

В. В. ХВОСТОВА

РАЗВИТИЕ ХРОСОМ ПИТАЮЩИХ КЛЕТОК ЯИЧНИКА
МУХИ-ТАХИНЫ *ERNESTIA CONSOBRINA* MG.

(Представлено академиком Л. А. Орбели 22 II 1947)

Работами Страсбургера на *Calliphora* (1), Бауера (2) на *Lucilia*, *Pollenia* и *Musca domestica*, Пайнтера и Рейндорпа (3) на *Drosophila melanogaster* было показано, что в ядрах питающих клеток яичника образуются крупные сложные хромосомы. Путем эндомитоза хромосомы в ядрах размножаются и, благодаря присущей отряду *Diptera* способности к соматической конъюгации, часто конъюгируют, образуя „гусеничные“ хромосомы. Повидимому, у *D. melanogaster* эта конъюгация и хромосом и хромосом слабее, так как у нее Пайнтер описывает в питающих клетках группы из довольно рыхло конъюгирующих хромосом, причем число этих групп равно диплоидному числу хромосом. У *Calliphora erythrocephala* Страсбургер описывает более плотную конъюгацию хромосом, приводящую к образованию „гусеничных“ хромосом (Raupenchromosoma), число которых — гаплоидное. Он указывает, что впоследствии эти хромосомы распадаются на небольшие тельца, заполняющие равномерно все ядро. Бауер наблюдал эти процессы на других объектах, причем он дает им следующее объяснение: гусеничные хромосомы состоят из нескольких хромосом, конъюгирующих друг с другом; хромосомы затем спирализуются, укорачиваются, разъединяются и превращаются в отдельные, ставшие мелкими, хромосомы; ядра делаются явно полиплоидными, причем в это время можно подсчитать число хромосом в полиплоидном ядре. Затем наблюдается вторичное удлинение (деспирализация) этих хромосом, и они переплетаются, образуя типичные сетчатые ядерные структуры. Бауер считает, что развитие этой ретикулярной структуры может происходить и без стадии палочкообразных коротких хромосом.

Значение отношений между яйцевой и питающими клетками обсуждает Пайнтер (4): плазма яйцевой клетки оказывается насыщенной громадным количеством вещества материнских хромосом, так как она поглощает 15 питающих клеток, ядра которых, по данным Пайнтера, основанным на измерениях ядер питающих клеток *Drosophila melanogaster*, являются 512-плоидными. Пайнтер подчеркивает, что насыщение яйцеклетки веществом материнских хромосом — процесс, характерный для всех яйцеклеток; но одни получают его из питающих клеток, у других же увеличивается вещество самих хромосом яйцеклетки — как, например, у амфибий — путем образования хромосом типа так называемых „ламповых щеток“.

Подобное насыщение обломками хромосом (не дающими реакции Фельгена) может играть роль в следующих процессах: оно объясняет быстрое образование хромосом в период дробления яйца, может обуславливать явление материнской наследственности (или предетерми-

нации), а также объяснить материнский характер признаков при дроблении безъядерных участков яиц, доходивших в некоторых экспериментах до стадии морулы.

Таким образом, значение хромосом питающих клеток, вероятно, достаточно велико, однако более или менее подробно они были изучены лишь на *Drosophila melanogaster*. Страсбургер проследил их лишь до распада гусеничных хромосом; Бауер же вообще не приводит ни подробного описания процессов, происходящих в питающих клетках, ни рисунков. Кроме того, ни одним из этих авторов не было непосредственно подсчитано число хромосом в питающих клетках на

