

ЦИТОЛОГИЯ

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

МИКРОСКОПИЧЕСКАЯ МОРФОЛОГИЯ МЕЛАНОФОРОВ

Хроматофоры костистых рыб изучались не менее интенсивно, чем хроматофоры головоногих моллюсков, и литература по их морфологии и физиологии не менее обширна. Из этой литературы я считаю необходимым указать здесь на исследования Р. А. Шлета⁽¹⁾, который первый обнаружил роль электролитов в явлениях раздражимости хроматофоров, и на содержащий обзор новейшей литературы работы Д. Смитса⁽²⁾ и К. М. Осборна⁽³⁾, опубликованные уже после того, как большая часть моих экспериментов была закончена. Мои первые работы по хроматофорам костистых рыб были опубликованы в 1929 г.⁽⁴⁾, но с тех пор я несколько раз возвращался к этой теме, накопляя экспериментальные данные, микрофотографии, рисунки и кривые. В общем мною было поставлено около 600 опытов. За последний год я снова проверил полученные мною данные и поставил ряд новых экспериментов, частью в связи с разившейся за последнее время теорией химических медиаторов нервно-эффекторного раздражения, частью в связи с новыми воззрениями на значение химических эмульгаторов в коллоидальных системах. В постановке экспериментов в этом году мне помогала М. П. Кольцова, являющаяся соучастницей настоящей работы.

Главным объектом этих исследований является наш пресноводный карась (*Carassius vulgaris*), чешуи которого легко снимаются и в подходящей среде сохраняют жизнеспособность в течение многих часов, более суток.

Хроматофоры костистых рыб построены по совершенно иному типу по сравнению с хроматофорами головоногих моллюсков [Кольцов, ⁽⁵⁾]. У карася каждый хроматофор представлен единственной клеткой, редко с одним, а обычно с двумя, тремя или более однотипными ядрами; нет никаких образований, которые можно было бы сравнивать с радиальными мускулами хроматофоров сепии. Основную массу пигментных клеток чешуи карася составляют меланофоры, и только их я изучал подробно. Меланофоры бывают различной формы: дисковидные, звездчатые и ветвистые. Но все эти различия выявляются лишь при развернутом состоянии меланофоров, когда чешуи имеют полную окраску. Наблюдая под микроскопом побледневшую живую чешую, можно видеть только правильно округлые, шарообразные или слегка приплюснутые капли, заполненные пигментными зернами и различающиеся друг от друга лишь по величине.

В течение долгого времени в литературе горячо дебатировалась проблема «сократимости» хроматофоров. Первоначально считалось вполне естественным сравнивать изменения формы хроматофоров с амeboобраз-

ными движениями лишенных определенной формы клеток. Более точные наблюдения показали, однако, что хроматофоры костистых рыб сохраняют определенную форму и во время ошаривания пигмента, а при развертывании пигментные зерна растекаются по определенным путям, и в развернутом состоянии прежняя форма повторяется во всех своих мельчайших подробностях. Это можно было бы объяснить тем, что форма развернутого хроматофора определяется преформированными щелевыми пространствами в окружающих тканях, куда только и могут проникнуть псевдоподиеобразные отростки бесформенного протоплазматического тела клетки, нагруженного пигментными зернами. Однако и такое представление пришлось вскоре оставить. На окрашенных препаратах удалось в некоторых случаях обнаружить слабые следы плазматических отростков вокруг свернутого в шар пигмента. Кроме того, установлено, что все отростки хроматофоров оплетаются сетью тончайших нервных разветвлений, которые, конечно, остаются более или менее на своих местах при всех перемещениях пигмента. В настоящее время среди большинства цитологов прочно укрепилось мнение, что плазматическое тело клетки остается неизменным при всех перемещениях пигмента, а последние вызываются передвижением одних пигментных зерен. Такое толкование вошло в учебники.

Однако еще никому до сих пор не удалось рационально объяснить, под влиянием каких физических сил зерна могут передвигаться внутри остающейся неподвижной протоплазмы. Никто из авторов не решался приписать пигментным зернам активную подвижность и сравнивать их с амебами или снабженными жгутами бактериями. Можно было бы, пожалуй, подумать об электрокатафорезе несущих определенный заряд пигментных зерен, но для этого надо было бы открыть в хроматофоре сложный механизм сменяющихся полюсов с значительной разницей потенциалов; однако никаких фактов в пользу наличия в хроматофоре такого механизма у нас не имеется.

