

Л. С. ПЕШКОВСКАЯ

НЕКОТОРЫЕ ДАННЫЕ ПО МЕТАМОРФОЗУ ЯДЕРНОГО АППАРАТА ИНFUЗОРИЙ ПРИ КОНЪЮГАЦИИ

(Представлено академиком Л. А. Орбели 10 XII 1947)

Метаморфоз ядерного аппарата в онтогенезе простейших связан с рядом явлений общебиологического характера: наличием жизненных циклов, годичных и сезонных вариаций, чередованием поколений и половым процессом. Большим своеобразием отличается половой процесс инфузорий с их диморфными ядрами. Макронуклеус представляет основной ядерный элемент, способный всецело поддерживать вегетативную жизнь организма во всех ее проявлениях; микронуклеус функционирует периодически, при половом процессе, в результате которого старый макронуклеус дегенерирует и отмирает, замещаясь новым, развивающимся из амфиууклеуса. Путем перекрестного оплодотворения конъюганты преобразуются в новые генетические единицы, с иными комбинациями ядерных элементов. По существу процесс конъюгации является скорее преобразовательным, чем воспроизводительным, хотя и носит характер полового.

Первое время после открытия полового процесса у инфузорий считалось, что, во избежание депрессии и вымирания, культурам необходимо периодическое обновление путем конъюгации. Опыты Вудрефа (1) показали, что культуры могут существовать годами без конъюгации. Его культура *Paramecium aurelia*, начатая в 1907 г., находилась в цветущем состоянии еще в 1943 г., давая 50—60 поколений в месяц. В 1914 г. был открыт эндомиксис (род диплоидного партеногенеза), регулярно повторяющийся в культурах, в частности и в длительных культурах Вудрефа. Позднее Диллер (2) установил тип редукции ядерного вещества путем аутогамии. Он считает этот тип основным и даже отрицает обмен пронуклеусами у конъюгантов, полагая, что синкарион образуется у каждой их спарившихся особей путем самооплодотворения, независимо от партнера. Кроме аутогамии, он описывает ядерную редукцию простой фрагментацией макронуклеуса, „хемиксис“. Последнее явление неоднократно наблюдалось нами на видах *Trichodina*.

Процессы конъюгации, эндомиксиса и аутогамии регулярно повторяются в культурах. Расы, лишенные микронуклеуса, неспособны проходить их до конца, хотя при благоприятных условиях могут свободно культивироваться годами.

Конъюгация возможна только в период зрелости культуры (приблизительно между 130-м и 170-м поколением). Наблюдаются случаи, когда конъюгация наступает не сразу, спарившиеся особи вскоре разъединяются, и этот процесс может повторяться несколько раз, причем не происходит никаких изменений ядерного аппарата. Встречается

длительная ложная конъюгация, когда соединившиеся парочки разъединяются только через 12—24 часа, и тем не менее ядерного метаморфоза не наступает. Такие случаи неоднократно наблюдались нами на *Stentor coeruleus* и видах *Euplotes*. Все эти факты находят удовлетворительное объяснение в свете работ Дженнингса и его школы, установивших различные „типы скрещивания“ и различную интенсивность „сексуальной реакции“ (3).

При возможности конъюгации она может быть стимулирована путем изменения условий среды. Обычные мегоды воздействия — голодание, температурные шоки, добавление различных химических агентов. В молодых культурах эти факторы не дают эффекта; в более зрелых наблюдается тенденция к агломерации; в культурах, достигших зрелости, наступает конъюгация.

В морфологии полового процесса инфузорий существуют моменты, общие для всего класса: 3 деления созревания, образование пронуклеусов и обмен ими, реорганизация ядерного аппарата из амфинуклеуса, но каждому виду свойственен ряд характерных особенностей. Делались попытки распределить инфузории по группам, в зависимости от типа мейотических делений и постконъюгационной реконструкции ядра ((4) и др.). В каждую группу вошли представители различных видов, далеко отстоящие друг от друга в филогенетическом отношении и по систематическим признакам.

В процессе конъюгации описано 8 фаз ядерного метаморфоза, начиная с подготовительных стадий и кончая первым метагамным делением.

В настоящем сообщении затронуты только отдельные моменты процесса у *Euplotes patella* и *Climacostomum Stein*.

