М. ГАРТМАН

ОБЩАЯ БИОЛОГИЯ

ВИОМЕДГИЗ
1936

О Б Щ А Я Б И О Л О Г И Я

ALLGEMEINE BIOLOGIE

VON

MAX HARTMANN

ZWEITE AUFLAGE

1933

☆

МАКС ГАРТМАН

ОБЩАЯ БИОЛОГИЯ

ВВЕДЕНИЕ В УЧЕНИЕ О ЖИЗНИ

ПЕРЕВОД С НЕМЕЦКОГО
А. Д. и Л. И. НЕКРАСОВЫХ и В. А. ДОРФМАНА
ПРЕДИСЛОВИЕ
М. Л. ЛЕВИНА

ИЗДАНИЕ ВТОРОЕ
переработанное и дополненное
А. Д. НЕКРАСОВЫМ
по 2-му немецкому изданию

660 рисунков в тексте

ГОСУДАРСТВЕННОЕ ИЗДАТЕЛЬСТВО
БИОЛОГИЧЕСКОЙ И МЕДИЦИНСКОЙ ЛИТЕРАТУРЫ
МОСКВА ☆ 1936 ☆ ЛЕНИНГРАД

В то время как в частной биологии все девять указанных точек зрения применяются при рассмотрении всего лишь одной группы организмов, курс общей биологии должен представлять собой единство главнейших обобщений, синтез наиболее существенных результатов этих разделов по отношению ко всей совокупности организмов. Такого рода синтез явился бы изложением основ биологической науки в целом, по ней читатель мог бы ознакомиться с основными законами, устанавливающими единство в бесконечном многообразии органического мира. К сожалению подобного рода полное, не количественно, ибо это невозможно, но качественно исчерпывающее изложение общей биологии по перечисленным областям либо вовсе отсутствует в учебниках общей биологии, либо дается в крайне несовершенном виде.

В результате, в изложении того, что в настоящее время многие ученые называют «общей биологией», господствует полнейший хаос. Каждый биолог, в отличие от физика и химика, создает себе свою собственную общую биологию, которая представляет собой не что иное, как совокупность дисциплин и проблем, занимающих самого автора. Вследствие этого выбор излагаемого материала и степень его проработки приобретают субъективную и произвольную окраску, а определения «жизни»—однобокий, узкий характер, вызывающий многочисленные бесплодные споры, засоряющие обсуждение основных проблем философии природы и облегчающие метафизические определения сущности организма[1].

Между тем только полный качественный учет своеобразия проблем основных областей может дать истинный синтез общебиологических закономерностей, а вместе с тем и подлинное представление о действительном объеме биологической науки как исследователю, который обычно работает в одной специальной области науки и вследствие этого часто теряет из виду соседние, так и учащемуся, который только готовится к самостоятельной работе и должен поэтому охватить законы биологии во всей их совокупности для того, чтобы понять место специально избираемой им частной дисциплины в общей системе биологии, так наконец и практику, особо нуждающемуся в расширении горизонта своих познаний в области общих биологических закономерностей.

Такой односторонности не лишен и настоящий, вполне современный по содержанию (за исключением главы об эволюции) и излагающий множество глубоко оригинальных мыслей и фактов труд известного зоолога Макса Гартмана, профессора берлинского университета.

Несмотря на удачный выбор материала—распределение которого впрочем на «Клетку», «Статику», «Динамику», «Обмен веществ», «Формообразование» и «Явления раздражения» является в значительной мере произвольным—многие важные проблемы и даже целые области биологии,

[1] В XX веке дело осложнилось еще тем, что многие биологи наряду с общей биологией требуют создания еще особой «теоретической» биологии. Уже имеется ряд попыток обосновать такую «теоретическую биологию», из которой вытекали бы законы всех перечисленных выше дисциплин биологии. Особенно усердствуют в этом направлении виталисты, стремящиеся вывести все многообразие жизненных явлений из какого-нибудь «автономного» самодовлеющего принципа, как например Пьер-Жан (Pierre-Jean), Вольтерек (Woltereck), Рейнке, Дриш, Икскюль (Uexküll). Другие столь же безуспешно стараются построить механистическую теоретическую биологию, например Ле Дантек (Le Dantec), Эренберг, Коген-Киспер (Cohen-Kysper) и др. Особо восхваляются эклектики вроде столь модного в настоящее время австрийского теоретика Bertalanffy и родственного ему по взглядам англичанина Woodger. В нашей литературе мы имеем попытку Э. Бауэра построить «теоретическую биологию» и вывести все законы биологии из единого «принципа устойчивого неравновесия».

переживающие в настоящее время особый расцвет, а посему требующие хотя бы краткого изложения, в курсе Гартмана совсем опущены. Сюда например относятся: экология (явления приспособления), экспериментальная морфология, а также столь существенные области, как сравнительная анатомия, сравнительная эмбриология и филогения. Опущено также рассмотрение закономерностей, которые господствуют в географическом распределении животных и растений, в ценозах и популяциях, далее законов геологического распределения организмов и, last but not least, вовсе выброшены за борт общие принципы систематики, четкий разбор которых с особой наглядностью доказывает логическую несокрушимость теории эволюции. Глава «Видообразование и эволюция», которая должна была бы служить завершением отдела, посвященного формообразованию, на самом деле является лишь придатком этого отдела. Аподиктические утверждения, встречающиеся в этой главе, вряд ли смогут убедить студента. Что же касается полноты и актуальности материала, то она ни в какой степени не соответствует тем требованиям, которые предъявляются современным развитием учения об эволюции организмов. В курсе общей биологии эволюционной теории следовало бы посвятить больше чем 9 страниц! В частности мы думаем, что если и справедлив взгляд автора, отвергающий наследственность приобретенных признаков, то все же следовало бы дать критический разбор относящихся сюда экспериментов, так как подобный разбор в высокой степени способствует ознакомлению читателя с точной методикой современной генетики. В программу «общей биологии» должны бы были быть также включены многочисленные новые исследования, посвященные действию отбора в различных популяциях, проблемам борьбы за существование в связи с изоляцией, инвазией, миграцией, плотностью населения, его усиленным размножением и угасанием и с множеством других факторов, столь оживленно и плодотворно обсуждаемые в современной экологии (Ross, Martini, Volterra, Ludwig, Friederichs, Гаузе и др.), а в связи с генетикой и в так называемой генетической теории естественного отбора (Norton, Fisher, Wright, Haldane, Ford и др.). Поражает также полное отсутствие какой-либо связи содержания этой главы с достижениями науки, изложенными в других главах книги, в частности в главе о наследственности. Глава «Происхождение видов и эволюция» стоит на уровне изложения этого вопроса, целиком соответствующем уровню эволюционного учения ровно четверть века назад. Этим сильно снижается значение книги, как «Общей биологии». Помимо отсталости конкретной аргументации автора в пользу эволюционного учения мы наблюдаем еще в корне неверную оценку учения об эволюции как таковой, как «вероятности, граничащей с достоверностью». Эта оценка вытекает из философской, кантианской установки автора, согласно которой вполне достоверны результаты лишь наук, опирающихся на принципы физики. В действительности же учение об эволюции как таковой не менее, а более достоверно, нежели множество казавшихся незыблемыми основных принципов физики, о чем так красноречиво свидетельствует кризис основных понятий классической физики в нашем веке. В изложении ламаркизма автор допускает кардинальное упущение, излагая вопрос о наследовании приобретенных признаков без включения в него утверждения ламаркистов всех толков об а д э к в а т н о с т и наследственного генотипического эффекта действию внешней среды. Ведь в а д э к в а т н о с т и изменений генотипа г в о з д ь вопроса, что отлично понимал уже Вейсман в 90-х годах и что надлежало бы знать современному профессору биологии 40 лет спустя!

При таком упущении становится понятным утверждение Гартмана, что быть может влияния внешней среды через длительные модификации и смогут быть в будущем доказаны. Это утверждение не разоружает, а снова вооружает ламаркизм, ибо позволяет ламаркистам демагогически прятаться за спину по существу мнимых своих противников. Ни один современный генетик в здравом уме не отрицает влияния внешней среды на кариоплазму, следовательно и на генотип (не в смысле создания длительных модификаций, а революции в генном наборе), но это ведь ничего общего с ламаркизмом не имеет, ибо в основе ламаркизма (мы здесь имеем в виду так называемый механо- или эктоламаркизм) лежит утверждение, что между действием внешнего агента и наследственным эффектом существует однозначно-контактная зависимость, приводящая к адэкватному изменению гена. Совершенную беспомощность обнаруживает автор и в оценке современного положения дарвинизма sensu stricto, что связано с полным отсутствием у него знаний в области бесчисленных новых как ботанических, так и зоологических работ по естественному отбору. В результате читателю преподносится винегрет из селекционизма и теории ортогенеза, не подкрепленный никакими данными кроме ссылки на опровергнутую теорию Иоллоса о направленности повторных мутаций. Если к этому прибавить полное отсутствие изложения проблемы путей эволюционного процесса, энергично и плодотворно разрабатываемой последние 20 лет многочисленными экологами, палеонтологами, сравнительными анатомами, сравнительными физиологами и биогеографами, то малоценность главы «Происхождение видов и эволюция» станет совершенно очевидной.

Несмотря однако на перечисленные пробелы книгу Гартмана (в пределах выбранных автором основных тем) следует отнести к весьма ценным явлениям в общебиологической литературе как по характеру теоретических обобщений, так и по свежести материала.

Макс Гартман—выдающийся протистолог, автор превосходного учебника (совместно с Шиллингом) о «Патогенных простейших»[1], а также небольшого руководства «Патогенные Protozoa»[2] и ряда теоретических сводок, среди которых наиболее интересными являются «Die Konstitution der Protistenkerne und ihre Bedeutung für die Zellenlehre» (Jena, 1911) и «Autogamie bei Protisten und ihre Bedeutung für das Befruchtungsproblem» (Jena, 1909). Гартман кроме того принадлежит к той категории естествоиспытателей, которые осознали значение философии для правильной и последовательной методологии биологии и для развития монистического взгляда на природу и пытаются (пусть с нашей точки зрения часто в ложном направлении) определить гносеологические принципы, лежащие в основе изучаемой ими науки, при помощи философских обобщений. Это стремление Гартмана нашло свое наиболее яркое выражение в его речи «Биология и философия» («Biologie und Philosophie», Berlin, 1925), которая несмотря на все свои недостатки с точки зрения философии последовательного реализма все же далеко превосходит многочисленные аналогичные произведения большинства много пишущих, но мало задумывающихся над принципиальными вопросами буржуазных естествоиспытателей.

Основные труды Гартмана посвящены проблеме оплодотворения и смерти, а также вопросам происхождения, формообразования и размножения, особенно одноклеточных. Кто знаком с глубоко оригинальными

[1] M. Hartmann u. Schilling, Die pathogenen Protozoen, Berlin. 1917
[2] Имеется русский перевод под ред. Е. И. Марциновского, Гиз, 1923.

и пролагающими новые пути специальными работами Гартмана, тот с особенным интересом и большой пользой будет изучать настоящий курс «Общей биологии». Мы говорим и з у ч а т ь, ибо настоящая книга отнюдь не является популярным введением в биологию или обычным для высших учебных заведений биологическим руководством, а требует от читателя весьма вдумчивого отношения к предмету и дисциплинированного научного мышления. Особую ценность и большой интерес даже для специалиста представляют те главы, в которых Гартман излагает спорные проблемы, опираясь на результаты своего собственного богатого опыта. Так например главы, посвященные размножению, оплодотворению и полу, а также наследственности, содержат множество новых и плодотворных идей и обнаруживают большое мастерство автора в выборе материала и освещении трудных вопросов. Не менее удачна глава о клетке, в частности изложение статики и динамики клеточных явлений, где автором прекрасно использованы наиболее крупные достижения новейшего времени. Необходимо также подчеркнуть всесторонний анализ вопроса об определении пола, над разрешением которого сам Гартман столь энергично и плодотворно трудился долгие годы.

Автор главу о поле во 2-м издании целиком переработал. Изложенные в ней данные опираются в первую очередь на серию экспериментальных работ самого автора, опубликованных с 1925 по 1932 г., после выхода в свет 1-го издания. Однако решение проблемы пола и оплодотворения путем гипотезы «бисексуальных потенций» (относящейся не только к простейшим и гаметам, но и ко «всякой клетке вообще») и в настоящем издании мы считаем—вопреки мнению самого автора—н е д о с т и г н у т ы м. Решение не дано, а отодвинуто путем таутологического по существу определения, при котором «существо сексуальности» (т. е. наличие мужского и женского начала) сводится к наличию женской или мужской «тенденций». Сам автор признается в собственном бессилии решить суть проблемы, именно вопрос о наличии «загадочной способности любого организма и любой клетки развиваться в двояком противоположном, т. е. женском или мужском, направлении, способности к альтернативному бисексуальному реагированию». А так как в э т о м и заключается с у щ е с т в о вопроса, то очевидно решение его не сдвинулось ни на иоту с того места, где он находился 40 лет назад, когда гипотеза бисексуальности всех клеток была уже высказана строгим и осторожным гейдельбергским зоологом Отто Бючли. Одно дело—подтверждение наличия бисексуальности в спорных до того случаях работами Шаудина, Корренса, Гольдшмидта, Моргана и Гартмана, другое же—выяснение самого м е х а н и з м а, в ы з ы в а ю щ е г о бисексуальность. Предполагать, что быть может мы в этом явлении имеем дело с одной из основных функций живого подобно ассимиляции и диссимиляции, как допускает Гартман, равносильно бегству с поля битвы; это к тому же совсем не мотивировано, ибо п е р в и ч н о с т ь анизогамии, а также невозможность с в е д е н и я в с е х случаев изогамии у водорослей, грибов и простейших к анизогамии еще не доказаны. Не спасает дела и введение понятий специфически мужского и женского «раздражающих веществ» (Reizstoffe) и «силы пола» гамет, как мы это видим в новейших работах Гартмана, появившихся уже после выхода в свет 2-го издания «Общей биологии»[1].

[1] Мы имеем в виду его работы: «Untersuchungen über die Sexualität von Ectocarpus siliculosus» (Archiv für Protistenkunde, 1934) и «Beiträge zur Sexualitätstheorie mit besonderer Berücksichtigung neuer Ergebnisse von F. Moewus» (Sitzungsberichte der preuss. Akademie der Wissenschaften, 1934).

Логически проблема остается той же: 1) чем объясняется наличие различных «Reizstoffe» или «сил пола», т. е. бисексуальность как таковая, полярность пола; 2) не является ли бисексуальность, гермафродитизм и относительная сексуальность переходными ступенями в возникновении бисексуальности (при условии разумеется положительного решения вопроса о существовании изогамии вообще и первичности ее характера). Необходимость анизогамии для оплодотворения никем еще не доказана, а если это так, то проблема возникновения бисексуальности остается открытой [1].

Автор снабдил собственно биологическую часть книги, представляющую ее остов, методологическим введением и философской заключительной главой, посвященной проблеме «души и тела», «теоретико-познавательным основам биологии», «целесообразности» и «механизму и витализму». Биомедгиз воздержался от перевода заключительной главы книги по трем соображениям: 1) наряду с атакой на витализм глава эта содержит целый ряд явно идеалистических, с точки зрения теории познания недодуманных, чаще же всего чисто эклектических рассуждений; 2) она не содержит сколько-нибудь интересных оригинальных мыслей и 3) размышления Гартмана в этой части органически не связаны с основным содержанием книги. Подобно всем апологетам «критицизма» Канта Гартман обобщает и защищает как раз то, что в Канте является смертным, именно его метафизическое, абстрактное учение о категориях и абсолютной противоположности между формами a priori и содержанием a posteriori, тогда как положительный Кант, его учение о примате опыта, зачатки идеи диалектической связи явлений и понятий, идея «столкновения противоположных реальных оснований» («Konflikt der entgegengesetzen Realgründe»), иными словами, Кант-диалектик, Кант-революционер, Кант 1763 г., когда появился его «Опыт введения понятия отрицательных величин в познание мира»,—исчезает. Вместо того чтобы проникнуться изречением Канта в «Критике чистого разума»: «Я не знаю, что представляют собой вещи в себе,—мне незачем это знать,—ибо вещь никогда не может предстать предо мной иначе, как в явлении» и искать материалистического объяснения и толкования всех явлений жизни, включая сюда и проблему взаимоотношения души и тела и проблему целесообразности в законах, управляющих объективным материальным бытием, в непрерывно проверяемой человеческой практикой действительности,—Гартман после тщетной и беспомощной попытки отразить удары витализма, направленные против материализма, в частности философские атаки виталиста Ганса Дриша, скрывается под зонтик явно идеалистической метафизики. Так, в вопросе о «психо-физической сущности человека» Гартман защищает тезис, согласно которому «здесь перед нами лежат сокровеннейшие глубины иррационального»; граница между физиологией и психологией по его мнению отнюдь не является относительной, наоборот, она «абсолютна и непреодолима»; качественная сторона бытия с его точки зрения «и является собственно иррациональным», непостижимым началом; она является тем «остатком»,

[1] В последнее время С. Гершензоном предпринята интересная попытка генетического объяснения возникновения пола на основе сродства гомологичных хромосом и притяжении их гомологичных элементов при парасиндезе, попытка, свободная от перечисленных недостатков гипотезы Гартмана. Насколько эта новая точка зрения окажется плодотворной и сумеет вытеснить распространенные ныне спорные гипотезы, покажет дальнейшее обсуждение вопроса. Ср. С. Гершензон, «Сродство гомологичных хромосом и его значение для некоторых вопросов оплодотворения и пола» (Зоологический журнал, тт. XIII и XIV, 1934 и 1935).

который находится «вне пределов естествознания» и должен быть отнесен к области «метафизики». В другой работе (1931) Гартман решительно возражает против попыток вмешательства в область законных прав религии, имеющей по его мнению равные с естествознанием права в решении проблемы «алогического» отношения души и тела, этой «неразрешимой антиномии». Все его «разрешение» спора между витали-стами и механистами, являющегося по сути дела тяжбой идеализма с материализмом, сводится к вопросу о местоположении «границы» познания. И это вопреки предпосланным самим автором мудрым словам его кёнигсбергского учителя: «В глубь природы проникает наблюдение и расчленение явлений и нельзя знать, как далеко с течением времени можно будет продвинуться по этому пути». Автор отвергает виталистическое учение по той лишь причине, что оно устанавливает границу познания между органическим и неорганическим, тогда как по его мнению граница «лежит между рациональным и иррациональным». Не правда ли, забавное «разрешение» вопроса! Подобный выход из дилеммы способен удовлетворить любого мистика и идеалиста-метафизика, в особенности же всякого философского оппортуниста.

Основой ошибочности и путанности философии Гартмана является отсутствие у него последовательного диалектического мышления. Формальное, недиалектическое противопоставление абстрактных понятий, ноуменов феноменам, вещи в себе явлению, т. е. оперирование застывшими понятиями, с одной стороны, механистические воззрения автора, не замечающего принципиальной ограниченности механистической точки зрения, неспособной понять познавательную самоценность качественно новых закономерностей и того специфического, своеобразного, что характеризует возникающие в процессе становления новые связи между явлениями, новые синтезы,— с другой—делают Гартмана совершенно беспомощным в его полемике с идеалистической метафизикой в естествознании. Борьба Гартмана с реакционной школой виталистов в последнем счете есть борьба с ветряными мельницами, «борьба», очень напоминающая схватку гейневского патера с равви-ном, ибо и сами виталисты (даже такие столпы, как Дриш и Риньяно) в подавляющем большинстве являются механистами, поскольку они отождествляют объективное материалистическое познание с познанием, основанным исключительно на механике (или энергетике, пусть даже физике вообще), и не способны уразуметь, что отождествление понятия причины с понятием энергии не может охватить и объяснить всего качественного многообразия и всех специфических связей объективного мира действительности.

Читателю, желающему распутать гордиев узел теории познания Гартмана, рекомендуем ознакомиться с упомянутой выше брошюрой «Биология и философия», основные мысли которой целиком воспроизведены в сокращенной здесь заключительной главе немецкого оригинала настоящей книги[1].

В равной мере и методологическое введение настоящей книги вызывает ряд возражений. Основной методологической ошибкой Гартмана является его совершенно необоснованное утверждение,

[1] Ср. также его вышедшие после первого издания «Общей биологии» работы: «Die Welt des Organischen» в сборнике—Grote, Hartmann, Heidebrock, Madelung «Das Weltbild der Naturwissenschaften», 1931; «Allgemeine Biologie. Ihre Aufgaben, ihr gegenwärtiger Stand und ihre Methode» в «Der Biologe», 1932; «Die methodologischen Grundlagen der Biologie» в «Erkenntnis», 1933.

будто рациональное познание мира явлений «до сих пор могло быть осуществлено в большом масштабе только в области физики и что пожалуй оно вообще только в ней и возможно». Одна только физика якобы представляет собой «науку о чистых закономерностях», чисто «номотетическую», «элементарную, всеобщую науку о мире явлений, которая должна быть противопоставлена всем остальным научным дисциплинам в качестве основы», тогда как все прочие отделы естествознания носят «идиографический» характер, иными словами: имеют дело с единичными, неповторяющимися явлениями, исключающими возможность установления законов. Здесь автор произвольно ставит знак равенства между понятиями: рациональное, физическое, вневременное и неиндивидуальное. Если бы эти понятия были синонимами, то не существовало бы вообще никакой рациональной науки, а вместе с тем и физики, так как и последняя имеет дело с явлениями, протекающими во времени, с индивидуальными связями, принимающими вид закона явлений лишь после их обобщения. Если же признать, что рациональное не тождественно с вневременным, физическим и неиндивидуальным, а, напротив, усвоить ту истину, что рациональное познание означает сведение явлений мира к общим объективным закономерностям этого же мира, тогда и в социологии, и в биологии, и в геологии, и в истории будет содержаться столько же рационального, сколько его содержится в физике. В явном противоречии со своим собственным тезисом, согласно которому физика является единственно рациональной наукой, Гартман стремится доказать, что и биологии не чужд рационализм, несмотря на то что мы будто бы «еще бесконечно далеки от номотетического, рационального понимания историзма биологических систем». Ложность выводов Гартмана покоится, во-первых, на смешении рационального, номотетического, закономерного с физическим[1], во-вторых, на сведении сущности биологии в целом, в первую очередь к «идиографическому»; в-третьих, на взгляде, согласно которому историческое познание включает в себя невозможность установления объективных закономерностей, следовательно якобы тождественно с познанием индивидуального, единичного, неповторяющегося, и, в-четвертых, на смешении абстрактного с абсолютным и иррациональным.

Все это глубоко ошибочно. Принцип закономерности господствует во всех областях человеческого знания, а там, где закономерности еще не вскрыты, они могут быть со временем вскрыты и будут вскрыты. Это в равной мере относится к социологии и космогонии, к биологии и геологии, к физике и психологии. Историчность и закономерность не являются антиподами, они представляют собой основу познания каждой науки, изучающей мир конкретной действительности, движущуюся материю в ее бесконечном многообразии. Что же касается «науки, основанной на сравнении и порядке» («Vergleichende Ordnungswissenschaft»), то физика является ею не в меньшей степени, чем биология, психология и политическая экономия.

С одной стороны, Гартман справедливо подчеркивает неразрывное единство сознания и бытия, т. е. защищает монизм, с другой же—раскалывает это единство на «иррациональную» вещь в себе и подлежащий каузальному анализу мир действительности, якобы разделенные непроходи-

[1] Подобно многим другим естествоиспытателям и Гартман является здесь жертвой особенно распространенного в настоящее время среди германских буржуазных ученых увлечения идеалистической философией, так называемой Фрейбург-Гейдельбергской школы Виндельбанда-Риккерта.

мой пропастью, т. е. становится д у а л и с т о м. То же самое встречаем мы у него и там, где он пытается обосновать «иррациональность» понятия историчности и жизни. Не перестающая путать всех идеалистов «вещь в себе», этот главный козырь агностицизма, по существу является не чем иным, как «сознанием мысли на основе голой абстракции» (Гегель), логическим пределом формального абстрагирования от конкретного в мире явлений, тем последним объективным понятием о бытии как таковом, которое обобщает конкретные аналитические и синтетические суждения об объектах мира и их связях до такого формально-логического предела, при котором «все кошки серы» и какое-либо суждение о бытии становится по существу невозможным. Попытка идеалистов, в том числе и Гартмана, оперировать «вещью в себе» как самостоятельной сущностью является поэтому сплошной бессмыслицей. «Вещь в себе» к а к о б ъ е к т с у ж д е н и я и п о з н а н и я приобретает значение в науке лишь постольку, поскольку она становится «в е щ ь ю д л я н а с», поскольку к ней применимы категории мышления, относящиеся к конкретному бытию (необходимость, закономерность, причинность и т. д.). Диалектическая логика требует, чтобы форма понятия не отрывалась от реального его содержания, а вещь в себе и явления рассматривались бы как объективное единство. Диалектический же м а т е р и а л и з м признает не только реальность, но и п о з н а в а е м о с т ь вещи в себе ч е р е з м и р я в л е н и й. Здесь уместно будет напомнить четкую постановку вопроса о вещи в себе последовательным материалистом Фридрихом Энгельсом, писавшим:

«Это утверждение, что мы не способны познать вещь в себе, во-первых, переходит из науки в область фантазии, во-вторых, ровно ничего не прибавляет к нашему научному познанию, ибо если мы не способны заниматься вещами, то они не существуют для нас, и, в-третьих, это—голая, никогда не применяющаяся фраза». И далее: «Но естествоиспытатели остерегаются применять фразу о вещи в себе в естествознании, позволяя ее себе только тогда, когда заглядывают в область философии. Это—лучшее доказательство того, как несерьезно они к ней относятся и какое ничтожное значение она имеет сама по себе. Если бы они относились к ней серьезно, то à quoi bon вообще изучать что-нибудь? С исторической точки зрения проблема эта может иметь известный смысл: мы можем познавать только при данных нашей эпохой условиях и постольку, п о с к о л ь к у э т и у с л о в и я п о з в о л я ю т». (Из фрагментов «Диалектика и естествознание».)

Подобно всем идеалистам Гартман не понимает, что наши категории познания суть осознанные человеческим интеллектом о б ъ е к т и в н ы е формы существования взаимодействий, связей и зависимостей в явлениях природы и общества и ч т о с а м и э т и к а т е г о р и и подчиняются законам диалектического изменения, проходят с в о и этапы исторического развития в связи с ростом человеческого познания и выявлением благодаря человеческой а к т и в н о с т и все н о в ы х сторон бытия. В процессе этого познания все время меняются соотношения между абсолютной и относительной истинами. Диалектика отчетливо выявляет «относительность всякого знания и абсолютное содержание в каждом шаге познания вперед» (Ленин). Эта эволюция наших суждений об абсолютном и относительном представляет собой этапы наших знаний о мире, об о п о с р е д с т в о в а н н о м б ы т и и.

Органическая природа представляет собой качественное единство и своеобразие в сравнении с миром неорганическим, из которого она возникла. Она имеет н о в ы е с п е ц и ф и ч е с к и е закономерности, возникшие и далее развившиеся с момента самопроизвольного зарождения

организмов. После перехода неорганизованной материи в организованную, т. е. после возникновения новой системы связей, организм уже больше не может быть понят при помощи о д н и х л и ш ь неорганических компонентов, его составляющих, как сумма или произведение неорганических слагаемых, как невозможно понять архитектуру Кремля из количества и совокупности качеств его кирпичей, движение небесных светил из законов атомистики или капитализм из совокупности потребностей отдельных капиталистов. Объяснить явления и связи в природе и обществе означает не что иное, как, опираясь на объективную материальность бытия, с в е с т и е д и н и ч н ы е я в л е н и я и е д и н и ч н ы е с в я з и к б о л е е о б щ и м, у ж е п о з н а н н ы м з а к о н о м е р н о с т я м, ч а с т н о е к о б щ е м у, а не «большого» к «малому», так как в процессе образования «большого», «сложного» при у с л о в и и е г о н е о д н о р о д н о с т и из «малого», «простого», самое «простое» явление претерпевает к а ч е с т в е н н ы е изменения, превращающие его в н о в о е, и н о е явление, чем оно было в состоянии самостоятельного «малого». Законы, управляющие строением, функциями и взаимными связями многоклеточных животных и растительных организмов, не только не могут быть «сведены» к законам атомной и молекулярной физики, но и не могут быть представлены в виде законов с о в о к у п н о с т и я в л е н и й о т д е л ь н ы х к л е т о к, ибо они вытекают из в з а и м о д е й с т в и я с п е ц и ф и ч е с к и х ч а с т е й и ц е л о г о, а не из наслоения, кумуляции частей. Законы биологии охватывают как законы частей, так и законы систем. Этим значение законов физики и химии для биологии отнюдь не умаляется. Этим лишь закрепляется основное право биолога требовать от всякого физика учета того факта, что все законы физики в о р г а н и з м е получают постольку иное содержание, поскольку они протекают в с в о е о б р а з н ы х условиях организма как такового, требующих знания б и о л о г и ч е с к и х закономерностей. Иными словами: одно дело—законы гидродинамики, другое же—законы кровообращения, не противоречащие первым, но и не исчерпывающиеся ими. Эта точка зрения качественной целостности в последнее время нашла себе интересную разработку в «синтезиологии» выдающегося немецкого анатома М. Гейденгайна и «структурной теории» («Gestalttheorie») берлинского психолога В. Келера, в последние годы—signum temporum!—превратившаяся однако в преимущественно идеалистическое направление. Взгляд о несводимости всех явлений к чисто количественным или даже качественным отношениям одной молекулярной или атомной физики в настоящее время завоевывает себе все большее признание со стороны целого ряда крупных биологов-материалистов. Согласно их воззрению тело и функции органов животных и растений суть не простое скопление атомов или элементарных «единиц жизни» или сумма элементарных отправлений, а качественный синтез структур и функций мельчайших, своеобразных образований (клеток, синцитиев и интерцеллюлярных субстанций), который так же немыслим без учета законов, относящихся к организму как целому, как немыслимо целое без учета законов целлюлярной морфологии и физиологии, в частности законов внутриклеточных зависимостей. Утверждение Гартмана, согласно которому общая биология «в первую очередь» есть «учение о жизни клеток», поэтому неверно, не говоря уже о том, что, во-первых, общая биология существовала уже до Шлейдена и Шванна, до появления учения о клетке (что ясно вытекает и из приведенного нами выше определения понятия «общая биология»), и дала ряд блестящих обобщений, и во-вторых, ни одному здраво-

мыслящему биологу и в голову не придет объяснять, например, процессы пищеварения или дыхания в целом у многоклеточных, или постепенную редукцию таза у сирен, или эндемизм австралийской фауны, или мимикрию бабочки Kallima, или вымирание динозавров в конце мелового периода, или появление человека в конце третичного периода, или перелет птиц и т. п. —ссылкой на какие-нибудь законы цитологии или протистологии. Даже в современной теории наследственности, где на поверхностный взгляд казалось бы все «выводится» из структурной цитологии (из хромосом, хромомер, генов), закономерности познаются лишь при учете также и специфических законов, относящихся к множествам (вариационная статистика и менделизм). Законы наследственности у многоклеточных суть законы не только цитологии, учения об «энергидах» или «элементарных организмах» (Брюкке), а с и н т е з законов, относящихся, с одной стороны, к структуре и функциям самих к л е т о к (гамет) м н о г о к л е т о ч н о г о о р г а н и з м а, с другой же—к с к р е щ и в а н и ю и и з м е н ч и в о с т и, т. е. к в з а и м о д е й с т в и ю к л е т о к (гамет) между собой и клеток (гамет) с соматическими клетками и физико-химической средой. Если вырвать из этого синтеза одну из этих трех областей с ее специфическими закономерностями, то немедленно рухнет все поистине замечательное здание современной генетики. Такую взаимозависимость легко установить во всех других областях не только биологии, но и всех дисциплин естествознания.

Ряд ценных диалектических мыслей Гартмана, содержащихся в главе о «Содержании и объеме общей биологии» и касающихся единства индукции и дедукции, взаимной связи мышления и опыта, необходимости построения гипотез, равноценности для науки экспериментального и сравнительного методов, отличительных признаков организма, динамического равновесия в живой системе, необратимости жизненных процессов и т. п., много теряет от перечисленных выше философских мудрствований автора. Невольно вспоминаются слова Г. В. Плеханова: «Но когда же натуралисты перестанут говорить метафизический вздор? Очевидно только тогда, когда изменятся те общественные отношения, под влиянием которых образованные классы боятся материализма как философской истины, совершенно несовместимой с их общественными интересами».

Наши возражения против кантианства, агностицизма и методологического эклектицизма Гартмана имеют целью предостеречь неискушенную в разборе идеалистических буржуазно-философских трактатов молодежь от слишком доверчивого отношения к теоретическим взглядам ученого, являющегося выдающимся специалистом в узкой области и в ней безусловно достойного полного доверия, и побудить наших студентов относиться к философии естествоиспытателей с сугубой настороженностью и критикой и больше задумываться самим над вопросами философии. Беспомощность Гартмана в области общей методологии естествознания отчетливо отражает ту внутреннюю двойственность, которую мы наблюдаем у современных буржуазных естествоиспытателей, не решающихся доводить свои стихийно материалистические взгляды по частным вопросам до их последовательного философского обобщения и часто у последней черты сворачивающих с многообещающего пути и убегающих в лагерь мистицизма и идеализма с целью найти там необходимое оружие для борьбы за спасение религии и реакционных традиций буржуазного строя. Так, в заключении речи Гартмана «Биология и философия» мы читаем: «Мы должны смиренно принять и р р а ц и о н а л ь н о е. Оно не относится к области науки, в нем находят свое проявление и свое обоснование другие области

культуры: метафизика и религия». В другом месте той же брошюры Гартман предостерегает естествоиспытателя от «недозволенного вторжения» в эти «закрытые для науки области». Это знакомый всем девиз еще придворной «науки» Гогенцоллернов с ее ultima ratio: Не сметь!—идеология, нашедшая себе яркое выражение в пресловутом изречении знаменитого берлинского физиолога Э. Дюбуа Реймона «Ignorabimus!» Истинная же наука на подобные реакционные притязания беспомощного агностицизма пресмыкающихся перед владыками капитала людей отвечает боевым кличем не менее знаменитого иенского дарвиниста Эрнста Геккеля, парировавшего дюбуа-реймоновский апофеоз «иррационального» лозунгом: Impavidi progrediamur!» (Бесстрашно идем вперед!).

Читатель, отдающий себе ясный отчет в указанных методологических недостатках предлагаемой книги и в классовой ограниченности ее автора в области философии, все же найдет в собственно биологической основной части настоящего курса такое изобилие интересного материала и ценных частных мыслей, какое он вряд ли найдет в других современных курсах общей биологии. К большим достоинствам «Общей биологии» Гартмана следует отнести также прозрачное и живое изложение сложных актуальных тем биологии. Помимо всего Гартман не ограничивается изложением общих достижений науки, но указывает также и на пробелы в наших конкретных знаниях, не впадая однако при этом в тот скептицизм и агностицизм, которые отличают его теорию познания, а развивая бодрый, оптимистический взгляд на будущее трактуемого им предмета.

Наш читатель далее с особым удовлетворением отметит внимательное и удачное использование Гартманом успехов биологии в нашем социалистическом отечестве, которым автор отводит подобающее их международному значению место. Так, Гартман подробно останавливается на выдающихся работах таких исследователей, как Павлов, Гурвич, Левитский, Кольцов, С. Навашин, Омелянский, Роскин и др.

В заключение необходимо подчеркнуть, что хотя книга Гартмана и стоит на высоте современных достижений биологии в трактуемых им вопросах, прогресс в отдельных областях происходит столь быстро, что некоторые части оказываются уже несколько устарелыми. Достаточно указать например на отсутствие описания замечательного метода американского цитолога Пейнтера, доказавшего путем микроскопического анализа строения покоящихся ядер клеток слюнных желез плодовой мушки Drosophila дискретную структуру хромосом, выявляющую четкую обособленность отдельных окрашивающихся участков хромосом, чередующихся с неокрашенными дисками и полное соответствие отдельных дисков (или участков) в парах конъюгирующих хромосом, благодаря чему прежние косвенные заключения о тех структурных интрахромосомальных изменениях, которые происходят при кроссинговере, нехватке, транслокации и т. п., а также составление генетической карты хромосом становятся на прочную базу в и з у а л ь н о г о обоснования.

Можно надеяться, что в деле углубления преподавания биологии в наших высших учебных заведениях труд Гартмана сыграет положительную роль. Он является серьезным введением в ту область знания, в которой в настоящее время научное творчество приняло грандиозный размах и в которой происходят особенно ожесточенные сражения между приверженцами старых, отмирающих принципов и знаменосцами новых начал диалектико-материалистического познания природы: в н а у к у о ж и з н и.

Макс Левин

ПРЕДИСЛОВИЕ АВТОРА К ПЕРВОМУ ИЗДАНИЮ

Книга, первая часть которой здесь предлагается читателю, составилась из курса лекций, читанных мной в течение нескольких лет в Берлинском университете. Она должна служить введением к общим проблемам и основам учения о жизни. Мнения биологов относительно содержания и границ общей биологии всегда будут расходиться. Во введении я подробно рассмотрел и разъяснил, как я понимаю эту задачу. Она требует, чтобы одинаково принимались во внимание выводы биологических дисциплин морфологического и эмбриолого-физиологического характера, равно как и чисто физиологические исследования; теоретические выводы науки о растениях так же важны, как и результаты изучения животных. В имевшихся до сих пор сводках по общей биологии не было одновременного сопоставления морфологических и физиологических, ботанических и зоологических данных, и в этом я вижу оправдание появления этой книги. Так как она должна служить только введением, но отнюдь не учебником, необходимо было ограничить и отобрать определенный материал. И здесь я из соображений дидактического характера счел за лучшее в спорных вопросах, не колеблясь, выдвигать вперед взгляды, казавшиеся мне правильными, не приводя вовсе или лишь слегка упоминая противоположные. Будущие исследования покажут конечно, верна ли моя точка зрения.

Я предоставляю критике решить, насколько мне удалось объединить в одну однородную и цельную картину наших познаний о жизни громадный материал разнообразных биологических дисциплин, который пришлось проработать и критически пересмотреть. Во многих областях мне недоставало собственного научного опыта, и здесь я должен был ограничиться только литературной обработкой. Этот недостаток я очень сильно чувствовал во время работы, и меня нередко охватывали тяжелые сомнения, хватит ли у меня сил для поставленной себе задачи. Я прекрасно сознаю, что мое изложение не только может, но и должно быть улучшено, и прошу товарищей-специалистов указать мне на недостатки, важные пробелы и желательные исправления. Всякое такое указание я приму с благодарностью.

При собирании и просмотре материала я прибегал обычно к оригинальным работам. Однако не могу не упомянуть с благодарностью о своих предшественниках; я неоднократно пользовался составленными ими сводками отдельных областей биологии.

Книга снабжена большим количеством новых рисунков, сделанных Беларом. При чтении корректур помогали мне Иоллос, Белар и моя жена; всем им, а также издателю Густаву Фишеру, который, идя навстречу моим желаниям, позаботился о прекрасной внешности книги, я считаю долгом выразить свою благодарность.

Неаполь, ноябрь, 1924 *Макс Гартман*

ПРЕДИСЛОВИЕ АВТОРА КО ВТОРОМУ ИЗДАНИЮ

План этой книги, появляющейся во втором издании, остается неизмененным. Экологические явления и на этот раз не введены мной в изложение общей биологии. Вновь прибавлены только главы о восприятии образа и множественных аллелях. Однако почти ни один отдел нового издания не остался без бо́льших или меньших изменений, потребовавшихся вследствие сделанных за это время успехов в биологических науках. Наибольшим изменениям и расширению подверглись главы: «Движение амеб» и «Движение мышц», «Дыхание», «Наследственность», «Физиология развития» и «Тропизмы». Совершенно заново написана глава о поле. Разбросанные раньше по разным местам данные по исследованию пола сведены таким образом в единое целое. Число иллюстраций увеличено почти на 100. Несмотря на значительное увеличение рисунков и текста размер книги сравнительно с первым изданием увеличился только на 36 страниц благодаря тому, что другие рисунки были выпущены и сделаны сокращения, особенно в морфолого-цитологической части.

Выражаю свою благодарность коллегам Гольтфретеру и Герстадиусу за предоставление неизданных новых рисунков и опытных данных. Благодарю Ф. Гросса за помощь при чтении корректур. Приношу мою благодарность издателю Густаву Фишеру за внимательное отношение к выраженным мною пожеланиям при втором издании этой книги.

Гоф Таннек, Аллгеу,
сентябрь 1933

Макс Гартман

ОГЛАВЛЕНИЕ

Предисловие к русскому изданию . . . . . V—XIV
Предисловие автора к первому изданию 1
Предисловие автора ко второму изданию 2

Введение

А. Предварительные замечания 11
Б. Место биологии в системе естественных наук 12
В. Методология биологических наук 14
Г. Содержание и объем общей биологии 20

ГЛАВА I

Клетка—основной элемент жизни

А. Введение. Клетка и энергида 27
Б. Химические свойства клетки 34
1. Химические элементы клетки 35
2. Химические соединения клетки 35
а) Белки 37
б) Углеводы 39
в) Жиры 40
г) Вода и соли 41
В. Физические свойства протоплазмы 41
1. Удельный вес 42
2. Аггрегатное состояние 42
3. Коллоидный характер 48
4. Осмотические свойства 54
Г. Морфология клетки 58
1. Форма и величина клетки 58
2. Цитоплазма 59
а) Клеточная оболочка. Экто- и эндоплазма. Вакуоли и клеточный сок 59
б) Тонкая структура протоплазмы 62
3. Ядро 72
а) Структурный анализ ядер 73
б) Главные типы покоящихся ядер 79
в) Безъядерные клетки 82
г) Хромидии 84
4. Хроматофоры 86
5. Центросома 88

ГЛАВА II

Статика

А. Наружные статические органеллы 92
1. Пеликула 92
2. Раковины и клеточные стенки 95
Б. Внутренние статические органеллы 102
В. Статика сложных многоклеточных систем 113

ГЛАВА III

Динамика

А. Сократительные движения 120
1. Движения посредством псевдоподий (движение протоплазмы) 120
а) Феноменология движений псевдоподий 120
б) Теория движения псевдоподий 132
2. Движение посредством ундулиподий, мерцательное движение 136
а) Строение, статика и происхождение ресничек 136
б) Мерцательное движение и внешняя механика его 152
в) Теория мерцательного движения 163
3. Движение мышц 164
а) Мионемы 165
б) Гладкая мышечная клетка 172
в) Поперечнополосатая мышечная клетка 178
α) Строение поперечнополосатой мышечной клетки 178
β) Процессы сокращения 183
γ) Химические и энергетические процессы при сокращении мышц . . 188
δ) Теория мышечного сокращения 191
Б. Непрямые движения 192
1. Движение скольжения с выделением слизи 192
2. Движение посредством изменения удельного веса 195
3. Движение посредством изменения тургора 196
В. Процессы движения многоклеточных животных 197

ГЛАВА IV

Обмен веществ

А. Принятие вещества 203
1. Принятие вещества посредством осмоса 204
2. Принятие твердых пищевых веществ 206
Б. Пластический обмен веществ 211
1. Усвоение минеральных составных частей 211
2. Усвоение углерода посредством лучистой энергии аутотрофными растениями. Фотосинтез 214
а) Методика 215
б) Хроматофоры и хлорофилл 217
в) Углекислота. Коэффициент ассимиляции 218
г) Продукты ассимиляции 219
д) Температура 220
е) Свет 221
ж) Процесс и теория ассимиляции углекислоты 223
з) Коэффициент использования 227
3. Ассимиляция углекислоты без света и хлорофилла. Хемосинтез . . . 227
4. Ассимиляция азота аутотрофными растениями 232
а) Ассимиляция почвенного азота зелеными растениями 232
б) Ассимиляция азота воздуха бобовыми 233
в) Ассимиляция азота воздуха почвенными бактериями 235
5. Ассимиляция у гетеротрофных растений и животных 236
В. Энергетический обмен веществ 243
1. Дыхание 244
2. Брожение 250
Г. Сложные процессы обмена веществ в многоклеточных организмах 254

ГЛАВА V

Смена формы

А. Размножение 259
1. Деление ядра и клетки как основной процесс размножения 260
а) Деление ядра 260
1) Митоз 261
α) Ход митоза 261
β) Хромосомы 273
γ) Ахроматиновые структуры деления 287

2) Амитоз . . . 296
3) Множественное деление ядра. Полиэнергидные ядра . . . 298
б) Деление клетки . . . 299
2. Явления размножения . . . 302
а) Цитогония . . . 304
1) Агамогония . . . 304
α) Деление надвое . . . 304
β) Множественное деление . . . 309
2) Гамогония и половое размножение . . . 317
3) Партеногенез . . . 328
б) Вегетативное размножение . . . 331
в) Чередование поколений . . . 336
1) Первичное чередование поколений . . . 338
α) Гомологичное чередование поколений . . . 338
β) Антитетичное чередование поколений . . . 339
2) Вторичное чередование поколений . . . 347
α) Метагенез . . . 347
β) Гетерогония . . . 349
3. Физиология и теория размножения . . . 350
а) Физиология деления клетки надвое . . . 351
1) Каузальный анализ деления ядра и клетки. Искусственный партеногенез . . . 352
2) Механизм деления ядра и клетки . . . 368
б) Физиологические условия разных способов размножения, в особенности при циклическом размножении . . . 376
в) Старость, смерть и размножение . . . 391
Б. Оплодотворение и пол . . . 395
1. Процессы оплодотворения . . . 395
а) Оплодотворение яйца у Metazoa . . . 396
б) Процессы оплодотворения у простейших и растений . . . 406
1) Гаметогамия (копуляция) . . . 407
α) Гологамия . . . 407
β) Мерогамия . . . 414
γ) Оогамия у растений . . . 421
2) Гаметангиогамия . . . 424
3) Конъюгация . . . 427
4) Соматогамия . . . 434
5) Аутомиктические процессы оплодотворения . . . 437
α) Педогамия . . . 439
β) Аутогамия . . . 441
γ) Партеногамия . . . 442
в) Неполное оплодотворение (мероспермия и мерогония) . . . 443
2. Основные черты процессов оплодотворения . . . 447
а) Редукция . . . 449
б) Гаметы и их биполярное половое различие . . . 465
3. Определение пола и теория пола . . . 473
а) Фенотипическое определение пола . . . 474
1) Гаплофенотипическое определение пола . . . —
2) Диплофенотипическое определение пола . . . 476
б) Генотипическое определение пола . . . 485
1) Гаплогенотипическое определение пола . . . 485
2) Диплогенотипическое определение пола . . . 493
α) Половые хромосомы . . . 495
β) Локализация и теория действия половых генов . . . 503
4. Физиология и теория оплодотворения . . . 513
а) Амфимиксис . . . 513
б) Гипотеза омоложения . . . 514
в) Гипотеза пола . . . 517
В. Наследственность . . . 520
1. Изменчивость (модификации) . . . 521
а) Модификации . . . 521
б) Чистые линии (клоны) . . . 525
в) Длительные модификации . . . 528
2. Гибридизация . . . 530
а) Элементарная менделеевская наследственность . . . 530
1) Моногибриды . . . 530

2) Доминирование . . . 534
3) Дигибриды . . . 536
4) Новообразования как результат скрещивания . . . 538
5) Полимерия (множественные факторы) . . . 539
6) Законы Менделя . . . 540
б) Хромосомная теория менделевской наследственности . . . 540
в) Экспериментальные подтверждения хромосомной теории . . . 544
1) Наследственность у гаплоидных форм . . . —
2) Сцепленная с полом наследственность . . . 547
3) Сцепление . . . 551
α) Абсолютное сцепление . . . 551
β) Обмен факторами (кроссинговер) . . . 553
4) Множественный аллеломорфизм . . . 561
3. Мутации . . . 562
а) Геномутации . . . 562
б) Хромосомные мутации . . . 565
4. Неменделевская наследственность . . . 570
Г. Физиология развития . . . 572
1. Проблема детерминации . . . 574
а) Основные явления в процессе эмбрионального развития многоклеточных . . . 574
б) Постановка проблемы и основные понятия . . . 580
в) Каузальный анализ проблемы . . . 582
1) Регуляционные яйца . . . 582
2) Мозаичные яйца . . . 599
3) Что является причиной детерминирования—неравнонаследственное деление ядра или дифференцировка плазмы . . . 607
4) Выводы . . . 610
2. Внешние факторы развития . . . 611
3. Внутренние факторы развития . . . 615
а) «Формативные раздражения» как факторы развития . . . 615
б) Гормоны как факторы развития . . . 616
1) Гармозоны . . . 617
2) Половые гормоны . . . 619
Д. Видообразование и эволюция . . . 624
1. Теория эволюции . . . 626
2. Физиология видообразования . . . 628
а) Ламаркизм . . . 628
б) Дарвинизм (селекционная теория) . . . 630

ГЛАВА VI

Явления раздражения

А. Явления раздражения у растений и простейших . . . 634
1. Тропизмы . . . 635
а) Феноменология фото- и геотропизма . . . 635
б) Закон количества раздражения . . . 638
в) Источник и восприятие раздражения . . . 639
г) Проведение раздражения . . . 642
д) Теория тропизмов. Теории Блаау и Вента . . . 646
2. Настии . . . 650
3. Таксисы . . . 652
а) Феноменология таксических реакций . . . 653
1) Фоботаксис . . . 653
2) Топотаксис . . . 656
б) Физиология и теория таксисов . . . 658
1) Закон Вебера . . . 658
2) Источник раздражения, его восприятие и проведение . . . 659
3) Теория таксисов . . . 660
Б. Явления раздражения у животных . . . 661
1. Рецепторы (органы чувств) . . . 661
а) Строение рецепторов . . . 662
б) Физиология рецепторов . . . 667
1) Общие замечания относительно раздражений и ощущений . . . 669
2) Анализ восприятия света . . . 671

2. Нервная система 677
а) Строение нервной системы 678
1) Элементы нервной системы (нейроны) 678
2) Типы нервной системы 683
б) Физиология нервной системы 688
1) Возбуждение и проведение возбуждения в нервных волокнах . . 689
2) Возбуждение и его проведение в центральном органе (рефлекторная дуга) 694
3. Рефлексы 697
а) Безусловные рефлексы 697
б) Условные рефлексы 699
в) Восприятие образа 701

Указатель литературы 704

Предметный указатель 729

Указатель латинских названий 740

ОБЩАЯ БИОЛОГИЯ

ВВЕДЕНИЕ

А. Предварительные замечания.
Б. Место биологии в системе естественных наук.
В. Методология биологических наук.
Г. Содержание и объем общей биологии.

А. ПРЕДВАРИТЕЛЬНЫЕ ЗАМЕЧАНИЯ

> В глубь природы проникают наблюдение и расчленение явлений, и нельзя знать, куда они могут привести со временем. Кант, Критика чистого разума.

Эти полные надежды оптимистические слова мы ставим эпиграфом нашего изложения. Они будут лейтмотивом, проходящим через эти лекции. Ссылаясь на слова великого критика, мы тем самым показываем, как мало ценим мы слепой догматический оптимизм, к сожалению столь распространенный в биологической литературе, особенно популярной. Слишком часто приходится видеть, как легковесные гипотетические воззрения служат в этих произведениях не только исходной точкой чересчур далеко заходящих биологических теорий, но даже основой мировоззрения. Пусть имя Канта будет залогом того, что даже в самых смелых выводах мы будем ясно сознавать пределы, основания и применимость сказанного нами. Но, избегая слепого оптимизма, не будем впадать и в бесплодный скептицизм. Правда, критическое чутье заставляет нас отдавать себе ясный отчет в недостатках и пробелах нашего знания в самых разнообразных областях биологии, но то же критическое чутье заставляет нас провидеть возможность этого знания в будущем и вселяет в нас полную уверенность в прогрессе познания. Невозможно действительно предвидеть, как далеко оно может пойти со временем.

Биология, биологические выводы и понятия играют в современной умственной жизни исключительную роль. Едва ли есть хотя одна область не только среди естественных, но и среди гуманитарных наук, не проникнутая биологической мыслью и не оперирующая биологическими понятиями. Гуманитарные науки—история, социология, политическая экономия и даже «царица наук»—философия, в прежние времена стремившаяся опереться и опиравшаяся на физические науки,—находятся теперь настолько под влиянием биологического мышления, что Риккерт имел полное право говорить о «модном, биологическом течении» в философии.

При таком положении вещей интересно исследовать причины, благодаря которым биология стала играть такую роль в современной умственной жизни. Внешним толчком для этого послужил пожалуй победный ход эволюционной идеи, путь которой был проложен создавшими целую эпоху

творениями Дарвина. Однако по существу причина лежит в многосторонности и многообразии биологии, которая как отдельная наука возникла впервые в прошлом столетии. Если рассматривать биологию с точки зрения ее фактического и логического содержания, с точки зрения ее методов, то поражает следующее обстоятельство: биология руководствуется одновременно двумя родами принципов—теми, которые исключительно применяются или обычно господствуют в других естественных науках, и теми принципами и методами, которые применяются в гуманитарных науках—истории и психологии. Ввиду такой многосторонности нам кажется более логичным сначала рассмотреть положение биологии в системе естественных наук и разобрать ее методологические основы. Такое изложение даст нам возможность одновременно точнее установить фактическое и логическое содержание общей биологии, что мы и сделаем в следующем отделе. Следующую главу введения, посвященную основам теории познания, т. е. теоретико-познавательному обоснованию биологии, мы из дидактических соображений перенесем в конец книги: читатель, переходя к этим основам теории познания, будет уже знаком с выводами и проблемами общей биологии, их обработкой и оценкой. На первый взгляд может показаться, что в книге, посвященной специальной естественной науке, хотя бы и общей биологии, такой разбор будет излишним. Однако биологические проблемы слишком многосторонни, они захватывают и области других наук, например психологии. Это вызывает необходимость разобраться в философских и теоретико-познавательных основах этих проблем, тем более, что философствовавшие натуралисты или философы с естественно-научной подготовкой часто пользовались для своих целей выводами биологии. Как это ни парадоксально, но самые противоположные философские воззрения, как материализм Геккеля и Спенсера, позитивизм Эрнста Маха и Ферворна и идеализм Георга Зиммеля и Анри Бергсона, формализм Шелера,—все одинаково основываются на выводах биологии.

Мы не можем уклониться от такого теоретико-познавательного разбора именно потому, что человек, с одной стороны,—познающий субъект, творящий и создающий всякую науку, а с другой стороны, он как часть природы служит сам объектом биологической науки. И биолог, и приступающий к изучению биологии должны сознавать, что приобретение научно-биологического опыта и познания предполагает логические закономерности, что для исследования природы требуется не только наблюдать, но и мыслить.

Б. МЕСТО БИОЛОГИИ В СИСТЕМЕ ЕСТЕСТВЕННЫХ НАУК

Естественные науки обычно делят на точные, или объяснительные,—физические науки и химию,—и на описательные—минералогию, кристаллографию, зоологию, ботанику и т. д. Такое деление недостаточно и ни в каком случае не может быть оправдано фактическим и логическим содержанием отдельных естественно-научных дисциплин. Строго говоря, вообще нет ни одной чисто описательной естественной науки. Цель всех естественных наук в сущности не только описание, приведение в порядок и каталогизация, но и рационализация мира явлений. Подобная рационализация до сих пор была возможна в большей мере только в физике, и может быть вообще только здесь она и возможна. Физика занимается процессами в мире и стремится привести эти процессы в систему логических законов, которые до

известной степени стоят вне времени и не индивидуальны. Предметом физики служат не отдельные, находящиеся в пространстве и времени естественные тела и все, что случается с такими определенными телами в определенные моменты, но, напротив, процессы, происходящие во всякое время и во всяком месте при данных условиях. Таким образом физика есть чистая наука о законах, которая каузально сводит процессы отдельных тел на динамические процессы сил. Строго говоря, только одна физика имеет тот чисто «номотетический» в смысле Виндельбанда характер, который он однако приписывал всем естественным наукам, противопоставляя их описывающим отдельные явления «идиографическим»— общественным и гуманитарным наукам. В этом смысле физика есть элементарная, общая для всего мира явлений наука, которую можно противопоставить всем прочим естественно-научным дисциплинам как основную дисциплину. Все же остальные естественные науки вместе можно назвать «идиографическими», или систематическими, так как не только гуманитарные науки имеют этот идиографический характер, как думали Виндельбанд и Риккерт, но, как это уже заметил Дриш, он присущ также всем остальным естественным наукам, кроме физики. Задача этих наук—«дать полное и исчерпывающее описание отдельного более или менее преходящего состояния неповторяемой и ограниченной во времени действительности». Но все эти науки имеют еще и другие признаки. Они не только имеют дело с индивидуальными телами; они должны еще привести в порядок и уложить в систему эти индивидуальные естественные тела. Так, химия может также назваться наукой о законах лишь постольку, поскольку она имеет физическое содержание. С другой стороны, самый выдающийся признак химии—это ее идиографически-систематический характер. Химия—наука классифицирующая, исходящая из относительно постоянных систем тел, приведенных в одну известную систему, которая также в сущности обладает чисто рациональным характером.

Рациональный характер отдельных идиографических естественных наук в различных дисциплинах чрезвычайно различен. В биологических науках он едва заметен. Рациональная классификация проведена всего шире в химии. Выводы современной атомистической теории, вызвавшие переворот в этой науке, породили взгляд, что эта рациональная идиографическая система, которой всегда вследствие этой идиографичности внутренне присуща некоторая иррациональность, может быть преобразована в рациональную динамику. Системы индивидуальных тел (атомы) выражены уже новой атомной физикой в динамической форме (т. е. чисто номотетически). И в кристаллографии мы имеем блестящий пример рациональной систематики, которая получила свою прочную номотетическую основу благодаря открывшему новые горизонты методу исследования кристаллических структур, введенному Лауэ.

Напротив, биология еще очень далека от рациональной системы. Биологические классификационные системы глубоко отличаются от прочих естественно-научных систем и от других описательных наук, как минералогия, химия, кристаллография, резко выраженной исторической чертой. Химия, минералогия и кристаллография также имеют дело с индивидуальными телами, которые однако как правило могут быть построены и разрушены в любое время. Химик и кристаллограф сами могут приготовить объекты их исследования в лаборатории. Биолог этого не может. Его объекты при всей их изменчивости, при всех переменах состояний, которые в них наступают, имеют более резко выраженный, устойчивый во времени характер сравнительно с объектами

химии и кристаллографии именно потому, что биологические тела вполне обусловлены исторически, происходя всегда только из тел того же вида. Конечно есть и другие естественные науки, заключающие в себе исторические моменты. Достаточно вспомнить о геологии и астрономии. Но именно эти науки могут служить примером того, как историческое сводится к номотетическому, тогда как в биологии несмотря на великую и плодотворную попытку Дарвина мы еще абсолютно далеки от номотетического и рационального понимания историзма биологической системы.

Хотя биологические науки, с одной стороны, являются типичными идиографическими, и именно идиографически-историческими науками, тем не менее номотетический отпечаток выражен в них сильнее, чем в большинстве неорганических естественных наук. Тела в минералогии и химии большей частью представляют нечто постоянное, между тем как в биологических системах происходят разительные и постоянные перемены. Кажущееся постоянство строения органического естественного тела возможно и сохраняется только благодаря непрерывно пронизывающему его и ни на мгновенье не прекращающемуся потоку обмена веществ и сил. Поэтому понятно, что в истории биологических наук очень рано возникает номотетическое направление исследования—физиологическое изучение обмена веществ и сил.

Но номотетическое направление в новейшее время распространяется и на те области биологии, которые раньше разрабатывались исключительно идиографически и систематически, т. е. на морфологию, учение о форме и смене формы. Эти области стали рассматриваться с каузальной точки зрения благодаря планомерному применению каузально-аналитических и экспериментальных методов (об этом см. следующую главу) к проблеме формы и ее изменений,—методов, введенных В. Ру для животных. Биологические науки не ограничиваются более приведением в систему и классификацией многообразных живых существ и их частей при помощи сравнительного наблюдения их, но начинают устанавливать причинные закономерности, обусловливающие формы и их смену.

Таким образом мы можем сделать вывод, что биология есть номотетическая наука, поскольку она старается свести к физическим закономерностям стационарные процессы в их резко индивидуализированных формах и причинно анализировать широкий круг процессов смены формы. В то же время биология—систематическая, классифицирующая наука, пытающаяся привести в упорядоченную систему огромное разнообразие индивидуальных органических форм. Но в противоположность химии и кристаллографии, имеющих чисто рациональный или преимущественно рациональный характер, система биологии прежде всего обусловлена исторически. Итак, биология есть, с одной стороны, номотетическая наука о законах, с другой стороны, сравнительная, классифицирующая, идиографическая, историческая наука.

В. МЕТОДОЛОГИЯ БИОЛОГИЧЕСКИХ НАУК

Наше рассуждение о месте, которое занимает биология среди наук и в частности в системе естественных наук, показывает нам, насколько разнообразны принципы биологических наук в противоположность некоторым другим естественно-научным дисциплинам. При этом возникает вопрос: каковы же логические основания этих различных научных направлений в биологии, существуют ли эти направления параллельно как

равноценные источники познания или же в научной работе одному из них принадлежит только подготовительная роль и оно с течением времени должно замениться другим направлением, являющимся таким образом более ценным источником познания?

Научное познание обусловливается, вообще говоря, двумя видами суждений: и н д у к ц и е й и д е д у к ц и е й. Но хотя науки до известной степени делились и могут делиться на индуктивные и дедуктивные, однако в живой научной работе, в особенности в работе над естественными науками, оба метода постоянно и теснейшим образом переплетаются друг с другом. И геометрия вовсе не чисто дедуктивная наука и так называемые индуктивные естественные науки совершенно нельзя считать чисто индуктивными,— напротив, чем дальше идет вперед естественно-научная дисциплина, чем большую степень точности она приобретает, тем больше растет в ней значение дедукции, становящейся необходимым звеном в научной работе. Смотря по тому, насколько введено это дедуктивное звено в вывод, различают два разных вида индукции: ч и с т у ю, или о б о б щ а ю щ у ю, и т о ч н у ю и н д у к ц и ю (М. Баух). Последняя представляет собственно и н д у к т и в н ы й или а н а л и т и ч е с к и й м е т о д. Первая — индукция Аристотеля (и Бэкона), последняя—Галилея.

Обе эти индукции служат логической основой двух главных биологических методов исследования, так называемого с р а в н и т е л ь н о г о и э к с п е р и м е н т а л ь н о г о. Экспериментальным методом ведутся именно номотетические исследования. Пользуясь сравнительным методом, приходится чаще устанавливать не закономерности (что является его конечной целью), а определенные групповые связи, классификационно-систематические порядковые типы (сравнительная морфология, систематика). В новейшее время, после расцвета экспериментальной морфологии, между последователями обоих направлений возникают горячие споры— занятие в высшей степени праздное, так как оба направления представляют одинаково важные и необходимые принципы исследования в биологии, и, как это мы увидим при дальнейшей обработке различных проблем, ни одно не может обойтись без другого. Мы не будем вникать в этот спор. Наша задача—только разъяснить логические основания обоих методов.

Ч и с т а я, или о б о б щ а ю щ а я, и н д у к ц и я прежде всего только упорядочивает, ничего не говоря о закономерности и необходимости установленного ею порядка. Она стремится выделить сходства и различия между различными телами и сводит различные целые тела (систематика) или их части (сравнительная анатомия) в систему общих понятий. Так например по существованию наружного хитинового скелета и трех пар членистых ножек у животных мы заключаем о принадлежности последних к классу насекомых, или Hexapoda, а из того факта, что колющий хоботок комара состоит из известного числа отдельных элементов, соответствующих четырем парам ротовых придатков (мандибулы, 1 и 2 максиллы, нижняя губа) прочих насекомых, выводим гомологию этих элементов колющего хоботка с ротовыми придатками прочих насекомых.

Но биолог пользуется обобщающей индукцией и сравнительным методом не только для научной систематики и сравнительной морфологии; он пользуется ею также и при изучении физиологических явлений, процессов, происходящих в живых существах. И для п о з н а в а т е л ь н о г о о б о з н а ч е н и я («Kennzeichnung»—этот удачный термин предложен Унгерером), для познания и выявления существенного, существенных черт разных групп физиологических процессов биолог должен работать непрерывно с об-

общающей индукцией. Таким образом например только сравнение столь разнообразных процессов оплодотворения низших организмов (простейших, водорослей и грибов) привело к познанию существенных черт процесса оплодотворения, к правильному обозначению их и сообразно этому наконец к правильной постановке собственно физиологической проблемы и объяснению данных процессов и явлений. То же самое относится ко всем физиологическим процессам органического мира.

Но обобщающая индукция дает еще больше. Она ведет не только к правильным обозначениям и классификациям, но ее обобщающая синтетическая функция может привести и к более общим, более или менее обобщающим теориям (например эволюционной теории) и в отдельных случаях может привести даже к объяснению действительных закономерностей, хотя она и не может точно доказать объяснений, полученных непосредственно от нее.

Таким образом уже чистая индукция приводит к общим понятиям, выражающим известную закономерность. Но с подведением под общие понятия в чистую индукцию входит дедуктивный момент. Делать заключения от частного к общему было бы невозможно, если бы индукция не предполагала наперед общее, общую внутреннюю закономерность. Это распространение и обобщение не выводится и вообще невыводимо и недоказуемо: оно основано на «допущении упорядоченности природной действительности (Унгерер), на допущении «единообразия явлений природы» (Д. Ст. Милль). Это, как сказал Гельмгольц, есть «допущение постижимости природы» или «логическая познаваемость природы», как выразился Ф. Браун. Совершенно справедливо говорит Бр. Баух: «Индукция не только ведет к общему, но она, как и дедукция, делает общее своей логической предпосылкой. Эту логическую предпосылку общего можно назвать дедуктивным моментом в индукции». Индукция находит свое основание в предполагаемой общей закономерности, приложимой не только к неорганическому миру, но охватывающей также и живые существа. Индукция может перейти к общему признаку, так как именно в понятии, подводящем под общее, содержится посредствующая общая связь между конкретными фактами. «Но только из конкретных фактов можно с уверенностью выводить заключения о действительности общего признака. Уверенность приобретает тем большее научное значение, чем более она основывается на фактах».

Но несмотря на это обобщающая индукция в большинстве случаев не может дать настоящего объяснения. Однако при ее помощи можно сделать выводы, обладающие наибольшей вероятностью, ибо в силу всего ей присущего дедуктивного момента индукция позволяет иногда делать заключения о прямой причинной связи. Так сложную систему можно в иных случаях чисто сравнительным методом каузально свести к более простой системе, познавая посредством сравнения ее строение и ее состав из одинаковых или различных более простых систем или элементов. Приведем конкретный пример. У животных с характерной плотоядной челюстью короткий кишечник, с растительноядной—длинный. Из этого сравнительного наблюдения заключили о причинной связи этих двух органов и поставили в связь их развитие с родом питания. Но посредством обобщающей индукции доказать это было нельзя и только позднейшие опыты на лягушках доказали правильность этого заключения, так как, питая лягушек мясом, удалось искусственно вызвать развитие у них короткого кишечника и, питая растительной пищей,—длинного. И хотя сравнительный метод на

основании каузального или телеологического соединения понятий, полученных при его посредстве, стремится не только к упорядочению, но одновременно и к установлению закономерностей, как правило он не может строго обосновывать последние и потому ведет прежде всего к правильному о б о з н а ч е н и ю познанных явлений и процессов и к правильной постановке проблемы. Доказательства и проверки полученного сравнительным методом гипотетического возможного объяснения этим методом получить нельзя, потому что вывести индуктивное заключение из всех отдельных случаев невозможно, а возможно вывести только статистические правила большой вероятности,—правила, представляющие выражение скрытых в них законов или комплексов их. А. Риль высказывает эту мысль в несколько преувеличенной форме, но в некотором отношении очень удачно следующим образом: «Индукция может только суммировать отдельные случаи и охватить их в определенном обобщении. Такое эмпирическое обобщение, как мы знаем, никоим образом не приводит к познанию природы случаев». «Самое большее, оно дает эмпирическое правило, служащее материалом для объяснения, к которому мы стремимся, но не может дать самого объяснения».

Успехи современного естествознания в последние столетия были бы во всяком случае невозможны на основе одной обобщающей индукции. Великая заслуга Галилея заключается в том, что он ввел планомерный эксперимент и открыл благодаря этому новый вид индукции, которая, приводя с неизбежной логической необходимостью к причинному познанию, в то же время оказалась в высшей степени эвристически плодотворна для движения науки вперед. Он (а не Бэкон, дилетант, которому несправедливо приписывают введение индуктивного метода) должен поэтому считаться основателем нового естествознания. А. Риль так коротко и ясно представил характер и значение т о ч н о й и н д у к ц и и в своей статье о логике и теории познания (см. статью его «Systematische Philosophie» в издании «Kultur der Gegenwart»), что мы не можем сделать ничего лучшего, как повторить здесь дословно его выводы. «Галилей поставил анализ отдельного случая на место сравнения многих или всех случаев того же рода, поставил анализ на место абстракции. Правильность этого метода станет ясна, как только мы примем во внимание, что уже каждый отдельный процесс в природе, взятый сам по себе, должен протекать по собственному закону. Открытие этого закона в одном случае приносит с собой понимание всех случаев того же рода, и обобщение здесь есть следствие познания, а не наоборот,—познание есть следствие обобщения. Таким образом был найден новый вид понятия—понятие закона, и научное познание поставило себе новую задачу».

«Правда, и в древности применялся аналитический метод. По всей вероятности его открыл Платон при попытке разрешить некоторые геометрические задачи. В своем применении к проблемам чистой философии этот метод называется „гипотетическим разбором понятий", как его впервые назвал кажется Целлер, ссылаясь на слова Платона. При этом разборе предположение, введенное для решения задачи, проверяется посредством развития следствий из этого предположения и сравнения этих следствий с данными или признанными положениями. Таким образом подводящей дедукции силлогизма противопоставляется здесь конструирующая, и совершенно ясно, что именно она обусловливает прогресс познания».

«Метод Галилея заключает в себе метод Платона. Галилей прибавляет только одну существенную составную часть: эксперимент. Платон проверяет теоретические или выраженные в понятиях следствия своих предпо-

ложений снова на понятиях; он останавливается в области исследования понятий и чистой математики. Галилей, исходящий из опыта чувств, применяет к явлениям природы свой аналитический метод—«metodo risolutivo», который он называет путем открытий, и проверяет следствие своего предположения теми фактами, которые дает ему эксперимент. Однако следует заметить, что эти факты впервые собирались под руководством теории, которую они должны были проверять. И как опыт подтверждает теорию, так теория расширяет опыт.История открытия и доказательства законов свободного падения тел навсегда останется образцом нового метода. Эта история имеет особенное значение для изучения и дальнейшего развития логики, так как Галилей совершенно сознательно владел своим методом. Из наблюдения, что скорость падающего тела увеличивается или что падение тела ускоряется, Галилей «после долгих размышлений» ввел для объяснения явлений падения понятие равномерно ускоренного движения, прироста скорости в отношении ко времени и вывел из этого отношение пройденного пространства ко времени, в которое оно пройдено. Затем, сопоставляя ускоренное движение падения в естественных условиях с равномерно ускоренным движением, он доказал опытом на кривой поверхности, что «то, что на опыте проверено чувствами, совершенно соответствует объяснению явления». Таким образом гипотеза была доказана и перестала быть гипотезой. Теория объясняет явления, объясненные явления делают теорию истинной. В этом взаимоотношении опыта и мысли, в совместном действии, даже единстве индукции и дедукции и лежит сущность экспериментального метода. В сложных случаях распознать это конечно труднее, чем в этом классическом по своей простоте примере. За аналитическим методом следует синтетический—«metodo compositivo»; он ведет от мысленно и вещественно простого в раскрывающем его познании к сложному, но не так, как это делал метод старой науки, который вел от общего к частному. Без дедукции, как мы видели, невозможна и индукция. Она сама в существенной части своего процесса есть гипотетическая дедукция, предположение посредством дедуктивного умозаключения. На самом деле есть только один единственный метод умозаключения; но мы применяем его двояко: или—обычно—исходя от посылок к следствиям, или обратно, идя от следствия назад к посылкам. И как всякое обратное действие исходит из прямого, обратную сторону которого оно представляет, так и косвенное обратное заключение исходит из прямого заключения. Индуктивный метод начинает с такого обратного заключения. Явление, подлежащее исследованию, мы рассматриваем, как выведенное из известных предпосылок. Сообразно природе явления мы выбираем одну из этих возможных предпосылок и дедуктивно выводим из нее следствия. Затем мы рассматриваем, ,,будут ли мысленно считаемые нами необходимыми следствия нашего представления действительно необходимо вытекать из него'' (Г. Герц). Опыт чувств как исходная точка, экспериментальный опыт, расширенный теорией, как заключение. Между этими крайними пунктами протекает индукция, а промежуточные стадии процесса носят дедуктивный характер».

К предыдущей характеристике чистой и точной индукции мы должны прибавить еще несколько слов. Как обобщающая, так и точная индукция содержат как важный дедуктивный момент подведение под общее, вначале гипотетическое понятие. Этим объясняется широко захватывающая, научно обосновывающая природа г и п о т е з ы. Без гипотезы вообще нет н а у к и, есть только бессвязное знание отдельных фактов. Но конечно наука не может останавливаться на общих гипотетических понятиях.

В дальнейшем она должна стремиться их подтвердить: при чистой индукции — сравнительным исследованием ряда других случаев, а при точной индукции — планомерным конструированием отдельного случая и проверкой его через планомерный эксперимент. Точная индукция непосредственно устанавливает таким образом закономерные связи явления, в то время как чистая может только косвенно выводить их, довольствуясь обычно установкой статистических правил[1]. Но конечная цель всякого естественнонаучного исследования есть раскрытие законов, связующих явления. Поэтому точная индукция как для неорганических естественных наук, так и для биологии есть метод, ведущий к более глубокому и более совершенному познанию. Я не хочу сказать этим, что каждый экспериментальный анализ тотчас открывает закономерные связи и ведет к общим теориям: скорее и применение экспериментального метода прежде всего является средством только для более правильного *обозначения состояний и процессов*, не приводя сейчас же к общим теориям, как справедливо указал Унгерер. Но важно, что вместе с обобщающей индукцией только он один ведет к действительно обоснованным биологическим теориям.

Такая оценка экспериментального метода для познания отнюдь не понижает и не должна понижать ценности обобщающей индукции (сравнительного метода). В биологии больше, чем в каких-либо других естественных науках, подобное обесценивание обобщающего метода индукции имело бы роковые последствия. Биология имеет дело с необыкновенно сложными образованиями. Какие закономерности в последнем анализе их обусловливают, нам в настоящее время абсолютно неизвестно. Простое каузальное номотетическое исследование, напротив, часто ограничивается тем, что стремится свести одни биологические явления или системы на другие, хотя и более простые, но все-таки еще в высшей степени сложные. Такая сложная наука прежде всего чрезвычайно нуждается в чисто феноменологическом рассмотрении и сравнении отдельных систем, процессов и т. п., чтобы таким образом выделить и поднять *существенные черты* происходящего процесса. Прежде чем эта работа не будет выполнена, а при дальнейшем прогрессе науки она будет расти непрерывно, применение точной индукции не может иметь действительного успеха. Можно конечно ставить отдельные опыты, а в иных случаях даже планомерно экспериментировать, но оценка результатов, полученных от опыта, часто бывает неточна, а иногда совершенно невозможна, потому что предварительно не изучалась и не выяснялась чисто феноменологически вся сложность системы, и поэтому во время эксперимента природе задавались часто совершенно нелепые вопросы. При недооценке чисто феноменологического сравнительного и обобщающего исследования какого-либо процесса нам вообще часто трудно бывает приобрести правильные или сколько-нибудь верные общие представления, составить плодотворные гипотезы и правильно поставить проблему. В этом случае и самый искусный эксперимент может оказаться теоретически совершенно бесплодным. «Для разрешения поставленной проблемы всего важнее понимание самой проблемы, но для понимания проблемы всего важнее опять-таки понимание данного явления». Это меткое изречение Ник. Гартмана о проблеме познания можно распространить на всякую отдельную науку и конечно также на биологию. Все в науке сводится к правильной постановке вопроса, так как от нее

[1] По соображениям методологического характера надо резко различать *правила* и *законы*, за что всегда стоял В. Ру, создатель механики развития.

зависит и его разрешение» (Бр. Баух). Из истории биологии можно привести множество конкретных примеров, когда недооценка чисто феноменологически описательного метода приводила к печальным последствиям. Оба метода—обобщающая и точная индукция, сравнительный и экспериментальный метод—необходимы для биологии, и только оба вместе обеспечивают прогресс познания.

В заключение рассмотрим здесь вопрос о логических и методологических основах историзма в биологии. Можно оставить в стороне вопрос, о котором много спорили в философии,—покоится ли история, поскольку это гуманитарная и общественная наука, научно-теоретически на других основаниях, чем естественные науки, и нуждается ли она для своего обоснования в понятии ценности в смысле Виндельбанда и Риккерта, так как историзм в биологии в этом смысле вовсе не есть историческая наука (см. об этом главу о теории познания: там будет разобран вопрос, возможно ли применять вообще к биологии—и если можно, то каким образом—понятия ценности и цели—вопрос механизма и витализма). Не может быть сомнения в том, что если историзм бесспорно направляет познание на частное, имеющее место однажды во времени, научная биология не довольствуется и не может довольствоваться установлением исторических фактов. Она прежде всего стремится к познанию закономерностей, обусловливающих эти факты, стремится объяснить историческое развитие, как это сделал Дарвин в своей великолепной попытке объяснить происхождение видов. И нельзя также сомневаться, что научная биология будет для этой цели непременно пользоваться, как и в других своих частных областях, обоими описанными методами индукции—обобщающим и точным—и что она, как и прежде, будет стремиться перейти из стадии чисто индуктивного метода, на котором основывалась и попытка разрешения проблемы Дарвином, в стадию точной индукции, из стадии гипотетической вероятности—в стадию необходимой закономерности.

Г. СОДЕРЖАНИЕ И ОБЪЕМ ОБЩЕЙ БИОЛОГИИ

Настоящие лекции должны служить введением в общую биологию. Поэтому перед нами возникает задача ближе определить содержание этой науки. Следует отграничить и определить область тех фактов, на которые распространяется понятие общей биологии. Биология при этом понимается как учение о жизни в самом широком смысле, точнее, как учение о процессах, которые происходят в живых телах. Таким образом биология есть учение не только о живых телах, об их морфологических, физических и химических свойствах, которыми они отличаются от прочих тел природы и на основании которых между ними можно установить сходство и различие, но также о процессах, происходящих в этих телах. Здесь мы подходим к центральному пункту учения о жизни. Ведь жизнь не определяется и не характеризуется постоянным химическим составом и определенной материальной структурой, как известные неорганические естественные тела, например минералы и кристаллы: в живых телах происходят процессы совершенно особого рода, которые и придают соответствующим телам и системам печать жизни. При отсутствии или прекращении таких процессов о жизни не может быть более речи.

Химические, минералогические тела и т. д. являются системами, находящимися в стационарном равновесии, истинном химическом равновесии. В живых системах мы имеем дело с телами, производящими также впе-

чатление систем большего или меньшего постоянства. Однако какое различие! Стационарного равновесия здесь нет совершенно, а индивидуальное постоянство в физико-химическом отношении только кажущееся. Оно достигается лишь непрерывным обменом, постоянным построением и разрушением находящихся в системах химических веществ и непрерывным обменом энергетических сил. Здесь только *динамическое* равновесие. Непрерывный поток *обмена веществ и энергии* проходит через живые системы и удерживает их в мнимом стационарном равновесии. Поэтому вместе с Иенсеном эти процессы можно назвать *стационарными процессами*.

Динамическое равновесие стационарных процессов поддерживается в живых системах и сохраняется даже тогда, когда системы подвергаются действию более или менее значительных изменений, которых было бы достаточно для разрушения менее сложных безжизненных систем. Организмы реагируют на такие изменения условий существования системы определенными процессами; явления, происходящие при этом, по большей части называются явлениями *раздражения*. Таким образом явления раздражения стоят в непосредственной связи с сохранением системы: они служат сохранению целого. Можно согласиться с мнением Иенсена, что в явлениях раздражения мы имеем просто *физиологические колебания стационарных процессов*. Благодаря им живые существа в высокой мере *жизнеспособны* и могут широко «приспособляться» к изменениям условий существования.

Но помимо физиологических колебаний само это динамическое равновесие мнимо стационарно, так как с обменом веществ и сил в системах совершаются необратимые изменения, так называемые *прогрессивные изменения*, которые мы вообще называем *онтогенетическим* и *филогенетическим развитием* или лучше *сменой формы*.

Эти *три группы процессов*—*обмен веществ и энергий*, *явления раздражения* и *смена формы*—охватывают вместе все процессы жизни и характеризуют всякую жизнь.

Но прежде чем характеризовать ее еще ближе, мы сделаем несколько предварительных замечаний о том, чем отличаются живые системы в химическом, физическом и морфологическом отношении от безжизненных и неорганических систем. Живые системы отличаются, как всем известно, от неорганических систем тем, что они состоят из чрезвычайно сложных органических соединений, прежде всего из белков. Но химические определения не приведут нас ни к каким выводам, если мы хотим установить *химическое* различие между живыми и безжизненными телами. Такого различия установить в настоящее время нельзя. Точно так же при более глубоком анализе нельзя провести принципиального различия с химической стороны между живыми и мертвыми организмами, с одной стороны, и неорганическими телами,—с другой, как это ни кажется легко с первого взгляда. Химик может построить в лаборатории химические тела, вполне подобные важным органическим телам, встречающимся в живой клетке, например углеводы, белки и т. п., тем не менее эти тела будут лишены всякой жизни. Таким образом химически характеризовать и отграничить живые системы при современном состоянии науки невозможно.

Еще труднее установить принципиальное *физическое* различие между живыми и неорганическими системами. Живые системы—тела коллоидного характера. В этом отношении все свойства живых и неорганиче-

ских коллоидов общи, и именно исследования коллоидных свойств материи за последние десять-двадцать лет дали поразительное объяснение многим мнимым особенностям живых систем. Если бы биология вместо того, чтобы стоять, как теперь, в начале номотетического исследования, находилась бы в конце его, у цели своего исследования, если бы были известны все переплетающиеся друг с другом физические и химические связи в живом организме, то может быть можно было бы и в настоящее время дать обоснованное физическое и химическое определение жизни.

Остается рассмотреть еще морфологические различия. Существующее здесь основное и очевидное различие между живыми и неорганическими системами позволяет думать, что живые системы принципиально легко отличить по их морфологическим особенностям. Позвоночное животное, насекомое или цветковое растение суть морфологические образования такого типичного, такого резко характерного вида, что подобные системы кажется легко отличить от неорганических. Но и морфология непосредственно не достигает цели, так как есть такие животные, как амеба, которые морфологически почти не отличаются от какой-либо коллоидной смеси жидкостей, и есть такие растения, как бактерии, которых нельзя отличить от мельчайших зернышек или капелек, встречающихся в различных дисперсных системах (коллоидах). Таким образом повидимому нельзя дать и с морфологической стороны общего определения живых систем.

И однако есть морфологический признак, одинаково присущий всем живым системам: животным, растениям и протистам (низшим первичным животным и растениям), как бы они ни отличались друг от друга (именно в морфологическом отношении),—признак, их всех связывающий, это—их состав, или строение, из так называемых клеток. Все живые системы состоят или из большого числа различно дифференцированных клеток (высшие многоклеточные животные и растения) или из одной единственной клетки (одноклеточные животные и растения). Клетка есть комочек содержащей много белка смеси преимущественно жидких веществ, так называемой протоплазмы, с пузырькообразным образованием внутри—ядром, или нуклеусом[1]. В клеточном строении мы имеем связывающую все организмы единую морфологическую структуру, единственный морфологический принцип, который позволяет резко и верно характеризовать живые системы и отличать их от неорганических систем. Живые системы можно таким образом определить как системы тел, состоящих из одной или многих (часто многих тысяч) клеток, в которых имеются налицо уже упомянутые три группы процессов — стационарные процессы обмена веществ и энергии, физиологические колебания этих стационарных процессов (явления раздражения) и прогрессирующие процессы смены формы. Благодаря деятельности клеток, прежде всего благодаря их совместной работе в системах высшего порядка (многоклеточных организмах), возникает тот удивительный мир разнообразнейших и изящнейших форм природы, которые мы называем организмами,—систем тел, отправления которых так многообразны и часто загадочны.

Дав предварительно более точное определение живым телам и жизни, мы остановимся несколько подробнее на тех трех группах процессов, ко-

[1] В главе о клетке мы рассмотрим известные ограничения этого определения клетки и возражения, которые делались против клеточной теории.

торые характеризуют жизнь. Первую группу образуют так называемые стационарные процессы, как их назвал Иенсен, процессы обмена веществ и энергии. Они особенно замечательны у высших животных. Всякое более точное их изучение показывает, что такой организм сохраняет неизменным более или менее продолжительное время свой химический и физический состав и морфологическое строение и что это сохранение возможно только при том условии, если вещества и энергия непрерывно вводятся в систему и в измененном состоянии опять из нее удаляются. Так, всем известно, что высшее животное, например млекопитающее, может тогда только сохранять в равновесии систему своего тела, когда оно принимает пищу, преобразующуюся в теле и частью опять из него выделяемую. Без нового поступления система разрушается и гибнет. Например человек в течение 24 часов выделяет наружу около 2 000 калорий тепловой энергии; без соответствующего поступления система была бы скоро разрушена. Необходимое для равновесия вещества и энергии количество принятой пищи, выраженное в форме химической энергии, должно также равняться приблизительно 2 000 калорий.

Вследствие этого постоянного обмена веществ и энергий стационарное состояние живой системы нельзя понимать, разумеется, как род химического равновесия. Здесь может быть только динамическое равновесие между главным образом необратимыми химическими процессами. Отсюда—распространенное сравнение организма с пламенем газовой горелки. Определенная и однообразная форма этого пламени обусловливается постоянным превращением и удалением веществ и энергий. Конечно в данном случае для этого необходимы особые механические приспособления вне системы (горящего пламени), которые поддерживают процесс регулярным притоком газа, заменяющего убыль материала. Живые системы существенно отличаются от пламени тем, что они не нуждаются в отдельном постоянном механизме, помещенном вне системы. Живые существа доставляют системе все материалы, необходимые для обмена веществ и энергий, сами собой, без посторонней помощи.

Здесь особенно важна роль вышеупомянутой второй группы процессов, характерных для живых существ, а именно роль физиологических колебаний стационарных процессов, или явлений раздражения. Благодаря им сохраняется целость системы при частых, иногда резких изменениях внешних условий. С одной стороны, они создают необходимые для этого средства, с другой—восстанавливают равновесие обмена веществ при изменении условий существования. Если бы современные методы исследования позволяли полностью анализировать физико-химические процессы, происходящие при так называемых явлениях раздражения, нередко переходящих, как мы покажем это позднее, в психическую сторону высших животных систем, то отпала бы необходимость обособлять эту группу процессов. Тогда бы пришлось иметь дело только с более или менее незначительными колебаниями стационарных процессов общего обмена веществ и энергий. Но в настоящее время мы еще далеки от такой возможности, особенно при анализе раздражения у животных, поэтому явления раздражения в живых организмах приходится выделять и рассматривать отдельно. Физиологическое изменение стационарных процессов, действующее как раздражение, производит на систему в целом действие неуловимое с точки зрения химической и энергетической связи между раздражением и системой,—действие, по большей части поразительно не соответствующее величине раздражения. Поэтому мы и принуждены говорить об особой раздражимости и явлениях раздражения

у живых организмов. Явления раздражения имеют таким образом большей частью характер так называемых р а з р я д о в, так как образующаяся при этом динамическая энергия часто во много раз превосходит количество энергии, затраченной на раздражение. Конечно процесс разряда не есть исключительное свойство живых существ—он происходит и в неорганических системах (взрыв, развертывание пружины и т. п.). Различие заключается только в том, что в последних энергетическая связь обычно может быть ясно установлена, тогда как в живых существах разряд и его действие большей частью не соответствуют друг другу, а сопровождающие их физико-химические процессы остаются неизвестными.

Если долго наблюдать живое существо, например однолетнее цветковое растение вроде подсолнуха, то можно заметить, что стационарные процессы не могут сохраняться в течение продолжительного времени в живых системах несмотря на явления раздражения. Здесь, как и вообще во всех живых существах, помимо процессов обмена веществ и энергии наблюдаются б е з о с т а н о в о ч н о п р о г р е с с и р у ю щ и е и з м е н е н и я, н е о б р а т и м ы е п р о ц е с с ы всей системы, выражающиеся в форме процессов развития в самом широком смысле этого слова. Таковы явления р о с т а, о н т о г е н е т и ч е с к о г о р а з в и т и я, р а з м н о ж е н и я и с м е р т и, о п л о д о т в о р е н и я, п о л а и н а с л е д с т в е н н о с т и, проявляющиеся с неумолимой необходимостью как прогрессирующие изменения живой системы. Еще Иог. Мюллер заметил, что жизненным процессам свойственен ритмический характер. В о н т о г е н е т и ч е с к о м р а з в и т и и всякого живого индивидуума волна этого ритма идет от зародыша до окончания цикла и образования нового зародыша. Из животного яйца через повторные деления клеток, непрерывно возрастая, развивается характерная форма вида; в продолжение некоторого времени эта форма как будто сохраняется стационарно, но и при этом продолжается дальнейшее развитие: производятся зародышевые клетки, происходят процессы оплодотворения, и недифференцированный зародыш опять развивается в силу наследственности тем же ритмическим путем, в то время как производящий индивидуум или одновременно с образованием зародыша, как некоторые низшие формы, или позднее, более и более истощаясь, гибнет.

Но этими и н д и в и д у а л ь н ы м и ритмическими процессами смена формы не исчерпывается. Ритм индивидуального развития однообразно повторяется обыкновенно в течение долгого времени, иногда в течение столетий и тысячелетий; однако и внутри ритма как целого могут наступать в известных пунктах необратимые перемены, вызывающие длительные изменения внутренних условий системы. Так, мы приходим к грандиозному зрелищу ф и л о г е н е т и ч е с к о г о или г е н е а л о г и ч е с к о г о развития в мире живых существ, которое открыл и объяснил нам Дарвин. И как правильность и закономерность встречаются в вечно повторяющемся ритме и специфическом способе индивидуального развития, так вероятно возникновение и развитие видов управляются еще неизвестными нам законами. Видимым выражением этих скрытых, но подозреваемых закономерностей является изумляющий нас факт глубокого смысла, лежащего в основе системы,—факт сравнительной морфологии как науки.

Стационарные процессы—обмен веществ и энергий—понимаются теперь всеми исследователями как неорганические химико-энергетические превращения, т. е. чисто механистически. Даже явления раздражения, какими бы запутанными и сложными они ни представлялись у высших животных, несомненно могут быть сведены к общим физико-химическим явлениям

Если полностью отвлечься от психической стороны, связанной с этими процессами у высших животных, можно их истолковать, как выше указано, как явления разряда физиологических колебаний стационарных процессов с неизвестными внутренними звеньями[1]. Наоборот, явления формы и смены формы, столь характерные для живых существ, повидимому неразрешимы физико-химическим анализом, так что здесь как будто надо провести черту, за которой уже физико-химическое исследование живых существ по мнению многих исследователей становится невозможным.

О физико-химическом объяснении этих процессов в настоящее время еще не может быть речи. Лишь изредка, в виде исключения, встречаются в этой трудной области небольшие опорные пункты, где можно применять физико-химические исследования. Однако и здесь в последние десятилетия современная естественно-историческая мысль начала пользоваться методом Галилея, введя для точных каузальных исследований планомерный эксперимент. Правда, и при этом каузальное исследование только сводило сложные биологические процессы на другого рода, хотя и более простые, но все еще весьма сложные условия биологической системы. Однако достаточно напомнить о крупных достижениях экспериментального исследования наследственности и механики развития, чтобы признать, что наше каузальное познание этих процессов все-таки сильно расширилось и углубилось. С помощью победоносного индуктивного метода мы можем надеяться проникнуть и дальше в загадочные тайны смены формы и в тайну формы вообще.

Охарактеризовав вкратце основные процессы, мы определили содержание и объем биологических явлений, описанию которых посвящена настоящая книга. Мы начнем сначала с общего описания явлений обмена веществ и энергий, типичных для всех организмов: растений, животных и протистов. Далее будут описаны явления раздражения и особенно характерные для живых существ явления смены формы и явления формы вообще в самом широком смысле этого слова. Не затрагивая частных проблем формообразования, мы ставим себе целью изображение в основных чертах и пересмотр с точки зрения каузального объяснения всей совокупности явлений смены формы, свойственных всем или почти всем организмам: онтогенетического развития, размножения и смерти, оплодотворения и пола, наследственности и видообразования.

Как мы уже видели выше, точно охарактеризовать и определить живые существа можно только в морфологическом отношении, именно их морфологическим клеточным строением. Все вышеупомянутые жизненные процессы в своих основных чертах появляются прежде всего в отдельных клетках, безразлично, состоит ли целый организм из одной клетки или из многих совместно работающих клеток. Таким образом общую биологию можно рассматривать главным образом, хотя и не исключительно, как у ч е н и е о ж и з н и к л е т о к, так как почти все важнейшие процессы жизни—обмен веществ, размножение, оплодотворение и т. д.—в конце концов суть клеточные явления.

Если общая биология, как мы ее понимаем, есть прежде всего биология клетки, то по крайней мере при теперешнем состоянии исследования она далеко не исчерпывается этим. Многие общие жизненные явления, например явления раздражения,—процессы общего характера и обнаруживаются только или по преимуществу в составленной из клеток растительной или

[1] Подробный разбор отношений психического к физическому будет сделан дальше, в другом месте.

животной системе как целом. Поэтому в содержание общей биологии входят и такие процессы, которые проявляются только в системах как в целом: наследственность, изменчивость, онтогения, видообразование и т. д.

В заключение еще несколько слов о группировке и расположении всего материала, подлежащего обработке. Согласно вышесказанному следовало бы совокупность жизненных явлений обработать в трех главных отделах: о б м е н е в е щ е с т в и э н е р г и й, я в л е н и я х р а з д р а ж е н и я и с м е н е ф о р м ы. Но из чисто практических соображений мы выделяем из трех главных групп еще две особые главы: во-первых, с т а т и к у, относящуюся, собственно говоря, к формообразованию; во-вторых, д и н а м и к у, касающуюся отчасти явлений обмена веществ и энергий, отчасти физиологии раздражения. Им должно быть предпослано еще особое описание клетки как основного элемента жизни и ее физиологических и морфологических свойств.

ГЛАВА I

КЛЕТКА—ОСНОВНОЙ ЭЛЕМЕНТ ЖИЗНИ

А. Введение. Клетка и энергида.
Б. Химические свойства клетки.
В. Физические свойства протоплазмы.
Г. Морфология клетки.

А. ВВЕДЕНИЕ. КЛЕТКА И ЭНЕРГИДА

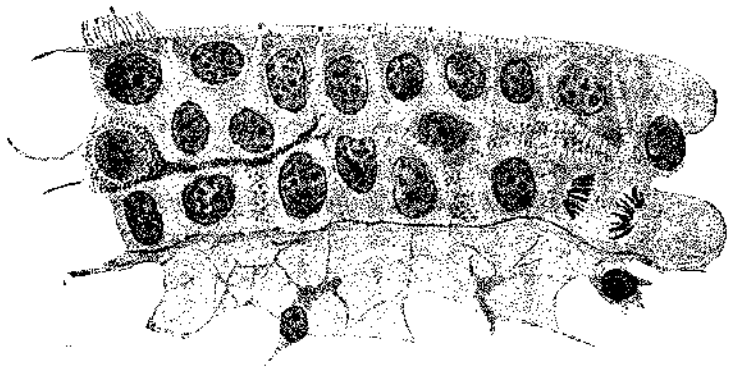
Все живые организмы, встречающиеся в природе, при всем их разнообразии, состоят из однообразных гомологичных элементов—клеток. Установление этого положения было одним из самых плодотворных и наиболее ценных достижений биологического исследования XIX века. Тысячелетнее гигантское дерево, например старый дуб, и микроскопический грибок, крупное млекопитающее и маленький червяк и даже такие микроскопические организмы, как бактерия или амеба,—все сходны в том, что их тело или состоит из большего или меньшего числа клеток (рис. 1) или в простейшем случае, как у одноклеточных животных и растений (амеба, бактерия), представляет одну единственную клетку. Большое, сложно организованное млекопитающее отличается от такого простого организма, как водоросль или амёба, только числом и дифференцировкой клеток, из которых построено его тело. Что для химика атомы, элементы, из которых состоят или слагаются тела, то для биолога—клетки. Это—единицы, в которых происходят жизненные процессы. Настоящие клеточные единицы, как одноядерная амеба, одноядерная клетка эпителия, одноядерная клетка дробления позвоночных животных, неразложимы без потери жизни. Размножение и разделение клетки возможны лишь путем естественного клеточного деления (деления на две).

Сравнение клетки с химическими элементами можно провести еще дальше. Элементы, т. е. атомы, как показали новейшие исследования, во всяком случае не последние элементарные единицы материи. Они сами строятся из элементарных составных частей высшего порядка—электронов и протонов. Несмотря на это атомы для химиков попрежнему остаются в их науке элементарными составными частями. Химические тела суть элементы или строятся из элементов. Свободные электроны не представляют собой химических тел.

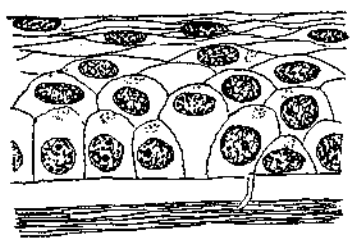
Новейшие исследования показали также, что и клетка не представляет собой последней элементарной составной части живой материи, что и внутри нее можно найти дальнейшие элементарные составные части, размножающиеся, как и клетка, делением. Таковы прежде всего—хромосомы и локализованные в них факторы наследственности, или гены, которыми мы подробнее займемся впоследствии. Как электроны для химических тел

имеют значение только как составные части химических элементов, но изолированные вовсе не представляют химических систем, так и хромосомы и более мелкие элементарные составные части—гены—служат объектами биологического исследования, изолированные же не являются жизнеспособными элементарными живыми системами. Жизнеспособной элементарной составной частью жизни, настоящим элементарным организмом есть и остается клетка.

Все клетки, как разнообразно дифференцированные клетки тканей высших животных, например железистые, мышечные, нервные клетки, так



A



B

Рис. 1. *A*—многослойный эпителий из кожи довольно взрослой личинки тритона (вертикальный разрез). Клетки соединены друг с другом межклеточными мостиками, которые на некоторых разрезах клеток видны сверху. Между эпителиальными клетками разветвленная пигментная клетка. Поверхностный слой кожи покрыт ячеистым кутикулярным ободком, отграничиваясь снаружи клейкой пленкой. Слева—мерцательная клетка. Эпителиальный слой покоится на слоистой основной мембране, под ней ветвящиеся мезенхимные клетки, *B*—многослойный мостовидный эпителий из роговицы человека. Поверхностные слои—плоские, средние—полиэдрические, базальный слой—призматический. В каждой клетке—диплосома (из Гурвича, 1913, фиг. *B* по В. Циммерману).

и свободно живущие клетки простейших, состоят из клеточного тела, называемого протоплазмой, или цитоплазмой, и клеточного ядра (нуклеуса, или кариона), представляющего отграниченный, особо дифференцированный участок внутри протоплазмы. Ядро можно считать автономным органом клетки, так как оно самостоятельно делится во время деления клетки. Прежде во многих одноклеточных организмах не удавалось найти ядра, и Геккель соединил всех этих мнимо безъядерных протистов в большую группу монер. Их считали самыми простыми, первоначальными организмами, у которых еще не произошла дифферен-

цировка на ядро и плазму, и считали, что из них путем дифференцировки особого ядра возникли истинные клетки и клеточные организмы. В настоящее время твердо установлено, что животные монеры Геккеля вовсе не безъядерные простейшие, наоборот—это по большей части очень сложные, обладающие многими ядрами первичные животные. И в других простейших, считавшихся раньше безъядерными,—в дрожжевых клетках — доказано присутствие истинных клеточных ядер. Только для бактерий и сине-зеленых водорослей, или Cyanophyceae еще не решен вопрос, есть ли у них ядра или соответствующие ядрам элементы. Этот вопрос будет рассмотрен подробнее дальше. Здесь важно только указать, что решение его в положительном или отрицательном смысле не имеет значения для понимания клетки как элементарного организма.

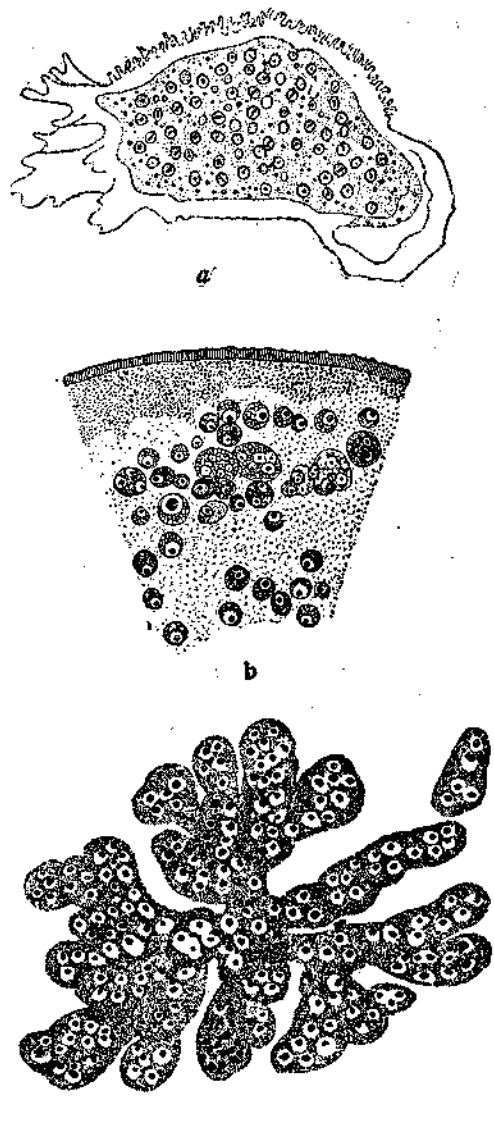


Рис. 2. Полиэнергидные Protozoa. *a*—Myxidium Lieberkühni с псевдоподиями и множеством ядер (по Шредеру, 1912); *b*—Myxobolus Pfeifferi Телоган. Часть большого миксоспоридия с радиально исчерченной эктоплазмой, со множеством ядер и стадиями спорообразования в эндоплазме (увел. 975, по Кейсселицу, 1908); *c*—Ichthyosporidium Hertwigi Сварчевский. Многоядерный гаплоспоридий (увел. 125, по Сварчевскому, 1912).

Но большие затруднения для учения о клетке как элементарном организме возникают с другой стороны. Есть группы одноклеточных организмов—водоросли (Siphonales), слизистые грибы (Myxomicetes) и паразитирующие в рыбах миксоспоридии, содержащие внутри единого нераздельного плазматического тела большое число (иногда тысячи) ядер (рис. 2). Среди тканей многоклеточных животных и растений также встречаются такие многоядерные гигантские клетки. Трудности для клеточной теории были бы не так значительны, если бы дело шло только о недифференцированных или мало дифференцированных плазматических массах, как у слизистых грибов и миксоспоридиев (рис. 2), или об односторонне, но равномерно дифференцированных клетках тканей. Однако среди таких многоядерных гигантских клеток мы встречаем также формы с большой дифференцировкой внутри клетки, дифференцировкой, которая бывает только у родственных

им настоящих многоклеточных организмов и здесь осуществляется только благодаря совместной деятельности различных дифференцированных клеток. Это встречается в особенности у сифоней, которые принадлежат к наиболее высоко организованным зеленым водорослям и тело которых расчленяется на корневые и листовые органы, обнаруживая такую же организацию и дифференцировку внутри единой клеточной массы, какая бывает у настоящих многоклеточных (рис. 3 и 4). Нет сомнения в том, что

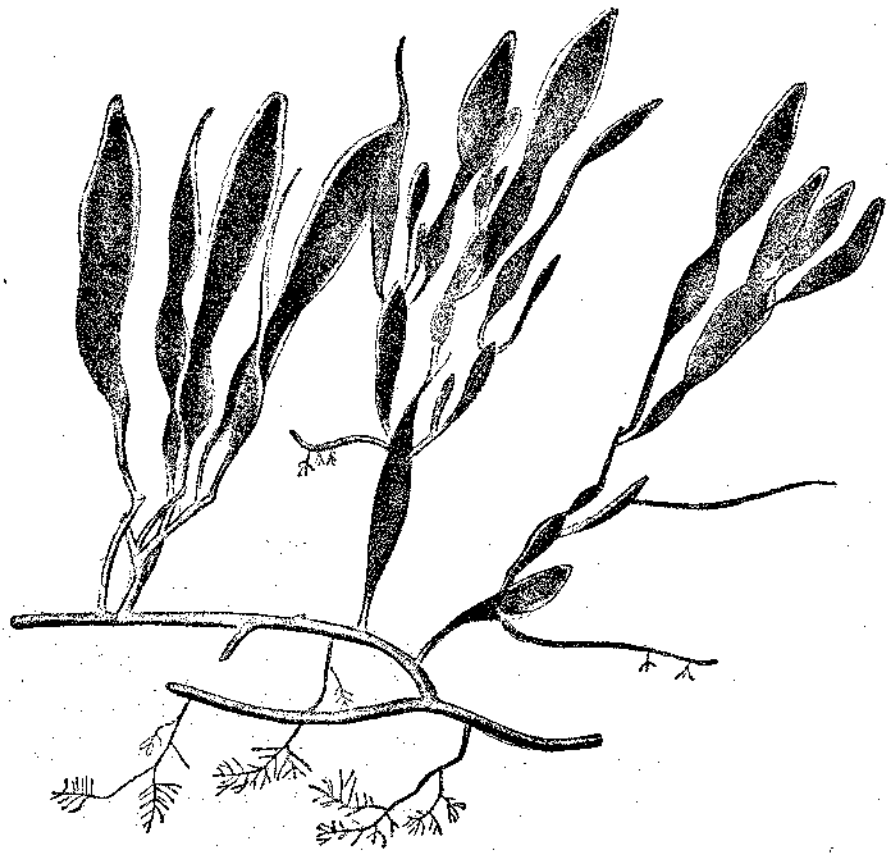


Рис. 3. Одноклеточная полиэнергидная водоросль. Общий вид Caulerpa prolifera (⅝ натуральной величины, рис. Белара).

подобный организм нельзя гомологизировать ни с единичной клеткой других многоклеточных зеленых и бурых водорослей, ни с действительно простой одноклеточной водорослью вроде Chlorella (рис. 6). Напротив, его можно сравнивать только с целым многоклеточным телом сложной бурой или зеленой водоросли (рис. 5).

Подобные противоречия мы встречаем не только у водорослей но и у одноклеточных животных. Всего поразительнее у последних чрезвычайная сложность общей организации инфузории по сравнению с амёбой. У амёбы плазматическое тело характеризуется только чисто отрицательно: в нем отсутствует всякая организованная структура; у инфузории клетка обладает не только двумя различными ядрами или двумя видами ядер, но иногда кроме того несет ряд крайне сложных структур или органелл: реснички,

ресничками, волоконца, глотку и анальный аппарат (рис. 7). Сложность общей организации здесь так велика, что, как известно, инфузорий долго считали многоклеточными организмами и вполне понятно, если вследствие этого и в новое время исследователи, как Уайтмэн и Гурвич, восставали против клеточной теории (клетки как элементарного организма).

Против элементарного характера клетки инфузорий как единицы, против его гомологии с настоящей единичной клеткой в смысле элементарного организма говорят еще более, чем сложность ее организации, опыты

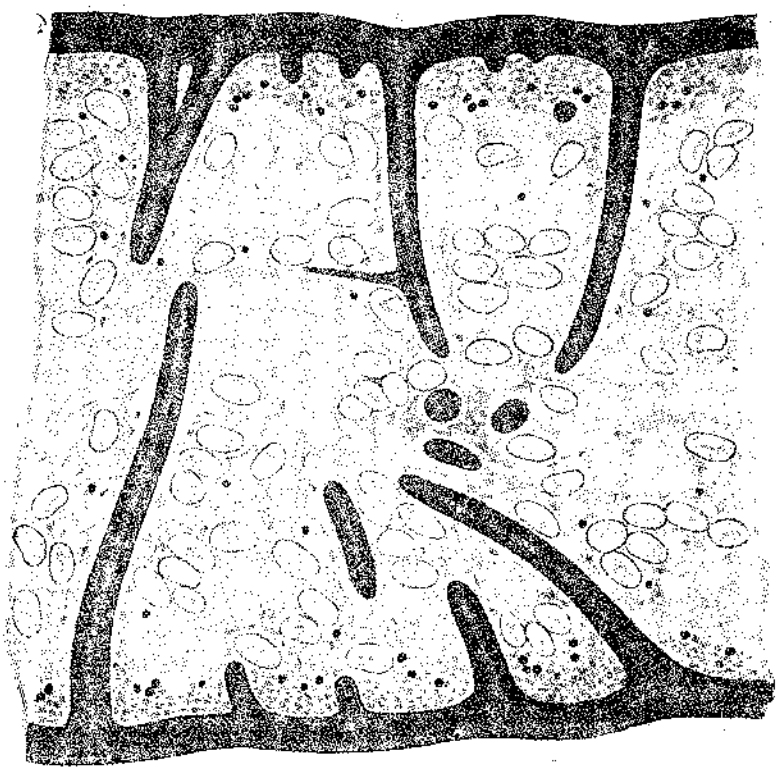


Рис. 4. Поперечный разрез через «лист» Caulerpa prolifera. От толстой клеточной оболочки тянутся перегородки внутрь единой протоплазматической массы. На периферии хроматофоры (бледные) и маленькие ядра (темные), в центре большие крахмальные зерна (увел. около 550, рис. Белара).

так называемой м е р о т о м и е й. Эти опыты, проведенные по большей части со Stentor, трубачом, показывают, что клетка может быть разрезана на большое число кусков и что каждая часть опять может регенерировать нормальное целое, если только захвачен кусочек четкообразного или палочковидного ядра (рис. 7). Клетка инфузорий таким образом вовсе не э л е м е н т а р н ы й организм, но с л о ж н ы й организм, который может быть разложен на большое число элементарных частей.

Сакс попытался устранить связанные с *понятием клетки трудности* введением понятия э н е р г и д а. Энергидой Сакс называл всякое клеточное ядро с окружающей его частью протоплазмы, теоретически находящейся под его физиологическим влиянием. Если клетка обладает одним только ядром, она—м о н о э н е р г и д н а я клетка, если многими—

полиэнергидная. Разумеется полиэнергидную клетку можно разложить, или она сама делится, как это мы увидим при клеточном делении, на столько моноэнергидных клеток, сколько в ней было ядер. К сожалению взгляды Сакса и созданная им номенклатура мало распространились в биологической литературе, несмотря на то что в них много справедливого.

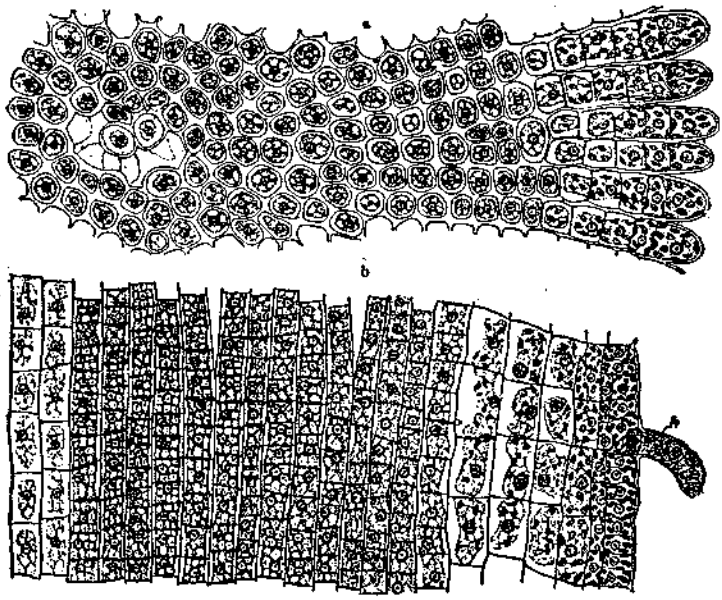


Рис. 5. Многоклеточная полиэнергидная водоросль с моноэнергидными клетками. *a*—поперечный разрез; *b*—продольный разрез через ткань зоны роста Chorda filum; *h*—волосок (по Килину, из Ольтманса).

Правда, ботаники, пользуясь ими, часто говорили о полиэнергидных и моноэнергидных клетках или по крайней мере применяли для полиэнергидных одноклеточных понятие «неклеточное», чтобы подчеркнуть указанное Саксом различие (Лидфорс). Добелль предложил всех одноклеточных, даже моноэнергидных, назвать «неклеточными» в противоположность организмам, построенным из клеток. Но в общем большинство исследователей, в особенности зоологи, отнеслись к введению понятия «энергида» вполне отрицательно. Это можно приписать главным образом тому, что Сакс определил и характеризовал свое понятие об энергиде чересчур физиологически, чересчур подчеркивая обмен веществ, назвав энергидами части плазмы, стоящие под физиологическим влиянием того или другого ядра. Номенклатура Добелля только обходит трудности, но не преодолевает их. С одной стороны, у клеточных организмов остается нерешенной проблема многоядерных и синтициальных клеток, с другой—противопоставлением протистов как «неклеточных» многоклеточным стирается бесспорная равноценность единичной одноядерной амёбы или жгутикового одноядерным клеткам многоклеточных животных и растений, и таким образом умаляется большое значение клеточной теории.

