

ПАРАЗИТОЛОГИЯ

А. К. ВЫЛКАНОВ

**О НАХОЖДЕНИИ АКЦЕССОРНЫХ ЯДЕР В ЯЙЦАХ БРАНХИОПОД**

(Представлено академиком К. И. Скрябиным 6 III 1954)

В 1884 г. Ф. Блохман описал особую категорию дополнительных ядер в созревающих яйцах перепончатокрылых. Он считал, что эти ядра образуются из главного ядра в яйце через почкование. Позднее он назвал эти ядра побочными (*Nebenkerne*).

Впоследствии подобные ядра («блохмановы ядра») были описаны целым рядом авторов, как у перепончатокрылых \*, так и у двукрылых \*\*. Самые подробные и точные исследования о происхождении и природе этих ядер, известных ныне под названием акцессорных, находим мы у Бухнера (2). Этот автор рассматривал акцессорные ядра как настоящие ядра, лишенные, однако, хромосом. В остальном они обладают всеми характерными элементами ядра: лининовым остовом, энхилемой, ядерной мембраной, ядрышком. Подобно настоящим ядрам, они обладают способностью к росту, размножению и перемещению. Однако, оставаясь лишенными хромосом, эти ядра размножаются амитотически (делением или почкованием); кроме того, они возникают от себе подобных также и путем видоизменения хроматиновых гранул, находящихся в протоплазме. Эти гранулы формируются в протоплазме и размещаются либо около ядра, либо на известном расстоянии от него. В некоторых случаях они располагаются сперва в протоплазме питающих клеток и только впоследствии переходят в протоплазму яйца. За счет этих хроматиновых гранул дифференцируются хроматиновый остов, энхилема и мембрана акцессорных ядер, причем самые гранулы превращаются в нуклеоли этих ядер. В редких случаях акцессорные ядра появляются в самых питающих клетках.

На основании изложенного Бухнер вполне основательно приходит к выводу, что в протоплазме происходит не только возникновение новых ядер, но и синтез хроматиновых гранул, которые служат основой образования ядер.

Появление акцессорных ядер сопровождается исчезновением хроматиновых нуклеол в главном ядре яйца. Этот факт дает основание предполагать существование какой-то связи между ними. Акцессорные ядра принимают участие в развитии резервных питательных веществ в протоплазме яйца. Они подвергаются полной дегенерации перед первым редуционным делением, и следовательно, не принимают участия в эмбриогенезе.

Свои исследования над бранхиоподами я начал в 1925 г. под руководством моего учителя, проф. Т. Морова, предложившего мне проследить у животных этой группы роль ядра при развитии желточных гранул. Я исследовал два вида *Anostraca* (*Branchipus stagnalis*, *Chirocephalus*

\* J. Gross (1903), Fr. Henneguy (1904), W. Marshall (1907), M. Loyez (1908), P. Govaerts (1913), P. Buchner (1913), R. Hegner (1914), F. Martin (1914), P. Buchner (1918).

\*\* Y. Pantel (1913).

diaphanus), один вид *Conchostraca* (*Cysicus tetraceros*) и один вид *Notostraca* (*Apus cancriformis*).

Эти исследования не дали каких-либо доказательств в пользу исключительной роли ядра при синтезе морфологически выраженных питательных резервов в протоплазме яйца; в процессе работы в протоплазме яйца двух исследованных видов бранхиопод были обнаружены акцессорные ядра. Свои исследования я проводил на материале, фиксированном жидкостью Флемминга, окрашенном железным гематоксилином по Гейденгайну и митохондриевым методом по Бенда. Окрашивались срезы 8  $\mu$  толщиной. Строение яичника у двух исследованных анострак такое же, как у *Branhipus grubii* по Брауеру (1), почему я не буду задерживаться на соответствующих описаниях.

