ТРУДЫ ГОСУДАРСТВЕННОГО ТИМИРЯЗЕВСКОГО НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКОГО ИНСТИТУТА
изучения и пропаганды естественно-научных основ диалектического материализма

СЕРИЯ I Отд. II
Выпуск 4

Академик С. Г. Навашин

ОБ ОБРАЗОВАНИИ ТАК НАЗЫВАЕМЫХ „ХРОМАТИНОВЫХ ТЕЛЕЦ“

(„Chromatin bodies“, Digby, 1909)

в профазах редукционного деления

136/40

„СЕВЕРНЫЙ ПЕЧАТНИК“
ВОЛОГДА
1926

Об образовании так наз. „хроматиновых телец“ („chromatin bodies“, Digby, 1909) в профазах редукционного деления.

(С одной таблицей рисунков).

Введение.

Экспериментальная генетика и теория наследственности предъявляют настойчивые требования к цитологии касательно вопроса: сохраняют ли хромосомы свою „индивидуальность“ в течение того периода превращений клеточного ядра, который именуется „состоянием покоя“? Существенным фактом, который должна была бы обнаружить цитология непосредственным наблюдением, является, конечно, наличность телофатических хромосом предшествовавшего деления в полости ядра во время упомянутого состояния,—наличность в специфичном числе и, по возможности, в тех же относительных размерах, которые свойственны готовым хромосомам данного организма. За отсутствием пока таких определенных фактов, удовлетворяются поисками следов, остатков или зачатков хромосом, смотря по состоянию ядра, т.-е. его близости к началу деления.

Едва ли не самое определенное указание на сохранение целостных хромосом в перерыве между двумя делениями ядра мы находим в работе D. H. Wenrich'a (1916) над сперматогенезом у Phrynotettix magnus, из которой почерпает описание процесса и рисунки T. H. Morgan в своем общеизвестном сочинении „Физическая основа наследственности“. Надо думать, что выбор иллюстраций к теоретическому изложению своего учения об участии хромосом в процессе наследования сделан автором весьма строго, при чем первенство отдано тем, которые особенно убедительны и надежны. Мы, с своей стороны, можем, следовательно,

принять данные Wenrich'a за высшую меру в суждении о прочих фактических доводах, которых не мало получено другими наблюдателями на иных объектах.

Об этой работе я упоминаю вперед также и потому, что картины, данные автором, отчасти наводят на те соображения, которые будут приведены ниже, в изложении моих наблюдений над состоянием ядра в пору так называемого синапсиса. Wenrich видел именно как бы распадение ядра вслед за телофазою на отдельные „пузырьки" („chromosome vesicles"), в которых помещаются отдельные порции хроматина, т.-е., по мнению автора, хромосомы, сохраняющие таким образом свою целостность во время состояния покоя ядра.

Фактически, однако, это, представляет нарушение целостности самого ядра; и я не вижу, чтобы данные Wenrich'a отличались существенно, напр., от наблюдений Otto L. Mohr'a над спермато- и овогенезом у Leptophyes punctatissima (1917); автор изображает явления, в самом деле, отличающиеся от распадения ядра на отдельные пузырьки лишь по степени. Вот каким образом описывает Mohr профазы деления в сперматогониях, имея, правда, в виду главным образом гетерохромосому:

„Ferner zeigen die Einzelchromosomen besonders während der Prophasen eine ausgesprochene Neigung dazu, in helleren Zonen im Protoplasma, eine Art von Einzelvacuolen, zu liegen, Fig. 12, 13. Taf. VIII". В объяснении рис. 12 и 13 относительно гетерохромосомы употреблено даже то именно слово, которое мы находим у Wenrich'a, так как у Mohr'a стоит фраза: „Heterochromosom rechts in seiner besonderen Vesikel".

Но рассмотрим далее, что касается овогенеза: „Was uns aber besonders interessieren muss, ist der Umstand, das wir in den Ovogonien durchaus keine der morphologischen Züge vorfinden, welche ich für die Spermatogonien beschrieben habe, und welche die Teilungsbilder der letzteren in sehr characteristischer Weise von denen der somatischen Zellen abheben". „Von einer isolierten Lage in besonderen Vesikeln, von einer weniger ausgesprochenen Auflockerung während der Te-

lophasen, Züge, welche für das Spermatogonienmonosom so charakteristisch waren, ist keine Spur zu sehen"! (p. p. 161, 164).

Автором как бы невольно подчеркнуто в первой цитате весьма важное и на мой взгляд обстоятельство, что отдельные хромосомы лежат в светлых участках протоплазмы, как бы в вакуолях. Действительно, мы на его рисунках не видим оболочки ядра, еще ограничивающей обыкновенно в профазах ядерную полость, и в этом отношении находим контраст между рисунками 2, 5 (овогонии) и 12, 13, 16 (сперматогонии), действительно, разительный. Однако, соответствует ли это существенному, „морфологическому" отличию интересующих нас ядер? Не следует ли искать причину этого обстоятельства ближе, чем в области, пока для нас очень темной, в различии природы ядер различного пола? Сам автор, несмотря на собственное замечание о высоком интересе этого различия, не пытается искать его причину; но описанием самой виденной им картины, особенно же своих технических приемов, как мне кажется, открывает путь к догадкам и весьма правдоподобному объяснению. На стр. 158 мы читаем, что семенники для фиксирования отпрепаровывались из личинок, что удается „сравнительно легко"; тогда как яичники оставались in situ. Это, на первый взгляд, ничтожное обстоятельство наводит меня на мысль, что если не механическое насилие над семенниками, то вообще различие в воздействии фиксажа могло вызвать то состояние, которое так поражает наблюдателя при сравнении ядер сперматогония с ядрами овогония: тогда как у последнего ядра сохраняются прекрасно, у первых они, попросту, лопаются, распадаются на не резко очерченные вакуоли или пузырьки, так что хромосомы оказываются лежащими вне ядра, „в светлых участках протоплазмы"... Мое убеждение сводится, таким образом, к тому, что автор имел перед глазами на своих препаратах сперматогониев настоящий артефакт в виде полуразрушенных ядер,—следствие крайне резкого воздействия реактива на весьма нежную ткань, находящуюся в напряженном состоянии клеток, к тому же несколько помятую препарированием.