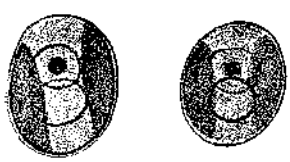


Рис. 6. Chlorella—одноклеточная моноэнергидная водоросль (увел. 3 300, рис. Белара).

Все эти трудности однако отпадают, если употреблять понятие энергиды не физиологически, как это делал Сакс, но морфологически или в смысле физиологии развития (Гартман). Понятие «полиэнергидная клетка» должно здесь означать только, что в клетке имеется много индивидуализированных ядер, энергид, которые обладают способностью при изолировании (при размножении естественным путем или при искусственном расчленении)

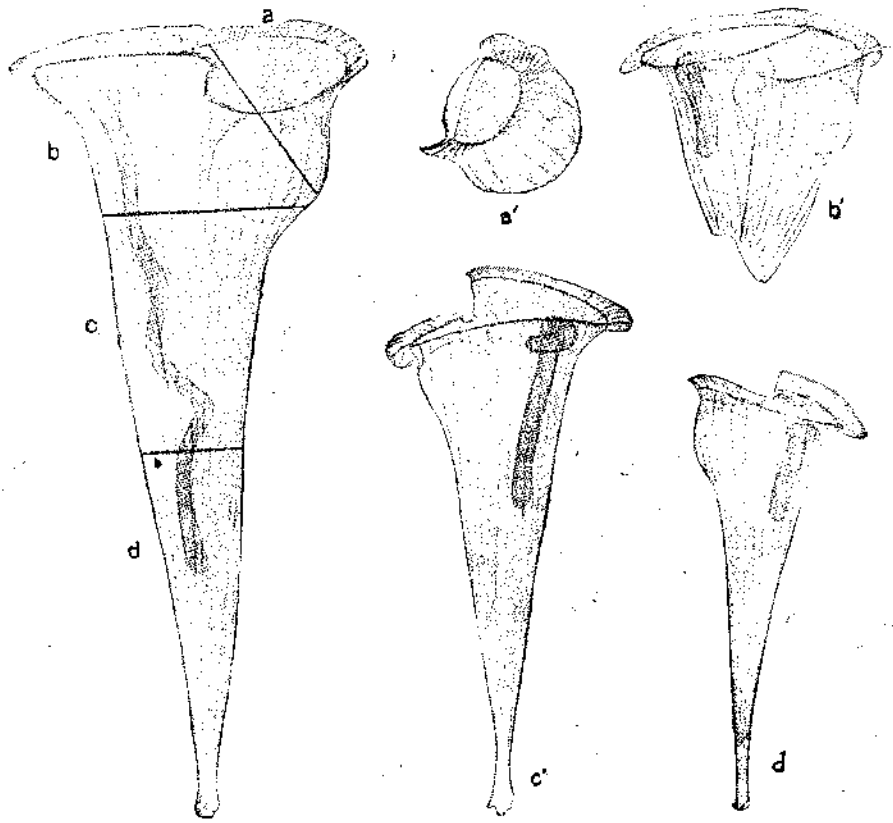


Рис. 7. Stentor roeseli. Опыт меротомии. Особь разделена тремя разрезами на четыре части (*a*, *b*, *c*, *d*), три (*b*, *c*, *d*)—включающие части ядра, и одну (*a*)—безъядерную. Три первые (*b'*, *c'*, *d'*) регенерируют вполне нормальных животных; последняя (*a'*) округляется и гибнет (увел. около 280, рис. Белара).

образовывать опять с л ю б о й частью протоплазмы типичную особь того же вида. Упомянутые выше трудности, которые представляют инфузории для клеточной теории, преодолеваются таким пониманием понятия энергиды. Мы увидим далее, что макронуклеус у Stentor вовсе не простое единичное, но с л о ж н о е, с о с т а в н о е, п о л и э н е р г и д н о е ядро и что сложность клетки может быть таким образом обусловлена не только числом ее ядер, но и одним внутренне сложным полиэнергидным ядром.

Познакомившись с клеткой или энергидой как элементарной единицей жизни, мы должны в этой главе дать представление о химических, физических и морфологических свойствах клетки как основного элемента жизненных процессов. Как уже было указано во введении, в настоящее время

нельзя точно охарактеризовать клетку или протоплазму в химическом или в физическом отношении, как это можно сделать с неорганическими и безжизненными телами. Однако, как это и следует ожидать, химические и физические свойства имеют такое значение для явлений жизни, что для понимания процессов в клетке необходимо наряду с ее морфологией описать отдельно и ее своеобразные физические и химические черты.

Б. ХИМИЧЕСКИЕ СВОЙСТВА КЛЕТКИ

Вещество живой протоплазмы состоит из совокупности очень сложных органических соединений; клетки в свою очередь производят множество разнообразных структурных образований и выделений, которые все также принадлежат к той группе химических тел, которые не встречаются свободно в природе. Таковы белки, углеводы (сахар и крахмал), жиры и ряд других органических соединений, образуемых животными и растениями,—соединений, многие из которых играют большую роль в экономике человека. Казалось сначала, что все эти органические тела отличаются от неорганических соединений прежде всего по существу тем, что они встречаются только в живых организмах и производятся только ими. Искусственно синтезировать их, как это делали с неорганическими соединениями, казалось невозможным. Отсюда в прежние времена естественно обычно заключали, что в живых системах действует особая ж и з н е н н а я с и л а, vis vitalis, которая одна только может создать эти органические тела. Однако, когда в 1828 г. Велер приготовил синтетически в лаборатории первое органическое соединение—мочевину, подобные взгляды потеряли всякое основание.

С этого времени блестящие успехи органической химии,—удалось не только анализировать большинство органических тел, но Эмиль Ф и ш е р сумел синтетически приготовить даже такие важные составные вещества клетки, как сахар и простые белки,—привели многих исследователей к не менее догматическому в своем роде взгляду на химическое строение живой протоплазмы. Пфлюгер, Ферворн и др. высказали мнение, что собственно носителем жизни в клетке является совершенно определенная белковая субстанция особенно большой сложности. Этот «ж и в о й б е л о к» (Пфлюгер), или молекула б и о г е н а (Ферворн), и есть настоящий носитель жизненных функций. Однако при современных способах исследования нельзя доказать существования такой особой белковой молекулы, являющейся носителем жизни. Химический анализ вообще не может подойти к таким гипотетическим телам, потому что раньше чем анализировать химический состав, он вынужден разрушить жизнь клетки. Сведение явлений жизни к такому чрезвычайно сложному химическому соединению,—как бы мы его ни называли—живым белком, биогеном и т. п.,—пока не имеет методологической цены для познания; потому что оно только перемещает проблему, но не разрешает ее. Все функции живой клетки, которые требуют объяснения, просто приписываются неизвестной гипотетической молекуле. Не химическим анализом, а только синтезом можно было бы доказать существование такой живой молекулы.

Напротив, другая гипотеза, выдвигаемая в последнее время Цваардемакером и Гёбером, не только подтверждается большим фактическим материалом, но и заслуживает предпочтения чисто методологически, потому что их воззрения можно по крайней мере отчасти проверить экспериментально и таким образом объяснить некоторые важные процессы жизни. По этой второй гипотезе живое вещество с чисто химической точки зрения представляет смесь или комплекс веществ, которые постоянным взаимодей-

ством в определенных количественных отношениях обусловливают жизненные процессы. Не разделяя плохо обоснованной методологически первой (структурной) гипотезы, мы ограничимся второй, методологически безукоризненной, хотя она пригодна только для известных частных выводов. Будем надеяться, что таким образом мы можем постичь по крайней мере известные частные процессы жизни с помощью химического исследования уже теперь, иначе мы принуждены были бы присоединиться к парадоксу Вейнингера, что химия может подойти лишь к экскрементам жизни. Впрочем не следует скрывать, что ценные и важные выводы, к которым пришла физиологическая химия в настоящее время, еще не раскрыли основных процессов жизни, химических превращений в самой клетке, они только объяснили главным образом подготовительные и последующие явления, т. е. те, которые сопровождают жизненные процессы вне клетки, предшествуя им и следуя за ними[1]. Несмотря на эти замечания, ограничивающие объем и применение химического исследования клетки, физиологическая химия в настоящее время накопила большой материал важных знаний о химических соединениях и изменениях, встречающихся в живых клетках при жизненных процессах. Этот материал имеет большое значение не только как подготовительный для будущего физиологического понимания, но уже и сейчас позволяет познать некоторые частные физиологические процессы, происходящие внутри клетки.

1. Химические элементы клетки

Только небольшая часть из 80 с лишним основных элементов периодической системы, встречающихся во вселенной, находит применение при построении органического вещества и непосредственно необходима для жизненных процессов. Обстоятельные опыты с разными культурами бактерий и зеленых растений, а также эксперименты над развитием морских ежей точно доказали абсолютную необходимость этих различных элементов. Подробнее об этих опытах мы скажем в другом месте. Согласно этим опытам для построения тела и для жизни бактерий необходимы следующие элементы: углерод (C), азот (N), кислород (O), водород (H), сера (S), фосфор (P), далее металлы: калий (K), магний (Mg) и железо (Fe). Для большинства высших растений нужен также кальций (Ca). Однако его нет в некоторых группах (Desmidiaceae). Животные нуждаются также еще в натрии (Na) и хлоре (Cl). Оба эти элемента встречаются часто и у растений, но вовсе не представляют элементов, абсолютно им необходимых; некоторые растения развиваются и без поступления в них натрия и хлора, тогда как у животных (по крайней мере при точно изученном развитии яиц морского ежа) нормальное развитие при недостатке хлора нарушается.

В живых клетках кроме этих 10—12 элементов, необходимых для всех живых существ, встречается еще ряд других щелочно-земельных металлов, тяжелых металлов и галоидов; однако эти элементы встречаются большей частью спорадически. Обычно нельзя точно установить абсолютной необходимости этих веществ, хотя для жизни некоторых групп организмов иные из них необходимы. Так, для диатомовых доказана необходимость кремния. Из этих случайно встречающихся элементов назовем литий, барий и стронций, медь и цинк, кремний, фтор, мышьяк и бром.

[1] Только при дыхании клетки, мышечном сокращении и ассимиляции углекислоты химические процессы внутри клетки нашли себе хотя частичное объяснение.

Следующая таблица дает некоторое понятие о количественных отношениях, в которых участвуют отдельные элементы в строении животного и растительного вещества.

Процентное содержание в органах человека и разных растений водорода, воды, углерода, азота, кислорода и золы

Органы	Вода	Углерод	Водород	Азот	Кислород	Зола
Мускулатура	77	11,73	1,71	3,04	5,47	1,05
Мозг	77,90	12,62	1,93	1,37	4,41	1,41
Печень	69,60	15,88	2,25	3,09	7,79	1,38
Почки	83,45	8,73	1,29	1,93	3,80	0,80
Высушенные зерна пшеницы	—	46,1	5,8	2,3	43,4	2,4
Высушенный картофель	—	44,0	5,8	1,5	44,7	4,0
Высушенные листья свеклы	—	38,1	5,1	4,5	30,8	21,5

Таблица показывает, что если не считать воды, то на первом месте количественно стоят в клетке у г л е р о д, а з о т и к и с л о р о д. Количество в о д о р о д а равно по весу почти всем остальным элементам вместе (сере, фосфору и пр.). Из углерода, азота и кислорода вместе с серой и фосфором образуются важнейшие вещества живой клетки: белки, углеводы и жиры. Из этих веществ у г л е р о д отличается склонностью и способностью присоединять к себе самые сложные соединения. Благодаря этому возможно огромное разнообразие органических соединений. Число до сих пор известных соединений углерода превышает уже сейчас 150 000, тогда как известно не более 25 000 соединений всех прочих элементов. В противоположность углероду а з о т, второй элемент, играющий главную роль в органических соединениях, отличается тем, что многие из его соединений не стойки и склонны поэтому к превращениям. Этой особенностью их объясняется то, что большинство известных взрывчатых веществ принадлежит к азотистым соединениям. Часто достаточно ничтожного повода, чтобы соединение распалось, сопровождаясь взрывом. Благодаря преобладанию углерода и азота становятся понятными без дальнейших объяснений две своеобразные черты живого вещества или составляющих его тел: 1) их чрезвычайно сложное строение и 2) их способность легко разлагаться. Это прежде всего характерно для важнейшей группы соединений живой плазмы, именно белков, к рассмотрению которых мы теперь и перейдем.

2. Химические соединения клетки

Изучение химических соединений, участвующих в строении протоплазмы, наталкивается на ряд серьезных затруднений. Первое и важнейшее состоит в том, что всякий химический анализ собственно не имеет дела с живой протоплазмой, так как необходимо раньше умертвить ее; последнее влечет за собой более или менее сильные изменения разных веществ, входящих в ее состав. Вторая ошибка, обнаруживающаяся почти во всех анализах, имеет источником присутствие внутри клетки большого количества неживых запасных веществ. Но так как единственный правильный путь—химический синтез—недоступен для современной науки, следует прежде всего обратиться к выводам химического анализа и исполь-

зовать для этого насколько возможно те клеточные массы, в которых не так много запасных веществ и других мертвых клеточных образований. Сравнительно благоприятным объектом для химического анализа протоплазмы являются плазмодии слизистого гриба Fuligo varians, которые можно получить в виде больших плазматических масс; на них Рейнке и Роденвальдтом был произведен первый анализ живых клеток. Выводы этих исследований, подтвержденных в целом новыми анализами других объектов, представлены в следующей таблице:

	В %
1. Фосфорсодержащие белки	40
2. Белки, лишенные фосфора	15
3. Аминокислоты	1,5
4. Жиры	12
5. Лецитин	0,3
6. Холестерин	2
7. Углеводы	12
8. Смолы	1,5
9. Муравьинокислый, уксуснокислый и щавелевокислый кальций	0,5
10. Калий и другие неорганические соли, фосфорная кислота	6,5
11. Неопределенные вещества	6,5

Из этой таблицы сразу видно, что живая протоплазма исключительно богата б е л к а м и, которые должны быть поставлены между ее составными частями на первое место. А м и н о к и с л о т ы, как мы увидим, представляют отчасти продукты распада, отчасти составные элементы белков, тогда как в ж и р а х и у г л е в о д а х, наоборот, надо видеть преимущественно запасные вещества; это—запасный материал, находящий в случае необходимости применение при пластическом и энергетическом обмене веществ в клетке. Напротив, следующие составные части—л е ц и т и н и х о л е с т е р и н—принадлежат к группе л и п о и д о в и представляют согласно новейшим данным чрезвычайно важные для жизненных процессов вещества, находящиеся во всякой клетке, хотя и в сравнительно малых количествах. То же можно сказать и относительно калия и других неорганических солей; но анализ не объясняет, в каком виде они входят в клетку.

а) Белки

Белковые соединения—важнейшая группа из всех органических веществ в живой клетке. Они не только количественно представляют главную массу протоплазмы, но несомненно играют важнейшую роль в собственно жизненных процессах. Однако все жизненные функции нельзя приписывать одной живой молекуле белка, как это утверждалось описанной выше гипотезой. Простые белковые соединения состоят из у г л е р о д а, а з о т а, к и с л о р о д а и в о д о р о д а, к которым у более сложных прибавляются еще с е р а и ф о с ф о р. Молекула их состоит из необыкновенно большого числа атомов, и особенно гигантские молекулы встречаются среди высших белковых соединений. Если раньше переоценивали во много раз величину молекулярного веса более простых белков, то все-таки и новейшие исследования показали, что например молекулярный вес гемоглобина равняется 16 669 ($C_{758}H_{1\,203}N_{135}O_{218}FeS_3$). Величина такой гигантской молекулы определяется в 2,3—2,5 $\mu\mu$ ($1\,\mu\mu=0{,}000001$ мм). Молекулярный вес более простых белков колеблется обычно между 4 000 и 7 000.

Одним из важнейших выводов современной химии белков является положение, что все белки построены из аминокислот, которых до сих пор известно около 16. Большинство протеинов содержит вместе все эти компоненты, и многие из последних встречаются в молекуле даже по многу раз. Аминокислоты—тела, в которых аминогруппа (NH_2) соединена с цепью углеводов и угольной кислотой; это амфотерные электролиты, т. е. они могут связывать, с одной стороны, с радикалом NH_2 кислоты, с другой—с группой CO_2H щелочи. Это свойство переносится и на белки, построенные из аминокислот. Разумеется это имеет огромное значение для реакций обмена веществ в клетке. Среди аминокислот различают моноаминокислоты, как гликокол, или глицин (аминоуксусная кислота), аланин (аминопропионовая кислота), лейцин и пр., диаминокислоты, к которым принадлежат лизин, цистин, аргенин и т. д. Только животный организм может строить синтетически из этого более простого строительного материала все необходимые белковые вещества. Однако и химику удалось искусственно приготовить из этих строительных единиц по крайней мере менее сложные белковые соединения. Как известно, Фишеру удалось не только соединить друг с другом одинаковые аминокислоты и создать таким образом более сложные вещества, но и, связав друг с другом до 14 молекул аминокислот, химически построить таким образом разные сложные тела, названные им полипептидами. Полипептиды стоят очень близко к простым белковым соединениям. Как пример таких связей аминокислот можно здесь привести соединение двух молекул гликокола в глицил-глицил и одной молекулы аланина в глицилаланин.

1) $H_2N \cdot CH_2 \cdot COOH + H_2N \cdot CH_2 \cdot COOH = H_2N \cdot CH_2 \cdot CO - HN \cdot COOH + H_2O$

Гликокол (аминоуксусная кислота); Гликокол (аминоуксусная кислота); Глицил-глицил; Вода

2) $H_2N \cdot CH_2 \cdot COOH + H_2N \cdot CH \cdot CH_3 \cdot COOH =$

Гликокол; Аланин

$= H_2N \cdot CH_2 \cdot CO - HN \cdot CH \cdot CH_3 \cdot COOH + H_2O$

Глицил-аланин; Вода

В нашу задачу не входит давать здесь подробное представление о химии сложных белков, мы ограничимся только указанием некоторых важнейших групп, дав следующий краткий обзор белков по Конгейму.

I. Простые белки:
1. Альбумины.
2. Глобулины.
3. Растворимые в алкоголе растительные белки.
4. Гистоны.
5. Скелетные белки (раньше альбуминоиды).

II. Соли белков или нонпротеины, соединения белков с солями и галоид-белки.

III. Высшие продукты гидратации белков: протеозы (альбумозы) и пептоны (также пептиды).

IV. Сложные белки, или протеиды:
1. Фосфорпротеиды, ранее нуклеоальбумины, или фосфорглобулины.
2. Гликопротеиды.
3. Нуклеопротеиды.
4. Гемопротеиды, или протеиды газового обмена.

Важнейшими для живой клетки соединениями являются сложные белки, или протеиды. Они (или их еще более сложные соединения) должны быть прежде всего причислены к тем веществам, с которыми связаны жиз-

ненные процессы. Они образуют также главную составную часть белков клетки. Это—соединения, состоящие из белков и легко отщепляемого небелкового компонента. Так, у фосфорпротеидов находят связанными белок и фосфорную кислоту. К этой же группе принадлежат казеин молока, вителлин желтка и известные слизистые вещества. У гликопротеидов белки связаны с углеводными группами. К ним принадлежат яичный альбумин и муцин, содержащийся в слизистых выделениях желез. Большое значение надо приписать третьей группе протеидов—нуклеопротеидам, так как они представляют важнейшие составные части белка ядра растительных животных клеток. Они состоят частью из очень различных белков и из очень мало меняющейся нуклеиновой кислоты. Нуклеиновые кислоты суть соединения фосфорной кислоты с своеобразными основными телами, так называемыми нуклеиновыми основаниями (гуанин, аденин, ксантин и гипоксантин). Последняя группа протеидов—гемопротеиды—содержит в очень нестойком соединении белок и небелковую составную часть, дериват пиррола, содержащий металл. К этой группе принадлежат окрашивающая физиологически важная часть крови—гемоглобин, особенно характерный содержанием в гематиновом ядре железа, и далее хлорофилл—зеленое красящее вещество, содействующее ассимиляции растений, с составом которого мы подробнее познакомимся позднее.

б) Углеводы

Если углеводы по их важности как составных частей живой функционирующей протоплазмы нельзя поставить наряду с белками, все же они представляют важнейшие для построения живой протоплазмы вещества (особенно в растительной клетке). Их роль весьма значительна при процессах обмена веществ у животных и растений (энергетический обмен веществ, дыхание, брожение). Помимо участия в конструктивном и деструктивном обмене веществ углеводы имеют большое значение как запасные вещества, как «строительные и запасные углеводы» в растительном и животном организме. Углеводы содержат только три элемента: углерод, водород и кислород. В углеводах, встречающихся в природе, число атомов углерода—пять, шесть или кратное этим числам (пентозы и гексозы). Число же атомов водорода всегда бывает вдвое больше, чем кислорода, сохраняя следовательно то же отношение, как в молекуле воды.

Пятиатомные углеводы (пентозы) очень редко встречаются в живых организмах. Напротив, гексозы представляют главную массу углеводов, встречающихся в живых клетках. Важнейшие моносахариды, формула которых $C_6H_{12}O_6$, суть глюкоза (виноградный сахар), фруктоза (плодовый сахар) и галактоза, которая получается из молочного сахара. Позднее мы укажем на важную роль, которую играет плодовый сахар в качестве материала для брожения при обмене веществ во многих организмах. Из дисахаридов ($C_{12}H_{22}O_{11}$), которые, как можно думать, возникли из соединения двух моносахаридов с потерей одной молекулы воды, важнейшие—тростниковый (сахароза), солодовый и молочный сахара. При помощи ферментов или кипячения с разбавленными неорганическими кислотами они расщепляются на моносахариды с присоединением воды.

Наконец полисахариды представляют дальнейшие степени полимеризации моносахаридов. Их формула представляет кратное $C_6H_{10}O_5$.

Сюда принадлежат оба важнейших запасных вещества животных и растительных клеток—крахмал и гликоген. Первый находится преимущественно в растениях, второй—в животных организмах. Целлюлоза, из которой главным образом образуется оболочка растительных клеток, представляет еще более сложный полисахарид.

Мы уже упоминали, что углеводы могут вступать в соединения с белками. Среди продуктов расщепления и распада углеводов, каковы молочная кислота, жирные кислоты, углекислота и пр., молочная кислота играет во многих отношениях важную роль.

в) Жиры

Углеводы повидимому имеют большое значение при пластическом и при энергетическом обмене веществ в клетках и всегда присутствуют во всякой клетке, тогда как жиры не принадлежат к необходимым составным частям живого вещества, представляя обычно лишь склад запасных веществ. Они являются запасными веществами преимущественно у животных. У растений эту роль играют главным образом углеводы. Для жизни клетки необходима лишь маленькая группа жиров, которая, хотя и в небольших количествах, существует, как было уже упомянуто, во всех клетках. Это—липоиды. Повидимому при образовании клеточной оболочки они играют важную роль вероятно в соединении со сложными белками.

Простые жиры суть эфиры, т. е. соединения, в которых трех- или многоатомные алкоголи соединяются с кислотой с выделением воды. Так, нейтральные жиры суть эфиры глицерина $[C_3H_5(OH)_3]$ с одноосновными жирными кислотами, общая формула которых $C_nH_{2n}O_2$ (или $C_nH_{2n+1}COOH$). Наиболее часто встречаются следующие жирные кислоты:

Муравьиная кислота	CH_2O_2	$= H \cdot COOH$
Уксусная »	$C_2H_4O_2$	$= CH_3 \cdot COOH$
Пропионовая »	$C_3H_6O_2$	$= C_2H_5 \cdot COOH$
Масляная »	$C_4H_8O_2$	$= C_3H_7 \cdot COOH$
Каприновая »	$C_6H_{12}O_2$	$= C_5H_{11} \cdot COOH$
Пальмитиновая »	$C_{16}H_{32}O_2$	$= C_{15}H_{31} \cdot COOH$
Маргариновая »	$C_{17}H_{34}O_2$	$= C_{16}H_{33} \cdot COOH$
Стеариновая »	$C_{18}H_{36}O_2$	$= C_{17}H_{35} \cdot COOH$

Образование жира идет по следующей схеме:

$$\begin{array}{l} CH_2 \cdot OH \\ | \\ CH \cdot OH + C_{15}H_{31} \cdot COOH = \\ | \\ CH_2 \cdot OH \end{array} \quad \begin{array}{l} CH_2 \cdot O \cdot OC \cdot C_{15}H_{31} \\ | \\ CH \cdot OH + H_2O \\ \\ CH_2OH \end{array}$$

Глицерин — Пальмитиновая кислота — Монопальмитин

Липоиды в химическом отношении составляют не очень цельную группу тел, но по своим физическим свойствам представляют некоторое однообразие. Фосфатиды отличаются от более простых жиров содержанием фосфора и азота. Все-таки они стоят всего ближе к жирам. В частности лецитины содержат, с одной стороны, радикалы жирных кислот, с другой—остаток глицерина. Лецитины и холестерины встречаются, как уже упоминалось, во всех животных и растительных клетках, хотя большей частью только в незначительном количестве. Они абсолютно необходимы

для жизни и крайне важны физиологически. Полученное посредством облучения видоизменение эргостерина, вещества, близкого к холестерину, представляет антирахитический витамин D (подробнее это рассматривается далее, в главе об обмене веществ).

г) Вода и соли

Среди неорганических составных частей количественно главную часть составляет вода. Она встречается в клетке отчасти химически связанной, отчасти свободной, в качестве растворителя разных веществ. В среднем она составляет 75% живого вещества. Однако процентное содержание воды очень сильно колеблется, смотря по организму, а в отдельных организмах — в различных органах и тканях. Так, тело медузы Rhizostoma Cuvieri содержит 95,4%, гусеницы шелкопряда — 71,8—81,8%, человеческое тело — в среднем около 50% воды. Почка содержит 82%, мускулы — 75%, печень — 69%, а кости только около 22% воды. Содержание воды значительно меняется и во время развития организма. Однако для определенных организмов, для определенных тканей и для определенных стадий развития содержание воды в клетке представляет постоянную числовую константу, сохраняющуюся с большой стойкостью даже и при патологических условиях. Определенное содержание воды в организме имеет очень большое биологическое значение.

Неорганические соли, которые остаются при химическом анализе как составные части так называемой золы, также принадлежат к веществам, необходимым для жизни. Они встречаются в живой клетке в двояком виде: во-первых, в растворе, как соли, растворенные в воде клетки, — $NaCl$, $MgCl_2$, $CaCl_2$, NH_4Cl, сернокислый и фосфорнокислый натрий, магний, кальций, аммоний и т. д., во-вторых, в связанном виде и прежде всего вероятно в соединении с белками. Что соли главным образом встречаются в свободном, отчасти диссоциированном состоянии, доказывается уже высотой осмотического давления и ясно вытекает из электропроводности живой клетки. Но так как величина электропроводности значительно ниже той, которую должно было бы ожидать при полном растворении составных частей золы, то из этого следует, что часть солей находится в клетке в связанном состоянии. Помимо истинного химического соединения играет роль и механическая адсорбция солей коллоидными белками. Таким образом соли как в растворе, так очевидно и в связанном состоянии играют очень значительную роль в жизни клетки.

В. ФИЗИЧЕСКИЕ СВОЙСТВА ПРОТОПЛАЗМЫ

Разбор химических свойств живого вещества познакомил нас с рядом важнейших химических тел, играющих большую роль в жизненных процессах клетки. Однако вполне понятно, что этот разбор не дает нам по существу объяснения химической природы живого вещества или смеси веществ и объяснения замечательных физиологических функций этих веществ с точки зрения химии. Физическое исследование живой протоплазмы дает для понимания жизненных процессов значительно больше. С тех пор как исследования последних десятилетий подробнее познакомили нас с коллоидным состоянием тел и его физико-химическими особенностями, многие своеобразные свойства живых организмов и процессы, происходящие в них, которые казались ранее загадочными и объяснялись многими исследователями особой жизненной силой, нашли себе объяснение в коллоид-

ных свойствах живого вещества. Далее изучение физических свойств, в особенности аггрегатного состояния тел, дает нам правильные основы для понимания статических и динамических функций живых систем, как это впервые было разработано в старых работах Бючли-Бертольда и др. Со времен классических исследований Пфеффера и де Фриза выяснилось большое значение осмотических свойств клетки для статики и динамики растительных организмов; вместе с тем сделались более понятными и процессы поступления веществ в клетку.

Мы рассмотрим по порядку следующие физические свойства протоплазмы: удельный вес, аггрегатное состояние, важное для многих вопросов жизни клетки, и свойства протоплазмы как коллоидного вещества.

1. Удельный вес

Если поместить живые клетки или кусочки тканей в дестиллированную воду, то обычно они через некоторое время падают на дно. Ясно, что их удельный вес больше, чем воды, т. е. больше, чем 1. Точные исследования величины удельного веса живых клеток были впервые произведены Иенсеном. Объектом ему служила известная инфузория Paramaecium aurelia, методом—повышение удельного веса внешней среды прибавлением KCO_3 до того момента, когда живые клетки переставали погружаться, но были еще во взвешенном состоянии. Определяя посредством ареометра удельный вес раствора, Иенсен установил удельный вес тел парамеций почти в 1,25. Но этот метод имеет тот недостаток, что осмотическое действие раствора соли сильно вытягивает воду из клеточного тела, и таким образом получаются более высокие числа, чем при нормальных отношениях.

Бреслау устранил этот источник ошибки, установив вес разных планарий, маленьких пресноводных ресничных червей, непосредственно пикнометрически на очень большом числе особей. Полученные при этом величины были значительно меньше, чем установленные Иенсеном, а именно для Planaria lugubris—1,055, для Mesostoma Ehrenbergii—1,02. Почти такие же величины недавно получил для парамеций и Сакио Канда посредством центрифугирования живых клеток парамеций в растворах гуммиарабика известного удельного веса. Полученные этим методом величины достигают 1,0832—1,093 и стоят таким образом очень близко к величинам, установленным Бреслау для ресничных червей.

2. Аггрегатное состояние

Установление аггрегатного состояния протоплазмы затрудняется самой природой протоплазмы. Прежде всего чрезвычайно трудно, а в большинстве случаев и невозможно отделить собственно живую протоплазму от необходимых для ее жизни примесей (продуктов клетки, запасных веществ и т. п.). К этому надо прибавить, что протоплазма вообще представляет собой вероятно не гомогенное вещество, но многофазную смесь коллоидов, причем постепенный переход жидких фаз к твердым фазам важнейших коллоидных веществ, входящих в ее состав, увеличивает трудности. Несмотря на это можно по крайней мере для большинства более точно исследованных форм клеток притти к заключению, что протоплазма обладает преимущественно жидким аггрегатным состоянием. Самыми обстоятельными исследованиями этого вопроса мы обязаны Румблеру, которому мы и будем следовать в предлагаемом описании.

Вещества жидкого аггрегатного состояния должны по Румблеру отвечать следующим физическим условиям: 1) их внутренняя эластичность должна быть настолько мала, что ее нельзя измерить[1], 2) сжатие их не должно быть заметно при обыкновенном давлении и 3) они должны следовать трем законам капиллярности, именно: а) закону минимальной поверхности, б) закону постоянства краевого угла и правилу растечения и в) закону поднятия жидкостей в капиллярах.

1. Из недостатка внутренней эластичности вытекает, что жидкость принимает внутри сосуда его форму и что она отделяется от воздуха горизонтальной поверхностью; далее, отдельные частицы внутри нее могут смещаться, как угодно. Применимость этого закона к протоплазме прекрасно демонстрируется на фораминиферах. Протоплазма многокамерных фораминифер образует точный отпечаток иной раз очень сложных полостей раковины. Однако после тщательного отпрепарирования раковины протоплазма делается шарообразной, как и всякая другая жидкость, и выделяет опять раковину, которая принимает уже шаровидную форму. Из этого следует, что протоплазме фораминифер свойственно без сомнения жидкое аггрегатное состояние.

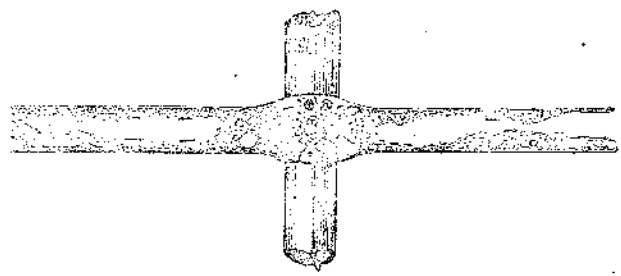


Рис. 8. Кусочек клетки Chara, прижатый давлением покровного стекла к пересекающей ее стеклянной нити. На расширенном от давления месте вязкая плазма задерживается (см. крестики), а жидкая (см. стрелки) еще перетекает через место надавливания. Клеточный сок полностью отодвигается от зажатого места (увел. 50, по Румблеру, 1902).

Сместимость частиц кроме всего прочего прекрасно доказывается опытами центрифугирования яиц амфибий,—опытами, произведенными О. Гертом и Гурвичем при изучении явлений механики развития. При этом центрифугировании желточные тельца без вреда для жизни и развития яиц переходили из верхней части яйца в нижнюю, что естественно возможно только при жидком аггрегатном состоянии и недостатке достаточно твердых структур.

Самые сильные доказательства в пользу сместимости частиц и в пользу жидкого аггрегатного состояния протоплазмы дают однако так называемые токи протоплазмы, встречающиеся в различных животных и растительных клетках (см. также о движении псевдоподий, стр. 120 и сл.). Одним из лучших примеров этого рода является первая клетка проталлия Chara foetida. По Румблеру можно экспериментально убедиться в жидком состоянии находящейся в движении прилегающей к стенкам плазматической массы. Искусственно останавливая одно или несколько телец, находящихся в движении, и производя измерения, можно заметить, что остановка тельца не производит заметного замедления движения тока. Задержка телец достигается очень просто: накладыванием поперек наблюдаемой клетки стеклянной нити, которая прижимается к клетке тяжестью покровного стекла (рис. 8..

[1] Это условие для коллоидных жидкостей не необходимо по новейшим данным, так как жидкие коллоиды иногда показывают значительную степень эластичности.

2. Несжимаемость под не слишком большим давлением не может быть точно доказана вследствие малого объема клетки, но о ней можно заключить косвенным образом из того, что местное давление в несколько атмосфер не оказывает никакого влияния на токи протоплазмы. По Румблеру можно произвести такое давление на покрытые покровным стеклом клетки Chara при помощи изображенного на рис. 9 простого аппарата, накладывая на него различные тяжести. Опыты пока-

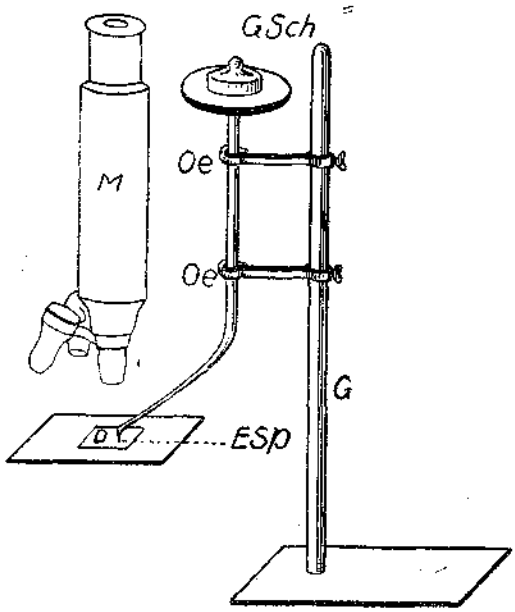


Рис. 9. Аппарат для производства опытов с давлением. *G*—штатив, сквозь ушки которого проходит металлический стержень, несущий наверху чашку весов *(GSch)*, а внизу имеющий острие *(ESp)*. Этот острый конец покоится на покровном стекле *(D)*, находящемся под микроскопом (*M*) препарата, и передает ему давление положенного на *GSch* веса за вычетом трения, происходящего в ушках (по Румблеру, 1902).

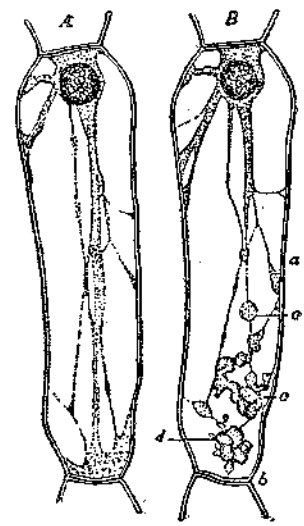


Рис. 10. Клетка из пыльцевых волосков Tradescantia virginica. *A*—спокойное течение протоплазмы по протоплазматическим тяжам; *B*—протоплазма при раздражении сокращается в клубки и шары при *a*, *b*, *c*, *d* (по Кюне, из Ферворна).

зали, что даже при давлении около 4,6 атмосферы быстрота течения плазмы у Chara заметно не изменяется. Этот результат подкрепляется еще повторением опытов при разных температурах. Тогда средняя быстрота течения показывает ясную зависимость от температуры. Часть клетки, находящаяся под давлением, испытывает эту зависимость быстроты течения от температуры совершенно так же, как часть клетки, наблюдаемая одновременно и не находящаяся под давлением.

3а. По первому закону капиллярности жидкие вещества принимают в свободно подвижной среде минимальную поверхность, т. е. форму шара. Давно известно, что все клетки, как и их отдельные составные части, удовлетворяют этому требованию. Округляются в шар голые клетки (амебы), плазмолизированные растительные клетки (см. дальше с. 56), отпрепарированные из раковин фораминиферы (см. выше) Если отрезать от амебы или от другой голой клетки большую или меньшую

часть, то она всегда принимает форму шара. Закон минимальной поверхности находит применение и для изолированных клеток дробления различных яиц (Ру, Гербст) и для пограничных плоскостей дробящихся клеток во время нормального дробления (Дриш, Вильсон и др.). В справедливости этого закона можно убедиться и на многих явлениях, наблюдаемых внутри клеток: так, большие или меньшие скопления жидкости принимают всегда внутри клетки шаровидную форму, на что впервые указал Бючли, а текущие тяжи плазмы, которые можно наблюдать в неповрежденных растительных клетках, приобретают шарообразную форму при электрическом разряде (Кюне, Ферворн) (рис. 10).

С другой стороны, в живых клетках можно установить поразительное несоответствие с этим первым законом капиллярности. Находящаяся в жидкой среде и не смешивающаяся с ней капелька другой жидкости может быть приведена в соответствующее вращательное движение достаточно сильной струей, направленной на нее из острой пипетки тангенциально к ее поверхности (рис. 11). Однако такого вращения не происходит в живой клетке, даже в голой легко подвижной амебе. Только если клетки убиты, в них, как и в безжизненных каплях, можно вызвать такое же вращающееся движение (рис. 12). Румблер объясняет разницу в реакции живой и мертвой клетки исключительно пенистой структурой протоплазмы (см. дальше стр. 63), однако нам кажется, что

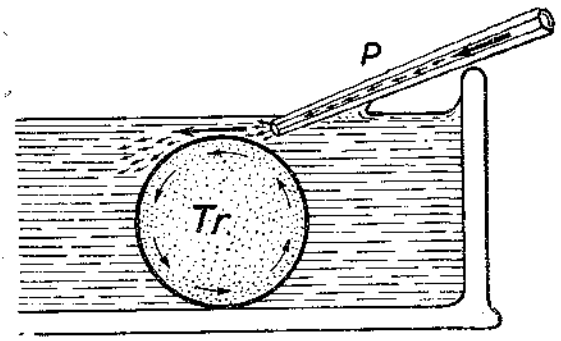


Рис. 11. Капля (*Tr*), погруженная в другую жидкость, приведена струей жидкости, впрыснутой из кончика пипетки (*P*), в круговое вращение (по Румблеру, 1902).

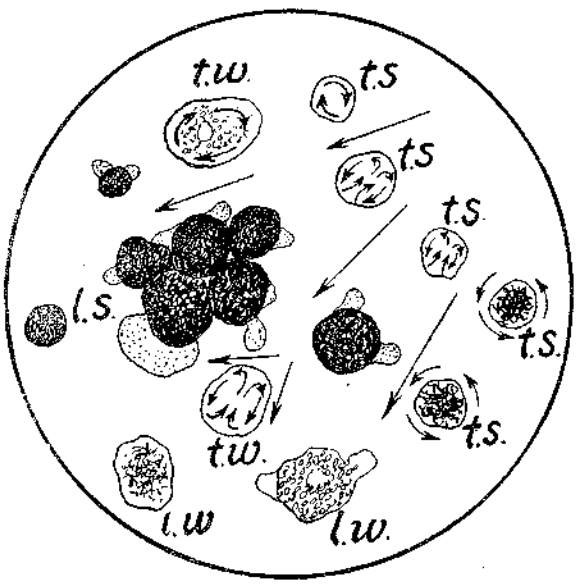


Рис. 12. Изолированные бластомеры Triton taeniatus. Лежащие вместе в поле зрения бластомеры относятся к течению, возбужденному в окружающей среде (стрелки), различно, смотря по тому, живые они или нет. Отмершие бластомеры вовлечены проходящими токами в соответственное вращение, живые же, наоборот, как бы не замечают их, выпуская псевдоподии, как они делают это обыкновенно при изолировании; *l. s.*—живые черные; *t. s.*—мертвые черные; *l. w.*—живые белые; *t. w.*—мертвые белые бластомеры. Структура отдельных мертвых клеток не изображена, чтобы яснее представить стрелки течений (увел. 100, по Румблеру, 1902).

такое объяснение пригодно только для некоторых, но не для всех случаев (см. о структуре плазмы стр. 62 и далее). Эти явления объясняются с такой же или с большей вероятностью особыми поверхностными пленками и образованием целиком или отчасти геля в клеточной оболочке.

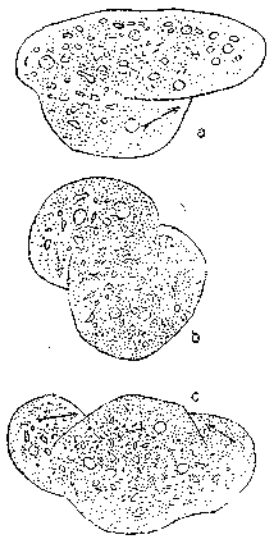


Рис. 13.

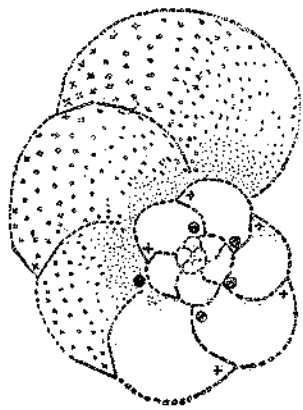


Рис. 14.

Рис. 13. Образование краевого угла при эруптивном образовании псевдоподий Pelomyxa Penardi Румблера. Различные экземпляры. Псевдоподии образуют определенный краевой угол (около 70°) с поверхностью амёбы. Краевой угол обозначен стрелками (увел. 200, по Румблеру, 1905).

Рис. 14. Схема для уяснения образования разной величины краевого угла в гетероморфной цитоплазме фораминиферы Pulvinulina. Гетероморфность в трех последних камерах указана при помощи различных значков. Пунктированная часть протоплазмы дает краевой угол в 90° (черный кружок), обозначенная крестиками—60° (по Румблеру).

3б. Второй закон капиллярности состоит из двух отдельных правил: правила краевого угла и правила растечения. Согласно первому жидкость при соприкосновении с твердой стенкой должна при равных внешних условиях всегда давать тот же угол. И этот закон как мы видим, прекрасно подтверждается на живых клетках. Так, некоторые амебы образуют так называемые грыжевые псевдоподии; при этом более или менее твердая эктоплазматическая оболочка прорывается в одном месте, а жидкая эндоплазма выливается через эту твердую оболочку, образуя всегда постоянный угол с лежащей под ней оболочкой эктоплазмы. Так, у изображенной на рис. 13 Pelomyxa Penardi наблюдался при комнатной температуре постоянный краевой угол в 70° (Румблер). Подобным образом констатирован определенный краевой угол и на дизентерийной амебе (рис. 15) (Гартман). Еще нагляднее обнаруживается краевой угол

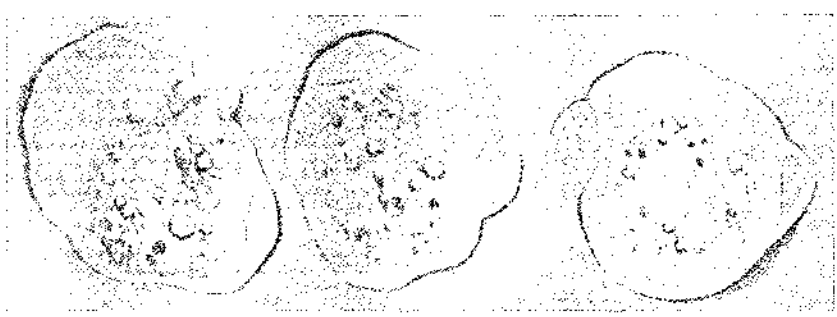


Рис. 15. Entamoeba hystolitica Шаудин с грыжевыми псевдоподиями. Одна и та же особь в трех различных стадиях движения (увел. 950, по Гартману, 1902).

у многокамерных фораминифер. Здесь соответствующие друг другу части камер соприкасаются с лежащими под ними более старыми частями камер всегда под одним и тем же краевым углом. Это бывает потому, что при росте фораминиферы протоплазма вытекает из старой камеры и растекается над поверхностью ее под совершенно определенным краевым углом. Когда вытекшая протоплазма выделит на своей поверхности камеру, тогда эта новая часть камеры твердо и надолго зафиксирует этот краевой угол (рис. 15). Важность этого принципа для механического понимания раковин фораминифер мы оценим еще позднее (см. стр. 99 и далее).

Согласно правилу растечения второго закона капиллярности жидкость меньшего поверхностного натяжения должна растечься в виде тонкой пленки на жидкости большего поверхностного натяжения (например масло на воде). Это правило подтверждается для живых клеток экспериментальным путем. Уже Квинке установил, что водные коллоидные растворы обладают меньшим поверхностным натяжением по отношению к воздуху, чем чистая вода, а недавно Чапек непосредственно определил величину поверхностного натяжения растительных клеток от 0,5 до 0,6. Поэтому нужно ожидать, что действительно голые клетки, помещенные в воду, должны расплыться в тонкую пленку. Как указал Румблер, это подтверждается фактически на живых дробящихся клетках амфибий и на некоторых очень жидких амебах. Если мы отпрепарируем дробящиеся клетки амфибий из их оболочек и приведем в соприкосновение с помощью пипетки или шпателя с чистой водной поверхностью, то эти клетки мгновенно расплываются и клеточная субстанция растекается совершенно, как масло, тончайшей пленкой по поверхности воды (рис. 16). Уже Пенар наблюдал, что пеломиксы иногда распадаются при соприкосновении с поверхностью воды и растекаются на ней. Румблер показал это на Amoeba limicola. Пока эта амеба находилась в воде, она даже при возникновении сильных течений и водоворотов спокойно и равномерно образовывала свои псевдоподии, но как только какая-нибудь из ее псевдоподий приходила в соприкосновение с поверхностью воды, амеба моментально лопалась. Но у большинства амеб не наблюдается этого явления: наоборот, можно видеть, что многие формы ползают по тонкой поверхностной пленке воды с нижней стороны ее, подобно улиткам. Действие второго правила второго закона капиллярности прекращается при несколько большем развитии поверхностной пленки. Это правило не применимо к большинству клеток уже потому, что поверхности клетки не представляют собой чисто жидкой фазы или фазы золя и очень вязки, а иногда даже прямо находятся в состоянии геля.

Зв. Проверка третьего закона капиллярности на живых клетках представляет большие затруднения. Опыты Румблера с плазмодиями миксомицетов, правда, показали, что вещество плазмодиев фактически поднимается по капиллярной трубке, однако успех опыта зависит от различных условий, как например от влажности воздуха и стадии развития плазмодия.

Описанные до сих пор исследования агрегатного состояния живых клеток показали, что большая часть животных и растительных клеток, прежде всего протистов и эмбриональных клеток животных и растений, удовлетворяет всем физическим требованиям, которые ставятся жидкостям, и поэтому их агрегатное состояние должно быть признано преимущественно жидким.

Правда, мы познакомились при наших исследованиях с случаями, не вполне согласующимися с закономерностью, которую мы ожидали. Подобных случаев можно привести еще больше, если использовать для исследо-

вания старые клетки тканей животных. В большинстве случаев можно установить, что поверхность живых клеток, не вполне следующих законам жидких тел, находится в более или менее твердом гелеобразном состоянии. Все исключения вытекают именно из коллоидной природы живой субстанции. Румблер даже сделал попытку вывести большинство этих исключений из особой структуры протоплазмы, именно из так называемой ячеистой или пенистой структуры в смысле Бючли. Однако такое заключение

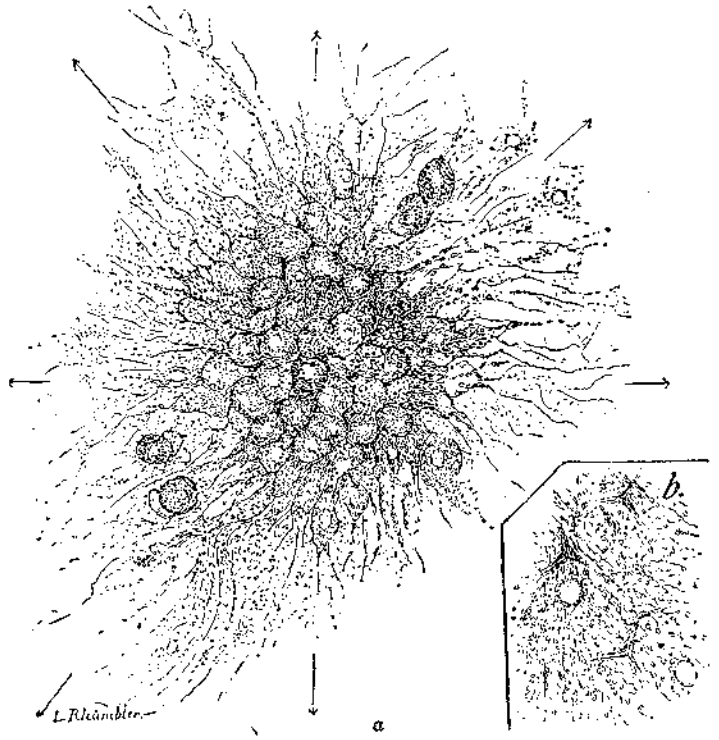


Рис. 16. Аггрегат бластомеров, приведенный в соприкосновение с водной поверхностью, растягивается, а вещество бластомеров растекается, как тонкая пленка. В *b* часть увеличена сильнее, чтобы показать отдельные края клеток и ядра (увел. *a*—30, *b*—90, по Румблеру, 1902).

при теперешнем состоянии наших знаний не обязательно и не необходимо. Упомянутые явления гораздо проще объясняются при понимании протоплазмы как коллоидной смеси. Поэтому раньше, чем мы рассмотрим морфологию и структурные теории протоплазмы, нам следует дать хотя бы краткий очерк ее коллоидных свойств.

3. Коллоидный характер

Почти все важные для жизни составные части живой протоплазмы—вещества коллоидного характера. Протоплазма состоит главным образом из различных коллоидов. Это и понятно, так как важнейшие химические вещества протоплазмы—белки и многие углеводы—коллоиды. Кроме того многие свойства протоплазмы—набухание, адсорбция и т. д.—вполне совпадают со свойствами коллоидов. Поэтому познание физико-химических свойств коллоидов необходимо для понимания жизненных явлений. Что

представляют собой коллоиды? Греэм первый установил свойства и значение коллоидов и ввел это понятие в науку. Он считал, что мир материи делится определенно и резко на две группы веществ: к р и с т а л л о и д ы, каковы соли, сахар и т. п., легко диффундирующие через перепонки и осаждающиеся в форме кристаллов из растворов, и к о л л о и д ы, которые с трудом диффундируют или совершенно не диффундируют через пергаментную бумагу и животные перепонки, а при сгущении осаждаются в форме плотной аморфной слизи и хлопьев. Теперь известно, что это неверно и что коллоидные свойства представляют особое состояние материи. Коллоидное состояние принципиально свойственно всем веществам, подобно состоянию настоящего раствора и твердому состоянию, и характеризуется весьма тесным соединением двух фаз; при этом взвешенная фаза разбивается не на свои молекулы или ионы, как при настоящих растворах, но только на обычно видимые ультрамикроскопические частицы (500 μμ и ниже). Известно, что коллоидные растворы переходят, с одной стороны, в истинные растворы через все промежуточные ступени, а с другой стороны, ничем не отграничены от грубодисперсных суспензий и эмульсий. (Суспензии суть смеси взмученных твердых частиц, эмульсии—жидких, взвешенных в жидкости. Частицы их видны в микроскоп и крупнее 500 μμ). Понятие аморфно твердого не связано непременно с понятием коллоида, так как в настоящее время известно много случаев кристаллического строения коллоидных веществ, например золей золота. Одно и то же вещество может быть в настоящем растворе в коллоидном состоянии и в грубодисперсном. Понятие «коллоиды» поэтому теперь обозначает только определенную степень разделения материи. «Коллоидным называют образование, состоящее из двух или более фаз, у которого составные единицы, по крайней мере одной фазы, достигают величины от 1 до 500 μμ, безразлично, состоят ли эти единицы из особенно крупных отдельных молекул, из кристаллических частиц, частиц аморфного твердого вещества, капелек или пузырьков газа, содержат ли они очень мало или очень много отдельных молекул» (Фрейндлих)[1].

В. Оствальд ввел понятие д и с п е р с н ы й вообще для обозначения состояния разделения вещества. Состояние вещества, при котором частицы коллоидной величины, называется к о л л о и д н о - д и с п е р с н ы м, те же образования, которые, как суспензии и эмульсии, содержат более грубые, видные под микроскопом частицы,—г р у б о д и с п е р с н ы м и. Истинные растворы в противоположность им обозначают как м о л е к у л я р н о - и о н о д и с п е р с н ы е. В коллоидных растворах и грубодисперсных системах различают д и с п е р с н у ю ф а з у, т. е. ту, которая, как например белок, разделяется на мелкие частицы, и окружающую жидкость—д и с п е р с и о н н у ю с р е д у. Частицы дисперсной фазы отделены друг от друга дисперсионной средой. Сообразно этому они имеют в ы п у к л ы е границы поверхности, а дисперсионная среда непрерывна и соприкасается с дисперсной фазой вогнутыми поверхностями.

Таким образом коллоидный раствор может образоваться из грубодисперсного. Так например молоко, в котором грубодисперсно распределены жировые шарики около 3 μ в поперечнике, становится более гомогенным, когда жировые шарики механически уменьшаются до ультрамикроскопической величины. С другой стороны, можно при помощи сближения друг с другом молекул раствора перейти от истинных растворов к коллоидному состоянию.

[1] Фазой называют вполне гомогенное состояние, когда оптически нельзя отличить одну часть пространства от другой (чистый газ, истинный раствор, однородный кристалл и т. д.).

В большинстве случаев взвешенные коллоидные частицы видны при помощи ультрамикроскопа. Это зависит от того, что находящиеся в коллоидном растворе частицы отражают вверх и в сторону падающий на них косо свет и потому блестят. Во многих золях можно наблюдать частицы от 10 до 500 μμ. Однако иногда и более крупные частицы неразличимы, если их оптические свойства недостаточно отделяют их от окружающей жидкости. Это часто бывает в коллоидных растворах белка и крахмала вследствие того, что их частицы содержат много воды.

При помощи ультрамикроскопа видно, что частицы золя не остаются в покое, но находятся в непрерывном движении. Движение частиц наблюдается не только в истинно коллоидных растворах, но и в грубодисперсных системах. Уже в 1827 г. английский ботаник Броун наблюдал так называемое броуновское молекулярное движение. Это движение объясняется следующим образом: по кинетической теории газов в газе или в истинном растворе отдельные молекулы находятся в энергичном движении. Молекулы сталкиваются с отдельными коллоидными частицами и переносят тепловое движение и на них. Это движение крайне неправильно и зигзагообразно и отличается так называемым смещением частиц, т. е. прямолинейными соединениями кривой зигзага. Не рассматривая детально закономерностей, свойственных броуновскому молекулярному движению, мы отметим только, что смещение частицы зависит от вязкости жидкости, величины частиц, температуры и т. д. Поэтому величина и быстрота смещения представляют ценные мерила для суждения о вязкости соответствующих жидкостей, что имеет очень большое значение для многих биологических процессов.

Следующая таблица из Фрейндлиха дает прекрасный обзор зависимости различных состояний материи (истинные растворы, коллоидные растворы и грубодисперсные системы) и их характерных свойств от величины частиц.

0,1 μμ	1 μμ	10 μμ	100 μμ	1 μ	10 μ	100 μ	1 мм
Ультрамикроскопическая область				Микроскопическая область			
Броуновское движение				Отсутствие броуновского движения			
Частицы проходят через обычный бумажный фильтр Повышенная растворимость				Частицы задерживаются бумажным фильтром Обычная растворимость			
Истинные растворы	Коллоидные растворы			Эмульсии и суспензии			
0,1 μμ	1 μμ	10 μμ	100 μμ	1 μ	10 μ	100 μ	1 мм

Чтобы дать представление о ряде величин частиц разных веществ и о характере их состояния, здесь воспроизводится еще следующая таблица (из Чермака) (см. табл. на стр. 51).

Чтобы привести в систему всю совокупность коллоидных растворов, из которых многие имеют общие свойства, предложены различные более

Обзор величины частиц различных веществ

Группы	Аналитико-химические и структурные качества	Поперечник в $\mu\mu$
1. Частицы раствора	Гидратизованные ионы NaCl	0,26
	Молекулы газа (в среднем)	0,2 —0,7
	» водорода	0,067—0,159
	» паров H_2O	0,113
	» углекислоты	0,285
	» алкоголя	0,5
	» виноградного сахара	0,7
	» хлороформа	0,8
2. Частицы коллоидные	Молекулы растворимого крахмала . . .	5,0
	Частицы алкалоидов	близок к 1,0 (Руланд)
	Коллоидные частицы золота	2,0 или } Жигмонди 6,0—130 } и Зидентопф
		Среднее: 66 (Сведберг)
3. Тельца	Частицы суспензий гуммигута	600
	Частицы суспензий мастики	500—1 000
	Частицы фазы суспензий коалина . . .	3 000
	Зернышки рисового крахмала	7 000
	Красные кровяные шарики (человека) .	7 500

или менее искусственные подразделения. Так, различают *обратимые и необратимые* коллоидные растворы, смотря по тому, переходит ли вновь в золь при прибавлении воды осадок, остающийся после подсушивания, или нет. Далее, пользуются как критерием формой дисперсной фазы и говорят о *суспензоидах*, если частицы тверды, и об *эмульсоидах*, если они жидки. Но так как во многих случаях нельзя определить, в какой форме находятся частицы, это подразделение нецелесообразно. Больше всего в ходу подразделение на *гидрофильные и гидрофобные* коллоидные растворы. В первых находящееся в растворе вещество обнаруживает ясное сродство к воде, легко в ней набухает и прочно удерживает ее. Сюда принадлежит большинство биологически важных растворов: крахмала, многих белковых веществ и т. д. Они обладают большей вязкостью, чем вода, и малочувствительны к электролитам. Гидрофобные растворы, напротив, очень чувствительны к электролитам и могут в слабых концентрациях осаждаться солями и свертываться, вязкость же их лишь немного отличается от вязкости воды.

Все до сих пор сказанное о коллоидах относится прежде всего к коллоидным растворам—*золям*, аггрегатное состояние которых в общем жидкое. Но для многих коллоидов, особенно гидрофильных, типично, что они легко переходят в более или менее плотное студенистое состояние—*состояние геля*—даже при той же самой концентрации, при которой они встречаются как золь. Строение геля не так подробно выяснено, как строение золя. Здесь коллоидные частицы вероятно так велики вследствие адсорбции воды, что тесно прилегают друг к другу, отделяясь одни от других только пленками жидкости в несколько миллионных долей миллиметра. Поэтому у них вязкость много больше и отсутствует броуновское молекулярное движение; они только слабо колеблются вокруг своего положения равновесия. Следует обратить особое внимание на то, что процесс образования геля большей частью обратим. Превращение золя и геля друг в друга совершается во многих случаях чрезвычайно легко и быстро. Часто достаточно для этого небольшого изменения в содержании электролитов (это бо-

лее относится к свертывающимся гидрофобным золям) или легких механических влияний, например прикосновения или сотрясения. Так, концентрированные золи окиси железа, затвердевшие в гель, переводятся в золь легким сотрясением, и этот процесс можно повторять сколько угодно. Превращение золя в гель и обратно совершается постоянно. Но например при охлаждении нельзя установить определенной температуры затвердевания, как это можно сделать при определенной концентрации раствора золя, а также и определенной температуре плавления. При постоянной температуре многие гели и золи в отношении к ряду своих физических свойств, как например давлению пара, электропроводности и т. д., совершенно одинаковы, и только твердость у геля значительно больше, чем у золя. Мягкие гели способны вытягиваться в нити—свойство, многократно наблюдавшееся у живой протоплазмы.

Часто бывает, что золь не целиком застывает в гель и в нем не осаждаются отдельные хлопья или нити геля, но тонкий слой геля образуется только на поверхности коллоидного раствора. Такие *поверхностные пленки* особенно часто встречаются в коллоидных белковых растворах, золях углеводов и т. д.; их можно найти также в растворах мыл и красящих веществ. Они возникают вследствие того, что согласно закону адсорбции Гиббса те растворенные вещества, которые понижают поверхностное натяжение, собираются на поверхности. Таким образом здесь дело идет об адсорбции поверхностно активных частиц, густо скопляющихся на поверхности и здесь переходящих из состояния золя в гель. Подобные процессы играют большую роль в живой протоплазме. Они-то, как и вообще более или менее типичные образования геля, вызывают упомянутые выше отклонения от закономерностей, свойственных жидкому аггрегатному состоянию. Таким образом эти исключения объясняются просто коллоидным характером веществ, из которых построена протоплазма.

Следует упомянуть еще о некоторых своеобразных чертах коллоидов, имеющих особенно важное биологическое значение. Как указано, новая коллоидная физика установила, что дисперсные коллоидные частицы не всегда имеют аморфное, но часто кристаллическое строение, представляя таким образом под микроскопом характерные пространственно и оптически анизотропные структурные единицы. Это относится в особенности ко многим органическим коллоидам или ко многим структурным элементам клеток, находящимся в состоянии геля (соединительнотканные и мышечные волокна и т. д., хитин, целлюлеза и т. д., см. далее стр. 70). Эти структурные единицы (неорганические и органические) называются согласно Нэгели *мицеллами*; говорят о нэгелевской *мицеллярной структуре*, потому что Нэгели впервые (1858) предложил такую структуру для объяснения строения анизотропного набухания, двойного преломления и т. д. растительных клеточных оболочек, крахмальных зерен и т. д. Мицеллярная теория будет нами еще рассматриваться при обсуждении тонкого строения протоплазмы, здесь же скажем еще только, что при применении темного поля, но еще более посредством рентгеноспектрографии и исследования при помощи поляризационного микроскопа в настоящее время во многих случаях удалось получить более ясное объяснение способа распределения, расположения и строения органических мицелл.

Далее особенно важное биологическое значение имеет то обстоятельство, что у коллоидов вследствие огромного развития их поверхностей играют чрезвычайную роль *процессы адсорбции*. «Под адсорбцией понимают слабое соединение газов и растворенных веществ на твердых поверхностях». Так, всем известна способность древесного угля поглощать

растворенные и газообразные вещества. Действие противогазовых масок на войне покоилось на адсорбции ядовитых газов порошком древесного угля. Характерно для процессов адсорбции, что они протекают очень быстро и легко обратимы.

На поверхностях с помощью адсорбции совершаются химические превращения, нормально не происходящие. Так, благодаря адсорбции возможны *катализы на поверхности*, что имеет особое значение. Мы увидим позднее, какую важную роль играют в жизни клетки именно катализы на поверхностях тел. «Легко понять, почему в организмах встречаются преимущественно именно процессы адсорбции. Особенность жизненного процесса состоит в том, что он саморегулируется. Если встречается какое-нибудь нарушение, в организме возникает противодействие, стремящееся его ликвидировать. При грубохимической реакции возникают сейчас же вещества, которые трудно обратить в исходные. Поэтому такая реакция менее приспособлена для саморегулирования, чем слабые адсорбционные связи, при которых саморегулирование гораздо легче» (Фрейндл)их.

Поэтому жизненные явления преимущественно связаны с коллоидами, а не с молекулярно-дисперсными системами, развитие поверхностей у которых еще больше, чем у первых. Истинные растворы еще менее способны к слабым соединениям адсорбции. Слабые соединения здесь вследствие более живого молекулярного движения менее постоянны, и все расположение сил на поверхности маленькой молекулы, бедной атомами, совершенно иное, менее благоприятное, чем на поверхности молекулярных частиц, богатых атомами.

Еще одно свойство коллоидов, в особенности геля, имеет биологическое значение: это —набухание. Если бросить сухую желатиновую пластинку в воду, она впитывает в себя воду, размягчается и увеличивает свой объем во много раз, она разбухает. Связывается ли при этом впитанная вода адсорбцией коллоидных частиц, которые она раздвигает, или дело идет о настоящем процессе растворения, еще спорно, хотя первая возможность очень вероятна. Такое набухание и съеживание встречается в ряде биологических процессов. Оно вероятно входит и в процессы движения (движения псевдоподий, движения мускулов), и мы позднее вернемся к нему при описании этих процессов.

В связи с этим еще следует указать на лиотропные ряды (называемые также рядами Гофмейстера) ионов неорганических солей, в которых обнаруживается своеобразная закономерность этих ионов при различных поверхностных реакциях, выступающая в особенности в различных коллоидных процессах (осаждение, набухание). По растворяющему (*лиотропия*) и осаждающему действию их можно составить следующие ряды катионов и анионов.

Ряды катионов . . . . . $Li > Na > K$
Ряды анионов . . . . . $SO_4 > Cl > Br > I, SCN$

Те же ряды часто встречаются при оценке влияния солей на физиологические процессы. Из этого можно заключить, что в основе их лежат те же действия поверхностей. Однако следует подчеркнуть, что в литературе довольно часто злоупотребляли установкой этих рядов так же, как и обратимостью их действия, и значение их бесспорно несколько преувеличено. Живую протоплазму как смесь различных, часто даже полидисперсных коллоидов нельзя без оговорок сравнивать с простым золем. Как ни ценны выводы исследования коллоидов для суждения о многих биологических процессах, однако всегда следует соблюдать известную осторожность, так

как влияние различных коллоидов друг на друга, происходящие при этом электрические явления и т. д. еще слишком мало выяснены, чтобы можно было судить о них.

Коллоидные свойства имеют еще то значение для биологических систем, что они позволяют последним при самых разнообразных превращениях их сохранять определенные формы системы. Для жизни характерно, что биологические процессы связаны с определенной формой биологической системы как в целом, так и в деталях. Многочисленные гелеобразования с определенным—как это многократно доказано в новейшее время—строением своих частиц (например палочкообразные, кристаллические частицы волокон соединительной ткани, мускульных волокон и т. д.) обусловливают такие более или менее стойкие формы с широкой возможностью реакций,—формы, в которых происходят известные адсорбции или несимметричные набухания и т. д.

4. Осмотические свойства

Осмотическое давление внутри живых клеток, растительных и животных, достигает, в особенности у первых, средней высоты—5—10, даже 20 атмосфер. В некоторых случаях оно может подниматься значительно выше, например у некоторых плесневых грибков, как Aspergillus niger и Penicillum glaucum. При культуре их в концентрированном растворе сахара и солей осмотическое давление может быть доведено до 157 атмосфер. Так как взрослые растительные клетки имеют большие вакуоли клеточного сока (стр. 61) и так как растягивающийся вследствие этого мешок плазмы встречает сильное сопротивление в облекающей его твердой клеточной стенке, осмотическое давление может достичь у них особенно большой величины, вызывая растяжение и натяжение клеточной стенки, обозначаемое с давних пор выражением т у р г о р. Каким образом это загадочно высокое давление осуществляется внутри плазмы или клеточного сока, разъяснили классические исследования над осмосом Пфеффера, послужившие, как известно, отправным пунктом для физического объяснения осмоса вообще и в то же время для развития современной физической химии.

Чтобы объяснить явление осмоса физически, необходимо коснуться в нескольких словах д и ф ф у з и и. Если поместить осторожно друг над другом два раствора разной концентрации, например сильный и слабый раствор поваренной соли, или разделить их перегородкой из пористой глины, то после некоторого времени наступает полное выравнивание концентрации обеих жидкостей. Чистая вода при этом переходит в более концентрированный раствор, а частицы поваренной соли—в менее концентрированный, пока оба раствора не превратятся в совершенно однородный раствор средней концентрации. Если мы разделим оба раствора полупроницаемой оболочкой, например свиным пузырем, то найдем, что свиной пузырь легко проницаем для воды и непроницаем для соли. Из этого следует, что вода из более разбавленного раствора вытягивается с известной силой через полупроницаемую оболочку, и таким образом увеличивается объем концентрированного раствора. Если поэтому отделить бутыль снизу полупроницаемой стенкой, наполнить ее концентрированным раствором поваренной соли и погрузить затем в сосуд с чистой водой, то мы найдем, что жидкость поднимется на значительную высоту по вставленной в бутыль тонкой трубке (рис. 17). Это повышение столба жидкости в трубке служит мерой для повышающегося гидростатического или о с м о т и ч е с к о г о д а в л е н и я. Если погрузить замкнутый свиной пузырь с соляным раствором

в чистую воду, то и здесь вода втянется в свиной пузырь, и пузырь вследствие этого туго натянется.

То же самое мы наблюдаем в растительной и животной клетках. И растительная и животная клетки представляют окруженный полупроницаемой стенкой более или менее крепкий раствор солей, разных видов сахара и т. д. Так как эти клетки обычно могут впитывать воду, то и здесь возникает известное внутреннее осмотическое давление. В животной клетке, у которой тонкая полупроницаемая плазматическая оболочка не имеет никакой дальнейшей защиты, осмотическое давление не может естественно подняться очень значительно, не уничтожая системы; растительная же клетка обладает способностью достигать более высокого давления благодаря вакуолям сока, содержащим в большом количестве растворенные вещества; с другой стороны, она может выдерживать более высокое давление благодаря своим твердым клеточным оболочкам, к которым прижимается раздувшаяся плазматическая стенка.

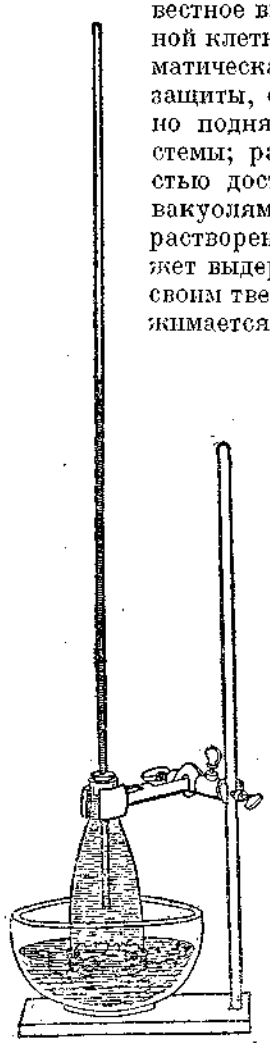


Рис. 17.

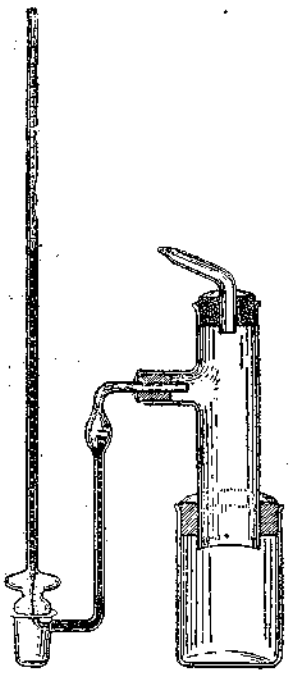


Рис. 18.

Рис. 17. Колба для диализа с трубкой для поднятия жидкости. Колба, закрытая снизу простой пергаментной бумагой, наполнена раствором поваренной соли и подвешена так, что ее нижний конец погружен в чашку с водой (по Ферворну).

Рис. 18. Пфефферовская клетка в продольном разрезе. Глиняная клетка, содержащая осадочную перепонку, погружена в сосуд с водой и несет сбоку трубочку, соединенную с манометром. Наверху она отделена от воздуха запаянной стеклянной трубочкой (из Ферворна).

Пфеффер, подражая в своем осмометре (рис. 18) растительной клетке, устроил осадочную оболочку полупроницаемого характера в обык-

новенном глиняном стакане, употребляемом для гальванических элементов. Для этой цели стакан наполнялся раствором сернокислой меди и погружался затем в раствор железисто-синеродистого калия, при этом железисто-синеродистый калий с медью образовывал осадочную перепонку из железисто-синеродистой меди, отлагавшуюся на внутренней поверхности. Осмометр устраивается следующим образом: глиняный стакан наполняется каким-нибудь раствором соли и соединяется с боку с манометром; запаяв для полной предосторожности стеклянную трубку сверху и таким образом герметически закрыв ее, погружают ее в более широкий сосуд с чистой водой. Этим о с м о м е т р о м точно измеряется осмотическое давление по ртутному столбику в манометрической трубке. Ртутный столбик повышается до тех пор, пока давление его не будет равно давлению соответствующего соляного раствора. Исследования Пфеффера показали, что при постоянной температуре осмотическое давление зависит от концентрации раствора, от природы растворенного вещества и от рода полупроницаемой оболочки. В результате оказалось, что коллоиды обладают меньшим осмотическим давлением, чем кристаллоиды, как указывает следующая таблица.

Ш е с т и п р о ц е н т н ы е р а с т в о р ы

Гумми-арабик	25,9 см³
Желатина	23,8 »
Сахароза	287,8 »
Селитра	700,0 »

На основании исследований Пфеффера и показательных опытов де Фриза вант Гоф вывел и установил законы осмоса, по которым осмотическое давление при постоянной температуре зависит от числа содержащихся в жидкости молекул или ионов растворенного вещества.

Вместо физических инструментов, как осмометр Пфеффера, для установления осмотических коэффициентов различных веществ могут служить, как это впервые показал де Фриз, и живые клетки растений. Делается это методом п л а з м о л и з а. Последний наступает, если мы погрузим живую растительную клетку в достаточно крепкий раствор сахара или соли. Так как окружающая жидкость будет тогда более сильной концентрации, чем растворы солей, сахара и т. д. в живой растительной клетке, то при этих условиях вода будет вытягиваться из растительной клетки обратно. Прежде всего при этом уменьшается объем клетки, и если растянутая перед тем клеточная стенка не может более съежиться, протопласт отделяется от клеточной стенки и наконец превращается в шар. Если мы опять заменим соляный раствор водой, вода вновь воспринимается клеткой, которая принимает мало-помалу свой прежний вид (рис. 19). Де Фриз определял наименьшую концентрацию соляного раствора, которой достаточно, чтобы вызывать отделение протопласта, расположенного по стенкам внутри клетки. Тот же опыт повторяется с другими веществами: растворами сахара, солей калия и т. д., и опять определяются границы концентрации, которой достаточно, чтобы вызвать плазмолиз. Таким образом для различных веществ устанавливаются концентрации, вызывающие осмотическое давление, равное давлению соответствующей растительной клетки, которые, как говорят, и з о с м о т и ч н ы, или и з о т о н и ч н ы ей.

Растворы более сильные, чем изотонические, так называемые г и п е р т о н и ч е с к и е растворы, вызывают таким образом в растительных клетках плазмолиз, в то время как в более слабых, г и п о т о н и ч е-

с к и х растворах осмотическое давление растительной клетки и ее тургор испытывают повышение, и клеточная оболочка растягивается сверх нормы.

Из опытов де Фриза вытекает, что осмотическое давление неэлектролитов, как например сахара, глицерина и других органических соединений, зависит от молекулярного веса веществ. Раствор 243 г тростникового сахара в одном литре имеет такое же осмотическое давление, как раствор 92 г глицерина. Оба эти раствора эквимолекулярны: они содержат различные количества вещества, но одинаковое количество молекул на тот же объем

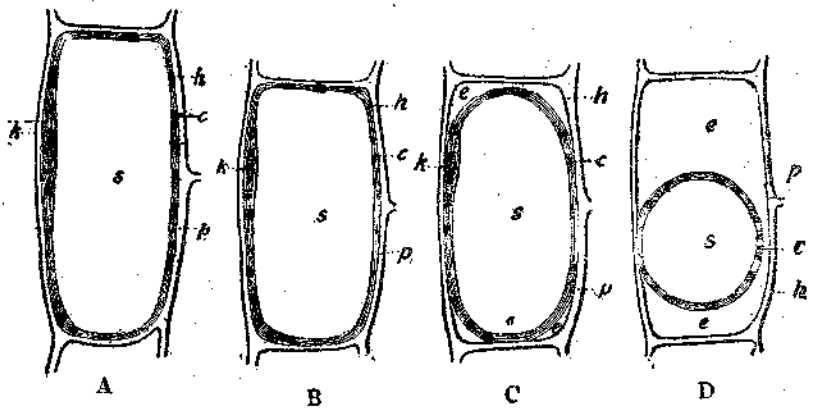


Рис. 19. Схема клеточного тургора растительной клетки. *h*—клеточная оболочка; *p*—первичный мешочек; *k*—клеточное ядро; *c*—зерна хлорофилла; *s*—клеточный сок; *e*—проникший раствор соли. В *A* клетка в состоянии полного тургора: первичный мешочек прилегает плотно к оболочке. В *B* тургор уменьшился вследствие действия солевого раствора, клетка стала меньше, но первичный мешочек прилегает плотно к оболочке. В *C* тургор стал еще меньше, первичный мешочек начал отделяться от клеточной оболочки, достигшей своей наименьшей величины. В *D* первичный мешочек сжался, так как осмотическое действие снаружи соляного раствора *e* достигло очень большой величины (по де Фризу, из Ферворна).

жидкости. На основании теории вант Гофа можно вычислить осмотическое давление раствора определенной концентрации из молекулярного веса растворенного вещества. Величины, полученные этим способом, в весьма сильной степени совпадают с найденными эмпирически, как показывает следующая таблица растворов сахарозы.

Осмотическое давление

Концентрация	Найдено	Вычислено
1%	0,664	0,665
2%	1,336	1,336
4%	2,739	2,742
6%	4,046	4,050

У электролитов отношения иные: они вызывают гораздо более высокое осмотическое давление, чем должны бы иметь по своему молекулярному весу. Это потому, что у них большая часть молекулы диссоциирована на ионы. Осмотическое давление, вызванное таким раствором, соответственно этому пропорционально числу находящихся в растворе молекул плюс число диссоциированных ионов.

В качестве полупроницаемой оболочки в живых клетках функционирует (только живые клетки обладают осмотическими свой-

ствами; после смерти клетки осмоса нет, так как полупроницаемая оболочка разрушается) очевидно поверхностный слой плазмы, даже если он и не различим оптически. Часто приписывают свойства полупроницаемой перепонки у растительных клеток с большой центральной вакуолей всему располагающемуся по стенкам мешку протоплазмы (см. далее), так как думают, что клеточный сок, содержащийся в вакуоле, действует, как раствор, осмотически. Но так как и без такой вакуоли растительные клетки, как например молодые клетки меристемы, и животные клетки обладают осмотическими свойствами и здесь осмотически действуют вещества, растворенные в самой протоплазме, то полупроницаемой оболочкой следует признать только поверхностный слой протоплазмы. У больших растительных клеток с центральной вакуолей клеточного сока мы имели бы тогда две оболочки в системе: внешнюю—на поверхности протоплазмы и внутреннюю—на границе центральной вакуоли.

Ясно, что осмотические свойства клетки имеют огромное значение для разного рода физиологических отправлений. Так, тургор играет важную роль для динамики и статики живой системы. Живая клетка способна изменять разом осмотические свойства и тургор клетки, изменяя состав заключенного в ней раствора; например внутри ее из растворов сахара могут образоваться нерастворимые более сложные углеводы или могут выкристаллизоваться кристаллы щавелевокислой извести или, наоборот, какие-нибудь вещества перейти в раствор и т. п. С другой стороны, свойства полупроницаемой оболочки имеют чрезвычайно важное значение для поступления веществ в живую клетку, так как конечно только такие вещества, которые проходят сквозь оболочку, могут восприниматься клеткой. Мы увидим далее в главе об обмене веществ, что живая клетка обладает способностью изменять при различных физиологических условиях свойства своей полупроницаемой клеточной оболочки и таким образом, «смотря по потребности», воспринимать вещества или не допускать их в себя.

Г. МОРФОЛОГИЯ КЛЕТКИ

1. Форма и величина клетки

Ф о р м а отдельных клеток, не только свободно живущих, но и находящихся в связи с другими, чрезвычайно разнообразна, так что раньше трудно было дать характеристику отдельных видов клеток. Однако все виды клеток можно свести к двум типам: т и п у ш а р а или э л л и п с о и д а, характерному для свободно живущих клеток, и типу п р и з м ы, встречающемуся в тканях. Форма шара есть форма с минимальной поверхностью, которую принимает взвешенная капля жидкости; призматическая форма получается при сближении друг с другом несмешивающихся капель жидкости, расположенных в один или несколько рядов и давящих друг на друга. Все прочие формы могут быть выведены из этих типов согласно жидкому состоянию протоплазмы. Отклоняющиеся формы должны быть обусловлены особыми физическими факторами. Здесь мы не будем входить в детали разнообразных форм и определяющих их физических факторов: им будет отведена особая глава в этой книге. Здесь мы только кратко укажем, что кроме вышеупомянутых главных типов в природе встречаются почти все мыслимые формы: нитевидные (клетки волосков растений, мышечные и нервные клетки, а также сперматозоиды), уплощенные, асимметричные (многие инфузории), снабженные выростами (многие перидинеи и десмидиевые).

Величина клеток столь же разнообразна, как и их форма. Рядом с крошечными клетками бактерий величиной от одного до нескольких микрон встречаются мышечные клетки величиной в несколько сантиметров, лубяные клетки—до 220 мм, нервные же клетки превосходят иногда даже 1 м. Если не считать полиэнергидных клеток, которые едва ли можно сравнивать с моноэнергидными, все-таки и среди моноэнергидных есть такие, величина которых доходит до нескольких миллиметров. Заметим однако, что здесь дело идет о клетках, вытянутых в длину. Поперечник плазматической массы у них не слишком велик несмотря на значительную длину клетки. Исключения из этого представляют только многие крупные яйца животных. Все они являются моноэнергидными клетками. Однако и это исключение только кажущееся. Большая часть птичьего яйца например состоит не из протоплазмы, а из запасных веществ, и только маленький зародышевый диск представляет собственно яйцевую клетку. Все-таки чрезвычайно маленькая и очень большая величина клетки—исключение. Средняя же величина животных и растительных клеток колеблется между 10 и 100 μ. При этом у гигантских животных и растений размер отдельных клеток большей частью не больше, чем у родственных мелких видов (за известными исключениями, как например у гигантских форм тетраплоидных рас). Как правило величина клеток различных организмов и видов клеток совершенно определенная, строго установленная и колеблется только в очень небольших границах. Эти границы можно искусственно перейти только в редких случаях. Об этих важных отношениях между величиной клетки, ростом и размножением, между величиной клетки и органов мы будем говорить подробно в главе о смене формы.

2. Цитоплазма

а) Клеточная оболочка. Экто- и эндоплазма. Вакуоли и клеточный сок

Из вышесказанного следует, что протоплазма есть жидкость, но как жидкость, составленная из смеси коллоидов, она обладает особыми свойствами. Так, только в самых редких случаях можно заставить слиться, как сливаются капли чистой жидкости, части протоплазмы или целые тела одного и того же вида простейших. В другом месте мы уже познакомились с отклонениями капель плазмы от законов капиллярности. Это обстоятельство зависит от того, что поверхность капель протоплазмы не вполне голая, но всегда существует поверхностная пленка, или так называемая гаптогенная оболочка с иными физико-химическими свойствами. Хотя у многих голых клеток она оптически не различима, однако ее существование можно доказать экспериментальным путем. При этом речь идет не об особенностях, присущих только каплям живой протоплазмы, но о свойствах, широко распространенных и в других коллоидных жидкостях. Существование оболочки основывается, как мы уже видели на стр. 52, вероятно на правиле Гиббса, согласно которому поверхностно-активные вещества, т. е. вещества, уменьшающие поверхностное натяжение, стремятся собираться на поверхности раздела двух жидкостей. Эта поверхностная, или плазматическая, оболочка имеет большое физиологическое значение, так как она регулирует поступление веществ в клетку, как это уже сказано было в главе об осмосе и как это будет еще подробнее рассмотрено в главе об обмене веществ. В данном случае нас интересует только ее морфологическое строение. В некоторых случаях, как уже упомянуто, оптически нельзя констатировать особую клеточную оболочку, но в

других случаях она ясно выступает, большей частью резко отграничиваясь снаружи, внутри же часто без резкой границы переходит в протоплазму. В некоторых же случаях можно увидеть двуконтурную, отграниченную и внутри, более или менее твердую оболочку, так называемую пеллликулу или перипласт, например у большинства инфузорий или жгутиковых или на поверхности клеток тканей животных (эпителиев) (рис. 20).

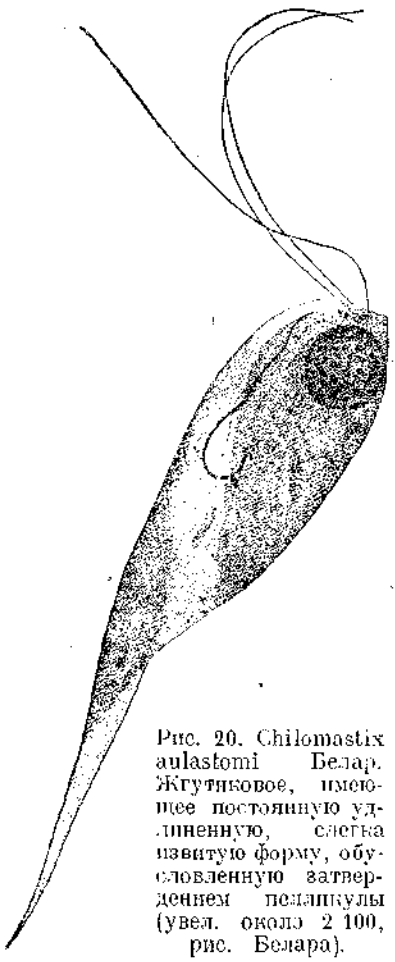


Рис. 20. Chilomastix aulastomi Белар. Жгутиковое, имеющее постоянную удлиненную, слегка извитую форму, обусловленную затвердением пеллликулы (увел. около 2 100, рис. Белара).

В прежние годы часто разбирался вопрос, состоят ли клеточные оболочки, пеллликулы и т. д. из живой протоплазмы или же представляют только аллоплазматическое выделение протоплазмы. Наблюдения над живыми амёбами во время процесса их движения, когда плазматическая оболочка то сливается с протоплазмой, то вновь образуется (подробности см. дальше—в главе о динамике), не оставляют сомнения, что вопрос этот должен быть решен в первом смысле. Это верно и в том случае, когда плазматическая оболочка затвердевает в определенную пеллликулу (амебы) (рис. 21). Здесь особенно ясно видно, как на совершенно жидкой, богатой зернышками и капельками эндоплазме, если она выступит наружу, прорвавшись сквозь эктоплазму, образуется под действием окружающей ее среды новая осадочная оболочка. Коллоид при небольших изменениях среды может легко переходить из состояния золя в гель, поэтому очевидно и прикосновение внутреннего слоя плазмы к внешней среде действует как гелеобразующий фактор.



Рис. 21. Разрез через Amoeba verrucosa, обработанную КОН. Не растворилась и осталась только эктоплазма, сгущенная на поверхности (пеллликула) и вокруг пищевых комков, и ядро (по Румблеру, 1898).

То обстоятельство, что протоплазма многих простейших, особенно голых амеб, а также миксомицетов и большинства инфузорий, дифференцирована на два различных слоя: наружный, более вязкий,—эктоплазму (или кожистый слой ботаников) и внутренний, более жидкий—

эндоплазму (зернистую плазму ботаников), обусловлено без сомнения действием внешней среды на коллоиды плазмы (рис. 22). Не говоря уже об образовании псевдоподий у амеб, когда ясно обнаруживается развитие эктоплазмы под действием внешней среды, можно доказать это наглядно опытом, разрезая амеб или инфузорий. Если перерезать поперек амебу или инфузорию так, что эндоплазма окажется на свободной поверхности, тотчас же под влиянием внешней среды эта эндоплазма перейдет в эктоплазму, выделив на своей поверхности новую плазматическую оболочку. Экто- и эндоплазма таким образом не два различных рода плазмы, но только различные фазы состояния одного и того же вещества. Эктоплазма амеб большей частью совершенно гомогенна или имеет тонкозернистую структуру, эндоплазма обычно имеет более сложное строение и содержит всякого рода капельки, запасные вещества и т. д.

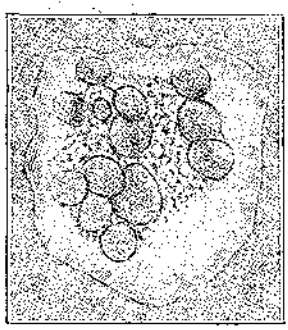


Рис. 22.

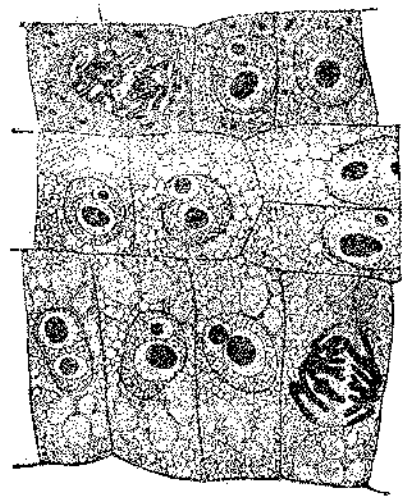


Рис. 23.

Рис. 22. Entamoeba histolytica Шаудин. Эктоплазма ясно отделена от эндоплазмы. В эндоплазме заглоченные красные кровяные тельца (увел. 950, по Гартману).
Рис. 23. Растительные клетки с вакуолями равной величины (по Гофу, 1898, из Гирсберга, 1922).

Многие клетки Protozoa и громадное большинство растительных клеток не целиком заполнены протоплазмой; внутри них еще имеются более или менее крупные *вакуоли*—скопления жидкости, или разбросанные равномерно в клетке, как например у многих солнечников и радиолярий, или распределенные в беспорядке, как у большинства растительных клеток (рис. 23, 24). У клеток высших растений первичные клетки меристемы выполнены протоплазмой; есть только включения в виде капелек, что соответствует так называемой тонкой структуре протоплазмы (см. далее). С ростом клеток возникают однако все более и более крупные и неправильные вакуоли жидкости (рис. 23) и наконец может возникнуть одна или несколько больших центральных вакуолей, занимающих всю внутреннюю часть выросших клеток и оттесняющих живую протоплазму к стенке, по которой она и располагается (рис. 24). Между обеими описанными выше крайностями существуют всевозможные переходы. Центральная вакуоль может быть разделена на неправильные камеры тонкими или более грубыми прослойками протоплазмы. Мы познакомились уже с той ролью, которую вакуоль играет в жизни растительной клетки при наступлении так называемого тургора и узнали, что и на внутренней поверхности плазма-

тического слоя вокруг центральной вакуоли, как и вокруг всякой другой крупной вакуоли жидкости, должна возникнуть в цитоплазме особая плазматическая оболочка.

б) Тонкая структура протоплазмы

В предыдущие десятилетия цитологические исследования тонкой структуры протоплазмы вызывали к себе особый интерес. Надеялись, что они



Рис. 24. Клетка волоска Cucurbita pepo. Оболочка обозначена белым цветом. Плазматический мешок, прилегающий к ней, чрезвычайно тонок. От ядра идет вверх к оболочке крупный тяж протоплазмы, вниз—очень тонкие тяжи (по Гейденгайну, 1907).

углубят познание сущности живого вещества. Различными исследователями был построен ряд структурных теорий, о которых шли иногда самые горячие споры. Теперь эти споры о тонкой структуре протоплазмы не имеют более никакого значения. Протоплазма представляет собой смесь коллоидов, а новейшая коллоидная физика показала, как изменчиво и много-

образно может быть одно и то же коллоидное вещество—тем более смесь различного рода коллоидов—и как сильно оно меняет свою структуру под влиянием малейших изменений (например немногих ионов). Спор о том, какая из структур, наблюденных в протопластах, составляет сущность протоплазмы, для нас теперь не имеет значения, так как в коллоидной системе одинаково возможны всякие структуры: зернистая, ячеистая и волокни-

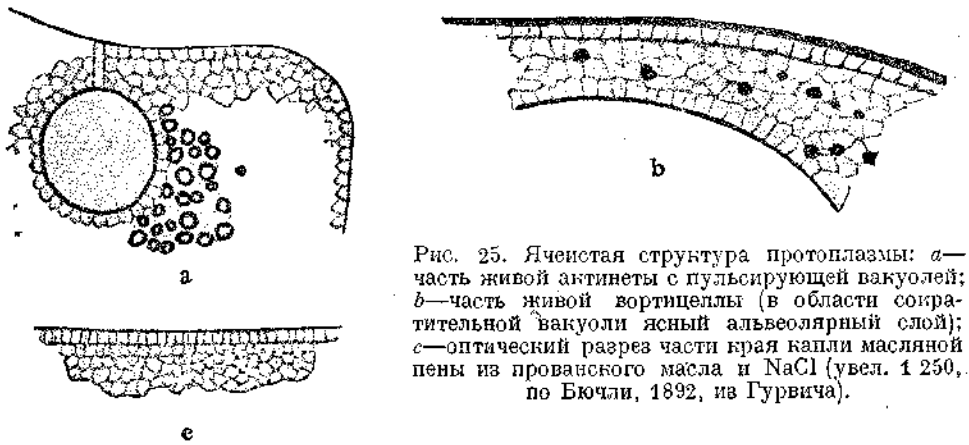


Рис. 25. Ячеистая структура протоплазмы: *a*—часть живой актинеты с пульсирующей вакуолей; *b*—часть живой вортицеллы (в области сократительной вакуоли ясный альвеолярный слой); *c*—оптический разрез части края капли масляной пены из прованского масла и NaCl (увел. 1 250, по Бючли, 1892, из Гурвича).

стая, даже оптически гомогенная. Но в связи с краткой характеристикой четырех главных структурных теорий прежних лет—сетчатой теории Фромана, волокнистой теории Флемминга, зернистой теории Альтмана и ячеистой теории Бючли—мы даем современное понимание этого вопроса.

Я ч е и с т о е и л и п е н и с т о е с т р о е н и е. Как живая, так и фиксированная протоплазма нередко представляет картину тонкоячеистой сетчатой структуры, причем величина отдельных элементов сети колеблется между 1 и 5 μ. Многие исследователи (Фроман, Гейцман) приписывали поэтому протоплазме сетчатое строение из твердого вещества. Однако Бючли, рассмотрев физические свойства протоплазмы, убедительно доказал, что микроскопическая картина такой сетчатой структуры представляет лишь оптический разрез так называемой ячеистой или пенистой структуры и что протоплазму, имеющую такое строение, следует рассматривать как пенистую смесь двух несмешивающихся жидкостей. Более вязкая жидкость, называемая г и а л о п л а з м о й, образует стенки ячеек, а более водянистая жидкость—э н х и л е м а—их содержимое. Этот взгляд Бючли очень хорошо согласуется с жидким аггрегатным состоянием протоплазмы. Протоплазма с твердой сетчатой структурой несовместима с описанными выше явлениями, доказывающими ее жидкое аггрегатное состояние.



Рис. 26. Поверхностный слой яйца Rhynchelmis. Ясный альвеолярный слой и субальвеолярная свободная от желтка плазматическая зона (по Вейдовскому и Мрачеку, 1903, из Гурвича).

Микроскопические картины подтверждают также все следствия, которые вытекают из такой ячеистой структуры. Согласно закону минимальной поверхности при пенистой смеси двух жидкостей всегда могут соприкасаться только три грани ячеек по одной линии. Микроскопические картины вполне соответствуют этому (рис. 25). Согласно тому же закону стенки ячеек строятся параллельно друг другу и перпендикулярно к внешней или

внутренней поверхности. Это нередко можно видеть под микроскопом (рис. 25, 26): на границе клетки или внутри нее вокруг большой вакуоли ячейки образуют так называемый а л ь в е о л я р н ы й к р а й (Бючли). Ячеистая теория имеет преимущество не только перед сетчатой теорией, но и перед гранулярной и волокнистой, легко объясняя не только образование внутри протоплазмы меньших и больших вакуоль, но и нередко наблюдаемую смену структуры вследствие уменьшения или увеличения содержимого ячеек, слияния соседних ячеек и т. д. Поэтому понятно, что она была долгое время господствующей структурной теорией и справедливо могла называться наилучше обоснованной. Как прежде всех показал Румблер, целый ряд особенностей протоплазмы можно объяснить с точки зрения ячеистой или пенистой, как он предлагает ее назвать, структуры. Там, где мы фактически наблюдаем в ж и в о й протоплазме сетчатые картины, мы должны объяснить их большей частью пенистой структурой. Напротив, нет никакого основания принимать пенистую структуру там, где можно наблюдать только чисто гомогенную бесструктурную протоплазму, например в эктоплазме многих амеб, или там, где можно установить только зернышки или капельки.

Прежнее представление, приписывающее протоплазме единую элементарную структуру, привело однако к переоценке и слишком широкому применению ячеистой теории, не оправдываемому в свете современной коллоидной физики. Так, пытались объяснить существование оптически гомогенной плазмы и частей плазмы или тонкозернистой плазмы одинаковым светопреломлением содержимого ячеек и стенок их и нередко без необходимой осторожности и критики принимали за истинную ячеистую структуру те сетевидные структуры, которые наблюдали на фиксированном материале и которые следовало бы считать исключительно продуктом фиксации. Современные исследователи коллоидов показали однако, что в одном и том же коллоидном веществе можно вызвать разные микроскопические структуры—гомогенную, зернистую структуру, сетчатое расположение гранул и истинные ячейки—и что строение вещества изменяется под влиянием даже слабо действующих факторов. Те картины в студнях, которые раньше приводились Квинке, Бючли и Румблером в качестве доказательств ячеистой теории, по новым исследованиям совершенно не встречаются в водной желатине, но бывают только в смеси желатины, воды и алкоголя, желатины, воды и сулемы и т. д., и в таких смесях они являются осадочными продуктами. «Выводы коллоидного исследования показывают нам, как бессмысленны и какое малое значение в сущности имеют теории, связанные с исследованием структуры протоплазмы. Плазма как подвижной по состоянию своих фаз коллоид принимает то ту, то другую структуру и для жизненных свойств плазмы ни одна из них не имеет никакого особенного значения» (Гурвич).

Такое основанное на чисто теоретических соображениях суждение о ячеистой теории протоплазмы недавно прекрасно подтверждено Гирсбергом и Шпеком экспериментальными исследованиями на амебах и инфузориях. Гирсберг поставил опыты на живых амебах (Amoeba radiosa), вызывая в них набухание и уничтожая его. Факторы отбухания (entquelende Faktoren), как уксуснокислый натрий и тростниковый сахар, вызывают увеличение вязкости протоплазмы и выпадение в богатой водой плазме многочисленных вязких белковых зерен. Амеба при этом становится все менее подвижной, а вязкие гранулы белка заполняют наконец всю протоплазму в виде густой эмульсии, образуя в конце концов типичную пенистую структуру (рис. 27 б). Вызывающие набухание факторы—лучше всего дей-

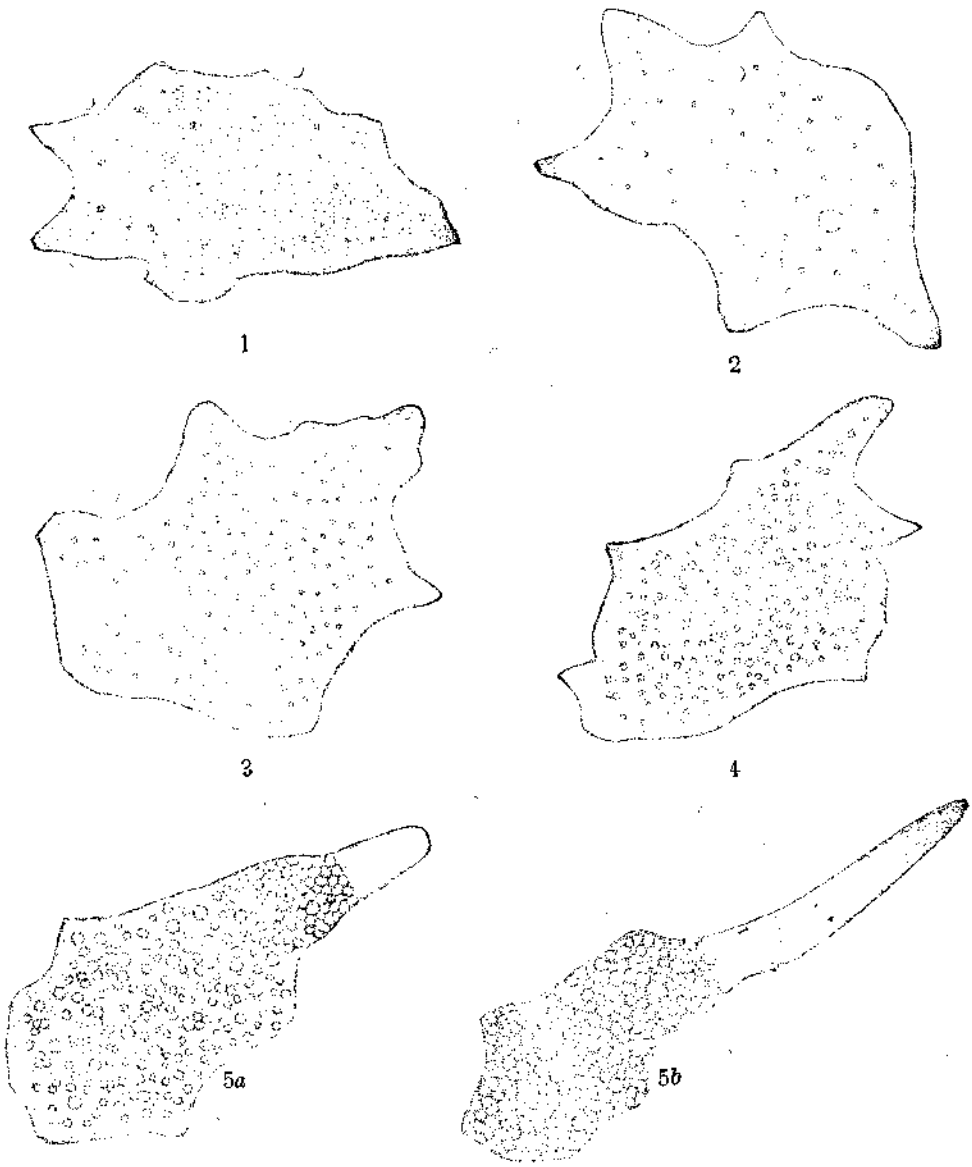


Рис. 27а. Amoeba radiosa. Различные состояния разжижения и уплотнения одной и той же амебы. *1*—появление двоякого рода грануляций в плазме. Содержание воды выше нормального, состояние набухания, отмешивание; *2*—избыток воды, максимальная разжиженность плазмы, мало гранул эндоплазмы; *3*—плазма жидка, по сравнению с *4*—уменьшение эндоплазматических гранул; *4*—нормальная амеба, довольно зернистая, однако жидкая: исходное животное; *5*—нормальная амеба, несколько более темная и зернистая: *a*—начало образования псевдоподий и появление барьера; *b*—максимальное вытягивание псевдоподий (нарисована лишь одна плоскость в оптическом разрезе, пищевые вакуоли не нарисованы) (увел. 1 000, по Гирсбергу, 1922).



Рис. 27б. Amoeba radiosa после обработки сахаром или уксуснокислым натрием. *6*—увеличение гранул эндоплазмы, потемнение плазмы, острые неподвижные псевдоподии; *7* и *8* —уменьшение содержания воды, сахарная культура. Увеличение белковых гранул, вязкая темная плазма; *9*—крайнее переполнение белковыми гранулами, плазма чрезвычайно бедна водой, очень вязка и темна, пенистая структура с уплощением гранул эндоплазмы. Животные очень мало подвижны (увел. 1 000, по Гирсбергу, 1922).

ствовать дестиллированной водой и разбавленным раствором HCl—напротив, разжижают и просветляют плазму, консистенция которой становится настолько жидкой, что можно наблюдать отчетливое броуновское молекулярное движение протоплазмы (рис. 27а). Далее наблюдалось появление очень тонкой, слабо преломляющей свет зернистости и в то же время незначительное уплотнение плазмы. Одновременно белковые гранулы уменьшались в числе и величине и наконец бесследно исчезали. Замечательно, что эти изменения структур плазмы под действием упомянутых средств представляют жизненные вполне обратимые процессы. Взаимоотношение белковых гранул и жидкости плазмы напоминает отношение обоюдно меняющейся адсорбции двух коллоидов или вообще двух веществ, распределенных одно в другом в виде эмульсии. Гирсберг думает поэтому, что можно свести эти взаимоотношения белковых гранул и жидкости в плазме к изменениям растворимости в гиалоплазме эндоплазматических зерен. Вакуоли в форме мельчайших капелек образуются в плазме, когда в тело поступает воды больше, чем может ее раствориться в плазме по физиологическому состоянию набухания. Образование многочисленных вакуолей приводит часто к пенистой структуре, которая может быть тонкоячеистой

(1 μ) или грубоячеистой (2—5 μ). Пенистую структуру в теле амебы может обусловить не только скопление нерастворенной воды, но и большее или меньшее отмешивание жидких запасных веществ. Таким образом по этим исследованиям ячеистая структура амебы есть только случайно встречающееся физиологическое состояние, а вовсе не постоянное основное строение протоплазмы амебы. Аналогичные исследования над изменчивостью плазматических структур специально под влиянием различных солей и ионов были проведены Шпеком над другими видами амеб, солнечниками и инфузориями. И хотя Шпек не без основания несколько иначе объясняет причины изменений и приписывает большое значение прониканию разных ионов, но все же в принципе он подтверждает данные Гирсберга. Особенно ясные картины даны им для Paramaecium putrinum. В воде лужи все животные были прозрачны, как стекло, бесструктурны. После помещения их в искусственную солевую смесь без органических веществ они стали темнокоричневыми вследствие массового выделения белковых капелек и мелких гранул.



Рис. 28. Клетки печени с гранулами (по Альтману, из Фер-порна).

Гранулы и гранулярная теория. Последними рассуждениями доказывается принципиальная неправильность и третьей теории плазмы—гранулярной теории Альтмана. Здесь мы скажем о ней несколько слов, так как Альтман соединил с ней очень широкие обобщения. Протоплазма многих клеток часто тесно заполнена мелкими или крупными одинаковыми или различной величины гранулами (рис. 28). Несомненно они во многих случаях принимают участие в обмене веществ в клетке. Так например в железистых клетках гранулы стоят в теснейшей причинной связи с образованием секрета. Но такие зернистости находятся не только в железистых клетках, но и в эпителиальных, в лимфатических и т. д., и Альтман признал все эти иногда чрезвычайно разнородные образования настоящими живыми составными частями плазмы: он видел в этой структуре элементарную структуру плазмы. Он пошел еще дальше, считая гранулы элементарными организмами живой субстанции в противовес клеткам и энергидам, а клетку рассматривая просто как колонию элементарных организмов—гранул.

Эта теория неправильна и неприемлема. Как это можно с большой точностью доказать, различные гранулы представляют в разных клетках очень разнородные образования, нередко являясь запасными веществами или продуктами обмена веществ, ни в коем случае не идентичными с живой протоплазмой. Вообще в большинстве клеток при жизни не существует гранул, они являются только продуктами осаждения при фиксировании клетки. Наше критическое обсуждение ячеистой теории с точки зрения коллоидной физики показало, что если и встречаются отдельные образования в протоплазме, то не как особая элементарная структура, но как выражение ее физиологического состояния. Совершенно неприемлемо наконец и последнее заключение Альтмана, признающее гранулы основными элементарными единицами жизни.

Митохондрии. В последнее время Бенда, Мевес, Дюсберг, Гильермон и другие описывали окрашивающиеся железным гематоксилином после фиксации осмием или окрашивающиеся по Бенда (в черный или фиолетовый цвет) гранулы, названные митохондриями или хондриосомами, зернистые нити, палочки (хондриомиты) и т. д. и пытались доказать, что все эти элементы являются всюду распространен-

ными составными частями всех животных и растительных клеток (рис. 29). Доказательствами служило главным образом то, что эти элементы большей частью ведут себя при клеточном делении очень характерным образом, собираясь в форме нитей (хондриомитов) вокруг фигуры ядерного деле-

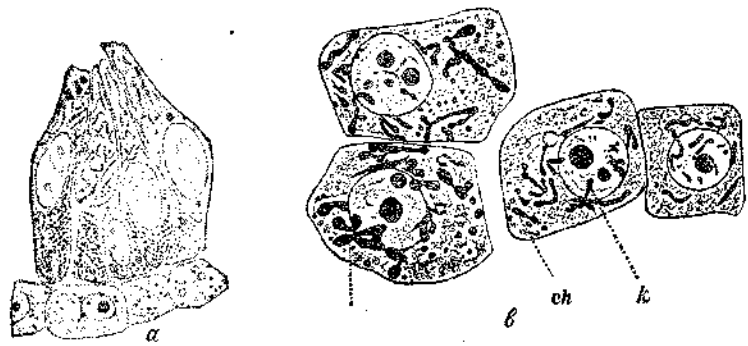


Рис. 29. Митохондрии животных и растительных клеток. *a*—хондриосомы молодого эмбриона морской свинки, наверху—эктодерма, внизу—энтодерма (по Рубашкину); *b*—хондриосомы в клетках точки роста Asparagus officinalis; *k*—ядро; *ch*—хондриосомы (по Левитскому).

ния. Наблюдая деления этих более коротких нитей, заключили, что они постоянно сохраняются и размножаются, переходя из клетки в клетку, и приписали им то же значение, что и ядрам (рис. 30). Мевес даже попытался рассматривать их как носителей наследственности. Но род и способ распределения этих элементов вовсе не позволяют делать такие решительные заключения. О постоянстве числа их не может быть и речи, и совершенно не доказана предполагаемая связь между гранулами, зернистыми нитями и хондриоконтами. Вероятнее поэтому, что здесь дело идет только об элементах обмена веществ. Такое понимание тем вернее, что совершенно не доказано присутствие митохондрий во всех клетках, что утверждают сторонники теории. У многих Protozoa вообще не существует таких образований, а если они и существуют, то только в определенное время и вероятно представляют только продукты обмена веществ. Может быть в некоторых случаях они имеют значение как материал для построения ряда важных клеточных структур. Так, при сперматогенезе многих животных наблюдалось преобразование митохондрий в спиральные и продольные фибриллы в средней части и головке—в образования, имеющие значение для статики клеточных элементов. Их участие в возникновении мышечных фибрилл,

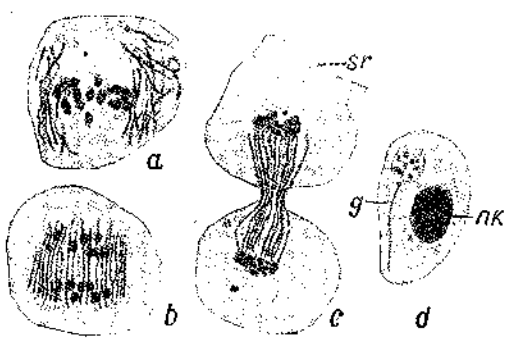


Рис. 30. Хондриосомы в мужских зачатковых клетках Blaps. *a*, *b*, *c*—стадии деления сперматоцитов 1-го порядка (*sr*—остатки веретена); *d*—сперматида, преобразующаяся в спермий, хондриосомы как придаточное ядро (*nk*); *g*—осевая нить будущего хвоста (по Дюсбергу).

нервных фибрилл и т. д. кажется, напротив, мало вероятным и сомнительным[1].

Гирш недавно показал, что первые зачатки секреторных гранул железистых клеток появляются всегда на митохондриях; далее он показал вероятность того, что образование этих первичных секреторных гранул (гранулы *A*) находится в какой-то зависимости от митохондрий. А именно, когда он разрушал митохондрии определенной дозой рентгеновских лучей, в железистых клетках не происходило образования первичных секреторных гранул (гранул *A*), тогда как превращение уже имеющихся гранулы *B* и *C* продолжалось без помехи. Через некоторое время в железистой клетке снова образуются новые митохондрии и тогда в них снова появляются секреторные гранулы *A*.



Рис. 31. Живая хрящевая клетка личинки саламандры с хондриоконтами (нитчатое вещество, митом) в плазме (по Флемингу, из О. Гертвига).

Митохондрии содержат бесспорно в изобилии вещества липоидного характера и этим объясняется их кажущееся сначала столь странным поведение по отношению к разным фиксирующим средствам и красящим веществам. Однако в состав митохондрий очевидно входят также весьма разнообразные (Жиру) белковые тела.

