

ЦИТОЛОГИЯ

Н. К. КОЛЬЦОВ, член-корреспондент Академии Наук СССР

АМИКРОСКОПИЧЕСКАЯ МОРФОЛОГИЯ МЕЛАНОФОРА

В 1903 г. я впервые выступил [⁽¹⁾, стр. 35] со своей теорией зависимости формы клеток и их отдельных органов (жгуты, ресницы, ядерные структуры, хондриосомы и пр.) от твердых, опорных «скелетных» образований: волокнистых, спонгиозных, спиральных и пр. Залегая на поверхности жидких, состоящих из сола капель протоплазмы, они придают этим каплям согласно законам Плато определенную форму не менее прочно, чем сплошная целлюлозная оболочка растительных клеток; но в то же время, будучи растяжимыми или раскручиваемыми, они допускают некоторую свободу движений жидкой протоплазмы, превращая ее «неупорядоченные» движения в «упорядоченные».

В немецкой научной литературе и в некоторых учебниках (Макс Гартман и Рихард Гольдшмидт) моя теория получила название кольцовского принципа. Тогда я мог говорить только о микроскопических структурах и доказывал свои воззрения микроскопическими наблюдениями и опытами. В то время и не могло быть иначе, так как о субмикроскопических и амикроскопических явлениях мы не знали ничего определенного; даже реальность существования молекул отрицалась некоторыми виднейшими химиками (В. Оствальд), а те, которые ее признавали, считали молекулы приблизительно шарообразными, несмотря на сложность геометрических формул, установленных для органических соединений. Для цитолога того времени считалось ненаучным выходить за пределы того, что можно было видеть в микроскоп. Но уже в первое десятилетие этого века реальность существования молекул была установлена физиками с полной определенностью, а затем применение рентгеновских лучей доказало, что молекулы имеют определенную внешнюю форму, зависящую от расположения атомов на точно определенных расстояниях друг от друга. Очень существенную роль сыграло изучение рентгенографическим методом, а также в поляризованном свете структуры целлюлозы, шелка, шерсти и вообще волокон, имеющих техническую ценность. К. Марк, Д. Мейер, В. Ашбери и др. развили мицеллярную теорию их структуры, описывая мицеллы, как субмикроскопические частицы около 0,02 μ длиной, состоящие из пучка длинных нитевидных молекул. Биологи перенесли такое представление на составные части клетки, воскрешая взгляды Негели на мицеллярную структуру протоплазмы. Хотя многие цитологи до сих пор считают для себя недопустимым выходить за пределы микроскопического видения, полагая, что части живой клетки, «оптически пустые» в темном поле, на самом деле лишены структуры и не подлежат анализу с цитологической точки зрения, однако вряд ли такой агностицизм может быть оправдан в настоящее время.

В 1927 г. [(¹), стр. 46] я счел возможным выступить с докладом на тему: «Физико-химические основы морфологии» и решительно высказался за необходимость для цитолога привлечь к объяснению микроскопических структур субмикроскопические и амикроскопические структуры мицелл и молекул. Ссылаясь на работы Г. Амбронна, В. И. Шмидта и А. Фрея, я утверждал, что мои твердые «скелетные волокна» состоят из белковых мицелл, подобно тому как растительные оболочки состоят из мицелл клетчатки. Я первым решился перенести такое же объяснение на природу хромосом, выставив гипотезу, что в основе их лежит одна гигантская по длине, но тончайшая в поперечнике молекула, состоящая из цепи белковых радикалов—генов, определяющих наследственность. Я был очень удовлетворен, когда через несколько лет известный фрейбургский химик Г. Штаудингер доказал, что и в состав целлюлозы входят такие же гигантские углеводные молекулы до 1 μ и выше длиной при поперечнике менее 10 Å , а потому и не видимые в микроскоп. Через 8 лет после опубликования моей работы на немецком языке английская исследовательница Д. М. Ринч развила эту гипотезу о структуре геномем, отметив, что сходные взгляды были высказаны мной ранее.

