

190218

Кр.

ГОСУДАРСТВЕННЫЙ
ТИМИРЯЗЕВСКИЙ
НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ
ИНСТИТУТ

Отделение экспериментальной эволюции

Проф. Л. Н. Делоне

Левитский, Г. А.

Хондриозомы при гоногенезе
у *Equisetum palustre* L.



„СЕВЕРНЫЙ ПЕЧАТНИК“

Вологда, 1925

ТРУДЫ ГОСУДАРСТВЕННОГО ТИМИРЯЗЕВСКОГО НАУЧНО-
ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКОГО ИНСТИТУТА

изучения и пропаганды естественно-научных основ диалектического
материализма

СЕРИЯ I

Выпуск № 2

Под редакцией С. Г. Навашина

Г. А. Левитский

Хондриозомы при гоногенезе
у *Equisetum palustre* L.



„СЕВЕРНЫЙ ПЕЧАТНИК“
ВОЛОГДА, 1925

Типо-литография Акц. О-ва „Северный Печатник“.
Гублит № 824 (Вологда). Тираж 1000 экз.

Хондриозомы при гоногенезе ¹⁾ у *Equisetum palustre* L.

В 1921 году, после ряда предварительных сообщений, вышла работа L. Emburger: «Recherches sur l'origine et l'évolution des plastides chez les Ptéridophytes». В этой работе автор дает описание и приводит картины некоторых стадий спорообразования, которые он исследовал митохондриальными методами у некоторых Filicineae, а также у *Equisetum*. Во всех случаях он перескакивает, однако, от молодых материнских клеток спор прямо к зачаткам спор. Таким образом, все стадии митотических делений оказываются пропущенными. Это тем более достойно сожаления, что как-раз в этих стадиях, как мы это увидим ниже, происходят особенно важные и характерные изменения хондриома. Эти изменения представляют полную аналогию с процессами, имеющими место в соответствующих стадиях сперматогенеза различных животных, а, с другой стороны, дают некоторый материал для столь оживленно обсуждаемого теперь вопроса о соотношении между пластидами и хондриозомами.

Из всех фиксирующих веществ (включая сюда и жидкость Regaud) ²⁾ наилучшие результаты я получил с применяемой мною еще с 1910 года смесью 10% формалина (9 частей) и 1% хромовой кислоты (1 часть). Объекты оставались в этой жидкости 2—3 дня, а затем переносились на 7 дней в смесь 1% хромовой (15 частей) и 2% осмиевой (4 части) кислот. Дальнейшая обработка, равно как и применявшаяся мною окраска

¹⁾ Термин «гоногенез» употребляется здесь применительно к уже вошедшей в употребление терминологии Lohs. Всякого рода клетки, происходящие в результате двух митотических делений, независимо от их морфологического значения, он называет «гонами». Приводимое здесь новое обозначение было предложено мною впервые в моей книге «Материальные основы наследственности».

²⁾ Ср. Emburger, l. c., стр. 50.

железным гематоксилином были обычны. Толщина срезов была приблизительно 2 μ . Для деталей иногда требовались срезы еще более тонкие.

Хондриом покоящихся, равно как и делящихся клеток кроющего слоя (Tarpeten) и археспория, представляется, главным образом, в виде хондриоконтов (рис. 1). Эта форма хондриозом характеризует, как известно, вообще эмбриональные ткани как растений, так и животных. В нашем случае хондриоконты образуют часто характерные петли и кольца и распределяются без особенного порядка вокруг фигуры деления.

Первые изменения, которые постигают только-что описанный хондриом, появляются лишь в ранних профазе гетеротипического деления и состоят, как это приводит и Embeger, в фрагментации хондриоконтов на отдельные зерна, т. е. на митохондрии. Начальная стадия такого распада представлена на рис. 2: некоторые хондриозомы удерживают здесь еще свою первоначальную нитевидную форму и равномерную окраску; другие—уже легко обесцвечиваются, за исключением отдельных расположенных на их протяжении зернышек; от третьих, наконец, остались лишь совсем изолированные зернышки и коротенькие палочки. В результате таких изменений в дальнейшем весь хондриом распадается на подобные мелкие элементы; между ними выделяются отдельные, более крупные, похожие на пластиды образования (рис. 3). В следующей стадии картина резко меняется: во время метафазы (рис. 4) и анафазы (рис. 5) хондриозомы скучиваются вокруг фигуры деления в виде плотного, неправильно продырявленного чехла. Составляющие его митохондрии заключены, повидимому, в более плотную, ограниченную от окружающей плазмы строму и расположены между маленькими пронизывающими эту строму ячейками. Хоть точное изображение этого «митохондриального тела» едва ли возможно, вследствие чего поневоле приходится прибегать к некоторому схематизированию, что в особенности относится к рис. 5, представляющему анафазу гетеротипного деления с виднеющимися сквозь отверстия в митохондриальном чехле бледно окрашенными хромосомами.

Между первым и вторым митотическими делениями ядра вступают в покоящееся состояние (рис. 6). Хондриом теряет

свой прежний характер — резко обособленного тела со своеобразной внутренней структурой — и распадается снова на отдельные, рассеянные элементы. Последние превращаются при этом в несколько разросшиеся короткие палочки и постепенно перемещаются с периферии бывшей фигуры деления на ее экватор. Тут они опять скучиваются все более и более тесно и снова образуют, таким образом, резко отграниченное тело в виде плотной, слегка изогнутой, толстой пластинки (рис. 7). Остальная плазма почти что лишена каких-либо включений и разделяется на два резко обособленные слоя: окружающую находящиеся в профазе ядра гомогенную (при митохондриальной фиксации) «киноплазму» и резко вакуолизированную «трофоплазму». Тот же характер удерживает протоплазма и во время метафазы второго деления (рис. 8). Структурные элементы митохондриального тела удерживают вначале свою прежнюю форму — коротеньких палочек (рис. 6); далее, однако, они превращаются в маленькие пузырьки (рис. 8).