Молодые овоциты не содержат акцессорных ядер. Последние появляются лишь на той стадии развития яйца, на которой становятся заметными первые желточные капли; на этой стадии яйца достигают уже 60—70  $\mu$  в диаметре (рис. 1, 2). Происхождение и строение акцессорных ядер у исследованных мною животных в общих чертах сходны с происхождением и строением акцессорных ядер перепончатокрылых. Ядра возникают в периферийном слое протоплазмы, на расстоянии от 5 до 20  $\mu$  от клеточной оболочки. Обычно первые акцессорные ядра появляются в молодом овоците. Они равномерно рассеяны под его поверхностью. В сравнительно редких случаях скопление первых акцессорных ядер наблюдается на полюсе яйца, и притом близко к его поверхности, либо они концентрируются около главного яйцевого ядра, всегда лежащего эксцентрично.

По мере накопления все новых и новых количеств желточных капель, в протоплазме яйца растет количество акцессорных ядер. В то же время последние постепенно выталкиваются ближе к клеточной оболочке, образуя здесь настоящий «ядерный пласт», в котором ядра расположены так тесно, что изменяют свою первоначальную форму. Эти картины особенно ясно наблюдаются в яйцах *Chirocephalus diaphanus* (рис. 3).

Акцессорные ядра анострак обладают характерными для настоящего ядра элементами: лининовым остовом, энхилемой, ядерной мембраной и нуклеолами. Они образуются в результате видоизменения хроматиновых гранул (рис. 4), так, как это было описано Бухнером (2) у перепончатокрылых. Процессы возникновения акцессорных ядер особенно ясно наблюдаются при первом появлении их в яйце. За счет хорматиновой гранулы дифференцируется лининовый остов, энхилема и мембрана, а сама гранула превращается в ядрышко. Сперва акцессорные ядра имеют минимальные размеры, около 1—2  $\mu$ , но постепенно они достигают своей нормальной величины 3—5  $\mu$ . Самые крупные из наблюдававшихся акцессорных ядер достигали 8  $\mu$ .

Структурно акцессорные ядра почти полностью сходны с главным ядром яйца. Только форма этих ядер не вполне сходна: акцессорные ядра хотя и шарообразны, но переходят в эллипсоид, тогда как форма главного ядра почти всегда правильно шарообразна.

Число ядрышек у вполне развитых акцессорных ядер почти всегда равно трем, причем одно из них выделяется своими более крупными размерами. Таковы же соотношения и число ядрышек главного ядра (рис. 4). Я не установил связей между акцессорными ядрами и нуклеолами главного ядра; хроматиновые нуклеолы главного ядра не исчезают, и хроматиновые гранулы, превращающиеся в акцессорные ядра, появляются независимо от этих нуклеол.

Реакция Фельгена (нуклеальная реакция) акцессорных ядер мною не исследовалась, но, как это отмечает Бухнер (3), у перепончатокрылых она отрицательная, что совпадает с подобными же данными для ядер яиц других животных.

Число акцессорных ядер во вполне созревшем яйце достигает нескольких тысяч. В уже снесенных в яичном мешке яйцах эти ядра отсутствуют.



Рис. 1. Овари Branchipus stagnalis. На периферии яйца вблизи его поверхности находятся несколько акцессорных ядер. Видны их нуклеолы. Вправо расположено главное ядро яйца. Микрофото, срез, окраска ализарин-метилвиолетом по Бенда.  $\times 1000$

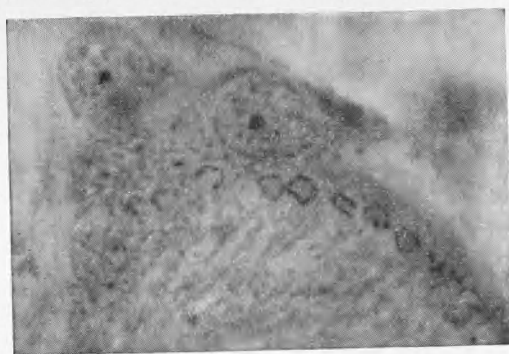


Рис. 2. Овари Branchipus stagnalis. На периферии яйца находится однорядный пласт акцессорных ядер, часть которых окрашена очень интенсивно. Микрофото, срез, окраска железным гематоксилином.  $\times 1000$