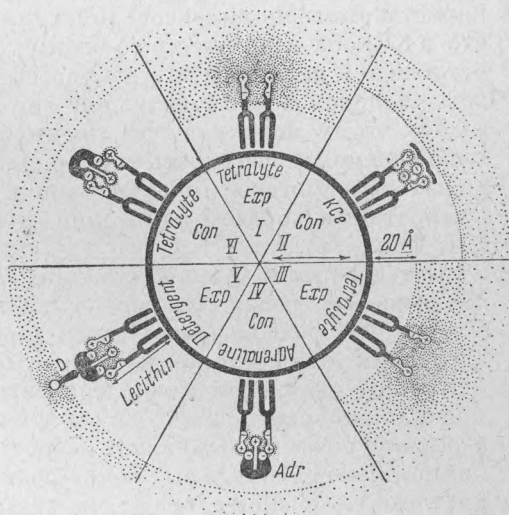
В 1935 г. [(¹), стр. 585] я еще раз остановился на молекулярной структуре хромосом и решился даже нарисовать «геномемную молекулу» в виде довольно простого полипептидного «хребта» с боковыми цепями—преимущественно белковыми радикалами, соответствующими генам. Нуклеиновая кислота, по моему мнению, не входит в состав геномемы, а молекулы ее слабо присоединяются боковыми сродствами к геномемной молекуле и на стадиях, близких к митозу, образуют защитную оболочку вокруг геномемы. «Размножение» геномемы должно происходить путем присоединения к ней такого же ряда радикалов из окружающего раствора «хромоплазмы» и последующего отщепления; передающаяся от клетки к клетке и из поколения в поколение сложившаяся долгим эволюционным путем геномемная молекула играет здесь роль «затравки» кристаллической решетки. На известной стадии (мейозис) геномема состоит из четырех молекул (хроматид), составляющих «элементарное кристаллическое тело». При каждом клеточном делении, когда оболочка ядра исчезает, излишне ассимилированные геномемой вещества выходят в протоплазматическое тело клетки. На примере развивающихся овоцитов с «ламповыми щетками» вокруг хромосом я показал (²), что такой процесс выхода в плазму излишне ассимилированных геномемами веществ происходит в овоцитах особенно интенсивно: он обеспечивает снабжение развивающегося яйца наследственными генными веществами. Исходя из такой молекулярной структуры геномем, я наметил пути, по которым можно было бы рассчитывать получить в эксперименте новые мутации (³).

В 1938 г. вышла интересная книга А. Фрей-Висслинга (⁴) «Субмикроскопическая морфология протоплазмы»; автор дает хорошую сводку новейшей литературы в этой молодой научной области. Но не ко всем взглядам автора, которые и сам он часто называет гипотетическими, можно вполне присоединиться.

В настоящей работе я подошел к проблеме амикроскопической морфологии с точки зрения физиологии работающей клетки. Прежде всего приходится констатировать, что значительная часть протоплазмы хроматофора представлена «жидким» солом, а не белковым желом, как предполагает Фрей-Висслинг. Межфибрилярные пространства совершенно свободно пропускают гранулы диаметром более 1 μ и не представляют препятствий для отщепивания (коацервации) огромной липоидной капли с поперечником более 10 μ . Нет оснований выделять плазматический белковый сол, содержащий взвешенные пигментные гранулы

Противоположный конец этих лецитиновых молекул несет две активные гидрофильные группы: кислую (фосфорнокислый остаток) и основную (амино-группу). Благодаря этому пигментное зерно вместе со своей лецитиновой оболочкой притягивает молекулы воды и окружается сольватационным раствором, обнаруживая все явления полной растворимости, дисперсии в коллоидальном богатом водой слое протоплазмы. Такие сольватированные пигментные зерна стремятся распределиться равномерно, отталкиваются друг от друга на возможно большие расстояния. При таком состоянии хроматофор находится в полной экспансии (см. фиг., I и III).

Контракция пигмента может явиться, как показали мои опыты, результатом двух различных воздействий: с одной стороны, под влиянием адреналина и его заместителей, с другой стороны, под влиянием K^+ и других катионов. Как мы уже видели, молекулы адреналина и его заместителей сходны между собой в том отношении, что на одном полюсе все они имеют гидрофобные группы, а на другом полюсе две гидрофильные феноловые группы, обладающие остаточными валентностями и способные к реакциям присоединения; при этом ассоциативная активность этих молекул всего выше в том случае, если обе феноловые группы находятся в орто-положении. Мы не знаем точно стереоконфигурации катехола и амино-холиновой группы лецитина, но можно предположить, что именно при таком орто-положении молекула катехола всего легче может адсорбироваться на поверхности мономолекулярного лецитинового слоя киноплазмы и связать между собой амины двух соседних холинов. Благодаря такой адсорбции первоначально гидрофильная поверхность лецитина становится гидрофобной, теряет способность смачиваться водой и становится гранью между водной и липоидной средой (см. фиг., IV). Пигментные гранулы, окруженные липоидной оболочкой, отмишриваются, начинают сливаться между собой, и процесс коацервации заканчивается, когда все отдельные капельки киноплазмы сливаются в одну большую нагруженную пигментом липоидную каплю. Процесс этот наиболее интенсивно происходит при действии адреналина, так как в молекуле последнего кроме двух феноловых гидроксильных групп имеется еще амино-группа. Эта последняя может ассоциироваться со свободным остатком фосфорной кислоты лецитина и погасить его остаточную валентность (IV, VI). Поверхность липоидного слоя становится, таким образом, еще более гидрофобной, и его поверхностное натяжение повышается. Мы наблюдаем, что при контракции меланофора от адреналина диаметр пигментированной капли сокращается особенно сильно. При этом же адреналин действует в минимальных количествах—даже в 10^{-10} M-растворе иногда наблюдаются некоторые признаки его действия; а в та-