Подобным же образом представляется мне возникшей и картина, многократно представляемая Wenrich'ем. И здесь мы не видим, без сомнения, интактных ядер: очертание их неправильно, каждое ядро как бы разбито на участки, проникающие иногда до самых границ клетки, т.-е. находящиеся за пределами нормальной ядерной полости, в протоплазме.

Я перехожу теперь к сходному явлению у растений, уже давно описанному, но, по моему убеждению, также еще не нашедшему себе правильного истолкования. Это явление получило от ботаников особое название, благодаря некоторому свойству ядер в клетках растительной ткани, соответствующей сперматогониальной у животных: в материнских клетках пыльцы. Спорогенная ткань в пыльниках находится также в состоянии сильного напряжения в конце периода роста, и ядра ее клеток некоторое время крайне чувствительны ко всякого рода инсультам. Это открывается, однако, особенно легко лишь в начале редукционного деления, тотчас вслед за началом синапсиса; весьма часто мы видим, что вещество ядра как бы выходит из ядерной полости, а в протоплазме появляются крупные глыбки или комки хроматина. Эти комки Digby (1909) назвала хроматиновыми тельцами (chromatin bodies), при чем приравняла их хромидиям R. Hertwig'a, рассматривая их как особого рода выделения ядра в протоплазму. Из исследования Digby, однако, вполне ясно, что ядра материнских клеток пыльцы подверглись сильным инсультам, конечно, при обработке материала, и почти разрушены. За исключением последних рисунков (15—19), изображающих поздние профазы первого редукционного деления (гетеротипного), все остальные рисунки представляют ядро совершенно неправильных очертаний, как бы лишенным оболочки, вдающимся лопастями различной формы в протоплазму. Автора статьи интересует главным образом явление выхождения хроматиновых телец из ядра в протоплазму и переход их из одной клетки в другую: „The „bodies“ pass from the nuclear space into the surrounding cytoplasm, penetrate the cell-wall, and enter the neighbour cell“ (p. 500). Тогда как эти тельца заме-

чаются во множестве в соответственных фазах развития пыльника, в материнских клетках зародышевого мешка их почти не бывает: „only a few inconspicuous chromatic bodies have been seen“ (p. 500). Заметим, насколько это совпадает с показаниями зоологов о различии в содержании гомологичных клеток в яичнике и семенниках. Напротив, весьма трудно идти вслед за попыткой автора в сравнении хроматиновых телец, найденных ею у Galtonia candicans, с хромидиями, обнаруживаемыми протистологами у различных Protozoa при процессе превращения „первичных“ ядер во „вторичные“,—явлении, до сих пор, на мой взгляд, недостаточно изученном. Автор полагает далее, что частицы хроматина, вышедши из ядра, или даже перешедши из одной клетки в другую, в более позднем состоянии материнских клеток пыльцы потребляются на питание и дальнейшие образовательные процессы, и в этом видит значение этих телец и сходство их с хромидиями. Нельзя не заметить, что заключение это не могло быть извлечено из прямого наблюдения, но сделано автором лишь на том основании, что она не видела этих телец в клетках, в которых ядро вступило уже в состояние спиремы: в протоплазме замечаются в этом состоянии лишь мелкие, сильно преломляющие свет зерна („refractive granules“). К сожалению, цитолог почти всегда приурочен к наблюдению неподвижной картины status quo; и в данном случае естественно было лишь заключить из нее, что хроматиновые тельца образуются только в течение стадии синапсиса, т.-е. перед спиремой, как это и представлено самим автором; каких-либо переходных ступеней от хроматиновых телец к упомянутым зернам автором решительно не дано. За одно с хроматиновым веществом, выделяемым в протоплазму, Digby рассматривает и те тельца, которые отделяются от ядрышка, которое оказывается как бы почкующимся. Для дальнейшего это имеет мало значения, и я коснусь этого явления только позже.

Подобно тому, как я это сделал по отношению к наблюдениям зоологов над появлением масс ядерного вещества в протоплазме, я не сомневаюсь отнести и те явления, которые наблюдала Digby у Galtonia, к артефактам, зави-

сящим с одной стороны от приемов фиксирования, с другой же—от особого состояния спорогенной ткани в период профаз редукционного гетеротипного деления. Отрезая очень молодую почку цветка, особенно же отрывая пыльники, или даже разрезая их на части, мы сразу нарушаем равновесие, которое несомненно поддерживается в органе, находящемся в связи с материнским телом. Несомненно, что быстро растущая спорогенная ткань сильно тургесцирует, и внутреннее напряжение ее клеток сдерживается извне стенками пыльника. Разрушая эти последние, мы даем простор внутренним тканям, клетки которых должны расшириться внезапно, и это влечет за собой внезапное же расширение ядер вплоть до того, что оболочка их лопается. В результате—те изменения, которые мы замечаем в виде перехода содержимого ядра в протоплазму и даже из клетки в клетку, что достаточно известно из описаний так называемого переползания ядер (см. Tischler, 21, p. 178 и далее).