Мевес недавно поставил в связь с митохондриями так называемые нити м и т о м а Флемминга—довольно грубые, волнистые, ровные,

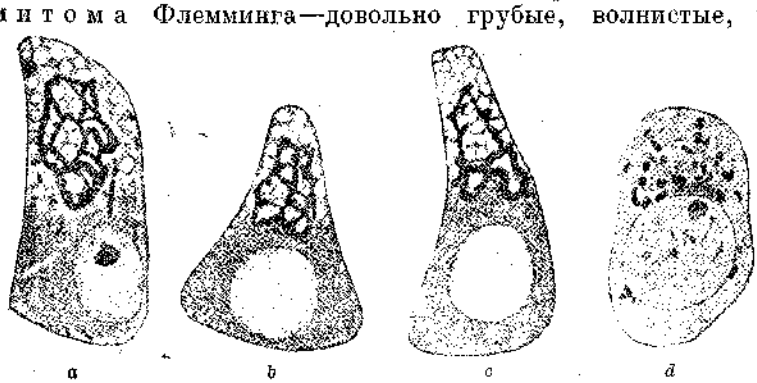


Рис. 32. Аппарат Гольджи. *a—c*—панкреатические клетки морской свинки. После осмирования аппарат Гольджи кажется черным на светлом поле. Под аппаратом Гольджи—ядро, кажущееся почти бесструктурным. Секреторные шарики в форме вакуоль (увеличение не указано, по Коудри, 1924). *d*—Euschistus variolarius (клоп), сперматоциты; над ядром—«диктиссомы» (аппарат Гольджи) в виде коротких палочек (увел. около 1 840, по Боуэну, 1920, из Дендоллы, 1927).

разбросанные обычно вокруг ядра (рис. 31). Флемминг в свое время хотел видеть в этой сети нитей элементарную структуру протоплазмы, что теперь не может быть принято. Напротив, Мевес вероятно прав, отождествляя их с митохондриями или производя их из последних. Имеют ли они какое-нибудь особое значение в жизни клетки, неизвестно.

А п п а р а т Г о л ь д ж и. Многие исследователи без достаточных оснований ставят так называемый аппарат Гольджи в связь с митохондриями. Наши знания об этих клеточных структурах еще менее удовлетво-

[1] Автор придерживается мнения, не разделяемого большинством современных цитологов, которые считают митохондрии постоянными составными частями (органеллами) клеток. Р е д.

рительны, чем о митохондриях. С одной стороны, это грубо сетчатые структуры (позвоночные), с другой стороны—имеющие форму шариков и палочек (беспозвоночные, простейшие) (рис. 32). Их считают тождественными, потому что они одинаково реагируют на некоторые реактивы. Они чернеют от осмиевой кислоты, имеют большое сродство с серебряными солями и окрашиваются некоторыми прижизненными красками. Однако это отнюдь не может служить достаточным основанием для принятия гомологии этих структур. Гиермон и др. гомологизируют вакуом в растительных клетках меристемы, представляющий сетчатую систему каналов (рис. 33), из которой образуются большие вакуоли клеточного сока более старых клеток тканей, с аппаратом Гольджи, что не доказано. О веществах, входящих в состав его, ничего точно неизвестно.

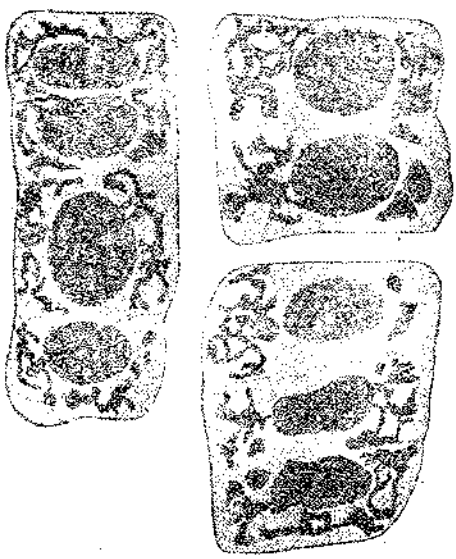


Рис. 33. Клетки меристемы ячменного ростка с включениями цитоплазмы, которые Гиермон и Манжено считают за эквивалент аппарата Гольджи (увел. около 2 200, по Гиермону и Манжено, 1922, из Коудри, 1924).

Мицеллярная теория. Естественно, что нечто совсем иное, чем указанные выше структурные гипотезы, представляют ультрамикроскопические молекулярные тонкие структуры, которые посредством различных методов были недавно обнаружены для ряда плазматических (находящихся в состоянии геля) структурных элементов и которые названы мицеллярными структурами. Эти исследования, отчасти коллоидно-химического характера, снова выдвинули забытую нэгелевскую мицеллярную теорию некоторых образований протоплазмы и привели к ее полному торжеству. Тремя различными методами—при помощи ультрамикроскопа, поляризационного микроскопа и рентгенографии—было установлено, что разные, как вне, так и внутриклеточные образования [хитин, соединительнотканные и мышечные волокна, фигуры клеточного деления, так же как и вещество хромосом (В. И. Шмидт)] состоят из субмикронов (мицелл), которые в этих образованиях расположены паракристаллически, т. е. параллельно выраженной оси (оси направления волокон) или пространственно решотчато-кристаллически. Соответственно этому структуры эти обнаруживают положительное или отрицательное одноосевое двойное преломление. Мицеллы часто анизотропны уже в жидкой протоплазме и обнаруживают собственное двойное преломление. При образовании структур обычно они сами располагаются в порядке, как при образовании кристалла. Их расположение может быть вызвано съеживанием, а также внешними влияниями, как например влиянием натяжения на гели и золи. Поясним это несколькими примерами.

На рис. 34 дана по В. И. Шмидту схема строения и образования так называемых сетчатых псевдоподий, состоящих из твердой, находящейся в состоянии геля оси (стереоплазмы) и потому она обнаруживает двойное преломление; в жидком покрове они не направлены и двойного преломления

нет. Рисунок 35 показывает направленность осей рамиевых волокон, что проявляется в оптических свойствах и эти волокна дают пунктирные рентгеновские решотки. Наконец следует упомянуть, что в некоторых случаях, например в сильно съежившихся головках спермиев животных (рис. 36) и в ядрах изоспор колониальных радиолярий (содержащих тесно скученные хромосомы), и хроматин состоит из отрицательно одноосевых мицелл с двойным преломлением (рис. 37), которые в головке спермия направлены параллельно оптической оси головки (рис. 36).

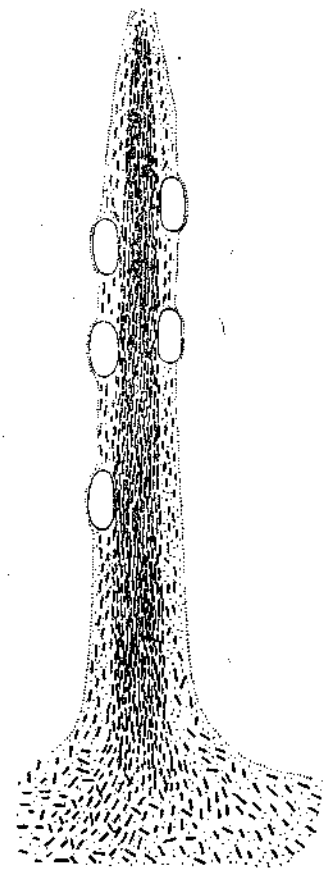


Рис. 34. Схема субмикроскопического строения стереоподия. Точки—ионо-и молекулярнодисперсные участки; палочки—мицеллы протоплазмы; в оси псевдоподий образовалась стереоплазматическая нить вследствие прилегания мицелл друг к другу; снаружи находится реоплазма; мицеллы, находящиеся в ней, переносятся током плазмы к верхушке псевдоподий и служат для удлинения осевой нити. Пять овальных образований в реоплазме—гранулы, переносимые токами плазмы (по В. И. Шмидту, 1929).

Метаструктурные теории. В заключение еще несколько замечаний о так называемых ультра- или метаструктурных теориях плазмы. Метаструктурами называют невидимые структуры, еще не тождественные молекулярным структурам веществ протоплазмы, но играющие, как предполагают, большую роль в жизни клетки. Им как настоящим элементарным составным частям протоплазмы приписывались все основные жизненные свойства: ассимиляция, рост и деление, способность соединяться в высшие единицы. Впрочем разные—во всяком случае чисто спекулятивные—взгляды расходятся здесь друг с другом чрезвычайно сильно. Это видно уже из того, что «почти каждый исследователь, занимающийся ближе этими вопросами, считал необходимым назвать последние единицы жизни новым именем, так что греческая номенклатура здесь вновь достигла пышного расцвета (пангены, пластидули, биобласты, биогены, биофоры, протомеры, автомериозонты и т. д.)», как насмешливо заметил Лидфорс.

То, что нами было сказано относительно молекулы биогена, можно сказать и в отношении всех этих теорий. И здесь вместо объяснения ссылаются на невидимый структурный элемент, совершенно недоступный средствам теперешнего анализа. Некоторые исследователи считают, что подобная хорошо проработанная теория элементарной структуры для учения о жизни будет так же полезна, как атомная теория для химии. Но это утверждение неверно. Из атомной теории можно вывести дедуктивные следствия, которые можно проверить экспериментально. На этом основываются большие успехи химии. Наоборот, из метаструктурной теории жизни можно вывести только то, что в нее вкладывается, т. е. те же неразрешенные проблемы. Она не имеет ни малейшего эвристического значения, как показывает бесплодность ее результатов.

«Теории строились в сущности только так, что они переносили требующее объяснения свойство от организмов или органов на гипотети-

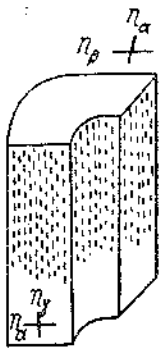


Рис. 35. Волокна рами с полной ориентацией осей (по Фрею, 1927).



Рис. 36. Sepia officinalis. Фиксированные алкоголем спермии между скрещенными николями (увел. около 500, по В. И. Шмидту, 1928).

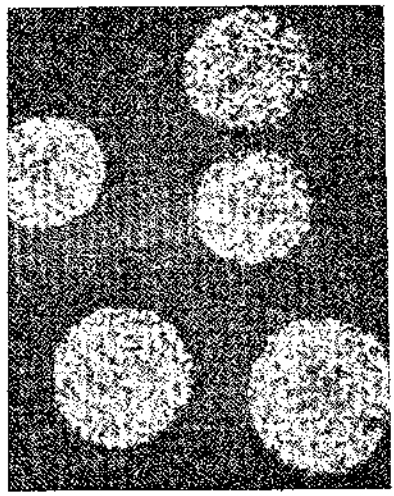


Рис. 37. Collozoum (колониальная радиолярия). Препарат, фиксированный алкоголем, в канадском бальзаме. Группа центральных капсул с образованием изоспор; скрещенные николи (увел. около 180, по В. И. Шмидту, 1932).

ческие органические молекулы или группы молекул». Эта цитата из Вундта достаточно характеризует сущность таких бесплодных гипотез.

3. Ядро

Ядро—составная часть почти всякой клетки: оно встречается или в единственном числе (в моноэнергидных клетках) или во множественном (в полиэнергидных клетках). Только у бактерий и Cyanophycea, или синезеленых водорослей, существование истинных ядер подвергается сомнению, для всех прочих организмов существование по крайней мере одного ядра абсолютно необходимо, и ядро имеет величайшее физиологическое значение для всей клеточной жизни. К сожалению мы до сих пор чрезвычайно мало знаем о его отдельных физиологических функциях. Единственно, что теперь можно считать доказанным, это то, что известные составные части ядра, так называемые х р о м о с о м ы, являются носителями наследственных факторов в клетке. Впрочем для суждения о физиологическом значении ядра у нас очень мало данных; однако большинство теперь склонно считать ядро некоторым образом центром всего жизненного процесса. За это говорят и опыты меротомии, произведенные на амебах и инфузориях. Отрезанные безъядерные кусочки плазмы этих простейших хотя и могут жить довольно долго, но после некоторого времени всегда безусловно гибнут (рис. 7, стр. 33). Пока они живут, их движения ненормальны и обмен веществ падает; переваривание и ассимиляция совершенно невозможны. Напротив, куски плазмы такой же величины, но содержащие ядро, продолжают жить нормально. Полученные Клебсом данные, что

отделенные плазмолизом протопласты Spirogyra образуют новую целлюлезную оболочку только в том случае, если в них содержится ядро, а в безъядерных кусочках плазмы образования клеточной оболочки совершенно не происходит, казалось говорят за распространенное до сих пор мнение о большом значении ядра. Однако, с другой стороны, Клебс установил также, что отделенные сильным плазмолизом кусочки плазмы нитчатых водорослей продолжают жить только в продолжение 2—6 недель и даже образуют крахмал и медленно его потребляют при дыхании, в то время как образование хлорофилла прекращается или сильно задерживается. Геммерлинг, производя опыты над большой одноядерной водорослью Acetabularia, получил недавно очень интересный результат. Безъядерные кусочки плазмы на известной стадии роста не только сохраняли жизнь в течение трех месяцев, нормально дышали, ассимилировались и росли (и даже образовывали хлорофилл), но в этих безъядерных клетках происходили и все специфические процессы формообразования. Невозможно было конечно только размножение. Эти новые данные требуют известного пересмотра современных взглядов на значение ядра. Мы еще вернемся к подробностям физиологических отправлений ядер, а также к связи между клеточной плазмой и ядром во время процесса роста и размножения.

а) Структурный анализ ядер

Определить, чем отличается ядро физически или химически от цитоплазмы, невозможно. Многие считали, что ядра всегда содержат нуклеопротеиды, и многие исследователи допускали даже, что эти химические соединения локализованы в сильно окрашивающейся субстанции ядра—хроматине, который они нередко просто отождествляли с нуклеопротеидами. Однако известные до сих пор факты вовсе не подтверждают этого

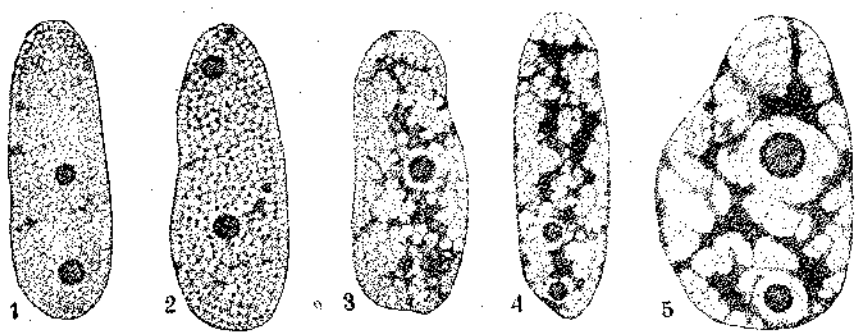


Рис. 38а. Различные типы ядер. *1—4*—Agapanthus floridus. Молодая ткань тычиночной нити из почки (Флемминг, железный гематоксилин). Различные переходы ядра от тонкочечистого *(1)* через сетчатое и узловато-сетчатое ядро *(2, 3)* до грубой сетки *(4)*; *5*—Agapanthus floridus—выстилающая клетка из почки.

заключения. Правда, Мишер, Коссель и др. доказали, что ядра спермиев, как и ядра лейкоцитов, где сравнительно легко удается изолировать ядра, состоят почти исключительно из нуклеопротеидов, но эти данные относятся лишь к очень немногим организмам. Им противоречит замечательный факт, что в других клетках, например в кокцидии Eimeria gadi, подвергнутой обстоятельному современному химическому анализу, вообще не обнаружено никаких нуклеопротеидов, а у некоторых лейкоцитов они также совершенно не найдены. Как химический анализ, так и микрохимия не

могут нам помочь проникнуть глубже в строение клеточного ядра. Многие указывают на ценность и значение микрохимического анализа клетки, мечтая достигнуть при нем более глубокого понимания и проникновения в строение клеточных ядер, но эту надежду надо считать несбыточной.

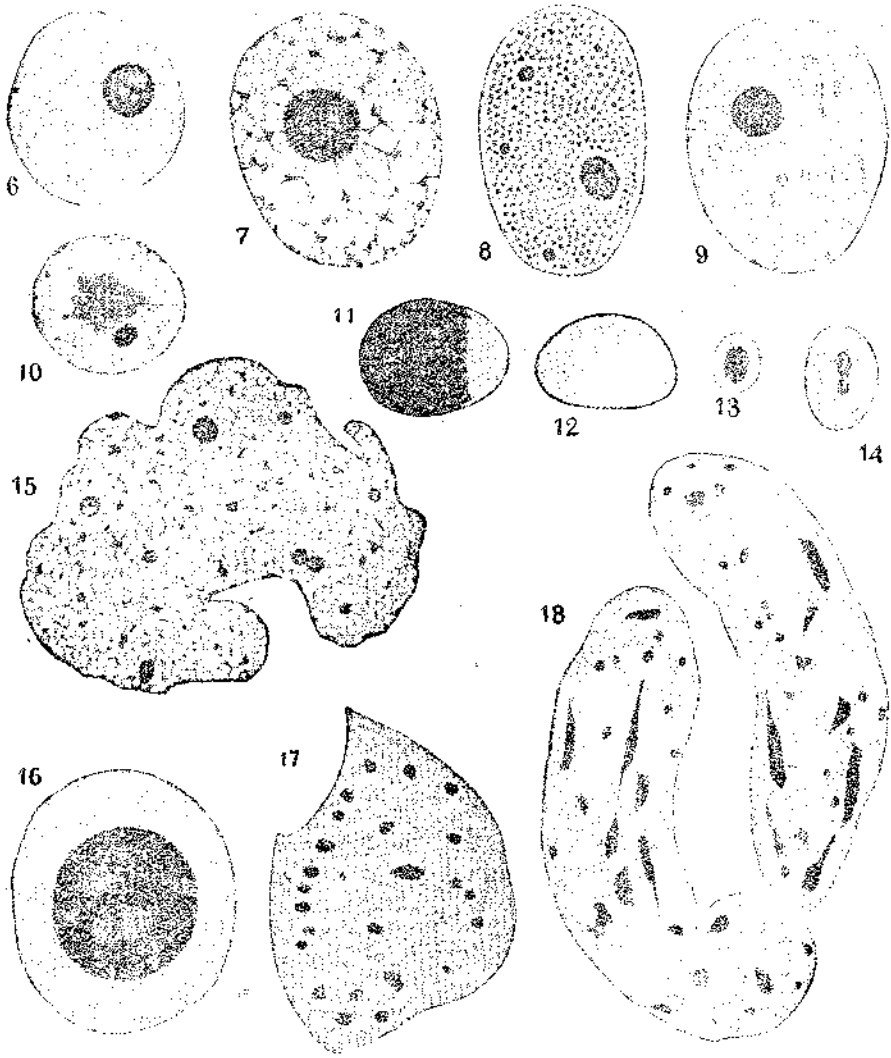


Рис. 38б. *6*—Monotropa hypopitys. Яйцевое ядро (Флемминг, железный гематоксилин); *7*—Allium Cepa, меристема из верхушки корня (Флемминг, железный гематоксилин); *8*—Allium bulbiferum. Молодая ткань завязи из почки. Альвеолярное ядро; *9*—Lepus cuniculus. Клетка ганглия спинного мозга (осмиевая кислота); *10*—Ascaris megalocephala. Молодой ооцит (Флемминг, железный гематоксилин); *11—13*—микронуклеусы инфузорий (Флемминг, железный гематоксилин): *11*—Paramaecium caudatum; *12*—Isotricha prostoma; *13*—Paramaecium aurelia; *14*—Lepus cuniculus. Клетка глии (осмиевая кислота); *15*—Triton taeniatus. Клетка эпидермиса личинки (Флемминг, железный гематоксилин); *16*—Amoeba terricola. Ядро с внутренним телом (осмиевая кислота, железный гематоксилин); *17*—Diplodinium ecaudatum. Макронуклеус. Массивное зернистое ядро (сулема-алкоголь, железный гематоксилин); *18*—Chara foetida. Более старая узловая клетка (Флемминг, железный гематоксилин) (все фигуры до 18 увел. 1 950, 18—1 000, рис. Белара).

Так как пока еще нельзя дать химической и микрохимической характеристики как ядра в целом, так и его частей, мы ограничимся при анализе ядер в настоящее время только морфологическим критерием. Но и сравнительно-морфологический обзор покоящихся ядер также не только не дает возможности глубже проникнуть в их строение, но часто недостаточен даже, чтобы определить, является ли находящееся внутри клетки отграниченное ядроподобное образование действительно ядром или нет. Только анализ отдельных ядерных элементов при процессе ядерного деления и по возможности при процессах оплодотворения и редукции может нам дать верный критерий, чтобы разобраться в этих часто очень сложных отношениях. Приходится опираться на различное отношение к известным краскам отдельных составных частей ядра во время развития. Но здесь следует остерегаться ошибок и в случае одинаковой реакции на краску



a *b* *c*

Рис. 39. Ядерные оболочки. *a* и *b*—Amoeba cristallina: *a*—фиксированная парами осмия, *b*—Флеммингом. В последнем случае содержимое ядра съежилось и ядерная оболочка отделилась; *c*—очень толстая ядерная оболочка Entamoeba blattae (увел. 1 950, рис. Белара).

не делать сразу вывода о тождественности одинаково окрашивающихся структурных элементов. По положению внутри ядра и отношению к окраске различают обычно следующие четыре или пять элементов ядра:

1) более или менее ясную ядерную оболочку, 2) хроматин, 3) линин, или ахроматин, 4) вещество ядрышка, 5) ядерный сок.

Для правильного критического суждения о строении ядер оказалось крайне ценным исследование живых ядер, которым за последнее время снова стали больше заниматься (Белар и др.). Как показывают прижизненные наблюдения (рис. 39), многие структуры, описанные под указанными выше терминами по фиксированным препаратам, являются искусственными продуктами фиксации, не существующими в действительности. Прижизненные наблюдения как правило позволяют различать помимо ядерной оболочки нуклеоли и основное вещество ядра, причем так называемый хроматин и ахроматин неотделимы друг от друга. Но так как для описания картин, получаемых на фиксированных препаратах, упомянутые термины продолжают применяться и в дальнейшем без них нельзя совершенно обойтись, мы должны здесь остановиться на них подробнее.

Часто не видно отдельной ядерной оболочки при жизни, хотя на фиксированных и окрашенных препаратах она выступает более

или менее ясно и резко. Однако по тем основаниям, которые заставили нас раньше признать существование особой клеточной оболочки или гаптогенной мембраны, следует принять особую поверхностную пленку и для ядра, хотя бы оптически она и не была заметна. Существование ее доказывается постоянным ограничением ядерного пузырька от цитоплазмы и образованием амебовидных отростков у совершенно жидкого ядерного пузырька. Но обыкновенно ядерная оболочка оптически заметна и при жизни. У ядер некоторых Protozoa она достигает даже значительной толщины и в последнем случае совершенно очевидно находится в твердом гелеобразном состоянии (рис. 39*c*).

Х р о м а т и н, или хроматиновая субстанция, сильно красится некоторыми основными красящими веществами. Расположение его в покоящемся ядре бывает чрезвычайно разнообразно. Большей частью он рассеян в ядре в форме тонких зернышек или капелек, которые нередко расположены рядами. Часто в узловых точках второго вещества—ядерной или лининовой сети—он лежит в форме так называемых у з л о в с е т и (рис. 38, 4, 5), иногда в форме одного или нескольких шаровидных скоплений (рис. 38, 13) или в виде сети или остова. Хроматин часто, как уже было упомянуто, отождествлялся с нуклеопротеидами клетки. Как доказательства приводятся прежде всего ядра спермиев, состоящие почти исключительно из слившихся хроматиновых зерен, в которых главным образом и доказано присутствие нуклеопротеидов. Однако против такого отождествления возникают самые серьезные возражения: во многих случаях содержание хроматиновых гранул много меньше, чем нуклеопротеидов, а в других случаях хроматиновые гранулы встречаются в изобилии, в то время как в ядре вовсе нельзя обнаружить нуклеопротеидов (Eimeria gadi).

Как будет показано дальше, хроматин в вышеуказанном химическом смысле, т. е. в смысле окраски, вообще не является строго конкретным биологическим понятием, и потому мы называем далее истинным хроматином только вещество хромосом. Прежде считали, что совершенно определенное отношение к краске (например окраска метиловой зеленью) или химической реакции (обработка пищеварительными ферментами) характерно для хроматина, т. е. вещества хромосом, что однако неверно. В настоящее время фельгеновская я д е р н а я р е а к ц и я часто считается специфической реакцией на хромосомы. Это—микрохимическая реакция на тимонуклеиновую кислоту, которая фуксино-сернистой кислотой окрашивается в фиолетовый цвет. Исследования клеток простейших, растений и животных показали, что этот метод идентификации хромосомного вещества действительно лучше всех предыдущих и в большинстве случаев позволяет отличать и в покоящемся ядре хромосомную субстанцию от других окрашивающих материалов. Но эта реакция является индикатором только тимонуклеиновой кислоты, но не хромосомной субстанции, потому что хотя хромосомы большей частью и содержат тимонуклеиновую кислоту, но все же встречаются случаи, когда она отсутствует [например в хромосомах в виде ламповой щетки на определенной стадии роста яиц саламандры (Брашэ)]; с другой стороны, такие структуры, как блефаропласты трипаносом, могут содержать тимонуклеиновую кислоту и давать реакцию, которая однако не доказывает, что блефаропласт состоит из хроматина. Настоящие ядрышки, например в развивающихся яйцах Stegomyia, дают также положительную реакцию (Бауэр). Тем самым положительный исход ядерной реакции в структурных элементах в покоящемся ядре не есть еще безусловно верное доказательство их хро-

матинового характера, хотя во многих или даже в большинстве случаев это так и бывает.

Линиповая, или ядерная сеть, называемая также ахроматином, соответствует до некоторой степени стенкам ячеек протоплазмы. Многие ядра, например так называемые ячеистые ядра некоторых простейших и ядра многих других клеток, обнаруживают однородную

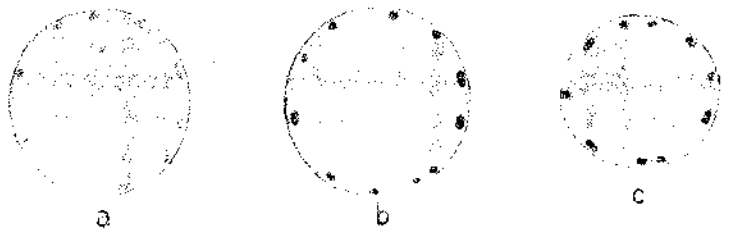


Рис. 40. Vanessa antiopa. Ядро сперматоцита перед первым делением созревания. *a*—живое; *b*—фиксировано и окрашено парами осмия; *c*—смесью хромовой, осмиевой и уксусной кислот и окрашено; *b*—почти точно соответствует тому, что можно наблюдать при жизни (*a*), в *c* линиповая сеть вызывается фиксацией. (увел. 1 950, рис. Белара).

тонкую ячеистую структуру из линина. В узловых точках ее укреплены «хроматиновые гранулы» (рис. 38, 8). Здесь есть все переходы к неправильным большим ячейкам и наконец к сетке с крупными ячеями (рис. 38, 1—5). Не только в ядрах многих простейших, но и в ядрах многих клеток Metazoa и Metaphyta нет и признака ядерной сети (рис. 38, 12, 13 и рис. 40). Но так как в ядрах сеть заметна большей частью лишь после фик-

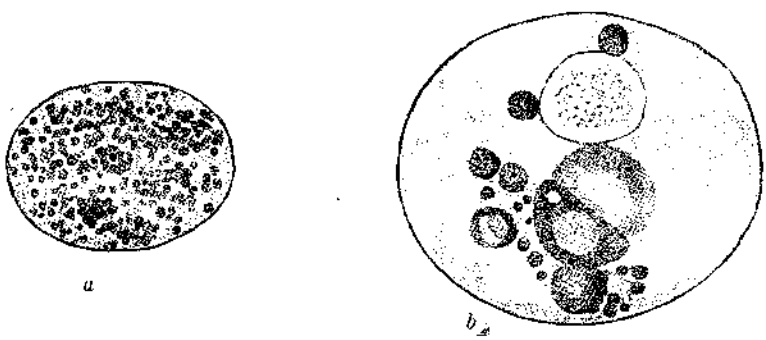


Рис. 41. *a*—яйцевое ядро Scolopendra spec. со множеством нуклеолей; *b*—яйцевое ядро с различно окрашенными, отчасти растворяющимися нуклеолями Patella spec. (улитки) (по Моргенсену).

сации (рис. 40, *c*), то прижизненное ее существование является гипотетичным. У описанных структур речь идет частью о разветвлениях хромосом, частью об основном веществе ядра.

Вещество ядрышка обнаруживает сильное сродство к кислым краскам и встречается в клеточном ядре в форме одной или нескольких шарообразных капель, так называемых нуклеолей. Очень сомнительно, чтобы можно было вещество нуклеолей отождествлять с особым химическим телом, так называемым пластином. Это так же неправильно, как считать хроматин ядра за нуклеопротеиды, так как химический состав пластина еще не установлен.

Нуклеоли большей частью вполне гомогенны (рис. 38 и 41, *a*), но часто обнаруживают более плотные края или также включения в виде капелек (рис. 38, 5, 16; рис. 41, *b*). Это наблюдается особенно часто перед растворением нуклеолей. Нередко, когда их бывает несколько, они сливаются друг с другом (рис. 42), из чего следует, что они находятся преимущественно в жидком агрегатном состоянии. Очень часто они пропитаны веществами, красящимися основными красками (так называемыми хроматиновыми); тогда говорят об амфинуклеолях. Большие амфинуклеоли, часто встречающиеся в единственном числе у Protozoa, называются большей частью кариосомой, или внутренним телом (рис. 38, 16). Часто в клеточных ядрах находятся два вида нуклеолей: сильно окрашивающиеся основными красками и другие, более слабо окрашивающиеся тела (рис. 41, *b*).



Рис. 42. Ядра различной величины особей Dimorpha mutans. Много мелких нуклеолей (*a*, *b*) сливаются в большие (*c*) и наконец в одно внутреннее тело (*d*) (увел. 1 950, рис. Белара).

Основная масса ядра, называемая ядерным соком, является в большинстве случаев вполне гомогенной; однако в ней иногда бывает заметна при жизни зернистость, как например в больших ядрах клеток личинок саламандры. Эти зернышки идентичны иногда с цианофильными гранулами Альтмана и теперь обычно называются, по предложению Гейденгайна, оксихромиолами. Однако им нельзя приписывать значение гранул в смысле гранулярной теории Альтмана или протомер теории Гейденгайна. Сомнения, которые нас раньше заставили отвергнуть эти теории, остаются в силе и здесь, тем более что упомянутые элементы наверное не существуют в большинстве ядер при жизни.

Как мы видели, нельзя провести различия не только между двумя видами хроматина, но и между хроматином и ахроматином; общую же основную массу (вещество сети) покоящегося ядра часто называют по Лундегарду кариотином. Но и это дает немного, потому что, как установлено в очень многих случаях, на образование хромосом идет не весь кариотин (хроматин в нашем смысле соответствует веществу хромосом, см. далее), а только часть его, а во многих клетках, например в яйцах животных, даже только очень малая часть.

Следует еще раз подчеркнуть, что нельзя приписывать большого значения различию в окраске между разными ядерными веществами, в особенности между хроматином, линином и веществом ядрышка, нельзя основывать гомологию частей клетки на сходстве или разнице их в окраске. Мы точно не знаем настоящей причины этой разницы при окраске обычными красками (за исключением окраски Фельгена); она может зависеть от чисто физических различий, например от различия в плотностях. После опытов Фрейндлиха с окраской при помощи химически индифферентных тел, например очищенного животного угля, ясно, что реакцию окраски нельзя сводить к чисто химическому действию, как это все еще делают некоторые исследователи. И если, как это показал Фишер, гранула одной и той же субстанции, например альбумозы, принимает из красочной смеси то чисто кислые, то чисто основные вещества, причем решающим

фактором является величина зерна, то это говорит скорее за адсорбцию, чем за химическую реакцию. Нельзя поэтому базофильное вещество называть хроматином, если к этому нет веских морфологических оснований. Ибо хроматином теперь называют не базофильное вещество, но, как мы это еще узнаем, вещество, из которого происходят *хромосомы* при ядерном делении. Всего яснее вытекает ненадежность метода окраски из того, что во многих случаях хромосомы диференцируются из совершенно не поддающегося окраске «ахроматинового» ядерного материала, в то время как окрашенные, «как хроматин», составные части ядра вовсе не принимают участия в образовании хромосом. Глубже исследовать состав ядра можно только посредством морфологического анализа, следя за отдельными составными частями его во время различных процессов развития и прежде всего во время деления ядра и во время процессов оплодотворения в широком смысле этого слова. И методы окраски представляют для достижения этой цели при исследовании клетки только драгоценное вспомогательное средство.

На основании тщательного анализа процессов клеточного деления и прочих морфогенетических процессов можно набросать общую картину состава ядра. Недавно удалось установить общую закономерность строения ядер простейших, необыкновенное разнообразие которых казалось ранее прямо калейдоскопическим. В каждом ядре или в каждой клетке можно заметить и проследить от одного клеточного деления до другого *генеративные компоненты*—*хромосомы* и *компоненты деления*—*центросому* и *гомологичные органеллы*. Оба компонента могут распределяться очень разнообразно как в покое, так и при делении. Особенно важно их постоянство при всяких переменах в состоянии клетки. Здесь однако мы не будем ближе рассматривать этот вопрос, составляющий важную часть проблемы смены формы клетки. Он будет подробно рассмотрен в главе о размножении. Здесь мы дадим только краткое описание типичных картин покоящихся ядер. Однако заметим, что разделение на разные типы не имеет особенного значения для познания: мы пользуемся им для того только, чтобы ориентироваться чисто феноменологически в главных формах явлений.

б) Главные типы покоящихся ядер

Простейший тип ядер есть тип так называемых *пузырькообразных ядер с центральным внутренним телом*, или *кариосомой*. Он встречается преимущественно у простейших. Здесь или все красящееся вещество, т. е. весь хроматин, соединен во внутреннем теле, окруженном только бесструктурной зоной ядерного сока (рис. 38, 13), или же чаще развивается вокруг внутреннего тела особое *наружное ядро* с ядерной сетью и хроматиновыми включениями (рис. 38, 16). С уменьшением внутреннего тела и более сильным развитием внешней части ядра этот тип ядра простейших переходит в сетчато-узловое ядро, типичное для большинства животных и растительных клеток (рис. 38, 1—7). Различные картины ядер, от простых кариосомных ядер до типичного сетчато-узлового ядра, с одной или несколькими маленькими нуклеолями, встречающиеся у самых различных организмов, могут и онтогенетически последовательно встречаться в одной и той же клетке. Примеры такого преобразования простого кариосомного ядра в более сложные типы представляют ядра энтамеб при вырастании молодых амеб из мелких стадий деления (рис. 43), а также ядра грегарин при их развитии из спорозои-

тов. Но иногда кариосомные ядра могут развиваться вторично из сетчатых ядер. Ясно, что этим различным типам покоящихся ядер нельзя придавать никакого принципиального значения, но что здесь дело идет только о раз-

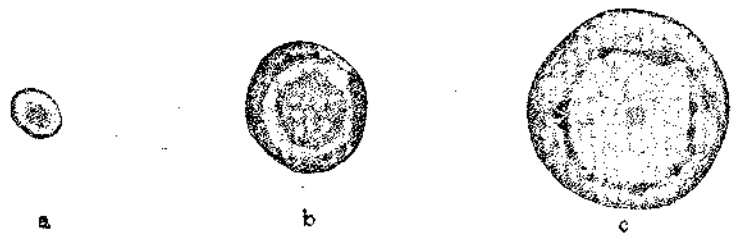


Рис. 43. Entamoeba blattae. Изменение ядерной структуры растущих молодых амеб после множественного размножения. *a*—внутреннее тело без внешнего ядра; *b*—амеба, более выросшая, с внешним ядром; *c*—еще более выросшая с преобладанием сети (увел. около 1 950, по Гартману, 1913).

ных фазах состояний ядерной субстанции, которые обычно в отдельных типах клеток остаются надолго.

Кариосомное ядро вследствие сильного роста переходит в состояние так называемого пузырькового ядра, встречающегося в виде зародышевого пузырька в яйцах животных и в клетках многих простейших,

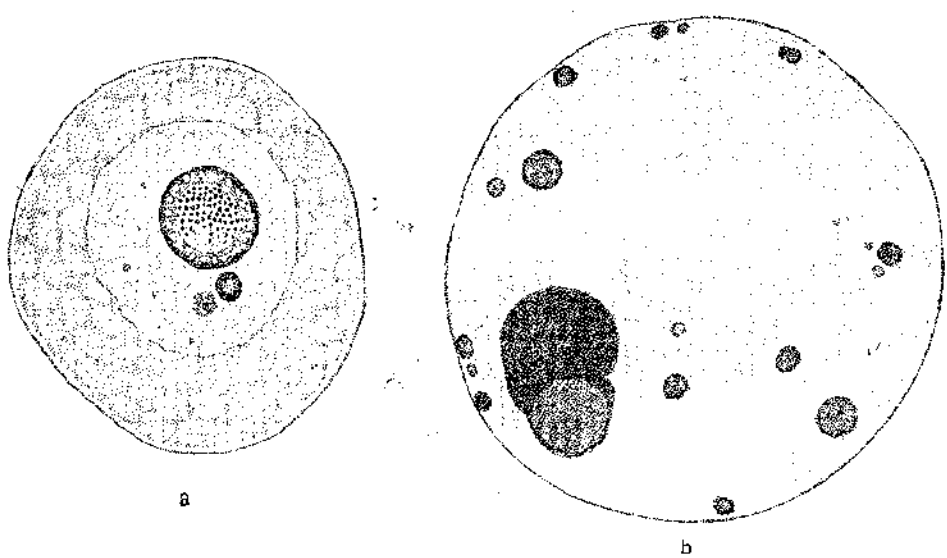


Рис. 44. Aggregata Eberthi (кокцидия) с ядром, подобным зародышевому пузырьку яйца (увел. 1 000); *b*—яйцевое ядро Limnaea stagnalis (увел. 1 300, *a*—по Леже и Дюбоску, *b*—рис. Белара).

например у грегарин и некоторых кокцидий. Точно так же протоплазма растительных клеток при росте в конце концов заполняется неправильными вакуолями благодаря сильному поступлению жидкости, так разбухают и эти большие ядра в сильно выросших яйцевых клетках и клетках простейших (рис. 44).

Так называемый альвеолярный тип ядра, встречающийся не только у простейших, возникает благодаря усиленному росту

сетчатого ядра, равномерному развитию лининовой сети и правильному распределению хроматиновых зерен в узловых точках ячеек. Так как в этих типах ядер обычно разрушается центральное внутреннее тело, то они представляют однородное альвеолярное строение. Обычно внутреннее тело распадается на несколько нуклеолей (рис. 38, *8*). От этих типов ядер мало отличается тип плотных ядер, встречающийся главным образом в макронуклеусах инфузорий и среди ядер больших железистых клеток, но вообще нередкий и среди других растительных и животных клеток.

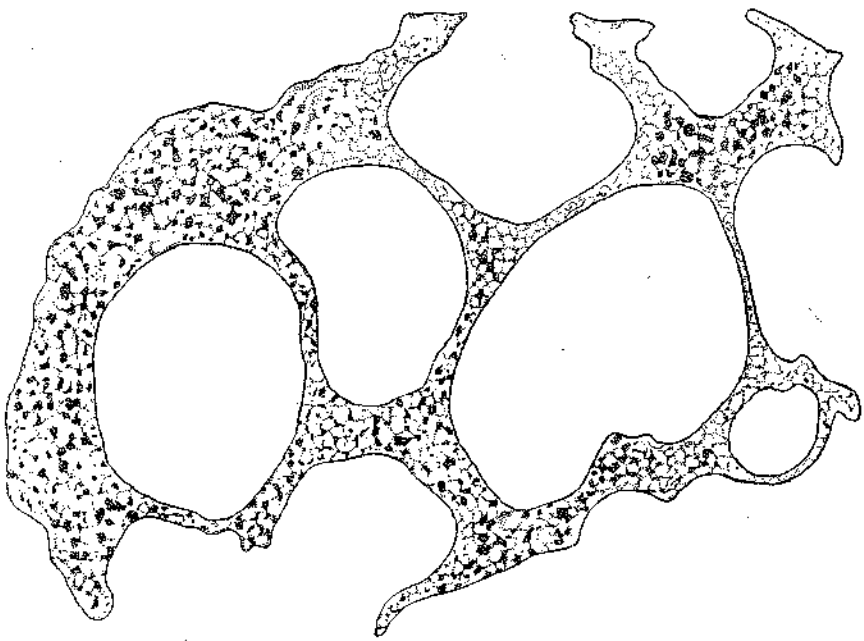


Рис. 45. Кусок большого разветвленного ядра питательной клетки яичника Bombus (по Бухнеру, 1915).

Здесь альвеолярная сеть отступает на второй план перед хроматиновыми гранулами, плотно прилегающими друг к другу и выполняющими все внутреннее пространство ядра. Нуклеоли или отсутствуют или встречаются в большом количестве (рис. 38, *17*, *18*).

Этот краткий обзор различных типов покоящихся ядер, изменение этих типов на разных стадиях развития, различное распределение окрашиваемых субстанций в ядерной сети и внутреннем теле ясно показывают, что здесь нельзя уловить никаких закономерностей: перед нами главным образом лишь фазы состояния, обусловленные обменом веществ и ростом клетки.

Нельзя также сделать никакого обобщения по отношению к морфологически самым значительным элементам ядер—внутреннему телу или нуклеолям. Их значение для ядра неизвестно. Нередко в них видели очаги образования веществ для будущих хромосом, другие гипотезы приписывали им роль экскреторных веществ или веществ распада, секреторных веществ (Геккер), но мы до сих пор не имеем точных критических данных, которые позволили бы нам сделать заключение о значении нуклеолей. В отдельных случаях можно доказать измене-

ния нуклеолей в связи с процессами обмена веществ, в особенности в связи со всей сменой формы хромосом, но какого рода эта связь, совершенно неизвестно. Что это вовсе не автономные органы клеточных ядер, как хромосомы и как вероятно локомоторные компоненты деления, показывает их исчезновение при делении ядра и их выталкивание в протоплазму, сопровождающееся растворением.

в) Безъядерные клетки (?)

В заключение следует рассмотреть еще вопрос, существуют ли действительно группы организмов, у которых нет никаких ядер. Как сказано, это мнение нередко высказывалось по поводу бактерий и Cyanophyceae. Но относительно бактерий существуют еще два других взгляда; по одному из них у бактерий, как и у прочих клеток, есть настоящие клеточные ядра, по другому—главная масса тела бактерий представляет клеточное ядро, окруженное тонкой протоплазматической оболочкой или вовсе без нее. Взгляд, согласно которому бактерии лишены ядер (его защищал главным образом А. Фишер), едва ли сейчас находит сторонников, хотя он и не может быть прямо опровергнут. В настоящее время установлено, что ряд бактерий имеет маленькие, окруженные светлым полем шарики, значительно отличающиеся от запасных веществ; они занимают при образовании спор центральный пункт зачатка споры и иногда делятся так же, как мелкие, едва видные клеточные ядра. Так Вейдовский наблюдал у Bacterium gammari, встречающейся внутри речного рака, настоящие ядра с типичными стадиями деления. Значение этого открытия пытались ослабить, отрицая бактериальную природу этого организма и считая его за дрожжевую клетку. Но и у настоящих типичных бактерий, как Bacillus asterosporus, Bacillus tumescens и Bacillus amylobacter, А. Майер находил ядроподобные образования, в особенности при начинающемся спорообразовании (рис. 46, 47). Деление этих ядер еще точно не прослежено, и таким образом еще невозможно окончательно судить о ядерной природе этих образований. Согласно высказанному нами взгляду известное показательное значение можно приписать только красочным и микрохимическим различиям разных составных частей цитоплазмы, как-то: жира, гликогена, волютина и т. д. Принимая во внимание, что никто не сомневается в существовании ядер у низших грибов и дрожжей (хотя и сейчас еще несмотря на высоту современной микроскопической техники трудно доказать присутствие у них во всех случаях ядра в клетках и отличить его от других частей протоплазмы), можно и для бактерий признать существование истинных ядер.



Рис. 46. Bacillus amylobacter, фиксированная кипятком. Ясны видны ядра в зачатках спор (увел. 2 500, по А. Майеру).



Рис. 47. Неразрушаемое кислотами вещество (клеточное ядро или хроматин?) в палочке шумящей гахгрены (по Прейсу).

В противоположность А. Майеру и Вейдовскому большинство новейших исследователей (Свелленгребель, Гильермон, Добель) старалось доказать, следуя Бючли и Шаудину, полное отсутствие типичных маленьких

ядер и присутствие взамен ядра так называемых растворенных ядер, или системы хромидий, особенно у крупных бактерий, которые по их мнению более доступны для исследования. Здесь весь хроматин неправильно рассеян в форме маленьких зернышек по всей клетке (рис. 48). Но проверить этот взгляд трудно вследствие невозможности доказать точно микрохимически и по окраске существование хроматиновых веществ.

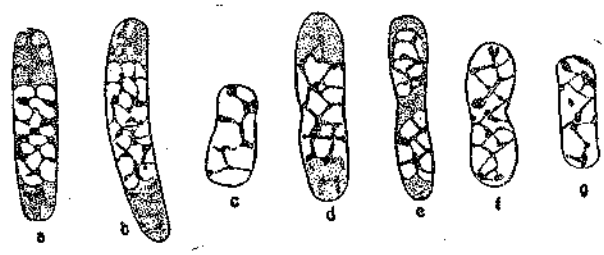


Рис. 48. Бактерии с так называемыми хромидиальными ядрами, или открытыми ядрами. *a—c*—Bacillus radicosus; *c—e*—деление; *f—g*—Bacillus mycoides (увел. около 2 400, по Гильермону, 1908).

Очень возможно, что в этих случаях имеются налицо истинные маленькие кариосомные ядра, которые однако замаскированы или прикрыты также сильно окрашивающимися зернышками запасных веществ, существующих в большом количестве в плазме бактерий; то же мы встречаем у клеток некоторых Protozoa (у многоядерных Thecamoeba, как например Arcella). У последней однако можно иногда заметить эти ядра.

За такие рассеянные ядра говорят всего более находки Шаудина на Bacillus Bütschlii—большой палочке из содержимого кишки таракана. Здесь в центральной плазме бактерии равномерно рассеяны сильно окрашивающиеся зернышки. В начале спорообразования эти хроматиновые зернышки дифференцируются внутри клетки в одну более или менее извивающуюся ленту, собираясь на ее обоих концах в ядроподобные образования, из которых формируется нечто вроде ядра спор (рис. 49).

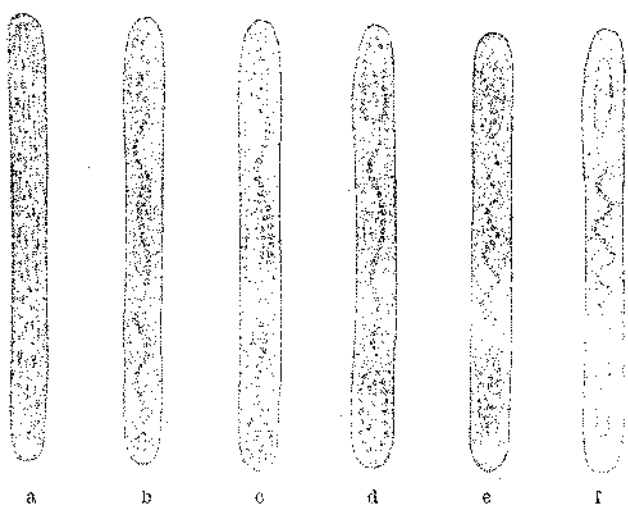


Рис. 49. Спорообразование у Bacillus Butschlii. *a*—с равномерно распределенными зернами хроматина (?); *b—d*—спиральное расположение хроматиновых зерен; *d—f*—образование ядра (?) зачатка споры (увел. 1 000, по Шаудину, 1902).

Еще труднее судить о клетках сине-зеленых водорослей. Здесь внутри клетки находится центральное тело, или центральная плазма, с разными сильно окрашивающимися зернами, окруженная периферической зоной—хроматоплазмой, пропитанной ассимилирующим пигментом. Раньше эту центральную плазму Бючли и другие считали ядром, так как зерна при делении были похожи на хромосомы (рис. 50). Но после того как А. Фишер и другие показали, что окрашивающиеся внутренние составные части

так называемого центрального тела суть запасные вещества (Фишер говорит с некоторой насмешкой о митозах углеводов), ядерная природа этой центральной плазмы стала очень сомнительной. Однако Баумгертель недавно основательно исследовал клетку Cyanophyceа микрохимически и морфологически при очень различных условиях и пришел к выводу, что центроплазма с ее пластическими аппаратами (зернами обмена веществ) представляет открытое клеточное ядро, соединяющее с функциями собственно ядра еще роль «углеводопластов», тогда как окружающая настоящая цитоплазма, содержащая ассимилирующий пигмент, соответствует хроматофорам зеленых растительных клеток (рис. 51).

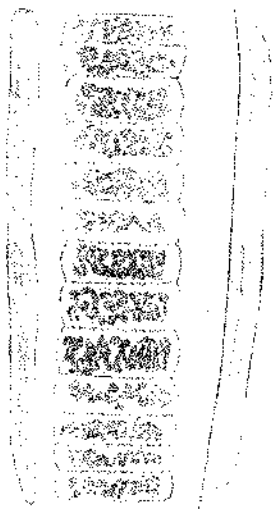
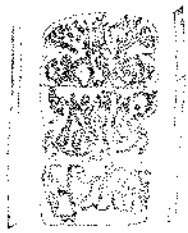


Рис. 50.



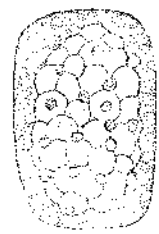


Рис. 51.

Рис. 50. Центральное тело (хромидиальный аппарат) Scytonema cincinatum (синезеленой водоросли). Направо несколько делений (по Гильермону).
Рис. 51. Схема клетки Cyanophyceа (по Баумгертелю).

Как бы ни был соблазнителен этот вывод, однако в нем нельзя видеть окончательного решения вопроса о ядре синезеленых водорослей, и здесь мы также должны предоставить будущим исследованиям окончательно разрешить эту проблему.

Одним словом, в настоящее время все склонны приписывать бактериям и синезеленым водорослям ядра или их эквиваленты (рассеянные, открытые ядра). Хотя по отношению к рассеянным и открытым ядрам вопрос еще не вполне выяснен, но, после того как установлено большое значение ядер для жизни клетки прежде всего как носителей наследственных факторов, эта точка зрения кажется нам теперь более обоснованной и подходящей, чем прежняя, видевшая в рассматриваемых организмах примитивные и безъядерные клетки.

г) Хромидии

Взгляд на ядра бактерий и ядра синезеленых водорослей как на рассеянные ядра опирается на новые данные из области цитологии простейших, где хроматиновое вещество на известных стадиях развития переходит из ядра в протоплазму и заполняет ее в виде зернышек, сетей, крошек и палочек. Образования в цитоплазме, красящиеся теми же красками, как хроматин, были названы Р. Гертвигом хромидиями, или хромидиальной сетью; при этом различали так называемые трофические хромидии и генеративные (Р. Гольдшмидт). Предполагали, что первые служат для обмена веществ, из последних же при определенных процессах размножения возникают новые ядра. Не-

сомненно, что в клетках Protozoa и Metazoa под именем хромидий подразумевались образования самого различного характера. Большинство из них не имело ничего общего с хроматиновым веществом за исключением может быть образований при некоторых патологических явлениях и в некоторых немногих случаях, как например в железистых клетках, в которых элементы, выходящие из ядра, стоят в связи с обменом веществ, в данном случае с образованием секрета.

Что касается генеративных хромидиев (в смысле Гертвига и Гольдшмидта), то их существование в настоящее время крайне сомнительно. У всех

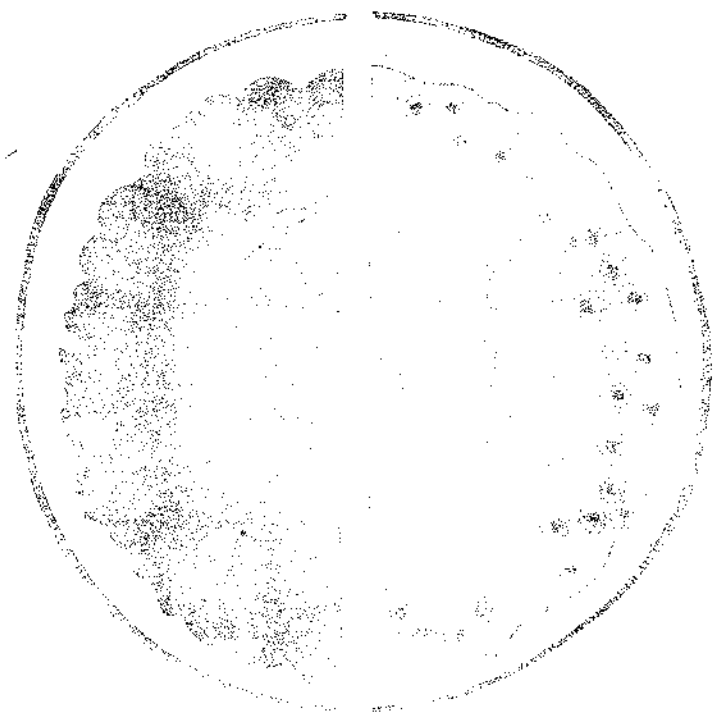


Рис. 52. Многоядерная Arcella. Налево—хромидиальное животное, обработанное пепсином, ядра едва видны. Направо—обработанное пепсином и трипсином. Ядра ясно видны (увел. около 360, рис. Иоллоса).

трофических и генеративных хромидиев Thecamoebae дело идет вероятно о запасных веществах в клетке, которые у многоядерной Arcella например могут быть так густо распределены в клеточной плазме, что совершенно в некоторых случаях маскируют находящиеся среди них ядра. Однако по Иоллосу вещества, образующие плотную хромидиальную сеть, могут быть растворены и переварены трипсином и пепсином; тогда из-под них выступают типичные ядра Arcella (рис. 52). Таким образом прежнее представление о существовании генеративных хромидий, из которых возникают ядра, должно быть совершенно оставлено. Наоборот, как перед развитием хромидиальной сети, так и после него существуют типичные ядра, делящиеся посредством митоза. Их только не видно во время уплотнения хромидиальной сети, но позднее они опять выступают, когда хромидиальная сеть снова становится редкой. В других случаях, как у двуядерных Arcella, у которых также было описано возникновение вторичных ядер из хромидий, очевидно за хромидии были приняты паразитические простей-

ние. У фораминифер и радиолярий, у которых наблюдался выход хроматиновых веществ из больших ядер и возникновение вновь множества мелких ядер из этих «хромидий», идет речь о совершенно другом процессе, именно о разделении большого, так называемого полиэнергидного ядра. Мы к этому еще вернемся.

4. Хроматофоры

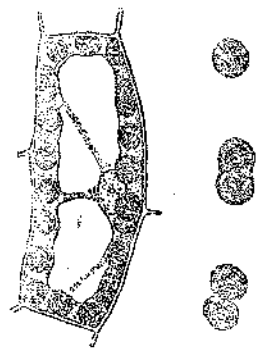
Ассимилирующие углекислоту растительные клетки содержат кроме ядра особо дифференцированные органеллы в плазме хроматофора, с которыми связано ассимилирующее красящее вещество. Их признают обыкновенно подобно ядрам автономными клеточными органами. Как указал главным образом Шимпер, они никогда вновь не образуются в клетке, но размножаются делением. Таким образом они, как и ядра, ведут до известной степени самостоятельную жизнь внутри клетки. Некоторые исследователи пошли дальше: они считали их даже живыми существами, живущими в симбиозе внутри протоплазмы. Такой взгляд однако совершенно не подтверждается фактами; он возник только из утрированного желания подчеркнуть сам по себе бесспорный автономный характер этих клеточных органелл.

Хроматофоры суть дифференцированные части протоплазмы, получившие свое название по заключенным в них пигментам. Жизнь их, как сказано, до известной степени самостоятельна, хотя обычно нельзя констатировать на них какую-либо оболочку, отграничивающую их от остальной протоплазмы. Они состоят большей частью из плотной совершенно гомогенной или мелковернистой протоплазмы, в которой чрезвычайно тонко и равномерно распределен пигмент. Только у очень немногих форм, например у водорослей Hydrodictyon и иногда у растительных биченосцев Chlorogonium, эти хроматофоры не резко отграничены от остальной протоплазмы, а красящие пигменты переходят диффузно в остальную протоплазму. Мы уже познакомились с подобным явлением у Cyanophyceae или синезеленых водорослей.

Среди хроматофороподобных элементов различают по окраске разные модификации: хлоропласты—зеленые хроматофоры, несущие хлорофилл,—наиболее распространенная форма у водорослей и высших растений; носители желтых или коричневых красящих веществ бурых водорослей, кремневых водорослей и т. д. называются феопластами; носители красного пигмента красных водорослей— родопластами. Здесь дело идет, как мы позднее увидим, только о модификации ассимилирующего красящего вещества. Хромопласты, содержащие красные и оранжевые красящие вещества и встречающиеся главным образом в цветах и плодах, отличаются, напротив, от хлоропластов и физиологически. Лейкопласты представляют совершенно бесцветные пластиды, которые стоят однако в генетических отношениях с хромопластами и хлоропластами, так как при известных условиях развития они могут превращаться в те или другие.

Хлоропласты, важнейшие элементы среди пластид растительной клетки, чрезвычайно изменчивы по форме, величине и числу. У высших растений это большей частью чечевицеобразные маленькие кружочки, располагающиеся в большом количестве друг около друга в один слой (рис. 53). Еще более разнообразны и многочисленны хроматофоры водорослей. Очень многие клетки водорослей содержат только один единственный хроматофор в форме бокала, пластинки или чашечки, иногда он имеет

форму одной или нескольких спиральных лент, как у Spirogyra, или представляет сильно разветвленное решетчатое образование, как у Cladophora (рис. 54, *а*). У Ceramium имеются два вида хроматофор: в длинных клетках междоузлий лежит множество параллельных лентовидных хроматофор, а в узловых клетках—короткие неправильнолопастные (рис 54, *b*). Хроматофоры многих водорослей содержат одно или много ядрообразных образований (рис. 57, 54, *а*), так называемых пиреноидов, или крахмалообразователей. Это—шарики неизвестной природы, которые считаются центрами образования крахмала, так как они большей частью окружены крахмальными зернами. О пигментах хроматофоров мы скажем позднее, когда будем говорить об ассимиляции углеводов.



а *б*

Рис. 53. *а*—растительная клетка с хлоропластами; *b*—отдельные делящиеся хлоропласты (по Саксу, из Ферворна).

Хромопласты по числу и строению подобны хлоропластам высших растений. Содержащиеся в них пигменты, каротины, встречаются часто в виде отчетливых капелек и распределены гораздо реже, чем пигменты хлоропластов (рис. 55).

Лейкопласты представляют не что иное, как основное вещество хлоропластов: им недостает только пигмента (рис. 56). Часто они принимают удлиненную форму вследствие содержания белковых кристаллов. Они встречаются в яйцевых клетках, в точках роста побега, в клетках под-

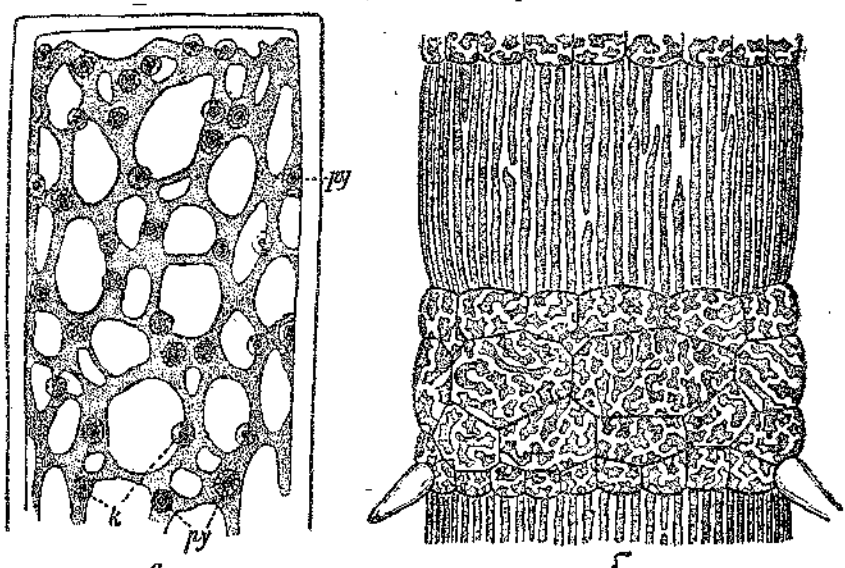


Рис. 54. Хроматофоры разной формы: *а*—клетки Cladophora arcta с хлоропластом в форме решетки; *к*—клеточное ядро; *ру*—пиреноид; *b*—кусочек побега Ceramium с хлоропластами разной формы в разных клетках (по Шмитцу и Шимперу, из Кюстера).

земных органов растений и в белых частях пестрых листьев. Как уже было сказано, они могут превращаться в хлоропласты и хромопласты.

В последнее время некоторыми «искателями митохондрий» был высказан взгляд, что хроматофоры, или, точнее, лейкопласты, обра-

зуются заново внутри клетки из хондриосом. Согласно этому взгляду не лейкопласты, а митохондрии—автономные клеточные органы—обладают свойством автономности. Однако это ничем не доказано и в особенности

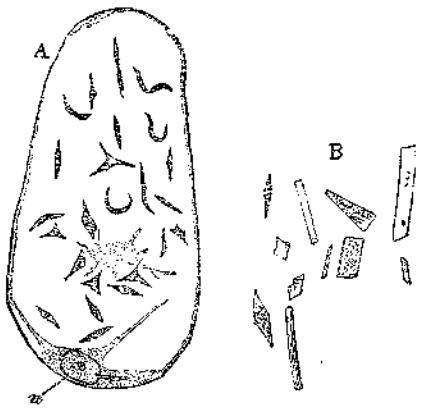


Рис. 55.



Рис. 56.

Рис. 55. Хромопласты. *A*—из мякоти плода Crataegus coccinea; *n*—клеточное ядро (увел. 540); *B*—красящие тела из корня моркови, отчасти с крахмальными тельцами (увел. 540, по Страсбургеру).

Рис. 56. Лейкопласты из млечного сока Euphorbia latyris. *a*—с палочкой крахмала; *b*—с несколькими палочками крахмала; *c*—с ядрышкообразными включениями (по Молишу, из Кюстера).

у водорослей, где отдельные хроматофоры резко выделяются, можно совершенно отчетливо видеть, как они переходят непрерывно из клетки в клетку через повторное деление (рис. 57).

5. Центросома

Мы кратко упомянем здесь об одном элементе в клеточной плазме высших животных и низших растений (в особенности водорослей, грибов и мхов), который большей частью считается автономным элементом в клетке—центросоме, или центриоле. Речь идет о маленьких зернышках или о двойных зернышках, называемых в этом случае центриолями, или диплосомами, или же о более крупном шаровидном образовании — центросоме, которая может содержать внутри себя еще центриоль, или диплосому (рис. 58, *a*—*c*). Оба вида структур в большинстве случаев окружены протоплазмой, ориентированной в виде лучей. При явлениях размножения клетки центросомы, делясь, образуют веретена. Интересные превращения их и веретен будут подробно описаны вместе с процессами деления клетки. Здесь должно только ука-

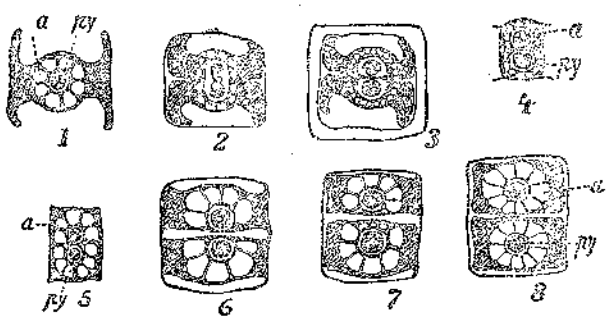


Рис. 57. Деления хроматофоров и пиреноидов (*py*) с окружающими их массами крахмала (*a*) (по Шимперу, из Кюстера).

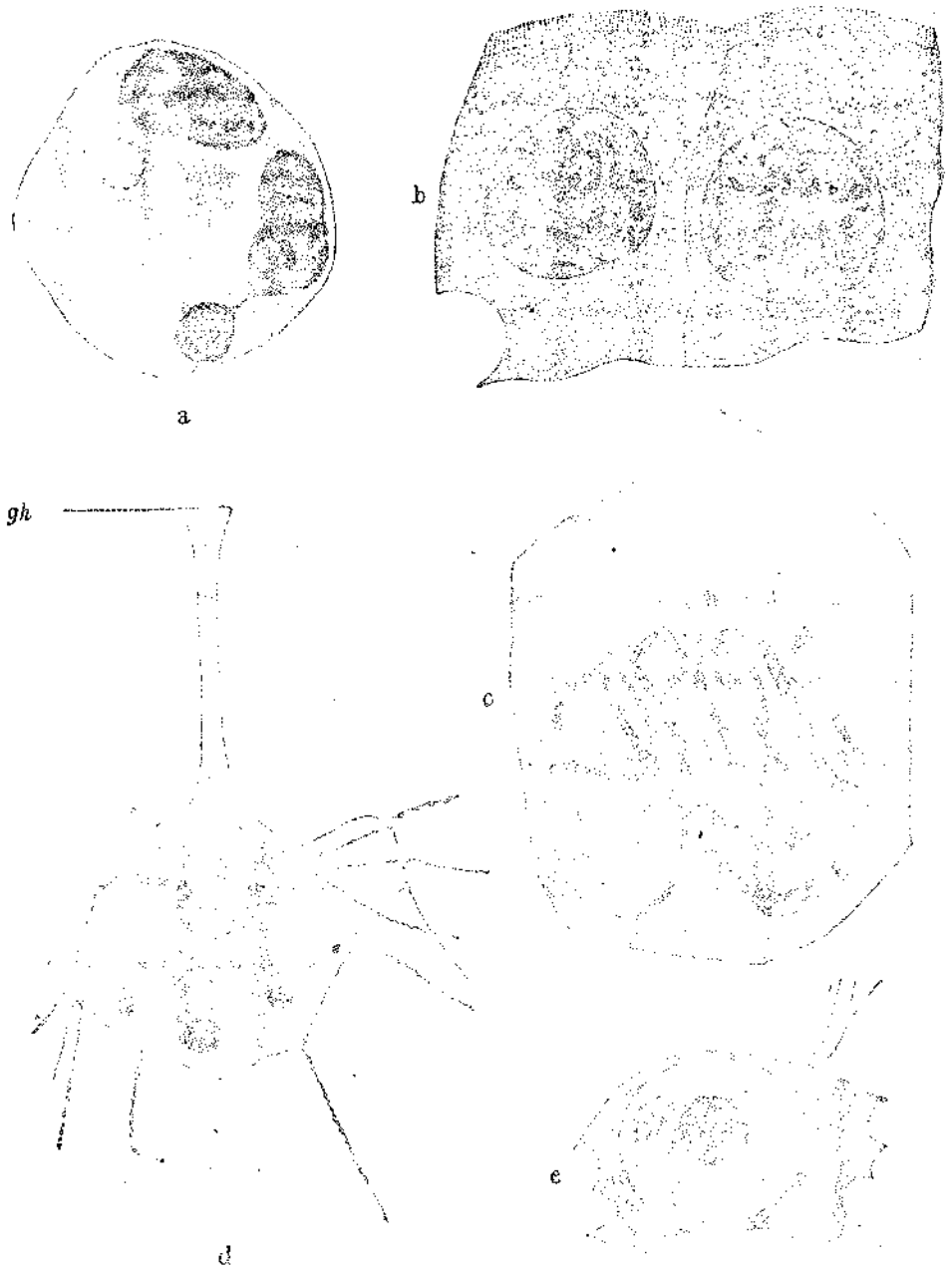


Рис. 58. Различные центросомы. *a*—лейкоцит саламандры. Центросома со сферой (увел. 1 960, рис. Белара); *b*—клетки почек с поверхностно лежащими центрами (увел. 1 640, по Гейденгайну); *c*—сперматоцит 1-го порядка Myxine glutinosa (по К. Е. Шрейнеру); *d*—Dimorpha mutans. Стадия солнечника. Центросома есть в то же время базальное зерно ресничек; *gh*—оболочка ресничек (увел. около 1 960, рис. Белара); *e*—Collodictyon с внутриядерным центром около внутреннего тела (увел. 2 300, по Белару).

зать на широкое распространение центросом как автономных клеточных органелл. Напротив, у клеток высших растений и у большинства Protozoa вовсе нет этих образований в протоплазме, поэтому общее значение их нередко отрицалось. Однако и здесь недавно наблюдались морфологически иные, менее резко отграниченные дифференцировки плазмы, очевидно гомологичные центрам и функционально им соответствующие. Далее, некоторые указывали, что в клетках Protozoa можно найти и внутри ядра образования, гомологичные центросомам: уже ранее упомянутые локомоторные компоненты ядер (рис. 58, *c*). Но так как вполне понять значение этих образований можно только по их участию в ядерном и клеточном делении, то более детальное рассмотрение всего вопроса о центрах связывается далее с рассмотрением смены форм. Точно так же в иной связи будут рассмотрены и автономные во многих случаях органеллы клеток, как блефаропласты и базальные зерна, связанные с ресничным аппаратом.

ГЛАВА II

СТАТИКА

А. Наружные статические органеллы.
Б. Внутренние статические органеллы.
В. Статика сложных многоклеточных систем.

Выше мы уже подробно изложили причины, на основании которых мы приписываем протоплазме преимущественно жидкое аггрегатное состояние. Хотя в живом веществе часто встречаются гелеобразные фазы и вязкость протоплазмы чрезвычайно колеблется, в нем бесспорно преобладает жидкая фаза. Такая система неизбежно принимает, по крайней мере в спокойном состоянии, форму круглой капли, плоской линзы, кружка или подобную им простую форму. Всякая жидкая или кашицеобразная, студенистая масса, взвешенная в другой жидкости и находящаяся в движении или лежащая на твердом субстрате в воде или в воздухе, имеет такую форму за теми исключениями, которые вызваны законами капиллярности, в особенности правилами растечения (см. выше стр. 47). Однако на самом деле такая форма встречается только у немногих организмов, например у большинства корненожек. Громадное большинство других организмов обладает совершенно определенной постоянной формой и очертаниями. Это и составляет характерную черту мира живых существ: многообразие и красота их форм в большом и малом, от типичных форм большого дерева или животного до микроскопических организмов и их мельчайших частей, так поразительны и привлекательны, что учение о форме (морфология) еще и теперь представляет одну из важнейших дисциплин биологии; радость созерцания форм конечно есть одна из главных притягательных сил, привлекающих к биологии не только широкие круги профанов, но и многих исследователей.

Как согласовать это многообразие форм, типично выраженную форму одноклеточных существ и отдельных клеток с нашим прежним выводом и всеми вытекающими из него последствиями? Каким образом из жидкого или преимущественно жидкого вещества создается такое волшебное богатство прекрасных, ласкающих глаз, а иногда в высшей степени странных форм, часто превосходящих своим многообразием и красотой кристаллы? Проблема разрешается сравнительно просто: определенная форма вещества, находящегося в жидком аггрегатном состоянии, возможна только при наличии внешних или внутренних скелетных образований, придающих капле жидкой протоплазмы специфическую постоянную форму. Если такой скелет состоит из наружной раковины, просто наполненной жидкой каплей плазмы, этот принцип понятен без дальнейших объяснений, так как жидкое содержимое принимает форму своего сосуда. Тогда возникает вопрос, как может жидкая капля протоплазмы выделить на

своей поверхности более или менее сложную, уклоняющуюся от шаровидной формы раковину? Поверхность протоплазматического тела может сама перейти в более или менее твердое аггрегатное состояние, образовать пеллликулу и таким образом сделаться наружной органеллой, дающей форму.

Не только наружные, но и внутренние скелетные образования могут конечно придать жидкой системе постоянную специфическую форму, сильно отклоняющуюся от формы шара, как это видно на известных фигурах Плато. Поэтому можно разделить эти формообразующиеся скелетные образования на наружные и внутренние статические органеллы и в каждой из этих групп можно опять различить два вида, смотря по тому, состоят ли эти твердые образования сами из живой субстанции (и поэтому могут в известных случаях опять перейти в жидкую протоплазму) или же они представляют продукты выделения протоплазмы, которые закрепляются включением неорганических веществ или чуждых тел. Эти два вида органелл согласно Бючли называются эуплазматическими и аллоплазматическими органеллами, хотя это различие не всегда можно провести строго.

А. НАРУЖНЫЕ СТАТИЧЕСКИЕ ОРГАНЕЛЛЫ

1. Пелликула

К наружным статическим органеллам следует прежде всего отнести образования пеллликулы, с природой которых мы уже познакомились, разбирая вопрос об аггрегатном состоянии клетки. Степень желатинирования поверхности, развитие пелликулы у различных форм различны: есть клетки, форма которых часто сильно меняется, так как пелликула их настолько мягка, что поддается влиянию всяких токов, возникающих внутри клетки. Такие формы называются метаболическими. Внешняя пелликула метаболических клеток может однако закрепиться внутренними скелетными частями, включенными в нее. У других форм, особенно у инфузорий, а также у некоторых жгутиковых и в клетках тканей многоклеточных, пелликула затвердевает, как панцырь. Такие формы называются аметаболическими. Между аметаболическими и метаболическими формами существуют многочисленные переходы. Эуплазматические органеллы обычно представляют пелликулу, но однако пелликулы многих организмов, с постоянной собственной формой тела, при обычных условиях жизни большей частью необратимы. Впрочем можно размягчить и даже сделать совсем жидкой пелликулу или, наоборот, уплотнить ее или сделать ее твердой искусственным путем, прибавляя например к культуре некоторые химические вещества. Так, Провачеку удалось размягчить пелликулу у инфузории Colpidium прибавлением хинина и сделать ее плотной, как панцырь, действием атропина. Точно так же инфузории с постоянной формой тела могут изменять ее амебовидно на твердой питательной среде. Далее, при делении, инцистировании и оплодотворении пелликула обычно растворяется и позднее вновь образуется.

Если в некоторых видах клетки пелликула есть специфический продукт особой протоплазмы, то из приведенных данных следует, что и внешняя среда играет в ее образовании немаловажную роль. Специфическая, своеобразная форма многих жгутиковых, в особенности простых эллиптиче-

ских, яйцевидных, закрученных винтом и уплощенных с нижней стороны видов, физически объясняется (по крайней мере теоретически) образованием геля на поверхности животного во время его движения. Представим себе, что капля, движущаяся одним концом вперед (можно взять примером жгутиковое), принимает в другой жидкой среде (воде) вытянутую в длину фигуру вращения, которая фиксируется в окончательную форму соответствующего организма желатинированием поверхности. Форма этой фигуры вращения разумеется зависит от разных физических условий рассматриваемой системы: протоплазмы, с одной стороны, воды—с другой, а также и от способа движения первой системы и от момента и быстроты желатинирования. Так, слегка закрученные формы (рис. 59) могли возникнуть вследствие медленного, постепенного желатинирования поверхности тела, вращающегося вокруг своей оси. Если такая система движется одним концом вперед, но покоясь на твердом субстрате, то никакой фигуры вращения конечно не может возникнуть; скорее всего наступит уплощение стороны, прилегающей к субстрату. Пока еще нет опытов и точных наблюдений этих процессов, мы должны довольствоваться приведенными выше теоретическими попытками объяснения.

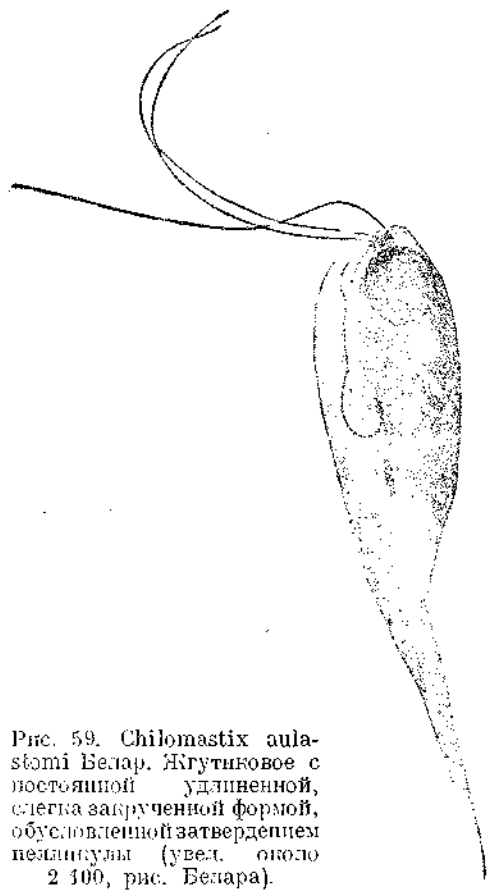


Рис. 59. Chilomastix aulastomi Белар. Жгутиковое с постоянной удлиненной, слегка закрученной формой, обусловленной затвердением пелликулы (увел. около 2 100, рис. Белара).

Трудно и даже невозможно во многих случаях дать физическое объяснение формы у таких сложно устроенных организмов, как большинство инфузорий. Здесь нам становится ясно, что организмы не есть системы, которые вполне объясняются действующими в настоящее время физико-химическими условиями, но системы, возникшие исторически. На них наложили свою печать ранее действовавшие условия, анализировать которые в настоящее время мы уже более не в состоянии. Это заставляет нас во многих случаях решительно воздерживаться от определенного мнения при анализе проблемы формы живых существ. С другой стороны, не следует пользоваться таким рассуждением как благовидным предлогом, чтобы уклоняться от анализа и довольствоваться таким историческим объяснением в каждом сколько-нибудь трудном случае. Мы увидим далее, что происхождение даже очень сложных форм, как например странных инфузорий из желудка жвачных (рис. 60), становится до известной степени понятным, если к пелликуле мы присоединим внутренние статические органеллы, с которыми мы еще познакомимся.

Можно объяснить с физико-химической стороны форму пелликулы не-

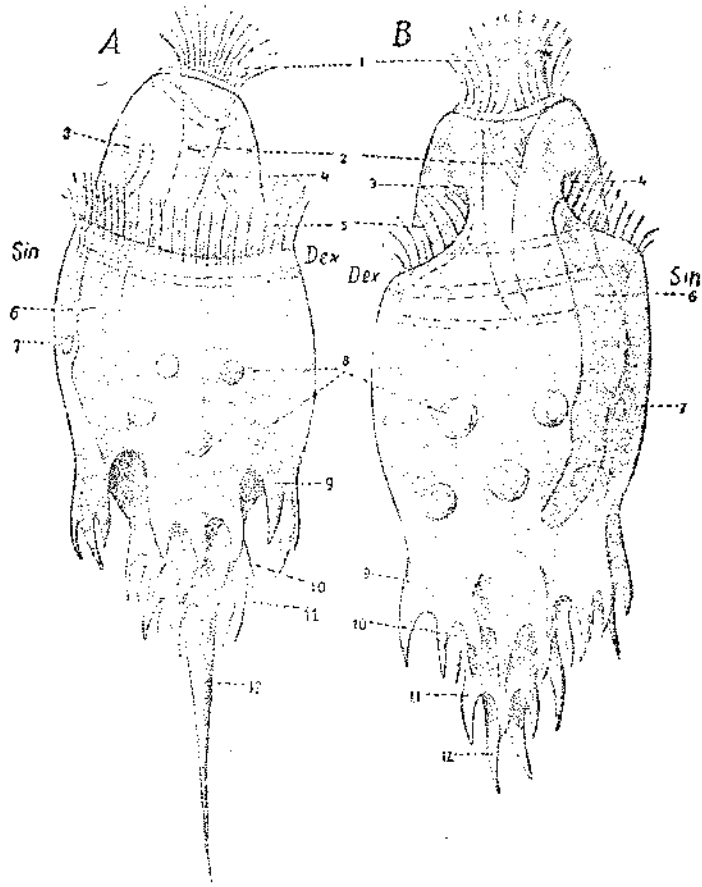


Рис. 60: *A*—Ophryoscolex caudatus Эберлейн с дорзальной стороны; *B*—Ophryoscolex purkynjei Штейн с брюшной стороны. *Dex*—правая, *Sin*—левая сторона тела. *1*—адоральная зона мембранелл; *2*—цитофарингие или углубление перистома; *3*, *4*—оба конца второго венца мембранелл; *5*, *6*—макронуклеус; *7*—микронуклеус; *8*—пульсирующие вакуоли; *9*—первый, *10*—второй, *11*—третий венчик шипов; *12*—концевой шип (увел. около 500, по Эберлейну, 1895, из Лангa).

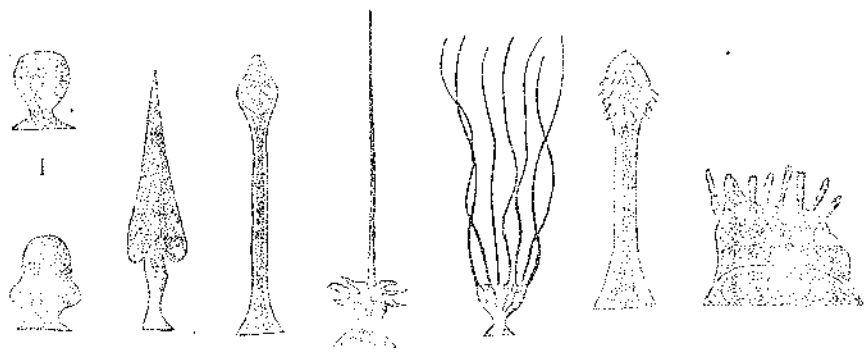


Рис. 61. Формы эпимеритов разных полицистидных грегарин. *I*—Gregarina longa; *II*—Sycia inopinata; *III*—Pileocephalis heeri; *IV*—Stylorhynchus longicollis; *V*—Beloides firmus; *VI*—Cometoides crinitus; *VII*—Geniorhynchus monieri; *VIII*—Echinomera hispida (по Леже, из Дофлейна).

которых паразитических Protozoa, в особенности форму так называемых эпимеритов грегарин (рис. 61), служащих экологически органами прикрепления (см. главу «Динамика»). Их можно толковать как протоплазматические псевдоподии, образовавшиеся при раздражении от прикосновения и затвердевшие при своем образовании или после него.

2. Раковины и клеточные стенки

Вторая группа наружных статических органелл—о б о л о ч к и, р а к о в и н ы и к л е т о ч н ы е с т е н к и. В противоположность пелликуле они необратимы. Это не живые продукты протоплазмы, но продукты ее выделения, т. е. аллоплазматические органеллы.

Сюда относятся раковины Thecamoeba и Foraminifera, цисты многих простейших, оболочки яиц и других образований, служащих для размножения, так же как и все оболочки растительных клеток, состоящие из целлюлозы. Сюда же можно причислить и хитиновые скелеты членистоногих. Здесь речь идет о наружных скелетных образованиях, выделяемых и образуемых большим количеством связанных друг с другом клеток, работающих координированно на общей поверхности.

Рассмотрим подробнее главным образом раковинки Thecamoeba и Foraminifera: во-первых, потому, что они представляют самые удивительные и наиболее разнообразные фомы, и, во-вторых, потому, что они были подвергнуты наиболее тщательному анализу с физической стороны в работах Румблера.

Начнем с раковин Thecamoeba. Основным веществом этих раковин служат аллоплазматические оболочки, выделенные протоплазмой. В них вкраплены большей частью инородные тельца (зерна песка, домики диатомей и т. д.) или образованные в плазме пластинки. Химически эта органическая основа состоит из п с е в д о х и т и н а. Все эти раковинные образования не вполне отделяют покрытый ими организм от внешней среды, но имеют обычно одно большое отверстие, через которое живое вещество сообщается с ней.

Самое замечательное в этих, большей частью очень просто построенных раковинках Thecamoeba—не их форма, мало отклоняющаяся обычно от фигур вращения, но их б о л е е т о н к о е с т р о е н и е. Инородные тела, втянутые ранее амебой, или тельца, образованные ее протоплазмой, соединяются в необыкновенно искусно построенную стенку. В такой казалось бы случайной постройке, в которой материалом служат часто зернышки песка или раковины диатомей, не остается ни малейшего отверстия между этими элементами, располагающимися в один ряд. «Ни один самый искусный каменщик не мог бы пригнать друг к другу камни такой разнообразной формы так тесно и плотно, как здесь, не заполняя промежутков цементом». Поэтому ранее был распространен взгляд, что эту удивительную способность раковинных амеб, которой особенно отличается род Difflugia, можно объяснить только особенной жизненной способностью этих организмов. Румблер однако показал, что физический анализ таких искусных построек очень прост. Thecamoeba всегда строит свои новые раковины только при размножении, втягивая псевдоподиями в протоплазму маленькие каменики (Difflugia) или образуя пластинки раковины внутри нее (Euglypha). При размножении протоплазма, вобрав в себя воду, выступает из отверстия раковины. Одновременно собранные для постройки камешки выносятся на поверхность выступившей части плазмы и здесь прикрепляются в твердую стенку раковины клейкой массой, выделенной в жидкой форме, а потом застывающей.

«Описанный способ постройки домика позволяет (по Румблеру) смотреть на него как на одновременную дефекацию большого числа строительных камешков. Одновременный выход клейкой жидкой массы на поверхность амебы препятствует выпаду камешков. Неудивительно, что клеточное тело, до сих пор собиравшее или импортировавшее строительные камешки, сразу их экспортирует, так как клеточное тело ко времени образования дочерней раковины, внезапно разбухая, сильно преобразуется. С этим преобразованием связаны и изменения сцепления и притяжения действующих субстанций. Поэтому прежние условия импорта легко могут превратиться в условия экспорта».

Плотная стенка из прилегающих друг к другу камешков, вынесенных на поверхность, образуется благодаря капиллярному притяжению. Склеивающая масса поднимается вследствие капиллярных сил между камешками и стягивает камешки в силу сцепления как нельзя более плотно. Правила притяжения и сцепления объясняют таким образом удивительную строительную способность корненожек.

Правильность этих объяснений Румблер доказывал устройством модели с неорганическими жидкостями. «Если прибавить к какому-нибудь маслу немного белка и тончайших зернышек кварца величиной со строительные камешки диффлюгий и выпустить пропитанную белком масляную массу из отверстия тонко оттянутой пипетки в смесь воды и алкоголя, то масляная капля медленно выступит из кончика пипетки, как капля плазмы выступает при образовании дочернего домика; примесь белка начинает действовать как цемент, все содержащиеся в ней камешки собираются на поверхности капельки масла, примыкают друг к другу и образуют сплошную тесную оболочку» (рис. 62). Следует заметить, что сейчас мы еще ничего не знаем о своеобразных физико-химических процессах, лежащих в основе размножения и в основе связанного с размножением экспорта камешков на поверхность, т. е. о жизненных процессах, сопровождающих постройку. Но, как показал Румблер, не только живая плазма, но и всякая другая жидкость может при подобных физических условиях строить такие же домики из смеси инородных тел. Этого достаточно, чтобы снять виталистический ореол с домиков диффлюгий, когда-то вызывавших такое восхищение.

Фораминиферы в противоположность Thecamoeba обладают наиболее разнообразными формами раковин. Наблюдателю, просматривающему коллекции этих нежных домиков, покажется сперва невозможной попытка анализировать и дать механическое объяснение этим художественным формам органической природы. Однако Румблеру удалось, по крайней мере теоретически, объяснить с физической стороны образование и этих крошечных чудес природы. Поэтому мы остановимся несколько подробнее на анализе формообразования этих раковин. Протоплазма форминифер вовсе не гомогенная жидкость, но согласно хорошо обоснованному предположению—смесь коллоидов, далеко не одинаковая в различных частях ее. Это обусловливает в различных местах ее разное поверхностное натяжение, и поэтому форма форминифер отклоняется от формы шара. Поверхности ее—не абсолютные, но «относительные» минимальные поверхности.

«Неоднородная жидкая саркода тела с своим неоднородным поверхностным натяжением поступает при построении и росте своей раковины совершенно так же, как следует ожидать от всякой другой жидкости, которая выделяет под действием неравномерного поверхностного натяжения твердую кожицу или оболочку, отграничивающую ее от внешней жидкой среды».

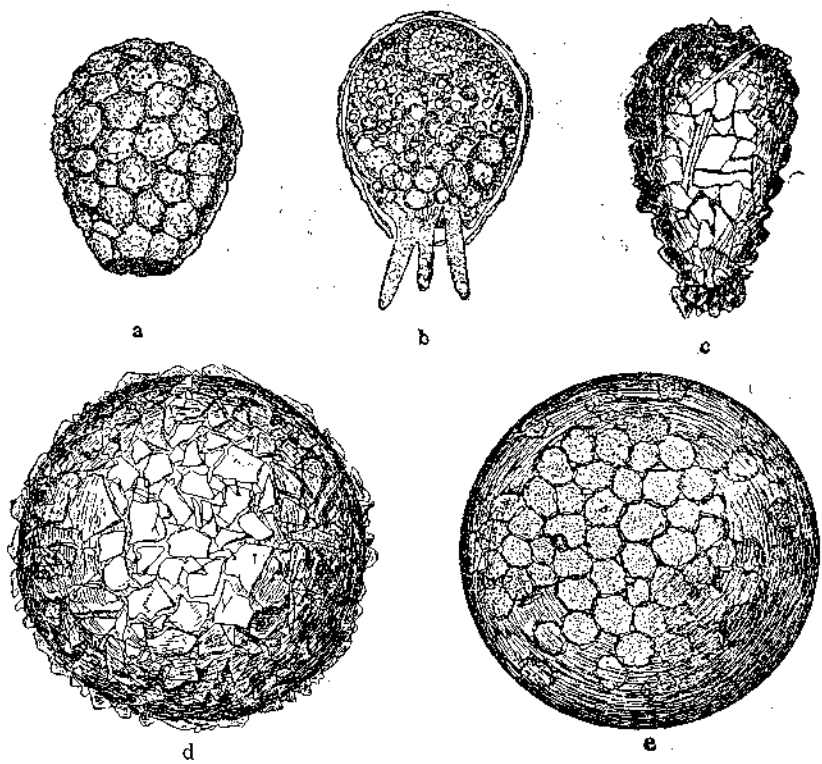


Рис. 62. *a* и *b*—Difflugia. *a*—домик из собственного органического материала; *b*—продольный разрез; *c*—*e*—образования искусственных домиков; *c*—капля масла с раковиной из кварцевых зерен; *d*—капля хлороформа с домиками из осколков стекла; *e*—капля смеси хлороформа, прованского масла и спиртового раствора шеллака с домиками из киновари и стеклянных осколков (*c*—*e*—по Румблеру, из Ферворна).

Справедливость этого положения для однокамерных раковин Румблер демонстрирует на модели. Если облить водой маленькие капельки ртути и потом прибавить кристаллической хромовой кислоты, необходимой для получения 5% раствора хромовой кислоты, то капельки ртути покрываются твердой кристаллической оболочкой, главным образом из хромовокислой закиси ртути, под давлением которой капли теряют свою первоначальную форму и в течение $1^1/_2$—3 дней воспроизводят часто очень точно все главные формы раковин однокамерных фораминифер (рис. 63). «В громадном большинстве таких опытов образуются все формы, встречающиеся между семействами однокамерных фораминифер,—Saccaminidae, Rhabdaminidae и Ammodisculinidae. Есть шаровидные формы Saccaminidae и формы трубок Rhabdaminidae, и разветвленные или звездообразные формы, как они особенно часто бывают у Astrorhizinae, и спирально закрученные Ammodisculinidae, и примитивно сегментированные, как они встречаются например у Rhabdamina discreta (рис. 64 и 65). Во всех этих ртутных моделях, как раз на том же месте, где и у фораминифер, имеется отверстие, из которого выступает под давлением роста коричнево-красной оболочки комочек ртути». Воспроизведенные здесь рисунки 63—65 показывают удивительное сходство искусственных раковин с естественными объектами.

Разумеется причины образования раковин и лежащие в основе их неоднородности очень различны в обоих случаях. У ртутных капель неоднородности поверхности обусловлены внешней причиной (неодинаковым прибавлением хромовой кислоты), в то время как в живой протоплазме фораминифер причина неоднородности лежит внутри системы. Но для механического конечного результата (а сравнивается только он) это безраз-

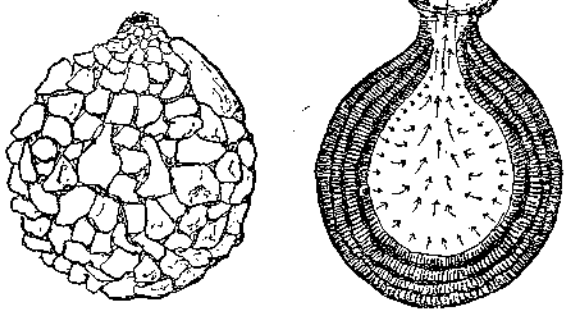


Рис. 63.

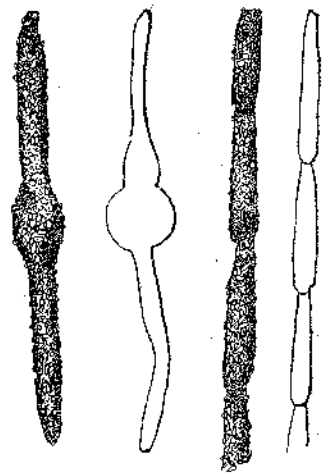


Рис. 64.

Рис. 63. *a*—Saccamina sphaerica M. Capc (увел. 12); *b*—идеальный разрез через каплю ртути, долго лежавшей в 5% хромовой кислоте. Видна слизистая оболочка из хромовокислой закиси ртути и радиальное расположение в ней кристаллов. Стрелки показывают направление давления, которое выталкивает ртуть из оболочки и вызывает вращательное движение впереди в ртути (по Румблеру, 1902).

Рис. 64. *a*—Rhabdamina linearis Брэди (увел. около 9); *b*—ртутное подражание предыдущему (увел. 5); *c*—Rhabdamina discreta Брэди (увел. 7); *d*—ртутное подражание этому виду (увел. 50, по Румблеру, 1902).

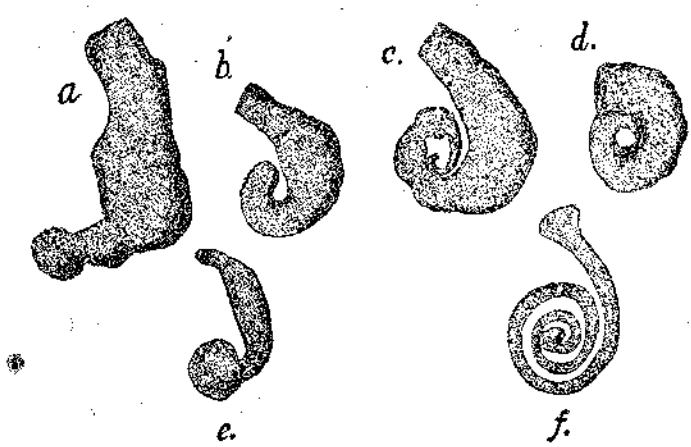


Рис. 65. *a*—*d*—Psammonix vulcanicus Дэд. Спирально закрученные в разной степени особи (увел. 4); *e* и *f*—ртутные подражания этому виду в двух разных степенях скручивания (увел. 5, по Румблеру, 1902).

лично. Здесь, как и там, жидкость одевается плотной оболочкой, прорываемой на каком-нибудь месте вытекающей жидкостью. Вытекающая жидкая масса опять покрывается оболочкой, оболочка сгибается в трубку, спи-

раль и т. д. У фораминифер дальнейший рост раковины обусловливается ростом протоплазмы, в то время как ртутные выделения растут под давлением увеличивающейся толщины стенки. Особенно интересно, что при этих опытах могут возникнуть и неправильно сегментированные домики, подобные раковинам видов Rhabdamina discreta и Hyperamina, представляющих переход к многокамерным формам. Такую несовершенную сегментацию можно свести на периодичность более быстрого и более медленного роста.

Но и настоящее образование камер, типичное для образования раковин высших многокамерных фораминифер, поддается физическому анализу. Камеры образуются оттого, что рост домиков периодически чередуется с полной остановкой этого роста. Эта пауза роста приводит животное в положение, при котором отверстие трубки сводится на маленькую дырочку, безусловно необходимую для выхождения псевдоподий. Этим вводится новый момент в постройку многокамерных раковин. Вытекающая из отверстия протоплазма растекается теперь за части старой раковины и касается таким образом при закладке новых частей (камер) старого уже совершенно затвердевшего домика. По уже рассмотренному выше правилу краевого угла (см. выше, стр. 46) определенная жидкость должна образовать всегда тот же краевой угол при соприкосновении с твердым субстратом определенного характера. «Если таким образом саркода выходит при построении камеры на наружную сторону ранее образованной стенки раковины, она, как жидкость, образует постоянный краевой угол с этой твердой стенкой раковины; стенка каждой более поздней камеры образует такой краевой угол с соответствующей стенкой прежней камеры, на которую она прямо налегает. У многокамерных раковин таким образом добавляется как новый механический момент «постоянство гомологичных краевых углов» (Румблер). Заимствованная у Румблера схема (рис. 66) иллюстрирует возникновение камер и образование краевого угла при периодическом росте раковин многокамерных фораминифер.

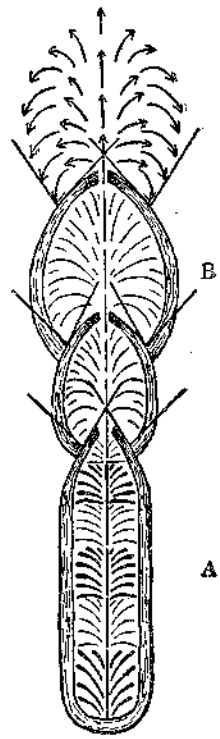


Рис. 66. Схема, демонстрирующая, как возникает и образуется краевой угол при периодическом росте многокамерных раковин. *A*—выраставшая непрерывно первичная часть раковины без краевого угла: *B*—часть раковины, разбитой на камеры с краевыми углами (по Румблеру).

Краевые углы, образующие новые стенки камер, вместе со старыми должны были бы быть одинаковыми во всех камерах, если бы протоплазма фораминифер была однородной жидкостью. Но так как этого большей частью не бывает и протоплазма, напротив, неоднородна, то каждое отдельное место края протоплазмы, касающегося старой камеры, должно иметь свой особый краевой угол, который должен обнаруживаться каждый раз внутри каждой камеры (рис. 67). Мы таким образом не должны ожидать всестороннего равенства краевых углов или углов прикреплений камер, но равенства отдельных групп их, так что подобны друг другу только гомологично расположенные углы, которые образованы вероятно подобными же частями протоплазмы. Это предположение подтверждается. У многокамерных фораминифер гомологично располо-

женные краевые углы камер подобны друг другу в ряду подобных по строению камер. Приведенные рисунки указывают такие гомологичные краевые углы различных форм фораминифер, построенные согласно различным авторам (рис. 68—70).

По законам физики следует, что различный угол прикрепления новых камер зависит не только от местной неоднородности плазмы, но и от формы старой раковины. Жидкая цитоплазма, строящая камеры, должна вследствие своего поверхностного натяжения стекать по поверхности прилегающих частей старой раковины всегда при наименьшем увеличении общей поверхности. Из этого следует совершенно определенное размещение каждого рода краевых углов: каждый раз при образовании новой камеры они доходят на подобных поверхностях стекания до тех мест, куда они могут достичь при наименьшем увеличении общей поверхности. Здесь имеет значение кроме величины краевого угла род кривизны края, по которому течет цитоплазма. Так на выпуклой кривой поверхности край жидкости перетекает тем быстрее, чем меньше ее краевой угол, тогда как на вогнутой поверхности край жидкости продвинется дальше с большим краевым углом, чтобы в результате общая поверхность была наименьшей. «Только на плоскости края жидкости с одинаковыми краевыми углами продвигаются одинаково быстро. На плоскости край саркоды из места выхода (отверстия раковины) двигается во все стороны одинаково, т. е. концентрическими кругами или концентрическими кривыми; в области выпуклых поверхностей стекания край саркоды должен образовывать свои наименьшие, а по вогнутым поверхностям—свои наибольшие углы. Поэтому каждый вид краевых углов размещается на своем определенном месте, и между разными видами краевых углов натягивается над вылившейся частью саркоды новая стенка камеры как относительная минимальная поверхность. Она настолько мала, насколько это позволяют ей разные виды краевых углов». «Определенная форма раковины, зависящая согласно данному объяснению от разных видов краевых углов и от стремления поверхности протоплазмы быть минимальной поверхностью, впервые устанавливается на круглой (большей частью, хотя и не всегда) эмбриональной камере. При дальнейшем остающемся одинаковым приросте протоплазмы, сохраняющей неизменной свою внутреннюю неоднородность, камеры каждый раз должны принять в силу тех же условий одну и ту же совершенно определенную форму и положение» (Румблер).

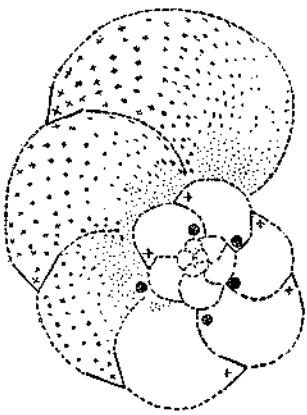


Рис. 67. Схема, демонстрирующая краевые углы различной величины, возникшие вследствие неоднородности цитоплазмы у Pulvinulina. Неоднородность плазмы показана различными знаками в трех последних камерах. Пунктированная часть плазмы имеет краевой угол в 90°(·), обозначенная крестиками—меньший, только в 60° (+) (увел. 63, по Румблеру, 1902).

С помощью изложенных сравнительно простых принципов Румблера дается простое физическое объяснение огромному разнообразию раковин фораминифер, которые сводятся к немногим главным типам. Лучшим доказательством верности принципов объяснения служит то, что ожидаемое теоретически равенство гомологичных краевых углов фораминифер вообще подтвердилось. Но нам совершенно непонятно, от чего зависит неоднород-

ность отдельных частей протоплазмы тела фораминифер, лежащая в основе всего многообразия их строения. Однако достаточно и того, что живые существа не нуждаются для производства своих удивительных раковин ни в каких других средствах кроме тех, что находятся в неорганическом мире.

К категории формообразующих наружных статических органелл принадлежат, как уже упомянуто, ц и с т ы многих простейших и о б о л о ч к и животных яиц, равно как и х и т и н о в ы е с к е л е т ы Arthropoda. Мы однако удовольствуемся описанными выше примерами условий устрой-

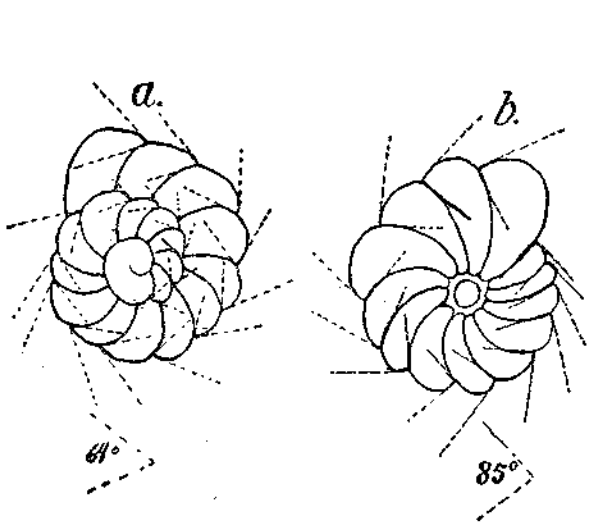


Рис. 68.

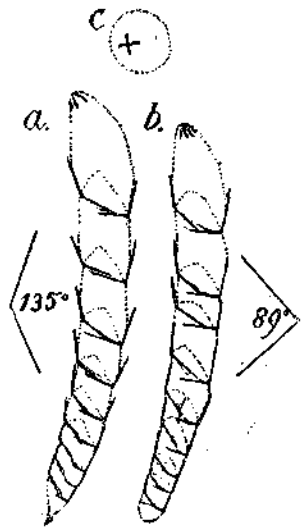


Рис. 69.

Рис. 68. Rotalia becarii Л., рассматриваемая с дорзальной *(a)* и с вентральной *(b)* сторон. Относительный краевой угол достигает на первой стороне 64°, на второй—85° (по Форназини, из Румблера, 1902).

Рис. 69. Nodosaria communis д'Орб. Ось раковины проходит, как это видно со стороны отверстия *(c)* (отверстие+), эксцентрично через поперечный разрез камеры. Поэтому здесь только гомологичные краевые углы подобны друг другу. Лежащие на фигуре налево большие краевые углы (135°) лежат ближе всего к оси, проходящей через отверстие; лежащие на фигуре направо меньшие краевые углы (89°) удалены дальше всего от оси (увел. 40, по Румблеру, 1902, контур—по Бреди).

ства наружных скелетов и раковин животных, тем более что физического анализа образований цист и хитиновых скелетов еще не пытались делать.

То же рассуждение применимо вообще и к наружным формообразующим скелетам растительных клеток—ц е л л ю л е з н ы м о б о л о ч к а м. В большинстве случаев было бы нетрудно дать физическое объяснение форм этих оболочек, потому что отдельные клеточные оболочки имеют очень простые типы строения—шары, эллипсоиды, полиэдры и цилиндры—не только у отдельных одноклеточных растительных Protozoa, но и у колониальных соединений водорослей, грибов и высших растений. Однако у Desmidiacea и Bacillariacea, как известно, встречаются и крайне сложные, очень красивые на вид формы, физическое понимание которых не так просто. Их подробного анализа в настоящее время еще не произведено. Впрочем следует упомянуть о новом наблюдении Клюга, которое ясно показывает, каким образом получаются даже самые странные формы кле-

точных оболочек. Зигота у десмидиевой водоросли Staurastrum hirsutum снабжена разветвленными на концах более или менее длинными шипами. Возникают они таким образом: первоначально гладкая шаровидная, одетая только тонкой мембраной зигота выпускает сразу по всей поверхности бугрообразные выросты (псевдоподии), удлиняющиеся мало-помалу в шиповидные образования. Эти выпячивания заполнены сначала протоплазмой, заходящей и в их разветвления (рис 71). Происходит таким

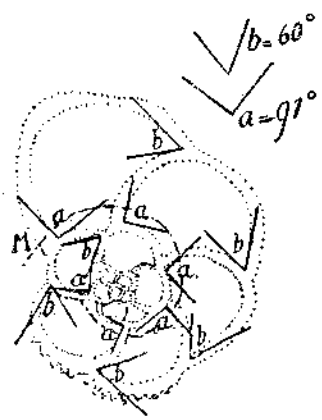


Рис. 70. Pulvinulina menardii д'Орб., с дорзальной стороны. Отверстие лежит вентрально у *M*, где ось, проходящая через отверстие, дана линией чередования точки и черточки. Наибольший краевой угол ($a=91°$) лежит у самой оси, меньший ($b=60°$) удален от нее дальше всего (увел. 95, по Румблеру, 1902).

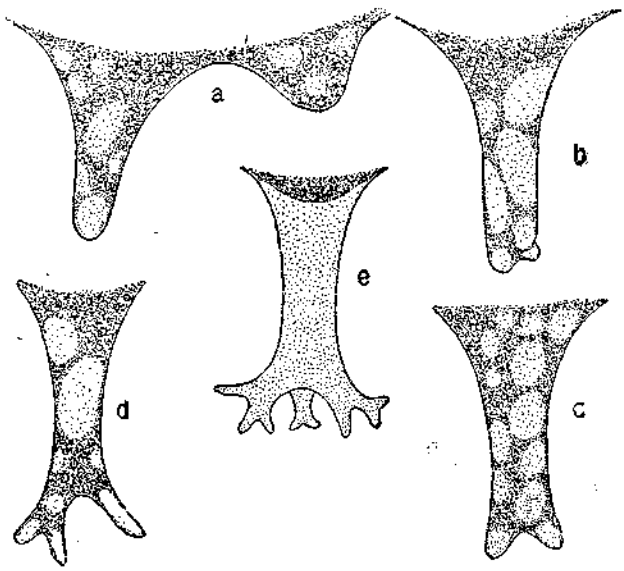


Рис. 71. Развитие шипов Staurastrum hirsutum Эренберг. *a*—первые выпячивания; *b*—*d*—образование разветвлений на концах; *e*—состоящий из сплошной целлюлезы готовый шип зиготы (увел. 2 400, по Клюгу, 1923).

образом нечто вроде образования псевдоподий. После развития последних выпячиваний начинается отложение целлюлезы, и из образовавшихся таким образом шипов протоплазма втягивается назад. Подобным образом Гауптфлейш и Людкемюллер наблюдали развитие шипов и выростов в клетках водорослей (Conjugatae).

Б. ВНУТРЕННИЕ СТАТИЧЕСКИЕ ОРГАНЕЛЛЫ

Многие свободно подвижные клетки, большая часть простейших и спермии Metazoa имеют голую плазматическую поверхность, как это ясно из их отношения к внешнему миру. Несмотря на это их форма часто значительно отклоняется от формы шара и фигур вращения. То же самое можно сказать и относительно многих связанных между собой клеток многоклеточных организмов, как например тонких отростков нервных клеток длиной в метр, многих мышечных клеток и т. д., формы которых нельзя никоим образом выводить из отношения взаимного давления и растяжения. Русскому зоологу Кольцову принадлежит заслуга постановки проблемы формы этих голых клеток со всем, что из нее вытекает. В ряде своих исследований он дал ей широкое объяснение. Его главными объектами были

спермии Metazoa; кроме того он произвел также образцовый анализ некоторых мышечных клеток.

Он пришел к следующим выводам. Если клетка с более или менее жидким аггрегатным состоянием и голой поверхностью имеет постоянную форму, сильно отклоняющуюся от шаровидной, и при этом не образует никакой наружной оболочки или раковины, то должны быть налицо внутренние формообразующие элементы, определенные скелеты или же плазматические, находящиеся в состоянии геля, волокнистые скелетные образования,

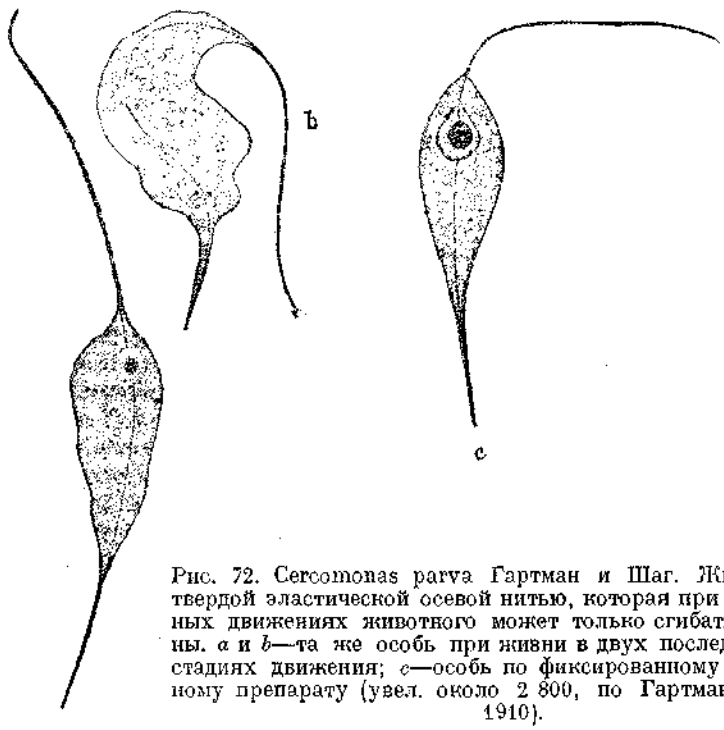


Рис. 72. Cercomonas parva Гартман и Шаг. Жгутиковое с твердой эластической осевой нитью, которая при амебообразных движениях животного может только сгибаться в стороны. *a* и *b*—та же особь при живни в двух последовательных стадиях движения; *c*—особь по фиксированному и окрашенному препарату (увел. около 2 800, по Гартману и Шага, 1910).

придающие каплям жидкости специфическую форму подобно известным фигурам Плато. Кольцов прежде всего исследовал животные спермии, особенно головки спермиев со стороны их фибриллярных структур, и, с одной стороны, нашел новые гистологические элементы, с другой стороны, экспериментально доказал, что функция волокнистых структур не сократительная, но только с т а т и ч е с к а я, формообразующая. То же самое нашел Кольцов и у Protozoa, что подтвердили и другие исследователи. Прежде чем изучать более сложные строения у животных спермиев, рассмотрим сперва несколько простых примеров у Protozoa.

Наиболее простой случай формообразующего волоконца находится у жгутикового Cercomonas parva (рис. 72). Здесь тянется из ядра простое волоконце через совершенно голое амебовидно меняющееся клеточное тело, вытягивающееся вследствие этого в острие. Можно очень легко убедиться, что у этого организма осевая нить имеет твердый эластический характер и неспособна сокращаться. Если нарисовать одну и ту же особь при сильно амебовидном сокращении в самых различных стадиях, нанеся на рисунок осевую нить при помощи рисовального аппарата Аббе, и измерить ее длину, то будет ясно, что длина осевой нити остается неизмен-

ной при самых сильных сокращениях тела животного (рис. 72, *a* и *b*). Таким образом нельзя считать, что осевая нить способна к сокращению.