Мои наблюдения над меланофорами карася подтверждают основные факты, установленные для хроматофоров других видов костистых рыб, хотя и приводят к несколько иному толкованию этих фактов. Мне кажется, что обе противоположные точки зрения на работу хроматофоров могут быть значительно сближены между собой.

В экспериментальной части моей работы будет описана методика, при помощи которой я получал последовательно многократные сокращения и растекания пигмента в одних и тех же меланофорах и фотографировал или зарисовывал их на различных стадиях. На этих фотографиях и рисунках видны многочисленные примеры того, что при каждом расправлении пигмента снова возникают те же самые отростки, порою со всеми их мельчайшими разветвлениями. Другое характерное явление также иллюстрируется на моих сериях микрофотографий: ядра, видимые в виде светлых пятен среди пигментных зерен в расправленном меланофоре, при сокращении оказываются вне пигментного диска, хотя выбрасываться из клетки они, конечно, не могут.

Когда пигмент скопился в центральном кружке, отростки, лишенные пигмента, на живой клетке не видны. Но изредка отдельные пигментные зерна или целые группы их остаются на прежних местах, не участвуя в общем стяжении пигмента к центру. При вторичном растекании пигмента эти зерна присоединяются к приливающим в отростки зернам, а при новой контракции могут наравне с другими быть втянуты в центральный диск.

На окрашенных разрезах мне изредка удавалось наблюдать слабые следы депигментированных радиальных отростков вокруг центральной шарообразной массы пигментных зерен. Отмечается также радиальная

исчерченность этих слабо окрашиваемых отростков протоплазматического тела, а в некоторых случаях ясные радиальные фибриллы. Эти радиальные скелетные фибриллы не являются результатом фиксировки: их можно обнаружить и в живых клетках, а именно, в тончайших пластинчатых отростках дисковидных меланофоров на стадии полной экспансии, когда пигментные зерна распределены в один слой и не соприкасаются друг с другом. В этом случае видно, что пигментные зерна ложатся параллельными рядами и между ними остаются нитевидные щели, соответствующие окрашенным фибриллам на разрезе. Я считаю, что это действительно нити, разбивающие тончайшие пластинчатые отростки меланофора как бы на отдельные протоки, по которым только и могут перемещаться пигментные зерна на стадии экспансии. Лишь тогда, когда в начале контракции отростки становятся толще, тончайшие скелетные фибриллы перестают играть роль перегородок, и пигментные зерна свободно переходят над ними или под ними, постепенно сближаясь и сбиваясь в кучи.

Радиальные скелетные волокна хроматофора, по мере приближения к центру клетки, сближаются между собою и сходятся в самом центре, который отчетливо виден на живом расправленном хроматофоре в виде прозрачного окошечка среди окружающего пигмента. Цитологами уже давно был описан этот центр в пигментных клетках щуки и других костистых рыб и проведено сравнение его с центросомой, вокруг которой в делящейся клетке расходятся радиально ахроматиновые нити. Вопросы о том, имеем ли мы здесь дело с гомологией или только с аналогией, мы здесь касаться не будем.

В ряде своих экспериментальных работ⁽⁸⁾ я развивал теорию, что каждая клетка и каждая часть клетки, обладающая определенной внешней формой или способная к упорядоченным движениям, состоит из жидкой более или менее подвижной протоплазмы (сола) и тех или иных твердых (построенных из коллоидального желя) образований—оболочек, волокон, спиралей, губчатых структур и т. п., сдерживающих жидкую протоплазму, но оставляющих ей некоторую свободу движений. Попробуем с этой точки зрения рассмотреть строение меланофора карася.

Прежде всего приходится признать, что в сокращенном хроматофоре имеются два слоя протоплазмы с ясно различными физическими свойствами. Поверхностный слой—эктоплазма, или «тектоплазма», как я назвал соответствующий слой в стебельке сувойки,—закреплен твердыми скелетными образованиями—радиальными фибриллами—и лишь слегка изменяет свою форму при всех передвижениях пигмента. Эктоплазма вообще во многих тканевых клетках слабо окрашивается на микроскопических препаратах, так же как и многие волокна. Но не может быть сомнения в том, что в живой клетке и при полной контракции пигмента скелетные волокна и ядра одеты слоем эктоплазмы.