Работа велась на срезовом материале. Для фиксации применялись наиболее употребительные сулемовые смеси, пикроформол и осмиевые фиксаторы, преимущественно крепкая флеммингова смесь. Окраска производилась гематоксилином Гейденгайна и по Фельгену.

Компактные гомогенные микронуклеусы спарившихся особей *Euplotes* сильно набухают, увеличиваясь в несколько раз. Мелкозернистая фельгеноположительная субстанция конденсируется, образуя глыбки и тяжи, поляризующиеся определенным образом. У некоторых видов профазный микронуклеус имеет форму полумесяца, у других — палочки или запятой; повидимому, большинству изученных инфузорий свойственна парашютообразная профазы. У разновидностей *Chilodonella* вслед за стадией парашюта описано образование и синаптическое спаривание хроматиновых нитей, напоминающее классические картины лепготены, зиготены и пахитены *Metazoa*. У брюхоресничных непосредственно за парашютообразной стадией субстанция микронуклеуса распадается на гранулы, сначала разбросанные в беспорядке, затем, после образования веретена, мигрирующие к экватору и образующие хромосомы, построенные из нескольких, рыхло связанных между собой гранул, „хромомеров“ американских авторов. У *Euplotes patella* описано 32 „хромомера“, образующих 8 хромосом из 4 компонентов каждая (5). По нашим наблюдениям, число профазных гранул *Euplotes patella* значительно больше: оно колеблется от 130 до 160 (рис. 1). Мы склонны считать их не хромомерами, а точечными хромосомами. Построенные из нескольких элементов метафазные хромосомы представляют, по всей вероятности, сложные хромосомы. Повидимому, у *Euplotes* имеет место явление полиплоидии микронуклеуса, впервые отмеченное у *Paramaecium* (6). Если принять эту точку зрения, становятся понятными резкие разногласия авторов относительно чисел хромосом у отдельных видов инфузорий.

Все 3 деления созревания у видов *Euplotes* следуют почти непосредственно друг за другом, стадия интеркинеза крайне непродолжи-

тельна. Оба пронуклеуса происходят из одного гетерополярного веретена, следовательно, генетически тождественны, морфологические различия между бродячим и стационарным пронуклеусами незначительны. Слияние пронуклеусов происходит или на стадии веретен, или в виде пузырчатых ядер.

После образования синкариона наступает реконструкция ядра. Амфинуклеус проходит одно или несколько делений, давая зачатки макро- и микронуклеуса, избыточные его дериваты дегенерируют. У представителей брюхоресничных синкарион в основном делится дважды, зачатки макро- и микронуклеуса возникают из разных веретен.