В следующей стадии — четырех только-что образовавшихся телофатических ядер — между каждыми двумя сестринскими ядрами образуются клеточные пластинки (рис. 9). Митохондриальное тело разрыхляется, и его сильно увеличившиеся пузырьковидные элементы явственно начинают разъединяться. Вскоре за тем (рис. 10) связь между ними порывается, и они оказываются снова свободно рассеянными на месте прежней митохондриальной пластинки. При выполнении рис. 10 я дал себе труд изобразить со всей возможной точностью все оформленные образования соответствующего места препарата. Как видно из этого сильно увеличенного рисунка, элементы хондриома представляют здесь в значительной части типичные начальные стадии образования пластид — с одним или несколькими крахмальными зернами внутри, — которые были подкрашены здесь конго-коринтом. Провести какую-либо границу между несомненными пластидами и более крупными митохондриями можно было бы лишь совершенно искусственно. Образующиеся в этой стадии перегородки оказываются двоякого происхождения: расположенные между каждыми двумя сестринскими ядрами происходят из клеточных пластинок фрагмопластов (рис. 9 и 10 внизу); те же, которые разъединяют пары сестринских ядер друг от друга,

закладываются весьма своеобразно—внутри прежней митохондриальной пластинки, т. е. внутри скопления хондриозом и пластид стадии рис. 10, без всякого участия фрагмопласта, вероятно, при содействии энергично в это время образующих крахмал пластид, или хондриозом.

На рис. 11 изображена только-что обособившаяся, еще лишенная оболочки «специальная материнская клетка споры». Распределение хондриома преимущественно на стороне прежнего места соединения дочерних клеток еще сохранилось. Пластиды отделяются здесь уже несколько более явно от митохондрий. С образованием клеточной оболочки (рис. 12) пластиды еще более выполняются крахмалом, но, при крайних различиях в их размерах, они и здесь не могут быть вполне резко отграничены от митохондрий, в виду наличности переходных образований.

С точки зрения истории науки представляется весьма поучительным, что только-что описанные своеобразные превращения хондриом при гоногенезе у *Equisetum* уже давно и неоднократно были наблюдаемы, описаны и изображены в их существенных чертах крупнейшими представителями ботаники и затем... настолько основательно забыты, что в специальной работе 1922 года, произведенной со всей усовершенствованной аппаратурой современной техники, занимающейся, между прочим, и судьбой хондриома при гоногенезе у хвоща, они обходятся молчанием. А, между тем, иные картины некоторых стадий находятся в столь известном учебнике, как «Lehrbuch der Botanik» Сакса. Первые относящиеся сюда данные, касающиеся хвоща, приводятся еще в 1851 году W. Hofmeister'ом в его знаменитых «Vergleichende Untersuchungen». Наиболее отчетливо было им описано и изображено образование нашей «митохондриальной пластинки» между двумя дочерними ядрами материнской клетки спор *Equisetum limosum* (стр. 98, табл. XX, рис. 5—10)¹⁾. Со схематической резкостью та же

¹⁾ „Im Aequator der Zelle, zwischen diesen beiden Zellkernen, bildet sich nahe der Zellwand ein Ring oder eine Platte von Protoplasma-Körnchen“ (стр. 98). В своей книге „Die Lehre von der Pflanzenzelle“ Гофмейстер говорит касательно хвоща то о „plattenförmige Anhäufungen“ (стр. 84), то о „Körnergürtel, ein Ring von Körnchen“ (стр. 85).

пластинка была изображена, на основании самостоятельного исследования, для того же вида Sachs'ом в его «Lehrbuch der Botanik» (1 изд., стр. 14, рис. 10). Здесь же им отмечается и то существенное обстоятельство, что эта пластинка образуется из скопления «зеленовато-желтоватых зернышек», т. е., иначе говоря, из мелких хлоропластов. Там же им приводятся и скопления подобных же зерен на внутренней стороне еще соединенных в четверку молодых зачатков спор (рис. 10 f—h)—соответственно нашему рис. 10. «Митохондриальный чехол» вокруг фигуры гетеротипного деления мы также находим в старой литературе, а именно у Чистякова (Tschistjakoff, табл. VII, рис. 11) для *E. limosum*¹⁾. Там же изображена снова, описанная уже ранее Гофмейстером и Саксом «зернистая пластинка». Описания наблюдений у Чистякова, как известно, весьма запутанны, однако приводимые им рисунки говорят сами за себя.

Все приводимые здесь цитологические данные старых авторов были получены ими посредством исследования самыми простыми методами живых объектов. Прижизненное наблюдение материнских клеток спор, изолированных путем расщипывания срезов через спороносные колоски, не представляет также и у *E. palustre* никаких трудностей. Консервированные спороносные колоски того же вида могут быть рекомендованы, как очень доступный и весьма подходящий для демонстраций школьный материал.

В более близкое к нам, уже «микротомное» время, гоногезу *Equisetum* посвящены две работы: Osterhout'a (1896) и Beer'a (1913). Первый автор поставил себе задачей исследование ахроматинового аппарата деления, а второй—процесса редукции хромозом. В обоих случаях применялась обычная для подобных целей Флемминговская жидкость и его же «трехцветная» окраска (Beer употреблял также еще и железный гематоксилин). В результате—от всех описанных нами митохондриальных структур оставались чуть заметные следы. В тексте об

¹⁾ Эта работа воспроизведена частично на русском языке в книге «Русские классики морфологии растений» («Классики естествознания», книга 12, 1923 г.), равно как и интересующие нас рисунки (табл. II, рис. 4 и 6).

этом не упоминается ни слова, и лишь на рисунках можно «открыть» в окружности гетеротипической фигуры деления более темно окрашенный слой плазмы, который соответствует нашему «хондриозомному чехлу». Этот слой у исследованного Остергаутом *E. limosum* выделяется от остальной плазмы своим резко выраженным альвеолярным строением; у *E. arvense* Веер изображает его лишь в виде несколько более темного ореола вокруг фигуры деления. Все остальные формы хондриома, в том числе и так резко выделяющаяся на наших препаратах «митохондриальная пластинка», на рисунках обоих авторов отсутствуют совершенно: все эти образования исчезли под влиянием «разрушающей хондриозомы» фиксирующей жидкости.

