

П. И. ЖИВАГО

## ИССЛЕДОВАНИЕ СТРУКТУРЫ ЯДРЫШЕК КЛЕТОК СЛЮННОЙ ЖЕЛЕЗЫ ЛИЧИНОК МОТЫЛЯ\*

(Представлено академиком Л. А. Орбели 15 XII 1947)

Наиболее крупные успехи в изучении тонкой структуры хромосом связаны с изучением „гигантских“ хромосом клеток слюнных желез двукрылых. Применением некоторых методических приемов нам, по-видимому, удалось показать, что ядрышко этих клеток может также оказаться чрезвычайно выгодным объектом для постановки изучения их тонкой структуры. Ограниченность наших знаний в области структуры ядрышка и, в особенности, моментов, на которые можно было бы указать как на общепризнанные и несомненно приложимые к широкому кругу объектов, сама по себе не оставляет сомнений в необходимости постановки углубленного изучения строения этого компонента ядра, в отношении которого цитоморфология явно отстала. Отставание это становится особенно очевидным в свежих данных современной цитохимии, указывающих на справедливость предположений о роли ядрышка в процессах клеточного обмена<sup>(1)</sup>. Участие в нуклеиновом метаболизме клетки делает ядрышко, разумеется, необходимым участником и ее общего обмена<sup>(2-5)</sup>. В данной работе мы пользовались несколькими методами, для нас уже не новыми. Первый из них связан с известной, но, к сожалению, обычно недооцениваемой цитологами возможностью различать на фотоснимках, подвергаемых специальным обработкам, степени контраста, слишком слабые для непосредственного визуального восприятия. Повторяя и комбинируя эти способы, можно, по нашему опыту, весьма часто повышать эти контрасты до степеней, достаточных для вполне четкого выделения структур, зачастую визуально не воспринимаемых на живых клетках, находящихся в условиях, физиологически достаточно корректных.

Второй прием, применявшийся к фиксированным и окрашенным препаратам (по большей части ацетоорсеин Лакура), состоял в том, что объекты мы включали не в канадский бальзам, который вследствие высокого коэффициента преломления создает неблагоприятные условия для различения структур, видимость которых основана не на красимости, а на различиях в лучепреломлении, а пользовались столь популярными ранее смесями глицерина с водой, имеющими более низкий коэффициент преломления.

Наконец, третий прием состоял в том, что с объектов делался последовательно ряд снимков — оптических разрезов (при апохр. 2 мм, комп. ок. 8 или 12), причем микрометрический винт микроскопа пе-

\* Личинки получались из зоомагазина и их видовая принадлежность не устанавливалась.

редвигался в промежутках между каждым снимком на 0,25—0,5  $\mu$ . Съемки велись на кинематографических установках с цейтраффером\*. Таким образом, на киноплёнке получается непрерывная протокольная запись всех оптических сечений и, следовательно, всех структур, разрешимых при данной апертуре, для которой, при пользовании видимой частью спектра, 0,25  $\mu$  принимается пределом разрешающей способности.

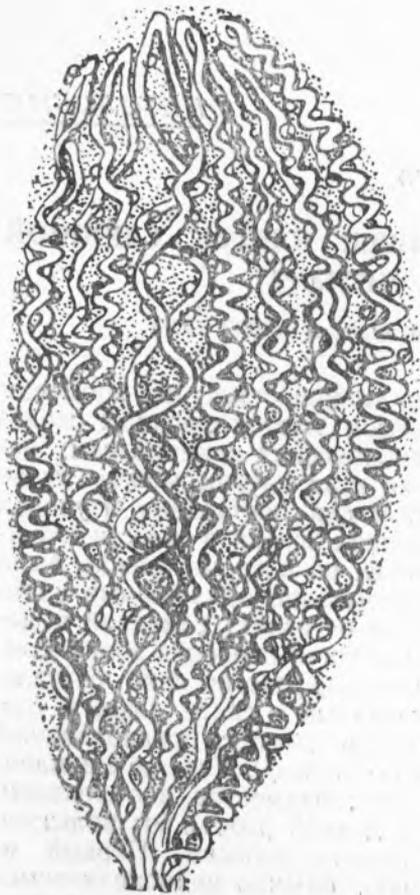


Рис. 1. Схема структуры крупного, сильно разросшегося ядрышка клетки слюнной железы мотыля, составленная на основании изучения последовательной серии контрастированных микросъемок с живых ядер и препаратов. Наверху — проксимальный по отношению к четвертой хромосоме полюс; внизу — дистальный