К этим причинам следует добавить, конечно, и те инсульты, которые претерпевает весьма нежная ткань при действии реактива; легко представить себе последнее в виде нового толчка, только в обратном направлении, заставляющего расправившиеся клетки сократиться, плазмолизироваться. Таких условий не создается, когда фиксируются органы целиком, под защитою покровов, как бывает, напр., с семяпочками хотя бы вскрытой завязи. И в этих органах, как в яичнике in situ, таких явлений деформации клеточного содержимого не наблюдается. Я склонен, кроме того, думать, что состояние ядра, близкого к синапсису, является также особенно чувствительным к реактивам, т.-е. осмотически особенно неуравновешенным. Я, вместе с немалым числом цитологов, считаю так называемое „сокращение“ синаптического клубка именно за проявление этой чувствительности в высшей степени, результат которого мы вовсе не в состоянии предотвратить на наших препаратах: мы видим большею частью при этом весь хроматин ядра слившимся в одну почти гомогенную глыбку, занимающую лишь малую часть всей ядерной полости: судя беспристрастно, т.-е. не обольщаясь достоинством наших методов, мы видим явление со-

ной толщины. Имелись препараты из таких пыльников, у которых был отрезан только один конец; в таком случае хроматиновые тельца я находил поблизости от среза пыльника.

Позже, знакомясь на препаратах моего сына, М. Навашина, с деталями редукционного деления у сложноцветных, я открыл то же явление при тождественных условиях. Препараты были изготовлены из молодых корзиночек, лишенных обертки и разрезанных бритвою вертикально на четыре части. Хроматиновые тельца обнаружены были мной на этих препаратах лишь в тех цветках, которых коснулась бритва при описанном делении корзиночки для фиксирования, т.-е. — в цветках более или менее поврежденных, или только сдавленных. Нередко было весьма ясно, что условие появления хроматиновых телец есть именно травма: на поперечном сечении я находил эти тельца лишь в цветках ближайших к срезу; нередко же—только в пыльниках той части цветка, которой он обращен к срезу; иногда даже в отдельных гнездах одного пыльника, рядом с нормальными, при чем и в этом случае можно было думать, судя по положению этих гнезд, что они подверглись наибольшему инсульту от давления бритвой или от поранения.

На препаратах, изготовленных из молодых, цельных почек Galtonia, у которых была отрезана лишь часть цветоложа и удалены наружные листочки околоцветника, я не находил хроматиновых телец, хотя пыльники были вполне того же возраста, если судить по тому, что обычное синаптическое сокращение ядра уже наступило.

Еще с 1911 года я с успехом применяю в различного рода исследованиях при фиксировании крупных объектов смесь, отвечающую известной „Боннской жидкости“ различной концентрации, в которой осмиевая кислота заменена тем же объемом формалина, или 40%-ным раствором этого оффицинального препарата. Замечательно, что сходные услуги оказывает и Германновская жидкость, видоизмененная таким же образом. Отсутствие осмиевой кислоты и наличность формалина сказывается главным образом тем, что ядрышко, при достаточной дифференцировке, теряет спо-

собность краситься железо-гематоксилином. Благодаря этому, оно не мешает различать некоторые более мелкие детали соседних хромосом, а также выступают резко различия между продуктами его распада в известной стадии деления ядра и частями хромосом. Особенно интересны такие препараты из жидкости Германна с заменою осмиевой кисл. формолом; здесь нередко обесцвеченными являются и самые хромосомы в своей главной массе, но выступают в виде резко окрашенных зерен в хромосомах (поздние спиремы) влагалища хромосом, подобие хромиоль и ведущие тельца („Leitkörperchen" Метцнера), а также спутники (С. Навашин, 1916).

Хромацетформол, как можно было бы ради краткости назвать видоизмененную жидкость Флемминга, служил мне для фиксирования объектов, — как в ломтиках, так и цельных. Это может служить необходимым контролем моих заключений ниже: в объектах, фиксированных ломтиками, я находил хроматиновые тельца почти всегда, но никогда не замечал их в интактных пыльниках.

III. Наблюдения.

1. Galtonia candicans. Стадии редукционного деления у этого растения, характеризуемые как начало синапсиса, приурочены к особому состоянию выстилающих клеток, когда в последних только-что произошло деление ядра и наступила депрессия этого процесса: каждая клетка является в этом состоянии уже двуядерной; в одних клетках еще весьма явственны следы только-что протекшего митотического деления, прерванного в самый последний момент. Рисунок 1 табл. показывает четыре выстилающие клетки, из них в трех слева — по два ядра в виде более или менее явственных дочерних клубочков, тогда как в крайней клетке справа достигнуто почти покоящееся состояние ядра. Это обстоятельство позволит нам далее установить, конечно, более или менее приблизительно, какова стадия должна была бы быть в нормально делящейся клетке спорогенной ткани, в том случае, когда мы имеем дело с нарушенным ходом редукционного деления. Так, очевидно, что на рис. 2

табл., где изображены две материнские клетки пыльцы с хроматиновыми тельцами, выстилающие клетки несколько более зрелы, чем в случае, представленном на рис. 1; ядра выстилающих клеток находятся в состоянии покоя и уже в контакте друг с другом, т.-е. готовы слиться в одно тетраплоидное ядро (что обычно и наступает позже, как я успел неоднократно убедиться). Таким образом, можно считать, что в мат. кл. пыльцы, на рис. 2, если бы ход деления ядра не был нарушен, мы видели бы состояние ядер, которое отвечает несколько более поздней фазе, чем „глубокое синаптическое сокращение", представленное на рис. 1. Подобен рис. 2 рис. 3, где мы видим, судя по состоянию ядер выстилающих клеток, быть может, лишь несколько опередившую стадию рис. 2. Ядро мат. кл. пыльцы содержит здесь (рис. 3) местами утолщенные уже хромосомные нити.