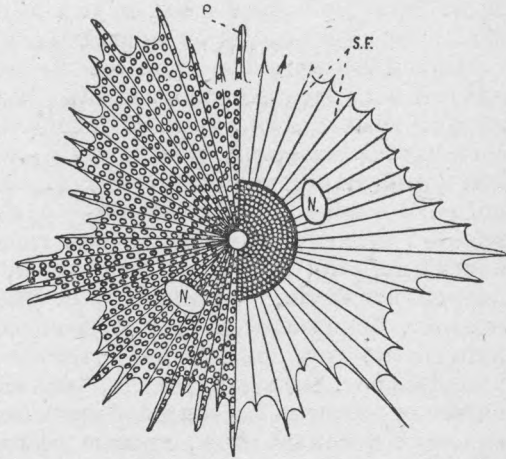
Эктоплазма с заключенными в ней скелетными волокнами имеет здесь двойную функцию: во-первых, она определяет внешнюю форму хроматофора со всеми его отростками и разветвлениями, а, во-вторых, являясь пограничным слоем клетки, она регулирует обмен веществ, изменяется под влиянием внешней среды и образует чувствительную поверхность клетки, реагирующую на раздражение, в частности нервное, так как именно в ней заканчиваются нервные окончания. Химическое или физико-химическое изменение поверхностного слоя эктоплазмы, сопровождающееся, вероятно, изменением электрического потенциала, может вызвать проникание воды с растворенными в ней ионами и молекулами или из внешней среды внутрь клетки или, наоборот, изнутри наружу. Изменения в составе воды, солей (ионов) и гормонов могут по-разному отразиться на физико-химических свойствах обеих коллоидальных систем—эктоплазмы

и киноплазмы, и прежде всего может измениться их взаимное смачивание. При расправленном состоянии хроматофора, когда одетые киноплазмой пигментные зерна растекаются по всем отросткам, киноплазма, очевидно, свободно смачивается эктоплазмой, и эти капельки киноплазмы с заключенными внутри них пигментными зернами на основании общих физических законов дисперсии свободно эмульгируют, стремясь занять все пространство эктоплазмы и распределяясь на возможно больших и равных расстояниях друг от друга. При контракции происходит от смешивание обоих коллоидальных слоев протоплазмы: киноплазма под влиянием тех или иных воздействий на ее поверхность, действующих антагонистически по отношению к эмульгаторам, перестает смачивать эктоплазму, отрывается от ее скелетных образований и скатывается в одну большую каплю, захватывая все или почти все смачиваемые только ею пигментные зерна.

Можно пожалуй с значительной долей вероятия предположить, что эктоплазма представляет собою белковый сол, а киноплазма состоит из липоидов типа лецитина. С. Г. Зондек⁽⁷⁾ в своей известной книге об электролитах настаивает на том, что именно среди лецитинов мы должны искать такие вещества, которые обладают способностью то смешиваться с белковыми растворами, то, утрачивая смачиваемость, от смешиваться от них, подобно киноплазме хроматофоров.

Совершенно неправильно было бы представлять себе шарообразную пигментированную массу внутри контрагировавшего хроматофора состоящей только из пигментных зерен. В экспансировавшем хроматофоре каждое пигментное зерно, как все плазматические включения, окружено, конечно, более или менее тонким, может быть, олигомолекулярным слоем жидкой киноплазмы, а при контракции киноплазматические оболочки пигментных зерен сливаются между собою и образуют единую каплю, нагруженную пигментной взвесью. На границе между ошаренной киноплазмой и эктоплазмой развивается постепенно повышающееся поверхностное натяжение, которое сдавливает шарообразную каплю, уменьшая ее диаметр путем вытеснения воды*.

При начале экспансии поверхностное натяжение на границе с эктоплазмой постепенно уменьшается, неравномерно в разных пунктах, и вследствие этого капля киноплазмы, пропитываясь водою, постепенно утрачивает свою шарообразную форму. Отдельные пигментные зерна, окруженные киноплазматической оболочкой, отрываются и смешиваются с эктоплазмой. На этой стадии начала экспансии пигментированная масса



Фиг. 1. Схематическое изображение меланофора карася. Справа—контракция, слева—экспансия. *N*—ядра; *P*—пигментные зерна (пигмент бесцветный, киноплазма—черный ободок); *SF*—скелетные фибриллы.

