

Л. И. ВИГОРОВ

МИКРОСКОПИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА КЛЕТОК АЛЕЙРОНОВОГО СЛОЯ ЗЕРНОВОК МЯГКИХ ПШЕНИЦ

(Представлено академиком А. Л. Курсановым 16 VII 1954)

Однорядный алейроновый слой клеток (называемых в дальнейшем алейроновыми клетками), располагающийся у зерновки пшеницы между крахмалистым эндоспермом и покровами, представляет значительный интерес как питающая ткань, содержащая особенно большое количество белков и масел (^{1, 2}). Алейроновый слой является важным источником нуклеиновых соединений, никотиновой кислоты, тиамина, аминокислот и других азотистых веществ, оказывающих большое влияние на скорость роста зародыша. Составляя всего 8—10% от массы зерновки (³), алейроновая ткань обеспечивает около четверти всего азотного питания проростка. Изучение алейроновой ткани важно в связи с пищевой полноценностью хлеба, так как в ней у пшеницы сосредоточено до половины общих запасов витамина В₁, значительное количество витамина D и подавляющая часть никотиновой кислоты зерновки (⁴⁻⁶), с чем и связано отрицательное влияние ее удаления при отсеивании отрубей на витаминные свойства продуктов из пшеничных зерен. Известны данные о недостаточности белков алейронового слоя для усвоения человеческим организмом (⁴).

Цитологическое исследование алейронового слоя зерновок пшеницы уже проводилось (^{7, 8}), однако имеется ряд невыясненных деталей строения алейроновых клеток, важных для понимания процессов использования их веществ проростками при прорастании, их разрушения при размоле зерна и пр.

Структура алейроновых клеток пшеницы изучалась нами на микрономных срезах сухих зерновок (от 10 до 30 μ толщиной), помещавшихся для микроскопии в каплю кедрового масла. Использование при этих исследованиях набухших зерновок или рассматривание срезов в воде недопустимо из-за глубоких деформаций органоидов клеток. Большая часть данных получена для зерновок мягких пшениц (Лютесценс 62 и Грекум московка).

1. Форма и размеры алейроновых клеток. Большинство алейроновых клеток зерновок мягких пшениц имеет правильную форму слегка вытянутых в глубину зерна пятигранных призм (рис. 1), напоминающих ячейки пчелиных сот. Размеры клеток колеблются у раз-

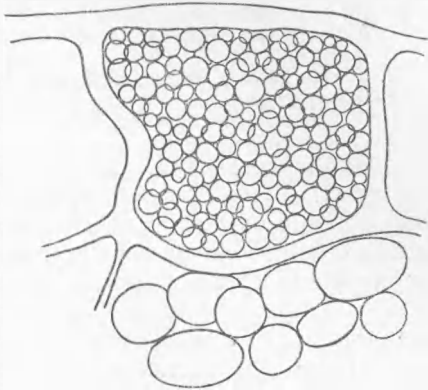


Рис. 1. Алейроновая клетка зерновки пшеницы Лютесценс 62 ($\times 875$)

ных сортов от 32 до 42 μ длины и от 28 до 33 μ ширины. Резко отличные по форме пирамидальные и мешковидные алейроновые клетки встречаются лишь в полосе вдоль бороздки, занимающей около $\frac{1}{5}$ — $\frac{1}{6}$ общей поверхности алейронового слоя зерновки. По периферии поперечного сечения спелой зерновки мягкой пшеницы располагается около 200—250 алейроновых клеток. При однотипности формы клеток спинной и боковой частей зерна все же каждая клетка имеет свои небольшие индивидуальные отличия по степени вытянутости, размеру, искривленности стенок и т. д.

2. Оболочка алейроновой клетки. Оболочки алейроновых клеток характеризуются отсутствием одревеснения. При действии хлор-цинк-иода выявляется, что алейроновые клетки отделяются от буроватого хлорофиллоносного слоя покровов зерновки прозрачным гиалиновым слоем, окрашивающимся в

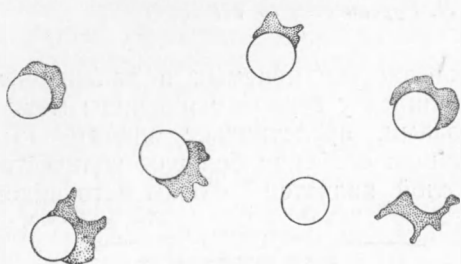


Рис. 2. Алейроновые зерна, выбитые при резке из протопласта, и куски плазмы

синий цвет, тогда как оболочки алейроновых клеток окрашиваются в светлолиловый цвет. О наличии в оболочках алейроновых клеток студневидных углеводов свидетельствует их разбухание и ослизнение при обработке растворами щелочей. Это является одной из причин пониженной проницаемости клеточных стенок алейроновых клеток для пищеварительных ферментов и объясняет отчасти непереваримость содержи-

мого алейроновых клеток, находящихся, например, в муке из цельномолотого зерна. Другой причиной является большая толщина оболочек, особенно хорошо заметная на поперечных срезах этих клеток. Повышенная эластичность оболочек алейроновых клеток, связанная с увеличенным содержанием студневидных углеводов и отсутствием одревеснения, обуславливает уменьшение количества клеток, разрушающихся при размоле зерна с обнажением их содержимого действию пищеварительных соков. Напротив, клетки мучнистого эндосперма, с тонкими и часто не полностью сомкнутыми оболочками, легко разрушаются при размоле с обнажением белков, находящихся в них в виде клейковинных сеток.