Возвращаясь к рис. 1, я отмечу прежде всего то обстоятельство, которое поразило меня, когда я увидел подобную картину впервые: хроматиновые тельца находятся в обеих клетках в типичном для вида числе (гаплоидное число хромосом у Galtonia=8), притом каждое тельце слегка раздвоено. Картина могла отвечать восьми бивалентным хромосомам, так как и размеры их отвечают типичным для ядра Galtonia: хромосом *A*, *B*, *C*,—самым большим, *D*—средней, *e* и *x* (со спутником)—малым и *m m*,—самым малым (Cl. Müller, 12, С. Навашин, 12).

Такие теоретически точные видоизменения ядра я видел в избытке, всегда, как уже сказано, на препаратах из пыльников, подвергнувшихся механическим инсультам перед фиксированием; но мне встречались и менее ясные случаи, каковы изображенные на рис. 4, где, повидимому, отделялись глыбки от ядрышка, как это описывает Digby, а, быть может, в разрез попадали отчасти две соседние клетки, налегающие одна на другую, что констатировать, однако, было трудно.

Во всех случаях, как видно из рисунков 2, 4, можно было с полной уверенностью установить, что образование хроматиновых телец совпадает с нарушением целости ядра. Каждый раз мы видим, что оболочки ядра не существует,

что ядерный сок проник в массу протоплазмы, так что правильный округлый контур ядра исчез, и оно стало лопастным, или даже разбито на доли. Поучительно в этом отношении сравнение рис. 2, 4 с 1, 3, которые достаточно сами говорят за себя.

Отметим, наконец, как бы неполное выделение хроматиновых телец, каково в средней верхней клетке на рис. 4. Три хроматиновых тельца кажутся там как бы частями уже успевших сложиться и окрепнуть хромосомных нитей: эти части сжались в комок и приобрели способность краситься гематоксилином.

2. Leontodon hastilis. Этот вид сложноцветного имеет диплоидным числом хромосом 2 x=14, в отличие от ближайшего родича, Leontodon autumnalis, которому свойственно 2 x=12 (М. Навашин, 16). На рис. 5, б мы видим выстилающие клетки, в которых ядро в метафазе явственно показывает число 2 x=14. Это же число явствует и на рис. 7—9, на которых мы видим материнские клетки пыльцы в диакинезе (рис. 7) и метафазе (8, 9). Значительно более ранняя стадия деления материнской клетки пыльцы в пыльнике, в котором идет еще деление выстилающих клеток (рис. 5), представляет глубокое синаптическое сокращение: хроматиновый клубочек — совершенно гомогенное, округлое тельце, лежащее бок-о-бок с ядрышком. Ядро в этой м. кл. пыльцы с резким правильным контуром, овальной формы. Несколько более поздняя стадия на рис. 10 представляет полный контраст с этим: ядро раздробилось на лопасти, ядрышко вытеснено в протоплазму, а хроматин распался на 14 телец, т.-е. на типичное для вида число 2 x=14.

В отличие от Galtonia, мы видим здесь, что каждое хроматиновое тельце соответствует унивалентной хромосоме, что отвечает и простой форме этих телец. Выделение хроматиновых телец может быть и не полным, как это показывают рис. 11, 12: в лопастном светлом пространстве мы замечаем тельца — наполовину как бы нити, наполовину сильно сжатые, компактные, темно окрашенные комки. Это указывает на происхождение хроматиновых телец путем сокращения нитей.

3. Crepis praemorsa. Этому виду свойственно число хромосом 2 x=8, каковое мы видим на рис. 13, представляющем нормальный диакинез из четырех пар хромосом. Рис. 14 представляет поперечное сечение гнезда в пыльнике цветка близ самого края кусочка корзиночки, т.-е. подвергшегося механическому инсульту при фиксаже. О стадии развития можно судить по ядру, просвечивающему в глубине разреза (слева), в соседней клетке, в которой мы видим синаптический клубок и ядрышко. Мат. кл. пыльцы, лежавшая выше и представленная на первом плане, содержит как бы совсем расплывшееся ядро, так что протоплазма оттеснена к оболочке клетки, и в светлом пространстве разбросаны, однако, парами, восемь хроматиновых телец с остатками бледных нитей.

Неполное выпадение хроматиновых телец мы видим на случае, изображенном на рис. 15, где к тому же и ядро почти сохранило свои очертания. Рис. 16 представляет лопастное ядро с ядрышком и восемью хроматиновыми тельцами, каждое как бы в особой лопасти, что крайне напоминает картины в сперматогониях Leptophyes по Mohr'y.