У трихомонад, тело которых покрыто тонкой пелликулой, но одновременно способно еще к амебоидному движению, имеется трубковидный осевой стержень, выходящий от базального тела жгутиков. Здесь есть и другие опорные фибриллы при основании так называемой ундулирующей перепонки (рис. 73). Странное строение жгутикового Lamblia (рис. 74), живущего в тонких кишках, обусловливается, как показывает рисунок, целой системой фибрилл. Если такую систему фибрилл построить из тончайшей проволоки и погрузить в смачивающую вязкую жидкость, то жидкая капля примет вероятно форму этого жгутикового.

Наиболее сложную систему фибрилл с статическими функциями мы встречаем у инфузорий. Чрезвычайно запутанная система перекрещивающихся фибрилл находится у инфузорий желудка жвачных. У некоторых видов существуют фибриллы, которые охватывают ядро и служат опорой рту и анусу (рис. 75). Длинные шиповидные отростки, обусловливающие странную внешность видов Ophryoscolex, обязаны своей формой помимо грубой пелликулы, которой придает твердость кремневая кислота, особым внутренним фибриллам из геля—осевым нитям. Им же следует приписать и первоначальное возникновение таких шипов (рис. 76). Все эти волокнистые структуры Protozoa описывались и описываются еще сейчас как сократительные и даже отчасти как нервные фибриллы. Но кроме статических никаких других функций для этих образований не доказано.

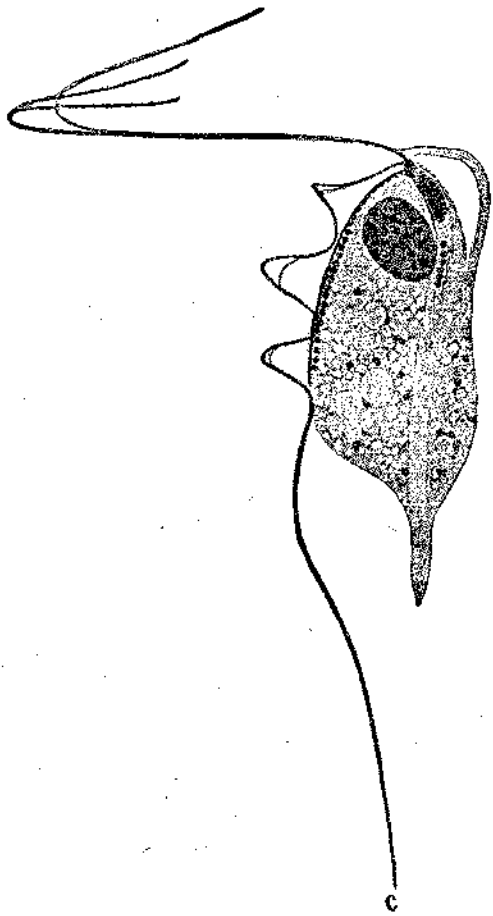


Рис. 73. Trichomonas angusta Алексеев. Жгутиковое с трубковидным осевым стержнем (увел. около 3 000, рис. Белара).

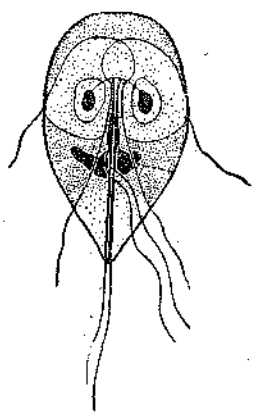


Рис. 74. Lamblia intestinalis. Жгутиковое со сложной системой формообразующих фибрилл (увел. около 2 500, по Бенсену).

Так же сложны отношения у спермиев животных. Кольцов доказал существование здесь внутреннего скелета и его статической функции тремя методами: 1) опытами с осмосом, 2) набуханием и 3) мацерацией. Эти доказательства были приведены как для типичных хвостатых спермиев, так и для своеобразных спермиев раков. Мы остановимся сперва на выводах относительно жгутиковидных спермиев; давно уже было известно, что хвост их имеет волокнистое строение, но эти волокнистые элементы ошибочно считались сократительными. Посредством методов Кольцова были обнаружены фибриллярные статические элементы вытянутых в длину и часто спирально закрученных головок спермиев. Мы начнем с опытов с осмосом.

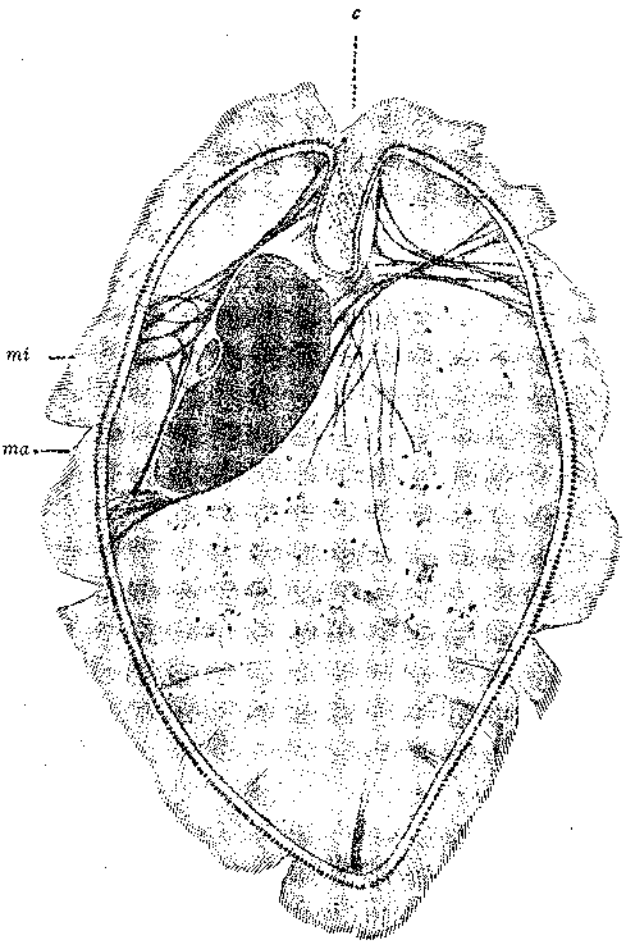


Рис. 75. Isotricha prostoma. Инфузория со сложным опорным аппаратом в глотке и вокруг ядра. Продольный разрез: *c*—клеточный рот; *ma*—макронуклеус; *mi*—микронуклеус (увел. 1 000, рис. Белара).

1. При перенесении спермиев в гипотоническую жидкость—дестиллированную воду—семенная клетка набухает и стремится принять форму шара. При этом наружная оболочка плазмы часто отделяется от внутреннего скелета, тогда как в растительной клетке, наоборот, протоплазма сжимается и отделяется в гипертонических растворах от наружного скелета—клеточной оболочки; происходит плазмолиз. Кольцов называет поэтому отделение протоплазмы животных клеток в гипотонических растворах также плазмолизом, потому что оно соответствует плазмолизу в собственном смысле слова. Напротив, если подвергнуть голые животные клетки с внутренним скелетом действию гипертонических растворов, то в них начинают выступать твердые образования, как ребра на похудевшем теле позвоночного животного. Рис. 77 показывает действие гипотонического раствора на сперми Anodonta. Нарисован зрелый нормальный живой спермий (*a*). Мы видим овально сжатую головку, позади нее четыре-пять телец шейки или хвоста и хвост с его концевой частью. При прибавлении нескольких капель дестиллированной воды изменяется форма всех спермиев: объем их, в особенности головки, значительно увеличивается (рис. 77, *b*—*d*).

Этим опытом доказывается существование нежной плазматической пленки, покрывающей тонким непрерывным слоем поверхность спермия. В гипотоническом растворе между плазматической пленкой и твердым скелетом образуется вакуоль: плазматическая пленка отделяется от скелета и набухает в шар. Обычно такой шар возникает впервые вокруг головки, становясь мало-помалу больше, пока наконец и скелет хвоста не свернется на внутренней поверхности в несколько петель и весь спермий не примет форму шара. При слишком сильном повышении тургора плазматическая пленка лопается, и спермий опять возвращается к нормальному строению. И если его во-время перенести назад в изотонический раствор, он может, хотя и не совершенно, опять принять первоначальную форму. У спермиев же раков обратимость плазмолитической реакции полная. Так как иногда (рис. 77, *b*) одновременно встречаются две независимых вакуоли на одном спермии, то из этого следует, что полупроницаемая пленка покрывает всю поверхность спермия, включая и хвост. Эта полупроницаемая пленка жидкая и лишена какого бы то ни было твердого скелета. Часто случается, что две вакуоли двух разных спермиев сталкиваются во время опыта. В этом случае они сливаются, и возникает большая круглая вакуоль с общей плазматической пленкой (рис. 77, *d*).

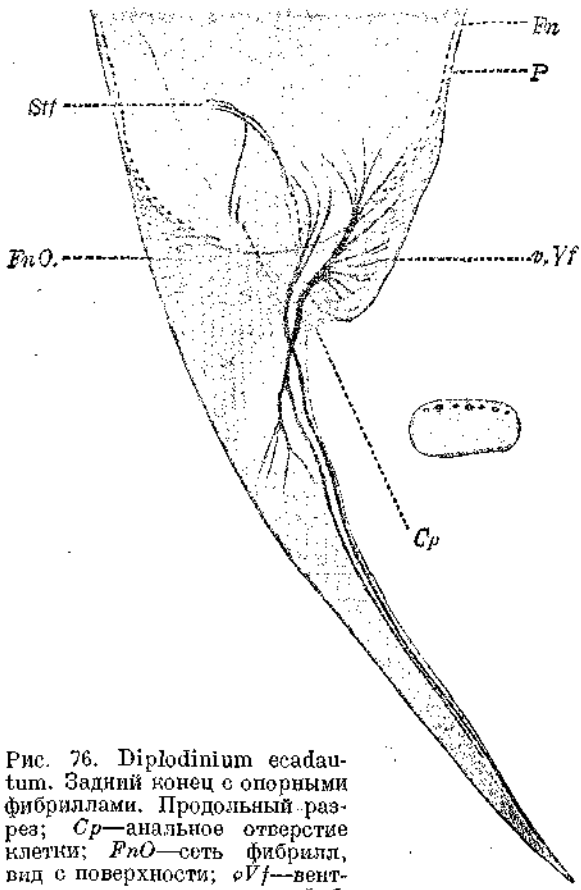


Рис. 76. Diplodinium ecadautum. Задний конец с опорными фибриллами. Продольный разрез; *Cp*—анальное отверстие клетки; *FnO*—сеть фибрилл, вид с поверхности; *vVf*—вентральные связывающие фибриллы; *Stf*—опорные фибриллы; *P*—пелликула. Рядом поперечный разрез через хвостовой шип с опорными фибриллами (увел. около 1 600, рис. Белара).

Эти явления плазмолиза, которые можно наблюдать более или менее у всех животных спермиев, показывают, что животные спермии обладают наружной полупроницаемой пленкой и внутренним скелетом. Скелет головки спермия можно обнаружить при опытах с осмосом лишь изредка, как например у Helix и турбеллярий, всего лучше в гипертонических растворах в виде одной или нескольких спиральных нитей, окружающих головку тесными оборотами спирали. Но большей частью спермии необходимо окрашивать,—лучше всего смесью Бионди: «Скелет их обычно состоит: 1) из продольной нити, начинающейся в перфоратории

и достигающей шейки, проходя под поверхностью головки прямо или широкими оборотами спирали, и 2) из одной или нескольких параллельных, спиральных волокон с тесными оборотами спирали. Спираль

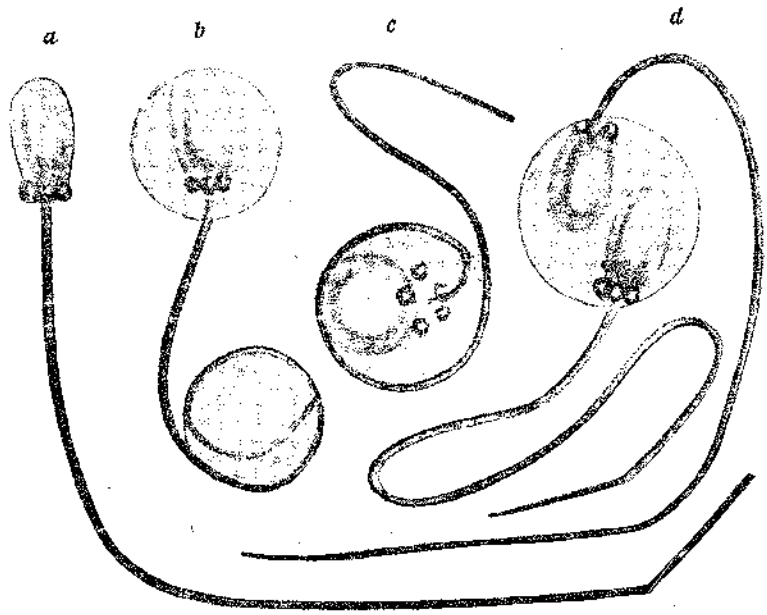


Рис. 77. Спермий Anodonta. *a*—зрелый живой спермий; *b*—*d*—он же при прибавлении дестиллированной воды. Плазмолиз (увел. около 4 000, по Кольцову, 1908).

придает хроматиновой капле вид колонны, а продольная нить определяет, будет ли колонна цилиндрической или штопорообразной формы (рис. 78, *a*). Что же касается скелета шейки и хвоста, то здесь уже давно

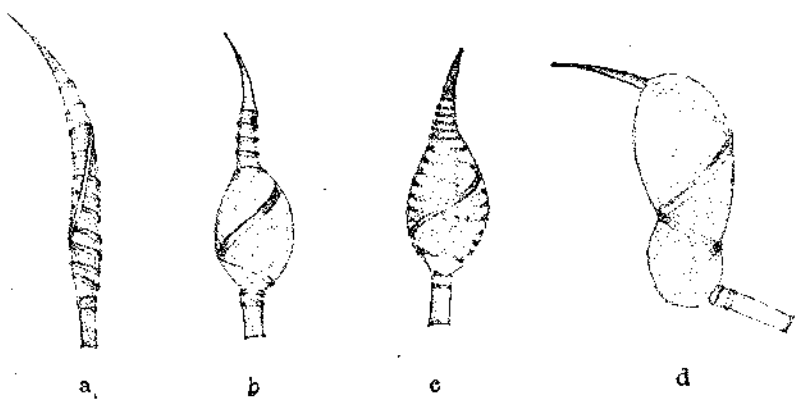


Рис. 78. Головка спермиев Coronella austriaca. *a*—нормальная, видны продольные нити и спиральные опорные нити; *b*—*d*—различные состояния набухания с частичным разрушением спиральной нити (увел. 3 500, по Кольцову, 1908).

известны волокнистые структуры. Большинство из них играет роль скелетных образований».

2. То, что эти волокна действительно формообразующие скелеты, а не сократительные структуры, доказывают опыты над действием набухания

н и я. Головки спермиев набухают под действием разных реагентов, например почти всех кислот и щелочей, кислых растворов анилиновых красок, разных фиксирующих жидкостей и т. д. «При процессе набухания тургор хроматиновой капли так велик, что некоторые скелетные волокна лопаются, как обручи на переполненной бочке, и головка спермия не принимает совершенно шаровидной формы лишь благодаря оставшимся целыми скелетным образованиям». На рис. 78, *a—d* спермии змеи (Coronella austriaca) изображены в различных степенях набухания, *A* представляет головку спермия в нормальном состоянии. «Видно, что головка не цилиндрическая, но скручена легкой штопорообразной спиралью в $^3/_4$ оборота. Сообразно с этим продольная нить делает такой же оборот спирали с несколькими узкими оборотами; перфораторий и два кольца центрального тельца имеются также налицо. В начальной стадии набухания обычно тесно закрученная спираль частью разрывается, и на месте, где она лопнула, жидкое хроматиновое содержимое надувается в пузырек. Но оставшаяся целой твердая продольная нить не позволяет хроматиновой капле принять форму шара. Напротив, в случае частичного повреждения продольной нити мы видим прекрасную шарообразную хроматиновую каплю. Еще поучительнее рис. 78, *d*. При высшей степени набухания вся тесно закрученная спираль уничтожается, но продольная нить остается нетронутой. При взгляде на этот рисунок нельзя дать ему другого объяснения кроме того, что здесь только твердое волокно мешает жидкой капле принять форму шара». Штопорообразная форма головки спермия может быть результатом, как показал Кольцов, разной длины двух или более спиральных скелетных волокон. Так, это можно наблюдать например у головок спермиев Paludina vivipara.

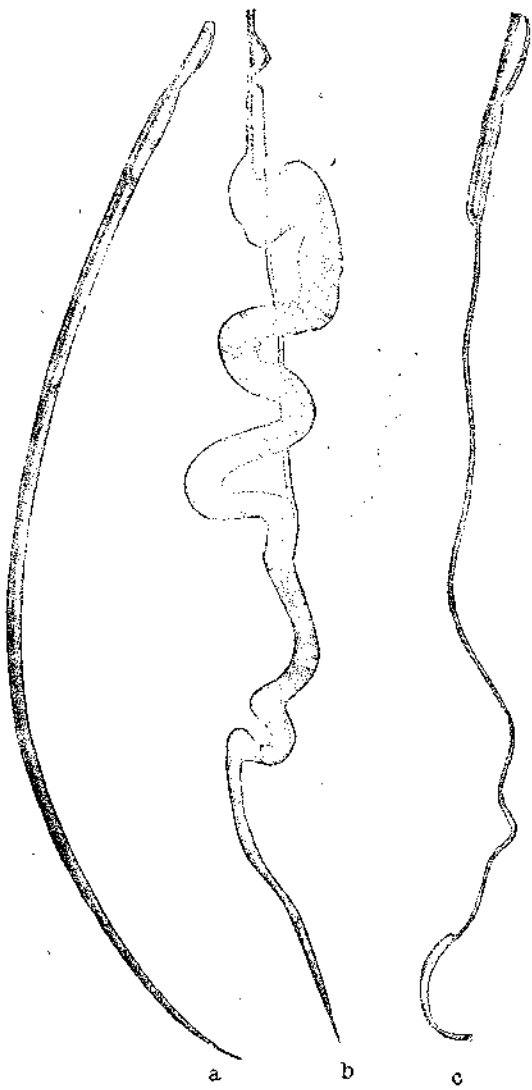


Рис. 79. Спермий Siredon pisciformis. *a*—окрашенный по Бионди; *b*—тот же самый спермий, окрашенный крепкой смесью Бионди, сильно разбухший; *c*—изолированный скелет после обработки концентрированной серной кислотой и 35% едким кали (увел. около 1 500, по Кольцову, 1908).

3. Балловиц обнаружил фибриллярную структуру в хвосте спермиев при помощи мацерации. Исходя из этих опытов, Кольцов произвел мацерацию спермиев более сильными реагентами—кислотами и щелочами, и во многих случаях ему удалось очень быстро отпрепарировать тонкие скелеты спермиев. На рис. 79, *b* воспроизведен такой опыт на спермиях тритона Siredon pisciformis. Фигура *a* представляет нормальный окрашенный смесью Бионди спермий с головкой и передней хвостовой частью. Спермий на фиг. *b*, разбухший от сильного раствора Бионди, представляет две скелет-

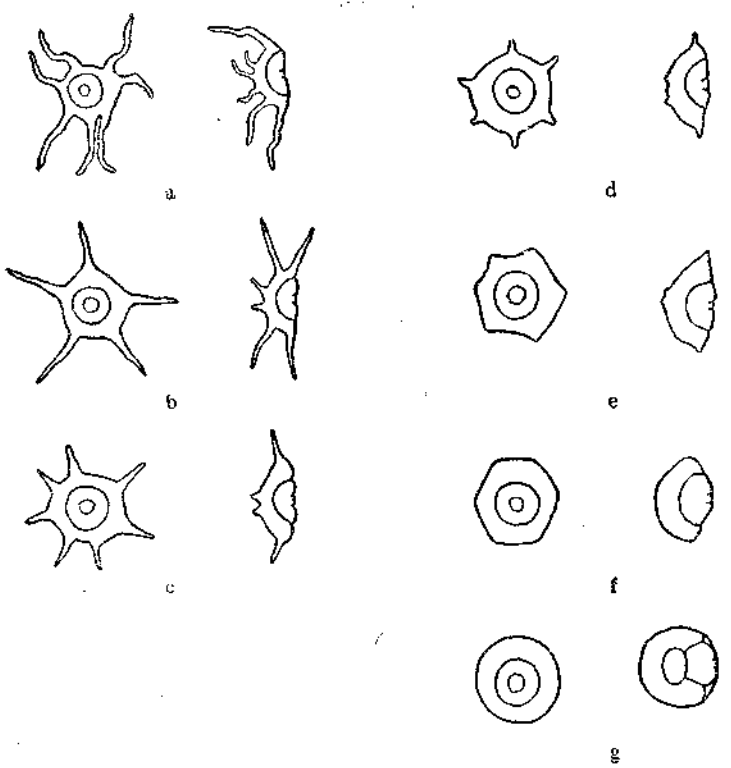


Рис. 80. Спермий Inachus scorpio в различных растворах калийной селитры сверху и сбоку. *a*—10%; *b*—5%; *c*—3%; *d*—2%; *e*—1,5%; *f*—1,25% и *g*—1% (по Кольцову, 1908).

ные нити головки, соответствующие нитям Coronella. Сильно набухшая головка отделена частью от продольной нити. В разбавленных растворах КОН хроматин нацело растворяется после предварительного набухания, но остаются спиральные нити, как продольная нить, шейки и обе нити хвоста. Они сохраняются (рис. 79, *c*) и в более крепких растворах и разбавленных минеральных кислотах. Только концентрированные кислоты растворяют спиральные оболочки головок, тогда как другие части скелета спермия остаются нетронутыми, почти не изменяясь даже в дымящихся минеральных кислотах (фиг. *c*), и растворяются только при кипячении в кислотах и щелочах.

Еще разительнее подтверждается справедливость кольцовского принципа у отличающихся своеобразной формой спермиев десятиногих раков. Так например опыты с осмосом спермиев Inachus scorpio, снабженных двумя венчиками отростков на плоском шаровидном

теле, показали, что плазмолиз возникает чрезвычайно быстро и вполне обратим. Если обработать эти спермии 10-, 5-, 3-, 2-, 1,5-, 1,25- и 1-процентным раствором калийной селитры, то спермии изменяются, как это указано на соответствующих рисунках (рис. 80), в трех различных направлениях: «1) отростки делаются все короче, пока последний след их не исчезнет при 1% растворе, 2) форма спермиев приближается все больше и больше к форме шара, пока не достигнет ее при 1% растворе, 3) постоянно растет величина клетки, что особенно хорошо видно при сравнении объектов сбоку».

«Из этих шести стадий особенно характерны две, а именно стадии действия 2 и 1% растворов. В последнем спермий почти шаровиден (рис. 80, *g*), в первом появляются впервые короткие, но совершенно ясные отростки (рис. 80, *d*). Обе эти стадии поэтому особенно ценны для сравнительно-осмотических исследований».

Особенно важно, как показал Кольцов дальнейшими опытами, что все вещества, примененные для опыта, изотонические 2 и 1% раствору KNO_3, всегда вызывают те же две стадии *d* и *g* (рис. 80). В прилагаемой таблице сопоставлены эти опыты Кольцова. Ряды цифр обозначают концентрации растворов, изотонических 1 и 2% растворам KNO_3 и производящих то же действие на спермии Inachus scorpio.

Вещества	Концентрация раствора (в %), в которой спермии Inachus scorpio принимают строение	
	рис. 80 *g*	рис. 80 *d*
Хлористый натрий	0,6	1,2
Азотнокислый натрий	0,85	1,7
» калий	1	2
Сернокислый аммоний	1	2
Глицерин	1,4	2,8
Щавелевокислый калий (крист.)	1,4	2,8
Трехосновной лимоннокислый калий	1,8	3,7
Щавелевая кислота	1,9	3,8
Винная кислота	2,2	4,5
Лимонная кислота	3,1	6,2
Сернокислый магний (крист.)	4,7	7,4
Тростниковый сахар	5	10

После упомянутых выше опытов с осмосом нитевидных головок спермиев могло еще оставаться сомнение, имеем ли мы здесь дело с настоящими осмотическими явлениями, но приведенными данными оно совершенно устраняется: осмос здесь точно доказывается. Об этом ясно говорят и быстрота реакции и полная обратимость процесса (Кольцов в течение часа обрабатывал под покровным стеклом последовательно один и тот же спермий двадцатью различными растворами, и первая и последняя реакции протекали одинаково быстро и точно).

Как у обычного типа нитевидных спермиев, и здесь дело идет о голых клетках с полупроницаемой оболочкой и спирально закрученными плотными фибриллами, которые особенно явственно выступают например у сходных по строению спермиев, близких к Inachus, Dromia vulgaris, обладающих только 1—3 отростками (рис. 81).

Что мы и здесь действительно имеем дело со спиральными нитями, можно доказать опытами мацерации, при которых спирали становятся свободными. Этими опытами спиральные нити могли быть обнаружены и у таких видов, у которых в живом состоянии их видеть нельзя, например у нашей упомянутой выше формы Inachus scorpio. Странные формы спермиев длиннохвостых раков можно исследовать и анализировать подобным же образом. Рис. 82 *a* представляет спермий Galathea squamifera. Мы видим здесь те же три отдела, как у Inachus scorpio: 1) головку, имеющую сложное винтовое строение, 2) шейку с проксимальным центральным тельцем и тремя длинными отростками и 3) хвост, преобразованный здесь в хитиновую капсулу с дистальным центральным тельцем. Эти шейные отростки Galathea в основе отличаются от головных отростков Inachus. Последние и здесь существуют в форме трех выдающихся ребер головки (на рис. 82, *a* видно только одно такое медпанное ребро). И эти замечательные спермии можно перевести при помощи осмоса в форму шара,

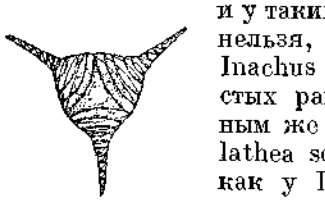


Рис. 81. Спермий Dromia vulgaris (по Кольцову, 1903).

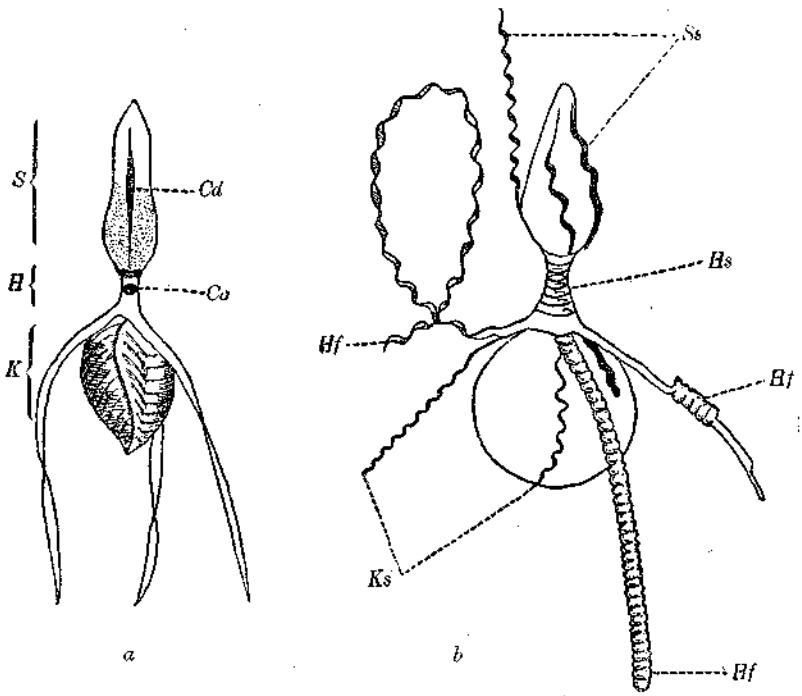


Рис. 82. Спермий Galathea squamifera. *a*—нормальный; *S*—хвост; *H*—шейка; *K*—головка; *Cd*—дистальное центральное тельце; *Cs*—проксимальное центральное тельце; *b*—после мацерации: *Hf*—шейные отростки; *Hs*—спираль шейки; *Ks*—спирали головки, *Ss*—хвостовая спираль (по Кольцову, 1903).

и здесь головка и хитиновая капсула принимают снова нормальную форму после перемещения обратно в нормальную среду; наоборот, шейные отростки не могут более вытягиваться, так как они очевидно уже разрушаются

осмосом. Мацерация обнаруживает и здесь ряд эластических волокон (рис. 82, *b*). «Во-первых, мы видим на месте шейных отростков три различным образом закрученные спирали *(Hf)* и на медианных ребрах головки находятся три спирали *(Ks)* и кроме того еще поперечная штриховатость; ее также можно объяснить присутствием других спиральных нитей. В хвосте же находятся кроме несомненной твердой хитиновой капсулы три эластические спиральные нити, а форма вытянутой в длину шейки спермия также определяется особой формообразующей спиральной нитью *(Hs)*».

Подробно описанные здесь наблюдения и опыты Кольцова с точностью доказывают, что животные спермии представляют собой голые клетки с жидкой полупроницаемой стенкой и что эти клетки принимают часто такие своеобразные формы благодаря фибриллярным внутренним скелетам наподобие фигур Плато. Этот кольцовский принцип статического формообразования повидимому распространяется и на другие животные клетки. Мы познакомились с ним у Protozoa. В главе о динамике мы еще раз встретим те же принципы в фибриллах ресничек и мышц. Механический эффект многих органелл движения также в сущности определяется этой статической организацией. В заключение можно привести еще два примера животных клеток, форма которых объясняется согласно этому принципу.

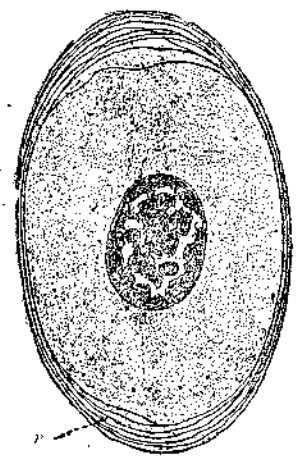


Рис. 83. Эритроцит амфибий с краевыми обручами *(r)* (по Мевесу, из Шнейдера).

Простой пример представляют **красные кровяные тельца позвоночных**. Они, как известно, имеют форму овальной или круглой, более или менее плоской пластинки, часто с заметной выпуклостью посредине, отделенной от более плотного края кругообразной бороздой. Кольцов высказал уже в своем первом сообщении предположение, что это строение легко можно объяснить, если принять кольцевидные обручи за твердый скелет. Мевес потом открыл такие волокнистые кольца и указал, что форма красных кровяных телец действительно может быть объяснена, если мы примем ее за натянутую на обручи и уплощенную каплю жидкости, в середине которой включено более твердое зерно—ядро (рис. 83).

Как последний пример упомянем **нервные клетки**. Здесь Кольцовым и Гольдшмидтом нервные фибриллы Апати, Бэте и других исследователей принимаются за формативные образования нервных волокон, часто бывающих длиной в метр. Против такого взгляда очень энергично возражал Бэте, прежде всего потому, что согласно Бэте эти фибриллы у большинства животных проходят совершенно внутриклеточно. Но воспроизведенный здесь рис. 84 по Бэте указывает, что нервные фибриллы касаются на большом протяжении поверхности нервных клеток или их отростков. Они поэтому отлично соответствуют требованию Кольцова. Но в других случаях повидимому это не так. Поэтому должно отметить, что до тех пор, пока не произведено еще экспериментального исследования этих клеток кольцовскими методами, нельзя говорить с уверенностью о формативной функции фибрилл, и такое понимание их можно считать в настоящее время лишь гипотетическим.

В. СТАТИКА СЛОЖНЫХ МНОГОКЛЕТОЧНЫХ СИСТЕМ

Рассмотренные статические отношения отдельных клеток конечно не могут служить для полного понимания статики сложных многоклеточных животных и растений. Своеобразные отправления сложных многоклеточных организмов нельзя представить как простую сумму функций составляющих их клеток: полное понимание их требует еще познания специальных законов совместного действия отдельных функций. Сюда надо отнести

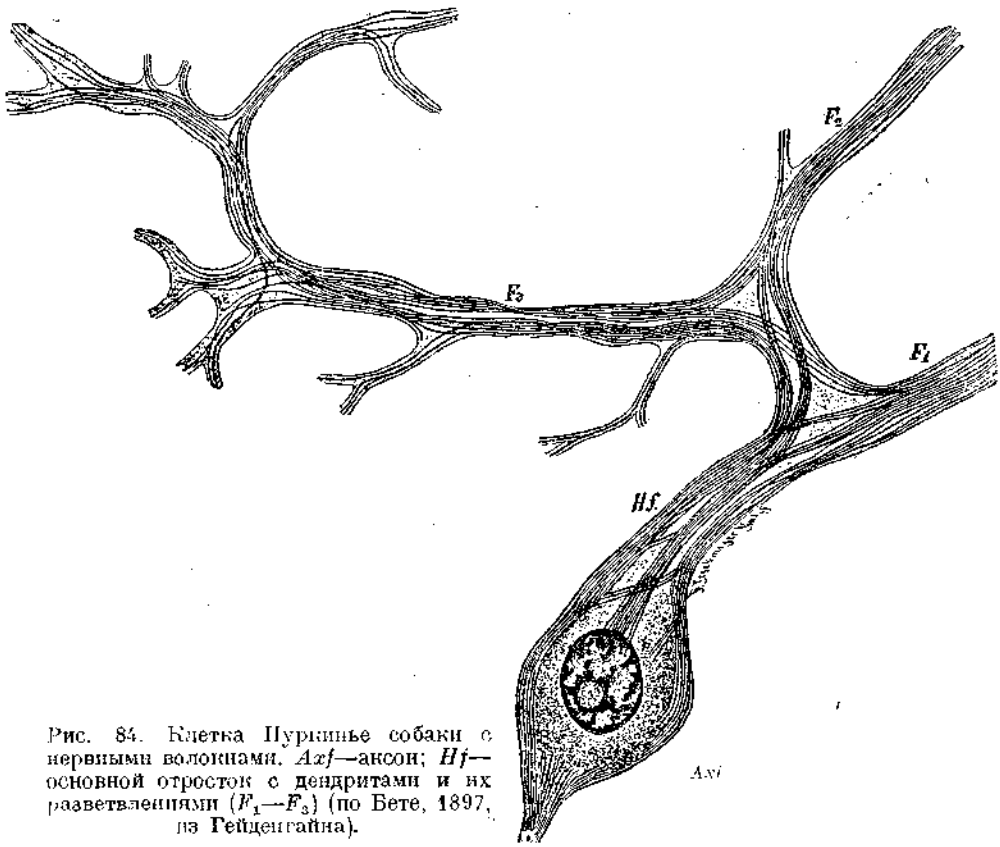


Рис. 84. Клетка Пуркинье собаки с нервными волокнами. *Axf*—аксон; *Hf*—основной отросток с дендритами и их разветвлениями (F_1—F_3) (по Бете, 1897, из Гейденгайна).

и вспомогательные функции физиологически специализированных клеток и тканей. Только совместное закономерное действие различным образом функционирующих элементов делает возможной определенную физиологическую функцию сложного целого. Это относится столько же ко всем физиологическим отправлениям организма, сколько и к статике многоклеточных животных и растений. Таким образом статика в высшем растении, например статика его стебля или ствола, определяется специальным способом соединения особо статически построенных клеток с остальной тканью; статика позвоночного—специальным способом совместного действия костей, связок и мускулов; статика насекомых—особым расположением наружного скелета—хитинового панцыря.

Сообразно с тем пониманием «общей биологии», которое мы подробно развили и обосновали во введении, в нашу задачу после знакомства с различными статическими приспособлениями отдельных клеток разу-

местся не входит описание и разных (хотя бы только самых важных) типов совместной работы различных элементов, обусловливающей статические функции сложных гетеропластических систем. Такое описание вышло бы далеко за границы общей биологии. С другой стороны, нельзя не указать специфического способа совместного действия разного рода элементов. Приведем хотя бы один пример такого действия. Мы выберем для этого «механическую систему» высших растений.

Все многоклеточные растения и их части должны обладать особыми статическими свойствами: стебель или ствол должен сопротивляться давлению или сгибанию, корень—растяжению и т. д. Это достигается особым расположением «специфических механических клеток», называемых в их совокупности каменистыми (стереидами). Между ними различают клетки луба, склеренхимы и колленхимы. Первые представляют вытянутые в длину веретеновидные клетки с заостренными концами, клетки, принимающие свою окончательную форму вследствие самостоятельного роста концов. При небольшом поперечнике (0,015—0,02 мм) они достигают очень значительной длины—1—2 мм; волокна льна могут достичь 20—40, крапивы—77 и Boehmeria nivea—220 мм. Клеточные стенки, состоящие из чистой целлюлезы, сильно утолщены, в клетке обычно остается только тонкий канал (рис. 85) в виде просвета. Сначала этот канал выполнен живой протоплазмой, но во взрослом состоянии она исчезает. Уже давно подозревали по расположению и форме пор, что частицы оболочки имеют тонкое ультрамикроскопическое строение; в настоящее время действительно доказана их кристаллическая структура (см. рис. 35). Длинные вытянутые лубяные волокна вклиниваются своими заостренными концами далеко между соседними клетками, вследствие этого образуются большие поверхности срастания отдельных волокон друг с другом, располагающиеся в направлении действующей силы растяжения (рис. 85). Этим свойством их оболочек обусловливается большая прочность этой ткани.



Рис. 85. Кусок изолированного пучка лубяных волокон, представленных пластически вдоль и сверху на поперечном разрезе—полусхематически (по Чиршу, из Ротерта).

Склеренхимные клетки не так сильно вытянуты, как лубяные, и могут иметь очень различную форму. Они большей частью служат растению только для местных механических целей. Их характеризует, как и лубяные клетки, равномерное сильное утолщение стенок, так же как дегенерация протоплазмы. И у них плазма в конце концов обычно отмирает.

Колленхимные клетки представляют до известной степени раннюю стадию клеток луба и склеренхимы. В противоположность последним клеточная оболочка здесь утолщена только местами или на продольных гранях, в которых сходится три или больше клеток (рис. 86), или же их тангенциальные стенки утолщены на всем протяжении, тогда как радиальные остаются тонкими. Первые клетки называются уголковой колленхимой, последние—пластинчатой. Клетки колленхимы в течение всей своей жизни обладают живыми протопластами,

содержащими большей частью и зерна хлорофилла. Это—механический материал, встречающийся главным образом в молодых, способных к росту органах и частях растения, что само собой понятно, тогда как лубяные клетки обычно не имеют живой протоплазмы и утолщение их оболочек со всех сторон мешает им растягиваться и вытягиваться при росте.

Крепость и эластичность механических клеток, как впервые показал Швенденер, совершенно исключительны. Модуль нагрузки, т. е. максимальная нагрузка на единицу поверхности поперечного разреза, при которой граница эластичности еще не превзойдена, по измерениям Швенденера, в свежем состоянии у разных типов растений равна 12,3—25 кг на 1 мм² поверхности поперечного сечения оболочки. Низшие величины соответствуют почти прочности медной проволоки и кованого железа, тогда как самые высшие, до сих пор найденные (Nolina recurvata) представляют прочность, почти равную прочности стали. И в отношении сопротивления разрыву эти материалы принадлежат к наиболее совершенным, которые мы знаем. Растяжимость при этом значительно бо́льшая, чем у упомянутых металлов. Она колеблется между 4,4 и 5,0 на 1 000 единиц, в то время как у металлов она достигает только 0,001. Колленхима также имеет большую прочность: она рвется только при средней нагрузке от 10—12 кг на 1 мм².

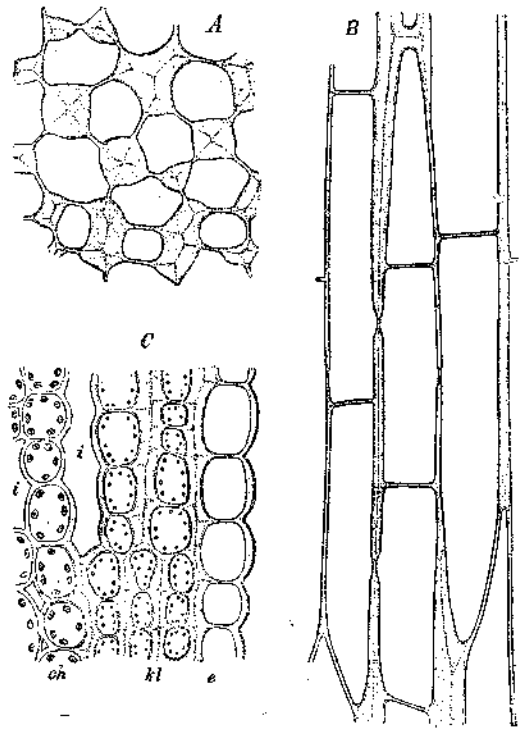


Рис. 86. *A*—колленхима листового черешка Salvia sclarea на поперечном разрезе; *B*—то же на продольном. Разрез прошел отчасти через более толстые, отчасти через более тонкие места оболочки; *C*—Astrantia major. Поперечный разрез через листовой черешок: *e*—эпидермис; *kl*—пластинчатая колленхима; *ch*—хлоренхима; *i*—межклеточные пространства. На рисунок нанесены кроющие хлоропласты колленхимы и бо́льшие—хлоренхимы (по Габерландту, из Ротерта).

Если изучить расположение этой механической ткани в разных органах растений—листе, стебле и т. д.—точнее, то можно установить согласно Швенденеру и Габерландту интересный факт, что здесь, в растении, осуществляются те же принципы постройки, которыми пользуется техник при конструкции мостов и т. д., стремясь достичь при возможно меньшей затрате материала требуемой прочности всей системы. Сообразно тому, что необходимо для данной системы: большее ли сопротивление давлению, сгибанию или растяжению, техник среди непрочного материала размещает совершенно определенным образом более способный к сопротивлению материал. Принципы применения твердого материала можно по предъявляемым механическим требованиям вычислить математически точно. Так, техник применяет например для достижения большого сопротивления сги-

банию и давлению так называемые тавровые (Т), двутавровые (I) и пустотелые круглые балки. Подобные конструктивные принципы обнаруживаются и в различных органах растений: строение их поразительно сов-

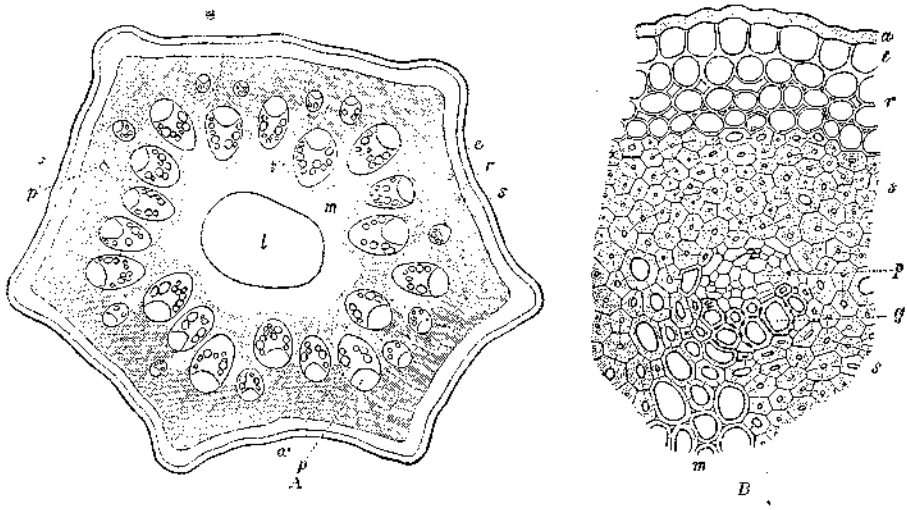


Рис. 87. Thalictrum simplex. *A*—поперечный разрез стебля. *e*—эпидермис; *r*—кора; *s*—цилиндр склеренхимы; *p*—флоема; *x*—ксилема проводящих пучков (показаны большие сосуды); p^1—маленький проводящий пучок, состоящий только из флоемы; *m*—сердцевина (ее наружная светло заштрихованная часть—плотная; внутренняя, оставленная чисто белой,—нежная); *l*—центральная полость (увел. 44). *B*—часть, обведенная пунктиром на рис. *A* и обозначенная там звездочкой,—сильно увеличенная (около 260). *a*—опробковевшая наружная стенка эпидермиса; *g*—пористые сосуды, остальные обозначения, как в *A* (по Ротерту).

падает с указайными постройками инженеров, основанными на математически вычисленных формах сопротивления материалов.

Мы ограничимся здесь обзором некоторых частей растений, рассчитанных на сопротивление разрыву и сгибанию. При органе, подверженном

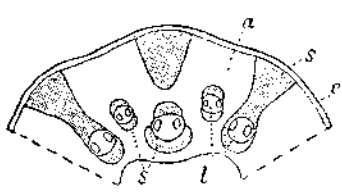


Рис. 88. Juncus glaucus. Поперечный разрез через верхнюю часть полого стебля. *s*—склеренхима; *l*—проводящие пучки; *a*—ткань первичной коры; *e*—эпидермис (увел. 45, по Габерландту, из Ротерта).

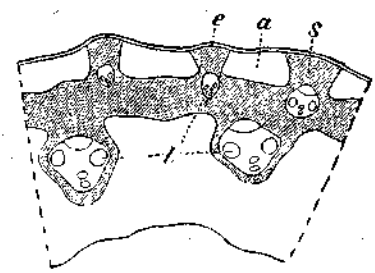
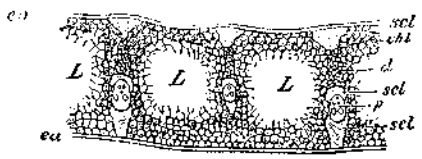


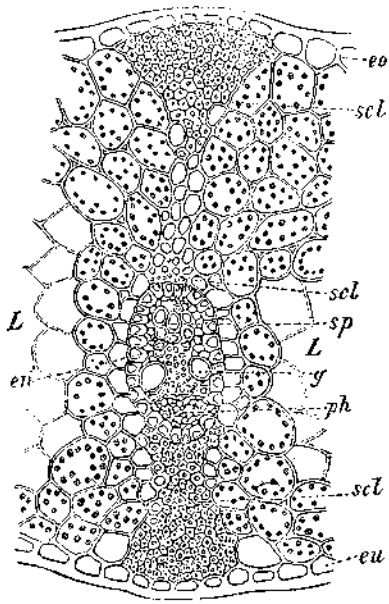
Рис. 89. Molinia coerulea. Поперечный разрез полого стебля. Обозначения, как на рис. 88 (увел. 70, по Швенденеру, из Ротерта).

преимущественно сильному сгибанию, периферические слои испытывают сильную деформацию, вогнутая сторона сжимается, выпуклая растягивается, тогда как центральные части относительно мало затронуты. Поэтому в растительных органах, подверженных сильному сгибанию, как

в соломинах злаков, цветочных стеблях и т. д., механические элементы тканей размещены главным образом на периферии под эпидермисом (рис. 87—89). Так, в прямо стоящих органах, как стебли, черешки листьев, волокнистые пучки часто расположены в один или несколько периферических слоев, как тавровые и двутавровые балки (рис. 88, 89). В других случаях развивается система субэпидермических ребер (рис. 88) или же простой пустотелый цилиндр с включенными или прилегающими проводящими пучками (рис. 87). Естественно, некоторые из этих комплексов могут встречаться вместе (рис. 88, 89). Так, у злаков, соломина которых построена вследствие своей тонкости особенно прочно в отношении сгибания, полый цилиндр дополняется наружными продольными ребрами.



A



B

Рис. 90. Carex spec. *A*—поперечный разрез листа. *scl*—склеренхима; *p*—проводящие пучки; *chl*—хлоренхима; *L*—лизигенные воздушные ходы; *eo*—верхний; *eu*—нижний эпидермис; *B*—часть поперечного разреза при более сильном увеличении. Проводящий пучок одет склеренхимой, *sp*—спиральные сосуды; *g*—сетчатые сосуды; *ph*—флоема, остальные обозначения, как в *A* (увел. 200, по Ротерту).

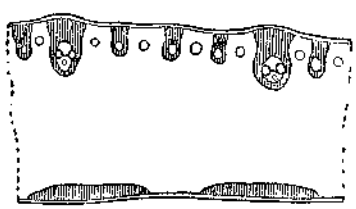


Рис. 91. Zea Mays. Средняя жилка листа. Поперечный разрез. Склеренхима заштрихована. Нижняя сторона склеренхимных пучков охватывает по проводящему пучку (по Габерландту, из Ротерта).

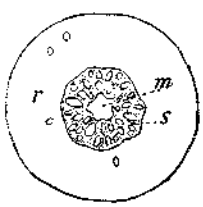


Рис. 92. Carex glauca. Поперечный разрез ризома, очень слабо увеличенный. *r*—кора; *m*—сердцевина; *s*—полый цилиндр толстостенной ткани, состоящей из пористых сосудов склеренхимных волокон, связывающих тесно сжатые проводящие пучки (по Габерландту, из Ротерта).

У вееровидных органов, как листья, которым предъявляется требование одностороннего сопротивления сгибанию, плоскость балок стоит большей частью перпендикулярно к поверхности листа. При этом механическая ткань одинаково развита на верхней и нижней стороне листа

в форме проходящих двутавровых балок (рис. 90) или же, как у ленто-видных листьев, верхняя сторона которых требует сопротивления разрыву, а нижняя—давлению, на верхней стороне находятся субэпидермические лубяные ленты, а на нижней—балки (рис. 91).

Механическая ткань в тех частях растений, которые подвергаются главным образом р а с т я ж е н и ю, расположена совершенно иначе. Чисто теоретически здесь выгоднее всего расположить механическую систему так, чтобы «способные к сопротивлению элементы соединились в единственную компактную канатообразную массу, занимающую центральное положение». Сопротивляющиеся разрыву корни сообразно с этим развивают механическую ткань в виде осевого тяжа (рис. 92). В частности и здесь расположение бывает очень разнообразным. То же расположение механической системы, как в корнях, находится в ризомах, служащих для укрепления растения в почве. Особенно интересны здесь случаи, в которых подобные воздушные корни одновременно приспособлены к сопротивлению, разрыву и давлению: в этих случаях в корнях помимо центральной оси развивается субэпидермический цилиндр.

Как сказано, механические принципы построения высших растений, описанные здесь, поразительно совпадают с принципами, применяемыми человеком сознательно и планомерно при конструкции построек. Но во всяком случае это совпадение не должно приводить к заключению, что все органы растений представляют в механическом отношении мастерские произведения планомерного инженерного искусства. Этого ни в коем случае нельзя ожидать, так как стебель растений несет не только механические, но и другие функции, как например ассимиляцию, проводимость и т. д. И несмотря на это целесообразность постройки так поразительна, что нельзя не обратить на нее внимания. Установление механического строения конечно еще не объясняет целесообразности, обусловливающей подобное строение. Вопрос, каким образом различные клетки в развивающемся органе диференцируются так, что одни из них становятся опорной тканью и эта ткань превосходно служит механическим функциям целого, в настоящее время не только не разрешен, но еще и не поставлен. И однако именно в нем лежит глубочайшая биологическая проблема механической конструкции! Наличие целесообразности механической системы растений не объясняет еще этой механической системы, но приводит нас к сознанию, какая интересная, совершенно необработанная и трудно разрешимая проблема стоит здесь перед нами.

ГЛАВА III

ДИНАМИКА

А. Сократительные движения.
Б. Непрямые движения.
В. Процессы движения многоклеточных животных.

Поток непрерывного обмена веществ и энергий, проходящий постоянно через живые системы, несмотря на видимое стационарное равновесие наиболее резко обнаруживается в способности живых существ отвечать активными процессами движения на самые разнообразные внешние и внутренние изменения системы. Эти активные движения особенно заметны, как известно, у животных организмов. Раньше в этой активной подвижности нередко видели одно из самых существенных отличий животной жизни от растительной. Новейшие исследования однако показали, что эта подвижность свойственна и растительной протоплазме; но клеточные оболочки резко отделяют растительные системы от внешнего мира, и поэтому подвижность растительной протоплазмы менее доступна для наблюдения. Эти активные движения клеток и живых систем совершаются различным образом и различными средствами. Корненожки и другие клетки с голой плазматической поверхностью выпускают неправильные выросты различной формы, так называемые *псевдоподии*, при помощи которых они передвигаются и принимают пищу. Другие, как жгутиковые и инфузории, обладают особыми постоянными органеллами движения, тонкими нитевидными отростками, так называемыми *ресничками* и *жгутиками*. Такие реснитчатые клетки часто встречаются и в многоклеточных животных, но как правило у последних имеются особые клетки и органы, *мышечные клетки и мускулы*, преимущественно или исключительно служащие для локомоторной функции системы.

Все эти разнородные активные в узком смысле слова движения обычно объединяются под именем *сократительных движений*. Хотя мы не можем еще подыскать одинакового физиологического объяснения столь различным движениям сокращения, тем не менее у них есть одна общая черта—активное перемещение частиц живой субстанции. Поэтому нередко говорят об общей *сократимости* протоплазмы и живых существ. Можно принять это понятие без оговорок, но не следует, как это делают виталисты, понимать под ним особое мистическое жизненное свойство живых существ, к которому нельзя подходить с обычными средствами каузального исследования. С другой стороны, это не значит, что все виды активной подвижности живых клеток основаны на одних и тех же физических принципах. Современное состояние нашего знания не позволяет утверждать этого, потому что мы в сущности ничего не знаем о жизненных процессах в самих клетках во время движения. Новейшие исследования

в области физиологии мышечного движения делают весьма вероятным предположение, что при движении мышц, так же как при амебовидном и мерцательном движении, с которым мы познакомимся, главным механическим принципом является энергия поверхности.

Кроме сократительных движений в организмах встречаются движения, которые возникают или чисто пассивно, без всякой деятельности живых клеток, или при которых жизнедеятельность клеток служит лишь косвенной причиной движения. К первой группе принадлежат процессы движения при цветении и обсеменении растений, так же как некоторые движения в теле высших многоклеточных животных. К последним относятся так называемые движения скольжения вследствие секреции клеток (диатомовые, грегарины) и движения вследствие изменения удельного веса и тургора у растений. Таким образом получается следующая схема движений живых существ.

А. Сократительные движения.
1. Движение посредством псевдоподий (движение протоплазмы).
2. Движение посредством ундулиподий (мерцательное движение).
3. Мышечное движение.

Б. Непрямые движения.
4. Скольжение вследствие секреции.
5. Падение и поднятие вследствие изменения удельного веса.
6. Движение вследствие изменения тургора.

А. СОКРАТИТЕЛЬНЫЕ ДВИЖЕНИЯ

1. Движение посредством псевдоподий (движение протоплазмы)

Все голые Protozoa, т. е. почти все корненожки, многие миксоспоридии и часть жгутиковых, так же как и прочие снабженные пелликулой амебы, перемещаются, ползая по субстрату посредством псевдоподий. Многие свободно плавающие корненожки образуют псевдоподии, которые не столько служат для перемещения, сколько вследствие увеличения поверхности позволяют корненожкам находиться во взвешенном состоянии в воде и способствуют захвату пищи. Мы встречаем также клетки с амебовидной подвижностью и при эмбриональном развитии многих многоклеточных животных; эти клетки играют важную роль при изменении формы. Группы голых клеток с амебовидным движением встречаются и во взрослом многоклеточном животном, например белые кровяные тельца.

Псевдоподии как по форме, так и по величине—весьма изменчивые временные отростки протоплазмы, которые случайно возникают или при известных условиях должны возникнуть в любом месте поверхности, обнаруживая постоянную подвижность и смещаемость частиц, свойственную обычно и всему протоплазматическому телу. Возникающее таким образом движение неупорядочено, аполярно и не определяется какой-либо осью в данной системе.

а) Феноменология движений псевдоподий

Тип псевдоподий обычно чрезвычайно характерен как для отдельных групп, так и для отдельных видов клеток. У корненожек он служит важным критерием для систематического деления классов. Различают приблизительно четыре типа псевдоподий: а) лобоподии, б) филоподии, в) ризоподии, г) аксоподии.

а) Лобоподии —более или менее широкие, лопастные или пальцевидные отростки с округленным дистальным концом. Более мелкие лобоподии могут целиком состоять из эктоплазмы, в более крупных внутри имеется и эндоплазма. В простейшем случае вся амеба образует одну ша-

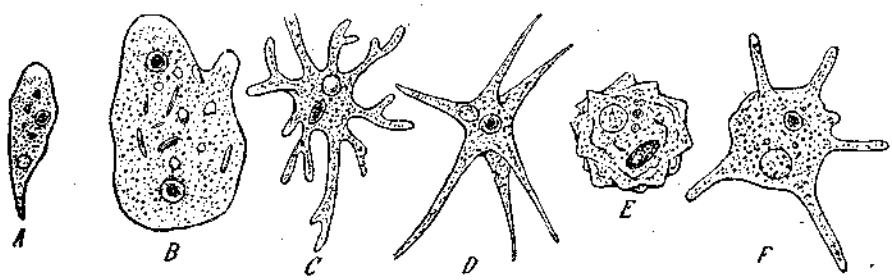


Рис. 93. Разные типы псевдоподий амеб. *A*—форма Amoeba limax; *B*—форма Pelomyxa binucleata; *C*—форма Amoeba proteus; *D*—форма Amoeba radiosa; *E*—форма Amoeba verrucosa; *F*—форма Amoeba polypodia (по Дофлейну).

рокую псевдоподию (так называемая форма Limax), чаще же она выпускает несколько псевдоподий по разным направлениям (рис. 93).

Особенно подробно изученные Румблером и Дженнингсом и недавно Мастом, Шпеком и Пантеном движения амеб, снабженных лобоподиями, представляют следующие главные формы: 1) текучее движение с фонтанными токами, 2) текучее движение с мешкообразными псевдоподиями, 3) движение с грыжеобразными псевдоподиями, 4) катящееся движение и 5) эктоплазматическое барьерное движение.

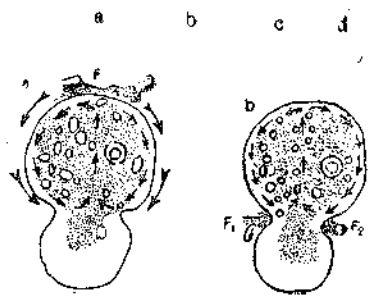


Рис. 94. Entamoeba blattae Бючли. Течение протоплазмы в форме фонтана. *a*—случайно лежавшее в вершине фонтана инородное тело *F* разделилось на две части благодаря краевым обратным токам; *b*—F_1, F_2 остаются на поверхности в области экто-эндоплазматического процесса (увел. около 150, по Румблеру).

1. Рассмотрим прежде всего текучее движение и именно у амебы, например у так называемой формы Limax, которая течет при помощи одной единственной широкой лобоподии на переднем конце. Мы видим, что широкий поток плазмы, ясно заметный благодаря вкрапленным в протоплазму зернышкам, течет вперед, причем протоплазматические зернышки часто почти вплотную придвигаются к поверхности. Однако, дойдя до переднего конца и коснувшись поверхности, эндоплазма всегда переходит в вязкую гомогенную эктоплазму. Это и есть эндо-эктоплазматический процесс, изучавшийся особенно Румблером и имеющий большое значение для понимания движения амебы. Этот процесс, характеризующийся движением вперед части протоплазмы и стремлением к увеличению поверхности, назван Ферворном фазой растяжения. Достигнув переднего конца, течение распадается фонтанообразно и движется медленно назад боковыми, часто едва заметными краевыми токами. Существование этих краевых токов оспаривалось Дженнингсом, однако не может быть никакого сомнения в том, что они существуют у жидких амеб. Краевые токи определенно доказаны у Amoeba blattae и других форм (рис. 94).

В самых редких случаях краевой ток доходит до заднего конца и здесь наступает обратный процесс—именно центростремительное течение, образующее закругление, так называемая фаза сокращения, при которой в свою очередь эктоплазма переходит в эндоплазму. Идущие назад краевые токи могут быть и очень короткими. Экто-эндоплазматиче-

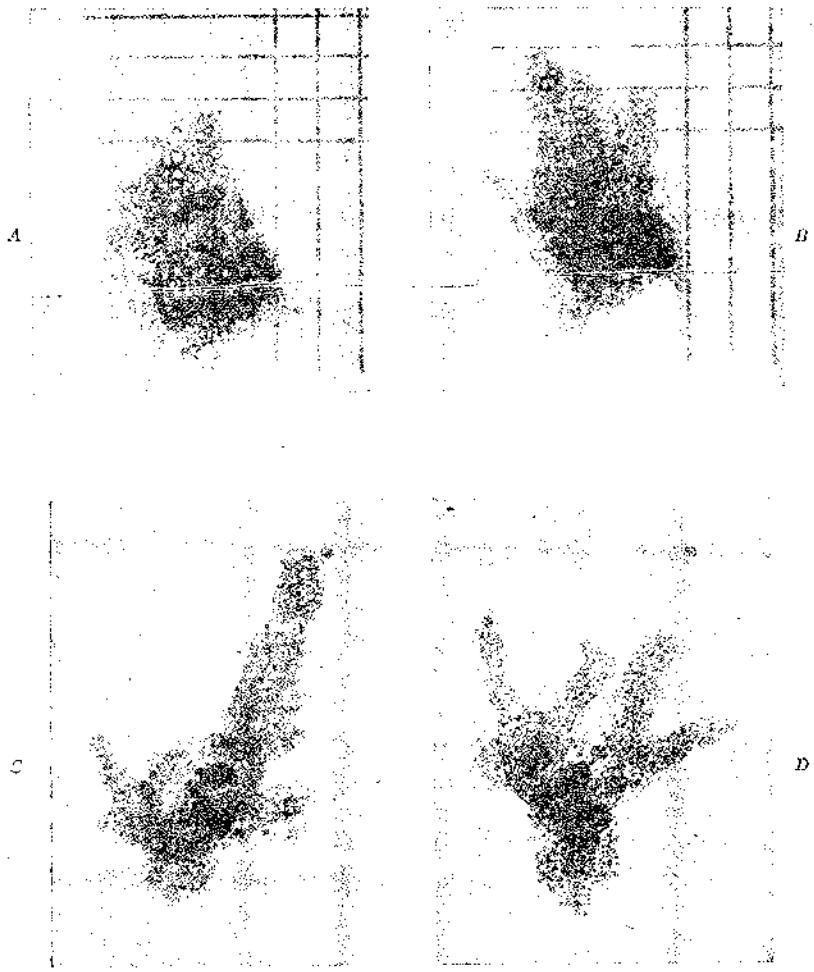


Рис. 95. Amoeba proteus. *A*, *B*—одна и та же амеба в двух различных стадиях движения при переходе из стадии покоя со множеством мелких радиальных выростов в стадию текущего движения; *C*, *D*—другая особь при движении посредством мешковидных псевдоподий (увел. 100, рис. Белара).

ский процесс совершается тогда не на определенной, как в первом случае, ясно различимой зоне в задней части тела, но очевидно распределен по большему слою плазматической поверхности амебы и ускользает от морфологического наблюдения. Несмотря на это логически следует допустить, что он встречается и у этих форм; так, наблюдение движущейся амебы показывает, что у нее поверхность и соотношение между эктоплазмой и эндоплазмой остаются постоянными, хотя на переднем конце псевдоподии эндоплазма непрерывно превращается в эктоплазму.

2. Амебы с ясными фонтанными токами по новейшим исследованиям во всяком случае сравнительно редки (Маст, Шпек, Пантен). Фонтанный ток встречается только у очень легко текучих амеб. Громадное большинство амеб обладает скорее формой лобоподий, которую можно назвать мешкообразными псевдоподиями. В этом отношении типична большая Amoeba proteus (рис. 95). Здесь мы наблюдаем и отчетливый осевой ток во многих пальцевидных или мешкообразных лобоподиях, а на концах их также и эндо-эктоплазматический процесс. Но на поверхности амебы никаких фонтанных токов нет. Псевдоподии и сама амеба окружены более или менее широкой гиалиновой зоной эктоплазмы, которая согласно указаниям некоторых исследователей (Чемберс, Зейфриц)

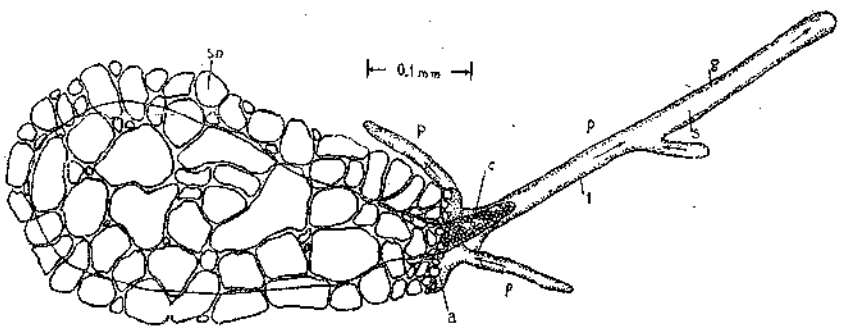


Рис. 96. Difflugia pyriformis в движении. *sh*—раковинка; *p*—псевдоподии; *i*—плазматическая пленка; *g*—гель протоплазмы; *s*—золь протоплазмы; *c*—хлорелла; *a*—пластинка цитоплазмы (по Масту, 1931).

относительно вязка, достигая по схеме вязкости Зейфрица степени 8 (=0,8% желатины) и покрыта снаружи резко отграниченной тонкой твердой оболочкой геля. Лишь на переднем конце псевдоподии во время стадии вытягивания ее появляется местное разжижение вязкой эктоплазмы и гелевой оболочки, сопровождаемое одновременным преобразованием эндоплазмы в эктоплазму. Но весь остальной эктоплазматический мешок остается гелеобразным и даже разжиженная на переднем конце эктоплазма при дальнейшем течении вперед тотчас же изменяется по сторонам и становится опять вязкой. На заднем конце текущей вперед амебы и у амеб с мешкообразными лобоподиями происходит обратное превращение эктоплазмы в эндоплазму (рис. 95, *c*, *d*). К этому типу лобоподий относятся по исследованиям Маста и лобоподии Difflugia (рис. 96). Фонтанные токи иногда наблюдаются и у амеб с мешковидными псевдоподиями, но не на поверхности амебы (определенное место ее перемещается назад только чисто пассивно), а на границе эндоплазмы с эктоплазмой. Это можно особенно ясно видеть на больших амебах с кристаллоидными включениями в эндоплазме, как это показано на рис. 97.

Если одновременно имеется несколько лобоподий, они, как мы обычно находим, растягиваются и сокращаются друг около друга, и оба вида движений можно даже часто встретить на одной и той же лобоподии (рис. 95, *c*, *d*).

Если амеба одновременно выпускает несколько пальцевидных псевдоподий, то можно, рассматривая ее сбоку, как это сделал при помощи особого приспособления для бокового наблюдения над Amoeba proteus Деллингер (рис. 98), увидеть нечто вроде шагающего движения, так как обычно только немногие из этих псевдоподий опираются на субстрат. Одна

из псевдоподий амебы вытягивается свободно вперед в воду и, загибаясь потом вниз, укрепляется на субстрате. Одновременно другая на заднем конце, отделяясь от почвы, втягивается в тело, и таким образом амеба шагает вперед, как на ходулях, снова и снова выпуская вперед псевдоподии, как это видно на прилагаемом рисунке. Это шагающее движение есть только усложнение многочисленными псевдоподиями простого текучего движения с мешкообразными псевдоподиями и не должно смешиваться с катящимся движением, которое будет описано дальше.

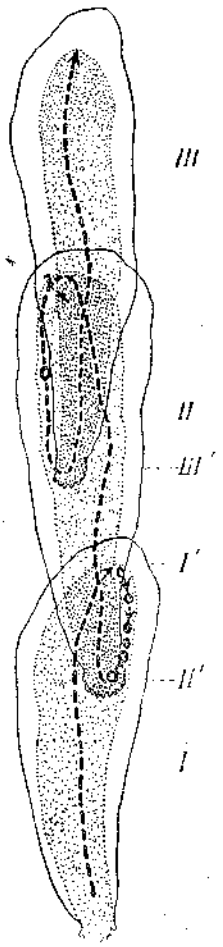


Рис. 97.

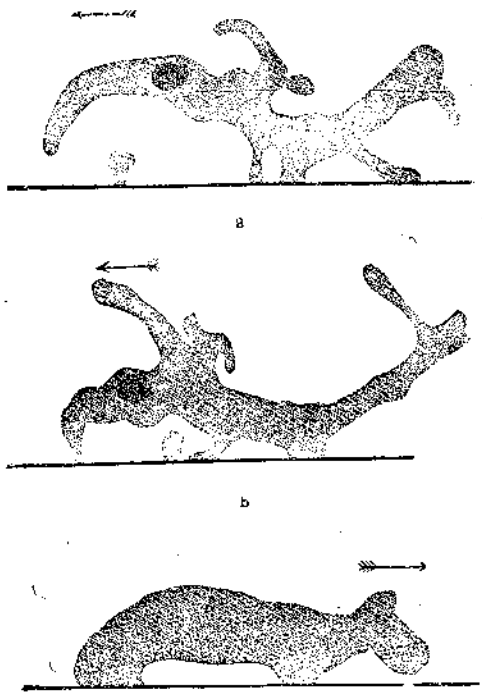


Рис. 98.

Рис. 97. Amoeba cristalligera. Путь кристаллика (черная линия со стрелками) при движении с краевыми токами. Путь нарисован с помощью рисовального аппарата. Нарисованы только три положения амебы (римские цифры). Пунктир к римским цифрам точно обозначает те точки пути, где находился кристаллик в момент, когда амеба занимала положение, обозначенное соответствующей римской цифрой. При ровном ходе пути прерывающие его маленькие эллипсы означают короткие паузы покоя кристаллика. Мелкий пунктир—эндоплазма (рис. Белара).

Рис. 98. Шагающее движение Amoeba proteus, сфотографированное в профиль. *a* и *b*—две стадии одной и той же амебы (по Деллингеру, из Гурвича).

3. Чрезвычайно отчетливо можно наблюдать эндо-эктоплазматический процесс при третьем виде текучего движения—движения при помощи так называемых—г р ы ж е в и д н ы х п с е в д о п о д и й. Амебы, которые так движутся—Amoeba blattae по Румблеру и дизентерийная амеба (Entamoeba histolytica) по Гартману,—очевидно обладают несколько большей твердостью поверхностной пленки гаптогенной оболочки. А от амеб с мел-

кообразными псевдоподиями они отличаются также тем, что при заметно более легкой текучести и всегда более живом движении их эндоплазмы эктоплазма развивается у них еще сильнее и отличается большей вязкостью и когда токи эндоплазмы встречают где-нибудь эктоплазму, последняя не просто разжижается, а вытекает вперед, как гиалиновая псевдоподия. Только если поток эндоплазмы прорывает слой эктоплазмы и выходит на поверхность, поверхностная оболочка внезапно рвется в одном месте

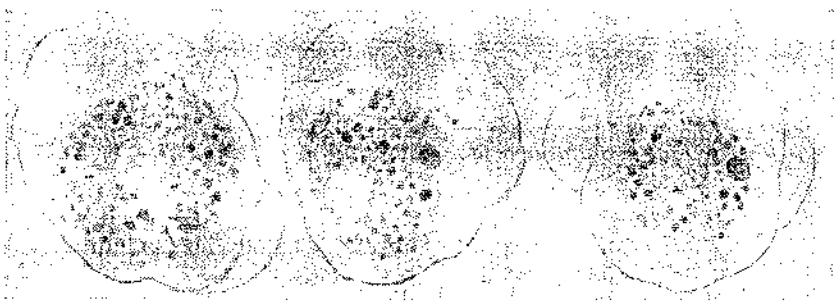


Рис. 99. Entamoeba histolytica Шаудин. Одна и та же особь с натуры в различных стадиях движения с грыжевидными псевдоподиями (увел. 1 300, по Гартману, 1911).

и лежащие под ней эктоплазма и эндоплазма вытекают в виде грыжевого мешка и разливаются над лежащей под ними старой эктоплазмой, остающейся еще некоторое время заметной благодаря своей гаптогенной оболочке (рис. 99). Затем эта попавшая внутрь эктоплазма превращается в эндоплазму вместе с гаптогенной оболочкой, тогда как прорвавшаяся эндоплазма, в которой сперва бывают заметны быстрые вращающиеся токи, переходит

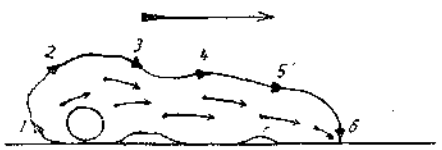


Рис. 100. Схема «катящегося» движения прилипающей в смысле Деллингера амебы. *1—6*—следующие друг за другом положения частицы угля прилипшей к поверхности амебы (по Шпеку, 1925).

в гомогенную вязкую эктоплазму. Этот процесс часто может происходить одновременно в различных местах одной и той же амебы.

4. К а т я щ е е с я д в и ж е н и е, изучавшееся Дженнингсом на Amoeba verrucosa при помощи частиц туши, прилипших к поверхности амебы, наблюдается только у амеб с более или менее грубой пелликулой (так называемых почвенных амеб). Оно отличается отсутствием обратных краевых токов. Во время движения нижняя сторона амебы, лежащая на субстрате, находится в покое, в то время как верхняя сторона с эндоплазмой движется вперед. При этом на переднем конце приходят в соприкосновение с субстратом все новые части пелликулы, а на заднем конце, наоборот протоплазма соответственно отделяется от субстрата. Движение это можно сравнить с движением катящегося вперед наполненного жидкостью мешка, который может менять форму. Прилагаемая схема (рис. 100) даст

лучшее представление о таком движении, чем какое бы то ни было дальнейшее описание.

Повидимому при этом катящемся движении не происходит никакого эндо-эктоплазматического процесса. Однако, как это указал Румблер, этот процесс вполне возможен и здесь, так как на переднем конце, ползущем на субстрате, находится мембранообразное утолщение (рис. 101), на которое стекает все новая протоплазма. «Этот прорыв протоплазмы математически соответствует увеличению поверхности в текущей вперед части, и ясно, что необходимая для этого прибавка поверхности не может быть получена в полном объеме от прежней эктоплазмы, но должна быть доставлена вновь вклинившимся куском эктоплазмы, который возникает только через прибавку плазмы изнутри» (Румблер).

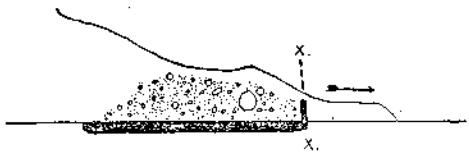


Рис. 101. Amoeba verrucosa. Образование барьера на переднем конце при катящемся движении (по Дженнингсу, из Румблера, 1905).

5. Наконец можно отметить еще один (пятый) тип движения псевдоподий, встречающийся отчасти у тех же видов амеб, у которых наблюдаются описанные выше (пункты 2—4) виды лобоподий. Это—свободно выступающие в воду, состоящие из твердой эктоплазмы лобоподии, образовавшиеся вследствие прилива протоплазмы к ее основанию, так как прилипшая к псевдоподии на ее поверхности частица туши во время удлинения псевдоподии всегда остается на том же расстоянии от свободного конца ее. Соответственным образом и укорачивание начинается с основания.

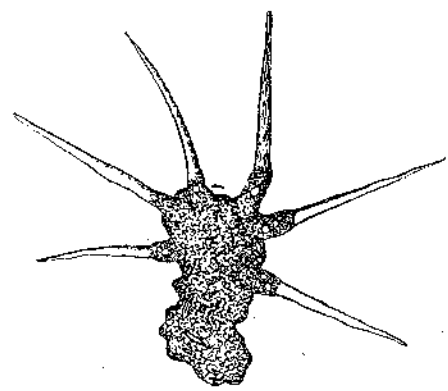


Рис. 102. Amoeba radiosa. Барьерные токи (по Румблеру, из Гурвича).

Это описанное Дженнингсом образование свободных псевдоподий может быть совпадает с движением, названным кратко Гирсбергом эктоплазматическим барьерным током—движением, которое уже ранее описано Румблером (рис. 102). Вся псевдоподия при этом повидимому состоит сплошь из эктоплазмы, а вся масса гранул удерживается и останавливается при основании псевдоподии (рис. 102). Оказывается, что свободная от зерен эктоплазма растет далее за счет эндоплазмы, так как иногда можно наблюдать, что почти вся жидкая эндоплазма втекает в свободную от зернышек область и таким образом становится эктоплазмой. Здесь она сейчас же делается более вязкой и светопреломление ее меняется (см. также рис. 27, *5*).

б) Второй тип—филоподии—связан с лобоподиями разными переходами подобно только что рассмотренной форме. Это—очень тонко заостренные псевдоподии, обычно состоящие из одной эктоплазмы (рис. 103). Часто они выступают в виде кустика и разветвляются, не образуя между собой никаких анастомозов, и в них не бывает, как у следующего типа, никаких токов зернышек. Подробных исследований относительно образования этих псевдоподий, об эндо-эктоплазматических процессах в них и т. п.

не имеется. Но, как мы увидим, производились наблюдения над втягиванием этих псевдоподий, подтвердившиеся наблюдениями Гирсберга над только что рассмотренной формой лобоподий; поэтому следует признать,

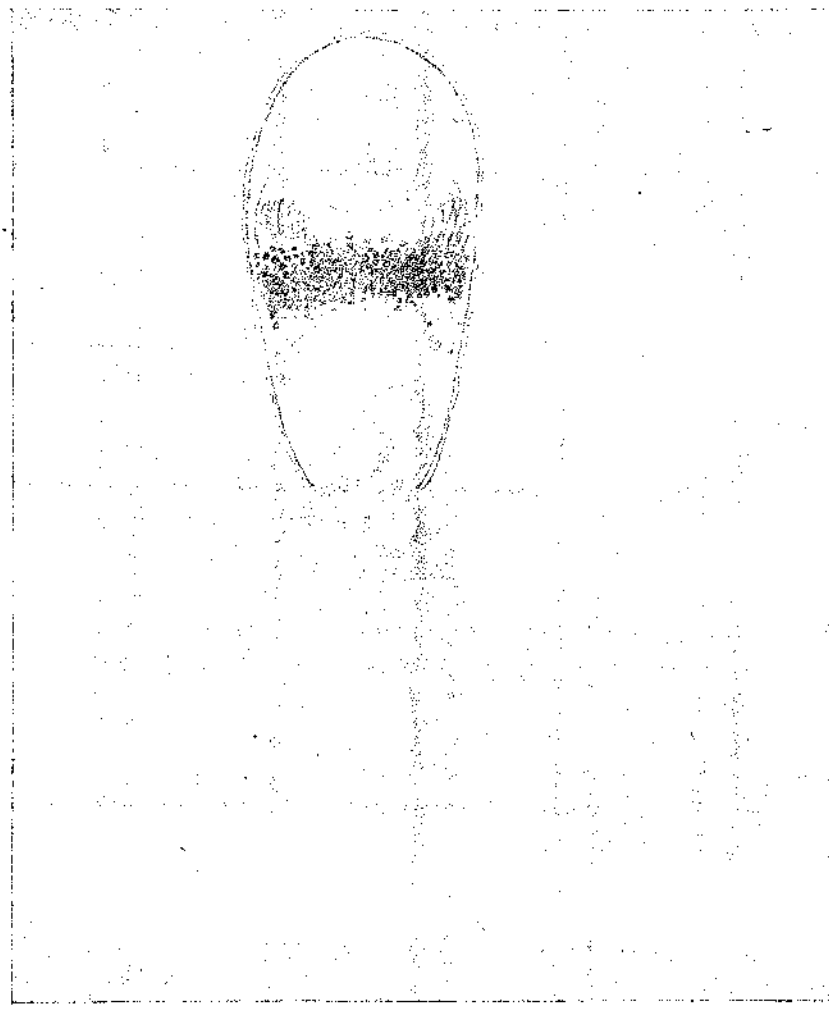


Рис. 103. Euglypha sp. Филоподии. С натуры (увел. около 1 000. Рис. Белара).

что в основе их возникновения лежат те же отношения, которые были описаны у лобоподий с барьерными эктоплазматическими токами.

Втягивание такого рода стекловидно-бесструктурных филоподий часто совершается так: натяжение псевдоподии ослабляется, она внезапно делается вялой и волнообразно изгибается. Затем она, не изменяясь заметно, мало-помалу уменьшается и наконец совершенно втягивается. В других случаях псевдоподия, сделавшись волнистой, сохраняется, вздуваясь в нескольких местах в неправильные утолщения; в них постепенно все яснее и яснее обнаруживается пенистая структура. Подобные случаи были описаны Бючли, Шаудином и Ферворном. Гирсберг наблюдал то же самое

у Amoeba radiosa с эктоплазматическими барьерными токами (рис. 104). Эту пенистую структуру можно, как указал Ферворн, встретить и при явлениях отмирания.

в) Третий тип—ризоподии, или сетчатые псевдоподии, характеризуется своей чрезвычайной наклонностью развет-

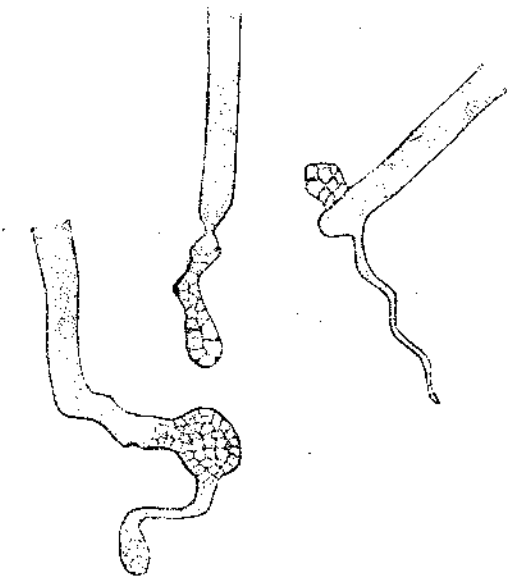


Рис. 104. Втягивание филоподий у Gromia, сопровождаемое вздутиями и образованием ячеек (по Бючли, из Гурвича).

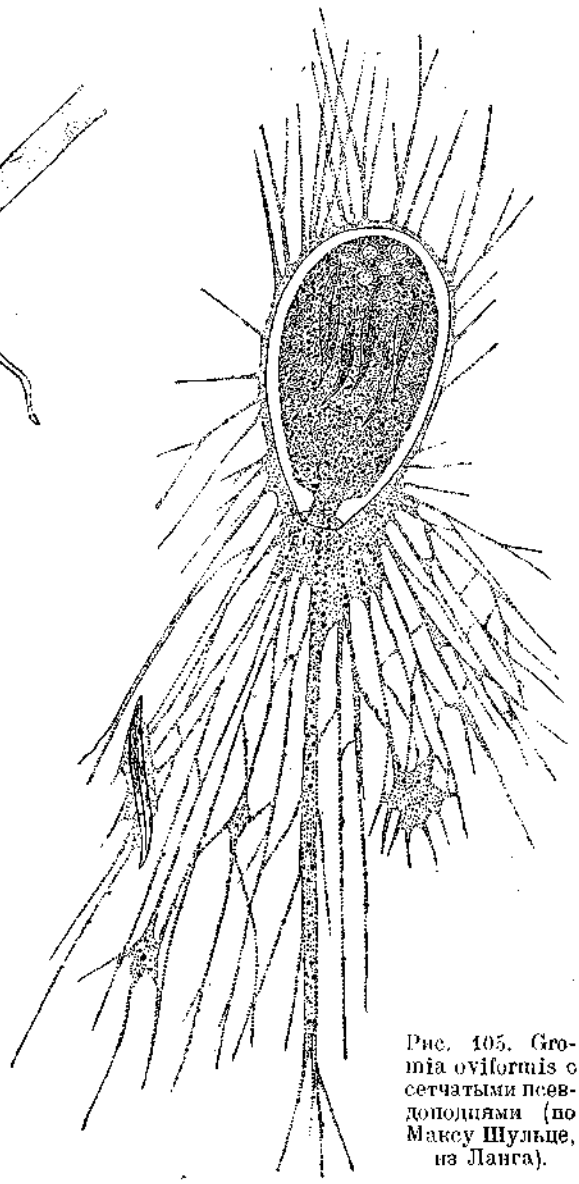


Рис. 105. Gromia oviformis с сетчатыми псевдоподиями (по Максу Шульце, из Ланга).

вляться корнеобразно и соединяться друг с другом анастомозами [1], вследствие чего возникают крайне сложные сетки из тонких нитей и тяжей (рис. 105). У лобоподий и филоподий поверхность состоит из более густой гомогенной протоплазмы, у ризоподий поверхность очень жидка и обнаруживает типичный ток зернышек. Подобные тонкие и жидкие псевдоподии естественно могут образоваться только в том случае, если у них есть ось более плотной консистенции. Так в действительности и бывает, хотя часто ее трудно увидеть (рис. 106). В ультрамикроскопе можно однако легко обнаружить более плотную ось, как указали Дофлейн и Шмидт (рис. 34)

[1] Анастомозы встречаются иногда и у филоподий.

Ток зернышек обусловливается жидким состоянием поверхности псевдоподии. При этом токе вкрапленные в протоплазму зернышки двигаются то туда, то сюда, проходят друг мимо друга и перегоняют друг друга. В одной и той же псевдоподии могут одновременно двигаться рядом центробежно и центростремительно противоположные токи. Кроме такого пассивного движения зернышек можно наблюдать, по крайней мере иногда, и незначительное активное движение как бы танцующих зернышек (молекулярное движение).

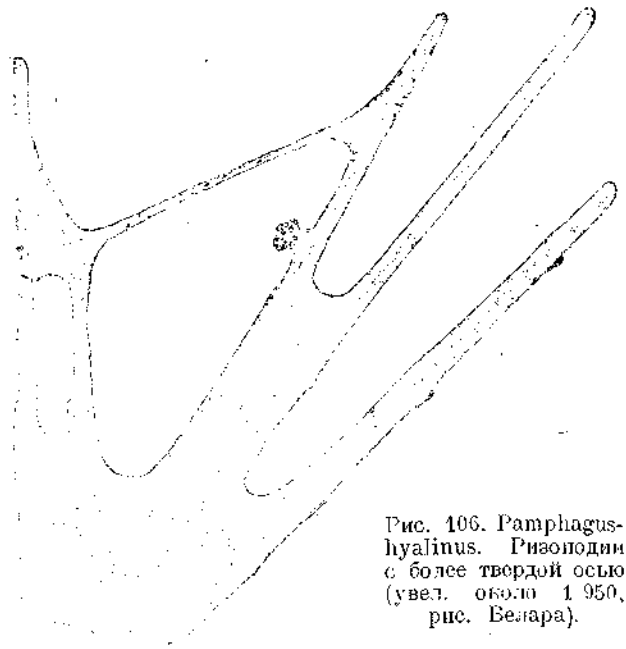


Рис. 106. Pamphagus hyalinus. Ризоподии с более твердой осью (увел. около 1 950, рис. Белара).

г) Особую форму ризоподий представляют а к с о п о д и и Heliozoa. Это большей частью тонко заостренные, редко ветвящиеся ризоподии с жидкой оболочкой и обычно несколько неясным током зернышек. Ось их состоит из ясной твердой, находящейся в состоянии геля осевой нити (рис. 107). Она—постоянное образование, и в ней согласно Дофлейну видна на темном фоне фибриллярная структура (рис. 108).

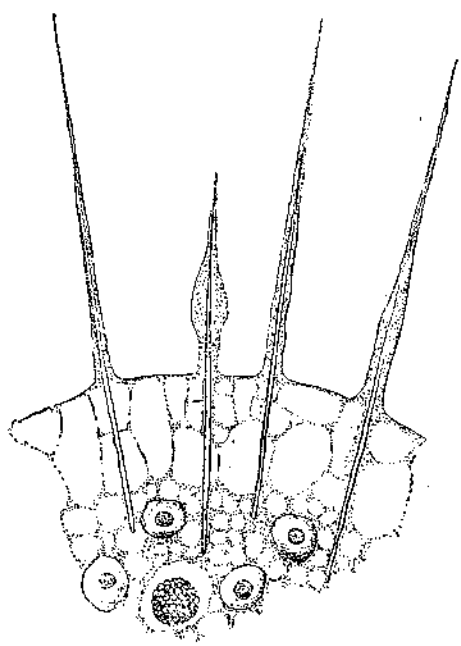


Рис. 107. Аксоподии Actinosphaerium eichhornii. Кусочек края, 4 ядра и пищевая вакуоля (по Бючли, из Гурвича).

Наконец к движениям псевдоподий следует отнести общие т о к и п р о т о п л а з м ы, имеющиеся в растительных клетках с оболочками, в снабженных пелликулой клетках разных Protozoa, Flagellata и прежде всего у инфузорий. В растительных клетках различают так называемые р о т а ц и о н н ы е круговые д в и ж е н и я, т. е. движения всего прилегающего к стенкам клетки протоплазматического слоя, и ц и р к у л я ц и о н н ы е (струйчатые) д в и ж е н и я, которые проходят в разных направлениях как по околостенной плазме, так и по тяжам и мостикам плазмы, идущим через вакуоли. И те и другие движения, разумеется, связаны друг с другом различными переходами. У Protozoa, в особенности

у инфузорий, внешняя эктоплазма, называемая здесь кортикальной плазмой, не затрагивается током; он ограничивается только эндоплазмой и идет большей частью ротационно по определенным путям.

Быстрота и форма движения псевдоподий зависят в сильной степени от внешних и внутренних условий. Так, повышение температуры до известного оптимума усиливает образование псевдоподий; то же делает определенная пища. Изменение химических свойств среды может влиять на форму псевдоподий и при некоторых условиях совершенно менять их вид у одной и той же амебы. Так, Ферворн показал, что амебы типа Limax при прибавлении к воде едкого кали втягивают свои широколопастные псевдоподии и затем развивают тонкие эктоплазматические псевдоподии типа Amoeba radiosa (рис. 109). При перенесении амебы в исходную среду в ней опять образуются псевдоподии первоначального типа. Этот опыт во всяком случае удается не со всеми амебами типа Limax и зависит в значительной степени от физиологического состояния соответствующих культур амеб. Прекрасно поддается наблюдению действие внешней среды и у большой амебы с пальцевидными лобоподиями, близкой к Amoeba proteus (или polypodia). Если перенести данных амеб из старой культуры (они культивируются в 0,05% кноповском растворе, причем пищей им служат хлорогонии) в свежий кноповский раствор, то вскоре все особи принимают вытянутую в длину форму Limax. Гирсберг недавно наблюдал, что у Amoeba radiosa, движение которой при нормальных условиях совершается медленно без обратных краевых токов после перенесения ее в $^1/_{30}$ мол. раствор, характер этого амебовидного движения совершенно изменяется, эндоплазматические токи все усиливаются, пока первоначальное очень медленное движение не превратится в конце концов в типичное грыжевое образование псевдоподий. Опыт показывает, что можно изменить внешними влияниями и состав эктоплазматического наружного слоя амебы, что сильно меняет и тип движения. Шпек детально описал изменения вида движения псевдоподий после воздействия различных солей. Не вдаваясь в описание его опытов, укажем на рис. 110 и относящееся к нему объяснение.

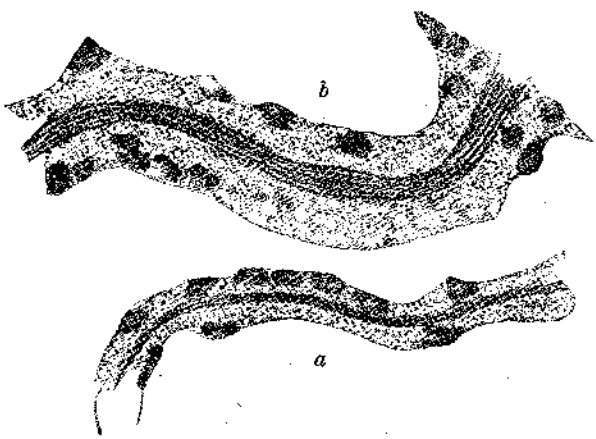


Рис. 108. Actinosphaerium eichhornii (солнечник). Аксоподии, фибриллярная структура. Фиксация жидкостью Бенда. Окраска фуксином по Альтману. Свободный конец аксоподии: *a*—наружный конец; *b*—начало аксоподии от пелликулы (увел. объект. 2 мм, окул. 18) (по Румянцеву и Вермелю, 1925).

Как сказано, жидкая эндоплазма, соприкасаясь с водой, превращается в вязкую эктоплазму, что можно наблюдать при перерезании амеб и при образовании грыжевидных псевдоподий. Отсюда ясно, как велико должно быть влияние внешней среды.

Сильные внешние механические и химические раздражения действуют на сферогенное движение всей системы и ведут к полному пре-

вращению ее в шар. Если раздражать амебу в каком-либо месте с одной стороны химически или другим способом, ее сферогенное движение с этой стороны усиливается, а образование псевдоподий здесь, наоборот, задерживается, тогда как на противоположной стороне они развиваются беспрепятственно. Вследствие этого амебы двигаются прочь от источника раздражения. Поэтому говорят об отрицательном хемотаксисе, термотаксисе и т. д. Напротив, другие вещества, как пищевые

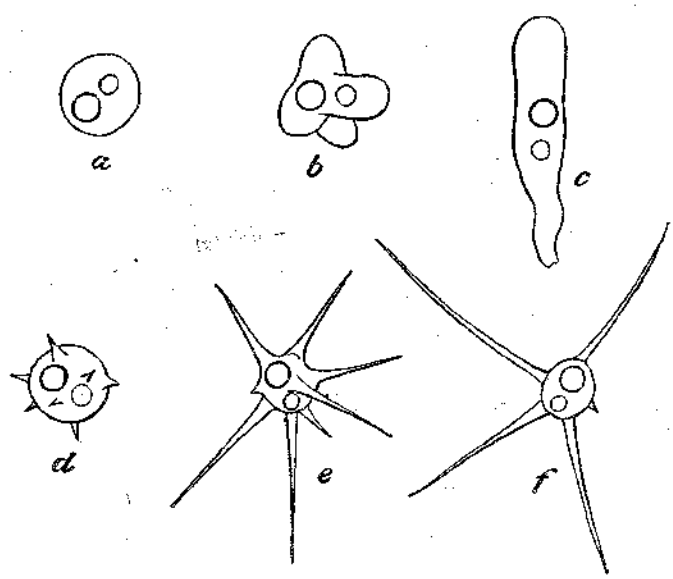


Рис. 109. Amoeba limax. *a*—сократившаяся; *b*—в начале образования псевдоподий (форма Proteus); *c*—обычная форма Limax; *d*—*f*—формы при прибавлении едкого кали; *d*—в начале его действия; *e* и *f*—формы Radiosa (по Ферворну, 1897).

и индифферентные, а также некоторые яды возбуждают цилиндрогенное движение, и амебы двигаются поэтому к источнику этого раздражения,—явление, называемое положительным хемотаксисом, трофотаксисом.

Образование псевдоподий безусловно не связано с целостью и полной жизнеспособностью амебоидного организма. Гофер, Грубер и др. указали, что безъядерные части протоплазмы Amoeba proteus еще целыми днями производят типичные движения псевдоподий, пока эта способность не прекратится и безъядерные остатки плазмы, округлившись, не отомрут совершенно. Оторванные и отрезанные остатки псевдоподий фораминифер согласно Ферворну двигаются еще долгое время, образуя токи зернышек.

Быстрота движений псевдоподий по Румблеру для разных видов амеб равняется: 0,5 μ пройденного пути в минуту как минимум для Amoeba verrucosa, для A. limax—1 μ и для A. gemminata—от 1,5 до 3 μ. Для движения протоплазмы растительных клеток данные величины больше. Для различных клеток листа и волосков на тычиночных нитях Tradescantia, Nitella и др. разные наблюдатели дают от 0,0029 мм до 0,02 или 0,05 мм в секунду. Миксомицет Didymium nigripes по Вуку достигает даже 1,25 мм в секунду. Так как токи зависят в сильной степени от внешних условий, приведенные цифры имеют только относительное значение.

Силы, обусловливающие движение псевдоподий (особенно ризоподий), очень значительны. Так например тонкие ризоподии Orbitolites подтягивают вверх по отвесным и стеклянным стенкам относительно большую и тяжелую известковую раковину этой фораминиферы. Это в высшей степени

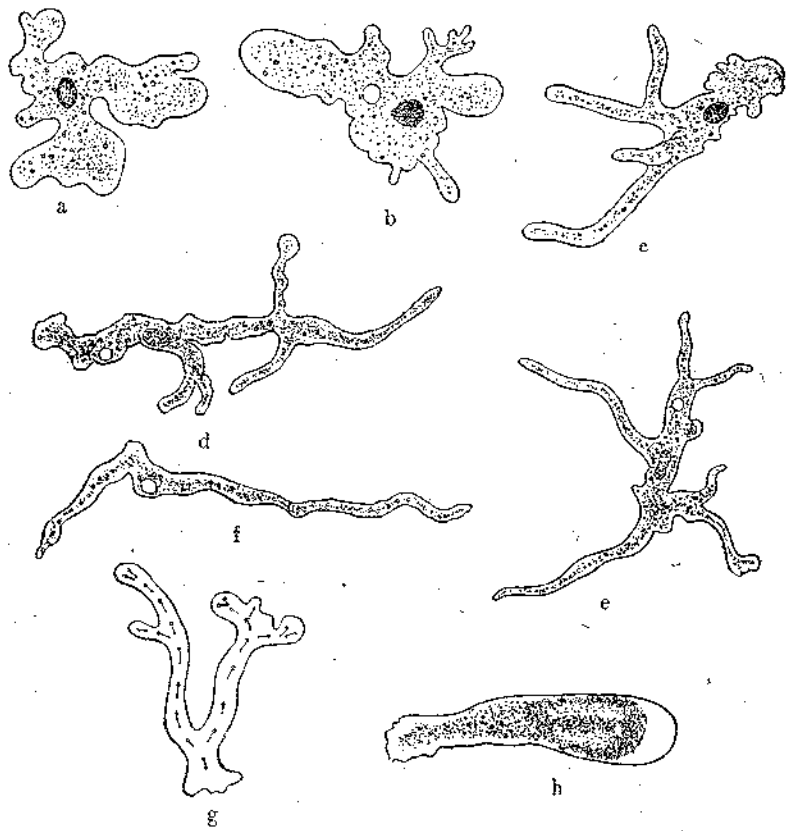


Рис. 110. Amoeba proteus. Типы движений. *a*—животное из культуры, богатой водой, но бедной солями; *b* и *c*—из культуры, более богатой солями; *d* и *e*—в форме «оленьего рога» с твердыми мешкообразными псевдоподиями из культуры в $CaCl_2$; *f*—то же самое из культуры в Na_2SO_4; *g*—совершенно легко текучая «динамическая» вилкообразная форма из гиперщелочной культуры; *h*—булавообразное животное из молочнокислой культуры (по Шпеку, 1925).

замечательно прежде всего ввиду жидкого аггрегатного состояния протоплазмы, но делается понятным в силу большой общей поверхности псевдоподий.

б) Теория движения псевдоподий

Большинство движений псевдоподий решительно убеждает нас в преимущественно жидком аггрегатном состоянии протоплазмы. Всякая теория, которая хочет объяснить механически движение протоплазмы и псевдоподий, должна поэтому прежде всего считаться с аггрегатным состоянием. Это надо прежде всего иметь в виду для разных форм текучего движения лобоподий и токов ризоподий. Естественно, что в силу этого жидкого аггрегатного состояния при этих движениях должны действовать законы гидромеханики, а при образовании псевдоподий—энергия поверхности, возника-

ющая на границе двух несмешивающихся жидкостей. В качестве поверхностной энергии надо рассматривать внутреннее давление жидкости, стремящееся к увеличению поверхности, и поверхностное натяжение, которое составляется из компонентов, действующих тангенциально к кривой поверхности, и компонентов, действующих перпендикулярно к ней. Поэтому такая система жидкости, как капля протоплазмы, находящаяся в иной жидкой среде, т. е. в воде, должна принимать в состоянии равновесия шаровидную форму, если ее поверхностное натяжение больше поверхностного натяжения окружающей жидкости. Если поверхностное натяжение на каком-либо ограниченном участке протоплазмы уменьшается, на этом месте должен выступить отросток, форма и величина которого зависят от уменьшения давления. Если уменьшение натяжения прекратится, псевдоподия опять втягивается.

Относительно значения этого принципа движения псевдоподий, установленного главным образом Бючли, Бертольдом и Квинке, разногласий не существует, по крайней мере для всех видов *текучего* движения псевдоподий. Для теории поверхностного натяжения известную трудность представляют только сетчатые псевдоподии—в них, как мы видели, одновременно в одной и той же псевдоподии возникают рядом центробежные и центростремительные токи. Поэтому в них нельзя принять одинаковую форму натяжения поверхности всей псевдоподии, как это принимают для всех других видов псевдоподий. «Можно думать, что это явление объясняется следующим образом: одновременно на одной и той же псевдоподии распределяются состояния большего или меньшего поверхностного натяжения плазмы, места с большим поверхностным натяжением стремятся течь назад, внутрь плазматического тела, а с меньшим поверхностным натяжением стремятся течь центробежно от них, если сцепление жидкостей нигде не прерывается. Связь же слоев различного натяжения обусловливается вязким состоянием самой плазмы псевдоподий» (Румблер).

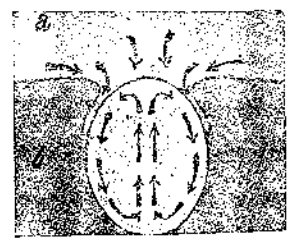


Рис. 111. Токи растекания в капле масляно-мыльной пены (по Штемпелю и Коху).

За правильность теории поверхностного натяжения говорят *опыты с моделями* из неорганических жидкостей, произведенные Бючли, Ферворном и Румблером и воспроизводящие очень похоже амебовидное движение. В этом отношении всего удачнее опыт Бючли с каплями масляно-мыльной пены. Подвергая некоторое количество капель масла и углекислого калия действию водяных паров, получают мелкие капельки маслянистой пены, которая после промывки водой начинает обыкновенно течь (рис. 111), мало-помалу меняя свою форму. Если в таких препаратах заменить воду разбавленным глицерином и слегка придавить масляные капли покровным стеклышком, то они не только растекаются, но и образуют различной формы амебовидные отростки; при этом при передвижении центров растекания наблюдаются такие же более длинные осевые токи и более короткие возвратные токи по периферии, как и при образовании псевдоподий у амеб (рис. 112). При повышении температуры заметно ускоряется как естественное движение амеб, так и искусственное образование псевдоподий у масляно-мыльной пены.

Если принцип изменения поверхностного натяжения без всякого сомнения приложим к объяснению движений псевдоподий, по крайней мере у амеб с текучим движением, то его совершенно недостаточно для

объяснения всех других явлений, с которыми мы познакомились при движении псевдоподий. Так, мы видели, что у ризоподий фаза растяжения сопровождается образованием осевого геля, чему естественно при сокращении соответствует расплавление этих твердых осей или растворение их. И при возникновении бесструктурных вязких филоподий без краевых токов также вероятно играют роль гелеобразования. Гирсберг, наблюдая пенистые узловатости при втягивании их, пришел к заключению, что движения здесь всего вероятнее объясняются гидратацией и дегидратацией коллоидов плазмы. Вследствие гидратации или принятия избыточной воды вязкость протоплазмы значительно повышается, возникает вязкая гомогенная протоплазма с более высоким показателем преломления; с этим связано в то же время уменьшение поверхностного натяжения. Собственно последнее обстоятельство опять весьма благоприятно для объяснения процессов движения теорией изменения поверхностного натяжения. Дегидратация—отдача воды коллоидами плазмы (мицеллами),—идущая рука об руку с втягиванием псевдоподий и обнаруживающаяся в форме описанных выше пенистых узловатостей, вызывала бы фазу сокращения.



Рис. 112. Несколько вершин растекания на сильно сдавленной масляно-мыльной капле. Капля, оставаясь на месте, увеличивает, образуя псевдоподии, свою поверхность, потерявшую благодаря давлению способность свободно перемещаться (по Штемполю и Коху).

Румблер сделал попытку, приняв во внимание гелеобразование и смену фаз, дать с точки зрения механики объяснение движения амеб, снабженных пелликулой. Это движение Дженнингс приводил как возражение против теории поверхностей. У таких амеб часто образуются на поверхности складки, которые вероятно следует приписать неоднородности натяжения более твердой пелликулы, т. е. желатинированной поверхностной пленки (рис. 113). Румблер думает поэтому, что здесь вместо поверхностного натяжения играет роль давление, вызываемое желатинированием поверхности. Разная сила этого давления в разных местах поверхности вызывает движение амебы вперед. Он поставил опыт с моделью явления, подражая ему при помощи капли хлороформа и шеллака и стремясь объяснить указанным выше образом катящееся движение амебы. Однако еще совершенно не установлено, насколько данное Румблером механическое объяснение процессов движения подходит как для капель шеллака, так и для катящихся амеб и насколько выдвинутое им давление желатинирования вообще пригодно для объяснения подобных движений. И здесь можно считать причинами прежде всего местные разжижения и сгущения так же, как переходы геля в золь и обратно—золя в гель.

Таким образом при образовании псевдоподий с барьерными токами и филоподий изменение фаз коллоидов плазмы бесспорно имеет существенное и даже решающее значение. То же самое можно сказать и о самом распространенном у амеб типе псевдоподий—мешковидных псевдоподиях. Уже Маст допускал для них (Difflugia, Amoeba proteus) превращение золя в гель (эндо-эктоплазматический процесс) и обратно, объясняя движение амебы получающимся при первом процессе давлением на жидкую внутреннюю часть амебы гелеобразного мешка плазмы. Гораздо более глубокую в физиологическом смысле попытку объяснения дал недавно Пантен на основании тщательного экспериментального исследования

морских амеб Limax (рис. 114). Прижизненной окраской нейтральротом Пантен доказал местное образование кислот в месте возникновения лобоподий, которые образуются тем сильнее, чем энергичнее движение. Исследованные Пантеном амебы принадлежат к типу, имеющему мелковидные псевдоподии, т. е. с желатинозным эктоплазматическим мешком без обратных краевых токов на поверхности. Как сказано, у этих амеб эктоплазма на переднем конце лобоподии вероятно разжижается при одновременном превращении эндоплазмы в эктоплазму, но при дальнейшем течении вперед по боковым краям псевдоподии тотчас же снова застывает в желатинозную эктоплазму. Эти явления Пантен особенно отчетливо наблюдал у тех форм, которыми занимался. Он объясняет возникновение этого движения тем, что благодаря местному образованию кислоты вода в соответствующих местах поглощается, вследствие чего в теле возникают токи к этому месту и получается расширение этой кислой зоны. Таким образом наступает первое выпячивание псевдоподии. Далее образование кислоты влечет за собой повышение поверхностного натяжения, причем Пантен принимает липоидную плазматическую оболочку. Так как по изложенному ранее принципу Гиббса повышение поверхностного натяжения приводит к скоплению на этом месте веществ, понижающих поверхностное натяжение, то боковые поверхности, образовавшиеся вновь таким образом на текущей вперед лобоподии, тотчас же снова преобразуются в желатинозную эктоплазму. При пассивном перемещении назад новообразовавшейся эктоплазмы кислотность ее снова падает и эктоплазма вновь сокращается, отдавая воду. Одновременно снова понижается и поверхностное натяжение. Таким образом в противоположность переднему концу псевдоподии на заднем конце совершается обратное превращение эктоплазмы в эндоплазму, благодаря чему эндоплазма втягивается в осевой ток и последний усиливается. Гипотезу Пантена, не вдаваясь в подробности, можно вполне применить к катящемуся движе-

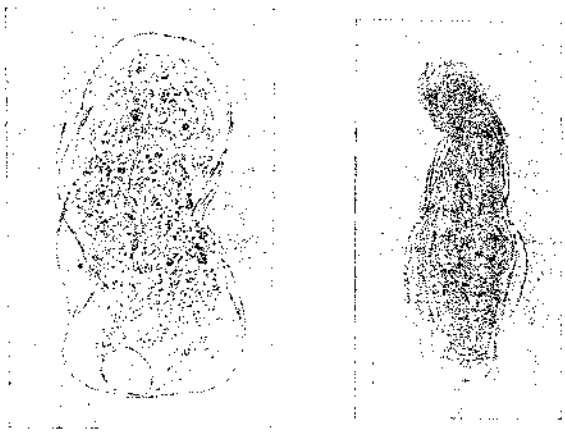


Рис. 113. Amoeba terricola. Образование складок в пелликуле. У левой амебы внизу вакуоля и над ней ядро, левая амеба сильно придавлена; направо она же при прекращении давления. Сильное образование складок (увел. около 100, рис. Белара).

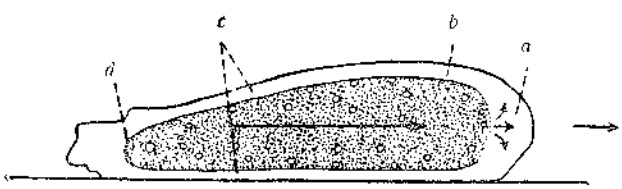


Рис. 114. Схема движения амебы Limax (изменено). *a*—жидкая эктоплазма; *b*—желатинированная эктоплазма; *c*—усиливающееся сокращение эктоплазматического мешка; *d*—место экто-эндоплазматического процесса. Подробное объяснение в тексте [по Пантену (изменено), из Дофлейна—Рейхенова, 1927].

нию амеб с толстой пелликулой, а также и к эктоплазматическим барьерным токам и нельзя применить без оговорок к текучим формам с фонтанными токами и к ризоподиям с жидкой эктоплазмой. Но как ни удовлетворительно все объяснение в целом, однако многие части его еще очень гипотетичны. Так совершенно не выяснено, является ли образование кислоты фактически причиной допущенных последствий, а не только сопровождающим явлением; допускаемое повышение поверхностного натяжения после образования кислоты является также необъясненным и до известной степени полным противоречий звеном во всей попытке этого объяснения, трудности которого устраняются лишь с помощью дальнейших вспомогательных гипотез (принятие липоидной поверхности оболочки).

Наконец следует указать еще на два явления, которые до сих пор не принимались во внимание при объяснении возникновения мешковидных псевдоподий, но которые следует учитывать. Первое—это описанные выше фонтанные токи на границе эндоплазмы и эктоплазмы у Amoeba cristalligera. Для объяснения этого явления лучше всего было бы принять понижение поверхностного натяжения на передней границе между экто- и эндоплазмой в месте образования кислоты Пантена, что даже лучше согласуется с выводами коллоидной физики, чем принимаемое Пантеном повышение поверхностного натяжения. Второе явление, часто наблюдаемое на переднем конце осевого потока эндоплазмы у Amoeba cristalligera, заключается в том, что отдельные кристаллики как бы механически втягиваются в вязкую эктоплазму, с чем повидимому связано разжижение эктоплазмы на конце псевдоподий. Подобного рода явление известно в коллоидной физике у неорганических гелей: это—так называемая тиксотропия, состоящая в том, что при механическом включении твердых телец в плотные гели (например при катафорезе) на путях этих частиц появляются местные разжижения. Может быть это явление нужно в будущем принимать во внимание для объяснения движения псевдоподий.

2. Движение посредством ундулиподий (мерцательное движение)

Движение посредством ундулиподий распространено во всем животном и растительном мире. Целые классы Protozoa, как Flagellata и Ciliata, и многие стадии размножения других классов простейших—зооспоры водорослей и грибов—имеют эти органеллы. Затем они встречаются у большинства сперматозоидов высших животных и растений и у многих клеток тканей высших животных, кончая человеком. В последних случаях они обычно служат только для процессов движения внутри животных. При помощи псевдоподий движется почти каждая «голая» клетка; это движение имеет совершенно неупорядоченный, аполярный, преходящий характер, тогда как ундулиподии, тонкие нитевидные плазматические постоянные отростки, встречающиеся в отдельных клетках в определенном количестве и определенно расположенные в них, сохраняют свою форму и обладают упорядоченным движением; естественно оно производит значительно больший механический эффект. Общий характер его можно определить как попеременное сгибание и выпрямление или вращение органеллы, сохраняющей постоянную длину.

а) Строение, статика и генезис ресничек

Среди ундулиподий различают жгутики, или бичи, если они длинны и если их немного (обычно от 1 до 8), и реснички, если идет

речь о более тонких и более коротких ундулиподиях, обыкновенно встречающихся в очень большом количестве. Первые типичны для Flagellata, зооспор водорослей и грибов и для спермиев, последние—для Ciliata и мерцательных клеток Metazoa. Однако нередко применяется выражение «мерцательное движение» и для движения жгутиков, так как существенной разницы между ними нет.