Что касается других папоротникообразных, то вполне определенные и совершенно соответствующие нашим наблюдениям над *E. palustre* данные мы находим в работе J a m a n o u c h i: «Sporogenesis in Nephrodium» (1908). Для этого папоротника автором изображается как-раз наша «митохондриальная пластинка», как своеобразная «granular zone, dividing the spore mother cell». Эта пластинка «образуется» на периферии экваториальной плоскости делящейся клетки и затем, проникая наподобие замыкающей диафрагмы внутрь фрагмопласта, распространяется по всему поперечнику клетки. Эта «granular zone» остается— в виде резко очерченной темно-окрашенной толстой пластинки— и дальше, во время второго митотического деления; внутри этой пластинки—так же, как и у хвоща—закладывается перегородка, лишь с тем различием, что «зернистая зона» сохраняет во время этого процесса свои резкие очертания. Между внучатыми ядрами возникает—невыясненным способом—такая же образующая перегородку «зернистая зона». «Митохондриального чехла» на рисунках автора обнаружить не удается.

Что касается третьего класса папоротникообразных, именно *Lycorodineae*, то в старой литературе мы находим в интересующем нас отношении весьма скудные и отрывочные данные. Так, «plasma, densement granulé (Tchistjakoff, l. c., стр. 270; табл. XI, рис. 11), которая окружает фигуру деления внутри материнской клетки спор («sphère striée») *Lycorodium alpinum*, быть может, соответствует нашему «митохондриальному чехлу»; подобным же образом «зернистая пластинка между

ядрами» в материнской клетке спор *Psilotum triquetrum* (Hofmeister, 1867. стр. 82, рис. 16g) имеет некоторое сходство с нашей «митохондриальной пластинкой». У *Isoetes*, исследованном в 1900 году Fitting'ом, в плазме молодой материнской клетки спор не обнаружено было никаких форменных образований; далее, однако, «treten in ihrem Plasma zahlreiche kleine Stärkekörner auf, die den Kern zu $\frac{3}{4}$ mantelartig umhüllen» (стр. 120 и табл. V, рис. 8 и 9). «Solch ein aus zahlreichen kleinen Stärkekörnern und grobkörnigem Plasma bestehender dunkler Klumpen... streckt sich... parallel zur Längsachse der Zelle in die Länge und teilt sich durch Einschnürung in zwei Teile» (стр. 122). Эти последние снова вытягиваются «in zwei aufeinander senkrecht stehende Ebenen und Richtungen in die Länge» (Табл. V, рис. 11). «Der Erfolg dieser Umlagerungen ist, dass nun in der Mutterzelle vier solche Inhaltmassen in tetraedrischen Anordnung und in merklichen Abständen von einander an der Peripherie des Plasmakörpers vorhanden sind» (стр. 123 и табл. V, рис. 15).

Описанные Фиттингом процессы напоминают в некоторых чертах обнаруженное нами у хвоща образование из распыленного хондриома оформленного тела, окружающего в виде чехла первую фигуру деления в материнской клетке спор; у *Isoetes* подобное содержащее крахмал тело появляется лишь значительно ранее—еще вокруг покоящегося ядра материнской клетки макроспор. Следующий затем процесс двукратного деления этого тела уклоняется уже существенно от того, что мы видели у *Equisetum*. Сапегин толкует описанный Фиттингом «aus zahlreichen kleinen Stärkekörnern und grobkörnigem Plasma bestehenden dunklen Klumpen» просто как своеобразную пластиду. Возникновение ее и дальнейшие изменения совершенно, по его мнению, сравнимы с тем, что он приводит для *Lycorodium* и в особенности для листовых мхов. У *Lycorodium* он изображает в клетках археспория по одной необычно растянутой пластиде, окружающей ядро в виде раковины. Каждая такая пластиды еще в профазе делится на два расположенные по двум сторонам ядра диска. Дальнейших стадий автор не видел. Описанные выше своеобразные пластиды клеток археспория происходят, по Сапегину, непосредственно из обыкновенных пластид меристемы спорангия, число которых в результатах после-

довательных делений низводится до одной на клетку. У *Selaginella* и меристематические клетки содержат всего по одной пластиде.

Из всего изложенного, во всяком случае, видно, что процессы, происходящие в цитоплазме во время гоногенеза, обнаруживают в различных группах Архегопиат не малые различия. Удастся ли здесь установить какие-либо общие соответствия или гомологии между крайними случаями, т.-е., напр., между хвощем и листовным мхом, это покажут лишь дальнейшие исследования. Во всяком случае, эти последние должны быть безусловно произведены с безупречной митохондриальной методикой и проведены через все стадии гоногенеза. При наблюдении *in vivo* или при применении несоответствующих фиксирующих веществ всегда имеется опасность получить искусственно упрощенную картину развития и тем самым лишиться себя возможности открытия некоторых существенных его моментов.

Судя по литературным данным, явления, описанные выше у хвоща, имеют весьма широкое распространение и при образовании пыльцы.

У *Pinus* они были описаны и изображены Hofmeister'ом еще в 1848 году. «Die zahlreichen Amylum Körnchen des Zellsaftes», так пишет он, «häufen sich, nach Entstehung der 2 secundären Kerne, als ringförmiger Gürtel im Aequator der Zelle an. Bald zerfällt dieser Gürtel in zwei einander parallele, die Sondernung des Primordialschlauchs in zwei Hälften scheint mir hierdurch angedeutet. Diese Zustände finden sich so oft, dass ich nicht daran zweifle, dass sie von allen Mutterzellen durchlaufen werden müssen» (стр. 671, табл. VI, рис. 22—25). В книге «Die Lehre von der Pflanzenzelle» (1867) тот же автор приводит целую сводку об образовании подобных «Körnerplatten» во время деления внутри материнских клеток спор и пыльцевых зерен (стр. 84 — 85). В новейшее время Suessenhut описывает в материнских клетках пыльцы пальмы *Chamaedorea Karvinkiana* «sehr zahlreiche dunkelgefärbte Körner, die in einem Ring angeordnet den Aequator der ehemals vorhandenen, heterotypischen Kerntonne umgeben» (стр. 327). Приведенное им изображение соответствует нашему рисунку 8. Несомненные следы хондриозомных скоп-

лений можно встретить вообще там и сям на рисунках редукционного деления в материнских клетках пыльцы¹⁾. Опубликованные до сего времени немногие исследования об изменениях хондриома при митотических делениях в материнских клетках пыльцы обнаруживают значительные различия в этом отношении. Возможно, что они окажутся характерными для отдельных систематических групп. У *Veratrum* (Вагнер) и *Lilium* (Guillemont) никаких скоплений хондриозом не образуется, они остаются в течение всего развития материнских клеток пыльцы рассеянными в плазме. У исследованной мною спаржи (*Asparagus*) замечается уже некоторая тенденция хондриозом располагаться вокруг фигуры гетеротипического деления, параллельно ее оси.