4. Crepis virens. Весьма ясные картины выпадения хроматиновых телец я видел у этого вида на препаратах, фиксированных иначе, именно, сулемой с уксусной кислотой в алкогольном растворе. Как известно, у этого вида всего шесть хромосом, 2 x=6. Рис. 17 *a*, *b* представляет две мат. кл. пыльцы приблизительно в одной стадии ред. деления, в диакинезе; в *a* ядро сохранило лучше свои очертания, чем в *b*. Рис. 18 сделан с клетки из пыльника, находившегося в области поврежденных цветков. Единственная видимая на разрезе мат. кл. пыльцы обнаруживает совершенно расплывшееся ядро, в котором лежат хроматиновые тельца числом шесть и относительными размерами вполне отвечающие хромосомам рис. 17. Абсолютные размеры хроматиновых телец здесь явственно меньше размеров нормальных хромосом: впечатление таково, что тельца эти лишь зачатки, из которых предстояло развиться хромосомам путем последующего роста, т.-е. новообразования вещества хромосомы.

5. Brassica oleracea. Мне давно известно явление так наз. почкования ядрышка, которое нередко вело к предположениям об особом участии последнего в восстановлении ядра после состояния покоя. Strasburger весьма определенно указал на возникновение двух ядрышек, одного как бы мужского, другого женского, в ядре оплодотворенного яйца. Недавно моя ученица М. Гургенова имела случай наблюдать это не только в яйце, но и в триплоидном ядре зачатка эндосперма у Phelipaea ramosa. В последнем случае образуется три ядрышка последовательным почкованием одного крупного, появляющегося после растворения спермия, перед началом деления триплоидного ядра (статья М. Г. находится в печати). От такого почкования, конечно, резко отличается явление, наблюдавшееся Digby у Galtonia, ведущее к образованию сверхчисленных хроматиновых телец рядом с теми, которые, конечно, происходят из вещества будущих хромосом. Что это является также некоторым результатом ненормального состояния ядра, может быть, вероятно из картин, виденных мною многократно на препаратах корней капусты, зараженных амебами Plasmodiophorae Brassicae. Я привожу два рисунка с препарата из материала, фиксированного жидкостью Flemming'a, после окраски железо-гематоксилином. Мы видим на рис. 19, 20 ядро паренхимной клетки корешка, стесненного кучкой амеб. Крупное ядрышко выделяет на своей поверхности как бы капли, которые отрываются и расходятся по смятому ядру. В последнем невозможно открыть никаких следов хроматина, хотя бы в форме зернышек. На препаратах из материала, фиксированного хромацетформолом, само ядрышко бывает бесцветным, тогда как продукты этого ложного почкования, зернышки, тотчас по отделении их от ядрышка, красятся, как хроматиновые тельца, в черный цвет. Итак, не все, что красится ядерными красками можно считать за вещество хромосом.

IV. Обсуждение результатов.

Мы видели, таким образом, на ряде случаев в двух различных семействах, что в совершенно определенной фазе деления ядра материнских клеток пыльцы вещество буду-

щих хромосом выпадает в виде самостоятельных отдельностей, т.-е. в виде телец, не имеющих по форме ничего общего с хромосомами, но по относительным размерам и числу отвечающих составу диплоидного ядра данного вида.

По консистенции эти тельца вполне сходны с той массой, которую мы называем обычно синаптическим клубком; каждое хроматиновое тельце я готов назвать, поэтому, частным синаптическим клубочком, который в главной массе часто гомогенен (рис. 2, 4, 18), но нередко несет также и следы нитей, из которых он как бы возник (рис. 4, клетка вверху, 11, 14, 15). Таков же большею частью и общий синаптический клубочек, напр., представленный на рис. 1 и 5.

Я полагаю, поэтому, что происхождение общего клубка и частных клубочков вполне одинаково и зависит от сокращения хромосомного материала под влиянием нашего обращения с объектами, которые нам приходится насиловать механически и физико-химически. Но есть и некоторая разница в содержании общей массы ядерного вещества, когда образуется цельный клубочек, и долей этой массы, когда возникают клубочки частные. Общий, цельный клубочек мы, к сожалению, видим почти на каждом препарате из достаточно молодого пыльника, тогда как частные, хроматиновые тельца,—непременно в несколько более поздней стадии, как-раз вслед за глубоким синаптическим сокращением. Это частное сокращение совершенно несвойственно, кроме того, ни покоящимся ядрам спорогенной ткани, ни состоянию образования явственного клубка (спиремы), от букета до стрепсинемы включительно.

Я полагаю, как это уже высказано отчасти мною в введении к этой статье, что причина того и другого сокращения одна и та же: особенно неустойчивое, напряженное состояние клетки и ядра, обусловливающее крайнюю „чувствительность“ ко всякому инсульту и действию реактивов. Общего сокращения, однако, мы избежать почти не можем, что явствует из некоторых (очень немногих) заявлений авторов, повидимому, не находивших этого явления у исследованного растения. Таково заявление Guignard'a касательно Najas, впрочем, опровергаемое Чернояровым (24). Мне

самому не приходилось видеть плотного, гомогенного клубочка у Neottia, пыльники которой, вообще, фиксируются особенно легко и изящно. Итак, замечаемая разница состоит как бы в степени чувствительности к инсультам, каковая особенно высока у более молодой стадии.