3. Плазма и алейроновые зерна алейроновых клеток. Содержимое алейроновых клеток представлено большим количеством шаровидных полупрозрачных слегка опалесцирующих бесцветных алейроновых зерен. Остальное пространство клетки занято стекловидной, слегка желтоватой твердой массой, представляющей протоплазму алейроновой клетки. Как показывают наблюдения за формированием алейроновых зерен при росте зерновок, они имеют у пшеницы микросомное происхождение. Количество остаточных хондриосом в плазме алейроновых клеток невелико и колеблется в зависимости от сорта и степени зрелости зерновки. Оно бывает повышено у морозобойных зерновок, где нормальный рост алейроновых зерен был прерван. У вызревших зерновок количество хондриосом, не израсходованных на образование алейроновых зерен, бывает в 8—10 раз меньше общего числа алейроновых зерен клетки. Суммарный объем алейроновых зерен превосходит объем протоплазмы клеток в 5—6 раз. Плазма алейроновой клетки имеет восковидную консистенцию, доказательством чего служит отсутствие на микротомных срезах сухих зерновок, раскрошившихся протопластов, а также нередко наблюдающееся смятие содержимого клеток. При этом протопласт не разрушается, как это было бы с твердым роговидным белком, а отжимается к одному концу разрезанной клетки.

В высохшей зерновке алейроновые зерна плотно сцементированы, но

индивидуальность зерен легко обнаруживается при разрушении клеток и при обработке срезов щелочами. На разрезанных клетках удается наблюдать отдельные выпавшие алейроновые зерна, которые при этом никогда не разрушаются. На их поверхности находятся небольшие куски оторвавшейся плазмы, сохраняющей очертания соседнего алейронового зерна (рис. 2). Это указывает на большую плотность алейроновых зерен. При ярком солнечном освещении препаратов алейроновые зерна имеют хорошо выраженную розоватую флуоресценцию. Это делает интересным изучение при помощи флуоресцентного микроскопа распределения витамина B_1 в пределах клетки для выяснения того, не сосредоточен ли он именно в алейроновых зернах. У мягких пшениц отступление от правильной шаровидной формы алейроновых зерен встречается редко. Лишь иногда встречаются овальные или почковидные зерна, а на поверхности клеточных стенок отдельные зерна сплюснуты в виде полушарий.

По размеру алейроновые зерна различных сортов мягких пшениц отличаются сравнительно мало, тогда как размер зерен в одной клетке колеблется, начиная от близких к микросомам и до величины, максимальной для данного вида и сорта пшеницы. Например, в клетках Лютесценс 62 размер алейроновых зерен изменяется от 1,5 до 6 μ при преобладающем размере зерен 4,5 μ . Количество алейроновых зерен клетки определялось прямым подсчетом, для чего срезы помещались в каплю 30% NaOH. При этом плазма алейроновых клеток быстро разжижается, и содержимое отдельных клеток с отрезанным «дном» может быть выдавлено легким надавливанием покровным стеклом. Алейроновые зерна в щелочном растворе устойчивы, поэтому выдавленный протопласт может быть разбит далее на мелкие сгустки, допускающие подсчет зерен (рис. 3). Другой способ заключался в измерении диаметров основных по размерам групп алейроновых зерен и подсчете на оптических срезах соотношения алейроновых зерен различных размеров. Определение количества зерен в клетке сводится далее к геометрической задаче о количестве шаров, могущих заполнить пятигранную призму при известном соотношении шаров определенного диаметра. Оба способа дали близкие результаты и показали, что в типичных алейроновых клетках мягких пшениц число алейроновых зерен колеблется в пределах от 150 до 250. Принимая, что у сорта Лютесценс 62 преобладающие в клетках алейроновые зерна размером 3,2 и 4,5 относятся как 1:5, можно рассчитать, что суммарная поверхность алейроновых зерен в одной клетке составляет около 0,01 мм², что превосходит поверхность наружного пограничного слоя протоплазмы этих клеток приблизительно в 2 раза. Таким образом, при прорастании зерновок пшеницы атакуемая протеазами поверхность алейроновых зерен достигает значительной величины и быстро увеличивается в связи с их распадением при набухании прорастающей зерновки.