Наконец, у *Helleborus* (Nicolosi-Roncati) в той же стадии оказывается уже «una zona di sostanza densamente granulata che costituisce come un mantello (mantello mitocondriale del Meves e del Giglio-Tos) attorno alla figura cariocinetica» (стр. 115, рис. 3)²⁾. В следующей описанной автором стадии хондриозомы расположены между двумя только-что образовавшимися ядрами в виде рыхлого скопления толстых четковидных нитей (рис. 4). Это скопление, обозначаемое автором как «placca mitocondriale», далеко не так резко отграничено от окружающей плазмы, как наша «митохондриальная пластинка» у хвоща (рис. 7). В течение второго деления описанные выше «хондриомиты» распадаются на отдельные зерна и рассеиваются между четырьмя образовавшимися ядрами, в особенности на местах заложения будущих перегородок (рис. 5 и 6).

В последнее время подобные же перемещения хондриома описаны уже более детально при микрогоногенезе³⁾ у *Lagix*

¹⁾ Так, напр., у *Podophyllum* и *Helleborus* (Mottier, 1897), *Heimerocallis* (Juel, 1897), *Cobaea* (Lawson, 1898), *Lavatera* (Вухбее, 1900), *Oenothera* (Davis, 1911), *Staphylea* (Mottier, 1913), *Solanum* (Winkler, 1916), *Lactuca* (Gates and Rees, 1921), *Gossypium* (Denham, 1924). Работы Вухбее и Lawson известны мне лишь по данным Devisé (стр. 279).

²⁾ Аналогичные данные приводятся тем же автором еще для *Kniphofia* (1913) (ср. Devisé, стр. 280; самой работы мне видеть не удалось).

³⁾ Так обозначается мною гоногенез в мужском поле.

(Devisé). Хондриозомы, сохраняющие здесь на всех стадиях форму хондриоконтов, образуют густые скопления вокруг ядер материнских клеток пыльцы еще в стадиях ранних профаз. Образовавшийся таким образом «*manchon chondriocentral*» остается в том же виде и вокруг фигуры гетеротипического деления.

Во время телофазы хондриоконты рассеиваются по всей плазме и затем снова густо окружают два только-что образовавшиеся ядра. Дальнейшие изменения хондриома идут совершенно так же, как и при первом делении.

Только-что приведенные процессы отличаются от того, что мы видали у *Equisetum*, в следующих отношениях: 1) хондриозомы остаются все время в форме хондриоконтов; 2) отграничение «хондриоконтного чехла» от окружающей плазмы весьма не резко; 3) хондриозомы материнских клеток пыльцы в течение всего их развития совсем не образуют крахмала; 4) между двумя ядрами, образовавшимися в материнской клетке пыльцы, не образуется митохондриальной пластинки, а хондриозомы скопляются снова вокруг дочерних ядер; 5) то же повторяется и после образования четырех «внучатных» ядер, вследствие чего 6) образование перегородок внутри материнской клетки пыльцы идет совершенно независимо от хондриозом.

Изменения хондриозом во время митозиса у животных весьма разнообразны (ср. Fauré-Fremier, Duesberg, 1912). Однако и здесь можно различить те же два отмеченные нами у растений типа: хондриозомы или остаются все время рассеянными в плазме в виде обычных митохондрий (большинство позвоночных), или, напротив, подвергаются циклическим процессам агломерации и дезаггегации. В высшей степени типично протекают эти процессы, как известно, у насекомых. Так у исследованной Meves'ом бабочки *Pugana* рассеянные первоначально в плазме сперматоцитов пузырьковидные митохондрии сливаются, во время метафазы гетеротипного деления, в своеобразные четковидные нити, которые образуют вокруг фигуры деления «*in ihrer Gesamtheit eine bauchige Tonne*». Во время телофазы и эти четки сливаются в сплошной пронизанный вакуолями чехол вокруг соединительных нитей фигуры деления. Этот «митохондриальный чехол» перешнуровывается затем по

экватору, и каждая его половина обращается в некоторые «mühlsteinförmige Gebilde» в плазме сперматоцитов 2-го порядка. «Aus diesem entstehen gleich darauf... wieder bläschenförmige Mitochondrien, welche während der zweiten Reductionstheilung dasselbe Verhalten wie während der ersten zeigen» (стр. 571).

У прямокрылого *Pamphagus marmoratus* (Giglio-Tos e Granata) аналогичные явления имеют место еще в сперматогониях. Во время «интерфазы» весь хондриом собирается в виде одного сплошного тела. Во время деления это тело разбивается на мелкие зерна, которые окружают, в виде четок, соединительные нити фигуры деления; после деления они снова превращаются в одно или два компактных тела—в плазме сперматоцитов 1-го пор. Во время митозиса повторяются те же процессы.

Описанные в настоящей работе превращения хондриозом во время гоногенеза у животных и у растений обуславливаются, конечно, соответственными изменениями в химизме, капиллярности и электрических свойствах как плазмы, так и самих хондриозом; с другой же стороны сходство этих превращений в обоих царствах природы дает новое свидетельство в пользу общности природы животных и растительных хондриозом — вместе с происходящими от последних пластидами. При гоногенезе у хвоща, как мы это видели, нет никакой возможности ясно разграничить пластиды от хондриозом. При всех изменениях в цитоплазме материнских клеток спор мы все время имеем дело как бы с одним общим хондриомом. Особенный интерес в этом отношении представляет описанное выше образование из всего хондриома растительной клетки (вместе с пластидами) специального «митохондриального тела», обладающего своей особой структурой и резко отграниченного от остальной плазмы. Эти тела можно без всяких затруднений наблюдать и в живом состоянии при небольшом увеличении непосредственно в изолированных путем расщипывания материнских клетках спор. Особенно пластично выглядит при этом описанная нами выше «митохондриальная пластинка», расположенная между двумя дочерними ядрами материнской клетки спор (рис. 7). Большею частью она неправильно изогнута и слегка окрашена в зеленоватый цвет. Подвигая легонько иголкой покровное стекло,

можно данную материнскую клетку спор повернуть в любом направлении и наблюдать, таким образом, митохондриальную пластинку во всех возможных ее положениях. Вследствие довольно значительной величины материнских клеток спор у *Equisetum* удается без особых трудностей, при помощи надавливания на покровное стекло, раздавить желаемую клетку и выпустить, таким образом, ее содержимое в воду. Основная масса цитоплазмы при этом моментально расплывается и исчезает из виду, что же касается митохондриальной пластинки, то она сохраняется в том же виде, как и внутри клетки. При более сильном надавливании на покровное стекло эта изогнутая пластинка расправляется — с тем, чтобы затем снова, как некоторое эластическое тело, опять изогнуться.