Я полагаю, что мы придем к объяснению этого явления и еще иным путем, допустив, что на известной стадии, следующей непосредственно за стадией покоя, отдельные хромосомы еще не дифференцированы, и частицы хромосомного материала сближены настолько, что, будучи подвержена инсультам, при шоке, испытываемом ядром, вся масса сливается в безразличное целое—почти гомогенный клубок. Что мы имеем здесь дело с настоящим механическим воздействием, явствует, на мой взгляд, из того, что ядрышко обычно выдавливается из сокращенного клубочка, как это представлено, напр., на рис. 14, и что, конечно, видел каждый кариолог не раз.

Предшествующее синапсису состояние, отличаемое от состояния покоя по сетчатому строению ядра, также в некоторой степени чувствительно к нашим реактивам, и клетки в эту пору тоже сильно напряжены; но иногда даже значительное сокращение ядра в этом состоянии не ведет к выпадению ни хроматиновых телец, ни к видимому обособлению участков в типичном для вида числе, хотя бы в такой форме, которую представляет на своих рисунках Wenrich. Эти последние картины я никоим образом не решаюсь принять за отвечающие состоянию покоя ядра, а скорее—либо за поздние телофазы предыдущего деления, либо за те стадии, которые соответствуют моменту уже наступившей дифференцировки хромосомом, т.-е. прогрессировавшей профазе.

В этом последнем состоянии, когда мы видим будущие хромосомы как нити, ядро уже менее чувствительно к различным инсультам, и настоящих (сильно уплотнившихся) хроматиновых телец не образуется. Невозможно наблюдать и продукты распада хроматиновых телец, как это хочет видеть и изображает Digby, потому что настоящие хроматиновые тельца образуются в поврежденных клетках, как я представляю себе, моментально, путем быстрого сокраще-

ния зачаточных хромосом и, следовательно, дальнейшей истории иметь не могут. То, что наблюдала Digby, и что она называет блестящими тельцами („refractive bodies"), должно быть чем-то иным, напр., временными пластидами, которые, по наблюдениям Н. Вагнера (15), несколько раз появляются и исчезают в течение редукционного деления.

Все упомянутые факты и соображения приводят меня к убеждению, впрочем, навеянному теми идеями общего содержания, которые разделяются в настоящее время не малым числом морфологов; они касаются стародавнего спора о том, должны ли мы объяснять явления онтогенеза преформацией, или эпигенезом? Так как в отношении развития особи мы не будем в состоянии окончательно решить этот вопрос, пока не решен он в отношении клетки; иными словами, пока генетика не будет в своей основе „учением целлюлярным", каковы анатомия и физиология, мы будем оставаться постоянно лишь под влиянием основных принципов биологии, проистекающих из того или иного миропонимания; будем колебаться между такими крайностями, каковы именно учения о преформации и эпинегезе. При этом наши основные положения будут пребывать лишь постулатами, подобно тому, как это было в атомистической гипотезе, в которой мы, исходя из принципа вечности материи, принимали вечность и неразрушимость атома,—как ближайшее выражение этого принципа. Совершенно сходно с этим в биологии, в частности, в учении о клетке, мы принимаем положение о преемственности элементов последней, хотя это вовсе не согласуется с новейшими воззрениями на природу протоплазмы, понимаемой как сложная коллоидальная система, находящаяся в состоянии постоянных превращений. Эквационное деление клетки, конечно, является простейшей схемой наследственности; но это вовсе не должно вести нас к окончательному решению вопроса, каким образом в ряде поколений клетки-потомки сохраняют основные черты организации клетки прародительской, хотя бы состав ядра, специфичный для данного вида.

Строго говоря, ведь, даже ядро—не вполне самовозобновляющийся орган клетки. Как-раз в критической стадии

деления оно теряет оболочку, и к механизму последующей стадии прибавляются волокна веретена. Позже оболочка возобновляется, а веретено пропадает; следовательно, то и другое—образования преходящие; и доказать противное мы не были в состоянии, несмотря на многочисленные попытки. То же касается и ядрышка, и, надо думать, в большом числе случаев, центросом. Таким образом, ядро временно принадлежит протоплазме, находится тогда под ее влиянием и частью возобновляется при ее помощи, получая по окончании деления оболочку извне.

Ряд косвенных доводов до сих пор поддерживает наше убеждение в полной преемственности лишь основных элементов клеточного ядра, хромосом. Недостаточность этих доводов, однако, чувствуется в тех попытках, которые повторяются с целью дать визуальные доказательства того, что и в состоянии покоя в ядре сохраняются самостоятельные отдельности, как бы зачатки хромосом. Хромосом в этом состоянии мы не различаем как таковых, но все же „они существуют“: вот, в самом деле, что берется утверждать современное учение о делении ядра, и что косвенно поддерживает генетика. Трудно представить себе, почему это положение, кроме, разве лишь, своей доступности нашему воображению, кажется более естественным, или простым, чем заключение: мы не видим и зачатков хромосом, потому что их нет; но „вскоре они образуются“.

Если следовать метафорам известной гипотезы Фика, дополняя ее еще теми представлениями о структуре хромосом, которые вытекают из построений Моргана и его школы, то пришлось бы сказать: 1) гипотеза индивидуальности и преемственности хромосом требует, чтобы мы вообразили себе многочисленную и сложно организованную армию, обходящуюся без нестроевых частей, учреждений и чинов и находящуюся в состоянии вечно длящегося порядка, подобного параду, или боевому расположению; 2) гипотеза же возникновения хромосом перед каждым делением ядра de novo, напротив, рисует нашему воображению армию временно распускаемой, комплектуемой и мобилизуемой силами необходимых нестроевых частей и единиц.