метр, оптические свойства и способность к спирализации делают их трудно отличимыми от соответствующих структурных компонентов хромосом тех же клеток. Лишь степень спирализации их в пределах ядрышка, повидимому, всегда значительно выше. В пределах одного ядрышка спирализация на различных участках нитчатой стромы может значительно варьировать. На схеме поперечники долек, обусловленные степенью спирализации нитей, представлены по большей части боль-

Тонкая структура главного ядрышка клеток слюнной железы личинок мотыля представлена нами на схематическом рис. 1. Схема эта составлена на основании изучения ряда оптических разрезов с живого и фиксированного материала. При витальных исследованиях целые железы помещались в висячих каплях аутогемолимфы. Ацетоорсеин Лакура оставлял интересующие нас здесь ядрышки неокрашенными. Данная схема относится уже к весьма крупному ядрышку вполне развитой клетки. Оно на этой стадии сильно вытянуто в длину и плотно прилежит к одной из хромосом, с которой его прочно соединяет ряд плазматических волокон. Мы не можем сказать пока, постоянна или случаен участок хромосомы, с которым неизбежно устанавливается эта связь. При достаточном контрастировании (для живого материала оно должно быть более мощным) удастся установить, что такое ядрышко имеет дольчатое строение наподобие огурца, обусловленное наличием и расположением сложной стромы из нитей. Последние представляют скрученные между собою пары, располагающиеся в пределах определенных крайне узких территорий. На дистальном по отношению к четвертой хромосоме полюсе ядрышка нити образуют петлю, слипаясь здесь концами или, вероятнее, делая крутой поворот назад. Все морфологические моменты, повидимому, говорят о том, что нити эти представляют хромонемы — их диа-

\* Работы осуществлялись в сотрудничестве с Лабораторией кинематографии института. За оказанную помощь приносим благодарность зав. лабораторией проф. В. Н. Лебедеву и оператору С. Л. Ашкенезер.

ше действительных и в соответствии с этим число их на схеме ниже реального.

Помимо описанной нитчатой стромы, нам на сериях „глубинных“ контрастированных кинокадров с живых клеток удалось установить, что поверхность нитей этой стромы часто (по всей длине или на отдельных участках) бывает покрыта чрезвычайно мелкими пузырьками или каплями вещества, обладающего более высоким коэффициентом лучепреломления, чем окружающее основное вещество ядрышка. При современном состоянии вопроса о роли ядрышка в метаболизме клетки, эти картины можно истолковать как момент секреторной деятельности хромонем стромы в пределах ядрышка.

Пузырьки или капли затем увеличиваются в размере и постепенно сливаются, давая таким образом интерфиллярное „основное вещество“ ядрышка. К сожалению, размеры обычных кинокадров не позволили нам пока обследовать описанными методами всего гигантского ядра нашего объекта и расшифровать полностью морфологию аппаратов, соединяющих ядрышко с соответствующим локусом хромосомы. Вопрос о деталях очевидного для нас перехода хромонем из хромосомы в строму ядрышка мы, таким образом, оставляем пока в стороне. Укажем лишь, что витальные контрастированные снимки дают уверенность в том, что строение этих аппаратов значительно сложнее того, что дают фельгеновские препараты и что описывал на их основании Бауер (6). В состав аппаратов входят „ахроматические“ части, полностью ускользающие от наблюдения при фельгеновской окраске и включении в канадский бальзам. Эти „ахроматические“ части представляют своеобразные раструбы, напоминающие цветы лилий. На нашей схеме они не изображены.

Ограниченность размера кинокадров не позволила нам также получить пока непрерывную картину генеза ядрышка, начинающегося, очевидно, со стадий, на которых размеры его переступают порог разрешающей способности наших систем; зачаточные стадии эти легко ускользают от всякой регистрации, особенно, разумеется, при витальных исследованиях, положенных нами в основу данной работы. Но все же данные, которыми мы располагаем, рисуют нам с достаточной достоверностью развитие ядрышка следующим образом.