Из только-что изложенного видно, что образующиеся в материнских клетках спор хвоща митохондриальные тела являются не просто скоплениями, но представляют действительные, цельные «тела» с отличной от остальной плазмы и резко от нее отграниченной стромой. Вследствие таких особенностей можно сравнить наши митохондриальные тела с подобными же телами яиц различных животных, в виде так называемых «желточных ядер». «Chez un certain nombre d'organismes», так резюмирует Faugé-Fremier свою превосходную сводку о соответствующих структурах, «appartenant à des groupes zoologiques très divers, Echinodermes, Myriopodes, Arachnides, Insectes, Tuniciers, Poissons, Batraciens et Oiseaux, les cytomicrosomes ou mitochondries, au lieu d'être également répartis dans tout le cytoplasma ovulaire, sont réunis au moins pendant les premiers stades du développement de l'oocyte, en une masse compacte, qui peut être enveloppée par une fine membrane, et dans laquelle s'élaborent déjà des produits deutoplasmiques qui se répandront dans le cytoplasma et contribueront à la formation du vitellus lorsque cette masse vitello-gène, ou corps mitochondrial, ou chondriome, ou encore corps vitellin ou Dotterkern (sens spécial), se désagrègera» (стр. 608) ¹⁾.

Что касается до структуры и значения митохондриальных тел у *Equisetum*, то, как мы видим, митохондрии стадии ри-

¹⁾ Ср. к этому там же рис. LV (стр. 599), который представляет хондриом яйца *Julus*, «isolé par dilacération»; «la membrane qui l'enveloppe ne s'est pas rompue et forme des plissements».

сунка 6, после того, как они скучились в одно компактное тело (рис. 7), начинают образовывать внутри себя крахмал, принимая при этом вид пузырьков (рис. 8—10). При исследовании, однако, более ранней стадии,—а именно «хондриозомного чехла» вокруг фигуры гетеротипного деления, все окрашенные образования оказываются в виде сплошных зерен, распределенных на периферии пронизывающих строму «хондриозомного чехла» мелких вакуолек. Тем не менее, присутствие крахмала удалось установить и здесь—при помощи окрашивания иодом остальных препаратов. Эти крахмальные зерна, судя по их размерам, никак не могут, однако, лежать внутри митохондриальных зерен, а лишь между ними, так что пластиды в их типичном виде здесь повидимому, отсутствуют. Как бы там ни было, митохондриальные тела *Equisetum* представляют и по своей пластической функции известную аналогию с «желточным ядром» животных яиц. Эту же аналогию возможно, повидимому, распространить и на так называемые «хромидии» различных простейших. На этих образованиях наблюдаются те же явления периодических агломераций и дезаггрегаций, равно как и те же отношения к выработке различных пластических веществ. Ядерное происхождение хромидий отрицается в настоящее время более решительно, чем когда-либо ¹⁾. Филогенетически же они, повидимому, примыкают к хондриозомам. Как-раз у простейших эти последние обладают несколько уклоняющимися микрохимическими свойствами, сравнительно с хондриозомами высших животных и растений,—в смысле их большей стойкости к различным реактивам ²⁾.

После всех только-что указанных аналогий остается еще указать на сходство митохондриальных тел хвоща—в особенности нашей «митохондриальной пластинки» (рис. 7)—с гораздо более хорошо известной частью на этот раз уже растительной клетки, а именно с хроматофором водорослей. Такое впечатление получается в особенности при исследовании ее в живом состоянии, как это было описано выше. Против такой аналогии можно выставить, правда, возражение, что как-раз именно

¹⁾ Ср. Doflein, стр 258—259.

²⁾ Ср. Fauré-Fremier—для инфузорий и Lewitsky—для миксомицетов.

хроматофоры водорослей, начиная еще с работ Schmitz'a и Schimper'a, всегда служили особенно ясным примером постоянных внутриклеточных образований, происходящих лишь от себе подобных. Эта особенность хроматофоров водорослей лежит и по настоящее время в основании всей аргументации в пользу независимости пластид и хондриозом даже у высших растений, в эмбриональных тканях которых имеется лишь совершенно однородный хондриом. Однако, что касается самих водорослей, то новейшие подробные исследования Mangenot на Florideae и Charales показывают, что различие между этими столь несходными составными частями взрослой клетки этих водорослей совершенно сглаживается на некоторых стадиях развития. Такой результат получается вследствие своеобразного процесса обратного развития хроматофоров в некоторых предназначенных для репродукции клетках. На основании подобных фактов автор приходит к заключению, что и эти столь высоко дифференцированные хроматофоры,—так же, как и у семенных растений, представляют лишь своеобразно измененные хондриозомы.

В качестве особенно яркого примера «индивидуальности пластид» приводятся всегда хроматофоры зеленых водорослей, т.е. Conjugatae, Chlorophyceae и Siphonaeae. На всех стадиях развития эти хроматофоры удерживают их типичную форму. Однако, при применении митохондриальной методики в строме хроматофора Spirogyra, Cosmarium и Oedogonium удается открыть своеобразные нитевидные образования, которые имеют вид анастомозирующих хондриоконтов. На основании подобных картин Guillermond (1915), который впервые установил описанные структуры, полагал, что подобный хроматофор представляет в сущности весь хондриом клетки. В последнее время хондриозомы обнаружены им же (1921) и вне хроматофора (у Conjugatae и Diatomeae). Как бы там ни было, во всяком случае, с этой точки зрения, хроматофор конъюгат и им подобных водорослей представляет, собственно говоря, «митохондриальное тело», т.е. является гомологичным агрегату хондриозом. В только-что цитированной нами работе Mangenot автор приводит еще и новые данные в пользу этого воззрения, заимствованные из истории развития Draparnaldia