Мои симпатии лежат всецело на стороне второй гипотезы, очевидно, меньше насилующей воображение и логику, потому что эта гипотеза вовлекает в общую динамику системы, т.-е. клетки в целом, в качестве нестроевых сил нашей метафоры, клеточную протоплазму и, таким образом, отстраняет тот в некотором роде дуализм, в духе которого мы, к сожалению, пока принуждены давать элементарное понятие о клетке начинающим натуралистам.

Только-что высказанное пусть служит объяснением тому, что я считаю достойным внимания и изложения, факты— образование хроматиновых телец — на первый взгляд ничтожные и случайные. Я воспользовался ими для того, чтобы прибавить к сложившемуся у меня логическому построению хотя крупицу из области визуальных данных, косвенно определяющих момент, когда хромосомы появляются в ядре в виде обособленных, специфично дифференцированных тел.

Таким моментом я считаю то состояние кариоплазмы, которое следует за фазой, характеризуемой возможностью сокращения ее в плотный, на препаратах обычно почти гомогенный комок, с ядрышком внутри. Эту фазу я считаю предшествующей обособлению хромосом. Вероятно, в это время хромосомный материал уже принял форму нитей; но последние еще не подразделены на хромосомы; поэтому, всякое насилие влечет за собой сокращение и спадение его в более или менее гомогенную массу. В более раннем состоянии, когда ядро является еще сетчатым (состояние покоя), может быть, механические условия препятствуют его сокращению под влиянием реактивов, как целостного остова, также еще не подразделенного на хромосомные участки и потому более стойкого.

Вслед за этим наступает момент подразделения нитчатого остова ядра, по числу будущих хромосом, на участки, которые все же не окрепли и не сформировались настолько, чтобы мы могли их различать явственно на хорошо сохраненном материале. Когда же материалу причинено то или иное повреждение, то эти участки сокращаются на тот же манер, как весь нитчатый остов раньше, т.-е. выпадают в виде комочков, частных клубочков, как я называл выше,

которые мы и наблюдаем в виде так наз. хроматиновых телец. Это состояние ядерного вещества кратковременно и сменяется последующим, когда хромосомы укорачиваются и становятся крепче и более стойкими в отношении влияний нашей обработки.

Не безъинтересно, по-моему, то отличие, которое мы видели в образовании хроматиновых телец у Galtonia—с одной стороны и ряда сложноцветных—с другой. У Galtonia хроматиновые тельца явственно двойные, сходствуя в этом с хромосомами ана-и телофаз первого (гетеротипного) редукционного деления. Здесь каждая хромосома уже расщеплена вдоль пополам, но половинки еще плотно сложены. Таких парочек, само собою разумеется, в анафазах всего восемь (у Galtonia x = 8), а их половинки суть ничто иное как идентичные дочерние хромосомы только-что разлучившихся материнских и отцовских хромосом.

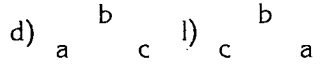
Едва ли это может быть так в профазе гетеротипного деления у той же Galtonia, где мы, по всей вероятности, имеем дело с настоящими бивалентными хромосомами, т.-е. конъюгантами или парами материнской и отцовской хромосом. Если так, то у Galtonia придется принять, что спаривание гомологичных хромосом происходит необычайно рано, именно, много ранее, чем это замечается у сложноцветных, где хроматиновые тельца, хотя более или менее попарно сближены, но не сцеплены друг с другом в двойные комочки.

Я хочу воспользоваться этим случаем, чтобы высказаться по поводу того представления, на котором настаивал Страсбургер, и которое демонстрировано в работе Cl. Müller'a (12), гласившей, что гомологичные хромосомы непременно лежат попарно, даже в ядрах клеток меристемы корешка. Последнее я опровергал в статье своей (12) о делении ядра у Galtonia же; но позже, имея много случаев наблюдать соматическое деление не только в корешках, но и других частях того же растения, я пришел к убеждению, что парное расположение хромосом, в более или менее точном порядке, встречается чаще и чаще, по мере того, как мы подвигаемся от первичной меристемы к зонам вто-

ричного образования органов, особенно цветочных. Я представляю себе, таким образом, отношения между гомологичными хромосомами не первично налаженными, как полагал возможным Страсбургер, но постепенно входящими в силу, за длинный период нарождения поколений, быть может, особенно при дифференциальных делениях клеток, неизбежных при формировании органов.

Расположение хромосом в экваториальной пластинке ядра в первом, гетеротипном делении, представляет фигуру неизбежно асимметричную, потому что все хромосомы (бивалентные) существенно различны; поэтому, получающиеся по расхождении хромосом дочерние пластинки представляют также асимметричные фигуры, притом зеркально-подобные и, следовательно, в некотором смысле различимые: возможно, даже отличные динамически, наподобие правого и левого видоизменения молекул органических соединений, т.-е. стереоизомеров. В диплоидном ядре хромосомы попарно идентичны, и, поэтому, вообще, условия для образования такой асимметричной фигуры крайне редки; но могут быть осуществлены тогда, когда гомологичные хромосомы лежат парами: при делении такой пластинки получатся также две зеркально-подобные дочерние пластинки. При уменьшении числа хромосом вдвое путем гетеротипного деления происходит, в сущности, как бы превращение многоугольной фигуры с 2x углами (попарно равными) в фигуру с x углами (неодинаковыми), т.-е. акт, подобный превращению неправильного полиэдра в соответственный гемиэдр.