* Последние измерения Гарвея и Даниэлли⁽⁸⁾ показали, что поверхностное натяжение на границе раздела между различными жидкими средами живой протоплазмы может варьировать между 20 и 0,02 дин/ст. По этому поводу можно вспомнить, что А. Бете⁽⁹⁾, возражая против моей теории формы клеток, назвал «невероятным» мое допущение, что поверхностное натяжение протоплазмы может быть в 100 раз ниже, чем 20 дин/ст.

киноплазмы действительно похожа на амёбу: она выпускает случайные выросты—псевдоподии—преимущественно по направлению главных пучков скелетных фибрилл. Но, сравнивая начальные стадии двух последовательных экспансий, мы не находим такого сходства между их формой, как это бросается в глаза на конечных стадиях экспансии, когда форма клетки строго определена скелетными волокнами эктоплазмы, а окруженные киноплазматической оболочкой пигментные зерна равномерно рассеяны по всей клетке и лежат почти в одной плоскости между двумя поверхностными слоями эктоплазмы.

Поэтому, я считаю себя в праве, вопреки большинству современных авторов, сохранить термины «контракция» и «экпансия» киноплазмы, а в переносном смысле для краткости «контракция и экпансия хроматофоров». Мое объяснение представляет собою синтез обоих прежних, казалось, столь не совместимых друг с другом взглядов на морфологию передвижений хроматофоров костистых рыб.

Описываемые мною процессы смешивания и отсмешивания двух сортов плазмы в хроматофорах не являются исключительной особенностью этих эффекторных клеток, так как подобные же процессы наблюдаются и при сокращении поперечно-полосатых мускулов. Здесь при контракции в каждой поперечной полоске происходит смешивание анизотропного и изотропного веществ, а при экпансии—снова отсмешивание их. Мне не представляется существенным различием то обстоятельство, что в меланофорах костистых рыб, наоборот, отсмешивание ведет к контракции, а смешивание к экпансии, так как форма упорядоченного движения, по моему мнению, определяется твердыми скелетными образованиями, без сомнения, резко различными в поперечно-полосатом мускульном волокне и хроматофоре. Весьма вероятно, что такие же явления смешивания и отсмешивания имеют место и в физиологической работе других клеток, не относящихся к сократимым, прежде всего у различных железистых клеток, работа которых стоит частью под нервным, частью под гормональным контролем. Пигментные клетки отличаются от других клеток только тем, что в них капли эмульсированной киноплазмы отчетливо видны при жизни благодаря заключенным внутри них пигментным зернам. В таком случае мои эксперименты, поставленные на очень специальном объекте, могут приобрести общее цитологическое значение.

При постановке своих экспериментов, результаты которых будут изложены в следующих сообщениях, я руководствовался описанными в настоящей статье морфологическими наблюдениями и вытекающими из них теоретическими соображениями. Конечно, многие из этих соображений не могут еще считаться доказанными, но построенная на основании их гипотеза служила основой для выбора тех или иных физических и химических агентов, которые должны были вызывать контракцию или экпансию меланофоров и действительно приводили к намеченным заранее результатам. Это и явилось доказательством правильности построенной мною рабочей гипотезы.

Поступило
25 VI 1940

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ R. A. Spaeth, J. exp. Zool., 20, 193 (1916). ² D. C. Smith, Amer. Naturalist, 73, 235 (1939). ³ C. M. Osborn, J. exp. Zool., 81, 479 (1939).
⁴ Н. К. Кольцов, Успехи экспер. биол., 1 (1929). ⁵ Н. К. Кольцов, Биол. ж., 7, 895—936 (1938). ⁶ Н. К. Кольцов, Организация клетки, 1936. ⁷ S. G. Zondek, Die Elektrolyte, Berlin 1927. ⁸ E. V. Harvey, a. Danielli, Journ. Cell. and Comp. Physiol., 8, 31 (1936). ⁹ A. Bethe, Anat. Anzeiger, 40 (1911).