Длина жгутиков обычно равна телу клетки или длиннее его, а толщина обыкновенно одинакова на всем протяжении. Однако есть жгутики, суженные спереди,—так называемые бичевидные жгутики, а иные (например жгутики некоторых трипаносом) имеют на конце утолщения в виде пуговки. Поперечник их в большинстве случаев овальный, круглый или совершенно сплющенный (ленто-видные жгутики). Обычно все жгутики отходят от переднего конца и при движении направлены вперед. Однако некоторые Flagellata могут плавать задним концом вперед, а у нескольких видов это является правилом. Последнее свойственно также спермиям. Число жгутиков большей частью очень

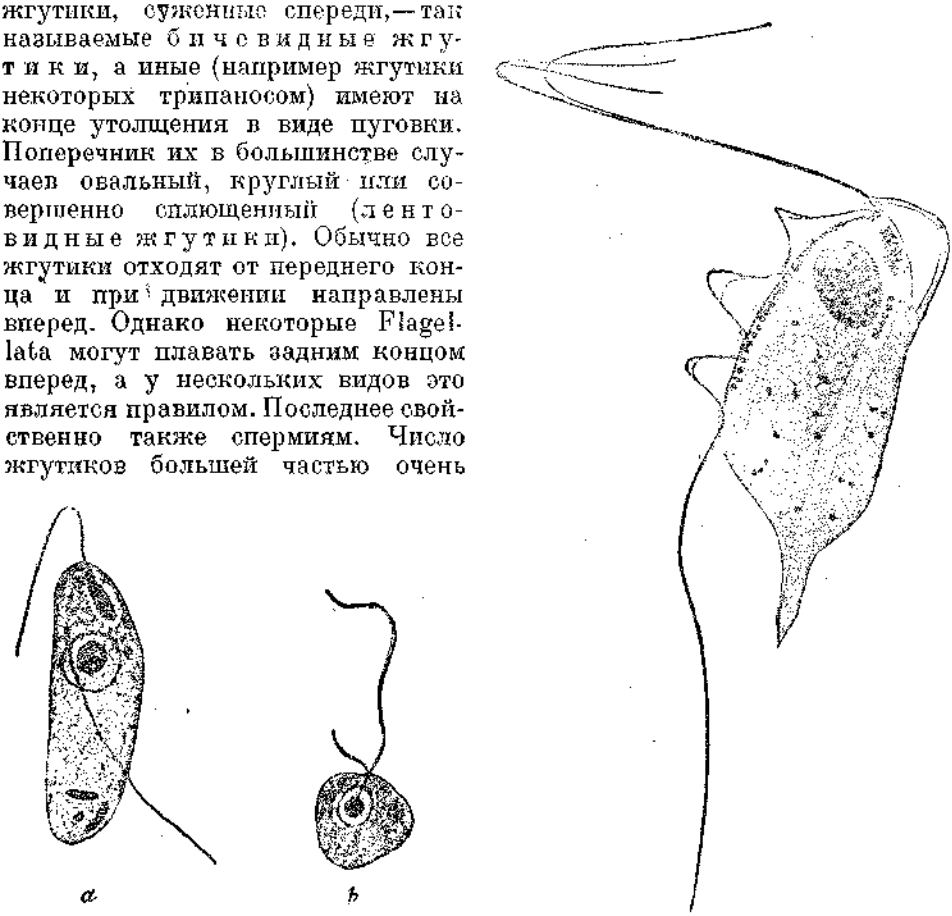


Рис. 115. Различные типы жгутиков. *a*—Prowazekia с передним и влачащимся жгутиком (увел. 2 600, по Уайтмору); *b*—Monas spec. с главным и придаточным жгутиками (увел. 3 200, по Гартману и Шага, 1910); *c*—Trichomonas augusta Алексеев, с тремя передними жгутиками и ундулирующей мембраной (увел. около 3 300, рис. Белара).

мало. Только у Hypermastiginae встречается много жгутиков одинаковой длины. Жгутики, если они встречаются на клетке в большом числе, обычно совершенно одинаковы морфологически и физиологически или отличаются друг от друга постоянными специфическими особенностями. Если же кроме одного длинного жгутика есть несколько маленьких или один маленький, говорят о главном и придаточных жгутиках (рис. 115,*b*). Влачащимися жгутиками называют длинные, обращенные назад жгутики, делающие только слабые

движения и функционирующие преимущественно как рули (рис. 115, *a*). Когда влачащиеся жгутики на известном протяжении прикрепляются к голому клеточному телу, т. е. проходят под гаптогенной оболочкой, возникают **ундулирующие мембраны** (рис. 115, *c*).

Все жгутики Protozoa выходят из **базальных телец**, лежащих обычно во внешней зоне эктоплазмы клеток, но они могут быть погружены и глубже. То же наблюдается и у зооспор водорослей и грибов, совершенно сходных по своей организации с жгутиками Flagellata. В ботанической цитологической литературе это часто описывалось неправильно и обычно говорилось о гомогенной протоплазматической части на переднем конце, из которой должны выходить жгутики и которую Страсбургер называл **киноплазмой**. Новейшие исследователи однако показали, что здесь имеется полное сходство с Flagellata и встречаются типичные базальные тельца (рис. 116).

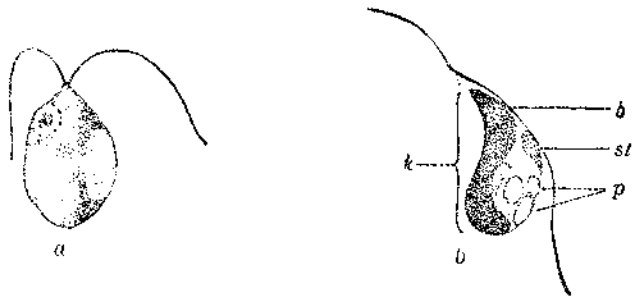


Рис. 116. Жгутиковые зооспоры. *a*—Hydrodictyon utriculatum и *b*—Fucus; *b*—базальное зерно; *k*—ядро; *p*—пластиды; *st*—стигма (*a*—увел. 2 400, рис. Белара, *b*—увел. около 3 000, по Мевесу).

И жгутики сперматозоидов мхов, папоротников, Characeae и Cycadeae сидят на базальных тельцах, которые в ботанической литературе назы-

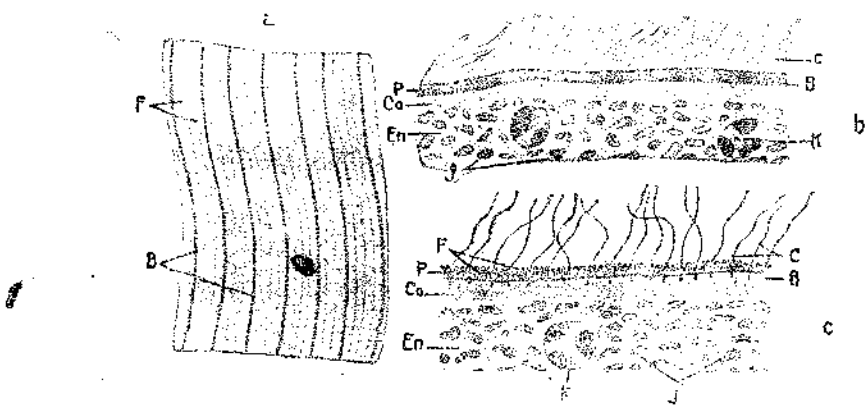


Рис. 117. Opalina ranarum Штейн. *a*—поверхностный разрез через эктоплазму в области базальных телец; *b*—разрез вдоль ряда ресничек; *c*—разрез перпендикулярно рядам ресничек; *B*—базальные тельца; *C*—реснички; *Co*—кортикальная плазма; *En*—эндоплазма; *F*—борозды поверхности; *J*—дисковидные тельца в эндоплазме; *K*—ядра; *P*—пеллликула (по Майеру, 1903, из Люе-Ланга).

ваются обычно **блефаропластами**. К генезису этих образований мы еще вернемся. Жгутики хвостовых нитей животных спермиев всегда выходят из центриол, которые здесь имеют вид совершенно такой, как базальные тельца. Об отношениях между центриолами и базальными тельцами мы еще будем подробно говорить при описании генезиса обоих образований.

Реснички отличаются от жгутиков тонкостью строения, меньшей длиной и большим числом. У инфузорий они укрепляются в протоплазме под пелликулой также при помощи базальных телец. Расположение ресничек важно для систематики инфузорий. Им обусловлен ритм совместной работы их и способ движения инфузорий. У простых Ciliata реснички равномерно покрывают всю поверхность и располагаются в виде параллельных рядов, идущих спереди назад слегка по спирали, а иногда располагающихся меридианально (рис. 117). У высших Ciliata, с одной стороны, происходит дегенерация ресничного покрова, а с другой стороны—появляются более сложные аппараты движения, которые образуются благодаря склеиванию многих отдельных ресничек. Такими образованиями являются мембранеллы, располагающиеся в области рта спирально идущим рядом—так называемой адоральной зоной (рис. 118). Эти мембранеллы сливаются из многих ресничек, отходящих от двойных базальных телец—так называемых диплосом; внутренние базальные тельца вследствие тесноты сливаются в базальный край. Подобные же образования представляют ундулирующие мембраны инфузорий, происхождение которых таким образом совершенно иное, чем происхождение одноименных органелл Flagellata. Третий вид органелл, образующихся из слияния ресничек, суть цирры—крепкие конические образования, которые могут функционировать как конечности (рис. 119).



Рис. 118. Bursaria truncatella Мюллер. Разрез через адоральную зону вдоль мембранеллы; *Bl*—базальная пластинка; *Bs*—базальный край мембранеллы; *Co*—кортикальная плазма; *En*—эндоплазма; *Ml*—мембранелла; *Qs*—поперечные полосы (по Майеру, 1903, из Люе-Ланга).

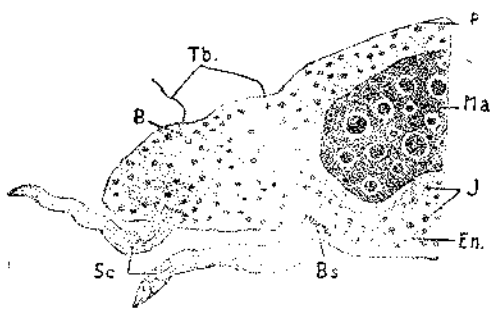


Рис. 119. Stylonichia hystrio Мюллер. Косой поперечный разрез через стенку тела в лобной области. *B*—базальные тельца осязательных щетинок; *Bs*—базальный край цирр; *En*—эндоплазма; *J*—содержащиеся внутри нее тельца; *Ma*—макронуклеус; *P*—пелликула; *Sc*—цирры; *Tb*—осязательные щетинки (по Майеру, 1903, из Люе-Ланга).

Реснички мерцательных клеток Metazoa устроены так же, как реснички инфузорий. И здесь они укрепляются в верхнем пограничном слое плазмы посредством базальных телец. Часто базальные тельца являются в виде палочек или двойных зерен—так называемых диплосом (рис. 120). Внутри многих мерцательных клеток находятся выходящие из базальных телец отростки ресничек, более тонкие, чем свободные реснички. Большей частью они сближаются и соединяются в острый конус. Это так называемый внутриклеточный нитчатый аппарат (Faserwurzeln) (рис. 121). И Ciliata (например Stentor) и амеба Mastigella vitrea (рис. 122) обладают подобным, однако несколько более простым внутриклеточным нитчатым аппаратом. Нити его, как уже упомянуто, заметно тоньше, чем сами

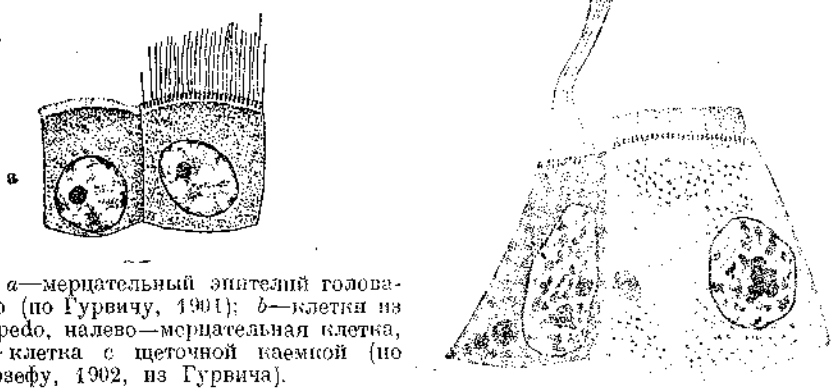


Рис. 120. *a*—мерцательный эпителий головастика Bufo (по Гурвичу, 1901); *b*—клетки из почки Torpedo, налево—мерцательная клетка, направо—клетка с щеточной каемкой (по Иозефу, 1902, из Гурвича).

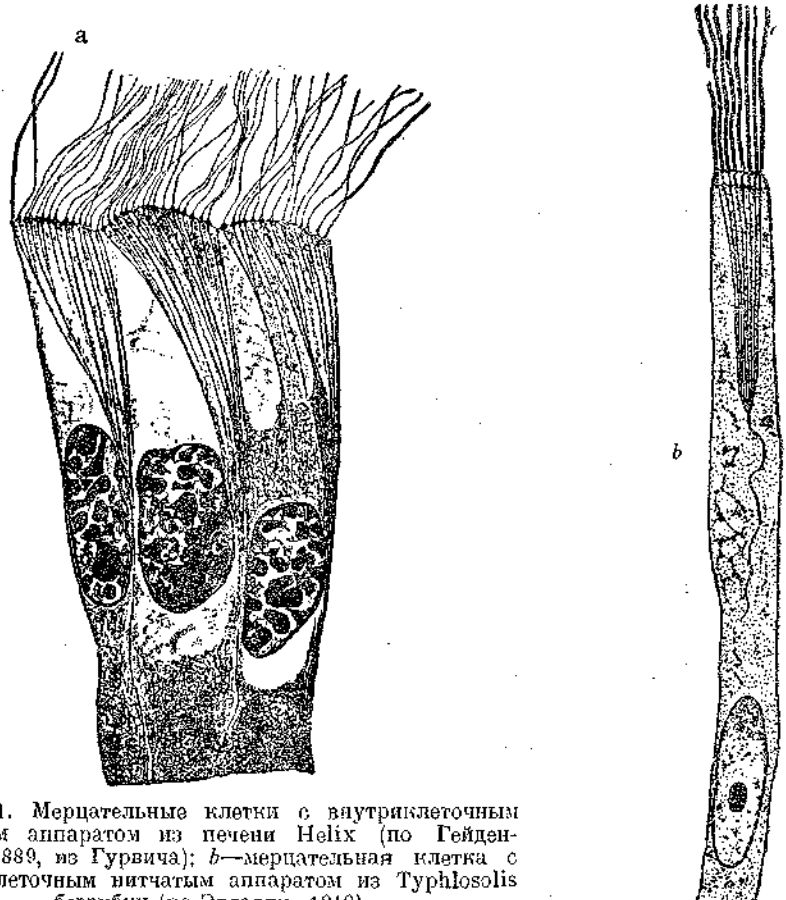


Рис. 121. Мерцательные клетки с внутриклеточным нитчатым аппаратом из печени Helix (по Гейденгайну, 1889, из Гурвича); *b*—мерцательная клетка с внутриклеточным нитчатым аппаратом из Typhlosolis беззубки (по Эргарду, 1910).

реснички. Это объясняется тем, что они соответствуют только осевой скелетной нити, находящейся в ресничке (рис. 121, *b*, рис. 122).

Теперь мы перейдем к более тонкой структуре и к статике ресничек. Чтобы объяснить чисто теоретически движение и статику жгутиков, более старые авторы—Лейдиг, Кюне и Бючли—и более новые, как Провачек, Гурвич и Пюттер, принимали, что жгутики состоят из двух элементов—твердой осевой нити и жидкой протоплазматической оболочки.

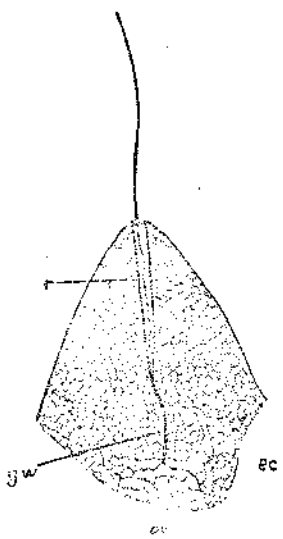


Рис. 122. Прикрепление жгутика Mastigella vitrea Гольдшмидт. *ec*—эктоплазма; *en*—эндоплазма; *gw*—корень жгутика; *r*—трубка, охватывающая корень жгутика, в нее может втягиваться жгутик (увел. 1 270; по Гольдшмидту, 1907, из Люе-Ланга).

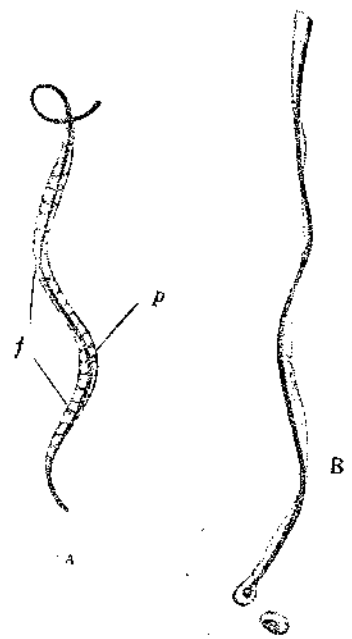


Рис. 123. Структура жгутика. *A*—изолированный жгутик Euglena; *f*—эластическая осевая фибрилла; *p*—плазма (по Бючли, 1910); *B*—жгутик Trachelomonas. Направо внизу поперечный разрез его для демонстрации эксцентричного положения темноокрашенной осевой фибриллы (по Пленге, 1895, из Люе-Ланга).

Такое строение было уже раньше доказано для некоторых более крупных жгутиков Бючли, Пленге и Провачеком, как указывают приводимые рисунки (рис. 123). У Trachelomonas при этом плазматический край расположен сбоку, у Euglena—более спирально.

Балловиц еще раньше разделил мацерацией осевую нить многих спермиев на некоторое число тонких волоконец, сами же фибриллы он ошибочно принимал за сократительный элемент (рис. 124). Однако по исследованиям Кольцова, изложенным в главе о статике, здесь может итти речь только о твердых скелетных фибриллах, функционирующих статически. Кольцов убедительно доказал на многих ресничных и мерцательных клетках разных морских животных, что каждая ресничка состоит из твердой скелетной нити, одетой жидкой протоплазматической оболочкой. Если в гипотоническом растворе повысить объем жидкой протоплазмы реснички, то вся ресничка тотчас принимает форму шара, в то время как скелетная фибрилла обвивается по «поверхности капли», делая не-

сколько оборотов. «Из этого следует, что скелетная фибрилла имеет цилиндрическое строение (рис. 125, *a* и *b*). У трохофорной личинки Polygordius скелетная фибрилла обвивается в одной плоскости: вероятно она здесь не цилиндрическая, но лентовидная (рис. 125, *c*). У Pleurobrachia твердость фибриллы кажется гораздо большей, и при увеличении объема жидкого плазматического покрова фибрилла превращается в ряд капелек. Плазматические капли изменяются также химически и не смачивают более скелетных фибрилл, но отделяются совершенно и собираются вблизи оставшейся нетронутой совершенно голой и совершенно неподвижной скелетной фибриллы» (рис. 125, *d*). Иногда Кольцов наблюдал также, что целая группа ресничек одновременно разбухает в одну единственную каплю, чем особенно ясно демонстрируется жидкая природа плазматической оболочки (рис. 125, *c*).

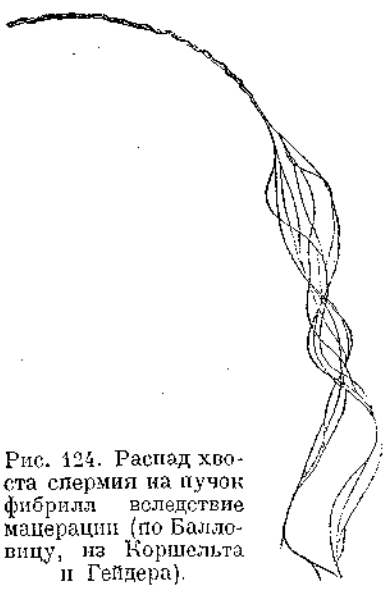


Рис. 124. Распад хвоста спермия на пучок фибрилл вследствие мацерации (по Балловицу, из Коршельта и Гейдера).

Очень интересен г е н е з и с жгутиков. Наблюдение Геннеги, что при сперматогенезе бабочек уже в сперматоцитах образуются из центров жгутики, остающиеся после митоза и позднее переходящие в хвостовые нити, т. е. в жгутики спермия, привело к так называемой теории Геннеги-Ленгоссека, согласно которой всякое находящееся при основании ресничек базальное тельце должно быть центриолой или происходить из центриолы. С этим пониманием были связаны широкие гипотезы о функции базальных телец. Такие тельца, или центры, считались динамическими центрами сил для всякого движения жгутиков. Против этой теории, физиологической стороны которой мы пока не касаемся, делались серьезные возражения, и среди исследователей, занимавшихся цитологией многоклеточных животных, она в настоящее время имеет мало сторонников. Напротив, цитология протистов, которая шла своим собственным путем, подтвердила и расширила морфолого-эмбриологическую сторону этой гипотезы исследования Шаудина и его школы. Повидимому подтверждается взгляд этой школы, что и базальное тельце и фибриллы жгутиков (так же как упомянутые выше осевые нити) генетически сводятся к центру. Фибриллы по этому пониманию есть не что иное, как центродесмозы, всегда встречающиеся при делении базальных тел, или центриол. По способу их происхождения у Flagellata можно установить три-четыре типа.

1. Первый, простейший тип, когда жгутик исходит непосредственно из центриолы ядра. В этом случае можно понять генезис просто как гетерополярное деление центриолы; при этом центродесмоз расходящейся дочерней центриолы непосредственно становится жгутиком (рис. 126, I, *a* и *b*). Центриола лежит при этом или в кариосоме (I, *a*) или около ядерной оболочки (I, *b*). Такой тип встречается преимущественно у Rhizomastiginae, но наблюдался также и у Dimorpha mutans (Белар); только центр лежит здесь вне ядерной оболочки (рис. 58).

2. У второго типа жгутик возникает из базального зерна, лежащего отдельно от центриолы. Зерно же возникает через гетерополярное деление

центриолы, связанной часто еще с ядром через центродесмоз, называемый здесь р и з о п л а с т о м. В результате повторного деления базального зерна возникает потом жгутик. Раньше или позже ризопласт может совершенно или отчасти раствориться снова (рис. 126, II). У Flagellata более распространен второй тип прикрепления жгутика. У части форм жгутик с базальным зерном при делении исчезает, чтобы потом вновь образоваться из обоих дочерних ядер. Но обычно базальное зерно вполне независимо от ядра и делится самостоятельно; оно может даже играть

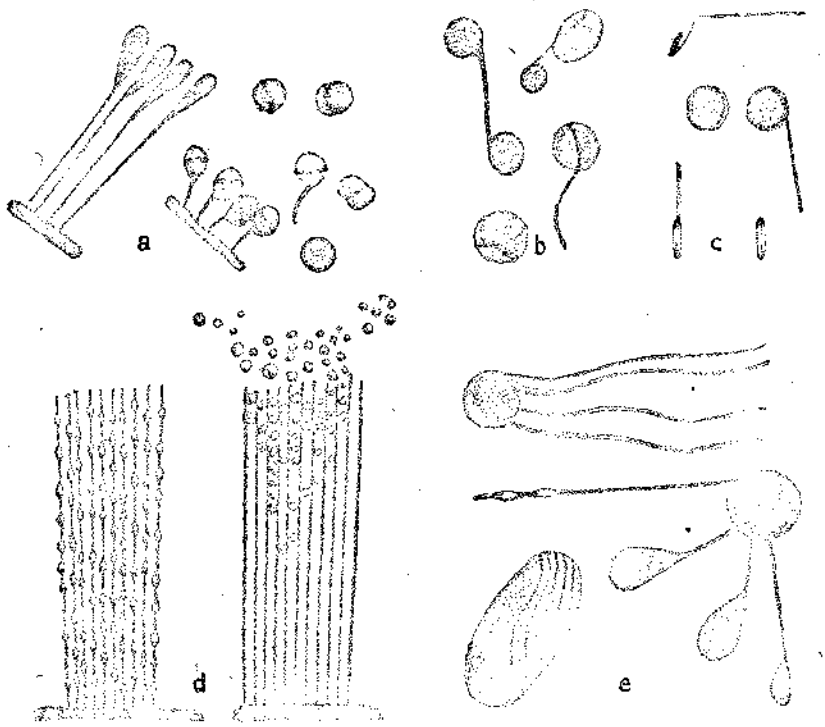


Рис. 125. Действие разбавленной морской воды на реснички разных морских животных. *a*—Cyphonautes; *b*—личинки Sipunculus; *c*—трохофора Polygordius; *d*—Pleurobrachia; *e*—Chresels (по Кольцову, 1912).

руководящую роль при делении ядра и функционировать как центриола ядерного веретена, как это показывает деление Chilomastix aulastomi (Белар). Одно дочернее животное принимает при этом старые жгутики, тогда как в другом жгутик образуется вновь из базального зерна. То же бывает и в упомянутых жгутиках сперматоцитов бабочек (рис. 127).

К этому же типу генезиса жгутика по исследованию Минчина и Робертсона относится и образование жгутика у воротничковых клеток губок, как показывает приводимый рисунок (рис. 128).

3. Особенно интересен третий тип, установленный Шаудином для трипаносом. Здесь жгутик образуется, как при втором типе, из базального зерна, которое часто стоит в связи посредством ризопласта с большим ядрообразным образованием—так называемым б л е ф а р о п л а с т о м, или я д р о м ж г у т и к а, находящимся рядом с главным настоящим ядром, независимо от него (рис. 126, III). По данным Шаудина блефаропласт

возникает гетерополярным делением из главного ядра и сам дает базальное зерно гетерополярной перешнуровкой; образование же собственно жгутика происходит, как и у других Flagellata, делением базального зерна. В таком случае жгутик является как бы продуктом третьего деления центриолы. Однако данные Шаудина очень спорны и еще не подтверждены окончательно. При делении клетки делится главное ядро и отдельно блефаропласт, жгутик получает одна дочерняя клетка, тогда как другая образует из блефаропласта новое базальное зерно и новый жгутик.

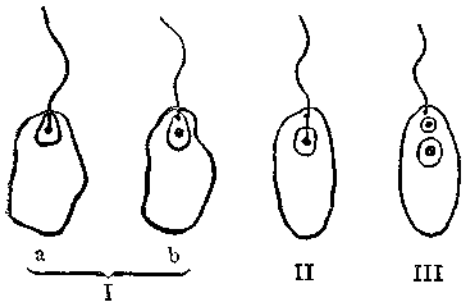


Рис. 126. Схема прикрепления жгутика у Flagellata. I—жгутик непосредственно выходит из центра: *a*—центр во внутреннем теле; *b*—на ядерной оболочке; II—жгутик возникает из базального зерна, отделенного от ядра и центра; III—жгутик возникает из базального зерна, происходящего от так называемого блефаропласта.

Развитый здесь взгляд на генезис жгутикового аппарата Flagellata признан еще не всеми. Надо сознаться, что при большой трудности выяснения этих мелочей некоторые стороны еще не точно известны. Прежде всего трудно решить, возникает ли жгутик действительно через настоящее

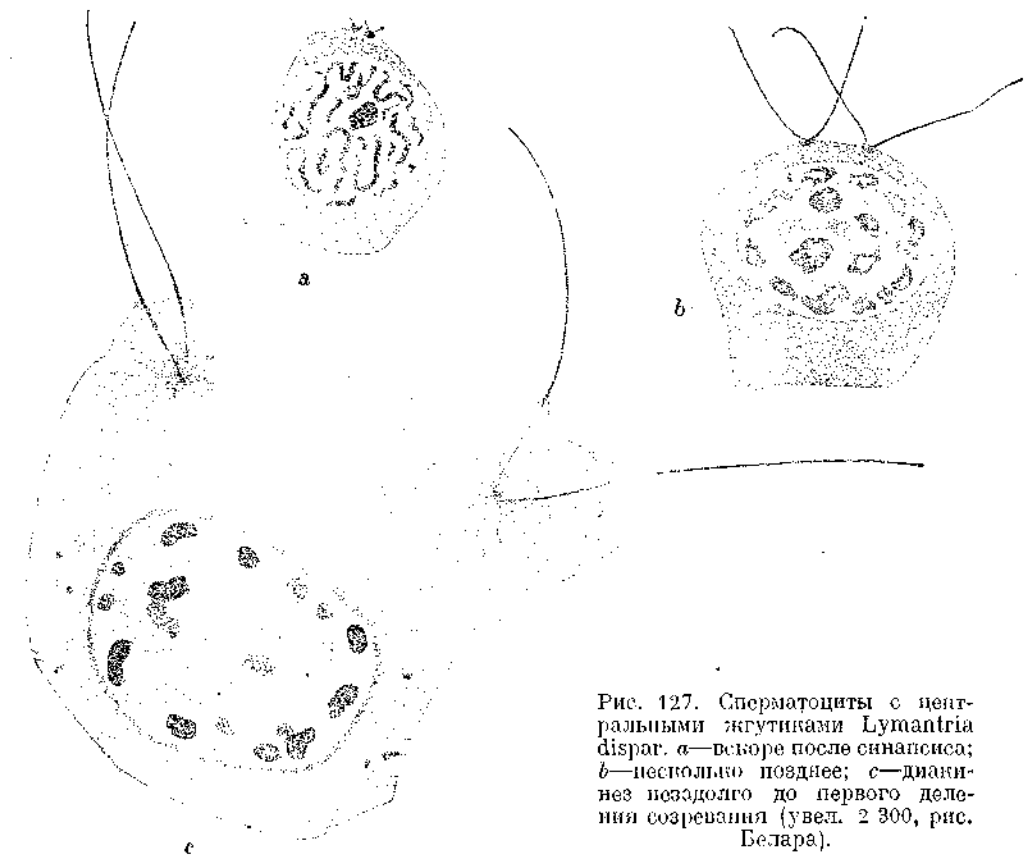


Рис. 127. Сперматоциты с центральными жгутиками Lymantria dispar. *a*—вскоре после синапсиса; *b*—несколько позднее; *c*—диакинез незадолго до первого деления созревания (увел. 2 300, рис. Белара).

деление центриолы или базального зерна (центродесмоз) или просто вырастает из этих образований,—вопрос во всяком случае довольно второстепенный, так как едва ли имеется существенное различие между биполярным делением зерна, при котором происходит растяжение промежуточной нити, и однополярным разрастанием зерна в нить. Преимущество нашего понимания в том, что оно позволяет наиболее просто свести к одному принципу описанные наблюдения.

Подобный же генезис жгутикового аппарата, как у Flagellata (именно второй тип), встречается очевидно и у зооспор водорослей и грибов, обнаруживающих типичную организацию Flagellata (см. рис. 116, стр. 138).

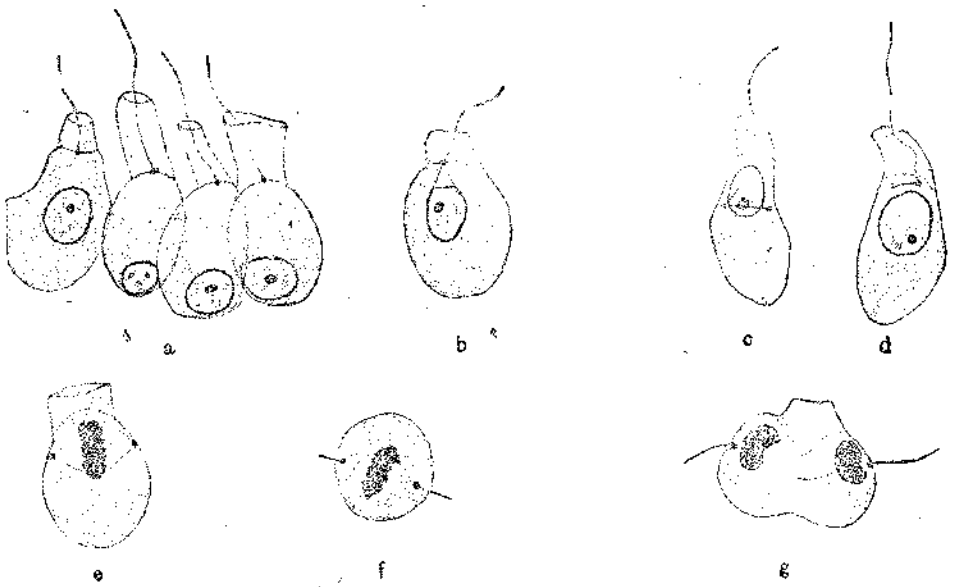


Рис. 128. Воротничковые клетки из жгутиковой камеры губки. Жгутики (*c*) возникают из базальных телец (*a*), которые при митозе (*b—g*) функционируют как центриолы (по Робертсону и Минчину).

Но и у животных и у растительных спермиев организация и генезис их жгутикового аппарата принципиально те же. Особенно показательным примером генезиса жгутикового аппарата служит здесь развитие сперматозоида у кобылки Stenobothrus (рис. 129). Здесь в сперматозоиде мы видим рядом с ядром так называемое добавочное ядро (Nebenkern), возникшее из митохондрий и центриолы; последняя играет при всех процессах образования спермия главную роль. Она сперва делится гетерополярно на проксимальную дочернюю центриолу, прилегающую к ядру, значительно вырастающую здесь и наконец принимающую форму кольца, и дистальную, которая благодаря растягиваемому между обеими дочерними центриолами десмозу совершенно прижимается к поверхности клетки; клетка же вытягивается на этом полюсе вследствие дальнейшего роста этого десмоза в острый конус (рис. 129, *b—d*). Дистальная центриола образует очень рано на поверхности клетки еще маленькую выступающую свободную хвостовую нить (рис. 129, *d*). (Для некоторых форм, например пауков и клопов, доказано, что и эта концевая часть образуется вследствие дальнейшего деления периферической части, т. е.

через десмос). Во время этого роста десмоза добавочное тело помещается вокруг него и превращается сперва в веретеновидную, а потом в длинную цилиндрическую оболочку вокруг осевой нити. Так как преобразования, происходящие у ядра и служащие для удлинения его и развития перфо-



Рис. 129. Развитие сперматозоида Stenobothrus spec. *a*—последнее деление, центриоли разделена; *b*—*g*—сперматида, развитие осевой нити; *k*—головка вытягивается в длину (увел. 1 000, рис. Белара).

ратория, представляют здесь в связи с рассматриваемым вопросом мало интереса, мы их не касаемся.

По тому же принципу, но варьируя в деталях, образуется большинство нитевидных сперматозоидов животных. Так, по Гроссу у клопа Pyrrhocoris недостает второго деления центриоли и вследствие этого свободного хвостового придатка. С другой стороны, у многих форм встречаются еще дальнейшие усложнения. Так например у саламандры при дальнейшем делении дистальной (здесь кольцевидной) центросомы образуется краевая нить, обусловливающая возникновение типичного ундулирующего края этого спермия (рис. 130).

Таким образом здесь господствует, по крайней мере в принципе, полное совпадение с установленным для Flagellata возникновением жгутиков. Здесь, как и там, различают несколько типов образования жгутиков (через одно деление или двукратное деление центров).

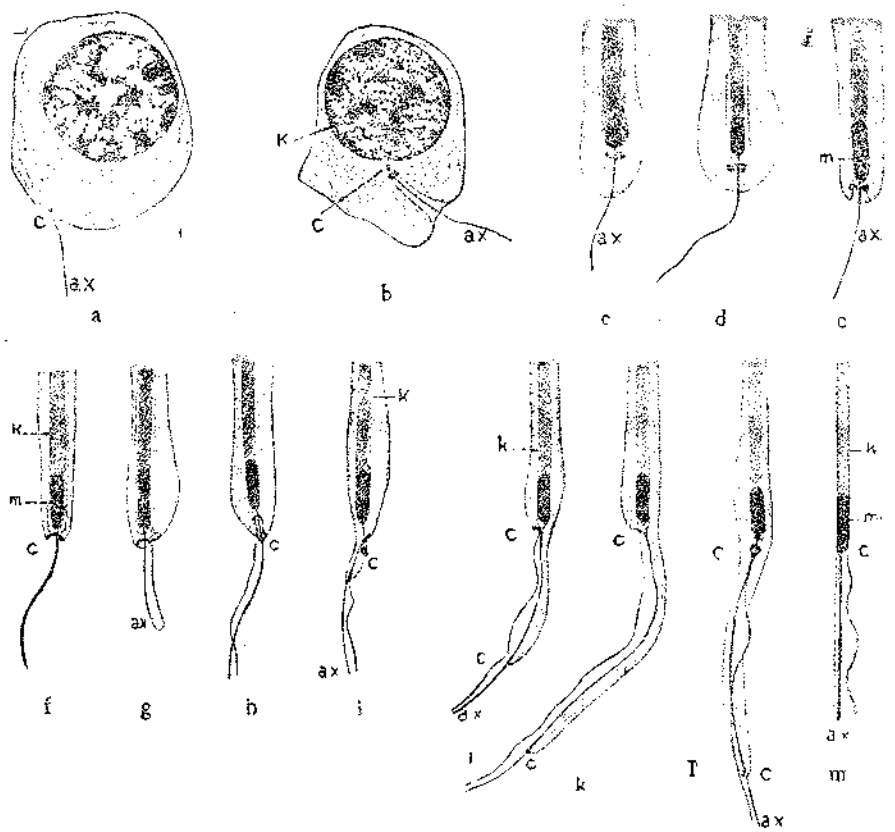


Рис. 130. Развитие сперматозоида саламандры. *a* и *b*—деление центросомы и передвижение центров к ядру; *c* и *d*—задний конец сперматиды, развитие средней части и дистальной центросомы с осевой нитью; *e*—*l*—то же, деление дистальной центросомы и развитие красной нити; *m*—зрелый сперматозоид; *ax*—осевая нить; *c*—центросомы; *k*—ядро; *m*—средняя часть (по Мевесу).

Подобное совпадение наблюдается в генезисе как двухвостых, так и снабженных спирально расположенной лентой ресничек сперматозоидов растений (мхов, папоротниковых, саговниковых); следует обратить внимание на множество жгутиков у последних (рис. 131). У Stangeria (саговниковое) из центросомоподобного тела, часто окруженного лучами, которое также делится при клеточных делениях сперматогенеза и которое помещается у полюсов веретена, возникает наконец благодаря распаду некоторое количество зерен, очевидно соответствующих нашим базальным зернам (рис. 132). Они располагаются по спирали и образуют еще глубоко внутри клетки маленькие реснички (рис. 132, *f*), затем спиральная ресничная лента двигается к поверхности сперматозоида. Страсбургер, Веббер и др. возражали против центросомной природы этого образования, особенно потому, что в других клетках этих растений не найдено никаких центров. Эти образования, обычно называемые блефаропластами,

часто сравнивают с страсбургеровской кинопластмой. Но центросомная природа блефаропласта, как нам кажется, вполне доказана новыми исследованиями Аллена и Шарпа о возникновении сперматозоидов у мхов и папоротников. Как видно на прилагаемом рисунке (рис. 133), центросома делится посредством центродесмоза (*b*, *c*), потом вступает в заметную связь с полюсами веретена во время митоза (*d*, *e*); отсюда опять можно проследить центросомы до покоящихся клеток, в которых они распадаются на вытянутые базальные тельца. Совершенно так же протекает развитие сперматозоидов у папоротников (например Equisetum по Шарпу, рис. 134). Только здесь блефаропласт распадается на кусочки, которые позднее располагаются четкообразной нитью, из которой вырастает множество ресничек. То обстоятельство, что в других клетках этих растений не находили центросом, не представляет большой важности, судя по тому, что мы знаем о центрах. Таким образом в этих образованиях мы имеем дело с истинными центрами, распадающимися сначала на базальные зерна, которые в свою очередь образуют реснички. Таким образом и эти данные находятся в согласии с указанными.

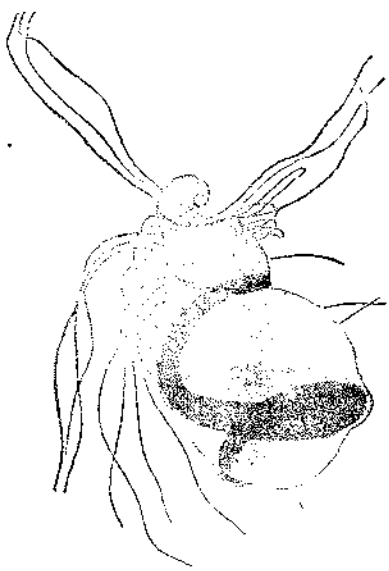


Рис. 131. Сперматозоид Adiantum (увел. 3 200, рис. Белара).

Напротив, о генезисе базальных телец ресничек инфузорий и мерцательных клеток Metazoa до сих пор к сожалению известно очень мало. Только у Tintinnoidea среди инфузорий Геза Энц-младший указал, что при делении базальные тельца ротовых мембранелл вероятно образуются заново из ядра; из макронуклеуса возникает в протоплазме ряд спирально расположенных зернышек, а из них затем еще в эндоплазме развивается внутри вакуоли ресничный аппарат (рис. 135). Эти данные примыкают таким образом до известной степени к только что описанным соотношениям в сперматозоидах папоротников.

Шаттон и Львов недавно установили, что у Foettingeridae базальные тельца размножаются делением, благодаря чему увеличивается число рядов ресничек (образование трихоцист в эмбрионах также исходит из базальных телец) (рис. 136, II). При образовании томитов (особых тел размножения) ряды базальных тел свертываются погружающейся в эндоплазму спиралью в два с половиной оборота (рис. 136, III). При превращении томита в нормальную инфузорию внутренняя спираль развертывается и достигает мало-помалу поверхности; подобной же линией начинают развиваться реснички. Постоянство базальных телец и образование из них ресничного покрова доказано тем самым и для группы инфузорий. Образование ресничек внутри вакуолей в эндоплазме и их последующее выхождение на поверхность установлены Лукасом также и при делении инфузории Cyathodinium piriforme (рис. 137).

Описанные до сих пор, во всяком случае еще очень неполные, исследования о генезисе мерцательного эпителия не дают нам твердой фактической опоры для суждения об отношении ресничек к центрам. Установлено только, что базальные тельца существуют до образования ресничек.

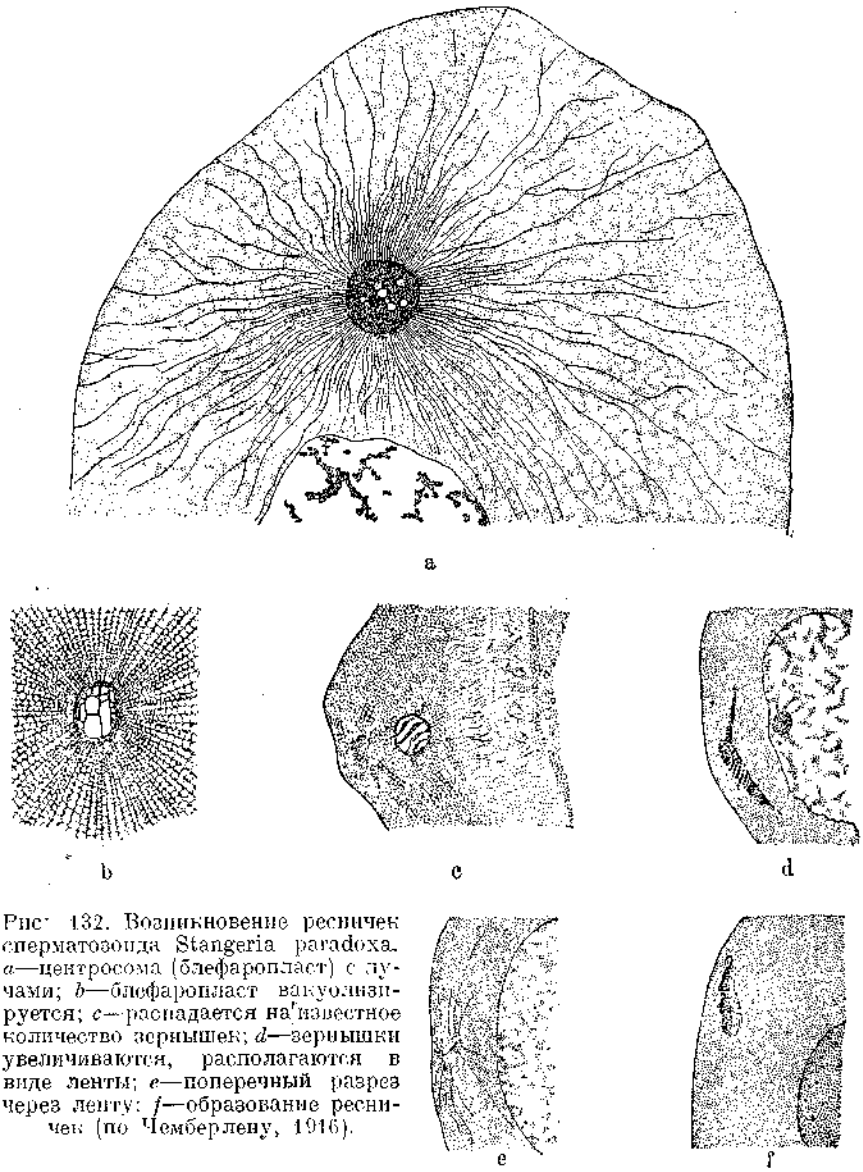


Рис. 132. Возникновение ресничек сперматозоида Stangeria paradoxa. *a*—центросома (блефаропласт) с лучами; *b*—блефаропласт вакуолизируется; *c*—распадается на известное количество зернышек; *d*—зернышки увеличиваются, располагаются в виде ленты; *e*—поперечный разрез через ленту; *f*—образование ресничек (по Чемберлену, 1916).

По Гурвичу базальные тельца возникают как уплотнения альвеолярного края и из них вырастают. Наоборот, Бенда и Икеда установили относительно эпителия придатка семенника человека, что базальные тельца возникают внутри клетки из одного сплошного тела и затем передвигаются к поверхности. Последние данные соответствуют развитию сперматозоидов папоротника и образованию ресничек у некоторых инфузорий. Можно было бы отнести происхождение этих базальных тел за счет центросомы. Но против этого говорит то обстоятельство, что мерцательные клетки могут делиться митотически (Валленгрен, Эргард), причем уже ранее существующие около базальных тел диплосомы функционируют как центры. Их отношения к базальному ресничному аппарату совершенно нельзя доказать после деления. Однако и в этих наблюдениях слишком

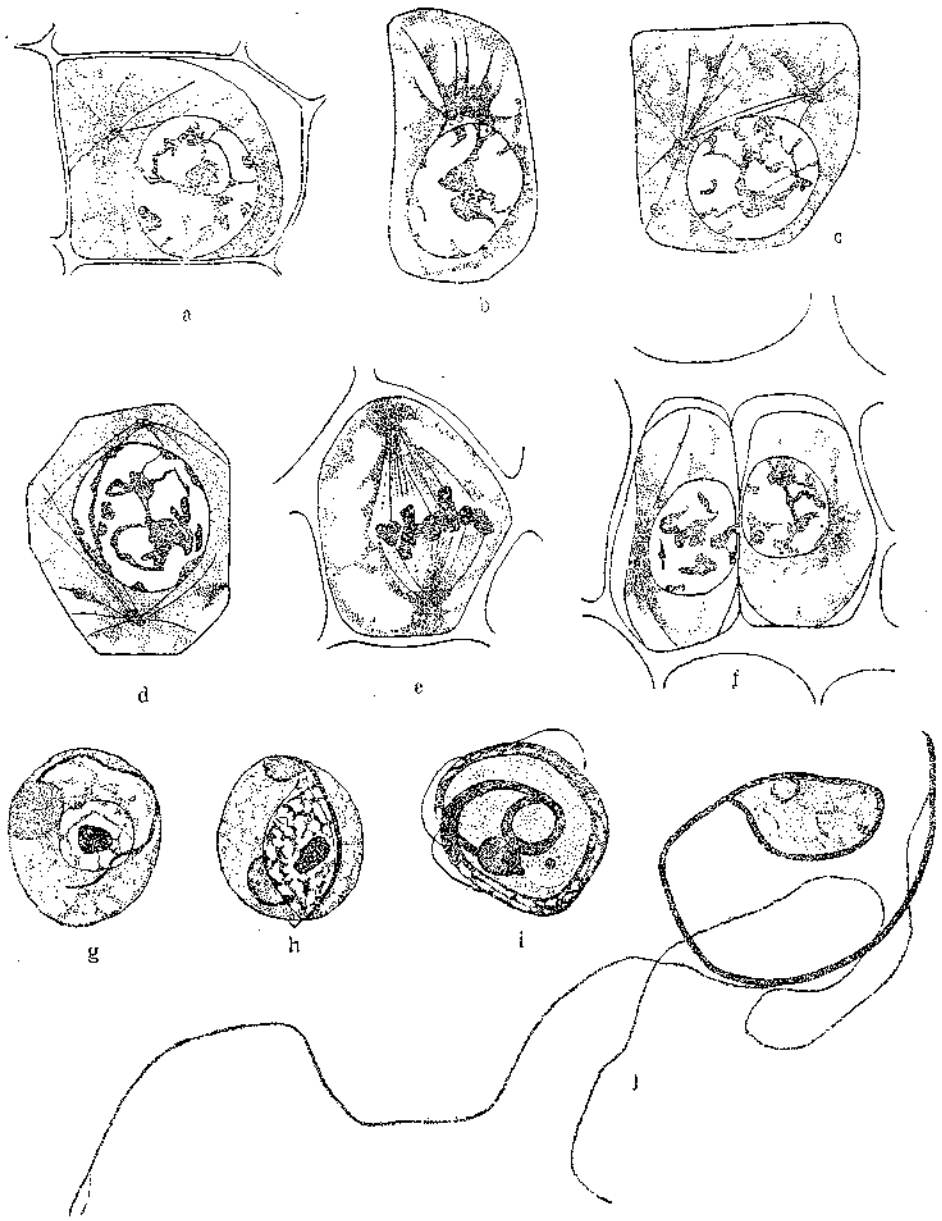


Рис. 133. Деление материнских клеток андроцитов Polytrichum juniperum. *a—j*—митозы с центрами, делающимися позднее блефаропластами сперматозоида: *g*—андроциты. Блефаропласт имеет форму загнутой палочки и прилегает одним концом к лимносфере; *h*—ядро вытянуто в длину. Лимносфера прикасается к задней части ядра; *i*—ядро уже достигло своей окончательной длины и благодаря уменьшению своего объема становится тоньше на всем протяжении. В цитоплазме лежит одна вакуоля; *j*—антерозоид, сделавшийся свободным. На заднем конце тела есть еще остатки цитоплазмы (увел. около 3 800, по Аллену, 1912 и 1919).

много пробелов, чтобы можно было совершенно отрицать возможность возникновения базальных телец из диплосом после деления. Теория Ленгоссек-Геннеги или, может быть правильнее сказать, шаудиновская теория возникновения жгутиковых и ресничных аппаратов кажется нам поэтому, по крайней мере гипотетически, применимой и к клеткам Ciliata и к мерцательным клеткам, хотя и в этих случаях следует указать на

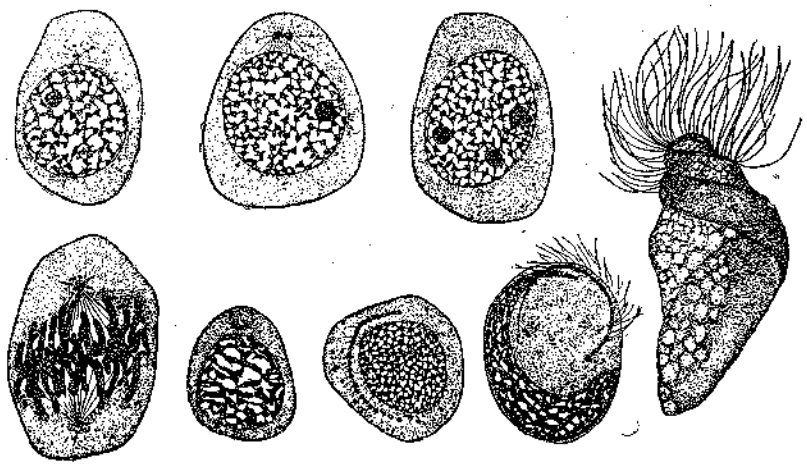


Рис. 134. Equisetum arvense (папоротник). Сперматогенез: можно видеть состояние блефаропласта (центросомы) во время последнего деления созревания и при преобразовании сперматиды в сперматозоид (по Шарпу, 1912).

большие пробелы в наших познаниях; таким образом не исключены и другие возможности.

Но если обобщение теории правильно, она устанавливает не только одинаковый генезис всех мерцательных и жгутиковых аппаратов во всем

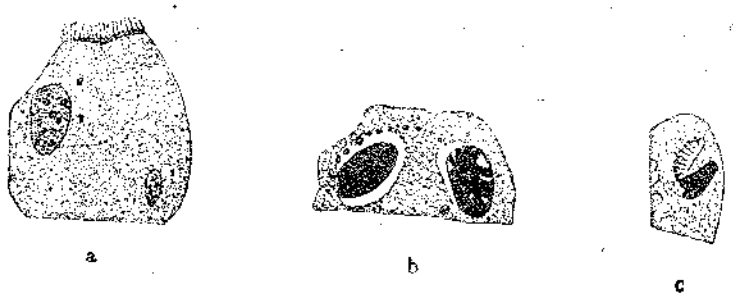


Рис. 135. Возникновение базальных телец и ресничек адоральной перепоночки у Tintinnopsis campanula Эренберг. *a* и *b*—образование базальных зерен из ядра; *c*—образование перепоночки из базальных зерен внутри эндоплазматической вакуоли (увел. около 1 300, по Энцу-младшему, 1909).

животном и растительном царстве, но также объясняет статику мерцания. При делении центров возникают твердые скелетные фибриллы центродесмоза. Если такая нить натолкнется на поверхность клетки и будет продолжать расти, то или вся клетка вытягивается в длину, как мы это видели при образовании животных спермиев, или если один конец крепче укреплен в клетке, то при вырастании клетки выпячивается только более плотный или более жидкий плазматический покров ее. Поскольку эта

нить геля проходит внутри тела Flagellata, она действует как твердый формообразующий элемент, как осевая нить, которая часто не что иное, как центродесмоз, не делающийся свободным, но остающийся всецело внутри клетки. Если однако фибрилла удлиняется, так что поверхность выпячивается в тонкий покров, образуются жгутики. При начале возникновения жгутика, когда он короток,—это относится одинаково как к Fla-

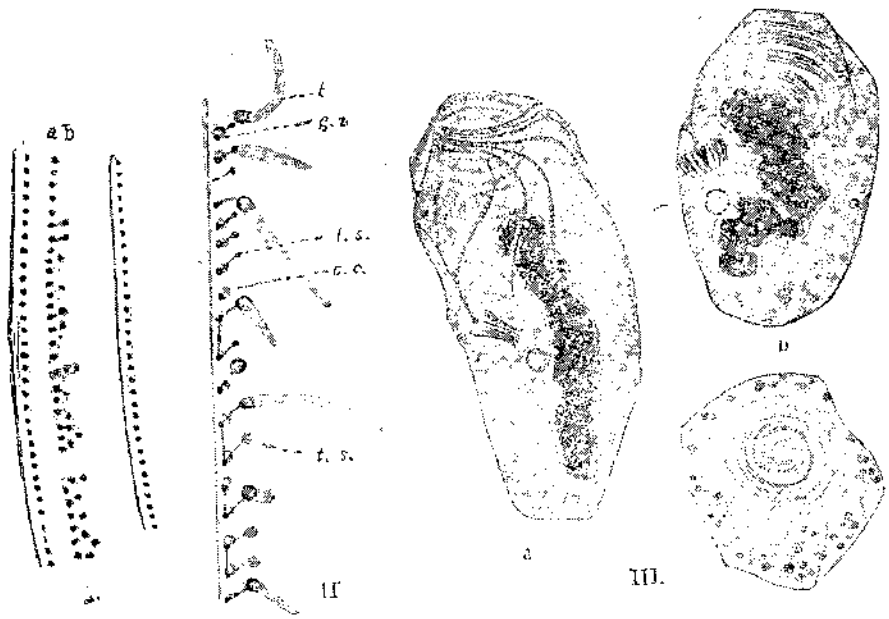


Рис. 136. I—три линии без ресничек инцистированного томонта Gimnodinoides из инфрацилиарных телец без базальных (ресничных) телец. Одно (*a*) начинает образовывать вторую (*b*) линию посредством деления; II—линия ресничек (реснички не окрашены) подвижного томонта Polyspira во время образования трихоцистов. Развитые ресничные тельца (*c. c.* вокруг инфрацилиарных телец (*g. i.*). Большинство из них разделилось и образует один или два тела трихоцистов (*t. s.*). Некоторые из этих трихоцистовых тел набухли и начинают выталкивать трихоцисты (*t*); III—Foettingeria actiniarum; *a*—*c*—три стадии спирального навертывания рядов инфрацилиарных телец и их вхождение в эндоплазму (*c*), *a* и *b*—продольные разрезы; *c*—поперечный разрез (рис. Шаттона и Львова).

gellata, так и к спермиям,—этот растущий плазматический отросток значительно толще, чем уже вполне сформировавшийся жгутик. Нередко описывали первый зачаток ресничек просто как маленькую псевдоподию. Это так же, как и весь генезис, одинаково говорит за то, что жгутики составлены из твердой осевой фибриллы и жидкого протоплазматического покрова.

Из сказанного очевидно, что наше понимание функции базальных тел и центров принципиально отличается от теории Ленгоссека-Геннеги. Мы усматриваем в центрах и базальных телах только образователей твердых скелетных фибрилл, служащих статическим функциям жгутикового аппарата, а вовсе не моторные центры.

б) Мерцательное движение и внешняя механика его

Прежде чем перейти собственно к процессам движения отдельных жгутиков или процессам, происходящим при совместной работе множе-

ства ресничек, мы остановимся на некоторых наблюдениях над укорочением всего жгутикового аппарата, которое стоит в теснейшей связи с более тонким строением и статикой жгутиков. Гольдшмидт нашел, что у мастигамебы Mastigella vitrea, жгутик которой снабжен простой укрепленной в плазме внутриклеточной нитью, жгутиковый аппарат может

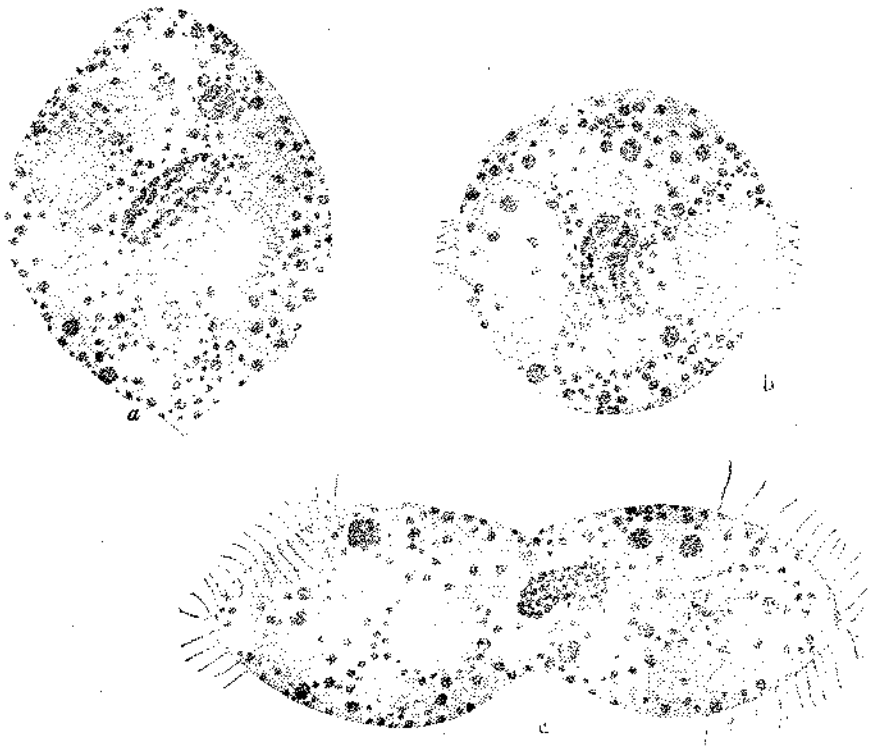


Рис. 137. Cyathodinium piriforme. *a*—образование ресничек внутри эндоплазмы в двух вакуолях; *b* и *c*—выход вакуолей с ресничками на поверхность при делении инфузории (увел. около 1 740, по М. С. Лукасу, 1932).

втягиваться в плазму через трубковидное место прикрепления (базальный аппарат), и жгутик таким образом может значительно укорачиваться (рис. 122, стр. 141). Жгутик в вытянутом состоянии мало активен, в укороченном состоянии, наоборот, сильно подвижен. Основываясь на этих наблюдениях, Эргард сравнивал разные виды мерцательных клеток, исследовал их в физиологическом растворе поваренной соли и в жидкости большой вязкости (раствор поваренной соли+вишневый клей) и мог при этом доказать, что реснички и нити внутриклеточного аппарата при прибавлении вишневого клея сильно укорачивались: именно среднее укорочение для ресничек с более крупными нитями было 19,10%, с более слабыми—12,35% и совершенно не укорачивались реснички мерцательных клеток без внутриклеточного нитчатого аппарата. Более частое повторение опыта с живыми клетками показало, что процесс обратим и что реснички всегда укорачиваются в растворе вишневого клея. Эти наблюдения и опыты показывают, что возможность укорочения ресничек связана с существованием внутриклеточного аппарата. Так как одновременно с укорочением связано также утолщение жгутиков, тогда как нити внутрикле-

точного аппарата всегда остаются одинаково тонкими и нежными, то эти наблюдения можно принять в то же время как дальнейшее доказательство состава свободных ресничек из твердой оси и более жидкой плазматической оболочки.

Движения отдельных ресничек, к описанию которых мы теперь перейдем, так разнообразны, что свести их к определенным типам сначала кажется затруднительным. Правда, установлено 5—6 типов, но они относятся только к немногим специальным случаям и не учитывают всех наблюдаемых вариаций и комбинаций. Разнообразие еще увеличивается тем, что самый жгутик неожиданно изменяет иногда способ движения. Следует добавить, что прежние методы исследования состояли в том, что под микроскопом обычно исследовались отмирающие особи или такие, движение которых было ослаблено желатиной и тому подобными вязкими веществами, так как глаз при нормальном движении не улавливает отдельных ресничек. Только введение освещения в темном поле (ультрамикроскоп) дало бо́льшую ясность, как показали исследования Рейхардта, Улела, Будера и Мецнера. Особенно Мецнеру мы обязаны детальным анализом внешней механики движения жгутика и ресничек, и поэтому мы будем следовать главным образом его выводам.

По механическому эффекту движения различают две формы деятельности ресничек. У форм с полярно расположенными жгутиками жгутики описывают более или менее правильные тела вращения, действуя подобно пароходному винту. Движение же множества расположенных рядами ресничек при боковом размещении их производится в определенной плоскости сперва сильным загребанием и потом более слабым обратным движением, подобно движению весла.

а) Вращающиеся жгутики. Бючли на основании теоретических соображений признал работу жгутиков аналогичной работе корабельного винта или пропеллера; он представлял при этом, что жгутики закручиваются винтом благодаря проходящей в них спиралью «линии сокращения» и вращаются вокруг нее. Мецнер проверил правильность теории теоретическими рассуждениями и остроумными опытами с моделями движения. Он исходил при этом из правильной мысли, что при суждении о движении имеют большое значение не только действующие в жгутиках силы, но и сопротивление воды, противодействующей их движению, и форма несущего их тела.

«Опыты с моделями были поставлены так, что различно установленные более или менее эластические проволоки приводились посредством мотора в быстрое вращение внутри корыта. С помощью освещенных сбоку и взвешенных в жидкости крошечных пузырьков газа, вызванных электролизом, можно было изучать произведенные моделью движения жидкости». С этими картинами токов и формами поверхности, описанными колебанием проволоки, сравнивались картины движения, наблюдаемые на живом объекте. «Токи, возбужденные жгутиками, можно хорошо рассмотреть в темном поле при прибавлении коллоидных суспензий, а иногда и благодаря освободившимся при раздавливании инфузорий мельчайшим кусочкам плазмы».

Теоретические соображения и опыты на моделях привели к заключению, что «местное движение может возникнуть и без винтового строения жгутика—простым описыванием узкого конусообразного пространства. В таких случаях жгутик направлен всегда вперед. При большей гибкости жгутик пассивно принимает форму винта, которую внешне трудно отличить от активно принимаемой формы винта; но в том и другом слу-

чае жгутики действуют различно. Если сильно вращающийся жгутик имеет винтообразную форму, то и при обратном вращении винта жгутика движение происходит жгутиком вперед. Наоборот, плавание вперед со жгутиком на заднем конце мыслимо только с прямым вращением при относительно сильном винтообразном жгутике. Чем быстрее движение, тем уже становится описываемая фигура вращения и тем правильнее само движение; при более медленном движении скорее обнаруживаются неправильности сокращения».

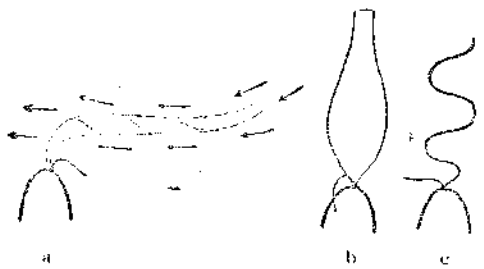


Рис. 138. Движение жгутика Uroglena volvox. Стрелки указывают направление токов жидкости (по Мецнеру, 1923).

С этими теоретическими выводами и опытами на моделях вполне согласуются наблюдения над жгутиками в темном поле. Мецнер установил, что у Flagellata жгутик, колеблясь, описывает форму правильного конуса; жгутиковое ввинчивается в воду с помощью жгутика, причем поперечный разрез описываемого вращения представляет или круг, или эллипсис, или почти плоскость. У лентовидных жгутиков, как легко можно догадаться, фигура вращения должна чисто пассивно принимать эллиптическую форму. Однако эллиптическая фигура вращения может возникнуть и вследствие активной деятельности жгутика. Действия винта в смысле Бючли у жгутиковых обычно не происходит. Только при об-

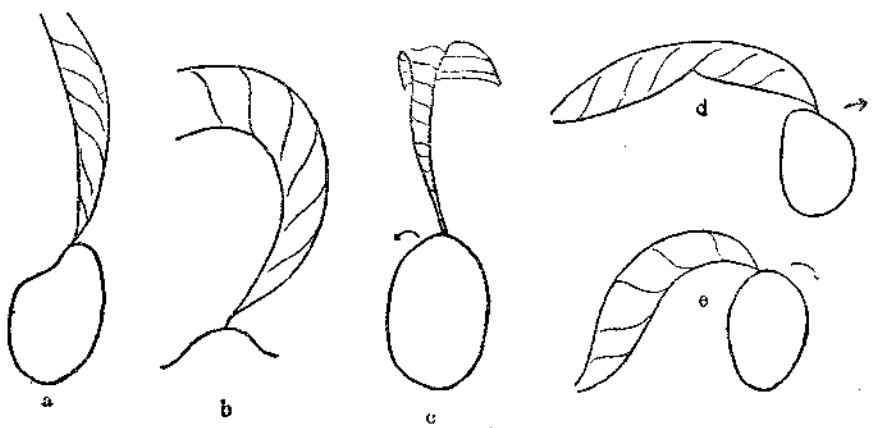


Рис. 139. Движение жгутиков Monas vivipara. *a* и *b*—вид в профиль светлой фигуры вращения: *c*—внезапный отгиб светлой фигуры вращения, вид сверху, с выпуклой стороны; *d*, *e*—сгибание светлой фигуры в сторону, вид в профиль, светлая фигура расширена (по Улеха, 1911).

ратном движении после раздражения можно, временно повышая быстроту вращения, достичь пассивно винтообразной формы и получить таким образом слабое движение вперед с влачащимся жгутиком.

Описание некоторых фигур вращения Flagellata должно пояснить сказанное еще в частностях. На рис. 138, *a* главный жгутик Uroglena volvox описывает очень узкую фигуру вращения, которая при уменьшении скорости далее расширяется (*b*) и при дальнейшем замедлении со-

вершенно исчезает (*c*); тогда видно неправильно извилистое движение самого жгутика. Рисунок показывает одновременно, что у этого объекта сгибанием базальной части жгутика может активно изменяться положение всей фигуры вращения. Такое же активное изменение показывает и Monas vivipara по Улеа, который раньше Мецнера исследовал в темном поле фигуру вращения и описал ее для большого количества Flagellata (рис. 139). Следующий рисунок—Monas vulgaris (рис. 140) в противоположность предшествующему представляет не круглую, но совершенно плоскую эллиптическую фигуру вращения. Кроме того здесь следует еще обратить внимание на длительное сгибание фигуры вращения. «Движение, разумеется, происходит так, что жгутик идет впереди и тащит за собой тело. При этом все тело вращается вокруг своей оси, а путь плавания представляет по большей части спираль вследствие сопротивления воды. Вращающийся жгутик не прикреплен ни к какой твердой точке опоры, и часть противодействующего ему сопротивления приводит тело в обратное вращение. Наконец асимметрия тела действует так, что ось вращения нередко находится вне тела».

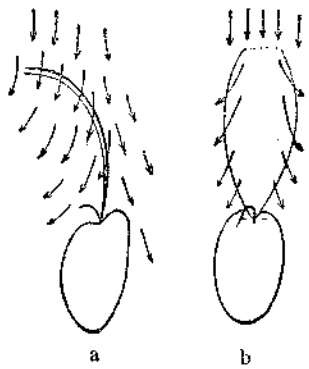


Рис. 140. Движение жгутика Monas vulgaris. Стрелки показывают направление токов жидкости (по Мецнеру, 1923).

Винтовое вращение в смысле Бючли до сих пор наблюдали только Будер и Мецнер у серобактерии Chromatium Okenii. Эта большая бактерия несет жгутик на одном полюсе; при плавании жгутик обычно направлен назад (рис. 141). Грубый и относительно длинный жгутик, который, как предположил Будер, вероятно представляет п у ч о к, состоящий из множества отдельных склеенных друг с другом ресничек, является во время покоя направленным вправо винтом с одним или двумя полными оборотами и сохраняет приблизительно эту форму и во время движения. Фигура вращения колоколообразна и совершенно кругла в поперечнике. Chromatium может изменить при соответствующем раздражении направление своего движения, меняя только направление вращения своего жгутика. В таком случае организм плывет жгутиком вперед. Фигура вращения при этом едва ли отличается от «нормальной». Это, как мы видели, возможно только тогда, когда жгутик при вращении удерживает форму винта. Полученные на живых объектах картины токов вполне совпадают с теми, которые образуются при помощи тонких алюминиевых проволок такой же формы.

Последний пример вращательного движения представляют движения спирилл. Тело этих бактерий обычно винтообразно и несет на обоих полюсах по пучку, состоящему из 20—25 отдельных жгутиков действующих как одно целое. При нормальном плавании оба пучка жгутиков, работают в одном направлении, развивая те же силы. Фигура вращения, находящаяся в данном случае впереди, образует открытый назад широкий колокол, задняя же—широкую или узкую, смотря по физиологическому состоянию, чашечку (рис. 142). При соответствующем раздражении обе фигуры вращения одновременно «выворачиваются», за чем естественно следует и обратное движение. «Механический эффект движения жгутиков у спирилл состоит преимущественно в скручивании тела, идущем в противоположном направлении с вращением жгутика. При быстром плавании

оно происходит так быстро, что контуры тела также исчезают в фигуре вращения. (Более точные измерения указывают, что тело делает почти 13 оборотов в секунду при 26 оборотах жгутика в то же время.) Вследствие своей спиральной формы тело ввинчивается при этом в воду, и очень возможно, что от строения винта тела зависит степень действия этого косвенного (непрямого) движения».

В противоположность Мецнеру Крийгсман считает, что фигуры вращения жгутиковых получаются только движением жгутиков, подобным

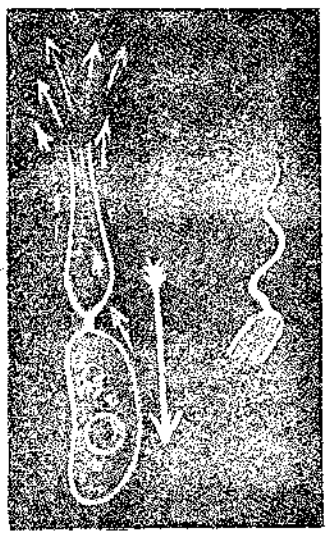
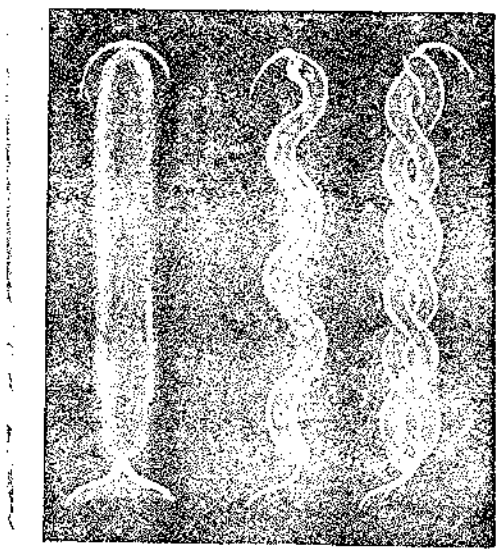


Рис. 141. Chromatium Okenii при освещении в темном поле. В теле капли серы (по Мецнеру, 1923).



a *b* *c*

Рис. 142. Spirillum volutans при освещении в темном поле. *a* и *c*—во время плавания; *b*—в покое (по Мецнеру, 1923).

гребному удару. Когда фигура вращения делается совершенно плоской, т. е. вращение происходит в одной плоскости, как у исследованного этим автором вида Monas (рис. 143), то это фактически представляет переход к гребному движению; однако эти данные отнюдь не противоречат тому, что фигуры вращения описанных выше форм изображают вращение жгутиков. Описанный Крийгсманом вид Monas интересен еще тем, что на нем можно наблюдать весьма различные виды движения, как например движение назад и боковое посредством разного направления волнообразно ударяющего гребным движением жгутика (рис. 144, *a*, *b*) и вращающееся движение с несгибающимся и только на дистальном конце волнообразно (или конусообразно) ударяющим жгутиком (*c*). Это приводит нас к гребному движению ундулиподий, которое хотя и встречается у жгутиков, как в последнем примере, но как правило бывает у ресничек.

б) Гребные реснички. Гребные реснички регулярно встречаются там, где работает вместе более или менее согласованно большое количество ресничек, изредка попадаясь и среди отдельно стоящих жгутиков. Движение происходит приблизительно в одной плоскости. Механически действующий удар легко отличить от обычно медленных обратных сгибаний. При работе весла механический эффект удара, разумеется, должен быть значительно больше, чем действие обратного движения. Разные

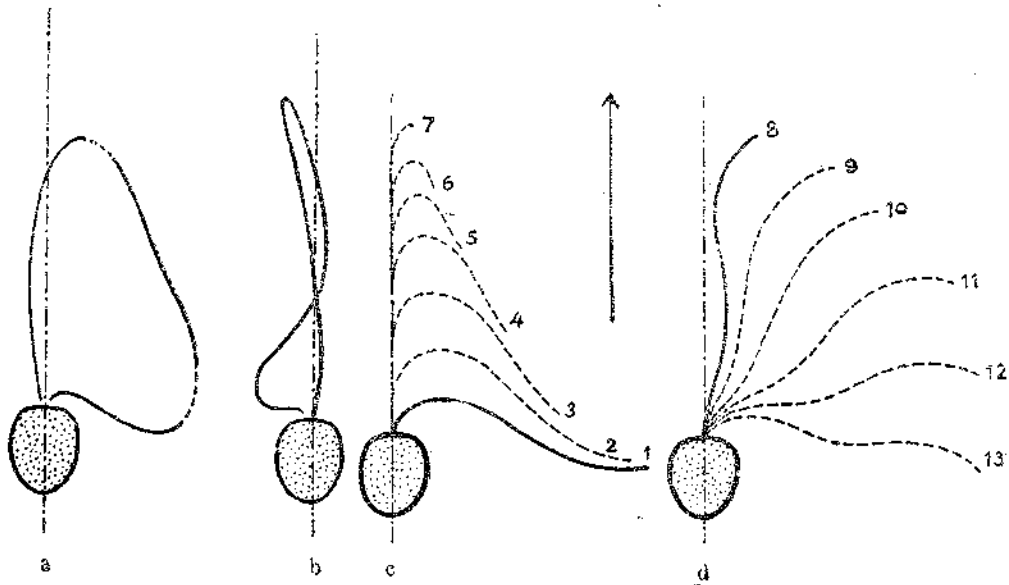


Рис. 143. Monas spec. *a* и *b*—светлая фигура вращения при полной скорости вращения жгутика; *c*, *d*—движение вперед с максимальной скоростью; упрощение движения *a*. *c*—втягивание назад жгутика; *d*—активный удар (схематически) (по Крейгсману, 1925).

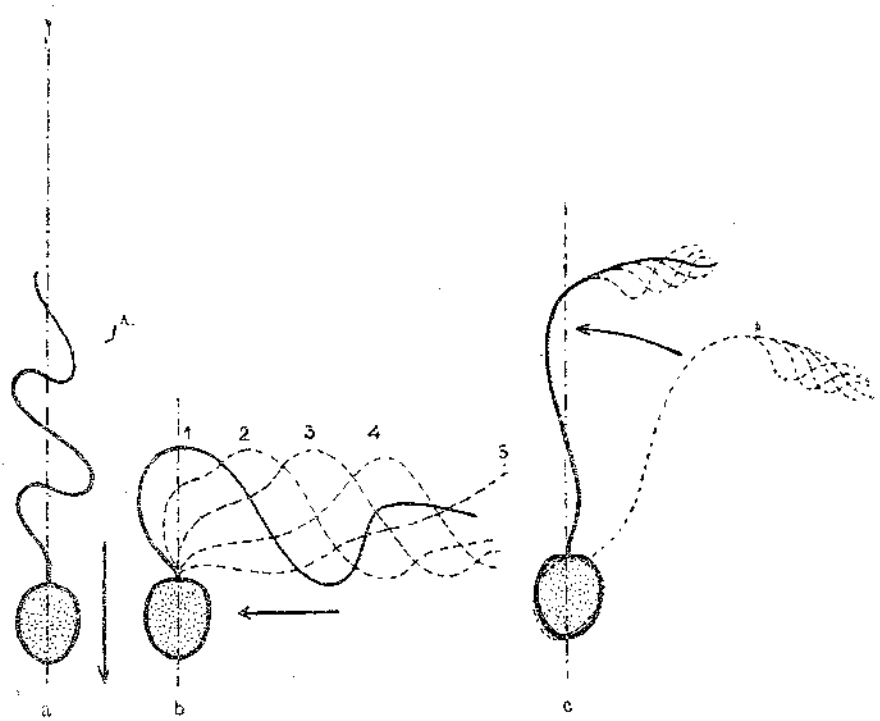


Рис. 144. Monas spec. *a*—движение назад. От основания жгутика идут волны к концу жгутика; *b*—движение вбок перпендикулярно к продольной оси. Жгутик показывает волнистое движение; *c*—поворот животного. Жгутик кроме кончика—в покое, кончик имеет волнистое движение. Схематично (по Крейгсману, 1925).

полагали, что это достигается тем, что удар производится б ы с т р е е, чем обратное движение, или тем, что сопротивление во время обратного движения меньше. Но недавно Людвиг и Прантль показали, что гребным движением жестких, находящихся в воде ресничек даже при большей быстроте удара вперед нельзя вызвать поступательного движения организма, несущего реснички. Тщательные исследования гребных движений жгутиков и ресничек установили только последний род гребного действия. На это указывал уже Ферворн для ресничек инфузорий, и Гелей недавно подтвердил и дополнил эти наблюдения. Особым методом он зафиксировал метахронные удары рядов ресничек в момент движения и таким образом дал картину удара и обратного движения ударяющих ресничек. Этот способ гребного движения с плоско прилегающим обратным движением Мецнер наблюдал также при движении сперматозоидов Adiantum cuneatum (рис. 145). Во время удара (фазы 1—4) ресничка остается почти неизменной, сгибаясь главным образом вблизи самого основания. И выпрямление ее становится прежде всего заметным именно здесь (фазы 5—6). Волна сокращения бежит в дистальном направлении от основания и возвращает к исходному положению конец ресничи, очевидно пассивно влекущийся. Выпрямление реснички происходит по всей его длине: уменьшение сопротивления здесь достигается изменением угла удара. Явную картину гребного движения с плоско прилегающим обратным движением дал Крейгсман у упомянутого вида Monas (рис. 143, *c*). В мерцательном эпителии Metazoa повидимому встречаются также только такие гребные движения ресничек с плоско прилегающим обратным движением. Приложенные микрофотографии Грея (рис. 146) показывают это чрезвычайно ясно.

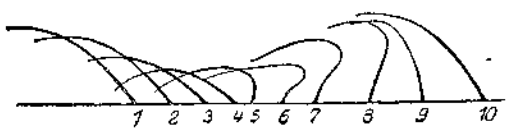


Рис. 145. Гребной удар реснички сперматозоида Adiantum cuneatum. *1—4*—удар; *5—10*—обратное движение (по Мецнеру, 1923).

О с к о р о с т и движения ресничек мы имели до сих пор только очень неточные данные. Согласно новым исследованиям Мецнера все приводимые цифры слишком низки. Это можно вывести из того, что в темном поле нельзя видеть самых жгутиков, но только охватываемое ими светлое пространство. Но нужно не менее 10 оборотов в секунду, чтобы возникло гомогенное светлое пространство. Более точные измерения Мецнер произвел недавно стробоскопическим путем в темном поле. «Свет, идущий от дуговой лампы, ритмически затемняется пластинкой диафрагмы, вращающейся с измеренной скоростью. Если реснички работают с математической точностью, при совпадении ударов с затемнением света должна наступать кажущаяся остановка движения ресничек».

Мецнер дает ряд данных о скорости движения ресничек в следующей таблице:

I. В р а щ а ю щ и е с я ж г у т и к и

a) Пучки жгутиков		
Chromatium Okenii	40—60	оборотов в секунду
Spirillum volutans	37—40	» » »
» tenue	75—90	» » »
b) Отдельные жгутики		
Uroglena volvox	36—40	» » »
Anthophysa vegetans	36—40	» » »

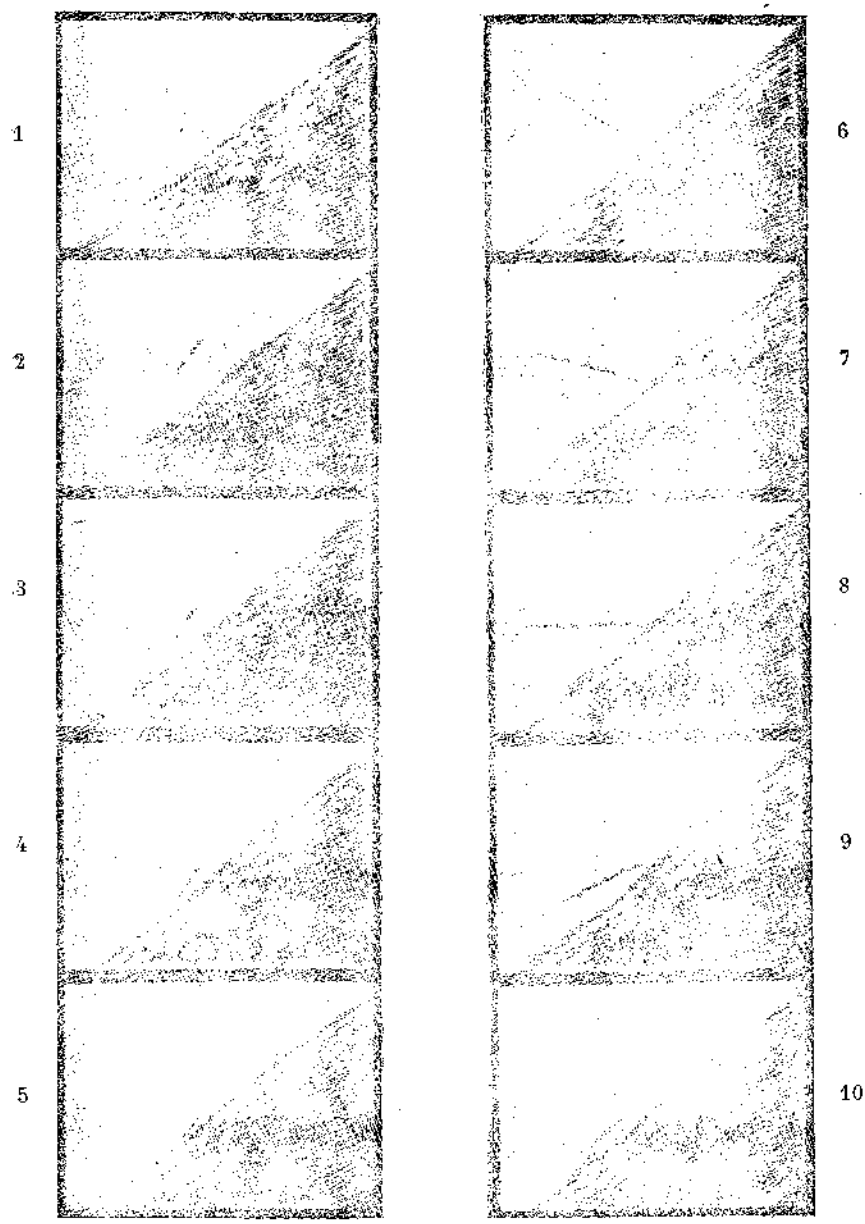


Рис. 146. Mytilus. Десять последовательных снимков одного удара ресничек. *1—5*—подготовка к удару; *6—10*—самый удар. Промежутки между каждым снимком—0,05 секунды (по Грею, 1930).

II. Гребные реснички

a) Гребные реснички				
Hexamitus crassus	2—3	удара	в	секунду
b) Реснички тела				
Opalina ranarum	13	ударов	в	»
Paramaecium caudatum	10—11	»	»	»
Spirostomum ambiguum	10—11	»	»	»
Colpidium colpoda	10	»	»	»
c) Мерцательный эпителий				
лягушки	13—17	»	»	»
d) Реснички перистома				
Paramaecium caudatum	22—28	»	»	»
Vorticella convallaria	28	»	»	»
Stylonychia mytilus	28	»	»	»
Stentor coeruleus	28	»	»	»
Epistylis plicatilis	24—27	»	»	»
e) Сперматозоиды				
Adantium cuneatum	20	»	»	»

Из сравнения чисел видно, что вращающиеся жгутики работают безусловно быстрее, чем гребные реснички. Всего медленнее и неправильнее двигаются гребные передние жгутики Hexamitus. Среди гребных

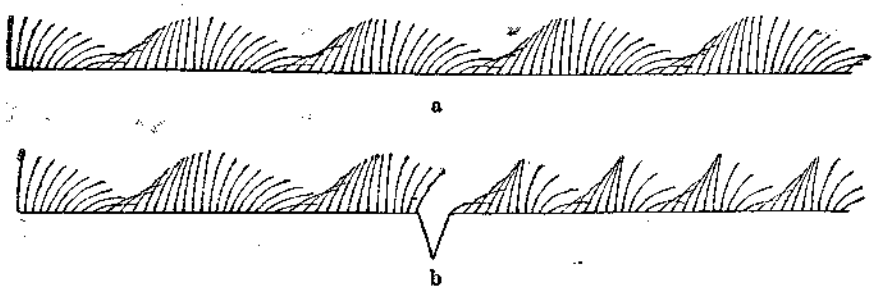


Рис. 147. *a*—сплошной ряд ресничек с неизменной метахронией их ударов. Самая верхняя реснička определяет ритм, остальные следуют ему попеременно; *b*—ряд ресничек, разделенный посредине надрезом на две половины. Каждая половина работает собственным ритмом (по Ферворну).

ресничек метахронно ударяющие реснички Holotricha и мерцательного эпителия Metazoa в среднем опять показывают меньшие величины (от 10 до 17 ударов) в сравнении с работающими синхронно ресничными мембранеллами перистома.

Совместная работа многих отдельных ресничек чрезвычайно повышает способность движения всего клеточного организма. Несмотря на это возможность различных движений инфузории и других организмов, снабженных гребными ресничками, как указанные Ctenophora и многоресничные сперматозоиды папоротников, ограничена. Она обусловлена координированным совместным действием отдельных ресничек. В небольших группках ресничек, как например на поперечных рядах или мембранеллах инфузорий и ресничных листочках Beroe, отдельные реснички работают синхронно, но у большинства—метахронно, т. е. попеременно. Последнее движение начинается с передней реснички и идет, последовательно захватывая в определенный промежуток времени каждую следующую реснicку раньше, чем последует обратное движение передней реснички. Рассматривая инфузорию продольно, можно видеть, что

такой ряд ресничек имеет вид волнующихся колосьев поля (рис. 147 и 148). Синхронно двигаются, как указано, обычно только очень небольшие группы ресничек, стоящих в одном ряду и часто тесно связанных друг с другом базальными структурами; нередко отдельные жгутики при этом склеены

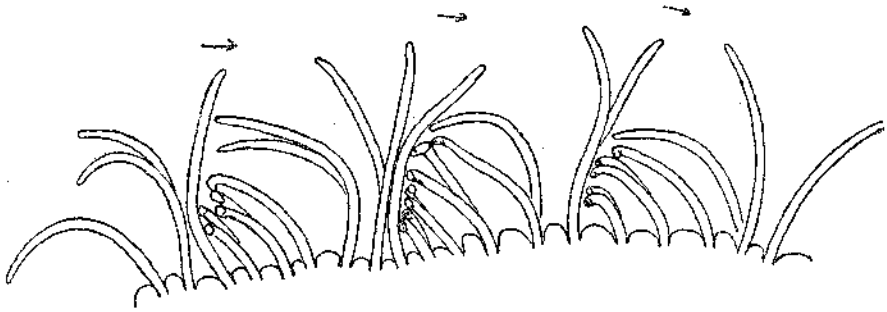


Рис. 148. Paramaecium caudatum. Фиксированное положение ряда ресничек, двигающихся друг за другом (по Гелею, 1920).

между собой в настоящую пластинку. Метахронное движение встречается чаще всего. Оно происходит у всех инфузорий и мерцательных клеток. Однако нередко можно наблюдать у одного и того же организма синхронное и метахронное движение отдельных ресничек; реснички каждого поперечного ряда ударяют синхронно, каждого продольного ряда, наоборот,—метахронно.



Очень интересна передача раздражения с одной реснички на другую; синхронное, ритмичное движение необходимо предполагает такую передачу. Думают обычно, что базальные структуры играют при этом главную роль, однако нередко передача раздражения с одной реснички на другую может происходить при прикосновении. Опыты Ферворна на гребневиках и инфузориях подтверждают правильность этого взгляда. У Ctenophora движение начинается всегда с самого переднего листочка одного ряда ресничек и передается отсюда назад. Если задержать листочек в

Рис. 149. Ряд ресничек Вегое сбоку. Пластинка при * отогнута помощью тонкого ланцета так, что не может производить удара. Вследствие этого волны ресничек идут сверху только до этой пластинки, тогда как пластинки, лежащие далее от места перерыва, остаются неподвижными (по Ферворну).

середине ряда, то волна ресничек бежит сверху только до этого места, тогда как листочки, находящиеся дальше в том же ряду, вовсе не двигаются (рис. 149). Несмотря на автономию отдельных ресничек между ними устанавливается при таком координированном ритмичном движении очень большая зависимость. Передача его совершается в этом случае прямым прикосновением ресничек. У инфузорий, напротив, передача движения может быть прервана лишь надрезом пелликулы (рис. 147, *b*). Таким образом только эктоплазма играет здесь роль в дальнейшей передаче.

Школа Кофоида в США, Клейн и Гелей недавно описали весьма различные фибриллярные образования у инфузорий как проводящие раздражение элементы (нервные волокна) и вызывающие координированные движения ресничек инфузорий. Как мы увидим в дальнейшем, нет ника-

ких доказательств для такого объяснения этих структур, и оно кажется совершенно невероятным.

С другой стороны, известны случаи, в которых не только реснички и базальные структуры, но и протоплазма может служить для передачи раздражения. Так, мы ранее видели, что спириллы отвечают на раздражение переменой вращения о б о и х находящихся на концах жгутиков. Раздражение, действующее на жгутик на одном конце спириллы, очевидно может передаться жгутику, находящемуся на другом конце, только через протоплазму.

b) Теория мерцательного движения

О внутреннем механизме движения жгутиков мы пока еще ничего достоверного не знаем и должны довольствоваться гипотезами. Пока опыты и наблюдения позволяют нам сказать одно: причина деятельности жгутика лежит в самом жгутике, т. е. движение его а в т о н о м н о.

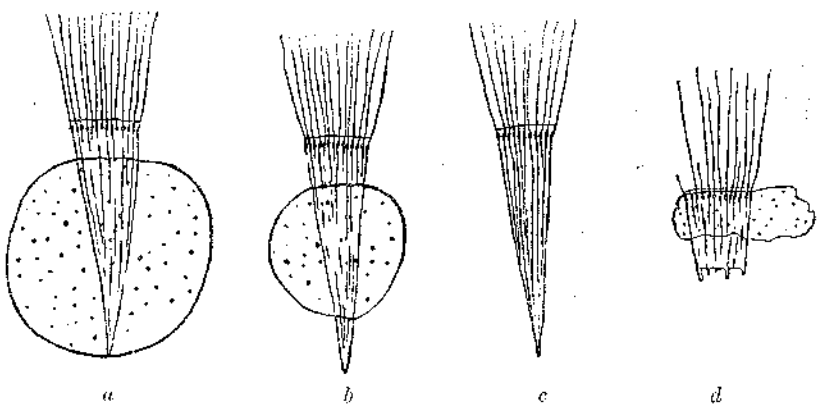


Рис. 150. Кусочки мерцательных клеток из кишки Anodonta. Тонкие мерцательные волоски направлены вверх и возникают из края базальных телец, от которого нити корневого конуса тянутся внутрь клетки. У *a* и *b* висит еще круглая капля протоплазмы на ресничном аппарате; *c* представляет изолированный ресничный аппарат без дифференцированной клеточной протоплазмы; у *d* отделена часть корневого конуса. Все кусочки клеток безъядерны, а реснички продолжают еще двигаться (по Петеру, из Ферворна).

Теория Ленгоссека-Геннеги утверждала, что базальные тельца жгутиков представляют их к и н е т и ч е с к и й центр. В защиту этого взгляда приводились наблюдения Петера, который показал, что оторванные ресничные клетки могут производить оживленные движения, пока в них содержатся базальные тельца (рис. 150), и движение немедленно останавливается, если отделить ресничку от базальных телец. Если это наблюдение и верно для отдельных видов ресничек, то его ни в каком случае нельзя обобщать. Относительно некоторых жгутиков, в особенности у Protozoa, известно, что они могут двигаться и без жгутиковых корней. Мевес наблюдал, что после перерезки сперматозоида морской свинки между его средней частью и хвостом последний двигался самостоятельно. Факт автономности жгутикового движения согласуется скорее со взглядом на движение жгутиков, недавно высказанным Будером в соответствии с его исследованиями о движении жгутиков Chromatia. К нему до известной степени примкнул и Мецнер. Как мы видели выше, Будер счел вероятным, что жгутики Chromatia представляют пучок жгутиков, скрученных наподобие кабеля. «Если мы представим себе, что сократится один из эластических элементов,

которые его составляют, то вытянутый перед этим кабель примет строение винта. Само собой понятно, что ширина и крутизна его оборотов прежде всего зависят от величины сокращения и от степени скручивания элементов в кабеле. Если мы примем, что все элементы сокращаются ритмически и опять растягиваются, то винт кабеля будет при этом вращаться, обнаруживая такие же явления, какие мы замечаем у жгутикового винта Chromatia» (Будер). Таким образом деятельность целого объясняется здесь метахронной работой отдельных элементов. Принять этот взгляд для пучка жгутиков, морфология которого до известной степени его подтверждает, мешает установленный Кольцовым факт, что каждый жгутик окружен жидкой плазмой, поэтому и отдельные фибриллы в пучке жгутиков должны быть погружены в общую жидкую плазматическую массу. Распространить этот взгляд на простые жгутики кажется нам совершенно невозможным по указанным выше основаниям. Можно было бы прибегнуть к другому способу выйти из положения, ссылаясь на особые метаструктуры. Но и в том и другом случае проблема не разрешается, а только перемещается.

Наоборот, факты статики ресничек и внешней механики их движения подтверждают взгляд, уже ранее высказанный Гурвичем, Пюттером, Провачеком и др. и в последнее время получивший еще более верное обоснование, так как было точно доказано, что реснички состоят из твердой скелетной фибриллы и жидкой протоплазматической оболочки. Сообразно этому тот же принцип, который лежит в основе, по крайней мере в главном, движения протоплазмы, является причиной и мерцательного движения. Голая жидкая плазма жгутика доставляет (как при движении амебы) при изменении поверхностного натяжения энергию движения. Это есть активный сократительный элемент. Здесь приходится принимать во внимание поверхность, чрезвычайно большую по сравнению с массой; ее вполне достаточно, чтобы объяснить значительно больший механический эффект мерцательного движения по сравнению с движением псевдоподий. Но благодаря тому, что способная к сокращению жидкая плазма внутренне связана сцеплением с твердой скелетной фибриллой, неупорядоченное движение псевдоподии вводится в определенное русло по направлению осевой нити. Следствием этого является боковое или винтовое сгибание жгутика, которому, как антагонисты, противодействуют силы эластичности осевой фибриллы, согнутой и выведенной из состояния равновесия. Из совместной работы обоих компонентов жгутика может получиться в результате очень сложный механизм—колебательное или вращательное упорядоченное движение жгутика. Мы удовольствуемся здесь более общим изложением гипотезы, так как сейчас не видно средств и путей подвергнуть ее точному испытанию.

Правда, на основании опытов различного действия сильных и слабых кислот и солей на движение ресничек и их очевидной аналогии с данными по физиологии мышц (см. ниже, стр. 188) Грей предложил подробно разработанную гипотезу движения ресничек, причем причиной движения он считает образование кислот. Однако так как согласно новейшим достижениям мышечной физиологии мышечные сокращения не связываются более с образованием кислоты, то и для этой гипотезы нет достаточных оснований.

3. Движение мышц

Мы познакомились с ресничками—органеллами, которые по сравнению с псевдоподиями несмотря на тот же, как мы предположили,

принцип энергии (поверхностные силы), развивают значительно большее механическое действие и придают клеткам упорядоченное и чрезвычайно правильное движение. Возникающие здесь движения выходят далеко за пределы всех известных движений неорганических коллоидных жидкостей, и до сих пор не удалось создать из неорганических веществ модели, которая бы подражала внутреннему механизму этих коллоидных живых двигателей. Но мышечные волокона или мышечные клетки—третья сократительная клеточная органелла—далеко превосходят скоростью и действием двигательной силы и это движение ресничек, повышая таким образом и делая гораздо разнообразнее функции организмов, обладающих этими органеллами. В то время как у ресничек механически действующий сократительный элемент выдается из клетки и поэтому функционирует преимущественно в жидкой среде, механизм, определяющий движение мышечной клетки, перенесен внутрь клетки, где, как мы увидим, этот механизм имел все возможности развиваться далее во время филогенетического развития животных. От простой фибриллы—мионемы, как она встречается у Protozoa, обычно играя наряду с другими двигательными элементами клетки подчиненную роль, эти внутриклеточные сократительные элементы постепенно развиваются в животном царстве через эпителиально-мышечную клетку, через самые различные типы гладких мышечных волокон до поперечнополосатой мышцы, представляющей рабочую машину высочайшего совершенства—машину такой функциональной способности, подобной которой творческий человеческий ум до сих пор не мог изобрести. В то время как у низших форм мышечных клеток сократительные волокна отступают на второй план по сравнению с плазмой (вероятно соответственно этому здесь также преобладают другие функции клетки), уже в гладких мышечных клетках низших Metazoa сократительный элемент и волокнистая структура становятся главнейшей функцией всей клетки, что наиболее резко выражено в поперечнополосатой мышечной клетке. Прежде, исходя из анализа поперечнополосатой мышцы, признавали оба другие вида мышц—гладкие мышечные клетки и мионемы—за теоретически одинаково с нею функционирующие образования. Но новые данные заставляют сильно в этом сомневаться. Как мы увидим, и морфологические и статические основы у этих типов чрезвычайно различны. Поэтому мы рассмотрим все три типа отдельно с морфологической и физиологической стороны.

а) Мионемы

У многих Ciliata и Gregarinae в эктоплазме находятся специфические образования, которые обнаруживают подобно мышечным фибриллам высших животных активную сократимость, одновременно сильно укорачиваясь и утолщаясь. У Ciliata они расположены обычно в эктоплазме в виде однообразных простых продольных волокон; с другой стороны—мы встречаем в мионеме мускульной ножки Vorticellidae усложненный мышечный аппарат с чрезвычайно высокой функциональной способностью. У грегарин мионемы образуют кольцевой слой волокон между экто- и эндоплазмой, причем отдельные кольцевые волокна часто связаны анастомозами. До недавнего времени все эти фибриллярные структуры Protozoa рассматривались без исключения как мионемы, без ближайшего исследования их функций, и таким образом чисто статические скелетные фибриллы не раз назывались также мионемами. Однако сократительными можно считать у клеток Protozoa только те фибриллы, активная сократи-

мость которых действительно доказана укорочением их длины и одновременным утолщением.

Начнем наше описание мионем с описания сложнейшего мионемного аппарата—мускульной ножки Vorticellidae, так как он самым подробным образом был проанализирован в образцовой работе Кольцова. Vorticel-

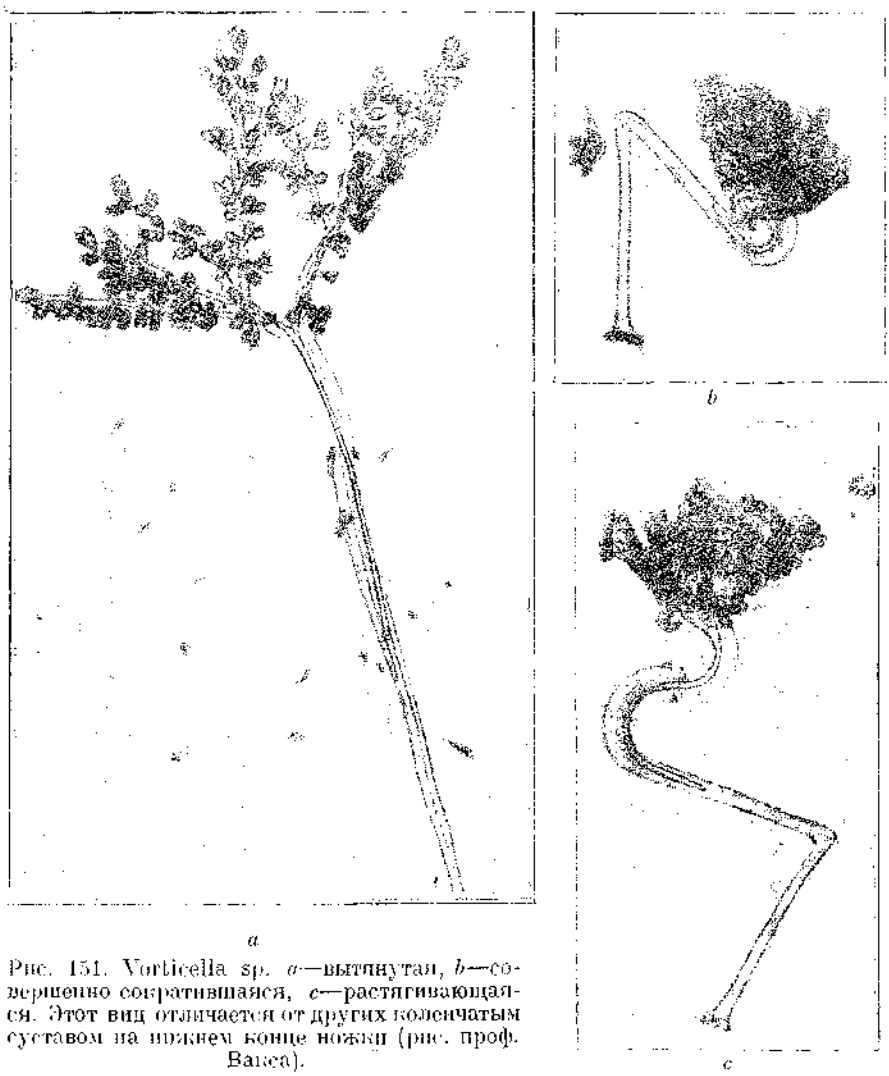


Рис. 151. Vorticella sp. *a*—вытянутая, *b*—совершенно сократившаяся, *c*—растягивающаяся. Этот вид отличается от других коленчатым суставом на нижнем конце ножки (рис. проф. Ванса).

lidae обладают, как известно, на заднем конце своего тела длинной ножкой в виде трубки, которой они прикрепляются к какому-нибудь субстрату и в которой, спирально закручиваясь, проходит мионема (рис. 151, *a*). Можно наблюдать, как эта ножка при малейшем раздражении сокращается с быстротой молнии, сжимаясь в несколько спиральных оборотов (рис. 151, *b*, *c*). Это быстрое спиральное движение производится сокращением мионемы. Кольцов следующим образом объяснил строение и статику ножки у морской Zoothamnium alternans (рис. 152). Мускул ножки проходит легкой спиралью в просвете псевдохитиновой твердой трубки.

При разрушении мионемы трубка выпрямляется. Сама мионема, вероятно омываемая внутри трубки морской водой, состоит (рис. 152) из: 1) тонкой, но очень прочной пелликулы, 2) внешнего жидкого зернистого слоя протоплазмы, где ясно видно движение протоплазмы,—текоплазмы, 3) внутреннего гомогенного, также жидкого, столбика протоплазмы— кинопла́змы и 4) слоя плотных, находящихся в состоянии геля продольных волокон, на границе между обеими частями плазмы; эти волокна немного длиннее ножки и потому слегка скручены. Внешняя и внутренняя оболочки, так же как продольные фибриллы, представляют крепкие эластические несократимые элементы, как это доказал Кольцов опытами с осмосом и мацерацией. Они несут статические функции, сопротивляясь сокращению; ножка после своего сокращения расправляется вследствие их эластичности. Главное участие принимают в этом продольные фибриллы, которым раньше по аналогии с фибриллами поперечнополосатых мышц одним только и приписывали способность к сокращению. Кинопла́зма же вовсе не представляет собой твердой субстанции или крепкого волокна, но, наоборот, является жидким протоплазматическим столбиком. Это видно, во-первых, из того, что посредством понижения осмотического давления можно вызвать очевидную вакуолизацию кинопла́змы в гипотонических растворах—процесс вполне обратимый (рис. 153), и, во-вторых, из того, что кинопла́зма под действием различных внешних влияний (слишком сильного гипотонического или гипертонического и изосмотического раствора NaCl и KCl) может распасться на ряд круглых капель (рис. 154). Если во время распада кинопла́змы на капли фибриллы совершенно не разрушаются (что иногда бывает), то сократимость мионемы все-таки в этот момент пропадает. Это ясно указывает на то, что фибриллы представляют может быть скелетный элемент, но ни в коем случае не сократительный. Проксимальный конец ножки Zoothamnium несократим. Мионема

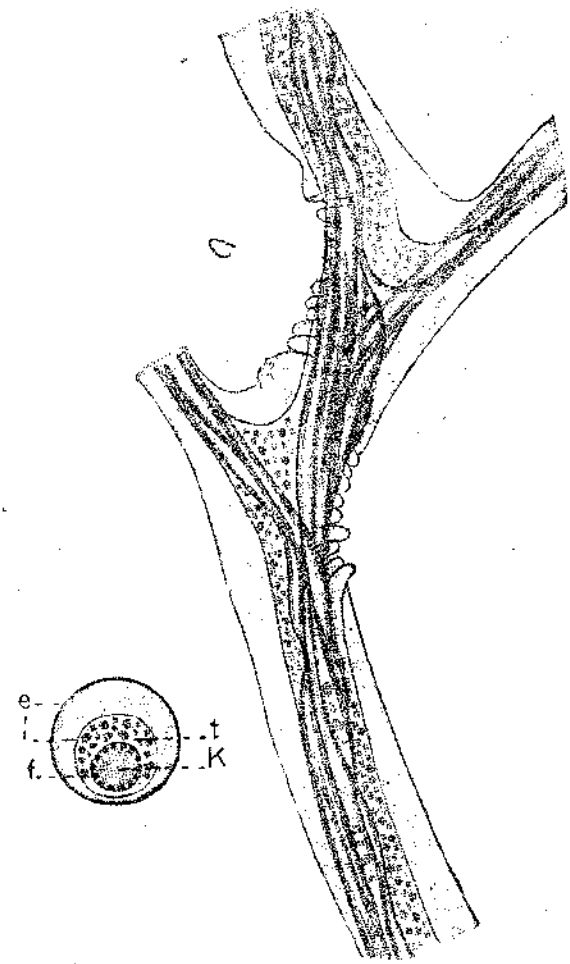


Рис. 152. Нижняя часть главного ствола Zoothamnium alternans с двумя боковыми ветвями. Рядом его поперечный разрез: *e*—внешняя оболочка; *i*—внутренняя оболочка; *t*—текоплазма; *k*—кинопла́зма; *f*—скелетные фибриллы (по Кольцову, 1911).

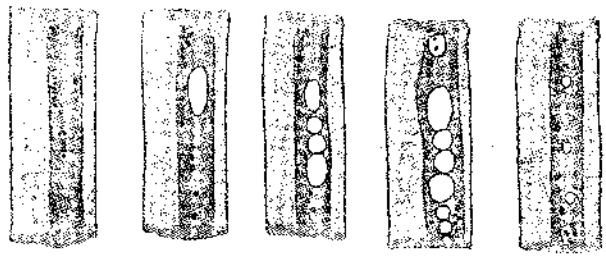


Рис. 153.

Рис. 153. Вакуолизация кинопласмы в живой, способной к сокращению ножке Zoothamnium alternans под влиянием гипотонического раствора (по Кольцову, 1911).



Рис. 154.

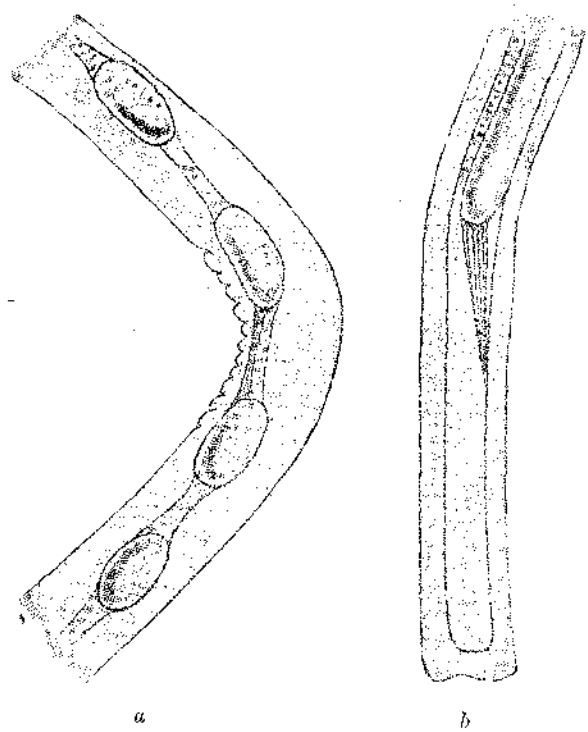


Рис. 155.

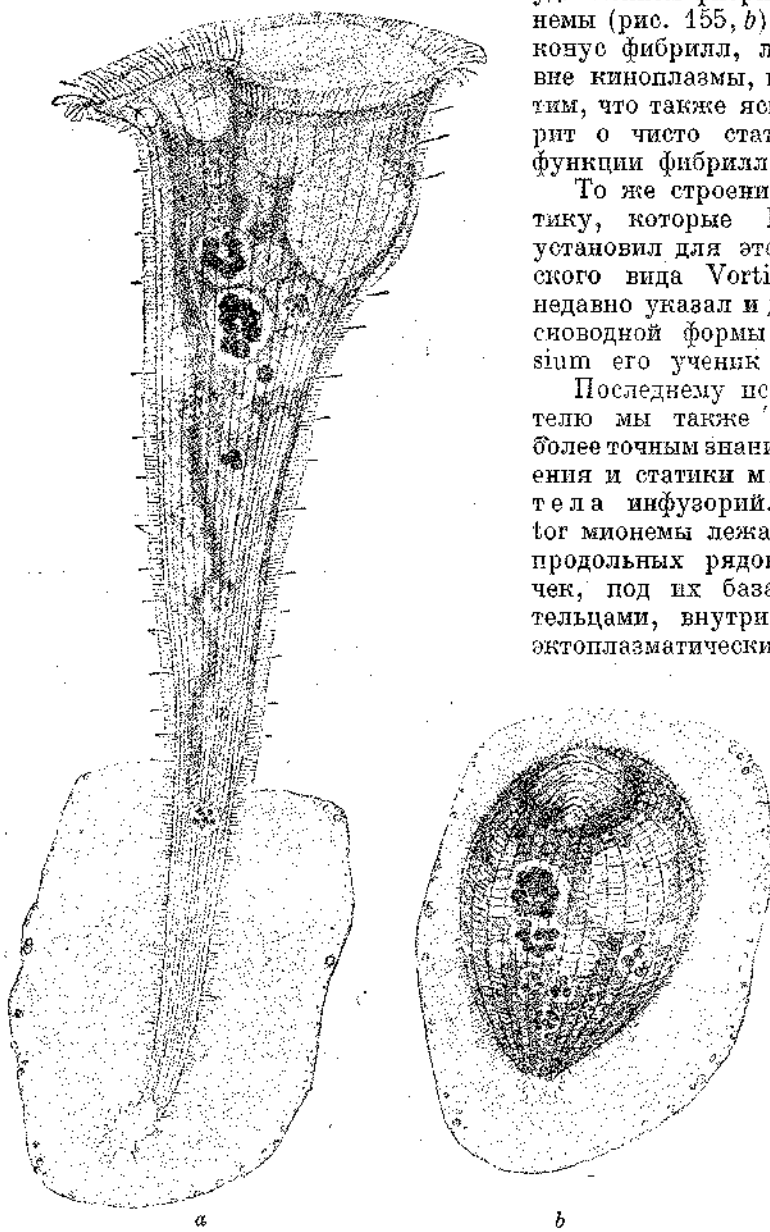
Рис. 154. Zoothamnium alternans. Распад кинопласмы (по Кольцову, 1911).

