

Е. Н. ВОЛОТОВ

ДЕЛЕНИЕ ЯДЕР В ВЫСТИЛАЮЩИХ КЛЕТКАХ ПЫЛЬНИКОВ МАКА

(Представлено академиком Л. А. Орбели 1 IV 1948)

Деление ядер в выстилающих клетках растений давно привлекало внимание исследователей (1-5). В настоящее время особый интерес представляет вопрос о метаболизме нуклеиновых кислот в выстилающих клетках (6).

Исследования показали, что в выстилающих клетках растений содержится огромное количество рибозонуклеиновой кислоты. Выстилающие клетки растений, как и питающие клетки животных, являются источником рибозонуклеиновой кислоты, которая аккумулируется в пыльцевых зернах растений при цитоллизе выстилающих клеток, как в овоцитах у животных при цитоллизе питающих клеток. Рибозонуклеиновая кислота употребляется пыльцевыми зернами для исключительно быстрого синтеза материалов, который сопровождает рост пыльцевых зерен.

В настоящей работе изложены результаты исследований автора над делением ядер в выстилающих клетках, которое имеет прямое отношение к накоплению в них хроматинового материала.

Объектом исследования служили пыльники мака *Papaver somniferum* и некоторых его межвидовых гибридов. Пыльники собирались на разных стадиях развития, фиксировались в жидкости Карнуа и до исследования хранились в 70° спирте. В основном работа проводилась на временных ацетокарминовых препаратах.

Наблюдение над делением ядер выстилающих клеток показало, что оно происходит четырьмя способами.

1. Наблюдаются нормальные деления клеток, т. е. деления с обычными митозами, не отличающимися от митозов в других соматических клетках. Такие нормальные митозы встречаются редко. Обычно наблюдаются картины, описанные в следующих пунктах.

2. Хромосомы делятся один или два раза, сестринские хромосомы несколько расходятся друг от друга и лежат в метафазе парами или четверками, причем их положение позволяет легко установить их гомологичность. В дальнейшем веретено не образуется, клетка не делится и все хромосомы остаются в одном ядре. Образуются гигантские ядра, включающие до 8 наборов хромосом. В общем, мы наблюдаем явление, ведущее к образованию одноядерных полиплоидных клеток и названное впервые Гейтлером эндомитозом. Картины нерасхождения хромосом при этом соответствуют картинам, наблюдаемым при действии колхицина на митоз: часто видно соединение хромосом в месте первичных перетяжек, что указывает на подавление действия нити веретена.

3. Иногда в профазе хромосомы делятся 2 или 3 раза, так что образуются политенные хромосомы, состоящие из 4 или 8 нитей и напоминающие гусеничные хромосомы питающих клеток в оогониях у *Diptera*. На поздней стадии профазы можно иногда наблюдать, что 8 нитей распадается на две группы по 4 нити в каждой, причем нити каждой группы находятся в более тесной связи между собой, чем с нитями другой группы. В таких политенных группах, или хромосомах, можно видеть тесное перевивание нитей между собой, копирующее хиазмы.

Судьба таких политенных профазных хромосом может быть разной: они могут распаться на несколько метафазных, и тогда мы будем иметь случай эндомиоза, описанный выше, или они могут вступить в метафазу из распада и образовать одну хромосому из нескольких нитей. Это подтверждается явно различными размерами хромосом в ядрах различного происхождения. В последнем случае мы имеем также явление эндомиоза, напоминающее такое в слюнных железах дрозофилы.

4. Хромосомы делятся, расходятся к противоположным полюсам, но клетка не делится, так что в результате образуются 2-ядерные клетки, а если процесс на этом не останавливается, то образуются 4-ядерные и даже 8-ядерные клетки. Здесь, таким образом, мы видим деление хромосом и ядер с образованием веретена, но без сопровождающего его деления клетки; 4 (или больше) набора хромосом остаются внутри одной клетки. В сущности, мы имеем в этом случае явление, равное эндомиозу, ограниченное пределами не ядра, а клетки.

Наблюдение массовых ассоциаций сестринских хромосом в профазе с образованием хиазм заставляет предполагать, что мы имеем здесь дело со специальным механизмом задержки хромосом при расхождении, который может повлечь за собой сдвиг в цикле ядерного деления и таким образом дать два типа эндомиоза, указанные выше.