Процесс редукционного деления можно, поэтому, уподобить гемиэдрии, как воображаемому процессу, а производные гаплоидные ядра, соответственно, правому и левому видоизменениям основного типа. Если, например, типу свойственно x = 3, то эти видоизменения могут быть представлены схемой:



в которых в d порядок расположения хромосом отвечает движению часовой стрелки, т.-е. правый, а в l—обратен этому движению, т.-е. левый. Подробно я излагаю эти соображения в статье, готовой к печати.

Как бы то ни было, образование хроматиновых телец представляется новым, хотя и косвенным, доводом в пользу того, что хромосомы залагаются после перехода от состояния покоя к процессу обособления, хотя и очень рано, но заново, т.-е. не из сохраняющихся в покоящемся ядре

особых участков или зачатков. Положительные доводы в пользу последнего представления, по моему убеждению, совершенно отсутствуют в зоологической и ботанической литературе. Это зависит, как мне кажется, от недостаточного познания нашего тех отношений, которые составляют основу образовательной деятельности протоплазмы. До сих пор, ведь, мы не имеем полной уверенности касательно того, как возникают такие постоянные элементы растительной клетки, каковы пластиды и хондриосомы. Едва ли затруднения на пути к решению этого вопроса не состоят в том, что за пределами различаемого нами под микроскопом существует целая область явлений, деятельными элементами которых должны быть тела ультрамикроскопического порядка (ср. речь E. B. Wilson'a, 22). Тем не менее, на долю современного цитолога остается еще обширное поле исследовательской работы, равно как и средства, хотя бы косвенным способом, судить об отношениях и условиях формообразовательных процессов как внутри ядра, так и в протоплазме.

Лаборатория Отд. Экспериментальной
Эволюции Института им. Тимирязева,
Москва.

Перечень цитированных статей.

1. Digby, L. 1909. Observations on „chromatin bodies" and their relation to the nucleolus in Galtonia candicans.—Ann. of Bot. vol. 23, p. 491—502.
2. Wenrich, D. H. 1916. The spermatogenesis of Phrynotettix magnus with special reference to synapsis and the individuality of the chromosomes. — Bull. Univ. Comp. Zool. Harvard Coll. Vol. 60, p.p. 55—136.
3. Mohr, Otto L. 1917. Sind die Heterochromosomen wahre Chromosomen?—Arch. f. Zellforschung. B. XIX, p. 164.
4. Tischler, G. 1921. Allgemeine Pflanzenkaryologie.
5. Навашин, С. 1916. О некоторых признаках внутренней организации хромосом.—Сборник, посвященный К. А. Тимирязеву. Москва.
6. Metzner, K. 1894. Beiträge zur Granulalehre. Kern und Kernteilung.—Arch. f. Anat. u. Physiologie.
7. Müller, Cl. 1912. Kernstudien an Pflanzen, I u. II. — Arch. f. Zellforschung. B. 8, p.p. 1—51.
8. Навашин, С. 1912. О ядерном диморфизме в соматических клетках у Galtonia candicans. — Бюлл. Имп. Акад. Н., том 22, № 4.
9. Навашин, М. 1916. Случай ядерной асимметрии у сложноцветных.—Журн. Р. Бот. О-ва, том I. № 3—4.
10. Wilson, E. B. 1922. The Physical Basis of Life.—Yale Un. Press. New. Haven—New-York.

Объяснение рисунков.

Рис. 1—4. Galtonia candicans.

Рис. 1. Две материнские клетки пыльцы, одна с полным, другая с несовершенным синапсисом; в выстилающих клетках по два ядра, большей частью со спиремой.

Рис. 2. Две материн. клетки пыльцы с расплывшимся ядром и выделившимися хроматиновыми тельцами, в каждой по восьми.

Рис. 3. Более поздняя стадия; оболочка ядра сохранилась; хроматиновые нити лишь местами утолщены.

Рис. 4. Четыре матер. клетки пыльцы, все более или менее разрушены; в двух—хроматиновые тельца.

Рис. 5—12. Leontodon hastilis.

Рис. 5. Три выстилающие клетки и одна матер. клетка пыльцы; в первых идет деление ядра (число хромосом 2-х=14), в последней—полный синапсис.

Рис. 6. Выстилающая клетка, метафаза (14 хромосом).

Рис. 7. Диакинез в матер. клетке пыльцы: семь пар хромосом.

Рис. 8 и 9. Метафаза гетеротипного редукц. деления: семь пар хромосом.

Рис. 10. Матер. клетка пыльцы, окруженная выстилающими клетками; ядро разрушено, четырнадцать хроматиновых телец.

Рис. 11 и 12. Неполное образование хроматиновых телец,

Рис. 13—16. Crepis praemorsa.

Рис. 13. Диакинез в матер. клетке пыльцы: четыре пары хромосом.

Рис. 14. В матер. клетке пыльцы ядро разрушено; восемь хроматиновых телец.

Рис. 15 и 16. Две степени неполного образования хроматиновых телец и разрушения ядра матер. клетки пыльцы.

Рис. 17 и 18. Crepis virens.

Рис. 17 *a* и *b*. Две матер. клетки пыльцы: диакинез, три пары хромосом.

Рис. 18. Одна матер. клетка пыльцы, окруженная выстилающими клетками; ядро разрушено; три пары хроматиновых телец.

Рис. 19 и 20. Изменение ядра в клетках корня капусты под влиянием амёб Plasmodiophorae Brassicae.

Все рисунки сделаны с камерою Аббе, объективом апохромат 2 mm. и комп. окуляром 6.