

П. И. ЖИВАГО

## К ПРОБЛЕМЕ СТРОЕНИЯ, КЛАССИФИКАЦИИ И ФУНКЦИИ ЯДРЫШЕК

(Представлено академиком Л. А. Орбели 17 II 1948)

В статье (1) мы привели ряд данных по тонкой морфологии ядрышек клеток слюнной железы мотыля, которые, как нам кажется, должны быть поставлены в связь с секреторной деятельностью этих компонентов клетки и участием их в процессах метаболизма. В качестве основных структурных компонентов ядрышка высокополитенной клетки слюнных желез мотыля мы описали образующее главную массу ядрышка гомогенное основное («интерфиллярное») вещество и сеть («филлярное вещество»), сложно построенную, очевидно, из хромонем, покидающих хромосому в дающем ядрышко локусе. Образующие сеть хромонемы соединены попарно, по большей части значительно спирализованы и в разросшемся, удлинненном ядрышке проходят по его длинной оси. На вопросах, связанных с соединением хромонем, составляющих сеть ядрышка, с хромонемами хромосомы, равно как и на ориентации хромонем в пределах ядрышка мы останавливаться здесь не будем; относящиеся сюда соображения, насколько их позволяет обосновать имеющийся в нашем распоряжении фактический материал, были приведены в упомянутом выше сообщении (1). Помимо этих двух компонентов, мы упоминали в нем также о сложных концевых аппаратах хромонем, выступающих в таком сложном виде лишь на контрастированных микрофотограммах с живого. Позвоительно думать, что аппараты эти являются основными органами секреции хромонем, хотя последние обладают, повидимому, способностью к отделению мелких секреторных пузырьков по всей поверхности.

В настоящее время на контрастированном весьма совершенно (по озобромному способу Фаворского (2)) и контратипированном снимке живого ядра совершенно иного типа мы встретились с картинками, способными, как нам кажется, в комбинации со сведениями, извлеченными из изучения ядрышка клетки слюнной железы мотыля, осветить ряд связанных с ядрышком вопросов.

На железистых клетках мотыля нам удалось определить теперь приблизительное количество концевых аппаратов хромонем или, вернее, установить порядок этого числа. При пользовании апохр. 2 мм ап. 1,30, к которому мы прибегали в предыдущем исследовании, вследствие малой глубины фокуса системы мы не могли наблюдать одновременно в одном оптическом сечении более 2—3 аппаратов, в то время как просмотр ряда таких сечений показывал, что в объеме крупного ядрышка их имеется значительно больше. В настоящее время, на основании контрастированного по озобромному методу Фаворского снимка ядра живой клетки слюнной железы мотыля, сделанного при обладающем большей глубиной фокуса апохр. 4 мм ап. 0,90, мы можем сказать, что

порядок количества концевых аппаратов хромонем здесь около 2—3 десятков. Они образуют в центре ядрышка группу, напоминающую букет, окруженный в развитом ядрышке массой основного вещества.

Другое ядро, снимок которого, контрастированный по тому же способу, позволил нам сделать наблюдения, представляющиеся нам ценными, принадлежит молодому ооциту *Rana temporaria* в том периоде, который характеризуется массовым размножением ядрышек, долго занимающих в нем затем периферическое положение, весьма типичное для этих ядер. Снимок сделан также с живого объекта. Цельный небольшой еще яичник был помещен в висючей капле гомоплазмы и тотчас же подвергся съемке, при которой мы пользовались камерой-насадкой «Фоку» Цейсса, апохр. 3 мм ап. 1,40 с негативной линзой (гомалом) Н. и обычной низковольтной осветительной лампой. Для устранения возможного незначительного нагревания вводился водный фильтр толщиной в несколько сантиметров. При непосредственном визуальном наблюдении при суженной диафрагме достаточно ясно различалась граница карио- и цитоплазмы, два больших и много малых ядрышек; в отдельных областях периферии ядра воспринимались картины, говорящие о наличии ядерной «сети», элементы архитектоники которой не позволяли судить о себе с достаточной достоверностью. После повторного контрастирования по указанному способу, контрастирования и печати на крайне контрастной бумаге, сделанный при открытой диафрагме с краевой клетки яичника снимок позволил нам, однако, установить следующее.