Далее выяснялось, не имеют ли алейроновые зерна пшеницы какой-нибудь микроструктуры, подобно тому, как определенная микроструктура имеется у алейроновых зерен бобовых растений или у крахмальных зерен. Существуют указания о наличии в алейроновых зернах злаков центрального тельца, обогащенного кремнекислотой ⁽⁹⁾ и кристаллов белка ⁽¹⁰⁾. Однако наблюдающееся иногда в центре некоторых более крупных зерен крошечное более темное тельце, т. е. своего рода образовательный центр алейронового зерна, видно неотчетливо, методом микросподограмм оно

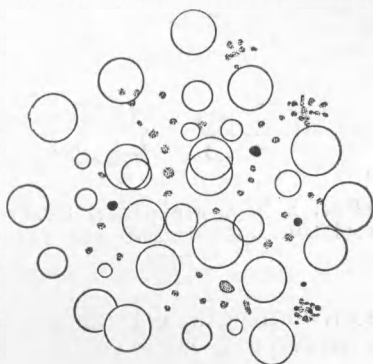


Рис. 3. Содержимое алейроновой клетки, выдавленное в растворе 10% NaOH

не выявляется и его наличие вызывает определенные сомнения. Исследования алейроновых клеток при помощи поляризационного микроскопа и в темном поле показали, что алейроновые зерна пшеницы являются оптически пустыми и, следовательно, какая-либо кристаллическая или микроскопическая структура отсутствует. Наблюдавшаяся иногда в обычный микроскоп легкая сегментарная пятнистость зерен расшифровывается как просвечивание нижележащих зерен. Секториальные структуры



Рис. 4. Ядра алейроновых клеток ($\times 1200$). Преобладают два первых типа

появляются лишь у срезов в капле воды, связаны с набуханием белков зерен и являются артефактом. Однако закономерное распадение набухших зерен по типу радиального дробления, повидимому, говорит об их определенной субмикроскопической структуре и радиальной ориентировке белковых нитей в нативном зерне. Поэтому алейроновые зерна можно считать бесструктурным шариком белка лишь в смысле обычных представлений о структуре

цитологических органоидов, и у них вполне вероятно субмикроскопическая структура в виде упорядоченного расположения белковых мицелл или белковых нитей. Усложнения в структуре зерен были отмечены лишь у некоторых видов пшеницы (*T. monosocum*, *T. timofeevi*), где на поверхности одиночных алейроновых зерен находятся на двух противоположных полюсах небольшие темные зерна, образующие своеобразные «полярные шапочки». Возможно, что это остатки микросомы, разраставшейся при образовании зерна.

4. Ядро алейроновой клетки. На неокрашенных срезах клеток наличие ядра обнаруживается по просветам, не заполненным алейроновыми зернами, расположенным ближе к стороне клетки, ориентированной к центру зерновки. При окрашивании ядерными красками или по Фейльгену ядра обнаруживаются у большинства клеток и там, где их нет, это связано с их удалением при приготовлении срезов. Форма ядер довольно разнообразная, но преобладает овальная и почковидная. Ядра ориентируются поперек клетки, т. е. параллельно поверхности зерновки. Некоторые ядра сильно деформированы сдавливающими их при росте алейроновыми зернами и поверхность их покрыта вмятинами (рис. 4). Однако деформация ядер алейроновых клеток несравненно меньше, чем лопатных ядер в клетках эндосперма. Зернистость нативных ядер хорошо выражена. Значительный размер ядер обуславливает то, что алейроновый слой служит для проростка важным источником нуклеиновых кислот и продуктов их ферментативного расщепления.

В заключение следует отметить, что значительная часть описанных выше особенностей алейроновых клеток, их плазмы, ядер и алейроновых зерен является общей для алейроновых клеток различных сортов и даже видов пшениц, представляющих в этом отношении большое однообразие.

Уральский лесотехнический институт
Свердловск

Поступило
18 I 1954

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ Н. П. Козьмина, В. Л. Кретович, Химия зерна и продуктов его переработки, 1935. ² Н. В. Роменский, Бюлл. Всес. хим. общ. им. Менделеева, № 5, 37 (1940). ³ Н. С. Писарев, Химический анализ муки, 1934. ⁴ В. Л. Кретович, Проблема пищевой полноценности хлеба, Изд. АН СССР, 1948. ⁵ В. Н. Букин, Витамины, М., 1941. ⁶ Б. А. Кудряшов, Биологические основы учения о витаминах, М., 1948. ⁷ В. Г. Александров, О. Г. Александрова, Анатомия зерна пшеницы, 1950. ⁸ В. Г. Александров, Бот. журн., 24, 58 (1939). ⁹ И. П. Бородин, Курс анатомии растений, М., 1938. ¹⁰ Я. С. Модилевский, Эмбриология покрытосемянных растений, Киев, 1953.