Эта водоросль (из сем. Chaetophoraceae) заключает в своих взрослых клетках по одному высоко-дифференцированному плоскому хроматофору, который при митохондриальной обработке обнаруживает такое же фибриллярное строение, как и хроматофор Conjugatae. В отличие от последних, Draparnaldia обладает интеркалярной зоной эмбриональных, меристематических клеток; «on devine dans ces cellules», пишет автор, «à un fort grossissement, une striation irrégulière qui paraît être causée par la présence des filaments peu réfringents; en descendant vers la région chlorophyllienne, on voit apparaître dans ces cellules des taches vertes, plus ou moins bacilliformes, qui en confluant, produisent les grands chromatophores» (стр. 243). Из этого автор заключает, что хроматофоры Draparnaldia, при всей их величине и сложности, «résultent d'une confluence de chondriocontes d'abord dispersés, puis l'accroissement du corps ainsi formé»... «à ce titre, on pourrait le ¹⁾ comparer à un Nebenkern, ce corps unique existant dans beaucoup de spermatozoïdes et résultant de la fusion de tous les chondriosomes, primitivement isolés, des spermatocytes (стр. 244).

В связи с нашими наблюдениями над образованием хроматофоро-подобных тел из скоплений хондриозом в материнских клетках хвоща, данные Mangenot представляют исключительный интерес. Нужно, однако, сознаться, что эти данные во всем исследовании этого автора занимают совершенно изолированное положение. В других группах водорослей, им исследованных, осуществляются две возможности: или хроматофоры все время сохраняют свою индивидуальность и независимость от хондриозом (Phaeophyceae, Siphonaceae), или они становятся на некоторых стадиях онтогенеза совершенно от них неотличимыми (Rhodophyceae, Charales).

Образование хроматофоров из скопления хондриозом или распад хроматофора на хондриозомы нигде, кроме Draparnaldia, автором не наблюдались. Кроме того, из изложения и рисунков автора совершенно не видно, наблюдал ли он описываемый им процесс образования хроматофора из скопления хондриоконтов на соответственным образом фиксированных и окрашенных препаратах, или исключительно в живом состоя-

¹⁾ Т. е. хроматофор.

нии. Было бы весьма интересно подвергнуть тот же объект более основательному исследованию, а также распространить его и на более широкий круг представителей Chlorophyceae. Особенный, однако, интерес в отношении хроматофоров представляют, несомненно, Flagellata, как источник большинства групп водорослей. В этой области есть надежда, повидимому, подойти ближе к окончательному разрешению вопроса о соотношении между хондриосомами и хроматофорами, равно как и к самому филогенетическому происхождению последних.

Объяснение рисунков.

Все рисунки произведены с помощью рисовального аппарата Аббэ. Масл. иммерсия— апохромат Лейца 2 mm. Толщина срезов 2 мк. Фиксация: смесь 10⁰/₀ формалина (9 частей) и 1⁰/₀ хромовой кислоты (1 часть) 2—3 дня, затем смесь 1⁰/₀ хромовой кислоты (15 частей) и 2⁰/₀ осмиевой кислоты (4 части) 7 дней. Окраска: железный гематоксилин.

- Рис. 1. Клетка археспория (делящаяся). Компенс. окул. 8 Увелич. 1350.
- Рис. 2. Материнская клетка спор в ранней профазе. Комп. окул. 8. Увел. 1350.
- Рис. 3. То же; несколько более поздняя стадия. Комп. окул. 8. Увел. 1350.
- Рис. 4. Метафаза гетеротипного деления матер. кл. спор. Комп. окул. 8. Увел. 1350.
- Рис. 5. Анафаза гетеротипного деления матер. кл. спор. Комп. окул. 8. Увел. 1350.
- Рис. 6. Двухъядерная стадия матер. кл. спор. Комп. окул. 8. Увел. 1350.
- Рис. 7. То же. Ядра в профазе второго деления. Комп. окул. 8. Увел. 1350.
- Рис. 8. Метафаза гомеотипного деления в матер. кл. спор. Комп. окул. 8. Увел. 1350.
- Рис. 9. Телофаза гомеотипного деления в матер. кл. спор. Комп. окул. 8. Увел. 1350.
- Рис. 10. Образование перегородок в матер. кл. спор. Комп. окул. 18. Увел. 2600.
- Рис. 11. Лишенные оболочки зачатки спор. Комп. окул. 8. Увел. 1350.
- Рис. 12. Одетые оболочкой зачатки спор. Комп. окул. 8. Увелич. 130.
-

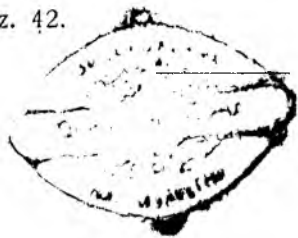
Л и т е р а т у р а.

- Beer, R. (1913). Studies in spore development. III. The premeiotic and meiotic nuclear divisions of *Equisetum arvense*.—*Ann. of Bot.* 27.
- Byxbee, E. S. (1900). The development of the karyokinetic spindle in pollen-mother-cells of *Lavatera*.—*Proc. Cal. Acad. Sci.* 3 ser., Bot., 2.
- Davis, B. M. (1911). Cytological studies in *Oenothera*. III. A comparison of the reduction divisions of *Oenothera Lamarkiana* and *O. gigas*.—*Ann. of Bot.* 25.
- Devisé, R. (1922). La figure achromatique et la plaque cellulaire dans les microsporocytes du «*Larix europaea*».—*La Cellule*, 32.
- Doflein, F. (1916). *Lehrbuch der Protozoenkunde*. 4-te Aufl.
- Duesberg. (1912). Plastosomen. «Apparato reticolare interno», und Chromidialapparat.—*Ergebn. der Anat. u. Entw.* 20.
- Emberger, L. (1921). Recherches sur l'origine et l'évolution des plastides chez les Ptéridophytes. *Archive de Morph. Gén. et Expérim.* 1.
- Fauré-Fremier, E. (1910). Étude sur les mitochondries des Protozoaires et des cellules sexuelles. — *Arch. d'Anat. microsc.* 21.
- Fitting, H. (1900). Bau und Entwicklungsgeschichte der Makrosporen von *Isoetes* und *Selaginella* und ihre Beziehungen für die Kenntniss des Wachstums pflanzlicher Zellmembrane.—*Bot. Zeitung.* 58.
- Giglio-Tos, E., e Granata, L. (1908). I mitocondri nelle cellule seminali maschili di *Pamphagus marmoratus* (Burm). *Biologica.* 2.
- Guillermont, A. (1915). Recherches sur le chondriome chez les Champignons et les Algues.—*Revue Gén. de Bot.* 27.
- Idem. (1920). Sur l'évolution du chondriome pendant la formation des grains de pollen de *Lilium candidum*.—*C. R. Acad. Sc.* 170. (S. 1003) 1).