Рис. 155. Zoothamnium alternans. *a*—движение ножки на месте неполного разделения двух капель кинопласмы; *b*—проксимальный конец ножки (по Кольцову, 1911).

оканчивается значительно выше места прикрепления внешней оболочки и сбоку прикрепляется к оболочке конусовидным пучком фибрилл — удлинением фибрилл мионемы (рис. 155, *b*). И этот конус фибрилл, лежащий вне кинопласмы, несократим, что также ясно говорит о чисто статической функции фибрилл.

То же строение и статику, которые Кольцов установил для этого морского вида Vorticellidae, недавно указал и для пресноводной формы Carchesium его ученик Роскин.

Последнему исследователю мы также обязаны более точным знанием строения и статики мионем тела инфузорий. У Stentor мионемы лежат вдоль продольных рядов ресничек, под их базальными тельцами, внутри ясных эктоплазматических ка-



a *b*

Рис. 156. Stentor roeseli. *a*—вытянутый; *b*—тот же индивидуум в сокращенном состоянии (увел. около 335, рис. Белара).

нальцев. Что действительно речь идет о мионеме, следует из способности этих инфузорий к быстрому сокращению (рис. 156), сопровождаемому значительным укорочением мионемы. Каналы по Роскину представляют твердые эластические статические трубки, которые при известных

условиях могут быть изолированы. Каждая миокема состоит из твердой эластической растяжимой оболочки и жидкого сократимого столбика протоплазмы — к и н о п л а з м ы. Очевидно, что и здесь столб киноплазмы может распасться на ряд капель под действием сильных изменений среды (рис. 157). Так же построены мионемы остальных Ciliata. Следующее наблюдение доказывает правильность описания статики этого аппарата. У инфузорий Climacostomum virens находятся на поверхности фибриллярные структуры, совершенно подобные описанным мионемам Stentor (рис. 158). Но эта инфузория совсем н е с о к р а щ а е т с я. Ближайшее исследование показало, что фибриллы в каналах здесь находятся в твердом эластическом состоянии. Даже при двухчасовом действии концентрированной уксусной кислоты эти фибриллы не распадаются на капли. Очевидно, что с преобразованием жидкого содержимого фибриллы в твердое образование из геля исчезла и сократимость этой структуры.

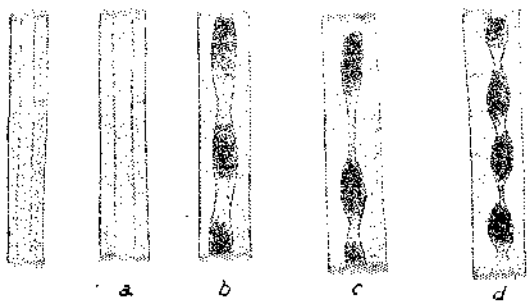


Рис. 157. Мионема Stentor coeruleus внутри канала. *a*—несокращенная; *b*—сильное сокращение; *c*, *d*—распад киноплазмы на капли (увел. 2000, по Роскину, 1923).

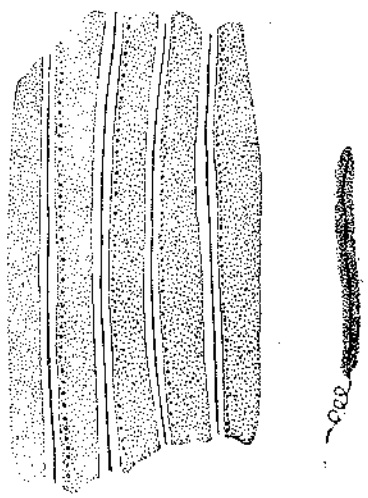


Рис. 158. Climacostomum virens. Мионемоподобные статические фибриллы (по Роскину, 1918).

В противоположность движению ресничек, происходящему нормально автономно без внешнего раздражения, движение мионем обычно производится под действием особых р а з д р а ж е н и й, а после сокращения мионема скоро опять растягивается и переходит в состояние покоя. В чистых растворах кальция и магния происходит согласно Кольцову автономное сокращение ножки, особенно сильное в растворах кальция, именно 3—5 раз в минуту, тогда как в растворах магния оно менее одного раза в минуту, иногда же может падать до 0,25 раза в минуту. Действие солей кальция и магния на сокращение ножки Vorticellidae видно из следующего. Чистые растворы хлористого натра (также и KCl, NH_4 Cl и LiCl) действуют как сильный яд, в котором после 15—62 минут киноплазма непременно распадается на капли. Очень незначительные следы Mg (0,001 нормального) и Ca (до 0,0005 нормального) могут ослабить ядовитое действие NaCl и KCl и замедлить распад более чем на 100 минут и почти в той же мере, как и более сильные растворы Mg и Ca.

Что касается происхождения энергии, вызывающей сокращение мионемы, в особенности ножки Vorticellidae, то прежде всего приходит на ум изменение осмотического давления и поверхностного натяжения; при этом можно думать о поверхностном натяжении или между текоплазмой

и кинoплазмой или между текоплазмой и наружной средой. Но осмотические опыты Кольцова показали, что можно вакуолизировать и заставлять расширяться кинoплазму при помощи гипотонических растворов, не изменяя в то же время сократимости ножки (рис. 153 и 159, *c*). В гипертонических растворах, наоборот, текоплазма образует складки, не нарушая сократимости (рис. 159, *a*, *b*). Изменения осмотического давления вовсе

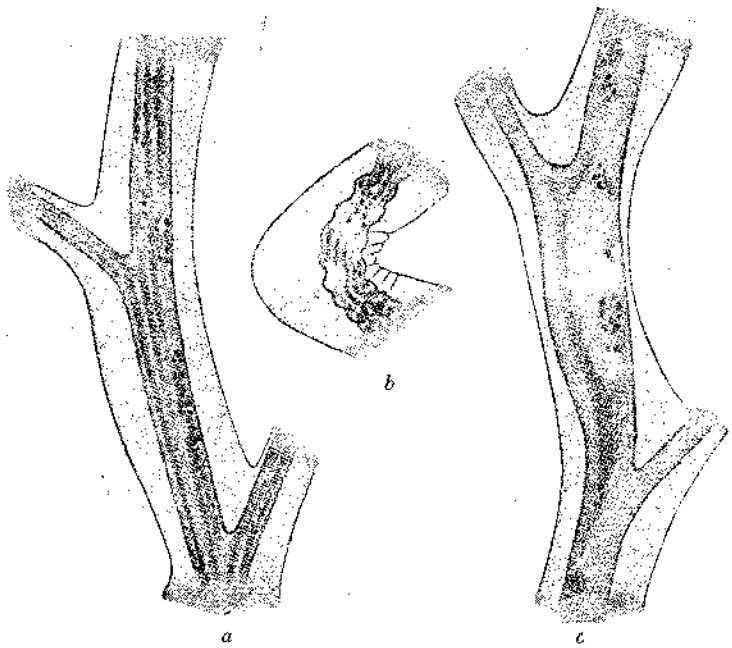


Рис. 159. Zoothamnium alternans. Складки внутренней оболочки, возникающие в гипертоническом растворе (*a*, *b*), исчезают при действии гипотонического раствора (*c*) (по Кольцову).

не имеют важного значения при сокращении. Далее, так как при прибавлении гипертонических растворов значительно увеличивается поверхность текоплазмы, благодаря тому что оболочка мионемы образует складки, не оказывая в то же время влияния на сокращение, то едва ли при процессе сокращения играет роль и поверхностное натяжение текоплазмы. Отсюда Кольцов делает следующее заключение: причина сокращения ножки Vorticellidae лежит в изменении поверхностного натяжения на границе между кинoплазмой и текоплазмой.

Так как у мионем тела Ciliata недостает особой текоплазмы, то мы должны принять, что там источником энергии может служить повышение поверхностного натяжения кинoплазмы по отношению к жидкости канала.

Однако до сих пор еще недостает экспериментального доказательства, что источником энергии в данном случае действительно является только поверхностное натяжение. Кольцов, объясняя описанное выше действие ионов Mg и Ca на сокращение особым батотоническим действием этих солей на поверхность кинoплазмы, считал это объяснение рабочей гипотезой. Уменьшение поверхностного натяжения кинoплазмы вызывает вытягивание ножки, а последнее поэтому объясняется действием адсорбции кальция и магния на поверхности кинoплазмы. Повышение поверхност-

ного натяжения или сокращения ножки обусловливается особым химическим процессом в текоплазме, благодаря которому экстрагируется кальций с поверхности киноплазмы и наступает неактивное (недиссоциируемое и нерастворимое) соединение его с текоплазмой.

Даже если нормально эти ионы, которые всегда существуют в небольшом количестве там, где обычно живут Vorticellidae, играют роль при движении, надо все же признать, что здесь, так же как и при сокращении поперечнополосатого мускула (см. далее), происходят особые химические процессы, служащие источником энергии для всегда значительных функций работы. Как и при сокращении мышцы, как мы это узнаем далее, химическая энергия по всей вероятности производит здесь работу, превращаясь в энергию поверхности. Однако в настоящее время мы ничего не знаем об этих химических и энергетических процессах (принятие батотонического действия солей Ca и Mg Кольцовым чисто гипотетично), и едва ли можно исключить участие других процессов, например гидратации и дегидратации.

б) Гладкая мышечная клетка

До недавнего времени так называемые гладкие мышечные волокна, очень распространенные в весьма разнообразной форме у беспозвоночных и в не подчиненных воле животного мышцах позвоночных, рассматривались исключительно как низшая стадия развития поперечнополосатых мышечных клеток. Согласно этой точке зрения они должны быть построены по тем же основным принципам и по тому же плану. Естественно, что при таком понимании известное до сих пор представление о строении и функции гладкой мышечной клетки было в высшей степени неудовлетворительно несмотря на многочисленные гистологические данные. Разные типы гладких мышечных клеток уже чисто гистологически сильно отличаются друг от друга, поэтому вряд ли можно предполагать, что в разных типах находятся те же структуры и те же внешние механические условия. У самых простых типов находится только небольшое количество относительно толстых мышечных волокон, напоминающих во многом мионемы Protozoa, а гладкие мышечные клетки позвоночных животных выполнены тончайшими мышечными фибриллами —элементарными неразложимыми далее фибриллами, похожими в этом отношении на фибриллы поперечнополосатых мышц. Не следует заранее предполагать, что эти толстые мышечные волокна и тонкие гладкие фибриллы представляют, как это до сих пор считали, элементы одного и того же рода. Не касаясь природы этих образований, мы однако выразим осторожно свою точку зрения, назвав большие мионемоподобные образования мышечными волокнами и сохранив за более тонкими фибриллами название мышечных фибрилл.

За последние годы Боцлер доказал, что и физиологически существует два рода гладких мышечных фибрилл, различающихся друг от друга морфологически—фибриллы тетануса и тонуса. С первыми связаны тетанические (см. дальше, стр. 187) сокращения, служащие для движения, с последними—тонические непрерывные сокращения. Первые отличаются тесным прилеганием к сарколемме (оболочка мышечной клетки), относительной толщиной и легкой окрашиваемостью. Вторые, наоборот, очень тонки, выполняют и внутреннюю зону саркоплазмы и мало окрашиваются. По Боцлеру существуют мышечные клетки, обнаруживающие только один из этих типов фибрилл. Однако во многих случаях в одной и той же клетке встречаются вместе и оба вида мышечных волокон (рис. 160). Как будет

указано дальше, тетанические фибриллы тождественны с фибриллами, названными здесь мышечными волокнами, а тонические фибриллы—с мышечными фибриллами гладких мышечных клеток.

Исходя из кольцовского анализа ножки Vorticellidae, Роскин исследовал ряд типов гладкой мускулатуры с этой точки зрения и пришел к вы-

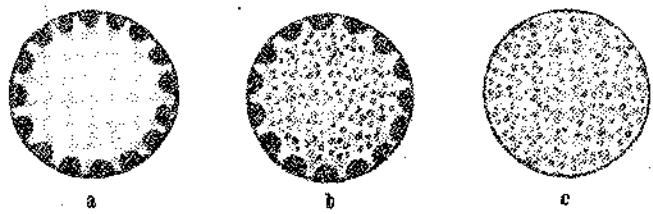


Рис. 160. Схематическое изображение трех типов неполеречнополосатых мышечных волокон на поперечном разрезе. *a*—тип с исключительно тетаническими фибриллами; *b*—смешанный тип с тетаническими и тоническими фибриллами; *c*—тип с чисто тоническими фибриллами (по Боцлеру, 1928).

воду, отличному от градиционного. К этому выводу мы в дальнейшем присоединимся с той оговоркой, что здесь необходимы еще дальнейшие и прежде всего самые тщательные экспериментальные подтверждения.

Самый простой тип гладких мышечных волокон мы находим в так на-

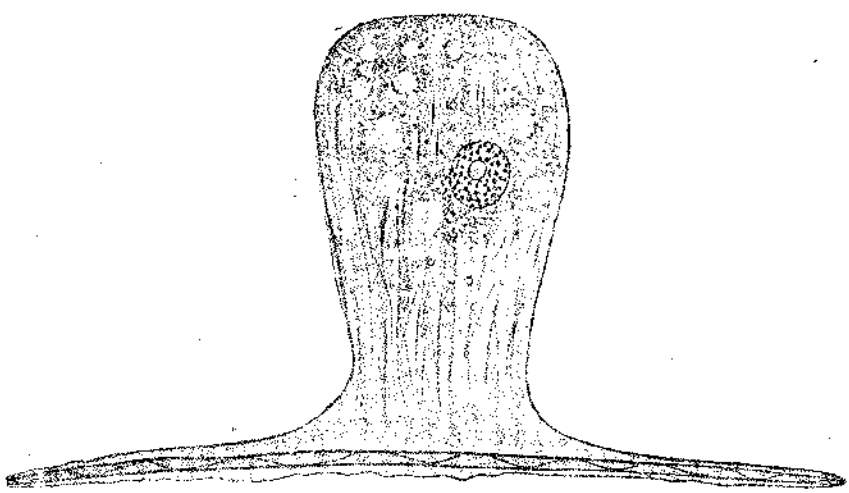


Рис. 161. Покровномускульная клетка Hydra fusca (увел. 2 000, по Роскину, 1923).

зываемых эпителиально-мускульных клетках Coelenterata. Здесь, например у гидры, лишь маленькая базальная часть клетки играет роль при функции сокращения, остальная же часть служит как эктодермальная или эндодермальная эпителиальная клетка для другой функции. «Мышечное волокно» эпителиально-мускульной клетки Hydra относительно очень толсто, но несмотря на это считалось до сих пор совершенно гомогенным. По Роскину это образование не есть гомогенное волокно, как его представляют до сих пор гистологические рисунки, и не волокно, составленное из отдельных элементарных фибрилл, как это принимали многие авторы по аналогии с элементарными фибриллами поперечнополосатых мышц; оно состоит в действительности из столбика кинoплазмы с тверды-

эластической оболочкой снаружи, совершенно так же, как описанные выше мионемы Stentor. Кроме того внутри кинноплазмы находится тонкая эластическая спиральная скелетная нить, которая, как и оболочка, представляет формообразующий элемент (рис. 161). И здесь для доказательства этого взгляда можно бы было привести влияние осмотических действующих веществ, в особенности растворов глюкозы.

По тому же принципу, нам кажется, построена и более сложная эпителиально-мускульная клетка Ascaris megalocephala. Эти клетки представляют собой в целом длинные плоскоцилиндрические или пучковидные волокна очень значительных размеров, в середине которых находится большое клеточное тело с ядром (рис. 162). Волокно состоит из сократительного коркового слоя, имеющего в средней части форму вертикально стоящей подковы с обращенным внутрь отверстием, из которого выступает клеточное тело; это отверстие на обоих концах волокна замкнуто со всех сторон (рис. 163). И в замкнутой части находится хорошо развитая центральная протоплазма, называющаяся здесь, как и вообще она называется у мышечных клеток, саркоплазмой. Сократительный корковый слой волокон состоит из радиально расположенных мышечных тяжей, содержащих ряд лежащих периферически тонких фибрилл (рис. 163, *b*; на поперечных разрезах фибриллы кажутся точками). Между мышечными волокнами находится тоже саркоплазматическое вещество, в котором кроме зерен гликогена лежат тонкие опорные фибриллы (*Stf*), стоящие в тесной связи со сложной системой фибрилл, пронизывающих далее всю клетку. Это—опорные фибриллы, описанные Гольдшмидтом, которые не сокращаются и потому при сокращении принимают волнообразную форму. В новейшее время против такого понимания высказывается Боцлер, указывающий, что они также укорачиваются при сокращении и бывают вытянуты прямо в продольном разрезе сократившихся мышц. Только более грубые фибриллы, имеющиеся помимо них, сжимаются при сокращении волнообразно: он также считает их скелетными фибриллами, тогда как тонкие прямые фибриллы представляют тонические фибриллы. Согласно указанным данным Роскина у Hydra следует может быть предположить, что мышечные тяжи состоят из жидкой кинноплазмы, тогда как включенные в них фибриллы также представляют только скелетные волоконца.

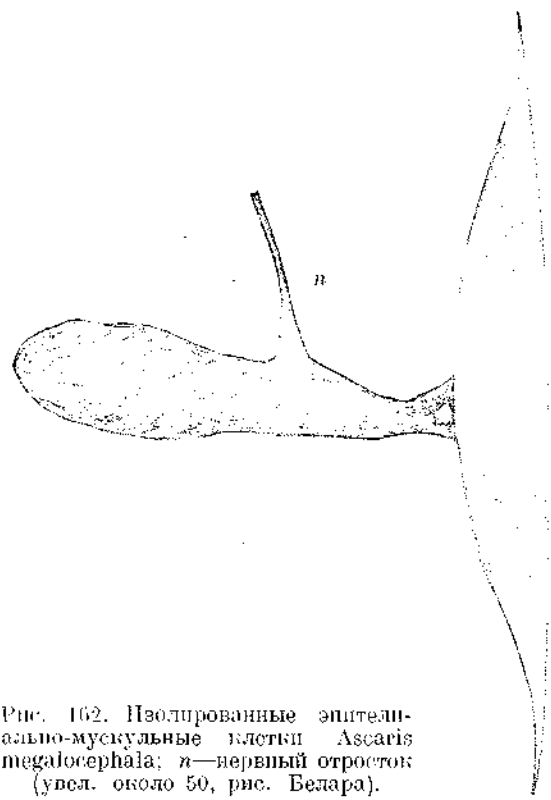


Рис. 162. Изолированные эпителиально-мускульные клетки Ascaris megalocephala; *n*—нервный отросток (увел. около 50, рис. Белара).

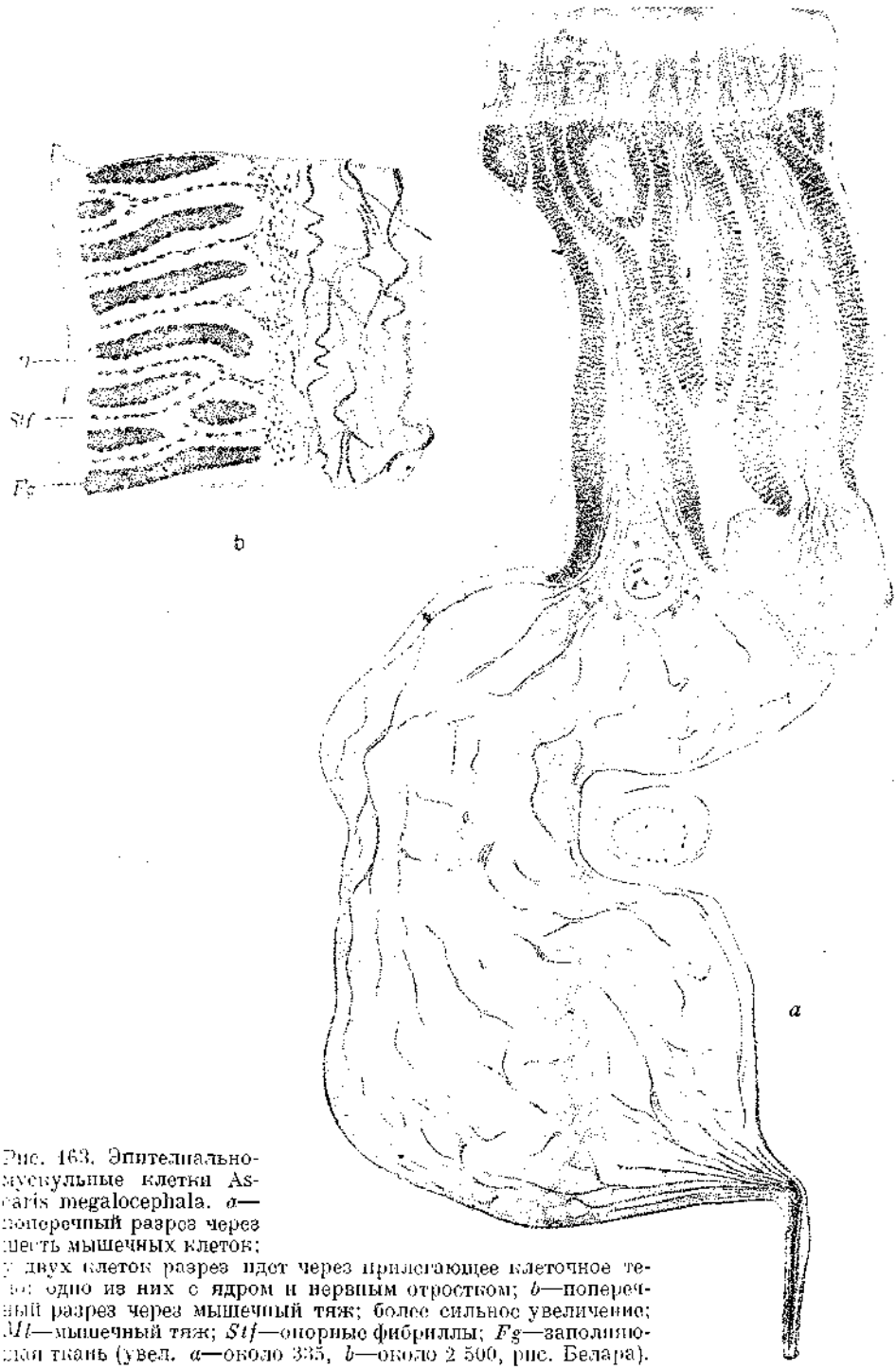


Рис. 163. Эпителиально-мускульные клетки Ascaris megalocephala. *a*—поперечный разрез через шесть мышечных клеток; у двух клеток разрез идет через прилегающее клеточное тело: одно из них с ядром и нервным отростком; *b*—поперечный разрез через мышечный тяж; более сильное увеличение; *Ml*—мышечный тяж; *Stf*—опорные фибриллы; *Fg*—заполняющая ткань (увел. *a*—около 335, *b*—около 2 500, рис. Белара).

Если мы представим себе, что сократительный корковый слой эпителиально-мускульной клетки Ascaris превращен в полый цилиндр и полость выполнена содержащей ядро саркоплазмой, то мы перейдем к следующему типу гладкой мышечной клетки, часто встречающемуся у беспозвоночных



Рис. 164. Косой продольный и поперечный разрез через мышечное волокно Hirudo. Мышечное волокно обладает сократительной оболочкой, в которой включены лентовидные фибриллы (по Гурвичу, 1913).

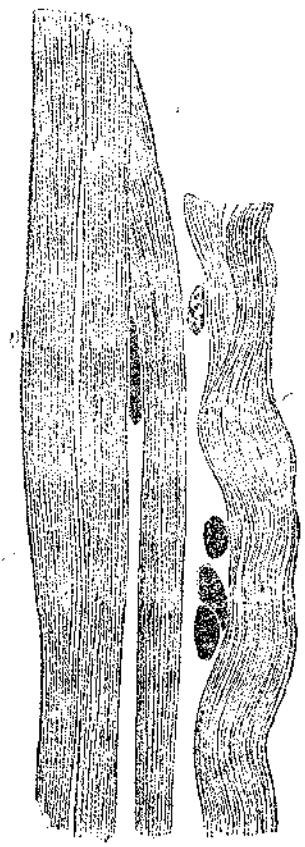


Рис. 165. Гладкие мышцы из мантии Anodonta (по Гейденгайну).

животных, как например у Ctenophora, Hirudinea, Heteropoda и т. п. (рис. 164). При этом в том случае, если в особой гомогенной наружной плазме (т. е. в сократительной краевой зоне) имеется относительно немного толстых волокон, эти волокна повидимому соответствуют мионемам или мышечным волокнам в эпителиально-мускульной клетке Hydra и мышечным волокнам Ascaris или например Hirudo, где фибриллы кажутся тонко лентовидными. У Вегое Роскин принимает, что весь краевой слой соответствует кинеплазме мионемы, тогда как фибриллы, существующие в относительно небольшом числе, могут считаться только скелетными фибриллами. Однако Боцлер доказал, что фибриллы или волокна являются единственными структурами активно сокращающихся гладких мускульных

клеток Betoe, и это именно и есть тетанические фибриллы и в смысле Боцлера. Изменением осмоса Роскин показал, что этот корковый слой особенно чувствителен к изменениям внешней среды. Подвергая клетки особенно сильным влияниям, он достиг того, что корковый слой распадался на капли, которые повисали на отдельных фибриллах. Такие опыты вполне согласуются с тем, что наблюдается в мионемах. И легко было сделать вывод, что и здесь весь корковый слой является сократительным элементом, а фибриллам свойственна лишь функция скелета. Но понимание Роскина опровергается новыми выводами Боцлера, и фибриллы в корковом слое этих мускулов (Betoe, Hirudo и т. д.) могут поэтому соответствовать только мускульным тяжам Ascaris и мускульным волокнам Hydra, хотя обычно они гораздо тоньше. У этих типов мышцы с чистой или преимущественно тетанической функцией.

Совершенно иначе построены чисто тонические мышцы, к которым относится большинство гладких мышц позвоночных, кожные мышцы голотурий, внутренние белые мускулы игл морских ежей, белая часть мускула-замыкателя и т. д. У этих тонических мышц как правило вокруг ядра или ядер сохраняется только маленькая зона саркоплазмы, а вся вытянутая волокнообразная клетка заполнена тонкими фибриллами. Однако и тетанические гладкие мышечные волокна многих беспозвоночных и позвоночных построены сходно (рис. 165).

В заключение приведем еще рисунок гладкой мышечной клетки позвоночного, показывающий, что отношения, установленные у Anodonta, достигли здесь своего высшего развития, — саркоплазма редуцировалась далее, а фибриллы развились еще сильнее (рис. 166).

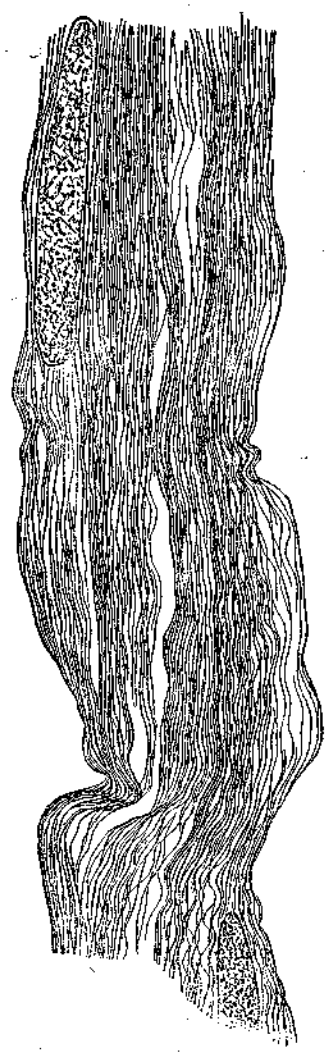


Рис. 166. Фибриллярная структура гладких мышечных клеток из стенки кишки Triton alpestris (увел. 2 300, из Гейденгайна).

По мнению Боцлера существуют и смешанные мышечные клетки, причем корковый слой несет тетанические функции, а внутренний — тонические. Тетанический корковый слой может иметь характер как гладкой, так и поперечнополосатой мышечной клетки. К последнему типу принадлежат например мышечные клетки сердца Ciona, у которых Боцлер особенно ясно доказал различные функции двух гистологических структур. На рис. 167 показана такая живая клетка сбоку. К мышечной оболочке—сарколемме—плотно прилегают поперечнополосатые фибриллы, под ними лежит более широкая зона, содержащая ядра, гранулы и очень большое количество очень тонких фибрилл. Снаружи эта зона, являющаяся также внешней стороной мышцы, не отграничена сарколеммой. В тетанической пульсации сердца, как установил Боцлер, тонические фибриллы не участвуют. Но действием вещества, вызывающего в сердце позвоночных и улиток

тоническое сжатие (строфантин), можно вызвать продолжительное состояние сокращения сердца, причем оказывается, что поперечнополосатые фибриллы в этом не принимают участия, а только сдвигаются вместе, как по-

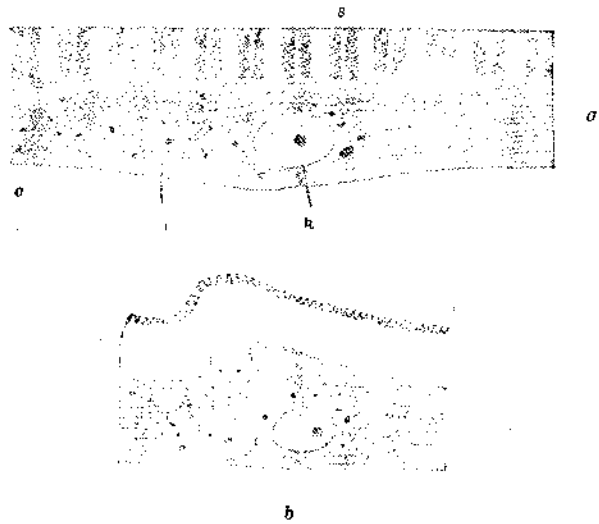


Рис. 167. Ciona. *a*—мышечная клетка сердца, вид сбоку; *s*—сарколемма; *k*—ядро; *t*—тонические фибриллы. При жизни: *b*—мышечное волокно сердца, вид сбоку. Тоническое сокращение. Сарколемма сильно собрана в складки (по Боцлеру, 1928).

казано на рис. 167, *b*. Но так как тонкие фибриллы, лежащие в наружной саркоплазме, при этом сокращаются до прямой линии, то из этого следует, что они вызывают тоническое сокращение.

в) Поперечнополосатая мышечная клетка

α) Строение поперечнополосатой мышечной клетки

Насколько разнообразны по структуре и вероятно также по механизму гладкие мышечные клетки, настолько в общем однообразную картину представляет поперечнополосатая мускулатура. В большинстве случаев— это многоядерные, крупные клетки, которые совершенно заполнены тонкими продольными фибриллами, расположенными в виде пучков и отличающимися ровной и тонкой поперечной полосатостью (рис. 168, *a*, *b*). Реже встречаются, например у некоторых насекомых, более мелкие мышечные клетки с более развитой центральной саркоплазмой (рис. 169, 170). В последнем случае в этом сердцевинном слое лежат ядра. В других случаях они обычно встречаются на периферии мышечных волокон под тонкой, но очень крепкой и эластической клеточной оболочкой— сарколеммой. Величина мышечных клеток крайне различна: у насекомых они часто невелики, а в некоторых мускулах позвоночных животных достигают 10—12 см длины. Продольные фибриллы нередко связаны в виде пучков в так называемые мышечные колонки, а промежутки между мышечными колонками и между отдельными фибриллами выполнены саркоплазмой, аггрегатное состояние которой считается вообще жидким. Нельзя сомневаться в реальном существовании отдельных элементарных фибрилл. В доказательство этого можно привести то, что живая свежая мышца распадается на отдельные фибриллы

(рис. 168, *a*). Затем эти фибриллы легко обнаруживаются на окрашенных препаратах на продольных и поперечных разрезах. Особенно ясно это видно на поперечных разрезах через мышечные волокна насекомых, у которых промежутки между отдельными фибриллами занимают относительно большое место (рис. 169).

Наиболее типичной особенностью поперечнополосатой мышечной клетки является необычайно правильная п о п е р е ч н а я п о л о с а т о с т ь, которая простирается равномерно на все фибриллы мышечного волокна и явственно выступает как при жизни, так и на окрашенном препарате. Поперечная полосатость на живом препарате основывается на различном светопреломлении чередующихся слоев. При рассматривании в поляризованном свете это различие выступает еще сильнее: слой, называемый

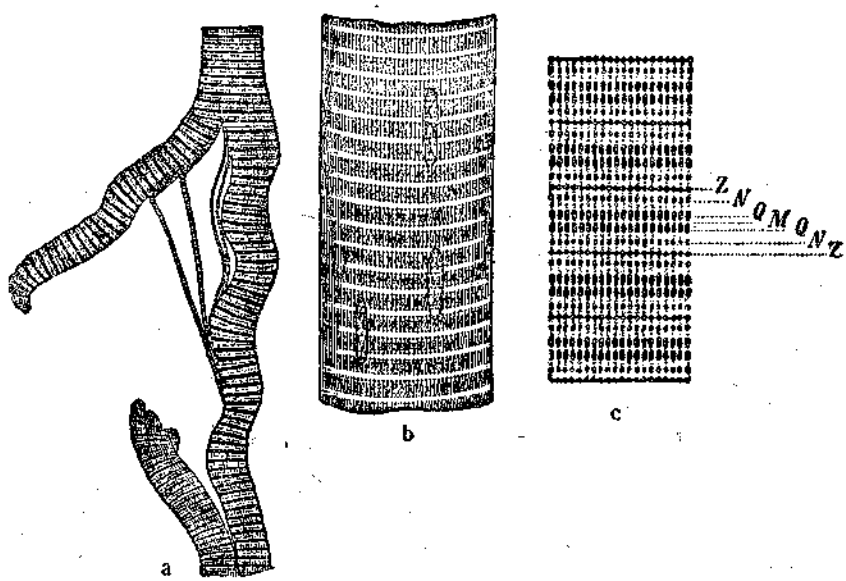


Рис. 168. *a*—кусок мышечного волокна теленка, свежерасщипанный в белке; есть несколько мышечных пучков небольшой толщины (около 2 μ), более или менее изолированных (по Шиффердекеру, из Гейденгайна); *b*—свежее мышечное волокно млекопитающего (по Шафферу, из Гейденгайна); *c*—Musculus circo-arytaenoideus posterior человека (увел. 2 300, из Гейденгайна).

а н и з о т р о п н ы м (*A* или *Q*), кажется светлым и обнаруживает двойное светопреломление, а другой—и з о т р о п н ы й (*I*)—кажется темным и обнаруживает простое светопреломление. Эти различные оптические свойства сказываются и в различной окрашиваемости обоих слоев, так как анизотропные слои (по крайней мере во время покоя мышцы) гораздо сильнее красятся (рис. 168, *c*). Во время сокращения мышцы этой разницы в окраске может и не быть; как мы увидим дальше, может быть даже обратное, т. е. изотропные слои могут краситься сильнее. Толщина этих поперечных слоев крайне мала и приблизительно одинакова для разных объектов. Определяют толщину двойного члена, т. е. изотропной и анизотропной полос, приблизительно в 3 μ; из них 1 μ приходится на *A*, 2 μ на *I*. Длинная мышечная клетка,—а мы видели, что она может достичь и 10 см и более,—следовательно имеет несколько сот тысяч таких поперечных полос.

При более подробном исследовании оба слоя обнаруживают еще дальнейшую дифференцировку. Так, прежде всего в изотропных слоях (так называемых полосах *I*) встречается ясно окрашиваемая более темная промежуточная полоска—так называемая полоска *Z* (рис. 168, *c*). Эта промежуточная полоска пронизывает, как показали более точные исследования, и межфибриллярную саркоплазму и стоит в непосредственной связи с сарколеммой. Особенно ясно выступает это на мышцах насекомых с центральным сердцевинным слоем, у которых промежуточная полоска, как можно проследить, проходит поперек, через широкий слой саркоплазмы (рис. 170). Здесь очевидно дело идет о структуре такого же твердого эластического характера, как сама сарколемма. Благодаря таким

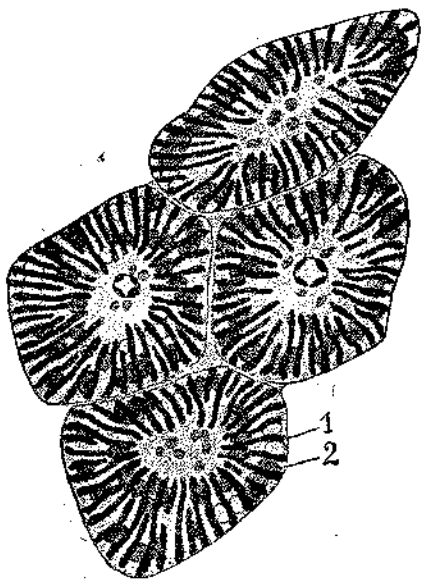


Рис. 169. Поперечный разрез толстого мышечного волокна стрекозы. *1*—лентовидные фибриллы; *2*—саркоплазма, содержащая зернышки (увел. 1 500, по Хольмгрену, из Гурвича, 1908).

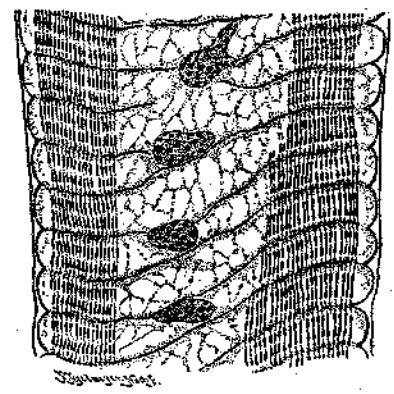


Рис. 170. Продольный разрез через скелетные мышечные волокна Dytiscus marginalis. Полоски *Z* проходят сплошь через саркоплазму (увел. 1 500, по Хольмгрену, 1908).

полоскам все мышечное волокно распадается на ряд отдельных камер. Так, Ролле описывает, что при мацерации в алкоголе мышц жуков иногда выпадает все содержимое камер и остается только сарколемма и слои *Z*. Сарколемма и промежуточные полоски дольше всего противостоят также действию на волокна кислот и щелочей. Если обработать по Меркелю фибриллы грудных мышц насекомых уксусной кислотой, то сократительные элементы разбухают так, что на их поверхности появляется ряд кольцевидных перешнуровок (рис. 171, *A*). При съеживании промежуточные полоски сохраняют свою величину, так что вещество колонок вдавливается между каждой парой промежуточных полосок в кольцевую борозду (рис. 171, *B*). Каждая камера содержит таким образом в середине темноокрашенную, а по обоим концам по две более узких изотропных полосы (рис. 168, *c*). Внутри темного анизотропного слоя (слоя *A* или *Q*) можно также установить так называемую срединую полоску (полоску *M*). Она значительно тоньше, чем промежуточная полоска. Многие авторы принимают, что и она проходит поперек через

слой саркоплазмы и через все фибриллы и стоит в связи с сарколеммой, но вследствие большой тонкости ее доказать это трудно, и поэтому нельзя

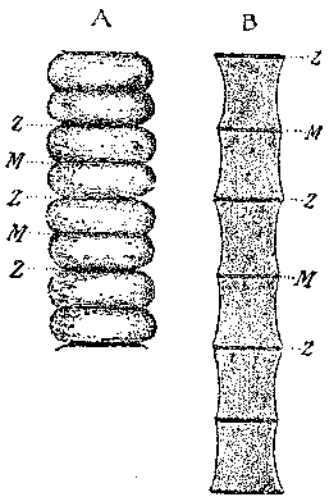


Рис. 171.

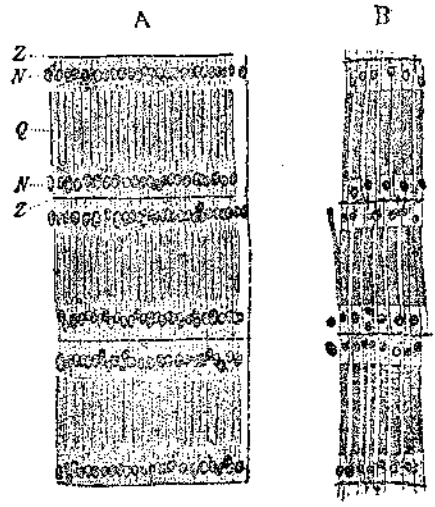


Рис. 172.

Рис. 171. Фибриллы груди Musca vomitoria. *A*—обработанные уксусной кислотой; *B*—обработанные сернокислой медью (по Меркелю, из Гейденгайна, 1907).

Рис. 172. Мускульные волокна жука-носорога. *A*—нерасщипанные; направо отделилась отдельная фибрилла; *B*—группа мышечных волокон, изолированных осторожным расщипыванием. Видно, что зерна *I*, или саркосомы Ретциуса (*N*), лежат между колонками (по Гейденгайну, 1907).

считать это точно установленным. Между полосками *Z* и краем анизотропного слоя внутри изотропных полос также видели утолщения, раньше

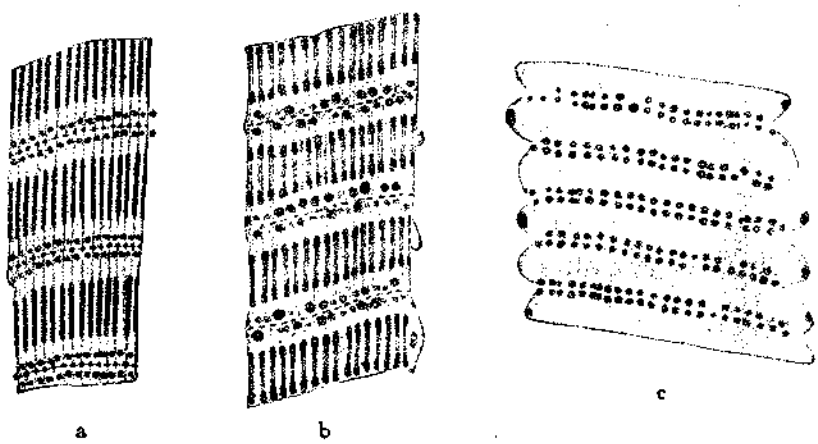


Рис. 173. Волокна мышц скелета Dytiscus marginalis. Зерна *I* окрашены. *a*—расслабление, *b*—начало сокращения, *c*—сильное сокращение (по Хольмгрену, из Гейденгайна, 1907).

называвшиеся добавочными полосками (*N*) (рис. 168, *c*, рис. 172). Здесь идет речь очевидно о зернах, которые лежат собственно не в фибрилле, но в саркоплазме (зерна *I*); то же можно сказать о таких же зернах, указан-

ных в анизотропном слое (зерна Q) (рис. 172, B). Во время сокращения мышцы окрашиваются обычно только зерна I и Q, которые при этом вплотную придвигаются к оболочке Z, причем различие в окраске между изотропным и анизотропным слоями исчезает (рис. 173, c). Кроме того в саркоплазме встречаются еще другие гранулы, относительно которых

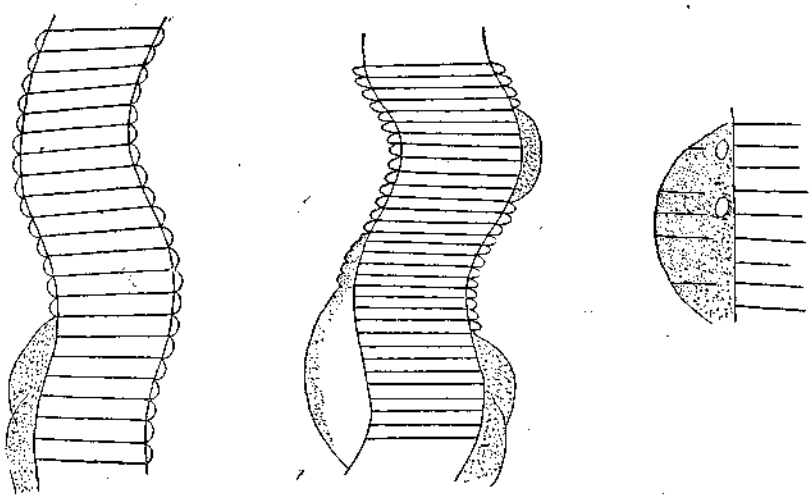


Рис. 174. Процесс сокращения живого мышечного волокна личинки Chironomus. *a*—небольшое сокращение, вызванное электрическим током; сарколемма в одном месте поднялась в виде пузыря; *b*—новое сокращение тех же мышечных волокон; сарколемма отделяется частями, в других местах, напротив, сильно выступает фестонами, не отделяясь, что указывает на значительную силу сцепления с оболочкой Z; *c*—отставший пузырь сарколеммы другого мышечного волокна, на котором очень ясно видны некоторые лежащие на высоте элементов Z черточки плазмы (по Пономаревой, из Гурвича).

Арнольд установил, что они содержат гликоген. Это открытие имеет большое физиологическое значение, как мы увидим позднее.

Наконец является еще вопрос о статике поперечнополосатых мышечных волокон. Высокая степень стойкости и прочности, которыми обладает мускульное волокно при малой ширине и часто исключительной длине его, требует сильно развитых твердых скелетных образований. Мы уже познакомились выше с этими твердыми структурами—сарколеммой и промежуточными полосками. В пользу статической функции этих обоих образований можно привести и то обстоятельство, что сарколемма как при опытах, так может быть и в нормальных условиях может отделяться от волокон, образуя фестоны (рис. 174). И Гейденгайн также присоединяется к тому взгляду, что камерам, образованным сарколеммой и промежуточными полосками, следует прежде всего приписать статическую функцию мышечных волокон. Однако, не говоря уже о том, что полосок Z у волокон некоторых животных, например у Petromyzon, вообще нет, следует указать и на их меньшую стойкость. Во всяком случае не вполне исключается возможность, что здесь дело идет не о постоянном скелетном образовании, но об обратимых и выделяемых из саркоплазмы пластинках геля, что впрочем не влечет за собой ущерба для их функционального действия.

β) Процессы сокращения

Укорочение мышечного волокна совершается при утолщении отдельных сократительных элементов при том же объеме. На фиксированном объекте наблюдается при этом так называемое извращение поперечной полосатости, когда вся камера кажется слабо окрашенной и только с обеих сторон полосы Z появляются сильнее окрашенные полоски (рис. 173, 176). Новейшие исследования показали, что эти новые полоски представляют результат скопления межфибриллярных зерен Z, которые при сокращении оттесняются к промежуточной оболочке.

Хольмгрен очень подробно установил изменения гистологической структуры мышечного волокна в течение одной кривой содрогания (рис. 175), что дало возможность провести интересные параллели между наблюдаемыми изменениями структуры и физиологическими процессами, описанными в последнее время (Хилл, Мейергоф). Он различает в мышцах с зернами I (мышцы скелета позвоночных и т. д.) следующие пять стадий:

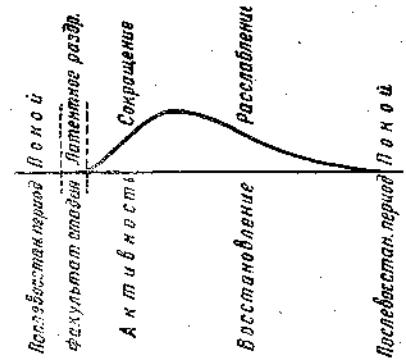


Рис. 175. Кривая содрогания мускула (из Хайгквиста, 1931).

1) факультативная стадия (рис. 176,*a*) с интенсивно окрашивающимися поперечными пластинками; между полосками I миофибриллы намечаются неокрашенные зерна I;

2) стадия функции или активная стадия (рис. 176, *b*): при одновременном утолщении и укорочении мышечных фибрилл и мышечных камер окрашиваемость фибрилл исчезает. Наоборот, оболочки Z интенсивно окрашены и вследствие скопления зерен I образуют окрашенные полосы сокращения;

3) в стадии восстановления (регенеративной) (рис. 176, *c*) полоса сокращения бледнеет и вследствие выступания шарообразных концов зерен I образуются регенеративные поперечные полосы оболочки Z. Миофибриллы еще не окрашены, но становятся тоньше;

4) в послевосстановительной стадии два ряда интенсивно окрашенных зерен I располагаются с обеих сторон оболочки Z, так же как и совершенно вытянутые тонкие миофибриллы, не окрашиваясь специфически (рис. 176, *d*). Но в дальнейшем эта картина изменяется. Содержимое окрашенных зерен I сливается с содержимым зерен на другом конце той же мышечной камеры, вследствие чего поперечные пластинки фибрилл приходят в непосредственное соприкосновение с окрашенным содержимым зерен I. Благодаря тому, что зерна I повидимому отдают свое окрашенное содержимое поперечным пластинкам фибрилл (рис. 176, *e*), снова получается исходная факультативная стадия.

Доказанные Хольмгреном закономерные изменения окрашивания и структуры стоят вероятно в связи с химическими изменениями и с различными стадиями развития теплоты в течение процесса сокращения, установленными в последнее время (см. ниже). Исчезновение различия между слоями I и A связано вероятно с изменением в состоянии этих слоев, что следует из того, что в живом объекте различие двух слоев хотя и не исчезает совершенно, но все-таки очень уменьшается (так называемое отрицательное колебание—Ролле, Эбнер).

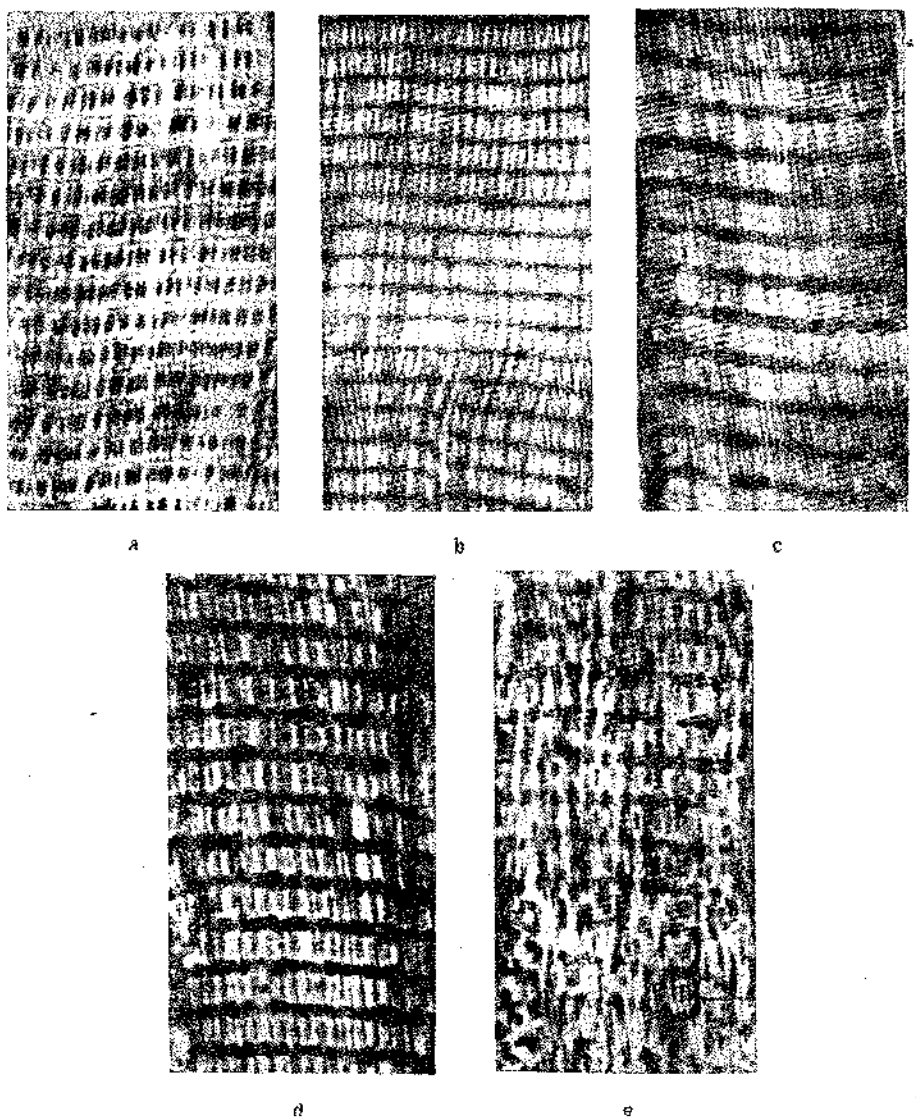


Рис. 176. Мышечное волокно из диафрагмы кролика. Изменение гистологического строения в течение кривой содрогания. *a*—факультативная стадия; *b*—стадия функции; *c*—восстановительная стадия; *d* и *e*—послевосстановительный период (по Хольмгрену, 1920).

Совсем недавно при помощи особого оптического метода, который невозможно излагать здесь более подробно, Муральт количественно точно измерил это уменьшение двойного преломления анизотропного слоя во время содрогания мышцы. При этом оказалось, что прежде всего в начале содрогания анизотропия сильно уменьшается, исчезает, но не совсем, потом снова несколько приближается к прежнему состоянию, чтобы затем еще раз слегка уменьшиться и только к концу содрогания снова вернуться к прежнему состоянию (рис. 179). Первый подъем кривой падает на фазу

сокращения, второй—на фазу расширения или расслабления, что представляет интересную параллель с процессом образования тепла во время хода сокращения, на котором мы остановимся ниже.

Раньше Энгельман на основании измерений на фиксированном материале указывал, что при сокращении анизотропный слой увеличивается в объеме за счет изотропного. Относительная толщина обоих слоев при расширении изменяется различно: изотропный слой становится гораздо тоньше (рис. 178). Кинематографические снимки живых волокон, сделанные недавно Гюртле, не подтвердили данных Энгельмана. Гюртле пришел к прямо противоположному результату: анизотропные слои при сокращении становятся тоньше, изотропные же слои *(I)* немного утолщаются. Таким образом согласно Гюртле местом укорочения является исключительно двоякопреломляющий слой. Но повидимому оба эти взгляда неверны и существенное значение при



Рис. 177.

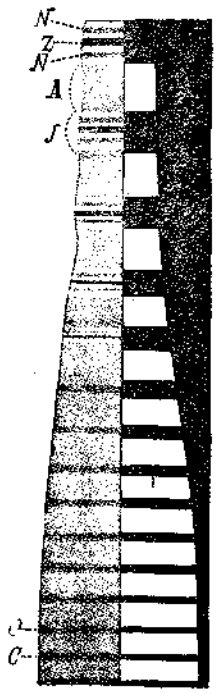


Рис. 178.

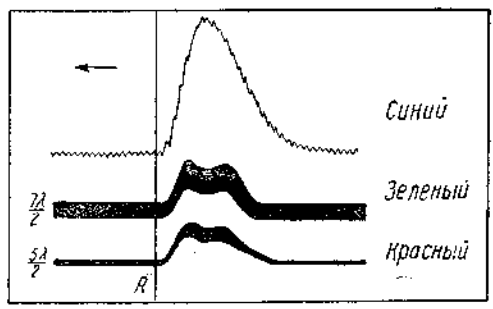


Рис. 179.

Рис. 177. Часть мышечного волокна Otiorhynchus mastix. Половина волны сокращения. Светлые полоски—изотропное, черные—анизотропное вещество (по Ролле, из Гурвича).

Рис. 178. Сокращающиеся поперечнополосатые мышечные волокна в поляризованном свете. *Z*—промежуточные полоски; *A*—анизотропное вещество; *J*—изотропное вещество, *N*—добавочные полоски; *C*—полосы сокращения (по Энгельману, из Шнейдера).

Рис. 179. Нормальное изометрическое отдельное содрогание. Максимальное напряжение 80 г. Ординаты: уменьшение разницы процесса, т. е. увеличение изометрического напряжения. Абсциссы—время; *R*—момент раздражения; свежий Sartorius (Esculenta): свободное содрогание. Единицы времени—0,002 секунды (по Муральту, 1932).

сокращении имеют установленные теперь объективно Мурaльтом изменения оптического состояния слоев.

Поперечнополосатые мышцы укорачиваются, как мионемы, только в ответ на особые раздражения, нормально исходящие из центральной нервной системы. Сокращение следует очень быстро. У гладких мышц оно идет гораздо медленнее. Его можно вызвать также, раздражая изолированную отпрепарированную мышцу. В качестве раздражителя наиболее пригоден для физиологических исследований электрический ток, так как при его помощи легче всего можно варьировать продолжительность

и силу раздражения. Изолированная мышца отвечает на замыкание тока мышечным содроганием, т. е. быстро преходящим укорочением и утолщением без существенного изменения объема. При этом различают три фазы: 1) скрытую, т. е. время от возбуждения до наступления механического изменения, 2) фазу сокращения, 3) фазу растяжения. Ход содрогания может быть графически изображен при помощи самопишущего аппарата. Отдельные периоды содрогания отмечаются во времени, как это показывает прилагаемая кривая (рис. 180 и 181). На подвешенную мышцу вешают груз и заставляют эту мышцу при приблизительно одинаковом напряжении укорачиваться и производить работу, то есть поднимать тяжесть. В этом случае говорят об изотоническом сокращении. Если же сильной пружиной натянуть мышцу так, чтобы она не могла укорачиваться, то она развивает только напряжение, которое называют изометрическим сокращением. При энергетических исследованиях мышечной деятельности последний метод представляет большие технические и теоретические выгоды. Только при помощи его можно измерить и вычислить максимальную работу мышцы.

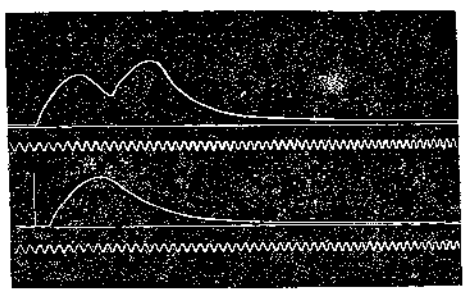


Рис. 180.

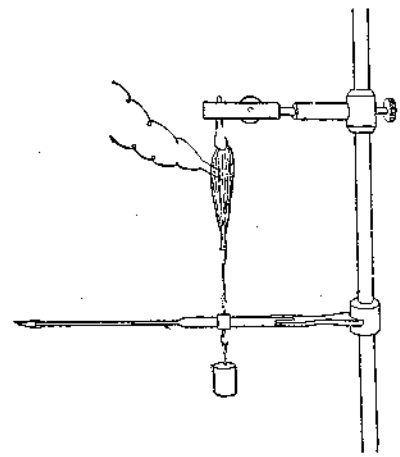


Рис. 181.

Рис. 180. Простое и суммированное изотонические мышечные содрогания. На нижней кривой отмечен момент раздражения. Под каждой кривой время отмечено камертоном— 100 колебаний в секунду (из Фрёлиха, 1912).

Рис. 181. Прибор для записи мышечного содрогания (из Фрёлиха, 1912).

Изотоническое содрогание продолжается у мышцы скелета лягушки около 0,10—0,17 секунды. Однако продолжительность его различна смотря по виду мышцы и виду животного. Содрогание гладких мышц происходит много медленнее. Оно продолжается часто 50—100 секунд, причем фаза расслабления требует гораздо более продолжительного времени, чем фаза сокращения.

Если раздражать мышцу ритмически максимальными раздражениями, сокращения становятся все слабее и прекращаются наконец совершенно. Наступает стадия утомления. Если оставить мышцу на некоторое время в покое, она снова отдохнет. Отдых возможен лишь в присутствии кислорода.

Отдельное мышечное содрогание, которое мы до сих пор рассматривали, играет в собственно жизненном процессе подчиненную роль. Движения, производимые мышцами, прежде всего скелетными, состоят не из коротких отдельных сокращений, происходящих в течение известных

долей секунды, но из длительных укорачиваний, называемых т е т а н у с о м. На вырезанной мышце можно возбудить тетанус, раздражая ее быстро следующими друг за другом электрическими ударами. Так как при этом каждое содрогание, прежде чем оно успеет окончиться, покрывается новым, такой род наложения производит мышечное действие, далеко превосходящее высоту подъема отдельных содроганий (рис. 182).

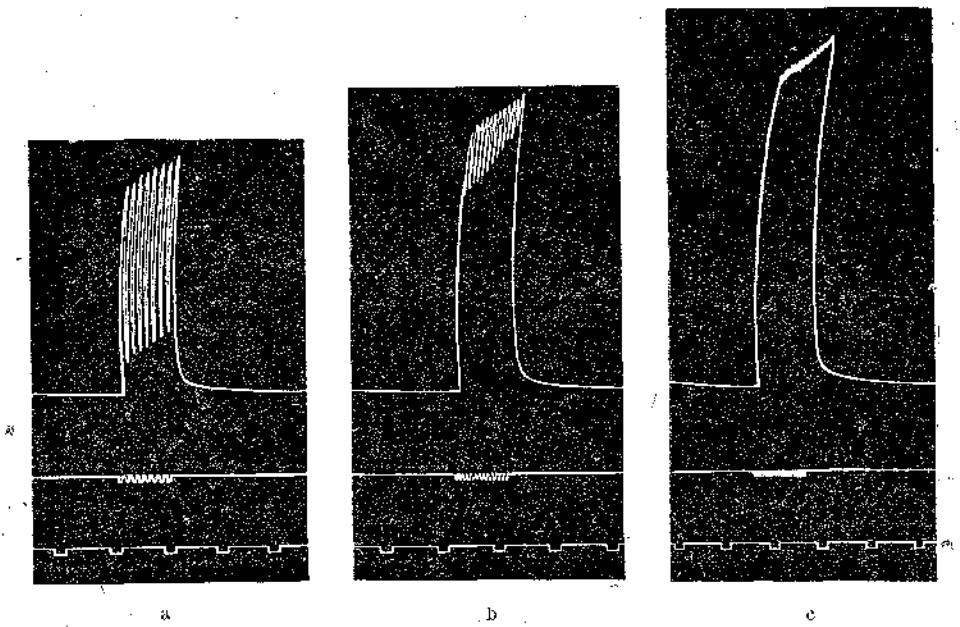


Рис. 182. Несовершенный тетанус. *a*, *b*—при раздражениях, следующих друг за другом с различной скоростью; *c*—несовершенный тетанус, зубцы которого почти сливаются друг с другом. Зубцы самой нижней линии показывают время в секундах (по Фрёлиху, 1932).

Для длительного тетануса определенного вида мышц требуется тем меньше отдельных раздражений, чем медленнее совершается отдельное содрогание данной мышцы. Так, для достижения длительного тетануса мышцы лягушки необходимо 12—20 раздражений в секунду, для красных мышц кролика—10, для гладких мышц—только 6 и менее.

Поперечнополосатая мышца, так же как и гладкая, может испытывать длительное тоническое укорочение различной величины: оно связано с очень небольшим потреблением вещества, и при этом мало или почти не проявляется утомления. Такой т е т а н о т о н у с обусловливается тетанусом отдельных волокон целой мышцы. Но у гладких мышц есть еще иное длительное тоническое укорочение без расхода энергии (Бэте, Парнас, Иордан, Боцлер). При этом мышца укорачивается на бо́льшую или меньшую длину без обмена веществ и сообразно с этим фиксируется без утомления в этом положении (Sperrtonus). Таким образом например тоническая часть мускула-замыкателя двустворок длительно удерживает вместе обе створки против силы растяжения эластической связки и гладкие мышцы кровеносных сосудов без утомления длительно противостоят давлению крови. Физиология Sperrtonus, связанная, как сказано выше, по Боцлеру с особыми фибриллами, объяснена еще очень мало.

γ) Химические и энергетические процессы при сокращении мышц

В последние годы химические и энергетические процессы мышечной деятельности изучались с двух сторон: во-первых, путем точных термических измерений отдельных этапов мышечной деятельности (Хилл и его сотрудники) и, во-вторых, посредством химических и термодинамических исследований (Мейергоф, Эмбден и их сотрудники). Особенное значение имеет при этом то обстоятельство, что выводы, полученные в результате этих двух различных методов исследования, могут быть вполне согласованы, так что в настоящее время можно набросать цельную картину химических и энергетических процессов мышечного сокращения.

Уже раньше Фик, Петтенкофер и Фойт признали основным источником энергии, производящей работу при деятельности мышцы, гликоген. Мейергоф же показал, что энергия и на изолированной мышце происходит преимущественно от окисления этого углевода. «Если мышца работает в кислородной атмосфере, то количество ее гликогена уменьшается, кислород потребляется, образуется углекислота в точно эквивалентных количествах и производится известное количество работы, которое может достигать по исследованиям различных авторов при особо благоприятных условиях 30—40% теплоты, выделяющейся при окислении». Этим дается, разумеется, только баланс процесса, но мы ничего не узнаем о пути трансформации энергии. Оказывается, что мышца и при удалении кислорода долгое время может производить работу в анаэробных условиях, например в растворе азота или при отравлении синильной кислотой, которая согласно Вейсцеккеру совершенно прекращает окисление. При этом, как нашли впервые Флетчер и Гопкинс, происходит накопление молочной кислоты ($C_3H_6O_3$), которая при прибавлении кислорода однако исчезает. Благодаря прибавлению кислорода отработавшая мышца опять становится способной к реакции, и эта реакция отдыха связана с повышением потребления кислорода. Сперва думали, что накопленная молочная кислота сгорает, для чего при отдыхе потребляется кислород. Однако этот взгляд привел к большим термодинамическим трудностям. Мейергоф разрешил этот вопрос, найдя, что необходимое для отдыха потребление кислорода составляет только $^1/_3$—$^1/_4$ того количества, которое необходимо для сгорания без остатка молочной кислоты. Из этого следует, что $^3/_4$ молочной кислоты превращается анаэробно и только $^1/_4$ ее сгорает. Несгорающая, исчезающая в период отдыха «молочная кислота целиком переходит опять в гликоген,—в тот самый гликоген, из которого она возникла при раздражении, причем прирост углевода математически точно соответствует несгоревшей части исчезнувшей молочной кислоты».

Оба происходящие при сокращении и отдыхе процесса—анаэробное превращение гликогена в молочную кислоту и обратный окислительный процесс—суть не что иное, как разложение нормального длительного спокойного дыхания мышцы на два отдельных частичных процесса, так как те же отношения между гликогеном и молочной кислотой Мейергоф доказал и для спокойного дыхания. «Не только при отдыхе часть кислорода удаляет части молочной кислоты в три или четыре раз больше, чем он может сжечь, но и при спокойном дыхании кислород задерживает возникновение такого же количества молочной кислоты. Таким образом и при спокойном дыхании молочная кислота вовсе не просто промежуточный продукт распада сахара, но и здесь образуется в три или четыре раза больше молекул молочной кислоты, чем сгорает». Только в присутствии кисло-

да молочная кислота не скапливается, а остаток ее превращается в гли-ген. И при работе в кислороде появляется молочная кислота, исчезаю-щая и здесь только после сокращения. Весь процесс совершается таким разом по следующей формуле:

Изменение молекулы гликогена при дыхании мышцы

1. Анаэробная фаза

$$\frac{4}{n}(C_6H_{10}O_5)\,n + 4H_2O = 4C_6H_{12}O_6 = 8C_3H_6O_3$$

2. Фаза окисления

a) $8C_3H_6O_3 + 6O_2 = 6CO_2 + 6H_2O + 3C_6H_{12}O_6$

b) $3C_6H_{12}O_6 = \frac{3}{n}(C_6H_{10}O_5)\,n + 3H_2O.$

По этим данным казалось, что образование молочной кислоты из гли-огена представляет не только дающий энергию процесс, но является прямым источником мышечной силы и что таким образом молочная кисло-ть также и «укорачива-ющее вещество». Но по новейшим исследованиям Лундсгаарда это не так, и действие образования мо-лочной кислоты скорее ко-венное: она поддержи-вает функциональную спо-собность работающей мыш-цы. Если отравить мышцу монойодуксусной кисло-той, то оказывается, что мышца производит боль-шое количество содроганий без образования молочной кислоты. В атмосфере азота молочная кислота также не накапливается. В отравленной работающей мышце происходит уже иной химический процесс—разложение фосфагена (креатинфосфорной кислоты) на креа-тин и фосфорную кислоту. Это вещество, найденное Эггельтоном и позднее Фиске, и его расщепление встречаются в мышцах всех позво-ночных. У беспозвоночных же оно согласно Мейергофу заменяется арги-нинфосфорной кислотой. Фосфаген в отравленной мышце очень быстро потребляется совсем, и тогда мышца не в состоянии более расслабляться и остается в состоянии окоченения. Это расщепление фосфагена проис-ходит и в неотравленной мышце; однако здесь он немедленно восстанав-ливается не только в атмосфере кислорода, но и азота. Из этих данных по Лунсгаарду следует тот вывод, что расщепление фосфагена представ-ляет тот химический процесс, который осуществляет сокращение, но что этот процесс в течение более продолжительного времени возможен только потому, что одновременно происходит распад гликогена на молочную кислоту и освобождающаяся при этом энергия служит для ресинтеза из креатина и фосфорной кислоты снова фосфагена.

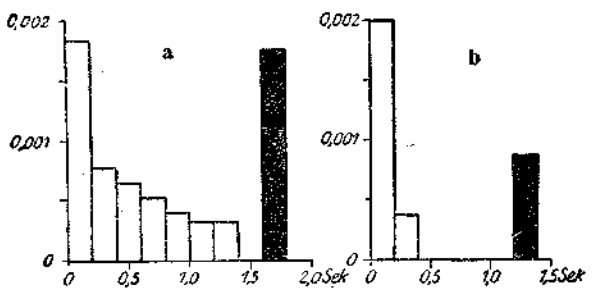


Рис. 183. *a*—тетанус в 1,2 секунды; *b*—тетанус в 0,1 секунды. Ординаты: калории на 1 г мышцы в 0,2 секунды. Абсциссы: время в секундах (по Хиллу и Гартри).

Оба описанных выше круговых процесса все же еще не представляют полной картины химических превращений, происходящих при сокращении мышц, потому что, как недавно показали Мейергоф и Ломан, образование молочной кислоты не прямо вызывает ресинтез фосфагена, но между этими

процессами вклинивается еще третий круговой процесс, именно распад и ресинтез найденной Ломаном аденилпирофосфорной кислоты. Освободившаяся при разложении последней энергия служит для ресинтеза фосфорной кислоты и креатина в фосфаген, тогда как обратное превращение образующихся при этом продуктов расщепления вызывается молочной кислотой. Наконец при распаде гликогена в молочную кислоту образуется гексозомонофосфорная кислота—так называемый лактацидоген Эмбдена. Этими тремя главными круговыми процессами с их промежуточными реакциями вероятно представлены основные химические превращения при реакции мышц, хотя возможно, что в ней участвуют еще и другие неизвестные реакции второстепенного значения.

Эти физико-химические превращения, происходящие при деятельности мышц, сопровождаются чрезвычайно характерным образованием теплоты. Уже Гельмгольц и Фик установили на изолированной мышце, что при переходе ее в деятельное состояние в ней возникает теплота. Благодаря усовершенствованию термоэлектрических методов исследования Хилл доказал, что выделяемая теплота складывается из двух слагающих: так называемой начальной теплоты работы, образуемой при процессе сокращения, и медленно образующейся теплоты восстановления, появляющейся в фазе отдыха. При исследовании изометрически раздраженных мышц при анаэробиозе последняя теплота выпадает. По Хиллу отношение начальной теплоты к теплоте восстановления почти равно 1 : 1. Эти данные вполне согласуются с химическими превращениями. Проследив термодинамические отношения при образовании, частичном сгорании и обратном превращении молочной кислоты, пришли к выводу, что из всех 940 калорий, которые несет 1 г вступающего в реакцию сахара, около 400 калорий приходится на фазу работы и 540 калорий—на окислительную фазу отдыха. Это очевидно почти соответствует данным Хилла, согласно которым около половины теплоты образуется при сокращении, другая половина—при отдыхе.

С усовершенствованием метода Хиллу и Гартри удалось недавно притти к важному заключению, что при изометрическом сокращении первоначальное образование тепла можно разложить на тепло, появляющееся при сокращении, и тепло, появляющееся при расслаблении. Рис. 183 иллюстрирует такой типичный результат исследования. Абсциссы выражают время в секундах, ординаты—калории на 1 г мышцы. Мы видим, что в первый момент возникает значительное количество тепла, которое при более длительном раздражении падает еще во время раздражения, затем следует промежуток без развития теплоты и наконец внезапно выделяется еще некоторое количество тепла, которое больше при большей продолжительности раздражения и может превзойти количество выделенной сначала теплоты (черный прямоугольник). В противоположность теплоте восстановления это второе образование тепла одинаково сильно в присутствии и отсутствии кислорода. Оно принадлежит безусловно к деятельной фазе. Теплота выделяется вследствие расслабления мышцы во время этой фазы, как доказали английские исследователи, варируя время сокращения при различных температурах. Образование тепла следует всегда непосредственно за прекращением напряжения. Мы различаем таким образом при деятельности мышцы 4 фазы процесса теплообразования. «Первая фаза, в которой теплота выделяется взрывом при начале раздражения, соответствует возрастанию напряжения, вторая—с меньшим образованием тепла—соответствует сохранению напряжения и третья—вторичное более сильное выделение тепла—процессу расслабления. Спустя несколько секунд начинается—и только в кислороде—долго продолжаю-

щаяся четвертая фаза теплообразования—фаза теплоты при восстановлении». По Хиллу теплота расслабления есть не что иное, как преобразованная энергия напряжения мышцы, которая вследствие изометрического сокращения не могла превратиться в работу и в момент расслабления вновь рассеивается в виде теплоты.

δ) Теория мышечного сокращения

Наши последние рассуждения до известной степени излагают теорию мышечного сокращения, которая имеет то преимущество, что она построена на ряде хорошо обоснованных экспериментальных фактов и содержит лишь немного гипотетических вспомогательных допущений. К числу еще не разрешенных вопросов относится вопрос, которым занимались главным образом старые теории мышечного сокращения,—как химическая энергия превращается в работу. Такие теории или, правильнее, гипотезы мышечного сокращения всплывали, как известно, в большом числе в физиологической литературе, но ни одна из них не могла найти всеобщего признания. Новые данные в области химии и энергетики дают нам вместе с гистологическими данными прочную основу для суждения о них. Нельзя считать мышцу тепловой машиной, за каковую ее принимали прежние термодинамические гипотезы. Уже и раньше, как показал Фик, этот взгляд не выдерживал критики согласно второму закону термодинамики, так как мышечная работа составляет 30% энергии; он стал совершенно неприемлемым теперь, когда было указано, что работа производится не за счет энергии горения, но распада гликогена на молочную кислоту, распада, подобного брожению. Но теплового эффекта этого процесса слишком мало, чтобы освобождающаяся теплота могла произвести эту работу. Напротив, новые данные прекрасно согласуются с химико-динамической теорией (прямое превращение химической работы в механическую), по которой можно считать механической энергией энергию поверхности. Ведь мышечная работа состоит в укорочении волокон при том же объеме—процесс, связанный с уменьшением величины поверхности и таким образом с повышением поверхностного натяжения. Если принять данное выше представление, по которому отдельные камеры есть не что иное, как самостоятельные отграниченные оболочками части, на аггрегатное состояние которых следует смотреть вероятно как на жидкое или же легко деформируемое, то в них можно найти и гистологическую основу для осуществления большой работы, которую мы находим в мышце. Вследствие расчленения сократительного вещества вдоль и поперек создаются необыкновенно большие поверхности для действия поверхностной энергии. Однако теория чистого поверхностного натяжения неприложима уже ввиду мицеллярного строения мышечных фибрилл с положительным двойным светопреломлением как палочек, так и их самих и ввиду недавно установленного изменения тонкой структуры во время сокращения. И теория мышечного сокращения вероятно прежде всего должна будет принять во внимание более тонкие коллоидно-химические процессы в тонком строении.

В заключение следует указать еще один пункт, который может быть будет небесполезен для будущих исследований в этой области. Новые химические и энергетические выводы сделаны в результате исследований, произведенных только на поперечнополосатой мышце, тогда как на гладких мышцах и мионемах эти опыты еще не проведены. Напротив, все наши более точные познания аггрегатного состояния и статических отношений касаются только гладких мышечных клеток и мионем (Кольцов),

в то время как объяснение этих отношений у поперечнополосатых мышц наталкивается на большие трудности. Распространив химико-энергетические исследования на разные типы гладкой мускулатуры и комбинируя их с кольцовским направлением исследования, можно ожидать, ввиду большого разнообразия строения и движения гладких мышц, дальнейшего развития понимания внутреннего механизма мышц. Может быть здесь выяснятся и последние проблемы мышечного сокращения.

Б. НЕПРЯМЫЕ ДВИЖЕНИЯ

1. Движение скольжения с выделением слизи

У ряда одноклеточных организмов мы находим замечательные скользящие движения вперед. Они происходят без особого сокращения тела и без деятельности органелл движения, но при этом на заднем конце тела выделяется слизь. Скользящие движения встречаются чаще всего у грегарин и бесполых форм размножения кокцидий и плазмодиев, причем одновременно наблюдаются перистальтические движения животного. Подобные движения мы встречаем далее у диатомовых, десмидиевых водорослей и у части Cyanophyceae; однако, так как у этих растительных организмов тело заключено в твердую клеточную оболочку, движение не сопровождается его сокращением.

Рассмотрим сначала движение грегарин. Шевяков высказал в качестве объяснения следующее предположение: слизь, выделенная между порами и кутикулой в продольные полосы, приклеивается к субстрату и удлиняющийся при продолжительном выделении слизистый столбик животного толкает его вперед чисто пассивно. Образующийся при этом слизистый столбик прекрасно виден при исследовании в эмульсии туши (рис. 184). Кроули, напротив, считал выделение слизи побочным следствием движения и стремился свести последнее на сокращение мионем. По его мнению мелкими сокращениями мионем, одновременно опираясь о субстрат, грегарины передвигаются подобно дождевым червям.

Новые опыты Соколова привели к выводу, что оба объяснения не годятся. Прежде всего оказывается, что при более продолжительном пребывании грегарины в соляных растворах или в щелочных средах активные движения сокращения совершенно исчезают, а пассивно скользящее движение продолжается нормально. Наоборот, в кислых средах можно иногда видеть сильную активность без скольжения вперед. Грегарина, не двигаясь с места, производит оживленные движения сокращения. Таким образом нельзя видеть причину скользящего перемещения в активном сокращении, как это думал Кроули. С другой стороны, при исследовании в 1% NaCl выделенная слизистая субстанция быстро растворяется, так что более не образуется никакого твердого столбика, как предполагал Шевяков. Таким образом и его взгляд неверен. Но то обстоятельство, что грегарины сохраняют свою сократимость в кислых средах, теряя способность скользить вперед вследствие прекращения выделения слизи, показывает, что взгляд Шевякова в принципе правилен: скользящее движение стоит в связи с выделением слизистого вещества. Соколов поэтому принял в качестве рабочей гипотезы, что движение вперед грегарин обусловливается реакцией, возникающей при выделении слизистой субстанции. Однако очень трудно дать физическое обоснование этой гипотезе вследствие микроскопической величины объекта и вследствие недостаточной обработки проблемы вытекания жидкостей из капилляров.

Прелль высказал мнение, что движение грегарин происходит вследствие давления набухшей выделяющейся слизи, текущей вдоль поверхности животного. Едва ли можно в настоящее время доказать и эту гипотезу.

И у Desmidiaceae происходит скользящее движение при выделении слизи (рис. 185). Последняя выделяется через поры в целулезной оболочке. У Closterium конец клетки поднимается от субстрата на 10—50°. Этот конец, свободно выходящий в воду, может производить одновременно маятникообразные движения. Некоторые виды переворачиваются спустя некоторое время. Тогда верхний конец прикрепляется к субстрату и выделяет слизь, а противоположный конец поднимается. Виды, как Closterium moniliferum, при этом прямо переворачиваются. Несомненно, при этих процессах движения Desmidiaceae играет роль, как и у грегарин, выделение слизи. Однако более детального анализа не имеется. Интересно только наблюдение Шрёдера, что клетки выделяют немного слизи в концентрированном состоянии. Эта слизь после выделения обнаруживает почти безграничную способность к набуханию. На приведенном рисунке слизистые нити, выделенные на фоне туши, образованы клетками в течение одного лишь часа работы (рис. 185).

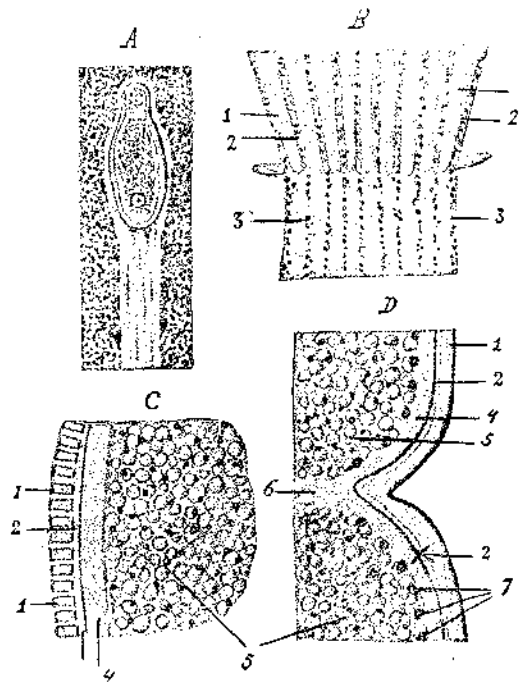


Рис. 184. Clepsidrina Munieri Шнейд. *A*—движущееся животное, оставляющее в тонко растертой туши слизистый след; *B*—задний конец его: *1*—ребра кутикулы; *2*—борозды; *3*—выходящие слизистые нити; *C*—часть поперечного разреза; *D*—часть продольного разреза: *1*—кутикула с ребрами; *2*—слизистый слой, выходящий наружу через борозды; *4*—эктоплазма; *5*—эндоплазма; *6*—продолжение эктоплазмы, перегородка между протомеритом и дейтомеритом; *7*—мышечные фибриллы (по Шевякову, 1894, из Ланга).

От такого же процесса выделения слизи через поры клеточной оболочки зависит скользящее движение многих Cyanophyceae (синезеленых водорослей), которые в противоположность грегаринам легко изменяют направление движения. Прелль недавно пытался свести перемещение этих форм также к давлению выделенной слизистой нити вследствие ее набухания, но это следует еще подтвердить экспериментально.

Известное скользящее движение диатомей происходит от совершенно других причин. Бючли и Лаутерборн, исследуя процессы движения в эмульсии туши, показали, что движение совершается вследствие выделения слизистой субстанции (рис. 186, *1*). Этим методом можно установить ясные токи. Зернышки туши на переднем конце захватываются в вихревом движении, потом скользят почти параллельно так называемой рафе назад и здесь приближаются к так называемым центральным узлам, откуда они потом отталкиваются в форме нитей назад (рис. 186, *2*, *3*). Отто

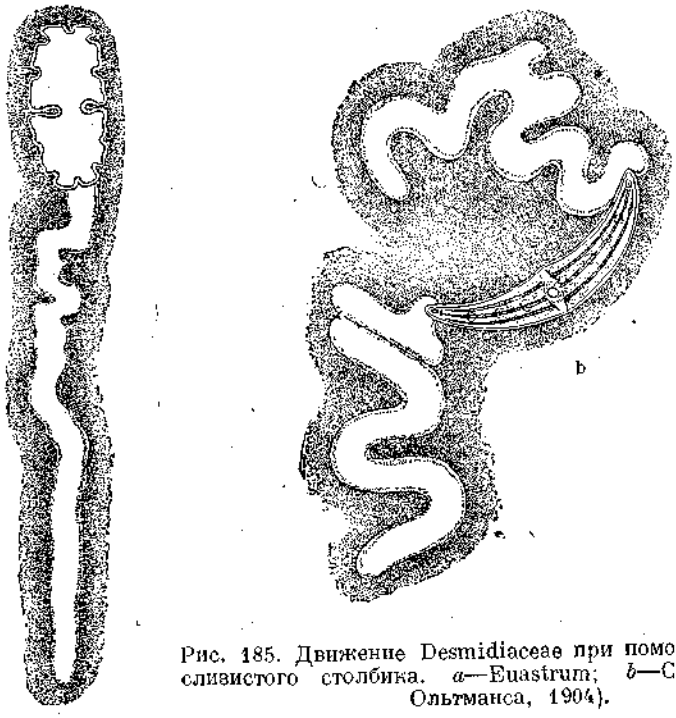


Рис. 185. Движение Desmidiaceae при помощи выделения слизистого столбика. *a*—Euastrum; *b*—Closterium (из Ольтманса, 1904).

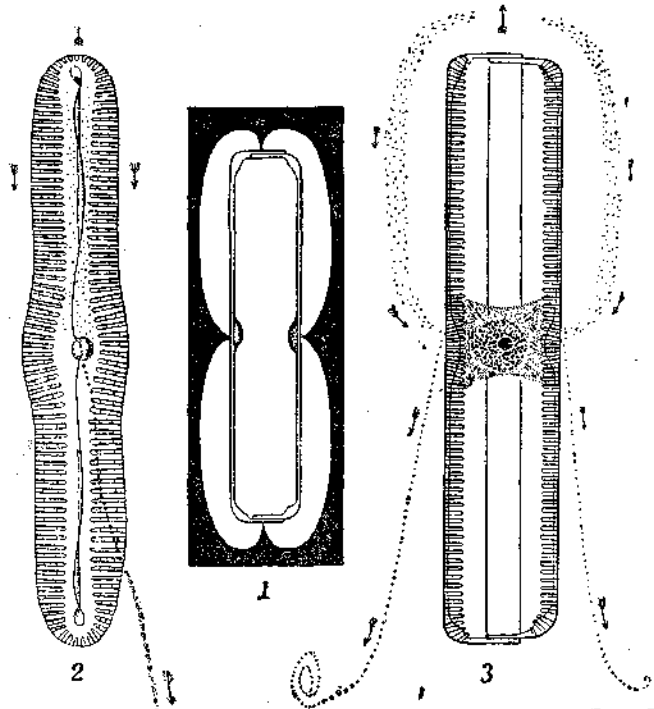


Рис. 186. Pinnularia viridis Эренберг. *1*—эмульсия туши; *2*—вид с края раковины; *3*—вид с пояска. Точки означают зерна туши, стрелки указывают направление их движения (по Лаутерборну, 1896, из Ольтманса).

Мюллер показал, что это движение вероятно объясняется не выделением слизи, но циркуляцией токов протоплазмы, которыми производится винтовое движение, основанное на винтовом расположении щелей, из которых они выходят. Трение этих винтообразно циркулирующих токов плазмы доставляет силу для движения клетки вперед. Взгляд Мюллера в настоящее время почти общепризнан, однако желательно было бы и для него привести более точные доказательства.

2. Движение посредством изменения удельного веса

Ряд морских планктонных организмов обладает своеобразной способностью подниматься медленно вверх или опускаться вглубь, не поль-

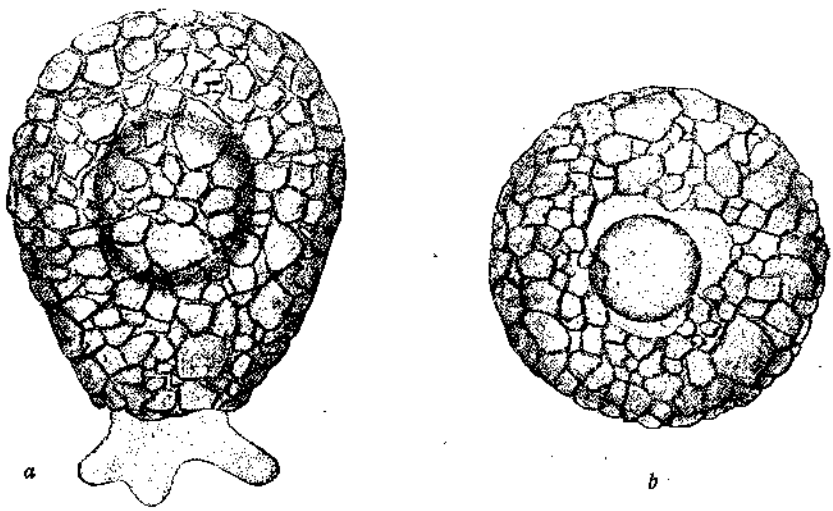


Рис. 187. Difflugia lobostoma с пузырьком газа в клеточном теле. Пузырек газа виден сквозь хрупкий домик, состоящий из песчинок. *a*—особь, рассматриваемая сбоку, с короткими псевдоподиями перед отверстием раковины; *b*—особь снизу, т. е. со стороны отверстия раковины (из Ферворна).

зуясь при этом какими-либо специальными органами движения. Сюда относятся прежде всего радиолярии, ктенофоры и сифонофоры.

Наши известные пресноводные корненожки, как Arcella и Difflugia, живущие обычно на дне, также могут при известных обстоятельствах подниматься на поверхность.

Как впервые показал Энгельман, это происходит у последних следующим образом: внутри протоплазмы образуется пузырек газа, благодаря чему уменьшается удельный вес организма, который, как мы раньше видели, несколько больше, чем удельный вес воды. Если удельный вес становится меньше воды, то Thecamoeba всплывают на поверхность. После резорбции или диффузии газа они опять опускаются на дно (рис. 187).

И у радиолярий это восходящее движение обусловливается подобным же процессом. Всего яснее можно его видеть у больших шарообразных Thalassicolla nucleata (рис. 188). Плазма этого красивого морского организма разделена на две части: центральную плазму, окруженную так называемой центральной капсулой, и внекапсулярную плазму. Первая имеет такое же плотное строение, как обычно протоплазма; сообразно с этим удельный вес ее больше, чем удельный вес воды. Если изолировать цен-

тральную капсулу такой радиолярии, что легко удается, то она сейчас же падает на дно. Наоборот, экстрануклеарная плазма целиком заполнена большими вакуолями различного размера. Мелкопузырчатый слой окружает центральную капсулу, а крупновакуолистый находится на периферии. Эти вакуоли вероятно содержат в большом количестве, как указал Брандт, растворенную углекислоту, вследствие чего удельный вес не только экстракапсулярной плазмы, но и всего животного понижается так

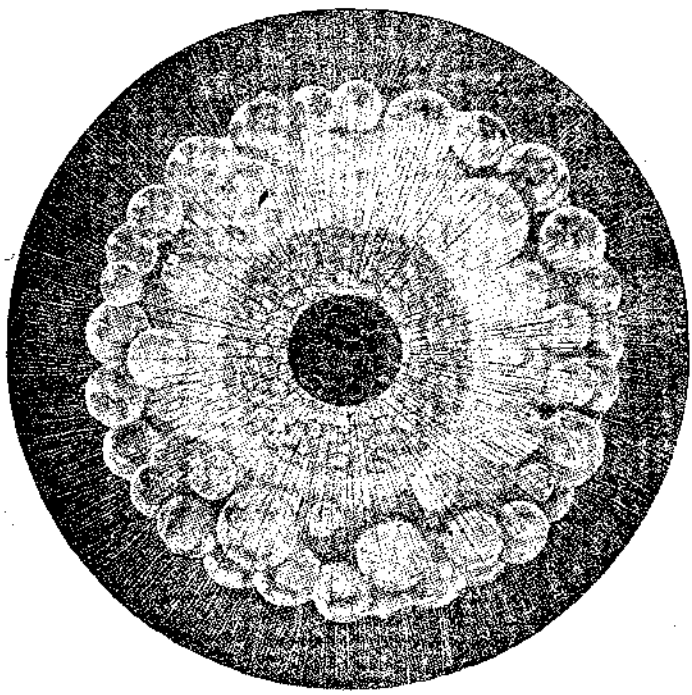


Рис. 188. Thalassicolla nucleata с двумя зонами больших вакуолей в экстрануклеарной протоплазме, обусловливающих всплывание (увел. около 40, по Гузсу, 1913)

сильно, что оно может быть взвешено в воде. Вследствие внутреннего изменения обмена веществ (и при процессах размножения) образование и объем вакуолей могут изменяться, так что Thalassicolla самостоятельно поднимаются и опускаются в морской воде. С другой стороны, и слой вакуолей подвергается изменениям вследствие внешних раздражений, в особенности механических. Так, крупные вакуоли лопаются например при сильном ударе волн, и животные погружаются вглубь.

3. Движение посредством изменения тургора

Тургор отдельных растительных клеток выпрямляет и напрягает растение. Но тургор может испытывать сильные изменения. Причины этих изменений бывают очень различного характера. То перемещается отношение осмотически действующих веществ, то может измениться свойство полупроницаемой плазматической оболочки. Все эти изменения связаны с понижением и повышением тургора клеток, а с ними идет рука-об-руку конечно и ослабление (растение «вянет») или, наоборот, более сильное на-

пряжение соответствующей растительной ткани. Изменение клеточного тургора может таким образом сделаться у разных растений причиной движения.

Очень часто оно получается благодаря внешним раздражениям. Причины изменения тургора остаются большей частью неизвестными. При прекращении раздражения первоначальный тургор и первоначальное напряжение тканей восстанавливаются вновь. С помощью таких вызванных раздражением изменений тургора некоторые растения могут производить довольно энергичные сгибания.

Прекрасным примером этих движений может служить известная Mimosa pudica, широко расправляющая (если ее не трогать) на дневном свету свои

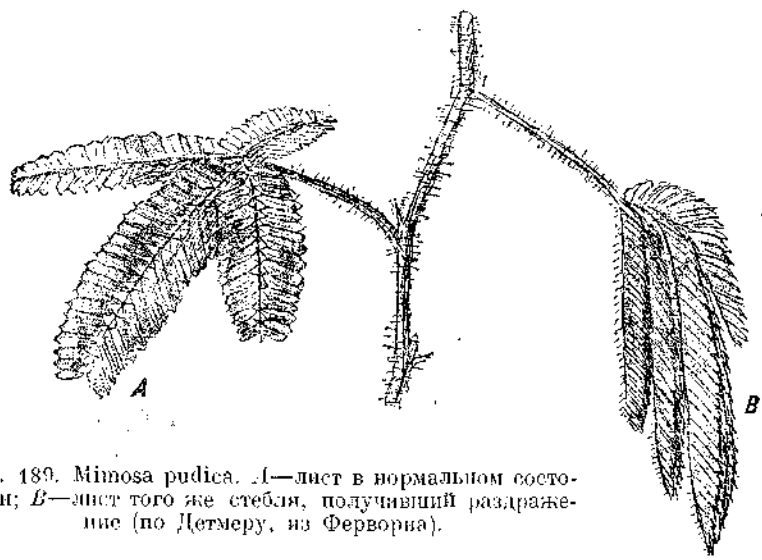


Рис. 189. Mimosa pudica. *A*—лист в нормальном состоянии; *B*—лист того же стебля, получивший раздражение (по Детмеру, из Ферворна).

перистые листья, а при раздражении очень быстро складывающая их (рис. 189). Чтобы произвести подобные энергичные движения, естественно необходимо особое анатомическое устройство, позволяющее данному растению понижать внезапно тургор растительного органа, например листового стебля, односторонне с нижней стороны, в то время как верхняя сторона его не испытывает никакого изменения. Для этой цели служат так называемые с у с т а в н ы е п о д у ш к и, строение которых мы однако подробно рассматривать не будем. В этих суставных подушках,—что для нас важно,—на нижней стороне листового стебля после раздражения наступает сильное понижение тургора, вследствие чего весь лист никнет на 80—100°.

В. ПРОЦЕССЫ ДВИЖЕНИЯ МНОГОКЛЕТОЧНЫХ ЖИВОТНЫХ

Перемещение высших организмов, прежде всего животных, также нельзя считать простым результатом сложения действия отдельных функционирующих клеток или тканей, как и статику этих сложных систем. И здесь упорядоченные типичные движения многоклеточного организма происходят только благодаря взаимодействию локомоторных сил динамических клеток, или органелл, с другими силами организма. Выше мы познакомились с мерцательным движением у отдельных протистов, где мы

видели, что внешняя механика передвижения жгутикового или бактерии в сущности обусловливается формой тела (стр. 155 и сл.). Форма и статика организма образуют поэтому важный фактор для внешней механики процессов его типичного движения. Особенно ярко сказывается это у многоклеточных организмов, идет ли речь о плавании или ползании ресничного червя посредством мерцательного движения или о различных перемещениях беспозвоночных и позвоночных животных вследствие мышечных сокращений. Род и внешняя механика передвижения у «мышечных» животных поэтому чрезвычайно разнообразны. Напомним только разнообразные виды плавания (медузы, каракатицы, рыбы), ползания (черви, змеи и пр.), хождения (головоногие, членистоногие, позвоночные), прыгания, лазания, полета (насекомые, позвоночные), из которых многие доходят до высокого технического совершенства. Здесь в нашу задачу не входит описывать эти разные типы; мы ограничимся одним примером, описав стояние и хождение позвоночных или человека, так как с точки зрения общей биологии интересно только, каким образом вообще мог возникнуть такой сложный механизм перемещения.

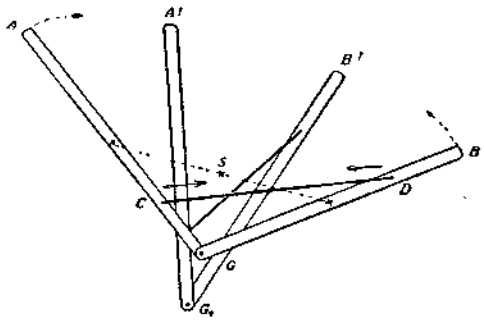


Рис. 190. Сокращение мышцы CD поворачивает одинаково обе кости—AG и BC—равномерно, так что они занимают место A', G', B'. Общий центр тяжести S удерживает свое положение (по Дюбуа-Реймону, 1912).

Движение позвоночных основано на взаимодействии сокращения мышц с особенно развитым остовом—костным скелетом. Скелет служит не только для статики отдельных органов тела позвоночных, но и для типического перемещения, так как отдельные части скелета связаны друг с другом и могут при помощи мышц менять относительное положение. Способ движения поэтому в значительной степени зависит от строения скелета. Органы движения четвероногих представляют например типичные рычаги, которые, с одной стороны, поднимают тело с почвы, с другой—способствуют перемещению.

Внешняя механика этих органов движения вполне следует механическим законам и вытекает из них. Основной принцип, лежащий в основе всех этих движений, есть движение друг относительно друга двух твердых палок, в данном случае костей, которые, с одной стороны, подвижно связаны суставом друг с другом, а с другой—могут быть сближены или отдалены друг от друга при помощи натянутой между ними мышцы. Мышца, связывающая две кости, действует силой сокращения одинаково сильно в обоих местах прикрепления мышцы. Поэтому на обе кости действуют при сокращении мышцы две равных, направленных в противоположные стороны силы, и кости, как это легко показать с точки зрения механики, с одинаковой силой одинаково вращаются (рис. 190).

Такой простой случай однако фактически никогда не осуществляется, так как обычно между двумя костями укреплено большее число мышц, вступающих во взаимодействие друг с другом. Работают в одно время не только мышцы между двумя подвижными членами, но и все прочие, которые стоят с ними в органической связи и служат для выполняемого движения. Так, при распрямлении коленного сустава приходят в движение

бедро и голень при помощи связывающих их мышц таким образом, что разправляется не только голень в колене, но и бедро в бедренном сочленении. Каждое движение тела есть таким образом результат координированного взаимодействия многочисленных мышц.

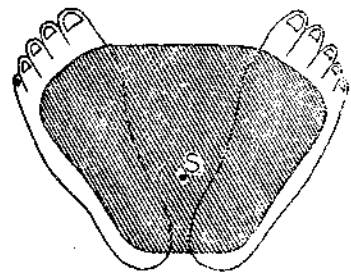


Рис. 191. Площадь опоры тела при стоянии в удобном положении. *S*—точка пересечения перпендикуляра, опущенного из центра тяжести на площадь опоры (по Брауне и О. Фишеру, 1889).

Трудно разобрать с механической точки зрения такие сложные системы, в особенности если три или более членов координированы друг с другом при помощи множества мышц. Однако Отто Фишер выработал методы, способствующие анализу или предварительному определению механики мышц. Не входя ближе в подробности этих методов, мы только упомянем, что при помощи нескольких фотографических снимков того же процесса движения, при помощи измерений, взвешиваний и определений центра тяжести на замороженных трупах и при более точном рассмотрении анатомической связи членов можно вычислить силы, потребные, чтобы привести каждую отдельную часть тела в движение, которое она фактически выполняет. На двух специальных примерах—х о д ь б е и с т о я н и и ч е л о в е к а—мы несколько ближе рассмотрим специальную механику перемещения. С т о я н и е человека не есть результат чисто статической организации его тела, но обусловлено целым рядом мышечных сокращений. Поэтому стояние требует значительного повышения обмена веществ, а долгое стояние вызывает утомление. Рассмотрим только стояние в удобном положении. При стоянии лот, опущенный из центра тяжести всего тела, попадает на площадь опоры, т. е. на ту поверхность, которая заключает в себе все точки опоры. У четвероногих она таким образом захватит самые крайние точки опоры четырех конечностей; у человека она представлена на рис. 191. Центр тяжести человека лежит вообще на высоте второго крестцового позвонка. Так как отдельные части тела подвижны в отношении друг друга во взаимноперпендикулярных плоскостях, то при стоянии они должны быть твердо поставлены. Чтобы понять, как это делается, надо определить положение центра тяжести отдельных частей по отношению к поддерживающим их поверхностям (рис. 192). Центр тяжести г о л о в ы лежит впереди (около 0,5 см) сустава атласа—ее площади опоры. Поэтому затылочная мускулатура должна оттягивать голову, чтобы она держалась прямо.

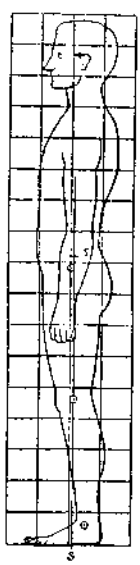


Рис. 192. Удобное положение при стоянии. Перпендикуляр, опущенный из центра тяжести *SS*, падает сзади бедренного сустава, но впереди коленного (по Брауне и Фишеру, 1889).

Т у л о в и щ е можно вообще рассматривать как неподвижную часть (строго говоря, это неверно: для поддержания его в прямом положении работает спинная мускулатура и натяжение брюшных мышц). Центр тяжести туловища и головы, включая руки, лежит на 0,8 см сзади своей площади опоры—головок бедра. Верхняя часть тела опрокинулась бы назад, если бы передняя мускулатура бедра (особенно Ileopsoas и rectus femoris) не удерживала его в равновесии.

Верхняя часть тела вместе с бедрами покоится на коленных суставах, где центр тяжести падает на 1 см впереди поперечной линии, связывающей коленные суставы. Опрокидывание тела вперед или передвижение колен вперед задерживается деятельностью коленных мышц и связок на задней стороне коленного сустава.

Центр тяжести всего тела над лодыжным суставом также падает перед его осью, так что и здесь необходима для стояния деятельность мускулатуры, именно мышц икр.

Для спокойного стояния человека следовательно требуется непрерывное сокращение целого ряда мышц и их антагонистов. Но этим еще не исчер-

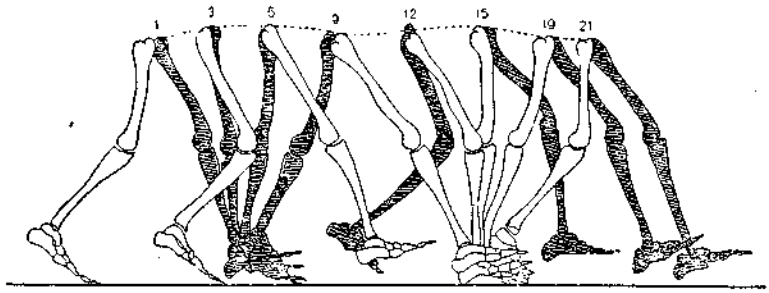


Рис. 193. Движение при ходьбе (по Брауне и О. Фишеру, 1889).

пывается механика спокойного стояния. Деятельность мышц постоянно контролируется соответственными нервами и необходимыми органами чувств (чувствами осязания, глазами, чувством равновесия). При выключении одного или другого из органов чувств стояние становится неустойчивым.

Для стояния у большинства четвероногих требуется более или менее значительная деятельность мышц. Однако у некоторых млекопитающих, как лошадь, стояние возможно почти без затраты мышечной энергии. Лошадь поэтому в состоянии стоять, не уставая, много часов. Стояние для нее—положение относительного покоя. Поэтому лошади нередко стоя спят.

Ходьба человека происходит так: одна нога упирается в землю, а тело при этом перемещается вперед, в то время как другая нога тем временем переносится мимо первой, чтобы найти новую точку опоры. Поэтому при каждой фазе хождения можно различать опирающуюся ногу от делающей взмах. Опирающаяся становится качающейся, как только другая нога становится на землю, так что тело все время покоится на одной ноге и только короткое время на обеих. Отношение обеих ног во время каждой фазы хождения можно проследить по рис. 193, который составлен по ряду кинематографических снимков.

Нога, делающая взмах, переносится вперед в вытянутом состоянии и касается земли сперва пяткой. Когда она встает всей подошвой на землю и вытягивается прямо, она становится опирающейся ногой. Потом она поднимается через натяжение в щиколотке от пятки и двигает все тело вперед. Во время этого движения опирающейся ноги другая заносится вперед при содействии мускулатуры. Тотчас же после отделения от земли она сильно сгибается в колене и во время занесения сильнее вытягивается. Как уже упомянуто, обе ноги одновременно касаются земли в момент, когда они расставлены. При ходьбе все тело качается вверх и вниз; в момент вертикального положения опирающейся ноги тело выше почти на 4 см, чем в момент расстановки обеих ног. И другие части тела—плечи, голова и руки—участвуют при движении ходьбы.

ГЛАВА IV

ОБМЕН ВЕЩЕСТВ

А. Принятие веществ.
Б. Пластический обмен веществ.
В. Энергетический обмен веществ.
Г. Сложные процессы обмена веществ в многоклеточных организмах.

Жизнь организмов выражается прежде всего в обмене веществ и энергий. Без них жизнь вообще немыслима. Превращения, осуществляемые этим обменом, дают возможность существовать продолжительное время живым системам как отдельным индивидуумам. Непрерывный поток превращений вызывает в них стационарные процессы и вследствие этого динамическое равновесие системы. На них основаны и все прочие явления жизни—явления раздражения и изменения формы. Живые клетки должны постоянно воспринимать необходимые для жизни уже знакомые нам элементы в определенной (для разных организмов нередко различной) форме. Эти элементы после разнообразных превращений частично вновь оставляют тело. Совокупность этих превращений Пфеффер разделил на две большие группы: пластический обмен веществ (Baustoffwechsel) и энергетический обмен веществ (Betriebstoffwechsel). Эти понятия приблизительно совпадают с очень употребительными в физиологии животных выражениями—ассимиляция и диссимиляция.

Под пластическим обменом веществ понимается преобразование получаемых из внешнего мира питательных веществ, начиная от поступления в живые клетки, а у многих одноклеточных и многоклеточных организмов уже и до этого, и их судьба в клетках, где они или преобразуются в самые разнообразные составные части или откладываются предварительно как запасные вещества. При энергетическом обмене веществ, наоборот, вещества, образуемые организмом при пластическом обмене веществ или непосредственно воспринимаемые как таковые извне, снова расщепляются или окисляются и таким образом доставляют энергию, необходимую для разных жизненных функций. Такими веществами являются прежде всего горючие органические соединения со свободной энергией, пригодной для производства работы,—энергией, освобождающейся благодаря окислению при действии свободного кислорода. Этот процесс уже давно называется в физиологии дыханием. Наряду с этим есть также организмы, приобретающие необходимую для жизненных процессов энергию без свободного кислорода, так называемым внутренним дыханием, т. е. путем разложения содержащих кислород органических соединений и образования совершенно или

частично окисленного продукта. Наиболее известным примером такого процесса является спиртовое брожение. Далее наблюдаются еще случаи, когда энергия потребления получается благодаря разложению неорганических веществ, как мы позднее узнаем, когда познакомимся с деятельностью бактерий (нитрифицирующие, серобактерии и т. д.).

Между обменом веществ у животных и растений нет принципиальной разницы, но все-таки есть известные отличия. Основное различие, господствующее в круговороте веществ во всей природе, состоит в следующем. Зеленые, содержащие хлорофилл растения строят в своих зеленых хроматофорах синтетически из углекислоты и воды органические тела, используя энергию солнечных лучей. Этот восстановительный синтез называется поэтому фотосинтезом. Подобным образом некоторые бактерии, однако уже без энергии солнечного света, строят из углекислоты органические вещества за счет энергии, получающейся от окисления неорганических веществ (хемосинтез). Все прочие организмы существуют за счет веществ, которые зеленые растения прямо или косвенно строят при помощи фотосинтеза. Поэтому первые называются гетеротрофными в противоположность последним, обозначаемым как аутотрофные организмы.

Главное различие между обменом веществ животных и растений состоит в том, что растения преимущественно обнаруживают аутотрофный обмен веществ, в то время как всем животным, насколько до сих пор известно, присущ гетеротрофный. Дальнейшее различие проявляется в том, что при пластическом обмене веществ у животных можно отличать от обмена собственно строительных веществ еще обмен веществ, поддерживающих жизнь. Животные—большей частью замкнутые системы с ограниченным ростом, при котором видимое построение новой живой субстанции совершается только до тех пор, пока не закончен рост. Когда же рост окончен, в течение остальной, большей части своей жизни животные еще нуждаются в пластическом обмене веществ, служащем в это время лишь для сохранения системы. У растений такой резкой грани между растущей и выросшей системой нет, нет поэтому и особого обмена веществ, поддерживающего жизнь.

В физиологии животных часто высказывался взгляд, что жизненная деятельность обусловливается распадом живой субстанции в форме белковых тел. Этому же приписывали и то своеобразное обстоятельство, что обмен веществ у животного всегда связан с поступлением белка. Однако в настоящее время об этой гипотезе нельзя сказать ничего определенного, так как до сих пор еще нет возможности отделить в живой клетке мертвые запасы от живой протоплазмы. Возможно, что обмен веществ, поддерживающий жизнь, связан не с распадом живого вещества, но скорее с окислением запасных веществ, и что животные только односторонне приспособлены к такому сложному питанию, как белки.

Обе главные группы процессов обмена веществ—строящий, конструктивный, или пластический, обмен веществ (ассимиляция) и разрушающий, деструктивный, или энергетический, обмен веществ (диссимиляция)—обычно так тесно переплетены друг с другом, что практически их разделить нельзя. Только у некоторых бактерий и грибов оба эти процесса могут быть разделены и исследованы порознь. Несмотря на это теоретически следует рассматривать оба процесса отдельно друг от друга, как это мы сделаем далее. При пластическом обмене веществ мы сперва рассмотрим ассимиляцию у аутотрофов, причем фотосинтез отдельно от хемосинтеза, а затем уже и у гетеротрофов. Описанию пластического и энергетического

обмена веществ должно предшествовать краткое описание принятия веществ вообще, с чего мы и начнем.

А. ПРИНЯТИЕ ВЕЩЕСТВ

Вещества, необходимые для пластического и энергетического обмена веществ в клетке, воспринимаются клетками только в растворенном виде, осмотическим путем. Аутотрофные клетки воспринимают их непосредственно, так как необходимые вещества (CO_2, H_2O, O, N и соли) имеются налицо обыкновенно в растворенном состоянии. Наоборот, животные клетки таким прямым путем принимают большей частью только O и H_2O. Для покрытия своей потребности в C, N и солях они (за исключением некоторых паразитов) принуждены питаться нерастворенными органическими веществами и должны эти органические вещества перевести в раствор, в котором клетки могут их воспринять. Это совершается при помощи процесса п и щ е в а р е н и я. Мы знаем однако целый ряд случаев, которые видимо противоречат этому, так как клетки принимают непосредственно в себя оформленные твердые тела. Но и здесь нет прямого втягивания последних в процесс обмена веществ. Здесь переваривание или перевод твердых питательных тел в растворимую, приемлемую для клетки форму переносится снаружи внутрь—в вакуоли клетки. Вакуоли эти, как мы уже видели, одеты, как и наружный слой клетки, особой клеточной пленкой. Рассмотрим же сперва общие явления принятия растворенных тел посредством осмоса, а потом разные средства, какими клетки воспринимают твердые питательные элементы. Хотя процессы пищеварения относятся, строго говоря, к принятию веществ, однако из практических соображений они будут описаны в связи с процессами обмена веществ у гетеротрофов.

1. Принятие веществ посредством осмоса

Для принятия растворенных веществ в клетку особое значение имеют свойства протоплазматической оболочки, как это уже упоминалось ранее в главе об осмотических свойствах клетки. Мы видели, что плазматическая оболочка обычно непроницаема для большинства веществ, даже для таких безусловно необходимых для жизни клетки, как неорганические соли. С другой стороны, со времен исследований Пфеффера известно, что в живые клетки очень легко проникают не только ненужные, но и очень вредные вещества, как анилиновые краски и наркотики. Так, уже Пфеффер установил, что основные сильно разбавленные (0,001—0,00001%) красящие вещества могут откладываться в клетках в таком количестве, что клеточный сок интенсивно окрашивается и даже выпадают кристаллы краски. Это возможно конечно только тогда, когда красящее вещество внутри клетки немедленно изменяется химически, переводясь в нерастворимое тело или в вещество, не проникающее сквозь оболочки. Так например метиловая синь в эпидермических клетках корней Lemna minor, содержащих дубильную кислоту, переводится в недиффундирующую соль дубильной кислоты, которая поэтому из 0,001% раствора кислоты может отложиться в течение нескольких часов в тысячекратной концентрации.