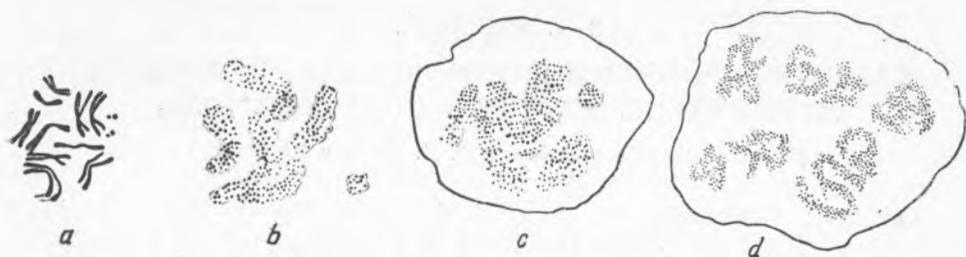


Рис. 1. *a* — метафаза деления оогония, некоторые хромосомы расщеплены; *b* — „гусеничные“ хромосомы питающей клетки; *c* и *d* — последовательные стадии образования из каждой гусеничной хромосомы 4 спирализованных хромосом

разных стадиях развития, а также не было изучено, в каком состоянии находятся ядра в момент поглощения их яйцеклеткой. Неизвестно также, какие именно элементы и в каком виде поглощаются.

В настоящей работе изучено развитие ядер питающих клеток у мухи *Ernestia consobrina* Mg. из сем. *Tachinidae*, являющейся паразитом гусениц бабочки капустной совки. Для этой мухи характерна достаточно плотная конъюгация хромосом, приводящая к образованию „гусеничных хромосом“ в питающих клетках. Судьба питающих клеток прослежена у эрнестии с момента выхода имаго из пупария и до поглощения их яйцеклеткой, что наблюдается на 4—5-й день жизни мухи.

Начальные стадии развития питающих клеток изучены Страсбургером на *Calliphora erythrocephala*: яйцевые трубочки начинают дифференцироваться у куколки в возрасте 1-го дня. В это время в них наблюдаются крупные клетки, в которых синхронно происходят групповые митозы (в группах от 2 до 8 клеток). Эти митозы приводят к образованию группы, состоящей из 16 сестринских клеток, которые входят в одну яйцевую камеру. Первая камера образуется у 1—2-дневной мухи; при этом сначала все 16 клеток имеют одинаковое строение, затем одна из них, лежащая ближе к дистальному концу камеры, образует овоцит, а остальные 15 превращаются в питающие клетки.

В настоящей работе были прослежены изменения в ядрах питающих клеток, причем изучение проводилось на временных ацетокарминовых препаратах (часть из них затем была переведена в постоянные и перекрашена по Фельгену или гематоксилином). Эта методика позволила более тщательно изучить структуру ядра и хромосом, так как ядра распластывались, недостатком же ее является нарушение целостности клеток.

В хромосомном комплексе эрнестии, который был изучен на митозах оогониев, имеется 5 пар двуплечих хромосом (среди них одна пара явно неравноплечая) и 1 пара точечных (рис. 1, *a*). У только что вылупившейся мухи в концевой камере яйцевой трубочки видны крупные ядра, в которых можно различить 5 длинных тонких нитей.

В яйцевой камере наблюдаются группы из 5 спирализованных (может быть, двойных) нитей (иногда заметна и точечная хромосома), нитей менее спирализованных и затем группы из 5 компонентов, которые содержат уже несколько рыхло конъюгирующих хромонем. На следующей стадии наблюдается образование „гусеничных“ хромосом (рис. 1, *b*). В это время в ядре можно различить 6 толстых сложных хромосом: 5 длинных и 1 очень короткую. Если эти группы лежат удачно, то можно бывает установить различия в длине и морфологии хромосом. В хромосомах заметны маленькие хромомерки, которых насчитывается от 4 до 8 в ряду. На некоторых препаратах заметна более интенсивная окраска хромомер у центромера и менее плотная конъюгация хромонем, благодаря которой эти места выглядят утолщенными.

