev, Ukraine
afpopova@ukr.net

INFLUENCE OF DIFFERENT CONCENTRATIONS OF NON-IONIC SURFACE-ACTIVE
ON ULTRASTRUCTURE OF *CHLAMYDOMONAS* CF. *REINHARDTII* DANG.
(*CHLOROPHYTA*) CELLS

Data about wide spectrum of ultrastructural deviations of *Chlamydomonas* cf. *reinhardtii* Dang. (*Chlorophyta*) cells under influence of different concentrations of non-ionic surfactant, in particular of the oxyetyleted ether of polyethylene glycol was presented. Clear dependence of a degree of ultrastructural changes of the cellular compartments in dependence from concentration of surface-active substances and duration of their action on the alga cells was shown. It offers the possibilities of using of cytological analysis for evaluation of influence of chemical pollutants on the state of the cells of planktonic algae.

Key words: non-ionic detergents, alga, *Chlamydomonas reinhardtii*, ultrastructure.

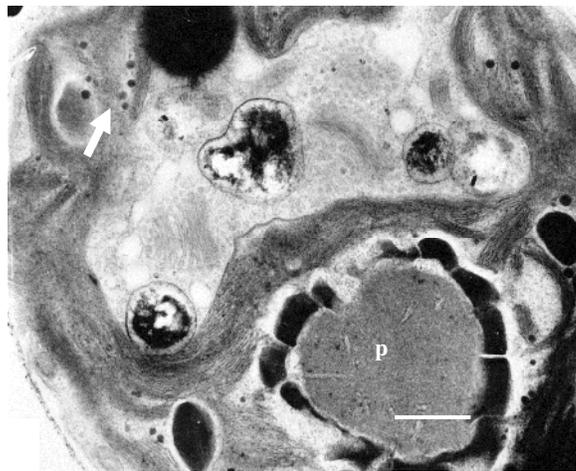
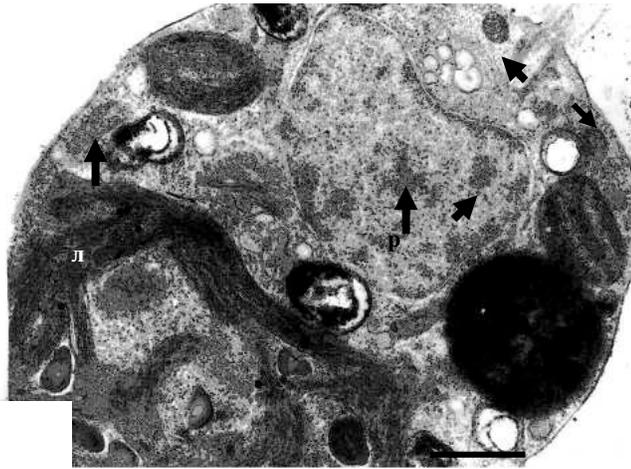


Рис. 1. Фрагменты клеток (а, б) *Stigeoclonium* в стадии покоя, электронная микроскопия. Я – ядро; КХр – конденсированный хроматин; Хл – хлоропласт; КЗ – крахмальное зерно; Пр – пиреноид; ЛК – липидная капля; ОГ – осмиофильная глобула; М – митохондрия; Д – диктиосома; В – вакуоль. Масштаб 1 мкм