При дальнейшем изучении оказалось, что для многих веществ, особенно для веществ, необходимых для жизни, нет безусловной непроницаемости, так как различные вещества постепенно проникают из раствора, благодаря чему наступивший плазмолиз мало-помалу прекращается. Так, давно уже известно, что глицерин вызывает плазмолиз, который через несколько

часов вновь уменьшается. Подобные опыты были сделаны с целым рядом веществ, как мочевина, гликол и т. д. Различные вещества проникают в клетку с разной быстротой. Этим способом пользуются как масштабом для количественного измерения проницаемости.

Овертон исследовал самые разнообразные вещества на их способность проникать в живые клетки и установил шкалу быстроты проникания для целых категорий веществ. Так, быстро проникают одноатомные спирты, альдегиды, кетоны, галоидные кислоты, эфиры неорганических кислот, многие органические кислоты, многоосновные кислоты и т. д.; медленно—двуатомные спирты, амиды одноосновных кислот; еще медленнее—глицерин, мочевина и тиомочевина; едва проникают (и совсем не проникают) шестиатомные спирты, аминокислоты, многие нейтральные соли органических кислот и оснований, особенно кислоты с короткой углеродистой цепью. Из неорганических соединений проникают, между прочими, углекислота, аммиак, перекись; не проникает большинство неорганических электролитов.

Если пересмотреть эти вещества, то выходит, что большинство хорошо проникающих веществ или вовсе не имеет никакого значения для живой клетки или же представляет более или менее вредные вещества, тогда как повидимому самые необходимые питательные вещества клетки часто совершенно не проникают в клетку. Однако оказалось, что и эти вещества могут проникать в клетку. Так как у них обратный ход плазмолиза так незначителен, что совершенно ускользает от обычного наблюдения, то плазмолиз, как выше указано, не является признаком абсолютной непроницаемости. Новейшие исследования Трендле и особенно Фиттинга показали, что соли калия, натрия и лития проникают так же, как и анионы сульфатов, хлоридов и нитратов. При этом пришли к заключению, что соли располагаются по лиотропному ряду Гофмейстера, проникая тем быстрее, чем они более способствуют разбуханию желатины. Остановка начавшегося обратного хода плазмолиза зависит по Фиттингу от того, что поверхность протоплазмы, изменяясь благодаря плазмолизирующим солям, становится потом для них самих непроницаемой. Даже малейшие изменения химического состава среды могут регулировать поглощение и отдачу солей. Так, нормально оболочка красных кровяных телец непроницаема для катионов и проницаема для анионов (Кеппе). Но по Монду при достаточной щелочной реакции электрическая проницаемость анионов переходит в проницаемость катионов. Эти опыты установили саморегулирующее изменение проницаемости плазмы и дали таким образом каузальное объяснение явлению, имеющему огромное значение для нормального принятия веществ. Интересно также, что по Лепешкину и Трендле свет оказывает влияние на проницаемость протоплазмы: проницаемость повышается на свету. Но для этого явления еще нет достаточного объяснения.

Овертон пытался объяснить различную проницаемость плазматической оболочки для самых различных веществ разной растворимостью их. Так, согласно упомянутым выше исследованиям быстро проникающие вещества—спирт, эфир и т. п.—легко растворимы в жирных маслах, а трудно проникающие соответственно менее растворимы. На этом основании Овертон пришел к заключению, что степень проникновения веществ повышается с их растворимостью в липоидах и что поверхностная оболочка состоит поэтому из липоидов. Чистая липоидная теория была дополнена Траубе, который нашел, что растворимые в липоидах соединения в то же время активны на пограничных поверхностях; так, растворяясь в воде, они накапливаются на пограничных плоскостях между водной и липоидной

фазой. Наоборот, вещества, не растворимые в липоидах, отрицательно адсорбируются на границах, так как их пограничные поверхности неактивны. Поэтому сравнительная непроницаемость веществ, не растворимых в липоидах, зависит не столько от недостаточной растворимости в липоидах, сколько от их неактивности на пограничных плоскостях (адсорбционная теория). Липоидная (надсорбционная) теория долгое время пользовалась большим распространением. Позднее сделались известными факты, по меньшей мере сильно ограничивающие область ее общего применения. Прежде всего Руланд доказал, что красящие вещества, не растворимые в липоидах, быстро воспринимаются клеткой, в то время как легко растворимые в липоидах в нее не проникают. Сам Руланд, чтобы объяснить разные отношения плазматической пленки к коллоидам, представил так называемую теорию ультрафильтра плазматической оболочки. Он основывался при этом на факте, что в коллоидных растворах красок способность к принятию стоит в зависимости от величины частичек. Если частицы слишком велики, как например у некоторых естественных встречающихся в растении веществ, как у инулина или гликогена, то они не могут диффундировать.

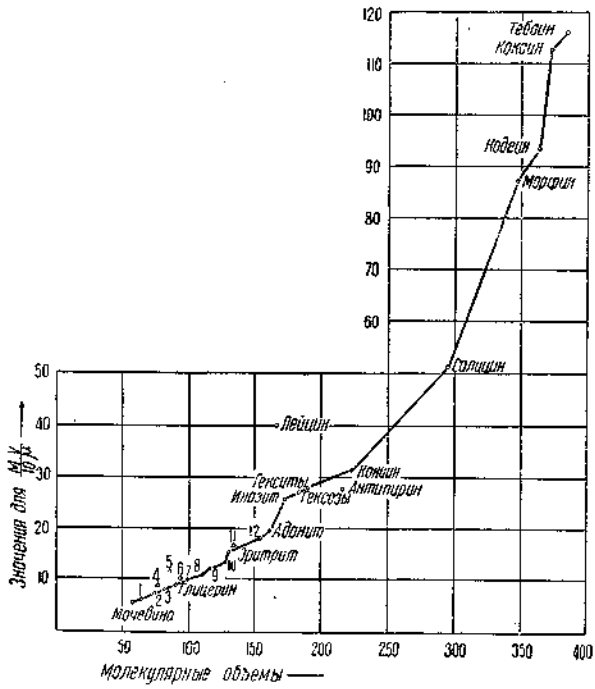


Рис. 194. Beggiatoa mirabilis (серная бактерия). Зависимость проницаемости от молекулярного объема проникающего вещества (по Руланду и Гофману, 1926).

В серной бактерии Beggiatoa mirabilis Руланд и его сотрудники нашли объект, на котором теория ультрафильтра повидимому целиком оправдывается. Это совершенно ясно из приложенной кривой (рис. 194). Скорость проницаемости зависит здесь единственно и всецело от молекулярного объема соответствующих веществ. Такое понимание вполне подтвердилось дальнейшими исследованиями, и в связи с электрическими явлениями в плазматической оболочке оно повидимому дает удовлетворительное объяснение проницаемости кристаллоидов, которая долгое время оставалась непонятной. Крайне легкое проникновение углекислоты, аммиака и воды—веществ, едва растворимых в липоидах,—в растительные и животные клетки также говорит всецело в пользу теории ультрафильтра. Упомянутая выше изменчивость проницаемости оболочки, особенно для ионов электролитов, также согласуется с ней, если принять во внимание электрические заряды веществ, из которых состоит оболочка. Как показали Михаэлис на неживых оболочках, отрицательно заряженные оболочки непроницаемы для всех анионов, но проницаемы для одноатомных

катионов. При положительном заряде—обратно. С другой стороны, кажется, что набухание и вместе с тем проницаемость протоплазмы изменяются также и в зависимости от лиотропных свойств ионов. Но некоторые наблюдения говорят также и против общего приложения теории ультрафильтра. Так, прежде всего растворимые в липоидах вещества с активной поверхностью обладают большей скоростью проникновения, чем бы следовало по их молекулярному объему. Поэтому во многих случаях кажется, что хотя теория ультрафильтра имеет большее значение, но что в основе проницаемости лежат оба принципа (теории ультрафильтра и теории липоидов) вместе или по отдельности, в зависимости от вещества и рода клеток.

2. Принятие твердых пищевых веществ

Принятие твердых пищевых веществ внутрь клетки происходит главным образом у свободноживущих Protozoa (амеб, жгутиковых и инфузорий), но оно распространено довольно сильно и в клетках тканей многоклеточных животных, в особенности у беспозвоночных (губки и Coelenterata). Самый известный пример среди клеток тканей представляют белые кровяные тельца, которые подобно амебам принимают в себя и переваривают всякого рода твердые вещества, прежде всего разрушенные клетки тканей (при развитии многих животных) и бактерий. Здесь принятие инородных тел не служит непосредственно для обмена веществ всего организма, но с экологической точки зрения предназначается прежде всего для защиты, для уничтожения вредных элементов, как например бактерий и т. п. С точки же зрения принятия веществ дело идет в сущности о таком же явлении, как принятие пищи у амеб.

Рассмотрим сперва принятие пищи у амеб и механические средства, с помощью которых это принятие происходит. По Румблеру здесь можно различить четыре способа.

1. Принятие пищи через и м п о р т. Способ состоит в том, что инородные тела, например нити водорослей, после соприкосновения с поверхностью амебы в нее втягиваются, сама же амеба не производит при этом сильных активных движений. Это происходит, если место поверхности амебы, приходящее в соприкосновение с инородным телом, обладает бо́льшим притяжением к инородным телам, чем окружающая амебу вода. Особенно поучителен случай, впервые более точно описанный Румблером: Amoeba verrucosa втягивает внутрь себя длинную нить осциллярии, свертывает ее в клубок в пищевой вакуоле, скатывая ее здесь посредством активных движений,—причем оба конца ее еще торчат наружу,—и втягивает потом далее, как это можно видеть на прилагаемом рисунке (рис. 195).

2. Принятие пищи о б т е к а н и е м. Смачиваемое при этом пищевое тело после соприкосновения с протоплазмой амебы обтекается активно ее псевдоподиями. И здесь между частицами инородного тела и частицами протоплазмы амебы должна быть бо́льшая сила сцепления, чем между протоплазмой и внешней средой. В обоих случаях поверхностное натяжение амебы в месте соприкосновения с инородным телом должно поэтому уменьшиться, что обусловливает дальнейший импорт или обтекание. Между обоими способами существуют переходы.

3. Принятие пищи ц и р к у м в а л л я ц и е й, происходящее при более или менее твердой гелеобразной пелликуле (наземные амебы), производит на первый взгляд впечатление целесообразного действия. Не приходя в непосредственное соприкосновение с телом, амеба охватывает его, выпуская в разные стороны псевдоподии, затем сливает их друг с другом

и таким образом в известной степени ловит инородное тело. Но и этот процесс Румблер объяснил физически, воспроизведя его на неорганических каплях. Он считает, что главным моментом является вызванное раздражением со стороны добычи разжижение плотного слоя поверхности, за которым следует движение вперед к добыче разжиженной части протоплазмы в виде псевдоподий. «При движении к добыче вследствие усиливающегося разжижения повышается поверхностное натяжение частей, нахо-

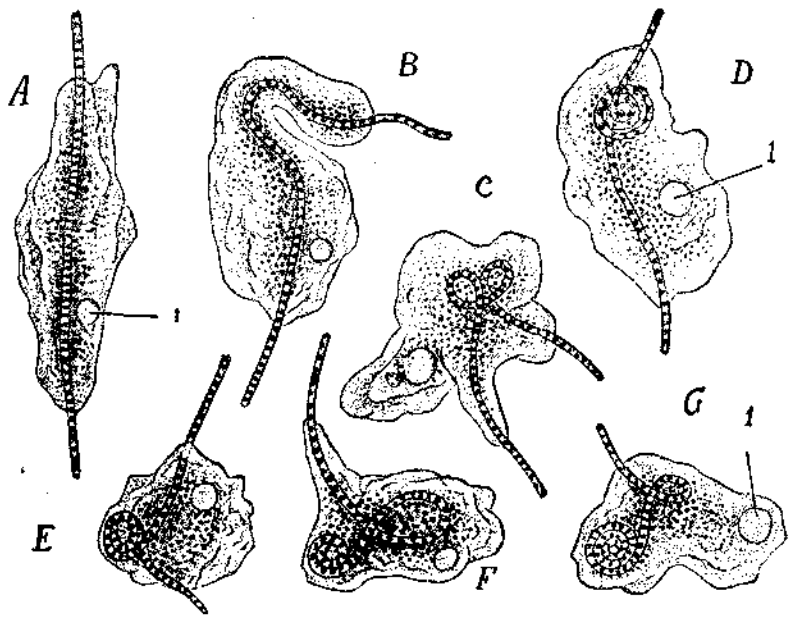


Рис. 195. Принятие нити осциллярии амебой (Amoeba verrucosa). *A*—*G*—следующие друг за другом стадии процесса. *1*—сократительная вакуоль (по Румблеру, 1893, из Ланга).

дящихся всего ближе к добыче, и поэтому вытекающая вперед масса окружает полукругом добычу в некотором отдалении от последней».

4. Принятие пищи через инвагинацию происходит также у у амеб с пелликулой. При соприкосновении с инородным телом поверхность амебы здесь сперва не разжижается, но только подается и пищевое тело погружается и втягивается вместе с впячиванием пелликулы мешкообразно внутрь. Затем втянутая пелликула разжижается и превращается в эндоплазму (рис. 196).

Можно полагать, что четыре описанных типа принятия пищи у амеб не единственные, так как Иванич описал,—хотя только по фиксированным и окрашенным препаратам,—принятие пищи, представляющее повидимому нечто среднее между циркумвалляцией и инвагинацией. Он показал, что на впяченной оболочке протоплазмы появляется местное сфинктерообразное утолщение, вследствие активной деятельности которого пища вводится во временно возникающий ротовой и глоточный аппарат (рис. 197). Для правильного суждения о таком принятии пищи необходимо произвести точное прижизненное исследование.

Описанные здесь способы принятия инородных тел у амебы подходят для всех других видов клеток с голой поверхностью, особенно два первых способа. Это относится также и к фагоцитозу лейкоцитов.

Однако поверхность у всех инфузорий и у большинства жгутиковых покрыта постоянной пелликулой, которая не позволяет принимать твердую пищу так, как это делают амебы, т. е. в любом месте тела. Примитив-

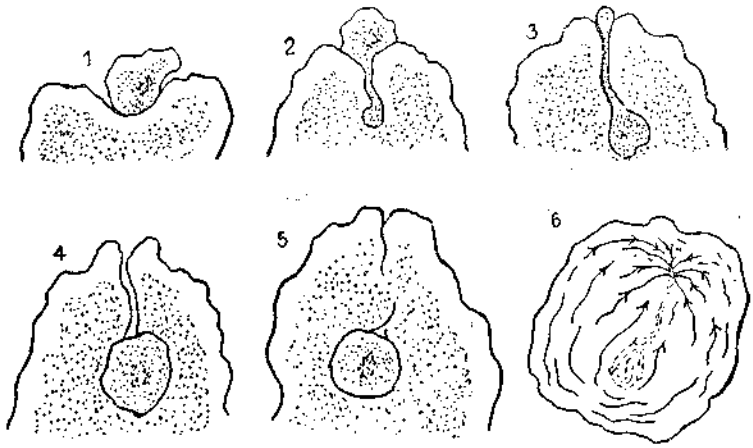


Рис. 196. Схематическое изображение принятия пищи через инвагинацию у Amoeba terricola. *1—5*—следующие друг за другом стадии процесса; *6*—направление движения отдельных частей поверхности пелликулы во время процесса (по Гроссе-Аллерману, 1909).

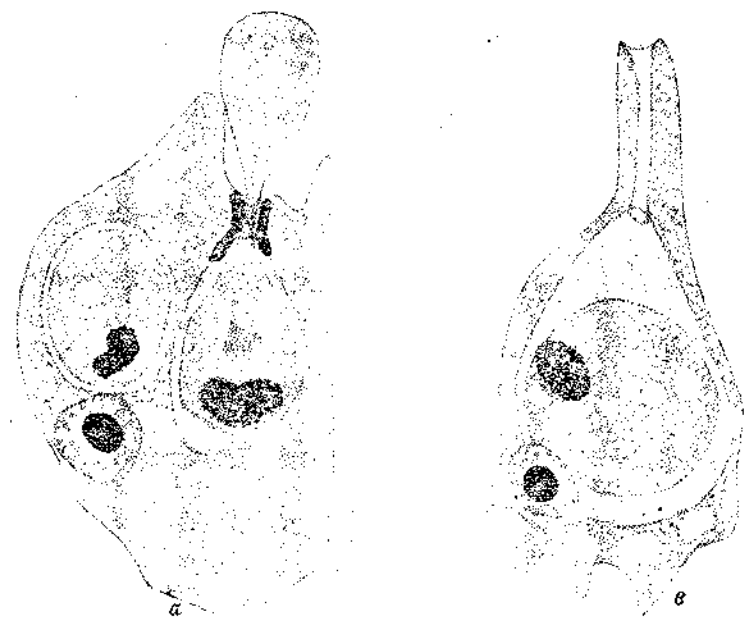


Рис. 197. Amoeba vespertilio. Заглатывание у стадии palmella Englena viridis. Образование рта и глотки со сфинктерообразным утолщением в *а* (по Иванику, 1933).

ные жгутиковые принимают твердую пищу особо локализованными ротовыми частями, голыми не гелеобразными участками поверхности, лежащими в большинстве случаев при основании жгутиков. Когда работой жгутиков пищевое тело подгоняется ко рту, немедленно образуется вакуоль для приема пищи, правильно названная Бидерманом гиалиновой псевдо-

подней. Однако у высших жгутиковых, так же как и у инфузорий, существуют для принятия пищи особые образования пелликулы, так называемый клеточный рот—цитостом, часто также клеточная глотка—цитофаринкс. В простейшем случае дело идет просто о впячивании пелликулы. Этот процесс до известной степени можно сравнить с принятием пищи посредством инвагинации у амеб, но с тем различием, что впячивание пелликулы здесь постоянно локализовано в определенном месте, а в глубине открыто граничит с голой эндоплазмой. Цитостом инфузорий продолжается нередко в глотку, ведущую глубоко внутрь канала. Пища загоняется работой жгутиков или ресничек вместе с током жидкости в глотку и встречает на дне ее голую эндоплазму (рис. 198). Последняя под непрерывным давлением вдавливается и образует пищевую вакуоль из принятой воды и пищи. Вакуоль отшнуровывается и уносится плазматическим током (рис. 199).

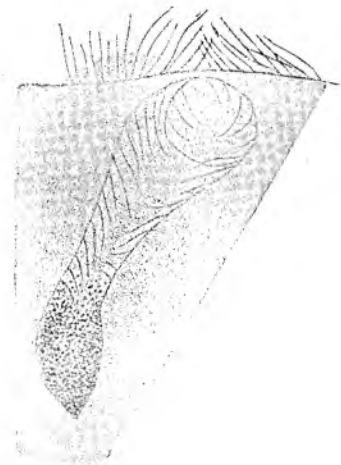


Рис. 198. Цитофаринкс Carchesium, заглотивший частицы туши. Момент невадолго до отделения пищевой вакуоли (по Гринвуду, 1894, из Гурвича).

Не раз возникали споры о том, можно ли объяснить принятие твердых инородных тел в протоплазму только чисто механическими причинами или же клетки разного рода обладают известной способностью выбора и отбора. В пользу обоих взглядов приводились некоторые наблюдения. Так например можно не только легко накормить многих амеб или инфузорий излишними и даже вредными веществами, но можно и закормить их до смерти кармином или тушью. Это говорит, разумеется, за чисто механическое поступление пищи. С другой стороны, многие наблюдения показывают, что определенные виды Protozoa при большом числе находящихся в их распоряжении пищевых тел, большей частью других живых организмов, принимают внутрь только вполне определенные, т. е. что они делают выбор. Метальников пытался даже доказать, что инфузории не только могут сделать выбор между различными инородными телами, но что они способны мало-помалу отказываться от вредных веществ, которые они не могут использовать и которые они сперва без разбора забирали, т. е. что они до известной степени научаются различать эти бесполезные или вредные элементы от полезных.

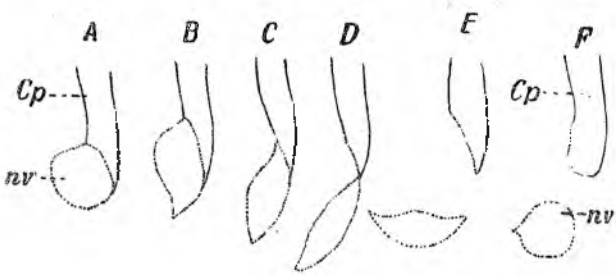


Рис. 199. Образование и отделение пищевой вакуоли у Paramaecium caudatum. Следует обратить внимание на ее веретеновидную форму несмотря на жидкое состояние окружающей среды. *Cp*—цитофаринкс; *nv*—пищевая вакуоль (по Ниренштейну, 1905).

Все эти наблюдения и эксперименты, имеющие целью показать намеренный выбор пищи или даже специфические психические способности

клеток при принятии инородных тел, не доказывают однако того, что данные авторы хотят доказать. Особенно очевидно это стало благодаря исследованиям Кольцова, который показал, что принятие инородных тел у инфузорий Carchesium зависит только от концентрации H-ионов в окружаю-

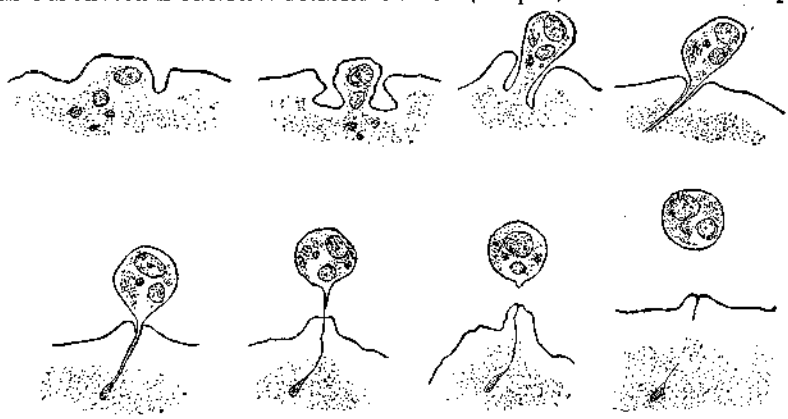


Рис. 200. Схема дефекации при помощи инвагинации (по Гроссе-Аллерману, 1909).

щей среде. При прибавлении соляной кислоты в концентрации 0,00006—0,00008 мол. принятие туши у Carchesium падает, а в растворе 0,00009 мол. совершенно останавливается. Нейтрализуя среду, можно восстановить принятие пищи и образование вакуоли. Таким образом здесь дело

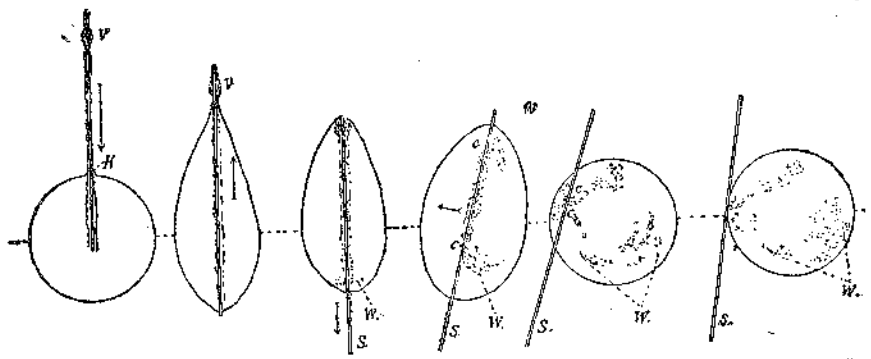


Рис. 201. Покрытая шеллаком стеклянная нить втягивается каплей хлороформа, и, после того как она освободится от шеллаковой корки, опять выталкивается. *V*—случайное утолщение корки шеллака; *S*—покрытый шеллаком кусок стеклянной нити, который уже во время поглощения кусочка нити *V* выпирается из капли хлороформа; *W*—оболочка шеллака, растворенного в капле хлороформа (по Румблеру).

идет об обратимом процессе, обусловленном вероятно изменением поверхности протоплазмы. Во всяком случае кольцовский опыт еще не исключает существования «избирательной способности». Но вместо всех этих виталистических и психологических объяснений выбора пищи клеткой принятие пищи можно объяснить процессами, подобными тем, которые впервые точно установил Кольцов. У амеб в кажущемся выборе играет решающую роль кроме того смачивание пищевых тел.

Те же закономерности, от которых зависит принятие твердых тел в живой клетке, т. е. прежде всего поверхностные силы, обусловливают естественно и удаление изнутри непереваренных остатков пищи. Изменения,

претерпеваемые телами вследствие переваривания внутри клетки, а может быть и благодаря изменениям самой живой протоплазмы, изменяют и отношение поверхностных сил между пищевой вакуолей и живой протоплазмой. При прикосновении такой вакуоли к наружной плазматической пленке и внешней среде вакуоля может извергнуть свое содержимое. У форм с твердой пелликулой это совершается на определенном месте, где пелликула углублена, как у клеточного рта,—на клеточном анусе. Процесс, который например происходит при дефекации длинных свернутых нитей водорослей, не изменяет заметно фигуры амебы и во всем подобен процессу принятия пищи посредством импорта, совершаясь только в обратном порядке. И у амеб, питающихся инвагинационным способом, удаление непереваренных остатков пищи совершается соответствующим образом (рис. 200).

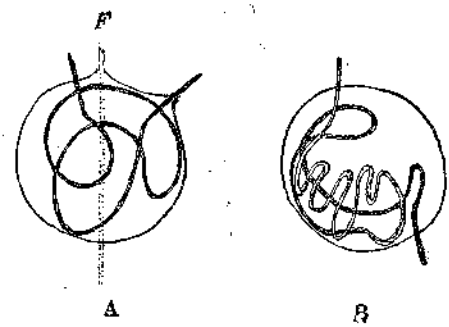


Рис. 202. *A* и *B*—подражание принятия амебой нити Oscillaria. Пунктированная линия у *F* в *A* обозначает прямую нить шеллака, который воспринимается каплей хлороформа, лежащей в воде. Вследствие смачивания нить втягивается (*A*) и в то время как она размягчается, она свертывается все более и более (*B*) (по Румблеру, 1898, из Гурвича).

Как при принятии в клетку, так и при отдаче из клетки этих твердых веществ нет речи о каких-нибудь специфически жизненных явлениях. Это показал Румблер на моделях с каплями хлороформа. Если тонкую, покрытую шеллаком стеклянную нить привести в соприкосновение с каплей хлороформа, то шеллак втягивается в каплю хлороформа, внутри которой свертывается таким же образом, как нить водоросли в теле Amoeba verrucosa (рис. 201, 202). С течением времени однако от действия хлороформа шеллаковый покров растворяется в капле, тогда изменяются и отношения сцепления, и нить удаляется из капли хлороформа подобно переваренной нити водоросли (рис. 201).

Б. ПЛАСТИЧЕСКИЙ ОБМЕН ВЕЩЕСТВ

1. Усвоение минеральных составных частей

Мы уже знаем, что для жизни всех организмов кроме веществ, непосредственно участвующих в построении белков (C, N, O, H, S и P), необходимо еще некоторое количество элементов, обычно встречающихся в клетке в форме солей. Таковы калий, кальций, магний и железо, составляющие вместе с серой и фосфором несгораемые остатки живого вещества и поэтому обычно называемые зольными веществами. Из них сера и фосфор необходимы для жизни клетки. Это ясно из того, что они составляют важную часть белков. Трудно определить и объяснить роль прочих элементов, она для нас до сих пор по большей части загадочна. В настоящее время нет никаких сомнений, что в этих телах мы имеем абсолютно необходимые для жизни вещества, воспринимаются ли они в форме молекул солей или диссоциированных ионов; это верно не только для растительных, но и для животных организмов. В каких бы количествах эти вещества ни встречались в окружающей среде,

они поступают внутрь отдельных организмов в совершенно определенных процентных отношениях, характерных для каждого вида клеток.

Впервые убедились в необходимости для растений зольных веществ, когда стали культивировать по примеру Зальм-Горстмара, Вигманна и Гольцдорфа растения в искусственной почве (например в размолотом горном хрустале и угле или в платиновых стружках и песке, к которым прибавлялись соответствующие соли). Но еще гораздо важнее методы так называемой в о д н о й к у л ь т у р ы, введенные Саксом и Кнопом. Можно культивировать не только водяные растения и водоросли, но и наземные растения в водном растворе разных солей. При этом происходит сильное приращение сухого вещества. Так, вес кукурузы при благоприятных условиях сравнительно с весом семени увеличивается в 360—370 раз, а гречихи—в 1 000 раз. Для правильного суждения о водных культурах необходимо принять во внимание это сильное увеличение сухого веса, так как развитие растительных семян возможно и без внешнего прибавления солей—только благодаря отложенным в них запасным веществам. Прилагаемый рисунок (рис. 203) развития гречихи в питательном растворе без калия и с калием показывает, к каким очевидным результатам приводят такие опыты. Самые употребительные растворы—Кнопа, Сакса, Молиша и др. Для образца приводим состав некоторых из них.

Кнопа		Сакса		Молиша	
Сернокислый магний	0,25 г	Азотнокислый калий	1,0 г	Вода	250 г
Азотнокислый кальций	1,00 »	Хлористый натрий	0,5 »	$(NH_4)_2\ HPO_4$	0,2 »
Кислый фосфорнокислый калий	0,25 »	Сернокислый кальций	0,5 »	K_2HPO_4	0,4 »
Хлористый калий	0,12 »	Сернокислый магний	0,5 »	$MgSO_4$	0,1 »
Хлорное железо	(следы)	Фосфорнокислая известь	0,5 »	$CaSO_4$	0,1 »
		Хлорное железо	(следы)	Следы железного купороса (2 капли 1% раствора)	

По всей вероятности соли воспринимаются только в диссоциированном состоянии, как катионы K^+, Ca^{++}, Mg^{++}, Fe^{++} и анионы SO^{--}_4, $H_2PO^-_4$, NO^-_3, поэтому безразлично, будет ли К азотнокислый или фосфорнокислый. Важнее реакция питательного раствора, во всяком случае весьма различная для разных видов клеток. Так, большинство водных растений нередко лучше чувствует себя в слабощелочном растворе, чем в кислом. Для наземных растений, вообще говоря, необходима слабокислая реакция питательного раствора. Яйца морских ежей нуждаются для своего развития в слабощелочном растворе. Питательный раствор благодаря чрезмерному поглощению отдельных веществ испытывает изменение концентрации Н-ионов, так что при более продолжительной культуре раствор следует обновлять или следует восстановлять первоначальную концентрацию Н-ионов, прибавляя отдельные соли.

Подобные точные опыты над усвоением минеральных веществ растительными клетками и растениями производились над животными только в очень небольшом объеме. Обычно животные организмы получают свои соли не просто в форме неорганических солевых растворов, но только в виде примесей к органической пище. Однако опыты Гербста специально над развитием яиц морских ежей в искусственной морской воде доказали с такой же точностью, как и в ботанической области, абсолютную необходимость для развития различных зольных составных частей.

Что касается ближайшего значения отдельных элементов, то, как было сказано, роль с е р ы и ф о с ф о р а как важных элементов белков и липоидов ясна сразу. Ф о с ф о р по большей части принимается расти-

тельной клеткой в виде фосфатов или ортофосфатов; кроме того могут быть пригодны и органические соединения фосфора, от которых отщепляется фосфорная кислота. Животная клетка получает нужный ей фосфор только из органических соединений фосфора, однако и здесь, как показал опыт, для удовлетворения потребности в фосфоре совершенно достаточно неорганических соединений фосфора.

Сера только в некоторых редких случаях, с которыми мы позднее познакомимся подробнее, поступает непосредственно как элемент. Обычно она воспринимается растительными клетками в виде сернокислых солей, всюду встречающихся в почве и водах. Животные клетки удовлетворяют свою потребность в сере из органических соединений серы.

Калий может быть воспринят растительной клеткой в форме разных солей: азотнокислых, фосфорнокислых и т. д.; в этой форме он встречается по большей части и свободно в природе. О значении калия в механизме обмена веществ мы знаем чрезвычайно мало. Единственно, что мы знаем, это—что особенно много калия находится в растущих, богатых белком растительных органах. Высказывали предположение, что он нередко образует с белками солеподобные соединения, но это не доказано. Пытались заменить калий другими, близкими ему элементами, как литий, рубидий, цезий и т. д. Однако обычно это не вполне возможно. Только у некоторых бактерий и грибов удается заменить калий соответствующей концентрацией рубидия и цезия (Бенеке). У развивающихся яиц морских ежей можно до известной степени заменить калий литием, однако и здесь через некоторое время наступают тяжелые нарушения в развитии.



Рис. 203. Гречиха в водной культуре. *I*—нормальная; *II*—без калия (по Ноббе, из учебника ботаники для высших школ).

Не менее загадочна роль натрия. Для большинства растений, за исключением морских диатомовых и других морских водорослей, натрий не необходим для жизни. Напротив, для животной клетки это вообще абсолютно необходимый элемент. Большинство солей, в особенности калий, производит при одностороннем приеме очень вредное действие на клетки—действие, устранимое прибавлением других солей (например натрия). Натрий, как многие думают, потому и необходим для жизни животных, что он обезвреживает калий. Калий переводится натрием в то состояние, в котором он может выполнить свою роль, еще загадочную, но необходимую для механизма обмена веществ.

Магний в противоположность натрию представляет для всех, и растительных и животных, клеток необходимый для жизни элемент. Но и его значение и причина его необходимости нам неизвестны. Единственно, что мы знаем наверное о важной роли, какую магний играет в зеленых растениях, это то, что он является важной составной частью хлорофилла, как это доказал Вилльштеттер. Но так как магний встречается и в бесхлорофилльных организмах и необходим также и им, мы должны приписать

ему и другие функции, пока еще не известные. Взятый один, он действует обычно как сильный яд, но это вредное действие обыкновенно легко уничтожить, прибавив соли кальция.

К а л ь ц и й. Для всех высших растений и для всех животных кальций—необходимое вещество. Только грибы и бактерии, а также некоторые водоросли могут обойтись без кальция; для некоторых же водорослей кальций является даже препятствующим росту элементом. Но почему он необходим при обмене веществ клетки, так же неизвестно, как неизвестно, почему необходимы калий и магний. Едва ли его необходимость для жизни исчерпывается тем, что он уничтожает вредное действие других солей.

Ж е л е з о в противоположность кальцию абсолютно необходимо для жизни всех организмов. До недавнего времени значение железа в механизме обмена веществ клетки было также совершенно неизвестно и загадочно. Правда и раньше находили, что высшие растения в лишенных железа растворах не образуют хлорофилла и подвергаются хлорозу. Но роль, которую при этом играет железо, загадочна еще и теперь, так как новейший анализ хлорофилла Вилльштеттером показал, что в его построении железо совершенно не участвует, как это предполагали нередко раньше. Кроме того железо необходимо и для всех лишенных хлорофилла растений, поэтому его роль в механизме всей жизни не исчерпывается его участием в образовании хлорофилла. Недавно Варбург показал, что железо в соединении с органическими веществами служит катализатором для клеточного дыхания. Мы познакомимся с этим подробнее при разборе дыхания. Эти исследования повидимому дают объяснение роли железа в механизме обмена веществ.

Кроме элементов, абсолютно необходимых для жизни всех организмов, у некоторых животных и растений иногда в большом количестве встречаются и другие. Кроме упомянутого выше Na прежде всего сюда относятся Cl, J, Li, S, Al. Элементы Cl и J необходимы для высших животных (с ролью J мы познакомимся позднее, в главе о так называемых гормонах), тогда как растения, отношения которых к этим элементам исследованы более точно, могут жить и без них. Можно ли это сказать и о морских водорослях, содержащих много иода,—неизвестно. Растения и животные, содержащие Si (из последних до сих пор исследованы только Heliozoa), могут за исключением диатомовых (Рихтер) обходиться и без этого элемента. Необходимость аллюминия, которая признана Стоклазой для ситников и злаков, является еще спорной. У некоторых беспозвоночных животных встречается как правило медь (Mollusca и Crustacea) и ванадий (асцидии). Так как эти металлы здесь находятся в крови в химически связанном виде, заменяя железо, и так как эти химические соединения (по крайней мере содержащий медь гемоцианин) играют ту же роль для переноса кислорода, как и железосодержащий гемоглобин в крови позвоночных, то конечно здесь идет речь о необходимых для жизни веществах.

2. Усвоение углерода посредством лучистой энергии аутотрофными растениями. Фотосинтез

Обычный обмен веществ и энергии в живой природе прямо или косвенно зависит от ассимиляции углерода и лучистой энергии зелеными растениями—фотосинтеза. Фотосинтез есть основной процесс, от которого зависит в конечном итоге вся жизнь на земле. Абсорбцией лучистой солнечной энергии углекислота воздуха расщепляется на углерод (C) и кислород (O_2). Последний выделяется в том же объеме, какой имела расщепленная

углекислота. При этом в живых хлоропластах, в которых только и возможен процесс, С вместе с воспринятой одновременно H_2O образует органические углеродные соединения—сахар и крахмал. Одновременно с этим синтезом органических тел лучистая энергия солнца преобразуется в потенциальную химическую энергию, и тем приобретается энергия для всей жизни на земле. Процесс фотосинтеза идет таким образом по следующей формуле:

$$6\,CO_2 + 6\,H_2O = C_6H_{12}O_6 + 6\,O_2 - 690\,000 \text{ калорий}$$

Число 690 000 означает изменение свободной энергии, когда процесс протекает слева направо. Таким образом, чтобы получить при данных условиях одну молекулу виноградного сахара, нужно затратить по крайней мере 690 000 калорий работы, или шестую часть—115 000 калорий, чтобы восстановить 1 молекулу CO_2.

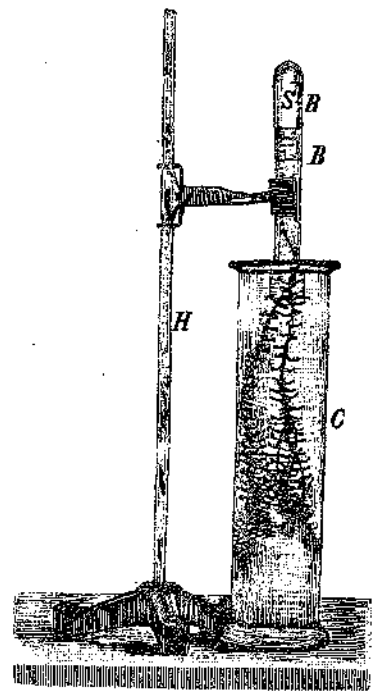


Рис. 204. Выделение пузырьков газа из освещенных водных растений. *C*—наполненный водой стеклянный цилиндр с Elodea; *B*—пузырьки газа; *R*—пробирка; *S* — собранный газ (по Ноллю).

а) Методика

Прежде чем заняться ближе отдельными частными процессами и значением отдельных факторов—CO_2, света и хлорофилла,—мы сделаем несколько замечаний о методике опытов с ассимиляцией. Методика имеет целью установить и, где можно, измерить обмен газов, поступление CO_2, отдачу O_2 или появление продуктов усвоения—углеводов. Нередко довольствуются просто качественными методами, но конечно важнее точные количественные измерения. Всего проще для качественного определения разложения углекислоты так называемый метод счета газовых пузырьков, который применяется у водных растений. Опускают отрезанную ветку Elodea canadensis, Potamogeton и т. п. в воду, содержащую углекислоту, и подвергают освещению. Видно, что на поверхности разреза с правильной последовательностью появляются и поднимаются маленькие пузырьки газа. Это происходит потому, что возникший при ассимиляции кислород отделяется в больших межклеточных пространствах этих растений, создает там избыток давления и выделяется поэтому в форме пузырьков. Поднимающиеся пузырьки газа собираются в опрокинутую пробирку. Можно обнаружить кислород, вводя тлеющую лучинку (рис. 204). Газовым анализом можно установить высокий процент O_2 в полученном газе, хотя имеется и значительная примесь азота. Поднимающиеся пузырьки кислорода образуются действительно благодаря разложению CO_2 под действием света. Это можно доказать тем, что при затемнении выделение газовых пузырьков тотчас прекращается. С другой стороны, связывая CO_2 в воде, например прибавляя $Ca(OH)_2$ или применяя прокипяченную воду, можно также тотчас остановить ток пузырьков. Счетом пузырьков на определенном объекте можно измерять количественно ассимиляцию углекислоты.

Очень хороший, преимущественно качественный, метод—так называемый бактериальный метод Энгельмана основан на чувствительности некоторых бактерий к кислороду. Берут нить водоросли, например Spirogyra, вместе с бактериями (из чистой культуры) в воду под покровное стекло, обрамленное вазелином и изолированное от O_2. Если нить осветить, то через короткий промежуток времени можно наблюдать, что вначале беспорядочно сновавшие бактерии собираются массами около нити водоросли (рис. 205). С прекращением освещения бактерии вновь рассеиваются. Метод чрезвычайно чувствительный, и им можно определить минимальные следы кислорода.

Обычно употребляют для количественного анализа метод счета газовых пузырьков вследствие его простоты, но он не даст действительно точных

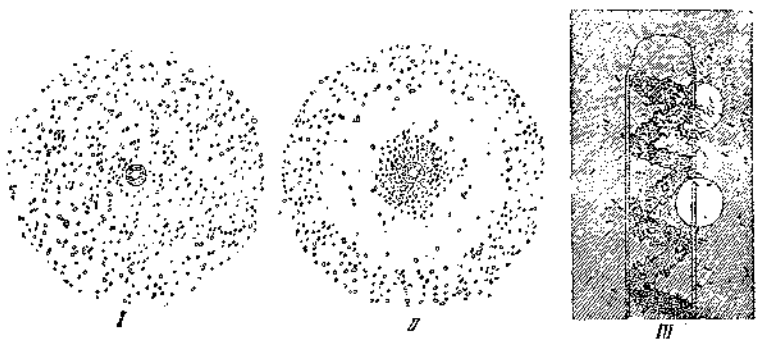


Рис. 205. *I*—в середине круглая зеленая водоросль, равномерно окруженная бактериями (в темноте) (увел. 150); *II*—тот же препарат после кратковременного освещения; *III*—клетка Spirogyra, освещенная двумя кружками света. Бактерии собираются только у хлорофилла (увел. 250, по Энгельману, 1894).

результатов и при нем возможны многие ошибки. Мы не будем разбирать детально другие более точные методы. Упомянем лишь следующие. Недавно Варбург применил очень точный метод при своих опытах над ассимиляцией с чистыми культурами одноклеточной водоросли Chlorella. Величина ассимиляции измерялась при этом манометром по изменению давления CO_2. Изменение давления зависело от различия коэффициента абсорбции O_2 и CO_2 в воде.

Появление углеводов при ассимиляции устанавливается чисто качественно иодной пробой по Саксу. Сперва затемнением растения весь крахмал переводят в сахар и отводят в стебель. Если осветить лист подготовленного таким образом растения, то крахмал образуется вновь, что можно доказать затем быстро. Можно затемнить лист станиолью, вырезав на станиоли только некоторые места, например слово «крахмал». После освещения реакцию на крахмал обнаруживают только места, не закрытые станиолью (рис. 206).

Уже Сакс преобразовал этот метод в количественный. Ранним утром берут половину хорошо развитого зеленого листа какого-нибудь крупнолистного растения, вырезают из нее точно измеренный кусок и определяют сухой вес. Вечером того же дня из другой половины, которая ассимилировала на дневном свету, берут такой же величины кусок и так же определяют его сухой вес. По прибавке веса определяют ассимиляцию (метод половинки листа).

б) Хроматофоры и хлорофилл

Какими бы методами мы ни производили исследования, все они одинаково показывают, что только те растительные клетки ассимилируют на свету углекислоту, которые обладают зелеными или им подобными (желтыми, красными) хлоропластами. Ассимиляция зависит от присутствия в них красящего вещества. Если например благодаря недостатку железа в хлоропластах задерживается образование зеленого красящего вещества, хлоропласты теряют способность ассимилировать (Пфеффер, Циммерман). Опыт с бактериальным методом Энгельмана убедительно доказывает, что только хроматофоры, а не вся клетка, содержащая хлорофилл, служат местом восстановления углекислоты. Если навести два маленьких кружка света на нить спирогиры так, что-

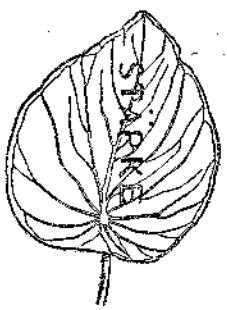


Рис. 206. Опыт ассимиляции с листом Ariopsis peltata (уменьшено) (из Иоста). На листе обнаруживается место, не затемненное станиолью. После обработки иодом видно слово «Stärke»—крахмал.

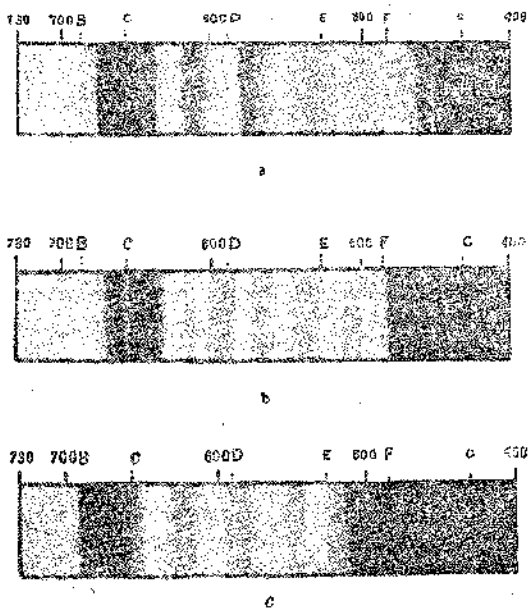


Рис. 207. Спектр поглощения хлорофилла *a* и *b*—хлорофилл *A* или *B*. 20 мм—слой раствора 0,043 г в 1 л эфира; *c*—спектр листа бузины с 4,6 мг хлорофилла *A*+*B* на квадратный дециметр (сильное конечное поглощение вызывается каротиноидами) (по Вильштеттеру и Штоллю, 1918).

бы один падал на хлоропласт, а другой—на бесцветное пространство плазмы между спирально завитыми хлоропластами, то бактерии соберутся только на первом месте, и ассимиляция происходит таким образом только здесь (рис. 205, III).

Не раз также исследовали, в состоянии ли растворенный хлорофилл, по крайней мере в коллоидном растворе, ассимилировать углекислоту вне живой клетки. Все точно проведенные опыты привели к заключению, что это невозможно; наоборот, абсолютно необходимо соединение хлорофилла с плазмой хлоропласта, обладающей известной структурой. Все противоположные утверждения неверны, и заключение, выводимое некоторыми исследователями о редукции углекислоты вне клетки на основании появления альдегида при освещении хлорофилловых препаратов, неправильно, так как согласно Вильштеттеру и Штоллю образование альдегида совершенно не связано с разложением углекислоты.

Ввиду большого значения пигмента хлорофилла для фотосинтеза приведем некоторые данные о химических и физических свой-

ствах этого вещества, которые были детально изучены в классических исследованиях Вилльштеттера и его сотрудников. При обработке горячей водой и алкоголем извлекается красящее вещество, называемое «сырым» хлорофиллом. Вещество это обнаруживает ясную флуоресценцию. При проходящем свете раствор—зеленый, при отраженном—темнокрасный. Спектр сырого хлорофилла обнаруживает известное число полос. Спектр его почти совершенно совпадает со спектром зеленого листа или отдельного хлорофиллового зерна, только полосы слегка сдвинуты к красной части спектра (рис. 207). Еще прежние исследования привели к заключению, что сырой хлорофилл—не однородное тело и что в нем содержатся кроме зеленого еще два желтых пигмента. Один из них—ксантофилл, другой, более оранжевый,—каротин. Последний есть высокомолекулярный углевод с формулой $C_{40}H_{56}$. Это—пигмент, очень распространенный не только в растительном царстве (морковь, томаты и т. д.), но и в животном. Ксантофилл есть продукт окисления каротина с формулой $C_{40}H_{56}O_2$. В последнее время почти всеми признано, что каротиноиды не участвуют в ассимиляции, однако новейшие опыты Варбурга и Нэгелейна показали, что желтые пигменты вероятно действуют фотохимически, хотя они очевидно хуже используют энергию.

Собственно хлорофилл есть по исследованиям Вилльштеттера сложное тело, содержащее магний в органическом соединении. Он представляет смесь двух компонентов—сине-зеленого хлорофилла *A* и желто-зеленого хлорофилла *B* следующего состава:

Хлорофилл *A*: $(MgN_4C_{32}H_{30}O)\,CO_2CH_3CO_2C_{20}H_{39}$
Хлорофилл *B*: $(MgN_4C_{32}H_{28}O_2)\,CO_2CH_3CO_2CO_{20}H_{38}$

Хлорофилл *A* имеет в спектре 8 ясных полос, а хлорофилл *B*—10, как это видно на обоих чертежах рисунка 207, *a*, *b*. Работы Вилльштеттера привели к чрезвычайно важному выводу, что этот состав хлорофилла одинаково присущ всем растениям и что различные растения не обладают специфически разными хлорофиллами, как это предполагали раньше. И отношение друг к другу обоих компонентов хлорофилла (*A* и *B*) везде приблизительно одинаково: молекул *A* находится втрое больше, чем *B* (точнее $\frac{A}{B} = 2{,}9$).

Мы не будем здесь входить далее в подробности строения хлорофиллов и их продуктов распада, исследованных Вилльштеттером, и укажем только еще на то, что прежний взгляд, по которому в хлорофилл входит железо, неверен. До сих пор неизвестно, в чем состоит роль железа, которое, как мы видели, безусловно необходимо для образования хлорофилла (в растворах без железа растения становятся хлоротическими). Другой, тоже старый взгляд, что хлорофилловый пигмент очень близко стоит по своему составу к пигменту крови, напротив, подтвердился. Извлекаемый из хлорофилла продукт расщепления — филлопорфорин — чрезвычайно близко стоит к извлекаемому из пигмента крови гемопорфорину.

в) Углекислота. Коэффициент ассимиляции

Уже старые опыты с ассимиляцией привели к заключению, что объем газа при ассимиляции остается неизменным. Это происходит оттого, что на каждый отработанный объем углекислоты выделяется равный объем кислорода. Отношение $O_2 : CO_2$ называется отношением (коэффициентом) ассимиляции. Все опыты доказали, что этот коэффициент ко-

леблется около единицы. На этом факте основывается вышеприведенная схема процесса ассимиляции.

Углекислота согласно этой схеме берется при ассимиляции из атмосферы. Если бы кроме атмосферной углекислоты заметно принимала в ассимиляции участие и почвенная, то выделение кислорода увеличилось бы, и коэффициент изменился бы. Впрочем из простого опыта ясно, что почвенную углекислоту едва ли приходится принимать во внимание; растения, культивируемые в воздухе, лишенном углекислоты, гибнут даже в том случае, если углекислота в почве находится в большом количестве.

С этим согласуются также многие опыты над зависимостью ассимиляции от к о н ц е н т р а ц и и данной углекислоты. Они доказали, что при всех прочих равных условиях повышение концентрации углекислоты значительно усиливает ассимиляторную деятельность. При нормальном давлении углекислоты в воздухе (0,03% объема) невозможно оптимально использовать углекислоту—вывод, имеющий большое практическое значение. Броун и Эскомб, а также Блекман и Смит установили, что ассимиляция увеличивается пропорционально повышению концентрации углекислоты, но при дальнейшем увеличении концентрации увеличение ассимиляции внезапно останавливается на каком-то месте, более не поднимаясь. Далее кривая ассимиляции идет вполне горизонтально. Варбург нашел при своих опытах с Chlorella, что ассимиляция растет пропорционально содержанию углекислоты в воде, пока концентрация не повысится в десять раз, при дальнейшем же повышении концентрации рост ассимиляции непрерывно уменьшается, пока наконец не пойдет параллельно оси асбцисс (ср. такую же кривую освещения, рис. 209, стр. 224). По Блекману конечный параллельный ход кривой ассимиляции зависит от света как ограничивающего внешнего фактора, Варбург же перемещает этот ограничивающий фактор внутрь клетки.

г) Продукты ассимиляции

Как уже упомянуто выше, процесс ассимиляции углекислоты протекает по следующему уравнению:

$$6\,CO_2 + 6\,H_2O = C_6H_{12}O_6 + 6O_2.$$

Прежде вообще признавали, что первым продуктом ассимиляции является не глюкоза, но крахмал, так что формула должна бы быть такой:

$$6\,CO_2 + 5\,H_2O = C_6H_{10}O_5 + 6O_2.$$

Так как в обоих случаях коэффициент ассимиляции равен 1, то обе формулы совпадают с результатами газового анализа.

Не входя здесь в частности хода процесса, остановимся на вопросе о первом продукте ассимиляции. Сакс сначала доказал вышеописанных методом, что первым продуктом ассимиляции является крахмал. Количество крахмала, образованного в одно и то же время на единицу поверхности листа, у различных растений оказалось очень различным, хотя в одних и тех же семействах довольно близким. Нашли, что в одних семействах крахмал появляется в изобилии, в других—его мало, а в третьих (Orchidaceae, Liliaceae) он вообще не образуется. Но так как однако и в последних случаях коэффициент ассимиляции приблизительно один и тот же, нужно принять, что здесь продуктом ассимиляции является другой растворимый углевод. Эти и другие опыты и соображения привели к тому, что в последних случаях надо признать первым продуктом асси-

миляции углеводы, растворимые в форме сахара. Поэтому Шимпер различает растения с «крахмальными листьями» и с «сахарными листьями». Но Шимперу удалось заставить растения с «сахарными листьями», как например обычно лишенные крахмала Iris germanica, образовать крахмал в 20% растворе сахара. С другой стороны, растения, искусственно обескрахмаленные в темноте, могут образовывать крахмал в сахарном растворе (в темноте) (Бем, А. Мейер, Клебс и др.). Из этого следует, что образование крахмала не связано непосредственно с фотосинтезом, и первым продуктом ассимиляции являются вообще растворимые углеводы. Позднейшие количественные опыты Брауна и Морриса и методы половинки листьев Сакса привели к выводу, что из продуктов ассимиляции лишь небольшая часть представляет крахмал, все же остальное—сахар. И там, где крахмал появляется в виде первого доступного для наблюдения продукта ассимиляции, он по всей вероятности образуется вторично из гексоз, конденсация которых идет так быстро, что их химически определить невозможно.

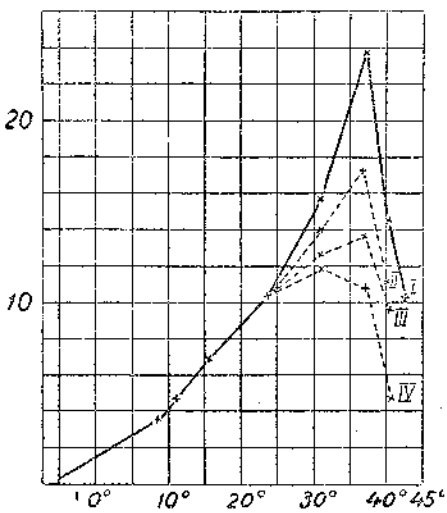


Рис. 208. Зависимость ассимиляции от температуры (по Маттеи, 1904).

д) Температура

Кроме концентрации углекислоты и интенсивности освещения (см. ниже) процесс ассимиляции сильно зависит еще от температуры. При опытах с температурами довольно трудно исключить различные источники ошибок. Они главным образом двоякого рода: во-первых, от ассимиляции нельзя отделить дыхания, стоящего в иной зависимости от температуры, чем ассимиляция, во-вторых, более высокие температуры легко вызывают повреждения у растений, в особенности у высших (т. е. в листьях). Но уже Блекман и его сотрудники, особенно Маттеи, точно доказали зависимость ассимиляции от температуры: до температуры приблизительно в 37,5° ассимиляция увеличивается вместе с подъемом температуры, при более высоких температурах она быстро понижается (рис. 208). Опыты привели далее к выводу, что здесь следует принять еще во внимание фактор времени: при более продолжительном опыте с теплотой оптимум действия наступает при все более низких температурах. Блекман пытался объяснить это понижение оптимума температуры противодействующим ассимиляции процессом—инактивацией хлоропласта, усиливающейся по его объяснению при повышении температуры. Однако по опытам Варбурга над действием температуры на гораздо более удобном объекте—водоросли Chlorella—дело идет о простом повреждении листьев под влиянием высокой температуры. Наоборот, Блекман правильно заметил, что при более сильном освещении, и только при нем, устанавливаются описанные выше отношения между температурой и ассимиляцией. Кривая температуры между 0° и 37° следует при этом правилу Вант-Гоффа; Блекман поэтому пришел к выводу, что при ассимиляции углекислоты имеется химический процесс. При слабом освещении зависимость ассимиляции от температуры отсут-

ствует, температура не вызывает никакого действия, и кривая идет параллельно абсциссе.

e) Свет

Мы уже видели, что ассимиляция углекислоты зависит от света. Но солнечный свет состоит из лучей различной длины волны (цвета). Поэтому уже давно пытались разрешить вопрос, одинаково ли действуют на ассимиляцию отдельные части спектра или различно. До последнего времени результаты старых и новых исследований очень противоречивы и не приводят к единообразному решению проблемы. Одни исследователи—в прошлом Рейнке, в настоящее время Уршпрунг—находили оптимум кривой только в синей половине спектра, а Энгельман, данные которого в последнее время подтверждены более точными опытами Книпа и Миндера, установил второй подъем ассимиляции вблизи фраунгоферовой линии F. Энгельман из своих опытов вывел заключение о связи между ассимиляцией и абсорбцией, приняв, что максимум ассимиляции совпадает с максимумом абсорбции, т. е. с известными полосами абсорбции спектра хлорофилла.

Однако Варбург доказал, что выводы этих исследователей нельзя сравнивать между собой, так как разные исследователи нередко измеряли совершенно разные вещи и при своих опытах не принимали во внимание некоторых источников ошибок. Варбург указал, что производить сравнительные измерения превращений энергии под действием различных частей спектра можно лишь тогда, когда интенсивность света в разных частях спектра будет одинакова. Этого не принимали во внимание прежние исследователи за исключением Книпа, Миндера и Уршпрунга. Во-вторых, по Варбургу необходимо работать в каждой части спектра с полной абсорбцией, устранив таким образом разницу поглощения в отдельных пучках лучей. Этого никто не учитывал. Требуется также возможная чистота частей спектра, применяемых для исследования, и незначительная интенсивность света, при котором производятся измерения. Мы не будем здесь касаться точных методов Варбурга, которые отвечали всем поставленным им требованиям, и перейдем прямо к важным выводам его исследований.

Он исследовал 3 или 4 части спектра: красную с длиной волны $\lambda=660$, желтую—$\lambda=578$, зеленую—$\lambda=546$ и синюю—$\lambda=436$. Химическое действие одной калории поглощенной лучистой энергии, которое Варбург называет φ, зависит от интенсивности исследуемых лучей: с ростом интенсивности оно делается меньше и при падении интенсивности приближается к пределу $\varphi 0$, который называется **коэффициентом использования** (Ausbeute) при ассимиляции углекислоты. Опыты дают следующие средние величины для $\varphi 0$:

Длина волны в $\mu\mu$	φO $(\frac{см}{кал.})$
660 (красный)	117
578 (желтый)	106
546 (зеленый)	88
436 (синий)	67

Из этого следует, что коэффициент использования при ассимиляции падает от красного к синему с уменьшением длины волны. «Нельзя уста-

новить никакой зависимости от полос абсорбции; коэффициент использования в красном, области сильного поглощения, больше, чем в зеленом, области слабого поглощения, а в зеленом—более, чем в синем, области самого сильного поглощения».

Варбург ставит эти выводы в связь с теорией квант, по которой согласно законам фотохимической эквивалентности Эйнштейна падение фотохимического коэффициента использования идет параллельно с уменьшением длины волны. Он устанавливает эти отношения, прибавляя, что число разложенных молекул углекислоты пропорционально числу поглощенных квант и что каждая поглощенная квант вызывает одинаковое химическое действие. Вычисление, произведенное на этом основании, приводит к выводу, что в красном и желтом требуется для разложения одной молекулы углекислоты около четырех квант, в синем—около пяти.

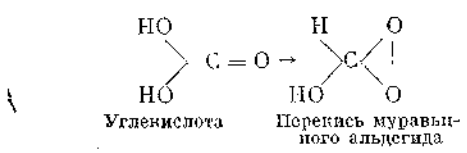
В связи с действием различных лучей следует здесь указать еще на некоторые биологические соображения, высказанные Энгельманом, о зависимости между ассимиляцией и поглощением лучей у незеленых водорослей. Известно, что вода сильнее поглощает красные лучи, с большей длиной волны, чем синие,—с короткой, и что поэтому в более глубоких слоях моря преобладают последние. С этим связано то явление, что зеленые водоросли встречаются ближе к поверхности, красные и бурые, напротив,—в глубине. Обычно принимают, что цвет хроматофор морских водорослей приспособляется к господствующей окружающей окраске, чтобы лучше можно было поглощать и использовать этот свет. На самом деле и красные хроматофоры Florideae обнаруживают сильнейшее поглощение и соответствующую ассимиляцию в зеленом свете. Если даже основная мысль, из которой исходил Энгельман, и неправильна согласно приведенным выше выводам Варбурга, все-таки здесь имеется интересная биологическая проблема, дальнейшее выяснение которой весьма желательно.

В связи с этим стоит еще вопрос о так называемом хроматическом приспособлении. Гайдуков вслед за Энгельманом исследовал приспособления Cyanophyceae к разноцветному освещению и нашел, что цветная среда влияет определенным образом на окраску Cyanophyceae: при более продолжительном действии определенного цвета они принимают дополнительный тон к данному цвету. Эти данные, которые не раз оспаривались и отвергались в особенности после того как были указаны источники ошибки, например изменение цвета водорослей вследствие постарения культуры под влиянием недостатка в N, недавно были подтверждены Борешом и Гардером для некоторых форм. Phormidium laminosum становится в красном свете сине-зеленым, а в зеленом—фиолетово-красным, так как в красном свете увеличивается количество фикоциана—синего пигмента сине-зеленых водорослей, а в зеленом свете—схизофикоэритрина—розового пигмента сине-зеленых водорослей, содержание же каротиноидов и хлорофилла остается то же. Было бы очень желательно точное исследование действия различных частей спектра методами Варбурга на различно окрашенные модификации Cyanophyceae. Правда, Гардер произвел такие опыты и пришел к выводу, что водоросли, культивируемые в красном свете, лучше используют красный свет, чем культуры того же вида, выращенные в белом свете. Он принимал в достаточной степени во внимание при своих сравнительных опытах интенсивность лучей, но не обращая внимания на разницу абсорбции, которая однако также играет важную роль.

ж) Процесс и теория ассимиляции углекислоты

Приведенная выше формула ассимиляции углекислоты представляет естественно только грубую схему происходящих при этом процессов. Об отдельных химических и энергетических превращениях, которые происходят в хлоропластах, мы до сих пор знаем еще очень мало несмотря на то, что в недавнее время были сделаны серьезные попытки осветить этот темный вопрос и указать верные пути, по которым можно было бы следовать в дальнейших изысканиях. Словом мы все еще в этой области опираемся на гипотезы.

В химическом отношении встретила наибольшее признание высказанная впервые в 1870 г. Байером формальдегидная гипотеза, согласно которой исходным пунктом синтеза сахара сначала служит образование формальдегида, который конденсируется вторично в сахар. Так как в новой химии нередко известны случаи, когда молекула альдегида относительно легко конденсируется в сахар, то этот последний член байеровской гипотезы кажется очень вероятным. Конденсация происходит даже и без влияния света. Против первого члена байеровской гипотезы приводили то возражение, что формальдегид ядовит. Но очевидно ядовитость его слишком переоценивали. До сих пор также нельзя было доказать химически присутствия в клетке формальдегида. Но это обстоятельство не является возражением, так как превращение может происходить очень быстро и значительного накопления альдегида может не происходить, чем опять-таки легко объясняется и отсутствие ядовитого действия. С другой стороны, не раз приводили как доказательство в пользу формальдегидной гипотезы указания В. Лёба, что под влиянием тихого электрического разряда CO_2 редуцируется в формальдегид, но это по нашему мнению неправильно, так как простое доказательство возможности этого синтеза нисколько не обязывает нас признавать, что он действительно происходит в живой клетке. Недавно и Вилльштеттер высказался в пользу формальдегидной гипотезы и пытался ее развить подробнее. Он принимает, что сначала возникает изомерное соединение перекиси (перекиси муравьиного альдегида):



Углекислота — Перекись муравьиного альдегида

Отщеплением кислорода перекиси образуется затем формальдегид.

Варбургу удалось показать во всем процессе ассимиляции углекислоты два отдельных этапа и в то же время доказать, что при этом химический и фотохимический процессы протекают отдельно, рядом друг с другом. Это открытие дает надежду, что при дальнейшей разработке оно приведет каким-либо образом к объяснению этого основного процесса. Мы уже видели, что ассимиляция углекислоты зависит от ее концентрации и что ассимиляция достигает известного максимального предела. То же можно сказать и об интенсивности освещения. С интенсивностью освещения повышается величина разложения углекислоты до известного предела, зависящего кроме того от соответствующего вида клетки. Прилагаемая кривая (рис. 209) дает графическое изображение действия освещения в зависимости от его интенсивности. Абсциссы обозначают интенсивность освещения, ординаты—действие в любых единицах при избытке углекислоты. Кривая повышается сначала прямо, потом загибается к оси абсцисс и наконец идет

параллельно с ней. Можно различить два важных пункта: первый—у точки A, в котором действие почти пропорционально интенсивности, второй—у точки B, где действие почти независимо от интенсивности. Варбург различает оба пункта как области низкой и высокой интенсивности.

Уже Блекман в вышеупомянутых опытах привел точное доказательство, что ассимиляция при высокой интенсивности освещения повышается с по-

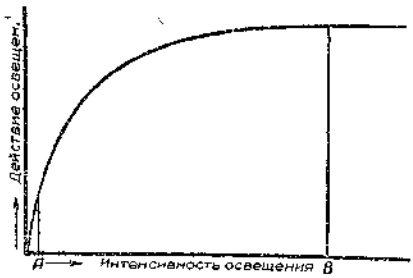


Рис. 209. Влияние интенсивности освещения на ассимиляцию Chlorella (по Варбургу, 1921).

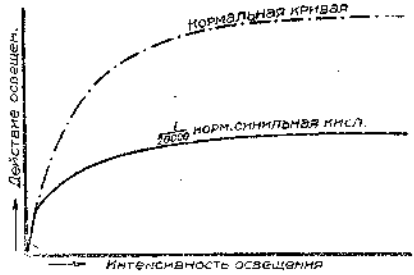


Рис. 210. Задержка ассимиляции синильной кислотой (по Варбургу, 1921).

вышением температуры; нагревание на 10° (между 15 и 25°) в общем удваивает ее скорость. Таким образом здесь химическая реакция определяет темп ассимиляции, и эту реакцию Варбург называет в честь Блекмана, который поставил первые точные опыты с температурой, реакцией Блекмана. При низшей интенсивности освещения однако не обнаруживается этой зависимости от температуры. Таким образом здесь преобладает не химический, но очевидно фотохимический процесс.

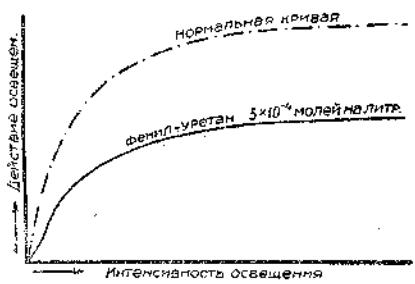


Рис. 211. Задержка ассимиляции фенил-уретаном (по Варбургу, 1921).

Что это действительно так, что здесь происходит два отдельных процесса—собственно химический и фотохимический,—в особенности ясно из разных отношений обеих реакций, когда их замедляют индифферентные наркотики, с одной стороны, и синильная кислота—с другой. Если зеленую водоросль Chlorella поместить в $^1/_{20\,000}$ нормальный раствор синильной кислоты и если при избытке углекислоты проследить кривую освещения, то в области низкой интенсивности кривая совершенно не отклоняется от нормальной. Если повышать интенсивность,—ассимиляция задерживается. При высокой интенсивности задержка достигает почти 50% нормальной (рис. 210). Чисто химический процесс, реакция Блекмана, таким образом задерживается синильной кислотой, чего нет при низшей интенсивности. Варбург в других опытах, с которыми мы позднее подробнее познакомимся в главе о дыхании, показал, что синильная кислота действует на клетку не как индифферентный наркотик, но вступая в реакцию с тяжелым металлом. Количество упомянутого тяжелого металла можно считать в 1 миллионную моля на грамм клеточного вещества. Этим металлом в протоплазме клетки является железо. Варбург поэтому считает в высокой степени вероятным, что действующий в реакции Блекмана тяжелый металл есть железо.

Совершенно иначе, чем синильная кислота, действуют на ассимиляцию химически индифферентные вещества. Они задерживают ее одинаково как при высокой, так и при низкой интенсивности освещения, их действие зависит не от химического свойства соответствующего наркотика, но единственно и всецело от способности их к адсорбции твердыми составными частями клетки. Рис. 211 иллюстрирует такой опыт с фенил-уретаном. Прерывистая линия есть кривая освещения нормальных клеток, непрерывная—кривая освещения клеток, обработанных фенил-уретаном. Если заменить фенил-уретан другими уретанами, то наступает задержка при других концентрациях, тем меньших, чем больше константа адсорбций соответствующих тел. Следующая таблица (1) указывает различную концентрацию разных уретанов при той же степени задержки, которую они вызывают в процессе ассимиляции.

Таблица 1

25°, высокая концентрация CO_2 и высокая интенсивность освещения

Вещество	Миллимолей на литр
Метил-уретан	400
Этил-уретан	220
Пропил-уретан	50
Бутил-уретан (изо-)	17
Амил-уретан (изо-)	12
Фенил-уретан	0,5

Задержка ассимиляции посредством индифферентных наркотиков приводит к заключению, что оба процесса—чисто химический процесс, или реакция Блекмана, и процесс, происходящий при более слабом освещении, или фотохимический процесс,—протекают на поверхности твердых частиц хлоропластов и что мы таким образом имеем здесь перед собой к а т а л и з н а п о в е р х н о с т и. Задержка первого процесса синильной кислотой указывает, с другой стороны, что это совсем не простой катализ на поверхности подобно фотохимическому, но катализ т я ж е л ы х м е т а л л о в н а п о в е р х н о с т и. В чем сущность каждого из процессов, указанных исследованиями Варбурга, еще пока недоступно нашему познанию. Однако, по крайней мере для реакции Блекмана, есть опыты Варбурга и Уйеруги, делающие вероятной связь реакции Блекмана с расщеплением перекиси в смысле гипотезы Вилльштеттера—Байера.

Варбург первоначально принимал, что реакция Блекмана есть «подготовительная» реакция, предшествующая действию света; при ней образуется фотохимический акцептор, фотохимически чувствительный дериват углекислоты. Далее реакция Блекмана могла бы быть «продолжающей» реакцией, следующей за действием света и производящей в смысле альдегидной гипотезы Вилльштеттера расщепление перекиси муравьиной кислоты на альдегид и кислоту. Дальнейшими опытами Варбурга его собственная теория не подтвердилась, и он ее оставил. Наоборот, он дал веские доказательства правильности теории Вилльштеттера.

Если последняя правильна, то можно принять, что перекиси, введенные в живую клетку, расщепляются и что это расщепление совершается,

как реакция Блекмана. Опыты подтвердили это предположение. Раствор Кнопа заметно не разлагает введенную в него перекись водорода. Если же к раствору прибавить водоросль Chlorella, перекись водорода расщепляется в темноте на водород и кислород. Это расщепление перекиси водорода водорослями задерживается, как и реакция Блекмана, синильной кислотой. Задержка начинается при концентрации синильной кислоты $^1/_{200\,000}$ моля, а при концентрации синильной кислоты—$^1/_{2\,000}$ моля,—получается почти полная задержка.

Таблица 2

Концентрация синильной кислоты	Задержка реакции Блекмана (в %)	Задержка распада перекиси водорода (в %)
n/200 000	20	32
n/10 000	55	83
n/1 000	95	93

Сравнение с задержкой реакции Блекмана синильной кислотой без прибавления перекиси водорода показывает, что оба процесса—расщепление перекиси в темноте и образование кислорода при освещении—совпадают с реакцией Блекмана в отношении к синильной кислоте. Совершенно совпадают также действия индифферентных наркотиков на распад перекиси водорода и ассимиляцию углекислоты, как показывает следующая таблица:

Таблица 3

Наркотик	Задержка реакции Блекмана на 50% миллимолей на литр	Задержка распада H_2O_2 на 50% миллимолей на литр
Метил-уретан	660	440
Этил-уретан	225	135
Пропил-уретан (изо-)	73	80
Бутил-уретан (изо-)	26	27
Амил-уретан	12	Меньше чем 9
Фенил-уретан	0,5	Меньше чем 1,5

Обе таблицы (2 и 3) решительно говорят в пользу теории Виллыштеттера, но совпадение в поведении распада перекисей совсем не совершенное. Впрочем совершенного совпадения нельзя и ожидать даже при идентичном катализаторе обоих процессов. Так как гипотетическая перекись Виллыштеттера не является перекисью водорода, то и субстрат в обоих случаях различный. Какую роль играет железо при процессе ассимиляции, особенно в реакции Блекмана, становится ясным из того, что при прибавлении железа перекись водорода расщепляется in vitro, из того, что живой клетке для ассимиляции необходимо определенное количество железа. Варбург же, как сказано, видит в реакции Блекмана катализ тяжелого металла. По Гафрону при освещении хлорофилла вместе с изоамиламином образуется перекись амина, что также доказывает фотохимическое образование перекиси.

О подробностях и значении фотохимической реакции мы в настоящее время ничего не знаем. Единственное, что можно сказать на основании реакции Блекмана,—это то, что при фотохимической реакции углекислоты вероятно возникает перекись муравьиного альдегида.

з) Коэффициент использования

Уже раньше не раз исследовали теоретически и практически важный вопрос, сколько лучистой энергии превращается при процессе ассимиляции в полезную химическую энергию. Эти полезные величины ассимиляции многократно высчитывались из количества углеводов, образующихся в единицу времени на единицу поверхности листа, из теплоты образования этих углеводов и из количества энергии, освобождающейся в единицу времени на единице поверхности. Бекерель, так же как Броун и Эскомб, которые проделали такие определения и вычисления, пришел к выводу, что едва ли используется более 1,5% падающего света, а часто много меньше.

Варбург и Нэгелейн исследовали опытным путем, какая часть поглощенной лучистой энергии вообще может превращаться при ассимиляции в химическую энергию. Коэффициент использования, т. е. отношение $\frac{U}{E} = \frac{\text{химическая работа}}{\text{абсорбированная лучистая энергия}}$, падает с повышением интенсивности света и приближается к пределу. Этот предел упомянутые исследователи определили опять-таки на опытах с водорослью Chlorella. Были использованы богатые хлорофиллом культуры, выросшие при затенении. Опыт производился при температуре 10° и при освещении в $^1/_{1\,000}$ солнечного света при избытке углекислоты. Опыты при болометрическом измерении примененного освещения показали, что в среднем было использовано около 70%, тогда как по Броуну и Эскомбу было использовано самое бо́льшее 6% абсорбированной энергии. Амплитуда колебания полученных величин была довольно велика,—оказалось, что коэффициент использования в значительной степени зависит от внутренних условий данных культур водорослей: культивируемые при сильном свете водоросли используют энергию меньше, чем культивируемые при слабом. Энергия, которую поглощает 1 молекула хлорофилла при абсорбции желтого света натрия, достигает почти 49 000 калорий. «Чтобы восстановить 1 молекулу углекислоты, надо около 112 300 калорий, из чего следует, что одна молекула углекислоты должна вступить в обменную реакцию по крайней мере с тремя молекулами пигмента». Большая часть поглощенной лучистой энергии воспринимается молекулой углекислоты и используется в ней для производства химической работы. «Здесь нет места для промежуточной реакции с большим тепловым эффектом».

Все эти выводы стоят в полном соответствии с формальдегидной гипотезой Вилльштеттера. Химическая работа производится в первой части процесса при возникновении перекиси муравьиного альдегида, причем внутри молекулы углекислоты происходит перегруппировка атомов.

3. Ассимиляция углекислоты без света и хлорофилла. Хемосинтез

Не одни зеленые растения ассимилируют углерод и азот и строят из них синтетически составные части плазмы. Среди бактерий также существуют небольшие группы, способные к такому чисто аутотрофиому пластическому обмену веществ; при этом энергия получается ими не от по-

глощения солнечных лучей, но от окисления минеральных веществ. Это 1) нитрифицирующие бактерии, 2) некоторые серобактерии, 3) железобактерии, 4) окисляющие водород бактерии.

Начнем с важнейшей группы—нитрифицирующих бактерий, деятельность которых имеет большое значение. Окисляя возникающий в природе аммиак до азотной кислоты, они завершают превращения азотистых веществ почвы. После того как уже Шлёссинг и Мюнц указали на значение микроорганизмов в этом процессе окисления, Виноградский разъяснил в своей классической работе роль открытых им бактерий, чистую культуру которых ему впервые удалось получить. Жидкость культуры, в которой развиваются эти формы, имеет следующий состав:

Сернокислый аммоний	1 г
Фосфорнокислый калий	1 »
Основной углекислый магний	5—10
Вода	1 000

Дальнейшие опыты Виноградского показали, что в этих культурах рядом развивались два разных вида бактерий: один—окисляющий аммиак в азотистую кислоту, другой—окисляющий азотистую кислоту в азотную.

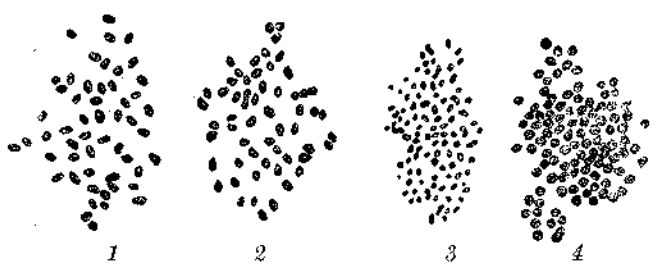


Рис. 212. Нитритные бактерии почвы. *1*—Цюрих; *2*—Женвилье; *3*—Казань; *4*—Петербург (увел. 1 000, по Омелянскому, 1912).

Далее ему удалось разделить оба вида и исследовать точнее их морфологию и физиологию. При этом обнаружилось существование различных бактерий, образующих азотистую кислоту. К ним в Старом Свете принадлежит



Рис. 213. *a*—Nitrosomonas europaea; *b*—Nitrosomonas javanensis (увел. 1 000, по Омелянскому, 1912).



Рис. 214. Nitrosobacter (увел. 1 000, по Омелянскому, 1912).

род Nitrosomonas с двумя видами: Nitrosomonas europaea и Nitrosomonas javanensis. Это овальные, временами подвижные бактерии (рис. 212 и 213). Нитритные бактерии Америки—кокки. Для них установлен род Nitrosococcus, тогда как нитратные бактерии, обозначаемые родом Nitrosobacter, представляют тонкие палочки (рис. 214).

Нитрифицирующие бактерии синтетически строят органическое вещество из углекислоты воздуха, окисляя аммиак или нитриты. Таким образом они, как и зеленые растения,—а у т о т р о ф н ы е организмы. Энергия, необходимая для синтеза, получается здесь не от лучей солнца, но путем окисления аммиака и нитритов. Как в деталях совершается хемосинтез, об этом не дают представления ни старые опыты Виноградского, ни более новые опыты Мейергофа, хотя последний точнее измерил и установил происходящие при этом превращения.

Согласно Клейну можно помешать ассимиляции углекислоты посредством индифферентных наркотиков (фенил-уретана) и синильной кислоты; при этом появляется типичное дыхание.

Интересно еще отношение нитрифицирующих бактерий к разным органическим растворам, которые различным образом влияют на развитие бактерий или его непосредственно задерживают. Следующая таблица дает числовые данные для нитритных и нитратных бактерий. В первом столбце даются минимальные концентрации, задерживающие развитие бактерий, во втором—концентрации, совершенно его останавливающие.

	Нитритные бактерии		Нитратные бактерии	
Глюкоза	0,025—0,05	0,2	0,05	0,02—0,3
Пептон	0,025	0,2	0,8	1,25
Аспаргин	0,025	0,3	0,05	0,5—1,0
Аммиак	—	—	0,0005	0,015

По Омелянскому эти бактерии поэтому неспособны строить и использовать органические азотные соединения. Только минерализованный азот (т. е. превращенный в аммиак) может нитрифицироваться. Поэтому для нитрификации органических составных частей необходима кроме обоих видов нитрифицирующих бактерий еще третья бактерия, разлагающая органические соединения азота до аммиака. Но для нитратных бактерий и аммиак чрезвычайно ядовит. Разложение органических азотных соединений может конечно производиться различными бактериями. Как указал Омелянский, можно достичь нитрификации мясного бульона тройной культурой, прививая помимо Nitrosomonas и Nitrosobacter еще Bacillus ramosus. При прививке только первых двух видов бактерии не размножаются, и бульон не изменяется. Если прививать Bacillus ramosus и Nitrosobacter, возникает аммиак. При прививке Bacillus ramosus и Nitrosomonas процесс идет до образования азотистой кислоты, и только в присутствии всех трех видов бактерий достигается наивысшая степень окисления—азотная кислота. Следующая схема иллюстрирует описанные здесь отношения:

Органический азот	NH_3	HNO_2	HNO_3	
a + b + c ———	———	———	——→	a = Bac. ramosus
a + b ———	———	——→		b = Nitrosomonas
a + c ———	——→			c = Nitrosobacter
b + c—без изменения				

С е р о б а к т е р и и. В серных источниках и болотах находится много бактерий, содержащих в протоплазме капельки серы. Этим свойством отличаются роды Beggiatoa, Thiothrix и некоторые пурпурные бактерии

(например Chromatium Okenii) (рис. 215). Уже Гоппе-Зейлер доказал, что Beggiatoa образует серу путем окисления сероводорода. Виноградский же детально выяснил эти процессы. Как уже упомянуто, сероводород при окислении дает серу и воду:

$$H_2S+O=H_2O+S.$$

Образованная таким образом сера затем откладывается внутри бактерий в форме капелек серы. Если отнять из среды, окружающей бактерии, сероводород, то отложенная сера, как это установлено, опять потребляется. Приведенные рисунки (рис. 216, *a*, *b*, *c*) указывают, как в перегруженной серой клетке Beggiatoa после 24-часового пребывания в жидкости, лишенной H_2S, число серных капелек сильно уменьшается (*b*), еще через 48 часов (*c*) сера почти вся используется. Сера опять окисляется внутри клетки до серной кислоты. Сера таким образом откладывается лишь на время про запас. Клейн и Свольба указывают, что промежуточным продуктом пластического обмена веществ является формальдегид, а энергетического — ацетальдегид. Но появление формальдегида может пожалуй объясняться применением соответствующих реактивов, а не жизненным процессом.

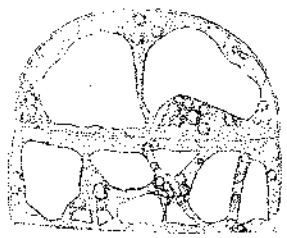


Рис. 215. Beggiatoa mirabilis Кон. Оптический продольный разрез через кончик живой нити с концевой и внутренней клеткой. В протоплазме лежит много капель серы (увел. 900, по Гинце, 1901).

Виноградский наблюдал, что при прибавлении органических питательных веществ культуры Beggiatoa развиваются хуже, чем в чистой сероводородной воде. На основании этого он предполагает, что эти серные бак-

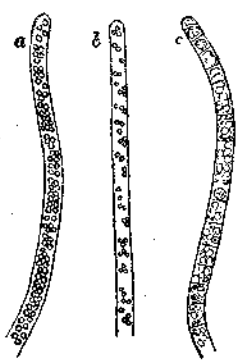


Рис. 216.

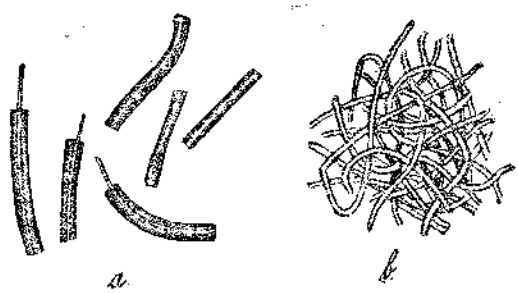


Рис. 217.

Рис. 216. Beggiatoa alba. Кончик нити. *a*—в богатой H_2S питательной среде; нить сильно набита каплями серы; *b*—после 24-часового пребывания в жидкости без сероводорода: капель серы очень мало; *c*—еще через 48 часов; капли серы совершенно исчезли; видны поперечные стенки, содержимое отдельных клеток округлилось (увел. 900, по Виноградскому, 1888).

Рис. 217. Leptothrix ochracea. Железобактерии с оболочками, из которых в *a* выдаются цепочки члеников, которые вскоре будут выделяться; над ними пустые оболочки; *b*—комок железных бактерий из сырой культуры (увел. *a*—370, *b*—70, по А. Фишеру, 1903).

терии аутотрофны. Доказательством в пользу этого предположения служит то, что Кейль недавно получил их чистые культуры. Бактерии развиваются в чисто минеральных питательных растворах, содержащих только карбонаты Ca или Mg, если в воздухе находится в определенных количе-

ствах CO_2, H_2S и O_2. Органические соединения, непосредственно вредные для нитрифицирующих бактерий, для серных—совершенно безразличны.

Железобактерии. Железобактерии—это группа нитчатых бактерий, клетки которых окружены коричневой оболочкой; в ней откладывается гидрат окиси железа (рис. 217). И для этих форм Виноградский установил, что они воспринимают соли закиси железа из окружающей их воды, окисляют их внутри клетки и за счет этого окисления получают энергию, необходимую для их жизненных процессов.

Процесс протекает следующим образом:

$$2FeCO_3 + 3H_2O + O = Fe_2OH_6 + 2CO_2.$$

После того как Молиш, которому первому удалось получить чистые культуры железобактерий, нашел, что культивированный им Leptothrix ochracea—сапрофит, нуждающийся для своего развития непосредственно в органических веществах, взгляд Виноградского надолго был оставлен. Однако недавно Лиске для другой формы Spirophyllum tenue на чистых культурах доказал, что окисление железных солей для этого организма жизненно необходимо и что он ассимилирует углекислоту с помощью приобретенной таким образом энергии. К тому же результату он позднее пришел и в опытах с Leptothrix. Противоречие с опытами Молиша объясняется тем, что Leptothrix не исключительно аутотрофный организм, но может жить и гетеротрофно.

Водородные бактерии. Бактерии также часто обладают способностью использовать химическую энергию свободного водорода для ассимиляции углекислоты. С термохимической точки зрения водород представляет самое лучшее питательное вещество, так как его теплота горения в 8 раз более теплоты горения крахмала (один грамм крахмала при сгорании выделяет 4,1 калории, один грамм водорода—34,6 калории). Эти открытые Казерером, а в последнее время изученные Руландом бактерии по преимуществу аэробны и в противоположность прочим аутотрофным бактериям способны по большей части также к гетеротрофному образу жизни. Однако Никлевский выделил также в чистом виде два вида—Hydrogenomonas nitrea и Hydrogenomonas flava, которые перестают ассимилировать при прибавлении органических веществ и таким образом являются чисто аутотрофными.

Казерер раньше предполагал, что углекислота при этом с помощью водорода восстанавливается и продукты этого процесса сгорают. Но новые опыты Руланда показали, что здесь происходит типичное сгорание водорода, типичная реакция гремучего газа. Приобретенная при этом энергия восстанавливает углекислоту. Процесс происходит по следующей формуле:

$$H_2 + O_2 \longrightarrow H_2O_2$$
$$H_2O_2 + H_2 \longrightarrow 2H_2O$$

При этом происходит также дыхание, при котором образуется углекислота. Далее было установлено, что железо безусловно необходимо для ассимиляции и не может быть заменено никаким другим тяжелым металлом. Оно должно быть представлено в виде двууглекислого железа и при аутотрофной ассимиляции в большем количестве, чем при гетеротрофной. Подобно реакции Блекмана при фотосинтезе (стр. 224) и здесь происходит катализ железа на поверхности. Это следует из прекращения процесса при помощи синильной кислоты в одном случае и посредством индифферентных наркотиков—в другом.

Кроме четырех упомянутых групп аутотрофных бактерий описаны еще микроорганизмы, которые создают себе энергию окислением окиси углерода вероятно по следующей схеме:

$$CO + H_2O \rightarrow H_2CO_2 \text{ (муравьиная кислота)}$$
$$2H_2CO_2 + O_2 \rightarrow 2CO_2 + 2H_2O$$
$$2H_2CO_2 + O_2 \longrightarrow 2C_3O + 2H_2O$$

Наконец Bacterium methancium приобретает свою энергию окислением метана.

4. Ассимиляция азота аутотрофными растениями

а) Ассимиляция почвенного азота зелеными растениями

Наряду с углеродом азот является важнейшим элементом для построения живых белков. Как известно, атмосфера содержит не только водород и кислород, но и свободный азот в громадном количестве. Он составляет четыре пятых всей атмосферы. В воздухе кроме свободного азота находится также аммиак в газообразном виде. Поэтому уже давно был поставлен вопрос, не могут ли зеленые растения использовать для построения живого вещества подобно углекислоте и азот атмосферы. Первые точные опыты в этом направлении произвел Буссенго, который установил, что зеленые растения не могут использовать азота воздуха. Он поставил три ряда опытов с Helianthus: в первых опытах растения развивались в песке без всякой примеси минеральных веществ, в том числе и без соединения азота; во второй серии опытов к песку прибавлялись соли и калийная селитра; в третьей—также соли, но без калийной селитры, т. е. без связанного азота.

	Сухое вещество (вес сухого вещества семени принят за единицу)	Полученное органическое вещество (в граммах)	Прирост C в течение 86 дней (в граммах)	Прирост N в течение 86 дней (в граммах)
1. Песок	3,6	0,285	0,114	0,0023
2. Песок, зола, нитраты	198,3	21,111	8,444	0,1666
3. Песок, зола, карбонаты	4,6	0,391	0,156	0,0027

Прилагаемая таблица показывает результаты опытов: серия 1 и 3 дают минимальный прирост, и только вторая серия, в которой добавлена KNO_3, дает большой прирост органического вещества. Небольшой прирост в обеих других сериях объясняется поглощением газообразного аммиака из воздуха и использованием запасных веществ семени. Прилагаемый рисунок (рис. 218) чрезвычайно наглядно показывает результат трехмесячного опыта.

То, что нитраты почвы представляют главнейший источник азота зеленых растений, впоследствии подтверждалось после указанного основного опыта Буссенго бесчисленными опытами. Новые опыты во всяком случае показали, что и аммиак может служить почти таким же, а иногда даже лучшим источником ассимиляции азота. Если иногда опыты с удобрением аммиачными и другими солями оказывались неудачными, то неудача эта

вызывалась обычно легко образующимися в окружающей среде и клеточном соке кислотами, вредно действующими на растение.

Растение использует связанный азот в форме азотных и аммиачных солей; оно также ассимилирует аммиак воздуха, как это показали опыты Сакса, Шлёссинга и А. Майера. Но в естественных условиях ассимиляция азота из аммиака воздуха играет только очень незначительную роль вследствие малого содержания аммиака в воздухе (в среднем 2,4 г аммиака на 100 м³ воздуха).

Шимпер думал раньше, что усвоение азота, так же как и углерода,—фотохимический процесс и что образование белка совершается только в хлоропластах под действием света. Однако этот взгляд оказался неправильным. Точные опыты, например Годлевского, показали, что ассимиляция углерода совершается и в бесхлорофилльных клетках в темноте. Впрочем Годлевский нашел, что на свету образование белка повышается. Какую роль играет при этом свет,—неизвестно.

Существует целый ряд гипотез о химическом процессе образования белка, но у нас в настоящее время нет фактических знаний о сущности этого процесса, поэтому мы здесь и не будем излагать этих гипотез. Можно принять с некоторой вероятностью единственно то, что образование белка идет, как и распад его, через аминокислоты, из которых далее синтетически строятся полипептиды и протеины. О том, как в частности аминокислоты образуются в живой клетке, мы, как уже сказано, в настоящее время точно ничего не знаем. Но так как аминокислоты находятся в растениях всюду, очень вероятно, что они являются переходной формой при синтезе белка. Впрочем невозможно решить, имеем ли мы дело здесь с продуктами синтеза белка или распада его.



Рис. 218. Helianthus argophyllus. *1*—с прибавлением селитры; *2*—без нее (уменьшены одинаково) (по Буссенго, из Иоста).

б) Ассимиляция азота воздуха бобовыми

Давно известно, что при продолжительной культуре большинства растений почва беднеет азотом и урожай сильно падает, если не производится азотного удобрения. Только бобовые представляют исключение (рис. 219). Они не только хорошо развиваются на самых скудных почвах без азотистых удобрений, но улучшают бесплодную песчаную почву и делают ее таким образом более годной для произрастания других растений. Эти свойства бобовых были известны еще в древности, но классические исследования Гельригеля и Вилльфарта впервые открыли, от чего это зависит.

На стерилизованной почве не растут и бобовые, как это показали старые опыты Буссенго, но на нестерилизованной безазотистой почве они растут хорошо (рис. 219, *A*). Если примешать к стерилизованной почве небольшое количество нестерилизованной, то и в стерилизованной почве можно получить нормальное развитие, но если вскипятить предварительно порцию прибавляемой почвы, то прибавка ни к чему не поведет. На кор-

нях бобовых в естественных условиях образуется множество маленьких клубеньков (рис. 220); Гелльригель и Вилльфарт наблюдали, что подобные клубеньки развивались только в нестерилизованной или в зараженной почве, но не в стерильной. Из этих наблюдений они заключили, что образование клубеньков вызывается симбиозом между бобовыми и низшими

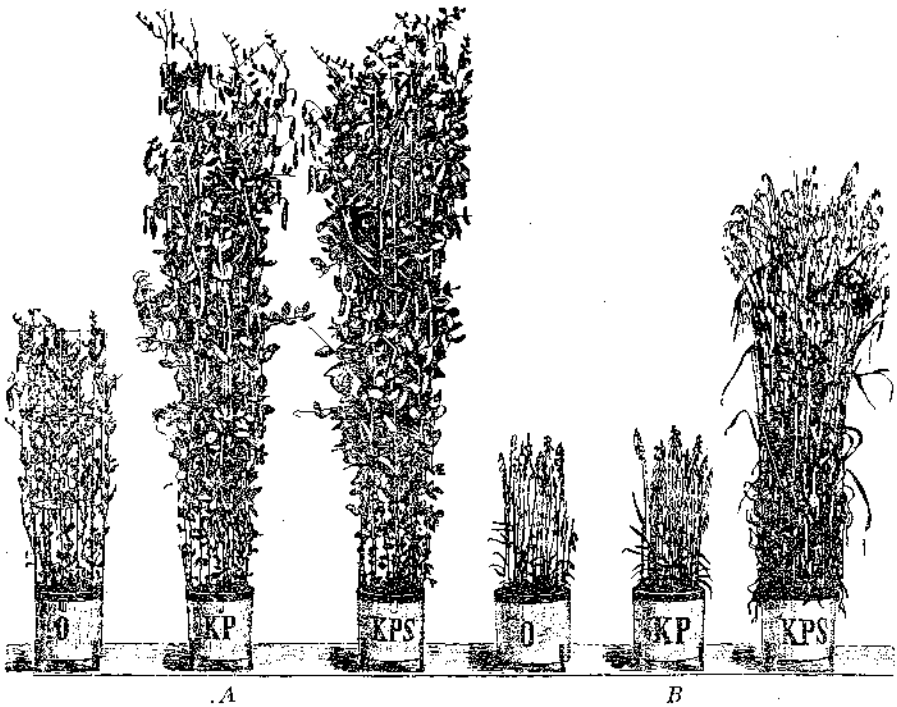


Рис. 219. Растения, культивированные в очень бедной азотом полевой почве без прибавления калийного фосфата *(O)*, с прибавлением калийного фосфата *(KP)* и с прибавлением калийного фосфата и калийной селитры *(KPS)*. Прочие составные части золы содержались в почве в достаточном количестве. Она содержала также и азот, и поэтому получилось, что горох *(A)* и овес *(B)* развивались несколько более, чем если бы это происходило в совершенно безазотной почве (по Вагнеру, из Пфеффера).

организмами и что ассимиляция азота воздуха происходит у бобовых с помощью этих клубеньков.

Поперечный разрез через корневой клубенек бобовых (рис. 221) обнаруживает внутри так называемую бактероидную ткань, отличающуюся тонкими стенками и богатым содержанием белка. Снаружи она окружена сильно развитой паренхимой. Бейеринку удалось изолировать эти бактероиды и получить вне растения их чистые культуры. Здесь они принимают строение обыкновенных бактерий и быстро двигаются—это Bacterium radicicola. Пражмовский далее наблюдал развитие бактероидов и бактериальных клубеньков на молодых ростках гороха, которые он заражал чистой культурой Bacterium radicicola. Бактерии проникают в корневые волоски, врастают сначала в виде закрытых мешков в ближайшие клетки коры и заполняют также клетки корней (рис. 221). Скопления бактерий раздражают также и клетки паренхимы, которые вследствие этого сильно размножаются, образуя опять соответствующую корневую часть и клубенек. После растворения бактерийного мешка и его оболочек бактерии легко

меняют свою форму и становятся упомянутыми выше бактероидами. Так как в это время в клубеньке развиваются сосудистые пучки, растение использует мало-помалу содержимое бактероидной ткани. Остаток бактерийного мешка образует потом группы, окруженные твердой обо-

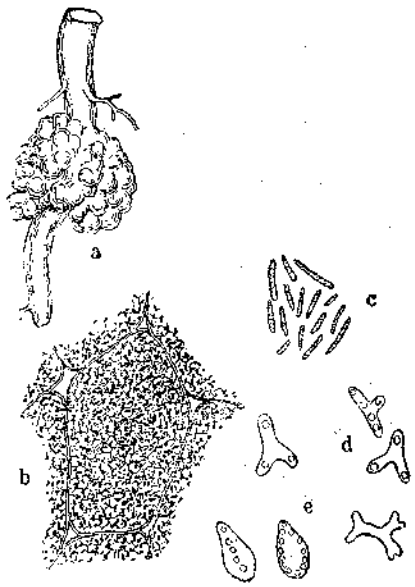


Рис. 220. Корневые клубеньки бобовых. *a*—корневые клубеньки лупина в натуральную величину; *b*— ткань; —клетка лупина, наполненная бактериями. Бактерии нарисованы черным (увел. 600); *c*—бактерии лупина; *d*—бактероиды Vicia villosa; *e*—бактероиды Lupinus albus (*b*—*e*—увел. 2 500, из Фишера, 1903).

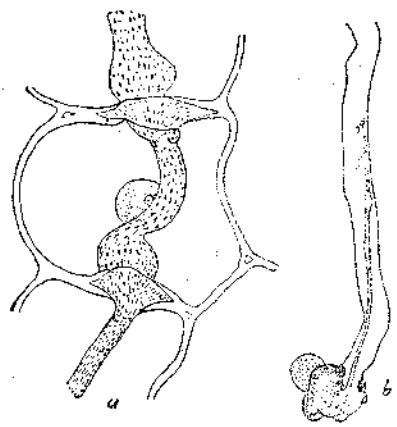


Рис. 221. Вхождение бактерий в корень бобовых: *a*—клетки коры корни гороха с мешковидной массой бактерий (увел. 650); *b*—корневой волосок гороха, на котором слева внизу сидит снаружи комок бактерий. На кончике волоска протоплазма смешана с бактериями. Отсюда выходит инфекционная нить, т. е. мешковидное скопление бактерий (увел. 175, из Фишера, 1903).

почкой. Эти группы бактерий попадают после разрушения клубенька в почву и весной могут опять заразить новые растения.

в) Ассимиляция азота воздуха почвенными бактериями

Кроме бактерий клубеньков бобовых еще некоторые бактерии могут ассимилировать свободный азот в полевых почвах. Уже раньше находили, что известные почвы обогащаются азотом, а опыты Бертло привели к выводу, что причиной этого являются бактерии. Виноградский же впервые культивировал подобные микроорганизмы и установил их роль при усвоении азота. Открытая им бактерия принадлежит к анаэробным и была названа им Clostridium Pasteurianum (рис. 222). В питательном растворе, содержащем кроме обычных питательных солей глюкозу, но не содержащем совсем соединений азота, эта бактерия прекрасно развивается, производя сильное маслянокислое бро-

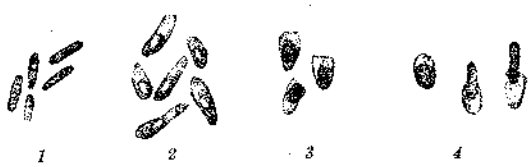


Рис. 222. Clostridium Pasteurianum. *1*—вегетативные палочки; *2*—содержащие споры веретеновидные палочки; *3*—лопнувшие веретеновидные палочки со спорами; *4*—прорастающие споры (по Виноградскому, из Фишера).

жение—процесс, сопровождаемый ассимиляцией азота воздуха. Энергия для этого процесса получается от сгорания сахара, и количество связанного азота стоит таким образом в тесной связи с количеством потребленного сахара:

Сахара потреблено в граммах . . .	2,0	2,0	4,0	20,0
Азота (связанного) в миллиграммах	3,9	5,9	9,7	28,0

Позднее Бейеринк нашел подобную бактерию, ассимилирующую азот,—Azotobacter chroococcum (рис. 223); в противоположность Clostridium эта бактерия аэробна и лучше всего развивается при доступе воздуха. Эта бактерия связывает азот гораздо энергичнее, чем Clostridium. В то время как Clostridium на один грамм сахара дает 2—3 мг прироста азота, у Azotobacter прирост азота установлен до 80 мг. Собственный химизм связывания азота недавно открыт Костычевым, так как ему удалось доказать образование аммиака в культурах Azotobacter. Таким образом подтверждается старое и само по себе вероятное предположение Виноградского, что Clostridium гидрирует азот и образует аммиак.



Рис. 223. Azotobacter chroococcum (по Бенеке).

Опыты Кюна, получавшего непрерывно, в течение 20 лет, на определенном поле прекрасные урожаи ржи без всякого азотистого удобрения, показывают, что в некоторых случаях на известных почвах образование азота почвенными бактериями очень велико и имеет большое практическое значение. Здесь азот мог постоянно восстановляться вновь только вследствие деятельности почвенных бактерий.

5. Ассимиляция у гетеротрофных растений и животных

Описывая пластический обмен веществ у аутотрофных растений, мы не коснулись вопроса об использовании продуктов ассимиляции. В зеленых растениях аутотрофны в сущности только части, несущие хлорофилл, так как они одни только ассимилируют CO_2, остальные же органы, только потребляющие образовавшиеся там продукты ассимиляции, могут быть названы гетеротрофными, как животные и гетеротрофные растения. Использование и превращение продуктов ассимиляции аутотрофных поэтому удобнее описывать здесь вместе с пластическим обменом веществ гетеротрофных. Таким образом почти исчезает, даже совсем стирается разница в обмене веществ у аутотрофных и гетеротрофных растений, кажущаяся такой глубокой на первый взгляд. И здесь существуют самые различные переходы в обмене веществ между крайними аутотрофными и типичными гетеротрофными организмами (животными и паразитическими растениями). Особенно велико разнообразие в использовании источников углекислоты и азота у большинства бактерий и плесневых грибков, представляющих поэтому особенный интерес. Многие из этих низших организмов еще совершенно аутотрофны по отношению к своим азотистым соединениям, предъявляя по отношению к источникам углерода очень различные требования. Есть формы, довольствующиеся простейшими соединениями углерода, но существуют некоторые низшие растения, содержащие хлорофилл и способные помимо аутотрофного и к чисто гетеротрофному образу жизни (Euglena).

Рассмотрим сперва *источники углерода гетеротрофных растений*—это *углеводы, спирты, органические кислоты, жиры, пептоны и белки*. Разные виды

сильно отличаются по своим потребностям и способностям. Кроме «всеядных» встречаются специалисты, приспособленные к совершенно определенным углеродистым соединениям. Так, Mycoderma aceti особенно хорошо развивается, питаясь спиртом и уксусной кислотой; сапрофитное жгутиковое Polytoma требует солей масляной кислоты и не может перерабатывать сахар. Bacterium oligocarbonicum питается окисью углерода (сильный яд для других организмов), а также неизвестными соединениями углерода, встречающимися в ничтожных количествах в воздухе. Мы уже раньше познакомились с бактериями, ассимилирующими CO_2.

Особенно интересен тот часто очень тонкий о т б о р, который производят грибы и бактерии среди близких соединений С, даже среди разных изомеров того же источника углерода. Так, уже Пастер показал, что Penicillium из смеси право- и левовращающей винной кислоты ассимилирует прежде всего только правовращающую. Эти данные были не раз подтверждены и впоследствии. Aspergillus берет из питательного раствора, содержащего глюкозу и глицерин, сперва только глюкозу. Глицерин бывает также «защищен» пептоном и молочной кислотой.

Для использования всех нерастворимых высших углеродистых соединений необходимо их перевести в раствор. Жиры и высшие соединения углерода (пептоны и белки) подвергаются перед их использованием гидролитическому расщеплению до известных продуктов распада. К каким средствам прибегают при этом организмы, можно узнать, познакомившись с и с п о л ь з о в а н и е м п р о д у к т о в а с с и м и л я ц и и у г л е р о д а а у т о т р о ф н ы м и р а с т е н и я м и, к чему мы теперь и перейдем.

Мы нашли, что продуктами ассимиляции при фотосинтезе бывают или растворимый сахар, который непосредственно используется всеми бесхлорофилльными клетками, или нерастворимые углеводы, откладываемые в хроматофорах в виде крахмала. Мы уже узнали, что крахмал очень скоро удаляется из мест своего образования и используется в других местах. Использование его может быть различно: или он накопляется в форме запасного материала в других клетках, или окисляется для получения энергии при дыхании или перерабатывается далее в пластические вещества вместе с продуктами ассимиляции N.

Так как крахмал нерастворим в воде, его нужно перевести сперва в раствор. В растительном и животном организмах это совершается при помощи д и а с т а з а—вещества, принадлежащего к важной группе ф е р м е н т о в, или э н з и м о в. Мы должны сначала познакомиться с природой этих тел.

Диастаз есть энзим, или смесь энзимов, расщепляющая крахмал в мальтозу посредством гидролиза. Этот процесс может происходить также под действием кислот при нагревании—условие, не имеющее места в живых существах. Тогда как кислота сразу переводит крахмал в глюкозу, энзимы диастаза производят этот процесс постепенно в несколько этапов. Энзимы поэтому более тонкие химические реагенты, чем водородные ионы.

Многие энзимы выделяются из клеток и свое действие производят вне их. От этих э к т о э н з и м о в, или ферментов, отличают э н т о э н з и м ы. Однако здесь нет никакого принципиального различия. Многие энтоэнзимы легко экстрагируются из клеток водой или глицерином (диастаз) и производят свое действие точно так же вне клетки; в одних случаях удается их извлечь лишь после полного разрушения клеток, а в некоторых других—вообще нельзя добиться растворения коллоидных частей клетки.

Химическая характеристика энзимов в настоящее время еще невозможна. Многие энзимы дают реакцию на белок. Однако вопрос еще не решен, зависит ли последняя от коллоидального носителя энзима, адсорбировавшего энзим. Многие исследователи думают, что действие энзимов вообще следует объяснить поверхностными реакциями коллоидов; они пытались выделить возможно чище из энзимных препаратов отдельные в них содержащиеся энзимы, очистив их от примесей. Таким образом были получены препараты, которые отличались не особыми химическими свойствами (реакция на белок), но только своим специфическим действием (Вилльштеттер). Это коллоидные растворы, и Вилльштеттер высказал взгляд, что энзим состоит из коллоидного носителя и связанной с ним химически действующей группы, «сродство» которой к субстрату обусловливает специфическое действие энзима.

Особенно интересно то обстоятельство, что степень действия энзима значительно повышается благодаря очищению. Так, Вилльштеттер смог повысить в 1 700 раз энзимную концентрацию полученного из дрожжей инвертина (энзима, расщепляющего сахарозу на фруктозу и глюкозу).

Из дальнейших свойств энзимов имеет значение прежде всего уже упомянутая очень сильно выраженная специфичность действия. Иногда она доходит до того, что энзим действует только на определенный изомер определенного вещества. Энзим и субстрат приспособлены друг к другу совершенно односторонне. Е. Фишер для большей наглядности сравнивал их с замком и ключом. Далее важно, что энзимы не только обусловливают распад веществ, но что некоторые из них, как это теперь установлено, синтетически строят те же самые вещества из концентрированных растворов продуктов распада.

В то время как раньше ферменты считали загадочными виталистическими агентами, теперь их действие свободно можно рассматривать как физико-химический процесс. В новейшее время указано, что работа ферментов почти до деталей совпадает с действием неорганических катализаторов (в особенности коллоидных металлов).

Катализаторы согласно В. Оствальду—это вещества, «которые могут изменять быстроту реакции, не входя в состав конечных продуктов ее или входя лишь в слабой степени». Мы не будем вдаваться дальше в теорию действия катализа и только подчеркнем некоторые свойства катализаторов, совершенно совпадающие со свойствами энзимов: они в малом количестве могут вызывать большие превращения, у них есть температурный оптимум, и их действие, с одной стороны, задерживается «ядами» (отрицательными катализаторами), с другой—ускоряется при помощи некоторых веществ.

В заключение мы даем обзор важнейших гидролитических энзимов.

1. Карбогидразы, или углеводные ферменты.

а) Амилазы, или диастазы, переводят крахмал в сахар.

б) Целлюлазы переводят целлюлезу в сахар.

в) Инвертазы, или глюкозидазы, переводят дисахариды в моносахариды.

2. Эстеразы, или липазы, расщепляют жир на жирные кислоты и глицерин.

3. Амидазы, или протеазы.

а) Пепсиназы действуют на все протеины, превращая их в пептоны.

б) Трипсиназы действуют на некоторые протеины, превращая их частью в пептоны, частью в аминокислоты.

в) Пептазы, или эрептазы, превращают пептоны в аминокислоты.

После этого введения обращаемся опять к превращению и использованию продуктов ассимиляции аутотрофными растениями. В растении неоднократно происходит в большом размере превращение углеводов в жиры. Прежде всего оно происходит в созревающем семени. Путь этого глубокого превращения в деталях еще неизвестен, однако большинство считает уксусный альдегид и пировиноградную кислоту главными промежуточными продуктами этого превращения. Из них образуются жирные кислоты и глицерин, соединяющиеся потом в жир (по схеме, приведенной на стр. 40), вероятно благодаря синтетическому действию липазы.

Жиры в растительной клетке служат прежде всего запасными веществами. В прорастающем семени происходит часто окисление жиров при дыхании (см. далее, стр. 245); однако и здесь совершается после расщепления жиров липазой (на жирные кислоты и глицерин) обратное превращение в сахар. Такое превращение вполне установлено микроскопическими наблюдениями, но о самом процессе мы еще ничего не знаем.

Обращаясь теперь к поступлению углерода у животных, мы видим здесь гораздо меньше разнообразия, чем у низших растений. Здесь дело идет преимущественно только об углеводах и жирах (помимо белковых соединений, служащих прежде всего источником N). Углеводы пищи (крахмал и сахар) у животных, прежде чем попасть в поток крови и резорбироваться клетками органов, расщепляются посредством гидролиза на моносахариды. Расщепление совершается действием разных ферментов слюны, поджелудочной железы и секрета тонких кишок. Высшие углеводы—крахмал и гликоген—переводятся диастазом в сахар, в то время как дисахариды (тростниковый, солодовый и молочный сахар) расщепляются особыми ферментами—мальтазой и галактазой—на моносахариды (глюкозу, галактозу). Большая часть воспринятого сахара тотчас опять потребляется при энергетическом обмене веществ и сгорает при дыхании (см. далее). При обильном поступлении он накопляется и откладывается про запас в форме гликогена. Превращение сахара в гликоген и накопление гликогена совершается прежде всего в печени и мышцах. При потребности в углеводе гликоген при помощи диастатического фермента вновь переходит в виноградный сахар. Неизвестно в точности, как он строится из моносахаридов. Однако здесь интересно, что углеводы (сахар и гликоген) могут образоваться в животном и растительном теле из жиров и белка. Последнее ясно прежде всего из опытов и наблюдений над больными сахарной болезнью людьми и животными, у которых нарушено превращение сахара в гликоген. Указывали например, что при кормлении больных диабетом собак белками без углеводов или по крайней мере белками, бедными углеводами (казеин, треска), в моче появлялся в большом количестве сахар, который мог образоваться здесь только при преобразовании белков. Пути и способы превращения здесь в деталях неизвестны, однако до некоторой степени можно принять, что после дезаминирования пировиноградная кислота ($CH_3COCOOH$) и молочная кислота ($CH_2CH(OH)COOH$) играют важную роль в качестве промежуточных продуктов при распаде и построении.

Второй важный источник углерода животных представляют жиры. Жиры пищи расщепляются в кишечнике ферментом (липазой) на глицерин и жирные кислоты, и под действием кислот желчи или путем омыления жирные кислоты становятся растворимыми в воде. Однако в клетках

стенки кишки происходит ресинтез очевидно вследствие энзиматических процессов. При кормлении чистыми жирными кислотами в лимфатических сосудах появляются нейтральные жиры (в этом случае глицерин должен возникать из других источников). В то время как резорбированные углеводы и белковые соединения животных и растений обычно переходят в другие специфические тела и используются (или откладываются) далее в этой форме, ж и р п и щ и у животных непосредственно, без дальнейшей перестройки, становится ж и р о м т е л а, откладываясь в том же виде. Это следует помимо других доказательств из того, что после кормления собаки сурепным маслом в подкожной соединительной ткани собаки появляется не встречающаяся у нее эруковая кислота.