Затем „гусеничные“ хромосомы начинают укорачиваться, превращаясь в округлые тельца (рис. 1, *c*). В этих тельцах начинают вырисовываться перепутанные нити, которые затем отходят друг от друга, образуя рыхлые клубки (рис. 1, *d*). В одном случае на хорошо распластанном ядре удалось уловить момент, когда клубки эти только что распались и из каждого выделилось по 4 спирализованных хромосомки. При этом ясно видны группки из одинаковых хромосом: например, группа из 4 длинных равноплечих, 4 неравноплечих, группа коротких хромосом и т. д. Таким образом, ядро в этот момент тетраплоидное, и обычно хромосомы заполняют его равномерно. Затем происходит дальнейший рост ядра и увеличение числа хромосом. Подсчет их становится очень затрудненным, однако в отдельных случаях можно было приблизительно насчитать 48 и 96 хромосом. Обычно и на этих стадиях в разной степени спирализованные хромосомки равномерно заполняют ядро, но иногда удается наблюдать как бы гигантские хромосомы, состоящие из множества конъюгирующих хромонем. В очень крупных ядрах замечается слияние этих гигантских „хромосом“, они как бы превращаются в капли. На тотальном препарате яйцевой трубочки было видно, что в 8—9-й камере питающие клетки, лежащие ближе всего к овоциту, содержали такие гигантские, интенсивно окрашенные ацетокармином капли, которые переходили в плазму овоцита.

Однако последнее наблюдение нуждается в подтверждении: необходимо изучить постоянные препараты (срезы), так как на ацетокарминовых препаратах питающие клетки могли быть раздавлены. Нуждается также в дальнейшем подтверждении следующее наблюдение: ярко окрашенные гигантские капли хорошо были видны на ацетокарминовых препаратах. При перекраске этих препаратов по Фельгену удалось обнаружить лишь очень бледно окрашенные группы рыхло конъюгирующих хромонем. Очень вероятно, что хромосомы питающих клеток образуют рибозонуклеиновую кислоту, которая переходит затем в протоплазму яйца. Это согласуется со многими наблюдениями других авторов (^{5,6}), которые показали, что цитоплазма овоцита, а также и некоторых других клеток (эмбриональных, железистых) чрезвычайно богата рибозонуклеиновой кислотой, причем концентрация ее выше около ядра. Пайнтер считает, что источником рибозонуклеиновой кислоты являются хромосомы, в частности их гетерохроматиновые районы. Тимонуклеиновая (дезоксирибозная) кислота, которая через аппарат ядрышка превращается в рибозонуклеиновую, диффундирует из ядра в цитоплазму клетки.

Но для того, чтобы сделать вывод о выделении рибозонуклеиновой кислоты из питающих клеток достоверным, необходима другая окраска препаратов и их более тщательное изучение.

Структура „гусеничных“ хромосом была обнаружена и у других мух сем. *Tachinidae*: *Larvivora larvarum*, *Pales pavidata*, *Petina eri-*

naseus, причем везде было ясно заметно соответствие морфологии обычных митотических хромосом и „гусеничных“, а у ларвиворы и петины ясно выделялись гетерохроматиновые районы. Возможно, что особенно плотная конъюгация хромонем, приводящая к образованию более „оформленных“ гусеничных хромосом, свойственна семейству *Tachinidae*, так как *Calliphora erythrocephala*, которую исследовал Страсбургер, относится также к этому семейству.

Начато также изучение развития питающих клеток у комнатной мухи (*Musca domestica*); у нее обнаружены некоторые отличия, связанные с менее плотной конъюгацией хромонем.

В заключение выражаю благодарность А. С. Серебровскому, из лаборатории которого был получен материал для настоящей работы.

Институт цитологии, гистологии и эмбриологии
Академии Наук СССР

Поступило
22 II 1947

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ E. H. Strasburger, Z. Zellforsch., 17, 83 (1933). ² H. Bauer, Naturwiss., 26, 5 (1938). ³ Th. Painter and E. Reindorp, Chromosoma, 1, 3 (1939). ⁴ Th. Painter, Proc. Nat. Ac. Sci., 26, No. 2 (1940). ⁵ Th. Painter, J. Exp. Zool., 100, No. 3 (1945). ⁶ J. Brachet, Embryologie chimique, 1944.