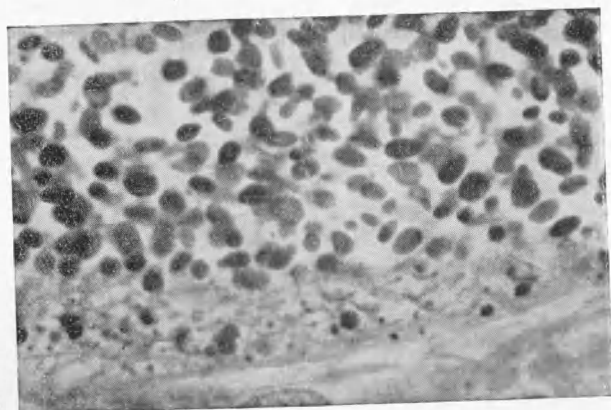


Рис. 3. Небольшая часть вполне сформировавшегося яйца Shigoserphalus diaphanus. На его периферии многорядный пласт акцессорных ядер. В протоплазме капли желтка (черные пятна). Микрофото, срез, окраска железным гематоксилином.  $\times 1000$

Это означает, что они подвергаются дегенерации при созревании яйца, как это происходит у перепончатокрылых.

Нельзя было установить каких-либо морфологически выраженных данных относительно значения и роли аксессуарных ядер в жизни растущего яйца анострак, в частности, в форме выработки резервных питательных веществ яйцевой протоплазмы, как это было установлено Бухнером для перепончатокрылых. Как у последних, так и у анострак аксессуарные ядра составляют клеточные элементы, возникающие в протоплазме; они ведут самостоятельное существование, растут, размножаются и затем подвергаются дегенерации.

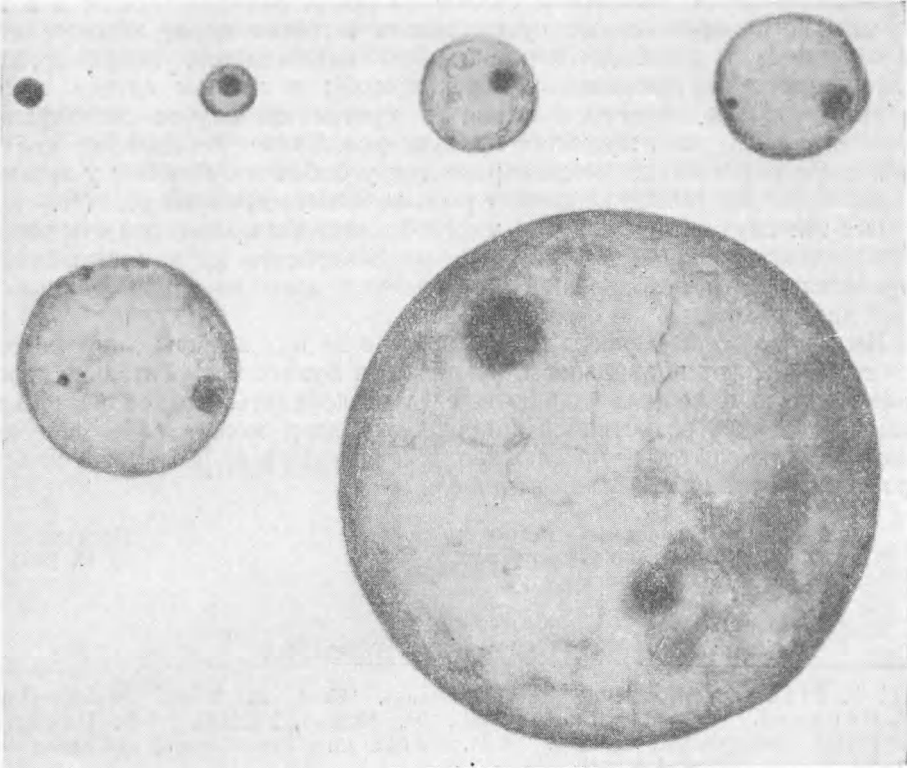


Рис. 4. Верхний ряд: серия четырех последовательных стадий развития аксессуарных ядер. Нижний ряд: слева — вполне развитое аксессуарное ядро, справа — главное ядро яйца *Branchipus stagnalis*.  $\times 3000$