Рис. 1. Живое ядро ооцита сеголетки *Rana temporaria*. Рисунок по контрастированной по способу Фаворского микрофотограмме. Я.1 и Я.2 — «ядрышки продукторы»

Ядрышки, получающиеся в этих клетках после контрастирования значительно более темными, чем другие компоненты ядра, явно распадаются на две категории: к одной относятся два больших, а ко второй — все остальные, значительно более мелкие. Едва ли есть основание сомневаться в том, что данное ядро — диплоидное. Сопоставляя число наличных хромосомных наборов с числом крупных ядрышек, мы видим, что последних приходится здесь по одному на гаплоидный набор.

Внимательно приглядываясь к крупным ядрышкам, мы убеждаемся далее в том, что они не являются бесструктурными, а состоят, очевидно, в основном из группы концевых аппаратов хромонем того же типа, как и те, которые были описаны нами в составе ядрышка политенной клетки слюнной железы мотыля; здесь они, однако, более мелки и присутствуют, повидимому, в числе лишь четырех. По крайней мере два таких аппарата, напоминающих венчики цветка табака, ясно видны в нижней части нижнего из двух крупных ядрышек (Я.1 на рис. 1, на котором все относящиеся к ядрышкам детали перенесены с микрофотографии со всей доступной точностью). Рисунок пером не может, разумеется, претендовать на передачу всех полутонов удачного снимка и передать его пластинку; однако он передает все наиболее важное. Отверстия двух раструбов этих выделительных аппаратов свободны и также ясно видны. Вправо от правого из них видна бегущая сначала вправо и загиба-

ющая затем вниз струйка, заканчивающаяся небольшой каплей. О наличии в группе двух других аппаратов нельзя говорить с такой же уверенностью; однако контур третьего выступает над правым нижним достаточно отчетливо, а для четвертого в пределах контура ядрышка остается место наверху слева. Второе верхнее крупное ядрышко (Я.2) представляется также сложным образованием: на сильно контрастированном снимке виден сложный рельеф его поверхности, в котором можно усмотреть наличие также четырех лопастей, соответствующих концевым аппаратам. Однако на этом ядрышке различить отверстия их рас­трубов не удастся. Повидимому, аппараты этого ядрышка в момент съемки секретировали и выносящие отверстия их заняты секретом, струйки которого объединились здесь в один общий более мощный поток, направляющийся на рисунке книзу и вправо и образующий затем значительную каплю с неправильным контуром, висящую на тонком стебельке-струйке. На данном снимке не удастся установить связи крупных ядрышек с соответствующими хромосомами, но она, конечно, вне сомнения.

В мелких ядрышках при примененной нами оптике и технике съемки никакой структуры усмотреть не удастся. Эти капли секрета концевых аппаратов главных ядрышек располагаются в виде по большей части округлых или овальных образований на светлых, блестящих (такими они всегда получают­ся на контрастированных снимках с живого) и довольно толстых в данной стадии хромосомах, образуя кое-где между собою анастомозы, то более узкие и компактные, то более широкие и тонкие, местами, очевидно, смачивающие более значительные участки хромосом и их переплетений.

Таким образом, сравнение мощно контрастированной микрофотограммы живого ядра молодого ооцита лягушки с изученным нами рядом методов ядром клетки слюнной железы мотыля приводит нас к заключению, что:

1. Ядрышки могут распадаться на две принципиально различные категории: с одной стороны, это будут образования, состоящие в основном из секреторных органов несущих ядрышко хромосом, составляющие группы из того или иного количества концевых аппаратов хромосом, которые могут быть покрыты тем или иным количеством (оксифильного или базофильного) секрета, могущего их легко маскировать. Мы позво­ляем себе высказать предположение, что их приходится по одному на каждую хромосому. В интеркинезе клеток, не являющихся политенными, в соответствии с четырьмя хромосомами в составе каждой хромосомы их, вероятно, четыре.