Не исключено, что указанные процессы зависят от степени насыщения выстилающих клеток нуклеиновой кислотой. Эффект влияния перегрузки нуклеиновой кислотой на репродукцию хромосом найден у *Heteroptera*, где она вызывает подавление нормальной конъюгации, и хромосомы делятся в первом делении вместо второго. Также у некоторых видов *Drosophila* некоторые гены вызывают увеличение запасов нуклеиновой кислоты в мейозе, что ведет к насыщению ею гетерохроматиновых районов у самца. Это насыщение делает Y-хромосому неподвижной, отчего она теряется в цитоплазме, а цикл деления X-хромосомы от этого так сдвигается вперед, что она делится два раза вместо того, чтобы разделиться один раз. Явление эндомиоза и многоядерности в выстилающих клетках можно отнести именно к такого рода перегрузке их нуклеиновой кислотой.

Имея в виду эту общую причину эндомиоза, легко понять его распространение в различных органах отделенных друг от друга организмов: выстилающих клетках растений, базальных клетках глоточной железы пчелы (?), питающих клетках овоцитов у насекомых и слюнных железах.

Деление ядер в 2-ядерных и многоядерных клетках идет, как правило, синхронно, но в некоторых случаях оно проходит асинхронно и тогда, в случаях больших сдвигов циклов митоза, естественно ожидать наличие 3-ядерных и 5-ядерных клеток с одинаковым количеством хромосом в ядрах, что в действительности и наблюдается. Автономное деление ядер чаще всего наблюдается в 4-ядерных клетках.

Выстилающие клетки с нечетным числом ядер могут получаться у мака и другим путем, а именно, путем слияния ядер. Удавалось

наблюдать, например, 3-ядерные клетки, делящиеся синхронно, причем одно из ядер имело тетраплоидный набор, а два других — диплоидный. Такие ядра с неравным количеством хромосом встречаются довольно часто, что можно установить по размерам покоящихся ядер в многоядерных клетках. Все это указывает на второй путь образования клеток с нечетным числом ядер, отличающийся от первого неравным числом хромосом в ядрах.

Слияние ядер происходит, повидимому, на стадии карิโอкинеза, что подтверждается цитологическими картинками, наблюдаемыми в профазе и метафазе.

Все вышеуказанные отклонения от нормального митоза, наблюдаемые в выстилающих клетках, ведут к одному важному результату — увеличению хромосомного материала в клетках. Механизм накопления материала хромосом можно свести к следующим моментам: большее число по сравнению с нормой делений хромосом в профазе и их нерасхождение, механическая задержка расхождения хромосом, ассоциация их между собой путем перевивания с образованием хиазм в профазе, сдвигание фаз ядерного деления, угнетение действия нити веретена и, наконец, слияние ядер. Все это приводит к возникновению обоих видов эндомитоза и многоядерности и, таким образом, к увеличению числа хромосом в выстилающих клетках. При этом общее содержание хроматина в клетке может быть повышено по сравнению с нормой по крайней мере в 32 раза. Это накопление и должно, как было указано выше, обеспечить быструю выработку новых материалов при превращении микроспоры в зрелое пыльцевое зерно и при росте пыльцевой трубки при попадании пыльцы на рыльце цветка.

Сравнение процесса микроспорогенеза и процесса ядерных делений в выстилающих клетках мака позволяет видеть в них некоторое внешнее сходство: перевивание хромосом в профазе, подобное перевиванию хромосом на стадии стрепсинемы в мейозе, хиазмы в профазе и др. Возможно, что это сходство не случайно и что оно является следствием общего происхождения этих двух приспособлений, которые к настоящему времени изменились и имеют различные функции. У растения *Rhoeo discolor* часть микроспор и сейчас подвергается цитолиту и используется другими микроспорами наравне с выстилающими клетками, и таким образом, назначение выстилающих клеток и части микроспор там одинаковое (6). С этой точки зрения сравнительное изучение процессов мейоза и процессов деления ядер в выстилающих клетках может пролить свет на некоторые общие вопросы деления ядер в митозе и мейозе.

Институт цитологии, гистологии
и эмбриологии
Академии Наук СССР

Поступило
29 III 1948

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ E. Strasburger, Arch. mikr. Anat., 21, 476 (1882). ² G. Tischler, Jahrb. wiss. Bot., 42, 545 (1905). ³ J. Bonnet, Arch. Zellforsch., 7, 604 (1912). ⁴ D. C. Cooper, Am. J. Bot., 20, No. 5, 358 (1933). ⁵ F. H. Smith, ibid., 20, No. 5, 341 (1933). ⁶ T. S. Painter, Bot. Gaz., 105, No. 1, 58 (1943). ⁷ T. S. Painter, J. Exp. Zool., 100, No. 3, 523 (1945).