Бухнер <sup>(2)</sup> видит в аксессуарных ядрах неполноценные ядра, так как они лишены хромосом. Согласно этому автору, неполноценность этих ядер доказывается тем фактом, что их деление происходит амитотически и что перед окончанием редукционного деления они полностью исчезают. Я приведу, однако, здесь некоторые факты и соображения, которые позволяют если и не полностью оспаривать представления Бухнера, то, во всяком случае, рассматривать вопрос в несколько ином освещении.

Рассматривая вопрос об амитозе различных категорий клеток животных на основании новейших данных, спустя 20 лет после опубликования работы об аксессуарных ядрах, Бухнер <sup>(3)</sup> пришел к заключению, что митоз и амитоз как будто одинаковы по своей сути (<sup>(3)</sup>, стр. 47). Основываясь на этом заключении Бухнера, приходится, следовательно, усомниться в неосновательности его старых взглядов на неполноценность аксессуарных ядер, поскольку эти взгляды основываются на фактах их амитотического деления.

Что же касается тотальной дегенерации аксессуарных ядер перед редукционным делением главного ядра, то и в этом факте нельзя видеть безусловного доказательства их неполноценности, так как известны случаи тотальной дегенерации бесспорно полноценных ядер половых клеток перед их созреванием. Так, яйцо вошерии сперва равноценно одной полиэнергидной клетке. Перед ее полным и окончательным созреванием большинство ядер растворяется и исчезает; остается лишь одно ядро, принимающее на себя функции женского пронуклеуса. Эти же явления наблюдаются в яйцах множества оомицетов, на различных стадиях развития многих споровиков и др. Во всех этих случаях мы должны толковать рассматриваемые факты как проявления регуляции в клетке. Регуляция в клетке, выражающаяся в различной судьбе ее ядер, обнаруживается и в тех случаях, когда продолжают существовать и такие ядра, которые нормально подвергаются дегенерации. Это наблюдается, например, при искусственном партеногенезе у морских ежей: в данном случае второе полярное тельце, подвергающееся в противном случае дегенерации, исполняет здесь роль мужского пронуклеуса. Такое же явление наблюдается при партеногенетическом развитии у бабочки *Solenobia*; у артемии второе полярное тельце исполняет роль мужского пронуклеуса (4).

Все эти случаи, при всем их многообразии, мы можем отнести только к явлениям регуляции клетки, а не рассматривать их как незыблемые доказательства безоговорочного разделения ядер на «полноценные» и «неполноценные».

Вышеизложенные факты и вытекающие из них выводы дают основания сомневаться в правильности заключения Бухнера относительно неполноценности аксессуарных ядер, хотя следует добавить, что окончательное решение вопроса об истинной природе этих ядер может быть получено лишь тогда, когда будет прослежено их поведение в яйцах с разрушенным или элиминированным главным ядром.

Морская биологическая станция  
и Аквариум Софийского университета  
гор. Сталин, Болгария

Поступило  
15 IX 1953

#### ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- <sup>1</sup> A. Brauer, Abhandl. d. Königl. Preuss. Akad. d. Wiss., Berlin, (1892).  
<sup>2</sup> P. Buchner, Arch. f. mikrosk. Anat., 91, № 3-4, 1 (1918). <sup>3</sup> P. Buchner, Allgemeine Zoologie, Leipzig, 1938. <sup>4</sup> M. Hartmann, Fortpflanzung und Befruchtung (Handb. d. Vererbungswissensch., I).