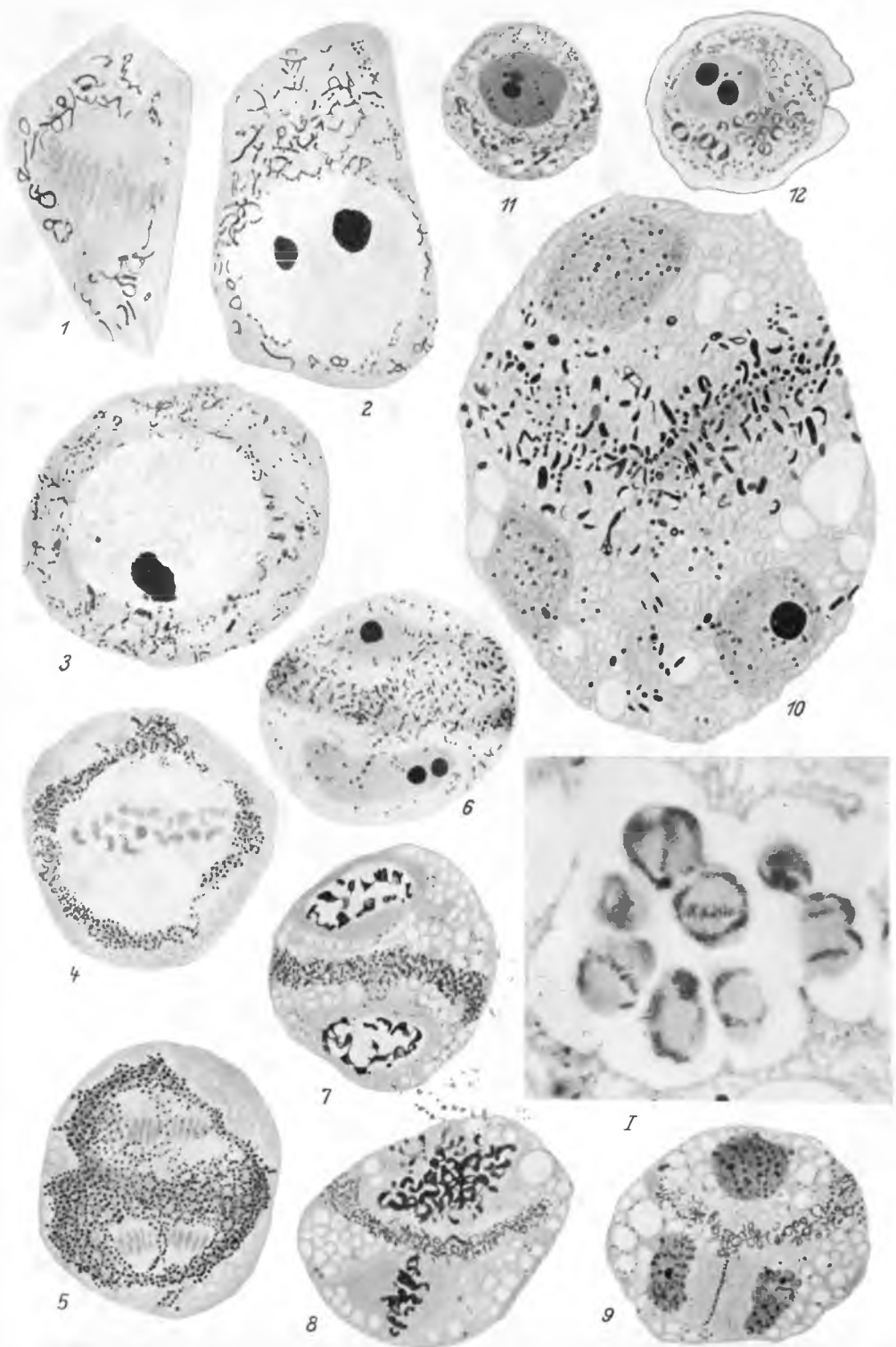
¹⁾ Более новая и подробная работа того же автора (1924): *Recherches sur l'évolution du Chondriome pendant le développement du sac embryonnaire et de cellules-mères de grains de pollen dans les Liliacées et sur la signification de formations ergastoplasmiques.* *Ann. de Sc. Nat.* 10 Sér. Bot. 6. Ознакомиться с этой работой я не имел возможности.

- Idem. (1921). Sur le chondriome des Conjuguéés et des Diatomées. C. R. Soc. Biol. 85. (S. 466).
- Hofmeister, W. (1848). Über die Entwicklung des Pollens. Bot. Zeitung. 6.
- Idem. (1851). Vergleichende Untersuchungen der Keimung, Entfaltung und Fruchtbildung höherer Kryptogamen und der Samenbildung der Coniferen.
- Idem. (1867). Die Lehre von der Pflanzenzelle.
- Juel, H. O. (1897). Die Kernteilungen in den Pollenmutterzellen von *Hemerocallis fulva* und die bei denselben auftretenden Unregelmässigkeiten.—Jahrb. f. wiss. Bot. 30.
- Lawson, A. (1895). Some observations on the development of the karyokinetic spindle in the Pollen-mother-cells of *Cobaea scandens* Cav.—Proc. Cal. Acad. Sci. 3 ser., Bot., 1.
- Lewitsky, G. (1910). Über die Chondriosomen in pflanzlichen Zellen.—Ber. der Deutsch. Bot. Ges. 28.
- Idem. (1911). Vergleichende Untersuchungen über die Chondriosomen in lebenden und fixierten Pflanzenzellen. Ibidem. 29.
- Idem. (1924). Über die Chondriosomen bei den Myxomyceten.—Zeitschr. f. Bot. 16.
- Idem. (1923). Материальные основы наследственности.
- Lotsy, J. (1904). Die Wendung der Dyaden beim Reifen der Tiereier als Stütze für die Bivalenz der Chromosomen nach der numerischen Reduction. Flora. 93.
- Mangenot, G. (1922). Recherches sur les constituants morphologiques du cytoplasma des algues.—Arch. de Morphol. Génér., et Expérim. 9.
- Meves, F. (1900). Über den von v. la Valette st. George entdeckten Nebenkern (Mitochondrien Körper) der Samenzellen.—Arch. f. mikrosk. Anat. 56.
- Mottier, D. M. (1897). Beiträge zur Kenntniss der Kerntheilung in den Pollenmutterzellen einiger Dicotylen und Monokotylen.—Jahrb. f. wiss. Bot. 30.
- Idem. (1914). Mitosis in pollen-mother-cells of *Acer negundo* L. and *Staphylea trifolia* L.—Annals of Bot. 28.
- Nicolosi-Roncati, F. (1910). Formazioni mitocondriali negli elementi sessuali maschili dell' *Helleborus foetidus*.—Rend. R. Accad. Scienc. fis. e mat. di Napoli. 16.