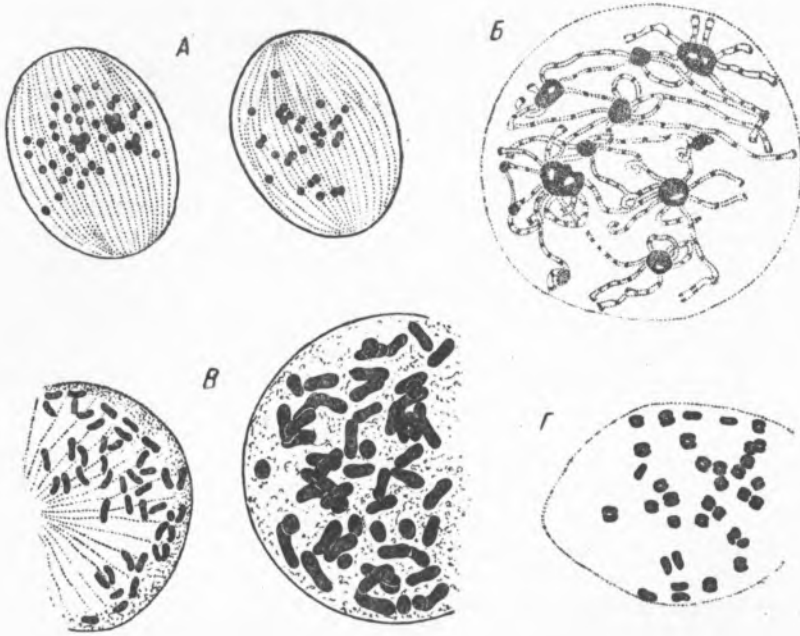


Рис. 1. Фиксатор — крепкая смесь Флемминга. А, В, Г — окраска по Фельгену с последующей докраской железным гематоксилином Гейденгайна. Б — окраска железным гематоксилином Гейденгайна. Увеличение — гоиогенная иммерсия Спенсера 1,8 мм, компенсационный окуляр Цейсса 18. А — поздняя профза микронуклеуса *Euplotes* на 2 срезах. Профазные гранулы мигрируют к экватору веретена. Б — срез молодого макронуклеуса *Climacostomum*. Стадия спиремы. В — срез молодого микронуклеуса и макронуклеуса *Climacostomum* на стадии ранней метафазы. У микронуклеуса ясно выражено веретено, у макронуклеуса веретено отсутствует; Г — срез молодого макронуклеуса *Climacostomum*. Удвоение числа хромосом путем эндомитоза

Зачатки макронуклеуса проходят в течение своего развития сложный метаморфоз. Большинство авторов описывает значительное разрастание зачатка с понижением красимости, далее картины, напоминающие спирему, затем постепенную реорганизацию хроматинового вещества. Подробнее прослежено развитие макронуклеуса на представителях разноресничных инфузорий, *Bursaria* (7) и *Climacostomum* (8).

У последней формы разросшийся пузыревидный зачаток (плацента) образует четко выраженную спирему (рис. 1, Б). С достаточной резкостью вырисовывается двойственность нитей, нередко с чередующимися темнее и светлее окрашивающимися участками. Нити образуют сложные извивы и перекресты, местами островки более компактного строения. Постепенно спирема конденсируется, нити утолщаются, образуя цепочки хромосом, значительно более крупных, чем хромосомы

микронуклеуса. При повторных делениях дериваты синкариона, образующие микронуклеусы, дифференцируют прекрасно выраженные веретена, зачатки макронуклеуса веретен не образуют (рис. 1, В) и удвоение числа хромосом происходит путем типического эндомитоза (рис. 1, Г). В дальнейшем развитии макронуклеуса наблюдаются картины тетрад и розеток (7, 8), затем хромосомы перестают восприниматься визуально в виде оформленных элементов, и макронуклеус постепенно принимает вид, свойственный ему в вегетативном состоянии.

Таким образом, картины реконструкции ядерного аппарата у эксконъюганта подтверждают положение, что макронуклеус инфузорий может служить примером полиплоидного ядра, в состав которого входит целый комплекс ядер (геномов), находящихся в дискретном состоянии (9). Остается невыясненным, сохраняют ли обособленность сеты хромосом в течение вегетативного существования макронуклеуса, каким образом происходит удвоение хромосом на подготовительных стадиях деления, и их дальнейшее распределение по дочерним макронуклеусам.

В старой литературе макронуклеус рассматривался как эквивалент комплекса соматических ядер *Metazoa* и ему приписывались исключительно трофические функции. После работ Дженнигса и его школы (3) роль макронуклеуса представляется в ином свете: установлено, что сегрегация „типов скрещивания“ в потомстве эксконъюганта обусловлена макронуклеусом, являющимся таким образом носителем важного гена (генов). Возможно получение особей с различными генами в макро- и микронуклеусе (10). Этот факт еще более подчеркивает значимость макронуклеуса в жизненном цикле инфузорий.

Институт цитологии, гистологии и эмбриологии
Академии Наук СССР

Поступило
10 XII 1947

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ L. L. Woodruff, J. exp. Zool., 16 (1914). ² W. Diller, J. of Morph., 59 (1936). ³ H. S. Jennings, T. M. Sonneborn and oth., Amer. Naturalist, 73 (1939). ⁴ V. A. Dogiel, Arch. f. Protistenk., 50 (1925). ⁵ J. P. Turner, Univ. Cal. Publ. Zool., 33 (1930). ⁶ Tze-Tuan-Chen, J. of Heredity, 31 (1940). ⁷ G. Poljanskij, Arch. v. Protistenk., 81 (1934). ⁸ Л. С. Пешковская, Биол. журн., 1 (1936). ⁹ C. D. Beers, Biol. Bull., 91 (1946). ¹⁰ T. M. Sonneborn, Genetics, 31 (1946).