Возникновение ядрышка связано с концами хромонем, покидающих хромосому в дающем его локусе. Вероятнее всего, как сказано выше, они делают в пределах филлярной стромы ядрышка, на его дистальном конце, петлю и, заворачивая обратно, снова воссоединяются с основным пучком хромонем политенной хромосомы. Почти свободный от схематизации рис. 2 показывает, как в начале образования ядрышка на концах таких петель идет деятельная секреция, кладущая начало образованию „основного вещества“ ядрышка. Филлярная строма живо напоминает на этой стадии чашечку цветка хризантемы. Отдельные „чашелистики“, охватывающие в этот период на одном полюсе закладки ядрышка его периферию, представляют сильно спирализованные попарно скрученные нити, позднее ясно выступающие в виде пар в составе филлярной стромы развитого ядрышка. Сопостав-

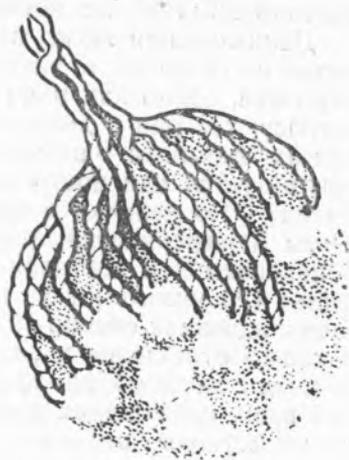


Рис. 2. Начальная стадия развития ядрышка клетки слюнной железы мотыля. Незначительная схематизация — по контрастированному кинокадру с живого материала

ление этих двух стадий раскрывает перед нами, очевидно, весь генез ядрышка, который сводится в существенном к секреции „основного вещества“, сперва, повидимому, лишь на концах покинувших хромосому хрономем или преимущественно на месте образуемого ими перегиба. По мере накопления „основного вещества“ хрономемы погружаются в него. При достаточном контрастировании снимков с живого материала процесс секреции можно очень ясно наблюдать на концах хрономем в виде сильно светопреломляющих облачков или капель. На рис. 2 контрасты не повышены по сравнению с контрастированным кадром. На более поздних стадиях, как упоминалось выше, удается на живом материале констатировать выделение весьма мелких капелек секрета и на высежающих, более проксимальных участках хрономем. При более высоких темпах секреции на концах хрономем могут накапливаться более значительные количества сильно светопреломляющих веществ.

Данные наши легко объясняют встречающиеся в литературе указания на различия в тинкториальных свойствах отдельных участков ядрышка, равно как и на наблюдаемую в нем вакуолизацию. Хорошо согласуются они с данными Эрля<sup>(9)</sup>, который говорит о двух компонентах ядрышка — периферическом и центральном, из коих первый используется при построении хромосом *Vicia faba*, и с указаниями Катера<sup>(8)</sup> о наличии в ядрышках меристемы корня *Nicotiana longiflora* периферически располагающейся хроматической „сети“, также привлекаемой к постройке хромосом\*. Шеффилд<sup>(11)</sup> и Гэтс и Шеффилд<sup>(12)</sup> указывают на наличие в тканях энотер в периферических слоях ядрышек сильно (базофильно?) красящихся зернышек, имеющих какое-то отношение к „ядерной сети“. На хорошую увязку наших данных с данными цитофизиологии мы указывали выше. Мы полагаем, что наши наблюдения позволяют сделать вывод о том, что если ядрышко не потеряло вторично связи с локусом хромосомы, обусловившим в телофазе его генез, его можно рассматривать не просто как дериват хромосомы, а как органический компонент с обособленным от других частей хромосомы циклом развития и, очевидно, физиологической функцией.

Институт цитологии, гистологии и эмбриологии  
Академии Наук СССР

Поступило  
10 XII 1947

#### ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- <sup>1</sup> J. Brachet, *Embryologie chimique*, Paris — Liège, 1944. <sup>2</sup> Б. Кедровский, Биол. журн., 6, № 5—6 (1937). <sup>3</sup> Б. Кедровский, Усп. совр. биол., 12, № 3 (1940). <sup>4</sup> Б. Кедровский, там же, 15, № 3 (1944). <sup>5</sup> Б. Кедровский, Журн. общ. биол., 1, № 2 (1940). <sup>6</sup> H. Bauer, *Z. f. Zellf. u. mikr. Anat.*, 23, 280 (1935). <sup>7</sup> R. C. Cleland, *Genetics*, 11 (1926). <sup>8</sup> J. Mc. A. Kater, *Univ. Calif. Publ. Bot.*, 14 (1929). <sup>9</sup> R. O. Earl, *Bot. Gaz.*, 84 (1927). <sup>10</sup> L. W. Sharp, *Einführung in die Zytologie*, 1931. <sup>11</sup> F. M. L. Cheffild, *Anat. of Botany*, 41 (1927). <sup>12</sup> R. R. Gates and F. M. L. Cheffild, *Proc. Roy. Soc. London, B*, 77 (1929).

\* К сожалению, мы не могли пока ознакомиться с этой интересной для нас работой в оригинале и вынуждены цитировать ее по Шарпу<sup>(10)</sup>.