2. Физико-химические свойства секрета, количество концевых аппаратов и темп секреции должны определять морфологию ядрышек — продукторов секрета. В одних случаях (вероятно, при более высокой вязкости секрета) более значительные количества его могут оставаться в связи с концевыми аппаратами и окружать их толстым слоем, как то имеет место в развитом ядрышке клетки слюнной железы мотыля. При отсутствии или слабом развитии этого слоя не создается, очевидно, условий для выявления филлярной стромы ядрышка, описанной нами <sup>(1)</sup> в клетках слюнной железы мотыля. Думается, что в этих случаях хромосомам, отделяющимся так или иначе от хромосомы в дающем ядрышко локусе, негде распространиться и они остаются сжатыми и необнаружимыми. Помимо того, богатство развития этой сети должно стоять в зависимости от степени политении данного ядра. При отсутствии ее или незначительности у нас едва ли есть основания ожидать столь мощного развития сети ядрышка, как у мотыля. В иных случаях (вероятно, при низкой вязкости секрета) он образует много капель, не сохраняющих связи с аппаратами-продукторами, что ведет к образованию многих ядрышек второй категории.

3. То, что мы узнали о генезисе и классах, к которым могут относиться ядрышки, дает повод к особо внимательному пересмотру вопросов, связанных с их делением. С теоретических позиций следует ожидать, конечно, что ядрышко-продуктор, снабженное концевыми аппаратами, может возникать заново лишь при митотической или эндомитотической редупликации хромосом, необходимым звеном которой должна явиться и редупликация соответствующего локуса. При тех формах амитоза, которые, очевидно, стоят близко к эндомитозу<sup>(3)</sup>, нередко с достаточной ясностью выступает момент деления ядрышка, между тем как редупликация хромосом при обычных способах исследования остается здесь полностью скрытой. Для разрешения загадок амитоза, а равно и для протоколирования констатированной нами секреторной деятельности хромосом при посредстве концевых аппаратов хромонем, необходимо поставить достаточно длительную цейтрафферную съемку при соответствующей оптике в комбинации с приемами фотоконтрастирования достаточной мощности. Осуществление этой комбинации хотя и не легко, но отнюдь и не невозможно, как показали наши опыты хотя бы с окраской кинофильма неактивной базальной краской (после протравы Христенсена) и печатью на ортохроматическом материале через фильтр дополнительного цвета. Хотя окраска базальной краской и сопровождается некоторым (иногда, быть может, довольно значительным) укрупнением зерна, интерес, связанный с возможностью протоколирования подобных процессов, может позволить примириться с указанным недостатком.

Несомненно, с большой пользой могут быть применены здесь, как и при исследовании цитологии всякого живого объекта, фазно-контрастные установки, позволяющие в ряде случаев непосредственное визуальное восприятие структур, остающихся обычно скрытыми из-за недостаточности контраста и выделявшихся доселе на живом лишь способами фотографического контрастирования. Однако при пользовании фазно-контрастными установками необходимо иметь в виду, что успешная работа с ними может потребовать дополнительного фотоконтрастирования или, быть может, напротив, ослабления соответствующих снимков, так как приемы эти дают возможность модуляции получаемых контрастов. Последняя, по нашему опыту, крайне важна для выявления прижизненных структур, при котором, в соответствии с разнообразием в коэффициентах преломления подлежащих разделению компонентов клетки, степень повышения контраста должна соответствовать случаю. Фазно-контрастные установки в их современном развитии, повидимому, таких возможностей не предоставляют.

Институт цитологии, гистологии и эмбриологии  
Академии Наук СССР

Поступило  
17 II 1948

#### ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- <sup>1</sup> П. Живаго, ДАН, 59, № 5 (1948). <sup>2</sup> В. Фаворский, Вестн. фотографии, 8 (1912); 6 (1915); W. Faworsky, Photogr. Rundschau, 15 (1910); 16 (1910); 17 (1910). Photogr. Rundschau u. Mitteilungen, 12 (1912). <sup>3</sup> L. Geitler, Naturwissensch., 28 (1940).