- Idem. (1913). La cariocinesi nelle cellule vegetali.—Bull. Orto Botanico Napoli. 2.
- Osterhout, W.J. (1897). Über Entstehung der Karyokinetischen Spindel bei Equisetum.—Jahrb. f. wiss. Bot. 30.
- Regaud, C. (1910). Étude sur la structure des tubes séminifères et sur la spermatogénèse chez les mammifères.—Arch. d. Anat. microsc. 11. 26.
- Sachs, J. (1868). Lehrbuch der Botanik.
- Сапегин, А. А. (1913). Исследование индивидуальности пластиды.—Зап. Новоросс. Общ. Естествоисп. 40.
- Schimper, A. (1885). Untersuchungen über die Chlorophyllkörper und die ihnen homologen Gebilde.—Jahrb. f. wiss. Bot. 16.
- Schmitz, Fr. (1883). Die Chromatophoren der Algen.—Verh. der naturh. Ver. d. preuss. Rheinl. u. Westph. Bonn.
- Idem. (1884). Beiträge zur Kenntniss der Chromatophoren.—Jahrb. f. wiss. Bot. 15.
- Suessenguth, K. (1921). Bemerkungen zur meiotischen und somatischen Kernteilung bei einigen Monokotylen.—Flora. N. F. 14.
- Tchistiakoff, I. (1834). Recherches comparées sur le développement des spores de l'Equisetum limosum L. et du Lycopodium alpinum L.—Nuovo Giorn. Bot. Ital. 6¹).
- Вагнер, Н. (1915). О хондриозомах и пластидах при образовании пыльцы у *Veratrum album*. L. var. *Lobelianum*. Bernh.—Зап. Киевск. Общ. Естествоисп. 25.
- Jamanouchi, Sh. (1908). Sporogenesis in *Nephrodium*.—Bot. Gaz. 42.

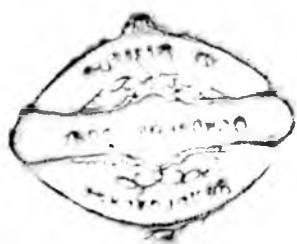


¹) То же в извлечении на русском языке: И. Чистяков. Материалы к истории растительной клетки. «Классики естествознания. Кн. 12. Русские классики морфологий растений». 1923.



Г. А. Левитский, О хондриозамах при гоногенезе у *Equisetum palustre*

Julius Springer in Berlin.



Акц. О-во «СЕВЕРНЫЙ ПЕЧАТНИК»

Г. Вологда, ул. Урацкого, 2.
Для телеграмм: „СЕВЕРОПЕЧАТНИК“.

ИМЕЮТСЯ В ПРОДАЖЕ:

- Андреев, Б. Г., и Орлов, И. Е. Обзор научно-популярной литературы по неживой природе (1917—1924 г.г.). Ц. 1 р.
Боссэ, Г. Г., проф. От неживого к живому. Ц. 35 к.
Гуров, П. Психология и библиотечная работа. Ц. 12 к.
Завадовский, Б. М., проф. О брожении. Ц. 40 к.
Кизель, А. Р., проф. Живое вещество. Ц. 25 к.
Козо-Полянский, Б. М., проф. Дарвинизм или теория естественного отбора. Ц. 75 к.
Левченко, В. В., и Сидорин, М. И. Листопад и осенняя окраска листьев. Ц. 65 к.
Навашин, М. С. Повторение себя в потомстве. Ц. 35 к.
Навашин, П. Г., академик. Единицы жизни. Ц. 20 к.
Плавильщиков, Н. Н. Зубочистка крокодила. (Из сказок природы). Ц. 70 к.
Плавильщиков, Н. Н. Смерть и бессмертие. Ц. 35 к.
Планк. От относительного к абсолютному. Ц. 25 к.
Прилуцкая, В. И. План лабораторных занятий в Совпартшколе. Строение и жизнь тела человека. Ц. 40 к.
Сборник дискуссионный: Механистическое естествознание и диалектический материализм. Ц. 80 к.

Труды Тимиряз. Научно-Исслед. Института:

- Боссэ, Г., проф. Задачи Госуд. Тимиряз. Научно-Исследов. Института, его организация и работа. Ц. 30 к.
Первое Совещание по Краеведению Отделения изучения природы СССР Госуд. Тимиряз. Научно-Исследоват. Института. Ц. 25 к.
Второе Совещание по Краеведению Отделения изучения природы СССР Госуд. Тимиряз. Научно-Исследоват. Института. Ц. 15 к.
Козо-Полянский, Б. М., проф. Ближайшие перспективы в филогенической систематике Angiospermae. Ц. 30 к.
Левитский, Г. А., проф. Хондриозомы при гоногенезе у *Equisetum palustre* L. Ц. 25 к.
Труды: { Перов, С. С., проф. Явления тожества в белках.
 { Догадкин, Б. А. Дисперсные свойства некоторых солей плазмы.
 { Лисицын, М. А. Изучение физико-химич. свойств белка. Ц. 60 к.
Делоне, Л. Н., проф. Хромосомы у видов *Ornithogalum* L. Ц. 15 к.

СКЛАДЫ ИЗДАНИЙ:

ВОЛОГДА: Книжный магазин Акц. О-ва „СЕВЕРНЫЙ ПЕЧАТНИК“.
МОСКВА: Книжный магазин „МАЯК“ (Петровка, 7).
Госуд. Тимиряз. Институт (Пятницкая, 48).

Цена 25 коп.