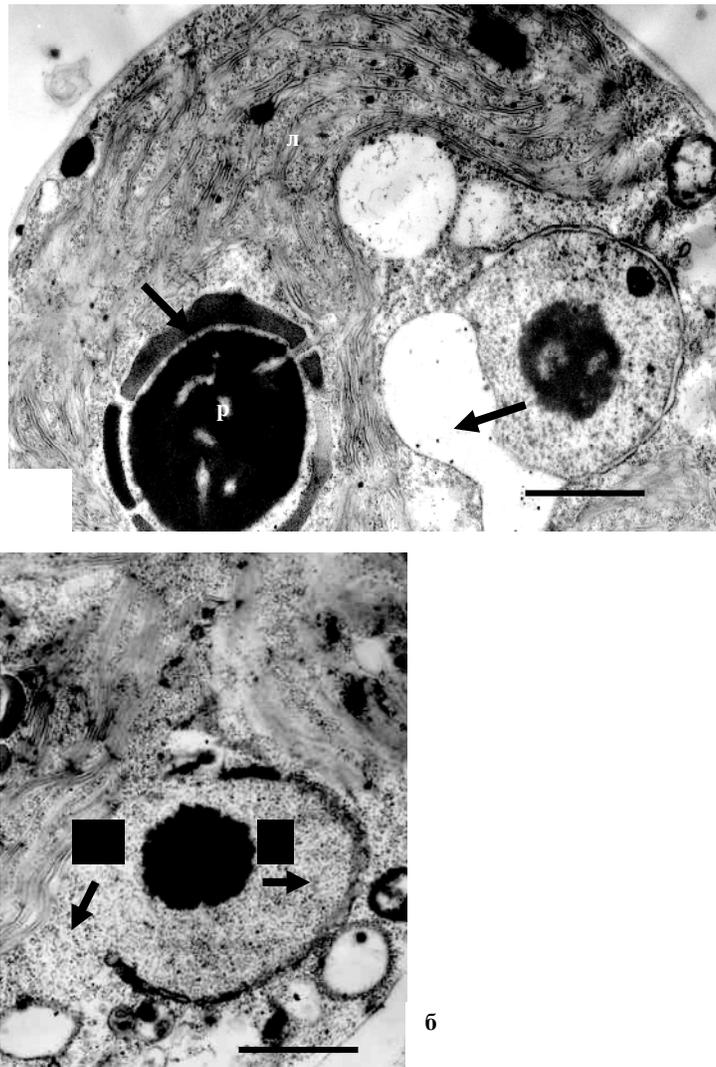
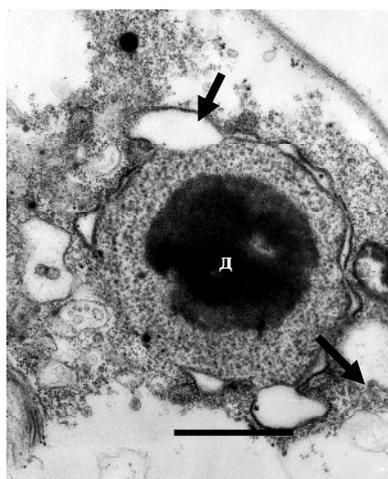
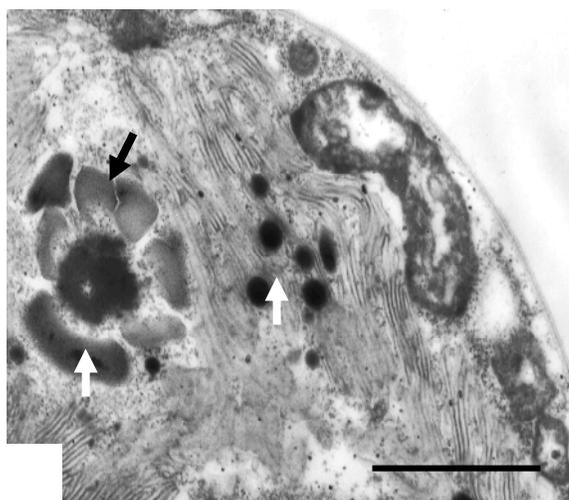
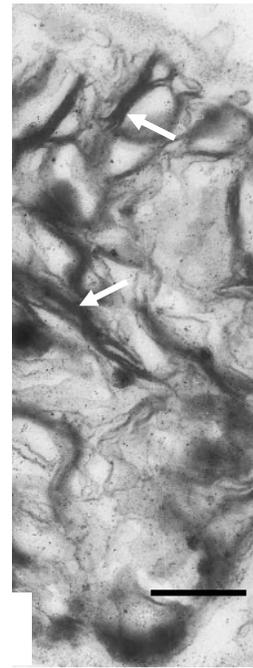


Рис. 2. Фрагменты клеток *Spirulina sp.* с хлоропластом и ядром под воздействием 1 мг/л оксиэтилового эфира полиэтиленгликоля в течение 1 сут (а); 3 сут (б). РПП – расширение перинуклеарного пространства; ЯО – ядерная оболочка; ДЯО – дезинтеграция ядерной оболочки (б). Масштаб 1 мкм



б

Рис. 3. Фрагменты клеток *Chlorella minutissima* с хлоропластом и ядром под воздействием 3 мг/л оксиэтилового эфира полиэтиленгликоля в течение 3 сут (а), 5 сут (б). БЧ – белковая часть пиреноида; АО – амилогенная обертка; Яд – ядрышко; РПП – расширение перинуклеарного пространства. Масштаб 1 мкм



б



в

Рис. 4. Фрагменты хлоропластов *Chlorella vulgaris* и фрагмент клетки с ядром под воздействием 5 мг/л оксиэтилового эфира полиэтиленгликоля в течение 3 сут (а, б), 5 сут (в). РИТП – расширение интратилакоидного пространства; СТ – слипание тилакоидов. Масштаб 1 мкм

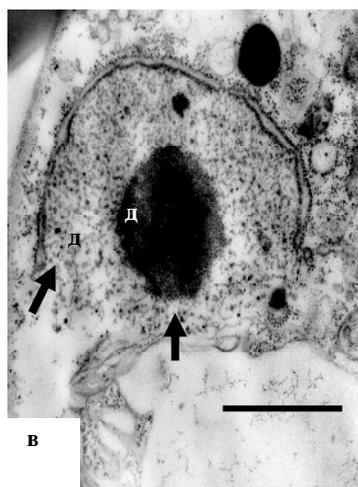
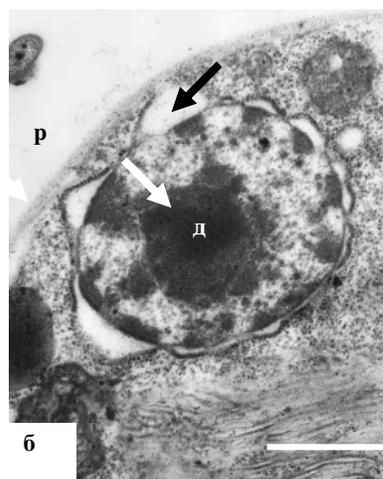
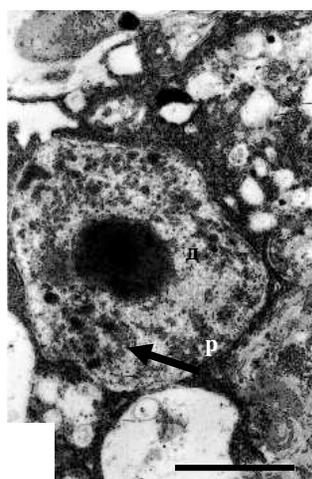


Рис. 5. Фрагменты клеток *Stenobothrus mirabilis* с ядрами под воздействием 10 мг/л оксиэтилового эфира полиэтиленгликоля в течение 5 сут (а-в). Яд – ядрышко; КХр – конденсированный хроматин. Масштаб 1 мкм