Амикроскопическая морфология мономолекулярного слоя киноплазмы вокруг пигментной гранулы в шести физиологических состояниях. I, III, V—экспансия (Exp); II, IV, VI—контракция (Contr). Гранула представлена в малом масштабе по сравнению с молекулами лецитина, адреналина (Adr), KCl и дитержента (D); молекулы воды в виде точек изображены мельче, чем молекулы KCl.

ком растворе на $1 \mu^3$ (величина отдельного пигментного зерна) приходится не более нескольких сотен молекул адреналина.

Несколько иначе происходит, повидимому, превращение гидрофильной поверхности лецитинообразного слоя киноплазмы в гидрофобную под влиянием нарушения равновесия электролитов в физиологическом растворе. Мы знаем, что соли легко ассоциируют с аминами и с фосфорнокислым остатком лецитинов. Двувалентные катионы Mg^{++} и Ca^{++} дают с лецитинами нерастворимые соединения. С другой стороны, Б. М. Ансон в недавно опубликованной работе (7) обращает особое внимание физиологов на то, что некоторые дитерженты (а лецитин, конечно, может быть отнесен в эту группу) «образуют нерастворимые калиевые соли при тех условиях, при которых соли натрия и кальция растворимы. Повидимому, небольшая разница между Na^+ и K^+ является решающей при образовании крупных нерастворимых комплексов» [(7), стр. 246]. Это объясняется, вероятно, тем, что в KCl оба иона вместе со своими сольватационными оболочками почти одинаковой величины и в равной степени адсорбируются, между тем как для хлоридов других катионов это соотношение менее выгодно (4). Благодаря этому молекула KCl преимущественно перед молекулами других хлоридов может связывать фосфорнокислые остатки двух соседних лецитиновых молекул своими катионами и аминовые группы их своими анионами, таким образом закрепляя мономолекулярный гидрофобный слой (см. фиг., II).

Все дитерженты, как алкалоиды, так и мыльные и сульфокислоты парафиновых цепей, оказывают на поверхность киноплазмы противоположное действие по сравнению с адреналином и KCl. Если в результате адсорбции контракторов наружная поверхность пограничного мономолекулярного слоя, одевающего пигментные зерна, стала гидрофобной и киноплазма коацервировала в одну сплошную каплю, то молекулы дитержентов адсорбируются на наружной поверхности последней своими липоидными концами, а гидрофильные концы молекул накладывающегося мономолекулярного слоя притягивают сольватационную воду. Пограничный слой между киноплазмой и эктоплазмой теряет при этом свое поверхностное натяжение и исчезает (см. фиг., V). Сначала наружные зерна пигментированной капли, а потом и более глубокие, окружаясь омыливающей оболочкой, отрываются и переходят в водную фазу. В конце концов они равномерно рассеиваются по клетке, отталкиваясь лишь от гидрофобных скелетных фибрилл. При отмывании в уравновешенном солевом растворе сначала удаляется поверхностный слой дитержента, а если под ним еще сохранился слой молекул, вызывающих контракцию, то контракция восстанавливается (см. фиг., VI). Когда же отмываются и контрагирующие молекулы, эта временная контракция в физиологическом растворе сменяется снова экспансией (см. фиг., I).

Поступило
25 VI 1940

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ Н. К. Кольцов, Организация клетки, стр. 1—652 (1936). ² Н. К. Кольцов, Биол. журн., 7: 3—46 (1938). ³ Н. К. Кольцов, Биол. журн., 7: 679—697 (1938). ⁴ A. Frey-Wyssling, Submikroskopische Morphologie. Proto-plasma-Monographien, Berlin, 1—317 (1938). ⁵ Гарвей и Даниелли, Успехи соврем. биол., 10, 471. ⁶ G. M. Ehrenswärd, Karshulina. L. Ehrenswärd, Arkiv för Kemi Svenska Vet. Akad., 13, A: 1 (1939). ⁷ B. M. Anson, Journ. General Physiol., 23: 239—246 (1939).