Против непосредственного преобразования жиров пищи в жиры тела повидимому говорит то обстоятелство, что жиры разных видов животных отличаются совершенно определенной точкой плавления и сообразно с этим существуют «жиры, специфические для вида». Но если мы представим себе, что три главные составные части жиров тела животных—т р и с т е а р и́ н, т р и п а л ь м и т и н и т р и о л е и н—различаются между собой точкой плавления (оба первых имеют точку плавления в 60°, триолеин—ниже 0°) и что отношения, в которых три жира смешиваются друг с другом у разных животных в жирах их тела, различны, то станет понятным, что «видовая специфичность» жиров основывается не на х и м и ч е с к о м, но только на ф и з и ч е с к о м различии (смеси) и прежде всего зависит от различного состава жиров пищи. Отношение, в котором входят в смесь три главнейших вида жиров, может измениться также от того, что животные обладают способностью образовывать жир еще из углеводов. Конечно для этой цели необходимо сильное обеднение кислородом органической молекулы. Как совершается это обеднение, еще пока в подробностях неизвестно

Рассмотрим теперь, как покрывается п о т р е б н о с т ь г е т е р о т р о ф н ы х о р г а н и з м о в в а з о т е. В то время как животные вполне зависят в этом отношении от поступления белка, г е т е р о т р о ф н ы е р а с т е н и я имеют способность использовать в сильной степени самые различные источники азота. Большая часть их аутотрофна даже относительно ассимиляции азота, так как они, как например зеленые растения, усваивают азот непосредственно в виде неорганических соединений. Есть все же грибы, бактерии и жгутиковые, гетеротрофные по своей потребности в N. Среди грибов и бактерий различаются следующие группы по наиболее им свойственным источникам N:

1. Н и т р о г е н н ы е организмы ассимилируют азот воздуха (см. стр. 233).

2. Н и т р а т н ы е организмы хорошо перерабатывают азотную кислоту.

3. Н и т р и т н ы е организмы перерабатывают азотистую кислоту (многие грибы).

4. А м м и а ч н ы е организмы—определенные формы (грибы, многие дрожжи, Bacterium coli)—развиваются при аммиаке лучше, чем при нитратах.

5. А м и д н ы е организмы предпочитают амиды.

6. П е п т о н н ы е организмы любят пептоны.

7. Б е л к о в ы е организмы развиваются только на белках.

«Пищевая оценка» источников азота зависит также от всякого рода побочных обстоятельств, например от концентрации H-ионов, от вида источников углерода и т. д. Так, в некоторых случаях другой источник C

требует изменения и источника азота, почему вышеприведенная группировка допускает ограничения. О способе построения белков известно только, что оно идет через аминокислоты. Однако при поступлении амидов и некоторых известных аминокислот таковые сперва расщепляются, и аммиак служит, как у аутотрофных, исходной точкой образования аминокислот и белков. Это понятно, потому что для образования белков необходимо большое количество различных аминокислот, которые могут быть построены после расщепления небольшого числа их. У пептонных и белковых гетеротрофных организмов сложные белковые соединения расщепляются на аминокислоты вероятно, как мы это увидим, таким же образом, как и у высших животных. Только подходящая смесь разных аминокислот могла бы заменить у последних белок.

В настоящее время наиболее существенным для а с с и м и л я ц и и б е л к о в ж и в о т н ы м и считается то, что белок пищи разлагается в пищеварительных органах протеолитическими ферментами обычно до аминокислот и что резорбированные аминокислоты, совершающие кругооборот в крови, выбираются оттуда клетками органов в той пропорции, какая нужна им для построения специфических белковых соединений. (Само собой разумеется, расщепление может итти не целиком до аминокислот: более сложные продукты расщепления—альбумозы и пептоны—уже более не специфичны для вида и поэтому могут быть использованы для построения.) Леви и Абдергальден своими опытами кормления доказали, что высшие животные строят свои белковые соединения только из аминокислот пищи. Собаки, мыши и крысы при питании смесью аминокислот, полученных из мяса, белок которого был предварительно гидролизован посредством ферментов или при помощи серной кислоты, так же прекрасно себя чувствуют, как и питаясь одним мясом. Этими опытами было доказано, что в животном теле происходит синтез белковых соединений из свободных аминокислот белка пищи, но как происходит здесь этот синтез, так же неизвестно, как и у растений.

Для обмена веществ при построении и сохранении животного организма важно не только, чтобы в принимаемой пище вообще было д о с т а т о ч н о е к о л и ч е с т в о аминокислот, но чтобы в достаточном количестве были в с е н е о б х о д и м ы е в и д ы аминокислот. Так, клей не может служить источником белка, так как в нем совершенно отсутствует т р и п т о ф а н, а т и р о з и н а и ц и с т и н а слишком мало. Но если прибавить к клею недостающие аминокислоты (Кауфман и Абдергальден), то можно обратить его в пригодную белковую пищу. Из этих опытов однако не следует, что животное тело вообще неспособно к синтезу аминокислот. Так, взрослое животное может довольствоваться одним г л и а д и н о м, хотя в его молекуле недостает г л и к о к о л я и л и з и н а. Поэтому обе эти необходимые аминокислоты образуются иным путем. Здесь возможен только синтез их из более простых соединений. Если этим сглаживается разница между обменом азотистых веществ у животных и растений, то новые опыты Кнопа и Эмбдена установили определенную связь между тем и другим. Они доказали возможность синтеза аминокислот из аммиака и углеродистых соединений в животном организме. При кормлении собаки γ-фенил-α кетомасляной кислотой ($C_6 . H_5 . CH_2 . CH_2 . CO . COOH$) выделяется соответствующая аминокислота [$C_6 . H_5 . CH_2 . CH_2 . CH(NH_2) . COOH$], при пропускании нировиноградной кислоты ($CH_3 . CO . COOH$) через печень собаки образуется аланин [$CH_3 . CH . (NH_2)COOH$], а при пропускании оксифенилпировиноградной кислоты—тирозин [$C_6 H_4 (OH) . CH_2 . CH (NH_2) . COOH$]. Так как при рас-

щеплении углеводов образуется пировиноградная кислота, а при расщеплении белка всегда налицо свободный аммиак, то возможность такого синтеза становится понятной. С другой стороны, опыты над обменом веществ у человека и млекопитающих привели к выводу, что часть белка пищи может быть накоплена вследствие большого поступления углеводов, легко можно объяснить этот результат упомянутым выше синтезом.

В заключение следует еще рассмотреть вопрос, достаточно ли для животных пищи из одних углеводов, жиров и необходимых аминокислот. По крайней мере для высших позвоночных это приходится решительно отрицать. Прежде всего оказалось, что млекопитающие нуждаются также в непосредственном поступлении л и п о и д о в, которые, как мы видели раньше, необходимы для жизни. Так, если кормить мышей обычной их пищей, из которой предварительно изъяты липоиды, то мыши гибнут. Они чувствуют себя хорошо при том же корме, если к нему вновь прибавить липоидов. Наоборот, птицы подобно растениям синтетически строят свои липоиды из неорганических фосфатов.

Наблюдения над известными болезнями—бери-бери, цынгой и другими,—а также многочисленные опыты последних лет обратили внимание еще на одну группу замечательных веществ, которые должны также добавляться к пище, по крайней мере высших позвоночных, так как иначе наступают тяжелые заболевания. Это так называемые в и т а м и н ы, которые называют также в е щ е с т в а м и р о с т а, или д о б а в о ч н ы м и в е щ е с т в а м и п и щ и.

В настоящее время известно пять витаминов, химическая природа которых частично выяснена. В химическом отношении это сравнительно простые вещества, но какого рода действие они производят в теле млекопитающих, точно неизвестно. Эти пять витаминов следующие.

1. В и т а м и н А (в и т а м и н р о с т а). Еще старыми опытами установлено, что не удается выращивать животных, питая их искусственной пищей, составленной из очищенных естественных продуктов. Если молодых крыс питать кормом, состоящим из казеина, крахмала, свиного сала, тростникового сахара и солей, то они не растут несмотря на обильное питание. Но если к их корму прибавить только 1—4% молока, немного дрожжей или овощного сока, то животные хорошо развиваются (Гопкинс). Степп нашел, что вещества, необходимые для нормального роста (витамины А и В), растворяются в жирах. Далее было найдено, что витамин А содержится в части (не во всех) естественных жиров как животного, так и растительного происхождения. В растениях он находится в листьях, клубнях (капуста и морковь), плодах (томаты) и т. д., и животные получают свой витамин А вероятно главным образом из растений. Так, в рыбьем жире (из тресковой печени) с большим содержанием витамина А он получается через рыбу и мелких ракообразных (пища трески), в конечном счете из зеленых водорослей, которыми питаются эти последние. Коровье молоко при зеленом корме богаче витамином А, чем при сухом. Детские болезни, связанные в недостатком витамина А, поразительно быстро вылечиваются при усиленном питании маслом. Химически витамин А относится к группе растворимых в жирах красящих веществ и по Эйлеру и Карреру стоит близко к каротину.

2. В и т а м и н В есть в е щ е с т в о п р о т и в б о л е з н и б е р и-б е р и. Он встречается в наружной оболочке рисовых зерен. При питании преимущественно ободранным рисом, у которого удален этот слой, наступает болезнь бери-бери. Подобное заболевание может быть вызвано и у птиц. Болезнь вылечивается прибавлением в пищу рисовых отрубей.

Янсен и Донат недавно получили витамин B в такой очищенной форме, что уже 1 мг вылечивает человека от бери-бери. Химически—это производное пиримидина или имидазола.

3. Витамин C, или противоцынготный витамин, обычно встречается вместе с упомянутым выше витамином B, но отличается от него по своему действию и своим химическим свойствам. Его химическая природа и какого рода действие он производит точно неизвестны.

4. Витамин D—это вещество, недостаток которого вызывает у детей рахит, или английскую болезнь. Как известно, при этой болезни происходит недостаточное отложение извести в костях детей и действие витамина повидимому состоит в регулировании обмена извести. Так же как и витамин A, этот витамин представляет вещество, растворимое в жирах. Выяснить природу этого витамина помогло то, что, как установлено, под влиянием ультрафиолетового света в животных и растительных тканях образуется антирахитический агент, который можно отнести к широко распространенным в животных и растительных телах стеринам, холестеринам и фитостеринам (Гесс и Стинброк). Прямое действие облучения на рахитических животных, так же как и лечебное действие облученных ультрафиолетовым светом растительных масел, содержащих стерины, становится отсюда понятным. Виндаус и Поль нашли, что витамин D есть только примесь холестерина, так как ультрафиолетовое облучение холестерина вызывает очень незначительное изменение его спектра поглощения для ультрафиолетовых лучей. Кроме того Виндаус установил, что витамин D есть эргостерин и что к 6 000 частям холестерина примешивается 1 часть эргостерина. Обыкновенный эргостерин есть провитамин D, который облучением превращается в витамин. Дневная доза в $^1/_{1000}$ мг облученного эргостерина достаточна для излечения рахитических крыс.

5. Наконец Эванс недавно открыл витамин E, необходимый для нормального размножения млекопитающих. При недостатке его зародыши гибнут.

B. ЭНЕРГЕТИЧЕСКИЙ ОБМЕН ВЕЩЕСТВ

Организмы нуждаются для различных механических и химических процессов при пластическом обмене веществ в непрерывном поступлении свободной энергии. Вся энергия, которая потребляется живыми существами, получается в конце концов от солнечной энергии, связываемой при помощи фотосинтеза аутотрофными зелеными растениями и превращаемой в потенциальную химическую энергию. Но и зеленые растения немедленно освобождают часть энергии, связанной с продуктами ассимиляции CO_2, для построения остальных веществ. Совершается это посредством окисления и расщепления продуктов ассимиляции CO_2. Все прочие организмы получают энергию таким же путем: энергия поступает к ним в форме богатых ею органических соединений. Все эти химические соединения и энергия, заключенная в них, происходят прямо или косвенно от зеленых аутотрофных растений. Даже неорганические вещества, от которых приобретают свою энергию аутотрофные бактерии и из которых они строят элементы своего тела, есть не что иное, как конечные продукты деятельности других организмов, а связанная с ними потенциальная энергия происходит в конечном счете также от зеленых растений.

Необходимая динамическая энергия освобождается из химических соединений посредством двух процессов: окисления, или дыха-

ния, и расщепления, или брожения. Первое состоит в частичном или полном сгорании органических тел с присоединением свободного кислорода; при последнем процессе, протекающем без кислорода, богатая энергией органическая молекула просто распадается или расщепляется на молекулы, более бедные энергией.

Новейшие исследования, прежде всего исследования клеток карциномы Варбургом и мышечных и дрожжевых клеток Мейергофом в связи со старыми взглядами Пастера (на дрожжевые клетки) показали, что хотя в принципе во всех клетках могут происходить процессы как дыхания, так и расщепления как правило один из этих процессов энергетического обмена веществ настолько перевешивает, что на другой не обращают внимания. Так, в эмбриональных раковых клетках, а также в дрожжевых культурах перевешивает брожение, а в нормальных более старых клетках тканей—дыхание.

1. Дыхание

В последнее время в понятие дыхания внесли некоторую путаницу, принимая нередко, что процессы дыхания тесно связаны с расщеплением. Однако мы можем, как и раньше, понимать под дыханием процесс диссимиляции, служащий прежде всего для приобретения животными и растениями энергии и состоящий в более или менее полном окислении органических веществ с образованием CO_2 и H_2O. Если материалом для дыхания служат углеводы (сахар и крахмал), то процесс протекает по следующей формуле:

$$C_6H_{12}O_6 + 6O_2 = 6CO_2 + 6H_2O + 674\,000 \text{ калорий}$$

Очевидно эта формула есть обратная формула ассимиляции.

Материалом для дыхания служат те же тела, которые имеют такое большое значение в пластическом обмене веществ: углеводы, жиры и белки. Распад этих веществ может итти до полного окисления. Нередко он задерживается на ранних ступенях окисления, и вещества, образующиеся при неполном сгорании, могут быть опять использованы для других целей как для дальнейшего расщепления, так и для построения. По крайней мере при нормальном дыхании органические соединения окисляются окончательно до углекислоты.

Когда углеводы сгорают при дыхании (соответственно приведенной выше формуле), то так называемый дыхательный коэффициент, т. е. отношение $CO_2 : O_2$, равен 1, как у многих зеленых растений, водорослей и грибов. Но такой дыхательный коэффициент не всегда указывает, что дыхание происходит от сгорания одних только углеводов, так как он может быть получен как среднее из разных динамических процессов, одни из которых имеют коэффициент больше единицы, а другие—меньше.

Некоторые грибы и суккуленты среди высших растений обладают и при чистом углеводном дыхании коэффициентом, значительно отклоняющимся от 1. Это обстоятельство основывается на неполном окислении углеводов в органические кислоты, прежде всего в щавелевую, яблочную и лимонную кислоту. Кактусы и Crassulacea например совершенно прекращают ночью выделение углекислоты и образуют только органические кислоты, так что дыхательный коэффициент равняется нулю. Утром же кислоты распадаются под действием солнечного света, а образующаяся углекислота сейчас же ассимилируется растением: коэффициент ассимиляции $O_2 : CO_2$ дает таким образом совершенно другие величины, так как вслед-

ствие сильного внутриклеточного образования углекислоты соответствующего поступления свободной углекислоты не происходит.

И чистое окисление жиров при дыхании естественно дает дыхательный коэффициент, сильно отклоняющийся от 1 (около 0,7). Оно вместе с белковым дыханием играет особенную роль у животных, когда они живут только за счет запасных веществ. Всего резче оно выражено при развитии яиц животных. Так, при развитии куриного яйца в течение 21-дневного высиживания дыхательный коэффициент равен 0,677 и соответствует чистому сгоранию жиров. Химический анализ здесь действительно установил полное окисление жиров. Также и при прорастании растительного семени, которое часто содержит большое количество жиров в качестве запасных веществ, сначала происходит окисление этих жиров. Однако молодые ростки растений быстро переходят к окислению углеводов, так как при дальнейшем развитии жиры все более и более превращаются в углеводы.

Раньше было распространено мнение, что все процессы дыхания, даже дыхание растений, представляют окисление белковых веществ. (Взгляд этот был связан с упомянутой выше теорией «живой белковой молекулы».) Однако это неверно для большинства растений. Здесь материалом для дыхания служат преимущественно, а часто исключительно, как мы видели, запасные вещества (углеводы, а иногда и жиры). Иногда и для дыхания животных служат только запасные вещества (жиры и гликоген). В общем однако животным свойственно белковое дыхание. К нему способны также и растения, хотя у них оно отступает на второй план. Так, грибы (Aspergillus niger) достигают сильного развития на пептоне и аминокислотах как единственном источнике органического питания. При этом конечно энергия дыхания получается от окисления аминокислот, а азот по крайней мере частично выделяется в форме аммиака. У растений белковое дыхание может быть вполне заменено углеводным и обычно заменяется им; у животных же это невозможно. Без распада белковых веществ животное тело не может долго существовать. В энергетическом обмене веществ у животных поэтому получаются всегда в качестве конечных продуктов наряду с углекислотой еще и азотистые вещества, пуриновая кислота, мочевина и мочевая кислота, которые удаляются из тела. К полному окислению азотистых соединений способны лишь нитрифицирующие бактерии. Все прочие организмы—растения и животные—образуют в качестве конечного продукта распада белка аммиак. У растений однако аммиак по большей части не выделяется, но находит себе применение в пластическом обмене веществ как источник азота. У животных аммиак выделяется только изредка. Так например у актиний он представляет единственный конечный продукт, содержащий азот, тогда как пиявка выделяет в виде аммиака 60—70%, аскарида—около 63%, речной рак—28—30%, гусь 25%, а млекопитающее только несколько процентов (в среднем 4,3) неиспользованного азота. Позвоночные окисляют большую часть своих азотистых тел в аммиак, однако у млекопитающих в печени NH_3 опять синтетически преобразуется в мочевину и выделяется в этой форме; птицы и рептилии образуют таким же образом мочевую кислоту. Поэтому, в особенности у высших животных, остаются неиспользованными содержащие азот органические соединения с большим запасом энергии. Энергетический обмен веществ у растений происходит с гораздо большей экономией, чем у животных, потому что растение снова потребляет в пластическом обмене веществ и свои окисленные азотистые соединения.

Белок, углеводы и жиры, служащие материалом для дыхания, у с т о й ч и в ы по отношению к кислороду при данной температуре тела и данном атмосферном давлении. Важнейшие вопросы для т е о р и и д ы х а н и я поэтому следующие: чем стимулируется (каталитически) внутри клетки окисление этих веществ, каким средством пользуется клетка, чтобы в местах сгорания заставить эти инертные органические соединения вступить в реакцию с кислородом? Исследованиями на живых и убитых клетках и опытами с моделями Варбург разъяснил эти вопросы. Раньше многие исследователи приходили к выводу, что дыхание совершается не во всех составных частях клетки, но только в структурных элементах живых клеток. Можно замораживанием до 80° при помощи охлаждающей смеси убить живые клетки—красные кровяные тельца птиц, клетки печени, яйца морских ежей, а также ряд растительных клеток, и несмотря на это дыхание не прекращается. Как показал Варбург, дыхание связано с тонкими твердыми составными частями клетки. Клетки разрываются при промораживании. Если оттаявшую клеточную массу центрифугировать, то получаются два слоя: верхний—прозрачный и нижний—мутный. Дышит только мутный слой и только в нем содержатся твердые составные части клетки. У клеток печени эти тонкие коллоидальные частички так малы, что их невозможно выделить вполне из жидкостей посредством центрифугирования, поэтому можно наблюдать дыхание и в верхней жидкости.

Если подействовать различными и н д и ф ф е р е н т н ы м и (и е я д о в и т ы м и) н а р к о т и к а м и на клетки, то разные вещества, относящиеся к одному классу тел, задерживают дыхание в весьма различной степени. Так, сила действия разных алкоголей, различных уретанов и т. д. разнится между собой в сотни тысяч раз (см. таблицу). Для задержки клеточного дыхания нужна тем меньшая концентрация наркотика, чем сильнее он поглощается твердыми составными частями клетки. Задержка действия зависит от константы поглощения соответствующего вещества, но не от его химических свойств.

Вещество	Уменьшение дыхания на 50% при 1 моле на литр	Вещество	Уменьшение дыхания на 50% при 1 моле на литр
Метиловый спирт . .	5	Метил-уретан . . .	13
Этиловый » . .	1,6	Этил-уретан . . .	0,33
Пропиловый » . .	0,8	Пропил-уретан . . .	0,13
Бутиловый » . .	0,15	Бутил-уретан . . .	0,043
Амиловый » . .	0,045	Фенил-уретан . . .	0,003

Совершенно иначе действует с и н и л ь н а я к и с л о т а. Даже при концентрации $^1/_{10\,000}$ моля на литр она останавливает дыхание большинства клеток. Но адсорбция синильной кислоты дает очень маленькую константу—почти в десять тысяч раз меньшую, чем константа ацетона, не производящего наркотического действия. Варбург заключает из этого, что действие синильной кислоты обусловливается замещением ею важной для дыхания составной части клетки,—части, находящейся в ней в очень малом количестве. Этой составной частью по опытам с морскими ежами является железо. Яйцо морского ежа содержит, как и другие клетки, небольшое количество железа—около 0,3 мг на грамм сухого вещества. Если удвоить естественное содержание железа клеточной субстанции, то энер-

гия дыхания повышается почти вдвое. Другие тяжелые металлы этого действия не оказывают. Содержание железа в клетке и количество синильной кислоты, необходимое для остановки дыхания, соответствуют друг другу. Достаточно нескольких сотых миллиграмма синильной кислоты на 1 г клеточной субстанции, т. е. количества, соответствующего содержанию железа, чтобы вполне остановить дыхание яйца морского ежа.

Открытые Варбургом отношения между дыханием и действием индифферентных наркотиков, с одной стороны, и синильной кислоты, с другой, легко демонстрируются и при окислении аминокислот в угле из крови. Щавелевая кислота и аминокислоты(цистин)при встряхивании с этим углем при комнатной температуре поглощаются углем из водного раствора и, соединяясь с кислородом, окисляются, образуя вместе с тем в качестве конечных продуктов углекислоту, аммиак и серную кислоту, т. е. те же продукты, которые образуются при сгорании белков живых клеток. Активность угля почти равна активности сильно дышащих тканей, например печени теплокровных животных.

Синильная кислота действует на кровяной уголь точно так же, как и на живую клетку, т. е. не сообразно адсорбции, но соединяясь химически. Уже $^{n}/_{10\,000}$ нормального раствора синильной кислоты задерживает наполовину окисление цистина. И здесь можно вывести заключение, что железо, всегда находящееся в кровяном угле, как нечистая примесь на поверхности угля играет роль переносчика кислорода и что синильная кислота переводит железо в форму, неспособную более переносить кислород. Что это фактически так, выяснилось из дальнейших опытов, которые доказали, что кровяной уголь окисляет аминокислоту только если он фактически содержит железо; действующее активно железо прибавляется к углю в таком случае в виде азотистого соединения.

Дальнейшие планомерные исследования Варбурга показали, что каталитическое окисление в живом веществе действительно основано на изменении валентности железо-азотного соединения, представляющего фермент, переносящий кислород при дыхании. Одновременно химическая природа дыхательного фермента выяснялась и физическим способом. Такой физический метод был необходим, потому что концентрация ферментирующего железа в живой клетке крайне ничтожна: порядка 1 г: 10 000 000 г клеточного вещества. Поэтому свойства фермента могут быть точнее изучены и установлены только на действии ферментирующего железа в большем масштабе.

Прежде всего Варбург нашел, что дыхание может задерживаться углекислотой так же, как и синильной кислотой. Но это действие в обоих случаях разное. Окислительно действующая группа OH трехатомного ферментирующего железа заменяется действующей не окисляюще группой CN синильной кислоты, вследствие чего перенесение кислорода останавливается. Синильная кислота задерживает в о с с т а н о в л е н и е ферментирующего железа. Углекислота действует иначе. Смотря по давлению углекислоты и кислорода большая или меньшая часть ферментирующего железа вследствие соединения с углекислотой выключается из катализа. Таким образом углекислота задерживает о к и с л е н и е ферментирующего железа и это задерживающее действие зависит следовательно от парциального давления кислорода.

Углекислые соединения сложного железа имеют поразительное свойство диссоциироваться на свету, отщепляя углекислоту. Варбург и Кубович нашли таким образом, что задержанное в темноте дыхание на свету частично прекращается, углекислота отщепляется от железа и железо

снова освобождается для перенесения кислорода. При этом согласно эйнштейновскому закону фотохимической эквивалентности число фотохимически расщепленных групп FeCO независимо от длины волн равно числу поглощенных световых квант.

Варбург воспользовался этим своеобразным свойством углекисложелезокарбонильных соединений, чтобы определить спектр поглощения переносящих кислород железных ферментов. Катализатор в темноте соединяют с углекислотой, вследствие чего прекращается перенесение кислорода железом. Если затем монохроматически освещать светом различной длины волны с измеренной интенсивностью квант и измерять при этом действие света, т. е. ускорение катализа, то действие света будет пропорцио-

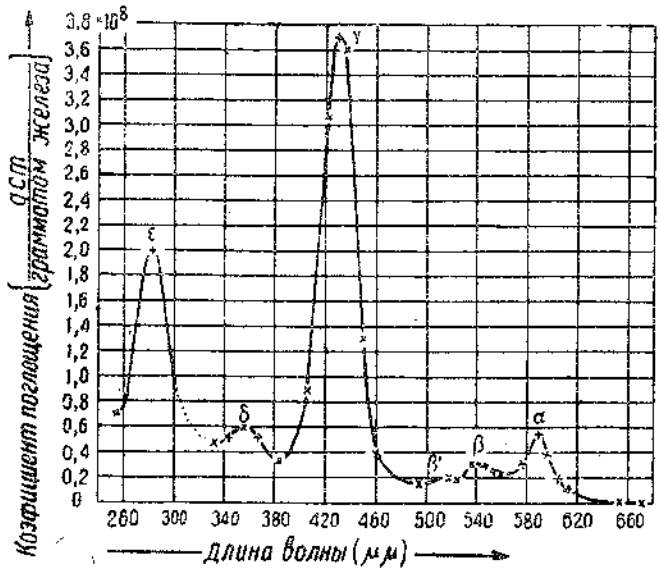


Рис. 224. Спектр поглощения углекислого соединения, переносящего кислород фермента дыхания (по Варбургу, 1932).

нально поглощенным квантам. Этим способом Варбург и Негелейн измерили относительный спектр поглощения переносящего кислород фермента дыхания. Дальнейшим весьма остроумным методом, который не может быть здесь подробнее описан, Варбург смог установить даже абсолютный спектр поглощения ферментирующего железа. Полученный таким образом спектр (рис. 224) совпадает с геминами, точно изученными в последние годы Гансом Фишером, и с феогеминами в частности. Из всех известных пока геминов железный фермент ближе всего к гемоглобину крови морского червя Spirographis.

Варбург и его сотрудники опытами на моделях подтвердили также, что геминовые соединения являются совершенно такими же катализаторами окисления, как ферменты в живой клетке. Так, раствор цистина в пиридиновой воде, в которую были прибавлены следы гемина, каталитически окисляется действием переносящего кислород гемина, и действие синильной кислоты и углекислоты в модели совершенно такое же, как и в живой клетке. На таких моделях можно было доказать также, что полученный указанным косвенным методом (обратный ход действия углекислоты под влиянием различной длины световых волн) спектр поглоще-

ния фактически совпадает с обыкновенным спектром поглощения данных веществ.

Действие переносящих кислород ферментов однако еще не выясняет окончательно дыхания клетки, так как хотя первичной реакции дыхания — активированию кислорода чистыми веществами известного состава — и можно подражать в пробирке (окисление двухатомного железа в трехатомное), но восстановить в пробирке трехатомное железо горючими веществами клетки (углеводами) невозможно. Для этого нужен еще второй фермент, который активировал бы горючие материалы для разложения железа. Вероятно это фермент, который по теории дыхания Виланда активирует водород. По Виланду водород, ослабленный в горючем материале оксидоредуктазами, непосредственно реагирует на молекулярный кислород, причем последний действует как акцептор водорода. Сначала должен образоваться H_2O_2, затем H_2O и следовательно должна последовать реакция гремучего газа. Хотя эта теория Виланда и получила широкое распространение, но все-таки еще следует установить, что молекулярный кислород реагирует в живой клетке на водород не непосредственно, а только через переносящий кислород железный фермент Варбурга. Возможно, что активирование горючих материалов и дальнейший процесс протекают согласно Виланду, если удастся установить, что и в живой клетке, а не только на моделях, в пробирке, превращения совершаются именно таким образом. Но до сих пор этого нет. Совсем недавно Варбург и Кристиан получили кристаллически этот второй фермент дыхания из дрожжевых клеток, поэтому можно надеяться, что в не слишком далеком будущем и эта часть дыхания клетки будет также выяснена.

Интрамолекулярное дыхание. Если из растений совершенно удалить свободный кислород, то они выделяют в течение известного времени CO_2, продолжая таким образом энергетический обмен веществ. И некоторые животные (эндопаразитические черви) могут выделять в анаэробных условиях CO_2 и приобретать необходимую свободную энергию без свободного O_2 точно так же, как и раковые клетки (Варбург). Способность растений к «анаэробному дыханию» очень различна. В некоторых случаях (Ricinus, Vicia faba) это дыхание равняется нормальному, обычно же составляет только $^1/_3$—$^2/_3$ его. И во времени оно представляет значительную разницу. Обычно для растений скоро обнаруживается вред анаэробного дыхания, однако Chara может существовать при этих условиях неделями. Материалом для энергетического обмена веществ служат здесь те же вещества, что и при нормальном дыхании — прежде всего углеводы. Выделяемая углекислота естественно получается при этом не путем простого окисления, но сначала благодаря восстановлению соединений, содержащих кислород (сахар), освобождается кислород, который служит потом для окисления углеродистых соединений в CO_2. Поэтому говорят об интрамолекулярном, или анаэробном, дыхании. Чапек называет этот процесс редукционным дыханием. Если бы весь O_2 соответствующих углеводов был использован таким образом для окисления, то помимо CO_2 образовалось бы состоящее только из C и H вполне редуцированное тело. Но обычно потребляется не весь O_2, и образуется более бедное кислородом тело, по большей части спирт, который часто скопляется при анаэробном дыхании в большом количестве. Продуктами анаэробного дыхания являются и другие спирты, а также органические кислоты и водород. При интрамолекулярном дыхании внутренностных червей (Ascaris) образуются из гликогена кроме CO_2 капроновая и валериановая кисло-

ты. В качестве промежуточных продуктов интрамолекулярного дыхания растений найдены пировиноградная кислота и уксусный альдегид—вещества, которые мы найдем и при брожении, и здесь очевидно принимают участие те же энзимы, как и там (зимаза, карбоксилаза).

Поэтому нельзя более сомневаться, что интрамолекулярное дыхание по существу то же, что и брожение, особенно спиртовое (см. ниже). При теперешнем состоянии знаний можно во всяком случае «интрамолекулярное дыхание» отнести к брожению.

2. Брожение

Мы уже касались выше б р о ж е н и я, или р а с щ е п л е н и я. Это—второй вид процессов распада, которые служат в организмах для освобождения энергии. На участие брожения в энергетическом обмене веществ раньше обращали сравнительно мало внимания, но в настоящее время установлено, что процессы расщепления встречаются весьма часто и у животных, и у растений. Так например, как уже было описано, энергия мышечного сокращения у животных—одного из самых значительных проявлений органической работы—получается не вследствие окисления, но вследствие расщепления гликогена с образованием молочной кислоты (см. стр. 188 и сл.). Самый известный и наиболее изученный процесс расщепления есть с б р а ж и в а н и е с а х а р а в с п и р т и CO_2, благодаря которому дрожжевые клетки получают необходимую им энергию. Процесс имеет как известно большое значение в экономической жизни человека. И другие гетеротрофные растения (бактерии, мукоровые и другие грибы) способны к спиртовому брожению. В основе интрамолекулярного дыхания лежит тот же самый процесс.

Спиртовое брожение дрожжевых клеток совершается по следующей схеме, установленной еще Гей-Люссаком.

$$\underset{\text{180 г сахара}}{C_6H_{12}O_6} = \underset{\text{88 г углекислоты}}{2CO_2} + \underset{\text{12 г спирта}}{2CH_2 \cdot OH \cdot CH_3} + 26 \text{ калорий}$$

Раньше считали, что разложение сахара происходит только вследствие неизвестных функций живых дрожжевых клеток, но Бухнер привел доказательство, в свое время вызвавшее сенсацию, что оно производится действием з и м а з ы—энзима, отделимого от дрожжевых клеток. Растирая с песком клетки дрожжей и выжимая их под большим давлением, он получал дрожжевой сок, который сам, б е з живых клеток, вызывал брожение сахара. Позднейшие исследования доказали, что в зимазе существует несколько энзимов, которые могут быть отделены друг от друга. Сперва был выделен из зимазы «коэнзим» (коэнзим выдерживает сильное нагревание, зимаза же очень чувствительна к изменению температуры; в выжатом соке коэнзим быстро разрушается, зимаза же более устойчива). Сахар бродит только при совместном действии обоих энзимов, отдельно они не действуют. Недавно Нейбергу удалось выделить из зимазы еще один энзим—к а р б о к с и л а з у, разлагающую пировиноградную кислоту ($CH_3 . CO . COOH$) на уксусный альдегид ($CH_3 . COH$) и углекислоту (CO_2). Карбоксилаза в противоположность зимазе (в тесном смысле) не нуждается ни в каком коэнзиме для своего действия. Открытие карбоксилазы послужило исходной точкой для дальнейших исследований Нейберга и его сотрудников, которые подробно выяснили превращения и промежуточные реакции спиртового брожения. Пировиноградная кислота и уксусный

альдегид являются важными промежуточными членами. Согласно Нейбергу, брожение происходит следующим образом:

$$\alpha)\ C_6H_{12}O_6 - 2H_2O = 2CH_3 \cdot CO \cdot COH \text{ (метил-глиоксаль)}$$

$$\beta)\ \begin{matrix} CH_2 : C(OH) \cdot COH \\ CH_2 : C(OH) \cdot COH \end{matrix} + \begin{matrix} H_2O \\ O \end{matrix} + \begin{matrix} H_2 \\ | \\ = \end{matrix} \begin{matrix} CH_2OH \cdot CHOH \cdot CH_2OH \text{ (глицерин)}, \\ CH_2 : C(OH) \cdot COOH \text{ (пировиноградная кислота)}, \end{matrix}$$

$$\gamma)\ CH_3 \cdot CO \cdot COOH = CO_2 + CH_3 \cdot COH \text{ (уксусный альдегид)},$$

$$\delta)\ \begin{matrix} CH_3 \cdot CO \cdot COH \\ CH_3 \cdot COH \end{matrix} + \begin{matrix} O \\ H_2 \end{matrix} + \begin{matrix} \\ = \end{matrix} \begin{matrix} CH_3 \cdot CO \cdot COOH \text{ (пировиноградная к-та)} \\ CH_3 \cdot CH_2OH \text{ (спирт)}. \end{matrix}$$

Существование первых членов этого ряда, появление и расщепление метил-глиоксаля (α и β) еще гипотетично, существование остальных доказано или по крайней мере стало в высокой степени вероятным. Посредством дисмутации или так называемой реакции Канницаро из метил-глиоксаля должна образоваться пировиноградная кислота и глицерин (β). Первая разлагается при помощи карбоксилазы на уксусный альдегид и CO_2 (γ), а по второй реакции между уксусным альдегидом и метил-глиоксалем образуются этиловый спирт и пировиноградная кислота (δ). «Последняя всегда снова разлагается на углекислоту и уксусный альдегид при помощи карбоксилазы. Пировиноградная кислота постоянно возникает и постоянно распадается».

Присутствие пировиноградной кислоты как таковой в процессе брожения еще не доказано химически. Однако ее расщепление посредством карбоксилазы, а также образование глицерина и уксусного альдегида сильно говорят за ее появление указанным выше образом. Она недавно найдена при гликолизе клеток опухолей (расщепление сахара на молочную кислоту), так же как и метил-глиоксаль. При прибавлении сульфита натрия (Na_2SO_3) к сахару как материалу брожения обнаруживается большое количество уксусного альдегида. Уксусный альдегид при этом соединяется химически с сульфитом («улавливается»). H_2, который при нормальном брожении соединяется с альдегидом, образуя спирт, редуцирует при этой «второй форме брожения» сахар или его производное в глицерин. Уксусный альдегид и глицерин во все время брожения остаются в молекулярном отношении друг к другу.

Формула для этой второй формы брожения следующая:

$$C_6H_{12}O_6 = CH_3CHO + CO + C_3H_8O_3$$

В присутствии карбонатов происходит еще «третья форма брожения», при которой уксусный альдегид превращается в уксусную кислоту и этиловый спирт. И здесь идет усиленное образование глицерина. Оно происходит по следующему уравнению:

$$2C_6H_{12}O_6 + H_2O = CH_3COOH + C_2H_5OH + 2C_3H_8O_3 + 2CO_2$$

Эти три формы брожения протекают всегда одновременно, но при определенных условиях преобладает всегда одна. Нейберг сопоставляет их в следующей схеме:

Гексоза → уксусный альдегид
- → 1 Восстановление в спирт.
- → 2 Фиксация альдегида с коррелятивным образованием глицерина.
- → 3 Дисмутация в уксусную кислоту и спирт с коррелятивным образованием глицерина.

Помимо спиртового брожения более или менее хорошо изучено еще много других брожений, преимущественно грибов и бактерий, в которых продуктами брожения являются высшие спирты, масляная, молочная кислота, уксусная, муравьиная и т. д. Здесь мы остановимся только на бутиловоалкогольном, маслянокислом, молочнокислом и уксуснокислом брожении.

Из бактерий, вызывающих брожение сахара с переходом его в бутиловый спирт или масляную кислоту, особенно замечательны Bacillus butylicus и Clostridium Pasteurianum (с последним мы познакомились как с организмом, который может ассимилировать свободный азот воздуха) тем, что они развиваются совершенно анаэробно. Bacillus butylicus расщепляет сахар на пропиловый и бутиловый спирт, H_2 и CO_2; Colstridium Pasteurianum может сбраживать многие углеводы с образованием уксусной кислоты, масляной кислоты, CO_2 и H_2. Доказано, что при брожении, вызываемом многими из этих бактерий, уксусный альдегид является промежуточным продуктом. Спирт, появляющийся при энергетическом обмене веществ многих бактерий и грибов, служит опять источником энергии для других микроорганизмов, прежде всего для уксусных бактерий, которые окисляют его в уксусную кислоту. Но и уксусная кислота сжигается, окисляясь далее другим микроорганизмом—Mycoderma aceti.

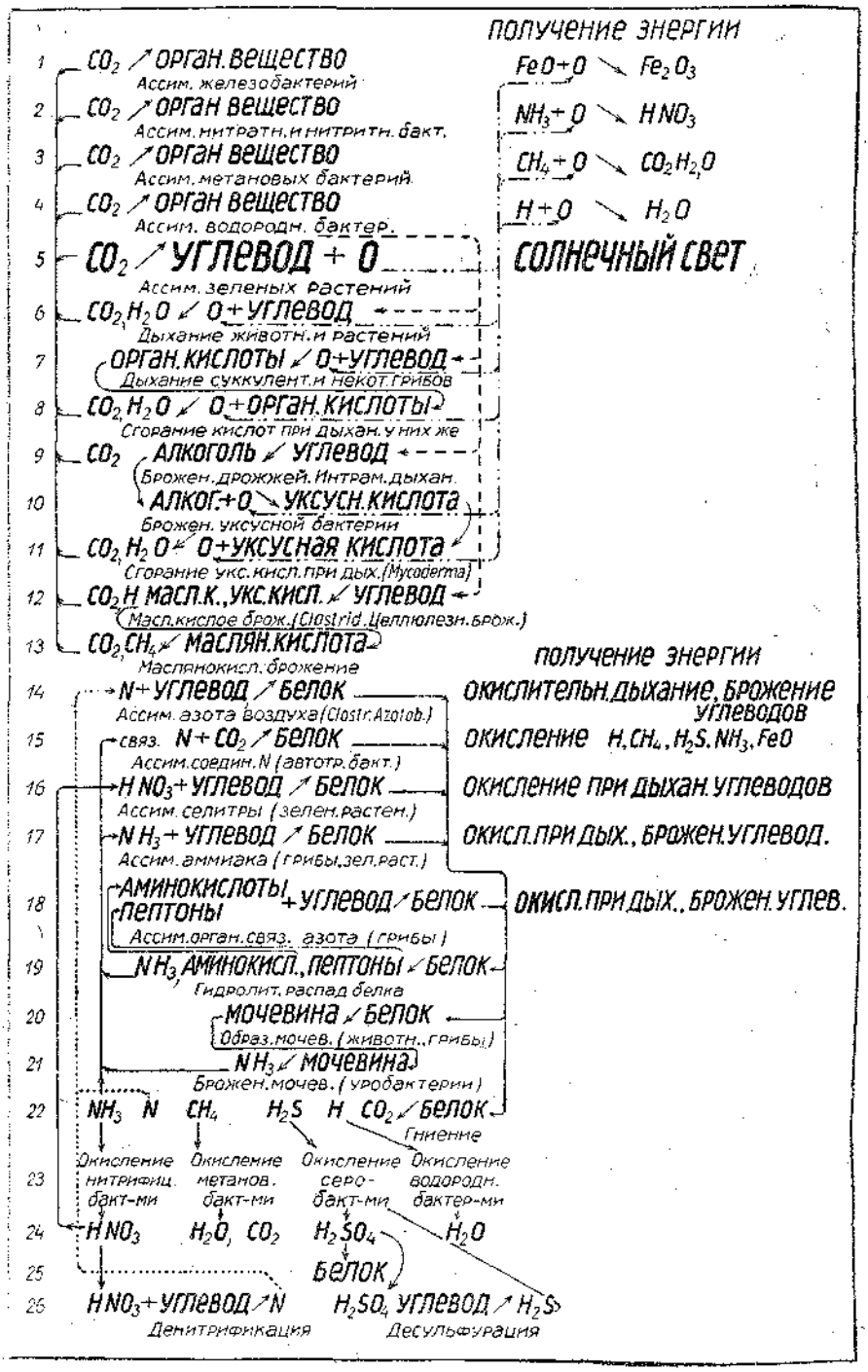
Расщепление гликогена с образованием молочной кислоты, как это указано выше в главе о мышечном движении, играет большую роль в обмене веществ у животных. Из так называемых молочнокислых бактерий Bacillus lactis acidi расщепляет глюкозу на две молекулы правовращающей молочной кислоты, Bacillus acidificans longissimus—на две молекулы левовращающей молочной кислоты.

Наконец следует еще упомянуть, что при энергетическом обмене веществ анаэробно живущей лошадиной аскариды гликоген разлагается на валериановую и капроновую кислоты.

Жизненные процессы отдельных организмов возможны лишь при условии постоянного взаимодействия разных процессов ассимиляции и диссимиляции. Многие из них в настоящее время уже детально выяснены, и нужно надеяться, что будущие исследования объяснят со временем все относящиеся сюда процессы синтеза и распада, а также механические средства, которыми организмы при этом пользуются. Однако нам кажется почти невероятным, что когда-нибудь будет распутано все сложное сплетение отдельных процессов и постигнуто тонкое регулирование их взаимодействия. Мы знаем, что изменение одного компонента, например источника С, может мгновенно переменить зубчатую передачу многих отдельных процессов в обмене веществ клетки, органа и даже целого организма. Полное раскрытие сцеплений запутанных и перекрещивающихся причинных цепей процессов обмена веществ было бы равносильно объяснению вообще жизни. Однако это праздное рассуждение: никогда нельзя предсказать, чего достигнут будущие исследования. В заключение еще раз подчеркнем чрезвычайную сложность энергетического обмена веществ и несмотря на чувство удовлетворения от достигнутых успехов не будем забывать, что даже при детальном объяснении отдельных процессов мы бесконечно далеки от полного понимания общего обмена веществ клетки.

Как в отдельных организмах отдельные процессы обмена веществ связаны тесно друг с другом, так и во взаимных отношениях обмена веществ

Таблица



Круговорот углерода и азота.

различных организмов друг к другу (и в зависимости друг от друга) обнаруживается большая систематическая связь и очевидная гармония. Гармонию внешних связей мы теперь можем до некоторой степени обозреть и понять, чего нельзя сказать о гармонии в н у т р е н н е й. Большое разнообразие разных типов обмена веществ, о котором мы получили представление, является предпосылкой того, что жизнь вообще может долго существовать на земле. Если бы выпала какая-нибудь важная группа, например азотных бактерий, то состав веществ на нашей планете должен был бы скоро так измениться, что через промежуток времени, который можно вычислить, никакая жизнь была бы невозможна. Не входя ближе в эти экологические отношения разных организмов друг к другу в экономике веществ, мы приведем здесь только таблицу из «Физиологии растений» Бенеке и Иоста, наглядно представляющую круговорот углерода и азота в организмах и в то же время ясно суммирующую большую часть того, с чем мы познакомились выше. «Химических уравнений мы избегали, исходные и конечные продукты разделены стрелками, направление которых показывает направление реакции. Одни процессы идут слева направо, другие—в обратном направлении. Если необходима трата энергии при реакции, то стрелка направлена вверх ($\nearrow$), получение энергии обозначается стрелкой вниз ($\swarrow$)».

«Жирным шрифтом обозначена в таблице под цифрой 5 ассимиляция CO_2 зеленым растением, для которой необходимую энергию дает солнечный свет. Из обоих продуктов, возникающих при этом, важен кислород, потому что он производит много окислений, приводимых в рядах 1—4, 6, 7, 8, 10 и 11. Другой продукт (углевод) в зеленых растениях, как и в бесчисленных других организмах, в которые он переходит, распадается через окисление и расщепление прямо или косвенно на углекислоту и воду. Смысл этого разрушения—получение химической энергии, содержащейся в углеводе, как накопленная солнечная энергия; конечный продукт его (CO_2) снова является питательным веществом для зеленых растений. Так как большинство организмов не может само образовать углеводов, то это показывает центральное значение аутотрофных растений для жизни на земле. К ним относятся также и указанные в рядах 1—4 бактерии, продукт ассимиляции которых, образующийся из CO_2, еще не известен; поэтому в таблице дело идет только об органическом веществе».

«Употребление энергии, освобождающейся при деструктивном обмене веществ (строки 1—4, 14—18), различно. Между прочим она несомненно также служит и для многочисленных синтезов».

«Таблица представляет также кругооборот азота. Ряды 14—18 представляют ассимиляцию свободного и связанного азота. Далее рассматривается распад белка. Таким образом эта таблица показывает главные черты кругооборота обмена веществ в органическом мире по крайней мере в качественном отношении. Каким образом проходит количественная сторона этих процессов, мы не можем видеть» (Бенеке и Иост).

Г. СЛОЖНЫЕ ПРОЦЕССЫ ОБМЕНА ВЕЩЕСТВ В МНОГОКЛЕТОЧНЫХ ОРГАНИЗМАХ

Процессы обмена веществ высших животных и растений характеризуются не только сочетанием процессов ассимиляции и диссимиляции; есть еще множество вспомогательных приспособлений и механизмов, которые необходимы для гармонического хода процессов и часто более бросаются в глаза, чем основной процесс. Примером сложности анатомиче-

ских и физиологических приспособлений может служить дыхание высших позвоночных животных, в особенности человека.

У дышащих атмосферным воздухом позвоночных клетки отдельных органов и тканей не стоят непосредственно в связи с кислородом воздуха; кислород приносится к ним кровью, омывающей все органы, которая запасается им в особых органах дыхания—легких. В легкие же одновременно отдается выделенная органами CO_2. Обмен газов между кровью и воздухом в легких называется наружным дыханием, между кровью и клетками тела—внутренним дыханием. Приток воздуха, содержащего O_2, и выделение CO_2 производятся особым дыхательным мышечным и нервным механизмом (вдыхания—выдыхания), который мы не будем здесь рассматривать. То, что у позвоночных обычно называют дыханием (профаны думают при этом только о внешнем дыхании, вдыхании, механизме дыхания), не есть собственно основной процесс жизни—дыхание клеток или органов,—но относится только к внешней вспомогательной функции дыхания.

Наружное дыхание заканчивается внутри тела в тончайших, находящихся далеко от поверхности разветвлениях бронх. Так как при выдыхании потребленный воздух не вполне удаляется из легочных путей, то воздух, вновь захваченный при вдыхании, смешивается отчасти с оставшимся.

Сухой вдыхаемый воздух содержит . . 20,92% O_2, 79,05% N_2 и 0,03 CO_2
Сухой выдыхаемый воздух содержит в среднем . . . . . 16,4% O_2, 79,8% N_2 и 3,8% CO_2

Содержание O_2 падает таким образом на 4,5%, а CO_2 повышается приблизительно на 3,8%.

Обмен газов в легком покоится на выравнивании давления газов, парциальных давлений O_2 и CO_2 между воздухом альвеол и воздухом легочной крови. Учитывая насыщение вдыхаемого воздуха на поверхности легких и воздушных путей водяными парами, можно вычислить среднее давление воздуха альвеол. По этим вычислениям давление O_2 при покое и умеренной работе колеблется между 100 и 110, давление CO_2—между 30 и 40 мм Hg[1].

При помощи так называемого аэротонометра, об устройстве которого мы здесь говорить не будем, можно установить давление газа в артериальной, богатой кислородом и венозной, богатой углекислотой крови. Согласно измерениям Крога, с одной стороны, давление кислорода артериальной крови легочной вены ниже приблизительно на 15—20 мм Hg, чем среднее давление кислорода альвеолярного воздуха, и, с другой стороны, давление углекислоты венозной крови в легочной артерии больше, чем давление воздуха альвеол или равно ему. Опыты диффузии газов на оболочках и вырезанных легких Цунца и Леви показали, что это падение давления достаточно велико, чтобы рассматриваемые количества O_2 и CO_2 были восприняты телом или выделились из него. Из этого ясно, что дыхательный газообмен есть чисто физическое явление, следующее закону поглощения газов.

Особое свойство крови, именно красных кровяных телец, связывать непрочно большие количества O_2 и CO_2 содействует наружному и внутреннему дыханию или вернее обусловливает и то и другое.

Количественный анализ газов, абсорбированных кровью, показывает, что O_2 составляет 12—20% объема крови, CO_2—43—50% и N—1%. Эти

[1] Миллиметров ртутного столба.

цифры за исключением азота не соответствуют тем, которых следовало бы ожидать согласно закону абсорбции газов. Они слишком велики для O_2 и CO_2, кислорода находится в крови в 30—60 раз больше, чем следовало бы ожидать по законам абсорбции. Это происходит потому, что, как упомянуто, O_2 и CO_2 в очень больших количествах вступают в непрочное химиче-

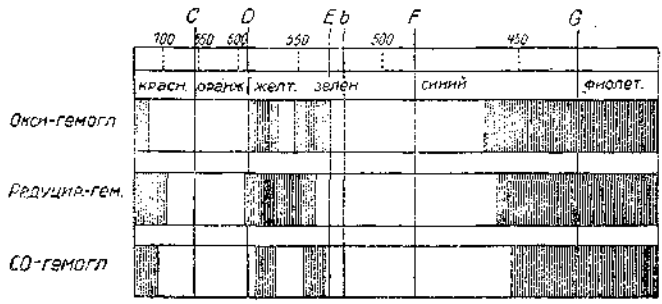


Рис. 225. Спектр крови (из Гебера).

ское соединение в крови. Кислород химически связывается в красных кровяных тельцах при помощи гемоглобина, который присоединяет его и фиксирует, переходя в оксигемоглобин. С этой непрочной и обратимой реакцией связано и изменение цвета и спектра гемоглобина. Синевато-темнокрасный гемоглобин переходит в светлокрасный оксигемоглобин. Спектр гемоглобина отличается широкой полосой между линиями D и E, тогда как у оксигемоглобина имеются между D и E две полосы в желтой и зеленой части спектра (рис. 225).

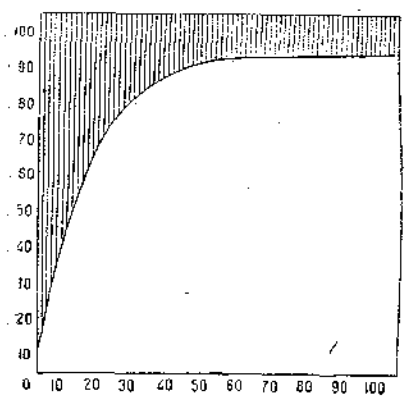


Рис. 226. Кривая диссоциации оксигемоглобина. Белым обозначен оксигемоглобин, штриховкой—гемоглобин (по Баркрофту, из Гебера).

Величина поступления O_2 зависит от его давления, с повышением давления процент насыщения кислородом крови закономерно повышается (по закону действия массы). В чистых растворах гемоглобина кривая насыщения кислородом представляет очень правильную равнобочную гиперболу (как выражение закона действия массы, рис. 226, 227); напротив, у крови она несколько отклоняется (рис. 227) вследствие присутствия в крови электролитов, которые вызывают отчасти аггрегацию молекул гемоглобина и таким образом уменьшают их способность связывать O_2. Соответственно этому электролиты CO_2 уменьшают связывание кислорода гемоглобина (рис. 228). По мере того как во время дыхания (наружного) из крови удаляется все больше и больше CO_2, повышается способность крови насыщаться кислородом.

Что касается CO_2, то в ее обмене играет главную роль плазма крови, которая связывает ее щелочными глобулинами. В кровяных тельцах также образуется химическое соединение CO_2 с щелочными глобулинами; кроме того встречается здесь и соответствующий оксигемоглобину углекислый гемоглобин.

Описанные выше явления уже сами по себе объясняют внутреннее дыхание. Вследствие собственно клеточного дыхания кислород быстро потребляется в органах, так что напряжение (давление) O_2 падает там до нуля, тогда как в артериальной крови оно достигает 100 мм Hg, поэтому O_2 должен оттекать в клетки органов, чем нарушается равновесие между оксигемоглобином, гемоглобином и O_2 в артериальной крови. Ок-

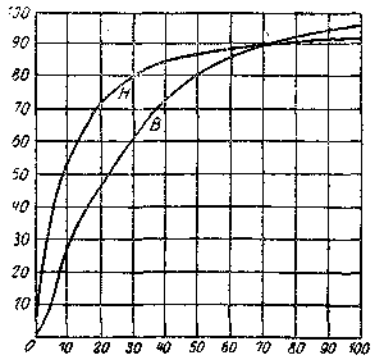


Рис. 227. Кривая диссоциации чистого раствора гемоглобина *(H)* и крови *(B)* (по Баркрофту, из Гебера).

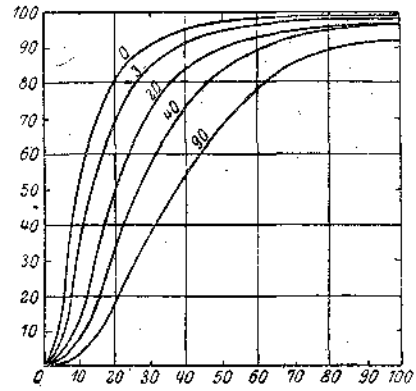


Рис. 228. Кривая диссоциации крови при различных напряжениях CO_2 (0—90 мм Hg) (по Баркрофту, из Гебера).

сигемоглобин восстанавливается и отдает O_2 в плазму крови, из которой он и поглощается клетками тела. С другой стороны, CO_2, образовавшаяся в органах, оттекает в артериальную кровь (напряжение CO_2=20—40 мм Hg), где она также слабо связывается. Чем больше притекает к крови CO_2 тем больше выделяется из нее O_2. При наружном дыхании происходит обратное: способность крови насыщаться кислородом падает с повышением содержания CO_2. Таким образом, протекая через органы, богатая O_2 артериальная кровь становится темной, более насыщенной CO_2, венозной кровью.

ГЛАВА V

СМЕНА ФОРМЫ

А. Размножение.
Б. Оплодотворение и пол.
В. Наследственность.
Г. Физиология развития.
Д. Эволюция.

Несмотря на регулирующее влияние явлений раздражения процессы обмена веществ не могут длительно поддерживать живые системы в стационарном состоянии. Напротив, с процессами обмена веществ и энергии неизбежно связаны необратимые процессы и изменения всей системы. В простейших случаях, как у амеб и бактерий, они проявляются только в росте, но обычно процессы роста как у отдельно живущих клеток, так и у многоклеточных организмов связаны с характерными для каждого вида процессами формообразования и развития. Жизнь—не только обмен веществ и энергии, но она также и смена формы. Форма и смена формы именно в области живого раскрываются перед нами в таких обширных размерах, что эта сторона жизненных явлений часто рассматривается не только как самый характерный признак жизни, но и как самая ее сущность. Однако непрерывно продолжающиеся процессы смены формы и развития не исчерпываются образованием и развитием окончательной типичной формы. Образование формы всякого, даже простейшего, организма имеет начало и конец. Но так как жизнь возникает только из жизни одинакового или подобного вида, то для ее продолжения каждое живое существо должно до своего конца или вместе с ним закладывать основание для нового начала, оно должно размножаться. Таким образом жизненные процессы получают ритмический характер, на что обратил внимание еще Иоганнес Мюллер. Развитие формы, старение и постоянное порождение вновь молодой, способной к развитию, жизни, связаны внутренне друг с другом и повторяются с более или менее равномерным ритмом.

У большинства организмов размножение связано с процессами оплодотворения и явлениями пола. Обычно думают, что размножение ограничивается только одним специальным видом размножения и что оплодотворение и есть процесс размножения. Но, как мы увидим дальше, здесь частично связываются два независимых друг от друга и самостоятельных явления. Пол и оплодотворение раньше были известны только у высших организмов, но, как показали исследования последних десятилетий, явления оплодотворения и пола встречаются также почти во всех группах низших организмов, и теперь склонны и в них видеть всеобщие жизненные явления. Описанию процессов оплодотворения и явлений пола посвящена следующая глава.

Особи, принадлежащие к одному виду, связаны между собой во времени размножением и оплодотворением. Морфологические и физиологические признаки, так же как и способность их к развитию, совершенно одни и те же или почти одинаковы у предшествующих и последующих поколений. Этот процесс передачи признаков от одного поколения к другому называют наследственностью. Экспериментальное изучение явлений наследственности в последнее время в значительной степени выяснило лежащие в основе их закономерности, благодаря чему учение о наследственности стало одной из наиболее интересных и плодотворных областей новейшей биологии. Совершенно очевидна теснейшая связь этой части смены форм с физиологией развития, с образованием специфических форм организмов, так как зародышам развивающегося организма передаются в силу наследственности внутренние факторы, определяющие весь ход развития.

Ритм жизни не исчерпывается однако постоянным новообразованием зародышей, постоянным возникновением новых форм следующих друг за другом индивидуумов. Правда, мы видим, что циклы индивидуальной жизни могут сотни и даже тысячи раз повторяться одинаковым образом, но у нас есть веские основания думать, что и в них могут наступить изменения, вызывающие в жизни совершенно новые формы; таким образом в последовательной смене возникающих друг за другом видов вырисовывается прогрессивное развитие в еще большем масштабе, развитие, охватывающее весь мир живых существ. Это—эволюция, происхождение видов, которое объяснил нам Дарвин. Мы заканчиваем поэтому описание явлений смены формы описанием эволюции органического мира и тех попыток, которые были сделаны для ее закономерного объяснения.

Так как описание индивидуального развития из дидактических соображений рассматривается нами в связи с явлениями наследственности, то смена формы разбирается нами в следующем порядке:

А. Размножение.
Б. Оплодотворение и пол.
В. Наследственность.
Г. Физиология развития.
Д. Эволюция.

А. РАЗМНОЖЕНИЕ

Размножение свойственно всем живым существам. Нет жизни без размножения. Всякое развитие и всякая смена формы начинается с зачатка, образующегося в результате размножения. Поэтому следует начать описание смены формы с явлений размножения и попыток определить его причины и следствия. Нередко можно услышать, что размножение это рост, выходящий за пределы индивидуума. В этом изречении есть доля истины, так как действительно каждый организм прежде, чем он станет размножаться, растет до более или менее определенного размера. Однако по существу это изречение ни морфологически, ни физиологически не верно. Размножение даже при поверхностном взгляде противоположно росту. У низших организмов, например амеб, размножение, представленное здесь клеточным делением, кладет предел росту индивидуума, а у высших животных и растений отдельные клетки или целые комплексы клеток не участвуют в росте и совсем отделяются от организма, часто в огромном количестве. Только в новейшее время предприняты были попытки поставить более определенно проблему или совокупность проблем размножения как с морфологической и эмбриологической, так и с физиологической стороны.

Более глубокое исследование показывает, что простое деление ядра и клетки в сущности основное явление во всяком размножении и что сообразно этому основная физиологическая проблема сводится к вопросу об отношении роста клетки к ее делению. Поэтому мы начнем наше изложение с описания процесса деления ядра и клетки. Затем мы опишем явления размножения во всем органическом мире и закончим физиологией и теорией размножения.

1. Деление ядра и клетки

а) Деление ядра

Всякое деление клетки начинается с деления ядра; часто деления ядра и клетки связаны друг с другом неразрывно и протекают более или менее одновременно. Но во многих случаях связь эта слаба, и деление клетки происходит гораздо позднее после того, как ядро многократно разделится. В сущности во всем органическом царстве мы находим только два рода деления ядра—*митоз*, или *кариокинез*, и *амитоз*. Характерной чертой митоза является образование двух различных структур: во-первых, большей частью сильно окрашивающихся зерен или нитей, так называемых *хромосом*, которые определенным образом равномерно делятся и переходят в два дочерних ядра, и, во-вторых, так называемых *ахроматиновых структур деления*. Хромосомы можно назвать также *генеративными*, а ахроматиновые структуры—*локомоторными* элементами деления. При амитозе же эти структуры отсутствуют. Ядро в состоянии покоя просто целиком правильно или неправильно перешнуровывается. У простейших кроме этих двух типов деления существует еще так называемое *множественное* деление ядра, при котором все ядро или сразу распадается на большое количество дочерних ядер или при помощи процесса, напоминающего почкование, многократно выделяет более мелкие ядерные элементы. Далее укажем, что и в этом случае мы имеем дело с особого рода настоящими учащенными митозами.

У простейших кроме настоящих митозов и амитозов описывались еще и другие типы деления клеток, похожие частью на митоз, частью на амитоз. Их называли *промитозами*, но постепенно выяснилось, что по существу они не отличаются от истинного митоза, так как в них в той или другой форме выступают составные части каждой фигуры митоза, т. е. хромосомы, или генеративные компоненты и ахроматиновые структуры деления. Таким образом в настоящее время самые опытные исследователи в этой области пришли к заключению, что у генеративных клеток, способных к длительному размножению, вообще не происходит амитоза. Там же, где бесспорно встречаются амитозы, т. е. во многих тканях многоклеточных организмов и в макронуклеусе или соматическом ядре инфузорий, дело идет о соматических клетках или ядрах, не обладающих всеми способностями (потенциями) и обычно уже не могущих длительно размножаться и жить.

Таким образом амитоз не имеет особого значения, митоз же с его закономерностью представляет тот механизм, благодаря которому осуществляется равномерное распределение наследственных зачатков от клетки к клетке, от индивидуума к индивидууму. Поэтому явления митоза, особенно поведение и строение генеративных частей—хромосом,—чрезвычайно важны для всех вопросов размножения и наследственности. Шнейдер первый наблюдал этот важный процесс, но по справедливости открытие его

простейших и многоклеточных принадлежит Бючли. В растительной же клетке первое указание на него сделано Страсбургером. Дальнейшие заслуги в изучении судьбы хромосом во время митоза принадлежат Флемингу, ван Бенедену и Бовери, замечательные исследования и опыты которых легли в основу современного учения о хромосомах. Пути к познанию компонентов деления, в особенности центров, проложены также им и ван Бенеденом.

1) Митоз

а) Ход митоза

Как было указано выше, митоз характеризуется тем, что из покоящегося ядра, какова бы ни была его структура, выступают две составные части, генеративные компоненты, образующие хромосомы, и «ахроматиновые» структуры деления. Хромосомы образуются обыкновенно из сильно окрашивающейся субстанции покоящихся ядер, так называемого хроматина. Однако, как мы указывали уже при обсуждении строения покоящегося ядра (см. стр. 76 и стр. 78), сильная окрашиваемость основными красками структуры ядра в стадии покоя еще недостаточно определяет характер этих зерен как хроматина в нашем смысле, т. е. как субстанции, из которой образуются хромосомы. Мы увидим, что эта субстанция может образоваться и из ахроматиновых элементов покоящегося ядра. Во всяких клетках, в клетках высших животных, растений и простейших, всегда различают в митозе четыре фазы. Для того чтобы ближе познакомиться с ними, рассмотрим для примера митоз многоклеточного животного, а именно деление лейкоцита саламандры.

Эти клетки имеют неправильной формы лопастное покоящееся ядро с сильно красящимися хроматиновыми более грубыми зернами (узлами сети) и почти ахроматиновой ядерной сеткой. В середине клетки около ядра находится центросфера, ограниченная неправильным контуром, в которой заметны два центра (рис. 229, *a*). Во время профазы—первой стадии митоза—ядро разбухает, наружные очертания его бледнеют и выступают тянущиеся через все ядро, равномерно распределенные, сильно закрученные длинные нити. Они выходят из узлов сети, на которой они сидели, и равномерно делятся на спиральные нити. В то же время втягиваются поперечные мостики между отдельными, еще неясными в это время нитями, соединенными друг с другом сетью (рис. 229, *b* и *c*). При дальнейшем ходе профазы неправильно проходящие и как будто спутанные длинные нити становятся все яснее. Очень скоро можно заметить у всех них тонкую продольную щель, проходящую по середине. Первоначально предполагали, что эти нити, встречающиеся в строго определенном числе в каждом организме, или хромосомы, сначала образуют только одну длинную спутанную нить, так называемый материнский клубок, или спирему. Однако на основании новейших исследований можно думать, что хромосомы появляются отдельно уже с самого начала. К концу профазы хромосомы укорачиваются, теряют зубчатый вид и представляются длинными, подковообразно изогнутыми в середине, гладкими двойными нитями. Места сгиба нитей с самого начала их появления обращены к центросоме.

В это время центры отделяются и отходят друг от друга, а между ними образуется сравнительно тонко волокнистое, так называемое центральное веретено (рис. 229, *d*—*h*). Вокруг полюсов, занятых

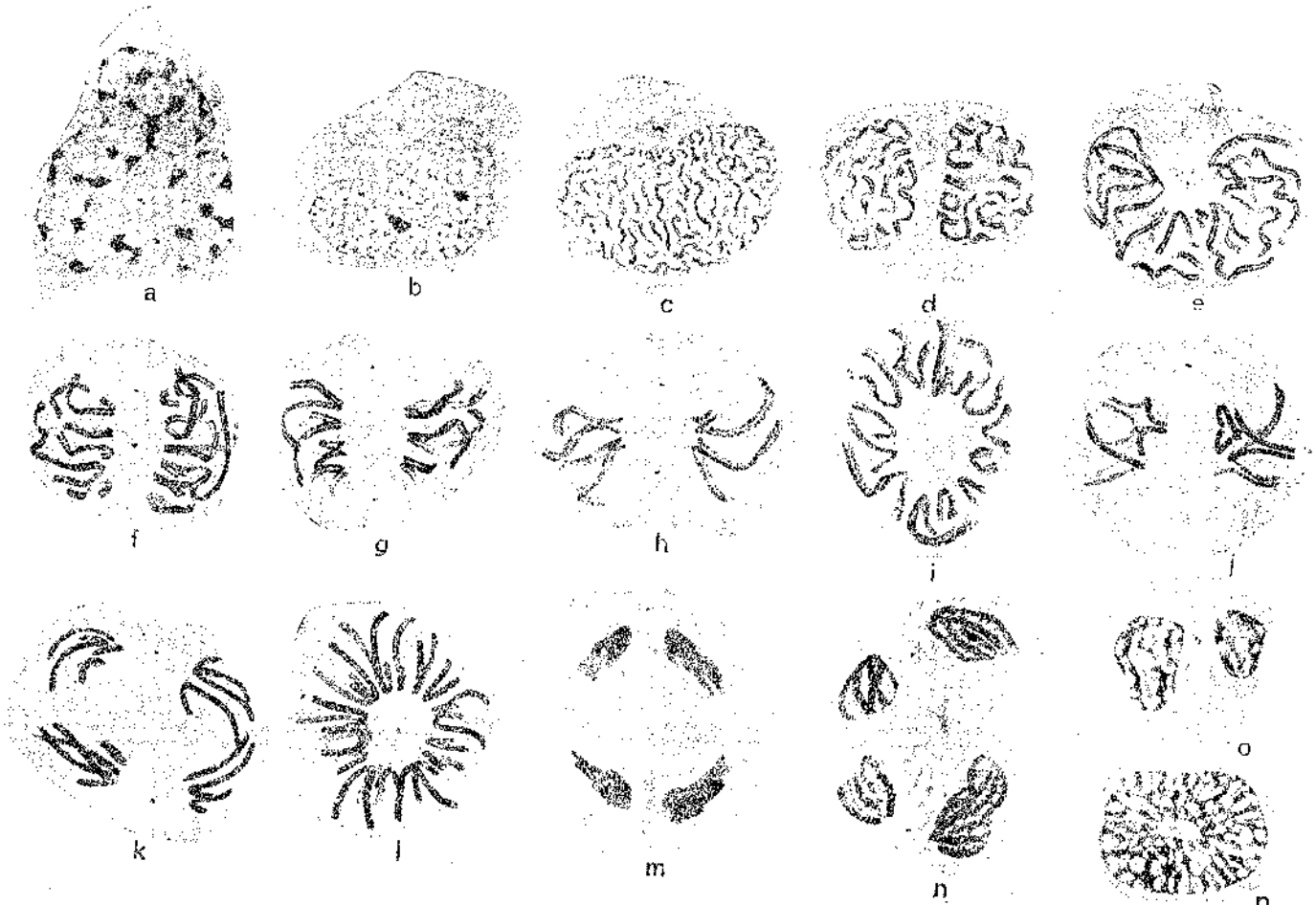


Рис. 229. Salamandra maculosa. Стадии деления ядра и клетки лейкоцитов коркового слоя печени. *a*—*c*, *e*, *i*, *l* и *p*—вид с полюсов, все остальные—вид сбоку; *a*—покоящееся ядро; *b*—*c*—ранняя профаза; *d*—зачаток центрального веретена; *e*, *f*, *g*—переход к метафазе; *h*, *i*—метафаза; *j*—ранняя, *k* и *l*—поздняя анафаза, *m*—*p*—телофаза. Флемминг, парафиновый срез 5 *μ*, железный гематоксилин (рис. Белара).

центросомами, образуются тонкие полярные лучи, представляющие собой лучеобразное расположение структуры протоплазмы. Когда веретено образовано, хромосомы располагаются по его экватору в виде звезды, касаясь местом перегиба нитей веретена (рис. 229, *h*—*j*). Таким образом получается стадия метафазы.

Затем половинки хромосом экваториальной пластинки, или астера (звезды), связанные с полюсами тонкими покровными

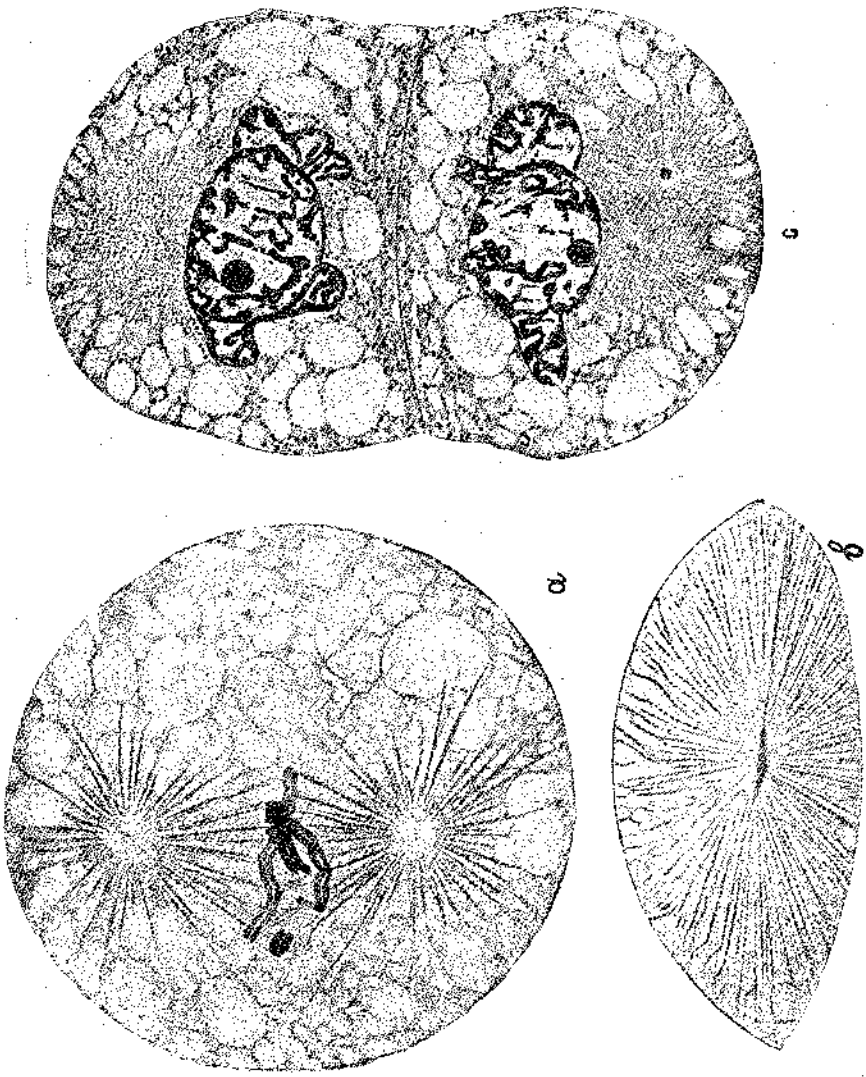


Рис. 230. Ascaris megalocephala. Стадии деления ядра при дроблении. *a*—метафаза, шаровидные центросомы с двойными центриолами; вокруг центросомы светлое поле, так называемая «zone medullaire» ван Бенедена; *b*—центросома яйца в анафазе (уплощение центросомы); *c*—ранняя профаза ближайшего деления (по Бовери, 1901, из Гурвича).

волокнами (Mantelfasern), расходятся и при вытягивании центрального веретена переходят к полюсам, у которых они образуют два диастера, или две дочерних звезды; чем достигается третья стадия—стадия анафазы (рис. 229, *j*—*l*).

Таким же образом, как и в профазе, только в обратном порядке, называется превращение хромосом в дочерние ядра. Они образуют между собой отростки и снова переходят в сеть. И здесь иногда встречаются

стадии клубка, как при профазе. Тогда говорят о диспиреме, или дочерних клубках. Во время этой стадии телофазы клетка перешнуровывается как правило в середине ядерного веретена (рис. 229, *m*, *n*). Во время же телофазы делится центриола (*n*), вокруг которой вследствие уплотнения вещества снова образуется центросома, и новые дочерние центросомы снова занимают середину клетки.

Деление ядра яйца круглого червя Ascaris megalocephala представляет некоторые интересные особенности сравнительно с нашим первым примером. Начнем со стадии метафазы (рис. 230, *a*). На обоих полюсах веретена мы видим шарообразные центросомы, в которых центриолы уже вновь удвоились. Обе большие лентообразные хромосомы лежат в экваториальной пластинке. У саламандры они расположены вне центрального веретена, и от полюсов к ним идут покровные волокна, здесь же они лежат внутри веретена. Это происходит по той причине, что центральное веретено рано редуцируется, и все веретено строится из двух полуверетен, гомологичных совокупности покровных волокон. Поэтому волокна веретена идут здесь только от полюсов до делящихся половин хромосом. Во время телофазы лучистость исчезает, и центросомы окружены только мелкозернистой и более плотной протоплазмой. Сейчас же начинается деление центросомы, которая бисквитообразно перешнуровывается, и обе половины ее отходят друг от друга (рис. 230, *c*). Деления ядра следуют быстро друг за другом, и вскоре замечаются приготовления к следующему делению. Около центросом появляются лучи и снова образуется веретено.

Другой пример—деление клетки кончика корешка луковицы (рис. 231) показывает нам, что этот процесс у растительных клеток по существу протекает совершенно так же, но знакомит нас с некоторыми его изменениями, касающимися главным образом компонентов деления. И здесь в профазе из сети покоящегося ядра также образуется спирема, причем в хромосомах ясно заметно продольное расщепление. Места сгиба дугообразных хромосом с самого начала обращены к одному полюсу. Из этого можно заключить, что отдельные хромосомы появляются из ядерной сети в том же положении, в каком они вошли в нее в телофазе предыдущего деления. Нуклеолы растворяются во время профазы, но их все-таки можно наблюдать даже и в метафазе. Веретено, образующееся у животных вне ядра в протоплазме вследствие деления центросом, здесь почти целиком образуется из ядра: границы ядра ясно прослеживаются почти до метафазы. Первым признаком образования веретена служат светлые шапочки, появляющиеся в протоплазме (рис. 231, *c*) у обоих противоположных полюсов ядерной оболочки. Между этими шапочками в самом ядре образуется веретено, и при полном развитии метафазы (ядерная оболочка в это время уже вполне растворилась) у притупленных полюсов находятся широкие несколько более темно окрашенные пластинки, так называемые полярные шапочки (рис. 231, *e*—*h*). Полярные шапочки вероятно можно считать гомологичными центрам, как это мы увидим более подробно дальше. Деление хромомосом в анафазе и их превращение в покоящиеся ядра во время телофазы происходят тем же путем, что и у животных. Но уже в более поздних анафазах здесь можно наблюдать, что дочерние хромосомы снова обладают ясной продольной щелью. При переходе в покоящееся ядро и в самом покоящемся ядре положение хромосом отчетливо заметно по расположенным рядами хроматиновым зернам (рис. 231, *l*).

В клетках животных деление по большей части происходит таким образом, что клетка во время телофазы сначала кольцеобразно перешнуровывается, перешнуровка распространяется далее и делит клетку по-

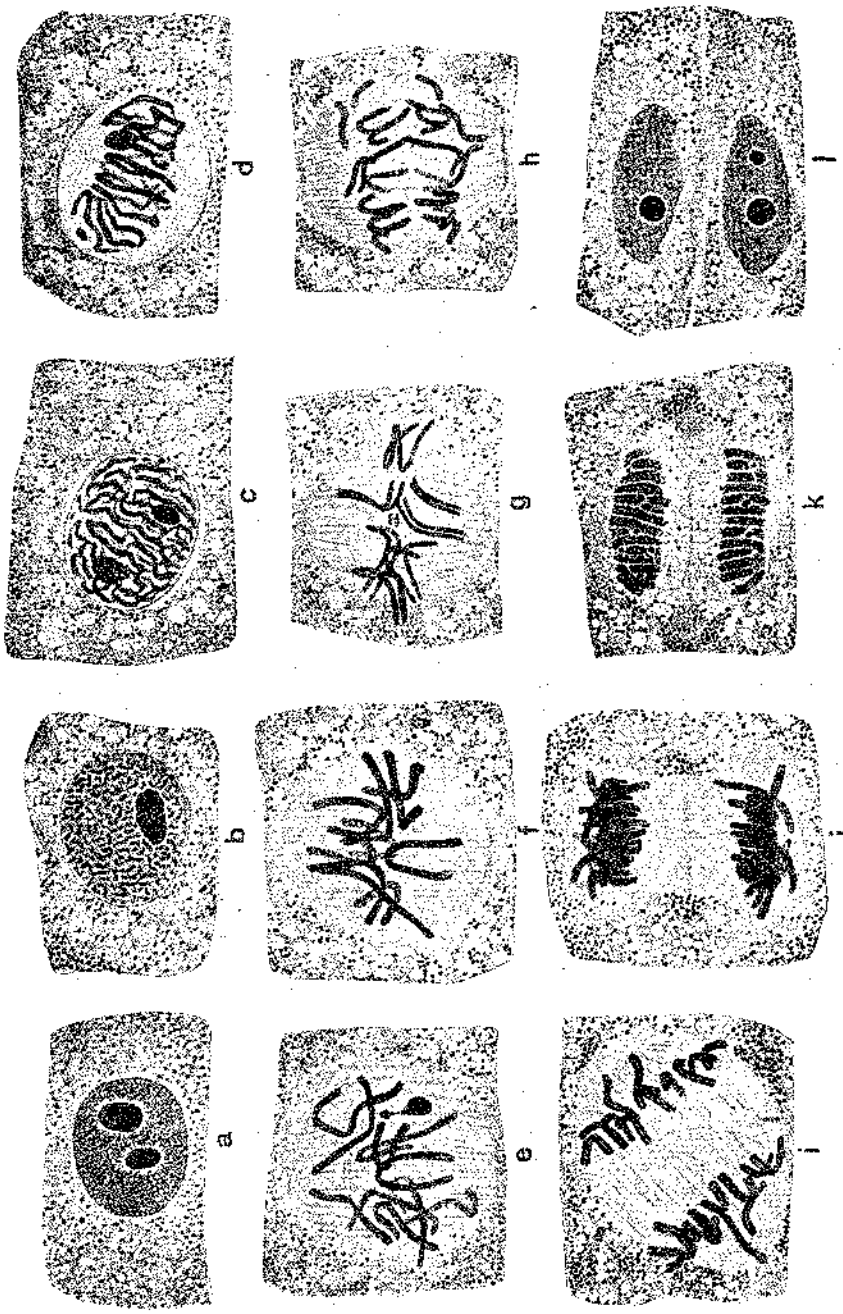


Рис. 231. Allium cepa. Стадии деления ядра из периферических частей кончика корешка. *a*—ядро в покое; *b*, *c*—профаза; *d*—переход к метафазе; *e*—ранняя, *f*—законченная метафаза; *g*, *h*, *i*—анафаза (в *i* новое продольное расщепление хромосом); *j*—*l*—телофаза. Флеммминг, парафиновый срез 6μ, железный гематоксилин (ориг. рис. Белара).

полам. Для большинства же растительных клеток характерно, что первые признаки деления клетки появляются на ядерном же веретене в виде небольшого утолщения перегородки на экваторе, так называемой клеточной пластинки (*j*). Во время дальнейшего развития телофазы перегородка сильно растет в ширину и наконец проходит поперек всей клетки. В перегородке образуется небольшой просвет, и на сторонах ее, обращенных

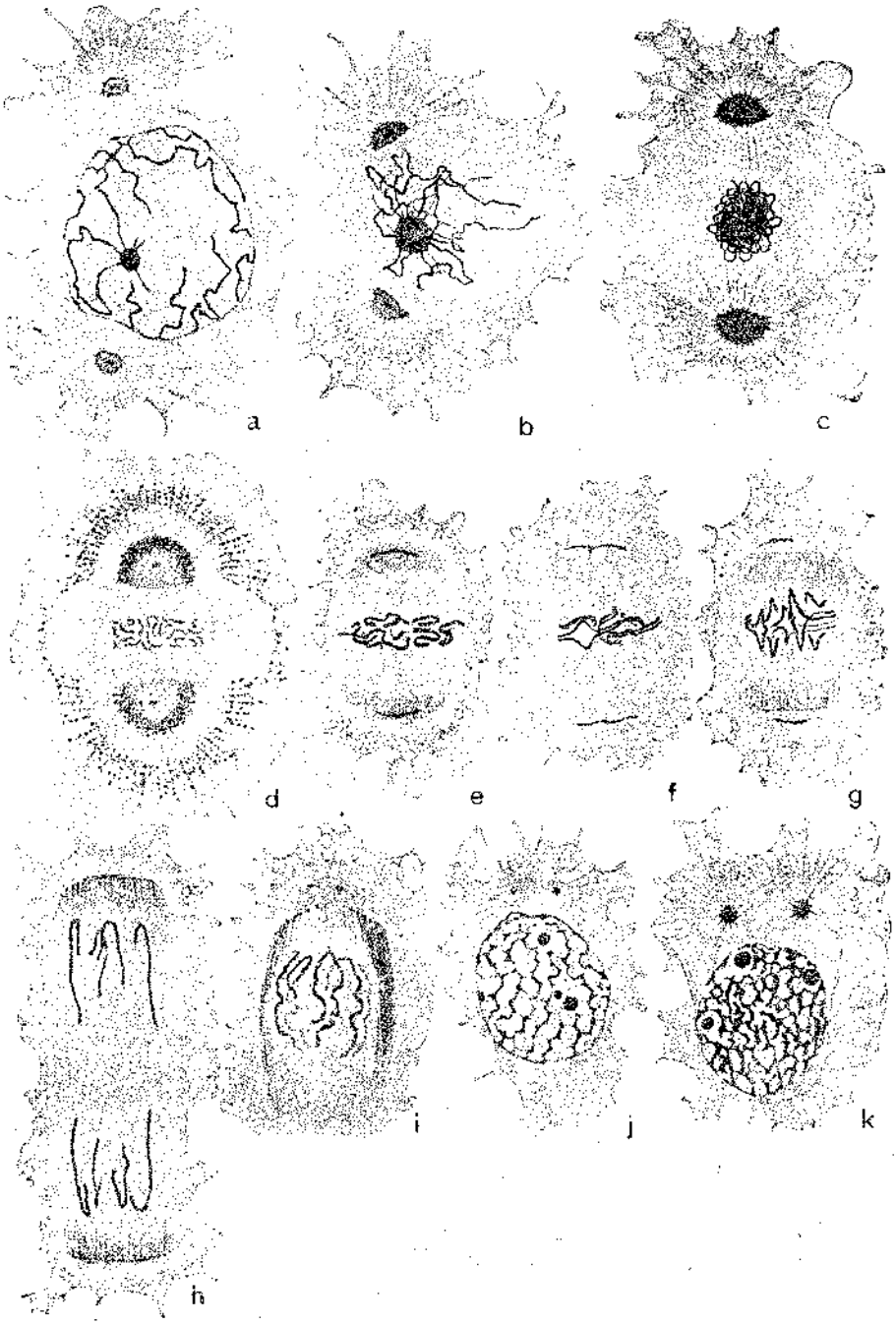


Рис. 232. Monocystis magna. Прогамные стадии деления (приблизительно 3—5-я степень деления). *a*, *b*—профаза (образование спиремы, приближение центросом к ядру); *c*, *d*—переход к метафазе (максимальное набухание центросомы); *e*—метафаза (продольная щель слабо видна); *f*, *g*—ранняя, *h*—поздняя анафаза: максимальная редукция центросомы; *i*—*k*—телофаза, появление дочерних центросом и начало их набухания. (увел. 1 850; ориг. рис. Белара по препаратам К. Мулсова).

к обеим дочерним клеткам, выделяются новые клеточные стенки. Этим клеточное деление и заканчивается (рис. 231, *k*, *l*).

Митотические деления ядра у Protozoa и Thallophyta происходят весьма различным образом и часто сильно отступают от описанного выше типа митоза у высших животных и растений. Многие из них кажутся даже мало похожими на митоз, и потому в течение долгого времени они принимались, а иногда принимаются и сейчас, за амитоз. Однако при более точном исследовании удается установить и здесь присутствие обоих компо-

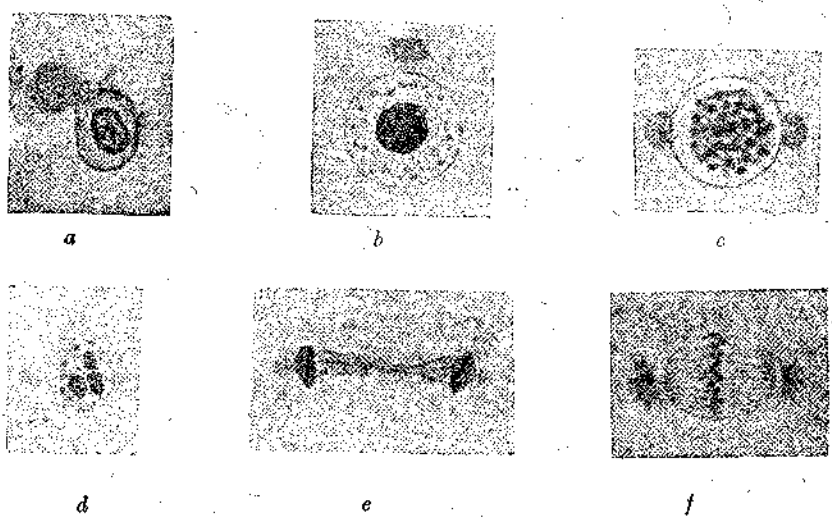


Рис. 233. Hartmanella Klitzkëi. Деление ядра. *a*—ядро в стадии покоя с неразделившейся центросферой (налево, сверху: окраска по Флеммингу, сафранин, лихтгрюн); *b*—ранняя профаза; деление центросферы (центросомы?); *c*—центросферы передвинулись к двум противоположным друг другу точкам на периферии ядра—растворение кариосомы; *d*—метафаза с центросомами (?) и полярными лучами; *e*—начало телофазы; *f*—почти восстановленное дочернее ядро. Препараты in toto, сулема-спирт, окраска [(за исключением стадии, изображенной в *a*, метиленблау-эозин (Манн)] (увел. 2 500, по Арндту, 1924, из Белара).

нентов ядра, и можно найти много переходов от типов, вполне совпадающих с митозом многоклеточных животных, до этих мнимых амитозов, происходящих всецело внутри ядерной оболочки. Несмотря на то что последние типы деления представляют собой безусловно простейшие и филогенетически более древние типы митоза, мы тем не менее начнем с описания митоза у простейших, типичного и для многоклеточных.

Деление ядра у грегарин вполне похоже на деление у многоклеточных, в частности на митозы во время дробления (рис. 232). И здесь в протоплазме вне ядра находятся центросомы с центриолами и ясной лучистостью. Разделившись, они расходятся к противоположным полюсам ядра. Потом из ядра образуется центральное веретено, в экваторе которого располагаются нитевидные хромосомы; последние ведут себя далее как обычно. Деление центриолы начинается уже во время метафазы. Центриола превращается в пластинку, а центросомы с редукцией лучей преобразуются в нечто похожее на полярные шапочки. Во время стадии телофазы шапочки вытягиваются в палочки, на концах которых вновь развиваются два новых центра с лучами. Таким образом можно проследить с полной отчетливостью на этом примере перманентность центров (Белар).

У многих простейших, напротив, совершенно не образуется лучей в протоплазме, даже если в ней ясно видны центры. Примером может служить деление ядра у Hartmanella Klitzkëi (рис. 233). Еще недавно полагали, что бочкообразная фигура веретена, образующаяся у большинства амеб внутри ядра, развивается без участия центров. Однако Арндт особым методом окраски доказал присутствие центросом, около которых только на

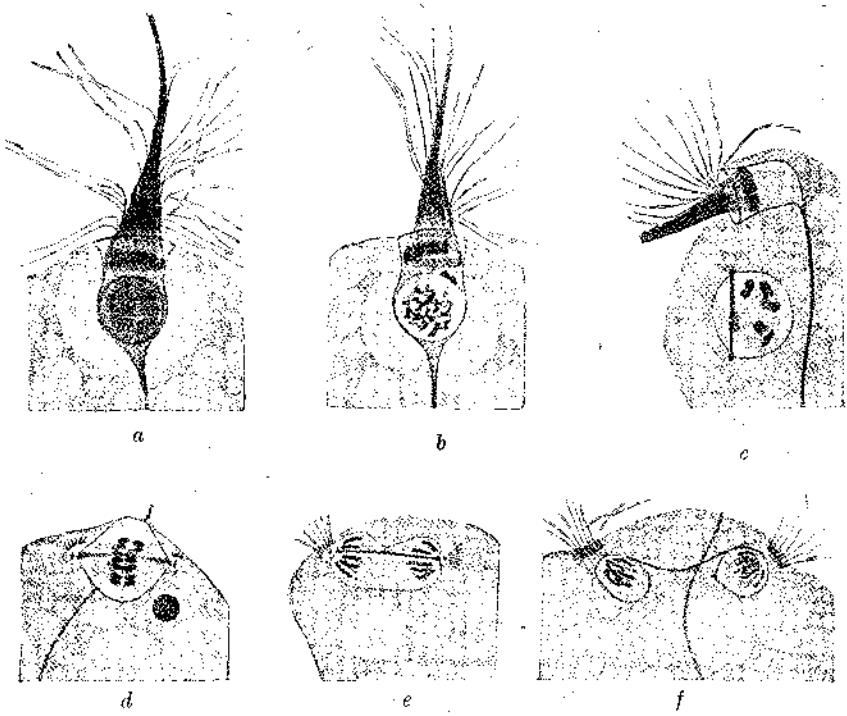


Рис. 234. Lophomonas blattarum. Деление ядра. *a*—*c*—отрезок переднего конца; *d*—*f*—задний конец животного. *a*—покоящееся ядро в чашечке из волоконец, продолжающейся внутрь в осевой столбик; над ядром—венец из базальных зерен; ядро окружено воротничком; *b*, *c*—профаза; *d* и *e*—анафаза, *f*—телофаза и зачаток чашечки оболочки. Мазок, сулема-спирт, железный гематоксилин (увел. 1 850, по Белару, 1926).

некоторых стадиях можно было заметить небольшие следы лучей. Хромосомы появляются здесь в форме шаровидных зерен.

У простейших центры часто стоят в связи со жгутиками, образующимися из них (см. стр. 138). Что здесь мы действительно имеем дело с центрами, ясно из поведения их во время митоза. Так, диплосома, или двойной центр, уже находящийся в делении, имеется среди базальных телец венца жгутиков на переднем конце у жгутикового Lophomonas blattarum (рис. 234). При начале митоза диплосома придвигается к ядерной оболочке (*b*), делится здесь бисквитообразно и образует палочковидное центральное веретено вне ядра (*c*—*e*). Только после того как центры расположатся на противоположных полюсах ядерной оболочки (*d*), развивается еще внутриядерное веретено. Уже в метафазе и анафазе из центров образуется венец базальных тел с зачатками жгутиков (*d*—*f*).

Наконец следует описать еще один замечательный процесс ядерного деления с внеядерными центрами, именно деление ядер известных стадий цикла радиолярий, образующих колонии (рис. 235). В профазах здесь

встречаются сильно закрученные длинные хромосомы, которые ясно расщеплены по длине. На одном из полюсов ядра находятся два центра, связанные сильным центродесмозом (так называют палочковидное или нитевидное соединение между двумя центрами при их делении). Хромосомы все сначала направляются серединой своего перегиба к середине центродесмоза (рис. 235, *b*, *c*). Эта стадия соответствует метафазе: дальнейшего

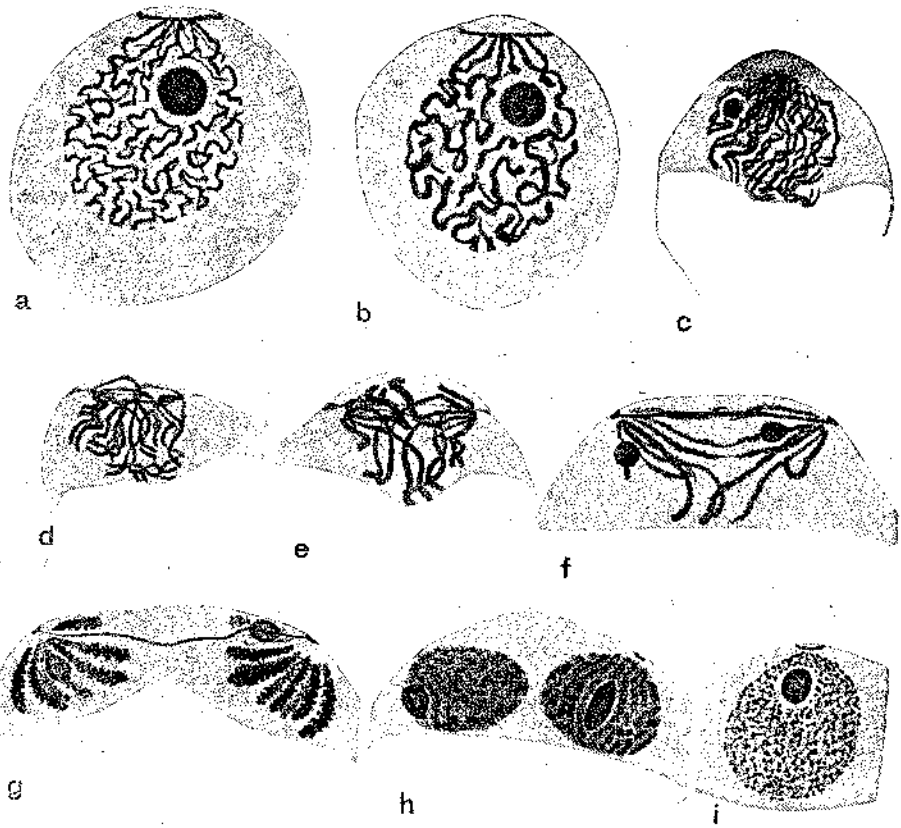


Рис. 235. Collozoum inerme. Деление ядра экстракапсулярных тел. *a*, *b*, *g*, *h*, *i*—второе, *c*—*f*—третье деление (на *a* и *b* представлены целиком экстракапсулярные тела, на других только периферические части; внутренние части сильно вакуолизированы); *a*—*b*—профаза; *c*—метафаза; *d*—*f*—анафаза; *f*—деление центросомы; *g*, *h*—телофаза; *i*—интерфаза с молодым центральным веретеном. Пикриноуксусная кислота, *a*, *b*, *f*—*i*—срезы в 5 μ; *c*—*e*—по препаратам in toto, железный гематоксилин (увел. 2 300, по Белару, 1926).

развития веретена незаметно, однако расположение хромосом заставляет предполагать, что существует до сих пор не уловленное образование, соответствующее покровным волокнам. При расхождении дочерних центров, ставших палочковидными и все еще связанных друг с другом центродесмозом, расходятся друг от друга и петлеобразные хромосомы; при этом возникает веретеновидная фигура, образованная только хромосомами и центродесмозом (*e*, *f*). В телофазах опять становится заметным продольное расщепление хромосом. Лучистости при этом процессе совершенно не наблюдается.

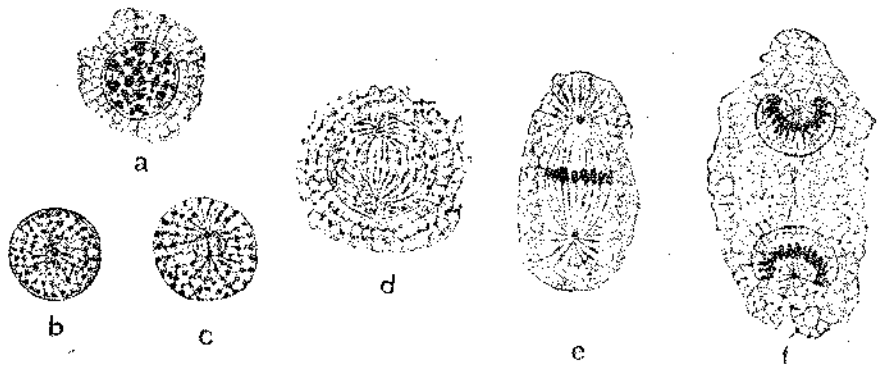


Рис. 236. Centropyxis aculeata (Thecamoebae). Деление ядра (на *b* и *c* представлено только ядро, на *a*, *d*—*f*—и часть цитоплазмы). *a*—покоящееся ядро; *b*—*d*—профаза, появление *(b)* и деление *(c, d)* центросомы; *e*—метафаза; *f*—начало телофазы (по Шаудину, 1911, из Дофлейна).

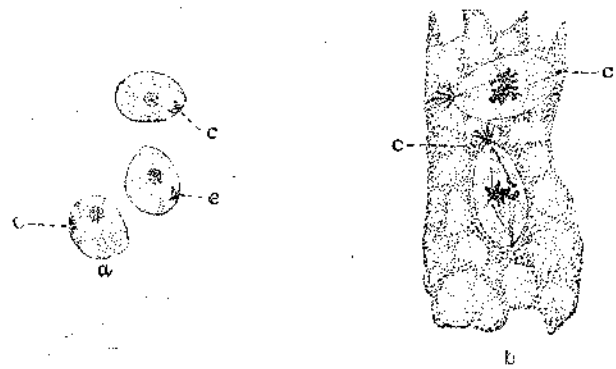


Рис. 237. Achlya polyandra. *a*—покоящиеся ядра; *b*—метафаза с внутриядерной центросомой *(c)*. Хромуксусная кислота, срезы *a*—железный гематоксилин; *b*—генцианвиолетт по Граму (увел. 2 700, по Мюнке, 1908, из Тишлера).

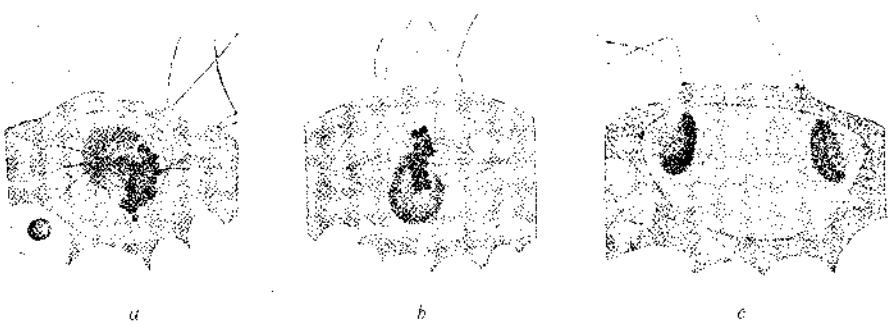
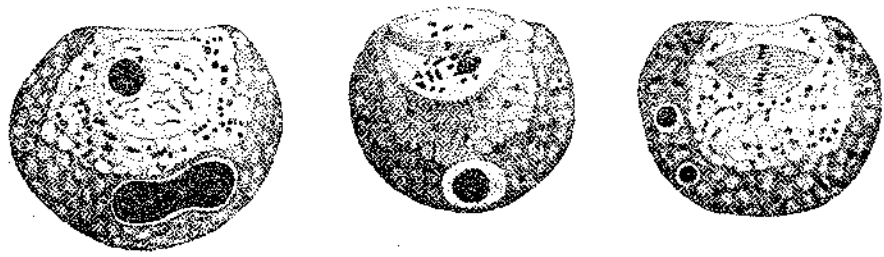


Рис. 238. Collodictyon triciliatum. Деление ядра (представлены только отрезки из богатого плазмой переднего конца животного; жгутики в действительности много длиннее). *a*—переход к метафазе; молодое центральное веретено с полярными лучами; *b*—метафаза; кариосома соединена с экваториальной пластинкой, хромосомы разделились; эта стадия сильно дифференцирована, так что центросомы стали невидимы; *c*—начало телофазы (увел. 2 300, по Белару, 1921).

В противоположность описанным здесь внеядерным центрам у некоторых простейших, например у водорослей и грибов, встречаются внутриядерные центры. Их часто не легко обнаружить, так как



a *b* *c*

Рис. 239. Eudorina elegans. *a*—ранняя профаза с делением центра; *b*—поздняя профаза с центральным веретеном; *c*—метафаза (увел. 1 900, по Гартману, 1921).

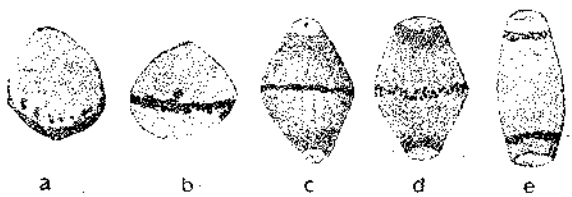
у них нередко нет лучей; в некоторых случаях однако это удается. Ядра с внутриклеточным центром называются центронуклеусами. Очевидно они представляют собой самые примитивные типы, от которых вторично произошли внеядерные центры.

Некоторые примеры пояснят нам эти отношения у простейших. На рис. 236 изображены внутриядерные центры Centropyxis aculeata. Значение их при делении ядра очевидно. Нечто подобное происходит у гриба Achlya polyandra (рис. 237). У жгутикового Collodictyon (рис. 238) только в профазах видна лучистость у центров; позднее ее совершенно не видно, у Eudorina же (рис. 239) нет никакой лучистости. Несмотря на это и здесь в совершенно почти неокрашенной сети покоящегося ядра можно заметить около ядрышка (кариосомы) центр в виде маленького зернышка.



a b

Рис. 240. Stylonychia mytilus. Метафаза и анафаза деления микронуклеуса (первое деление созревания) по наблюдению in vivo (увел. не дано, по Бючли, 1876).



a b c d e

Рис. 241. Stentor coeruleus. Деление микронуклеуса перед конъюгацией (может быть деление созревания). *a*—ранняя профаза; *b*—переход к метафазе; *c*—метафаза с центриолами; *d*—более ранняя анафаза, центриолы уже разделились (удлиненные полярные шапочки); *e*—поздняя анафаза. Сулема-ацетат, срезы, железный гематоксилин (увел. 2 150, по В. Мульсову, 1493).

Рисунок 240 изображает митоз у инфузории Stylonychia mytilus (по исследованиям Бючли 1876 г.; одно из первых его наблюдений митотического процесса ядерного деления). В метафазе мы видим здесь на полюсах бесструктурные полярные шапочки. Как показали новейшие исследования Мульсова над Stentor, у этой инфузории в метафазе полярные шапочки шаровидны и в них включены центриоли. В удлиненных полярных шапочках центры уже вновь разделились (рис. 241). Очень ясно наблюдается перманентность центров у Haplosporidium limnodrili, так как они суще-

ствуют в разделенном состоянии и в покоящемся ядре и длительно связаны центральным веретеном (рис. 242). При начале митоза веретено становится несколько длиннее и шире, и на его полюсах образуются ахроматиновые поперек стоящие полярные шапочки (*b*—*e*)—первая подготовка центров к ближайшему делению. При этом митозе еще поразительно то, что в метафазе и анафазе нельзя усмотреть резко индивидуализированных хромосом, а только кольцо хроматиновых зерен. Ядрышко, лежащее еще

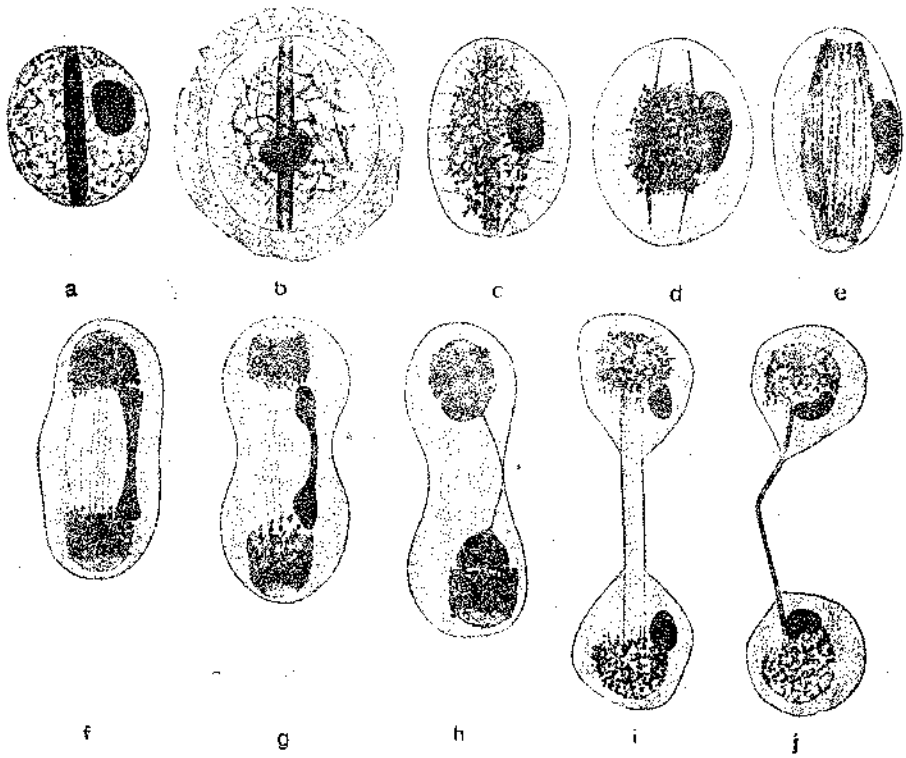


Рис. 242. Haplosporidium limnodrili. Покоящееся ядро *(a)* и деление ядра. *b*, *c*—профаза; *d*—метафаза; *e*—ранняя, *f*—*h*—поздняя анафаза; *i*—*j*—телофаза (увел. 3 000, по Граната, 1915, из Гартмана).

около веретена в этих ядрах, здесь просто делится вместо того, чтобы раствориться, как обыкновенно.

В заключение приводим еще деление ядра амебы Amoeba terricola (рис. 243). Здесь митотическая фигура, состоящая из веретена и хромосом, образуется только за счет центральной части ядра, сильно же окрашивающиеся нуклеолы, прилегающие к оболочке ядра во время стадии его покоя, растворяются, образуя сетку, усеянную зернышками и охватывающую со всех сторон митотическую фигуру. Вследствие того что это вещество зернышек закрывает веретено и хромосомы, не удается рассмотреть собственно митотических процессов во время перешнурования ядра, начиная с метафазы. Ядерное деление поэтому кажется амитотическим (*g*—*i*). Этот пример показывает, как следует быть осторожным, относя у простейших процесс ядерного деления к амитозу.

Этот обзор дает конечно только слабое представление об исключительном разнообразии процессов деления (в особенности у протистов).

Сравнивая митозы у животных, растений и протистов для определения в них наиболее существенного при всех модификациях, как бы они ни были на первый взгляд различны, мы встречаем два структурных элемента, которые мы уже во введении определили как признаки митоза: генеративные компоненты в форме хромосом и компоненты деления—веретено, которое образует вероятно в тесной связи

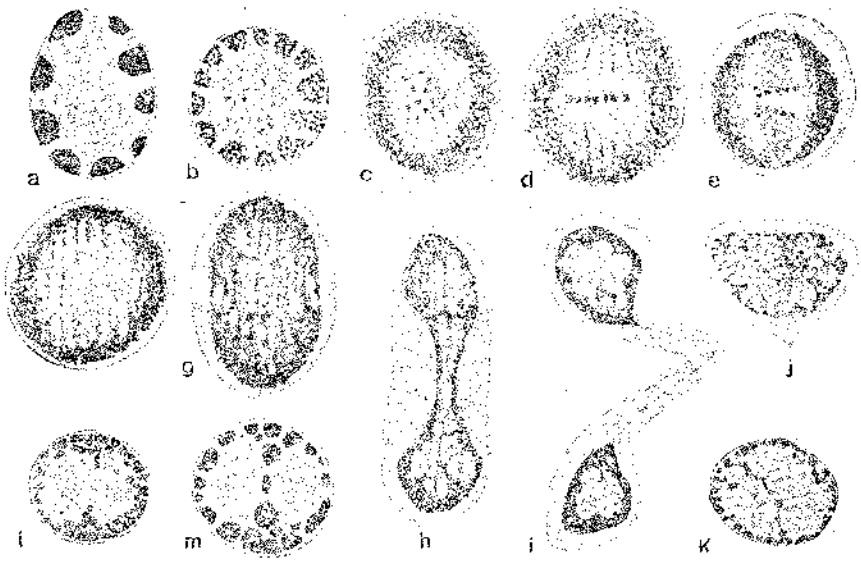


Рис. 243. Amoeba terricola. Деление ядра. *a*—покоящееся ядро; *b*—ранняя, *c*—поздняя профаза, дисперсия вещества ядрышка в «хроматиновый» покров, окутывающий фигуру деления ядра; *d*—метафаза; *e*—ранняя, *f*—поздняя анафаза; *g*—начало телофазы, характер митоза исчез; *h*, *i*—перетягивание ядра, набухание (?) ядерной оболочки, начало «отмешивания» вещества ядрышек; *j*—*m*—реконструкция ядрышек (увел. 1 900, по Белару).

хромосомами весь так называемый ахроматиновый аппарат деления. Ввиду важности этих элементов мы рассмотрим более подробно некоторые их особенности и закономерности.

β) Хромосомы

Строение хромосом. Деление ядра у саламандры и лука, а также у одноклеточных (грегарин и других простейших) дало нам достаточно материала, чтобы проследить постепенное образование хромосом из структуры так называемого покоящегося ядра путем втягивания связующих нитей. Таким же образом в телофазе они вновь преобразуются в сеть. В профазах и телофазах многих организмов хромосомы представляют собой вытянутые и иногда спирально закрученные нити (рис. 244). Спиральная структура, часто отмечавшаяся в последнее время в профазах и телофазах, является вероятно следствием чрезмерного роста в длину хроматиновых нитей. Но так как переходящие в стадию покоя хромосомы ограничены образующейся в это время ядерной оболочкой, то они механически вынуждены принимать такую ломаную или спиральную форму. Рост хромосом в длину достигает своего мак-

симума в профазах, и поэтому в телофазах спиральные структуры наблюдаются реже. В этих случаях дело идет обычно об ядрах, между двумя делениями которых вставляется лишь очень короткая стадия покоя, так что характерный для самой ранней профазы рост хромосом в длину до известной степени начинается еще в телофазе предшествующего деления.

Во многих случаях можно видеть, что хромосомы состоят из отдельных шариков, называемых хромомерами. Такого рода строению хромосом из отдельных хромомер приписывается теперь боль-

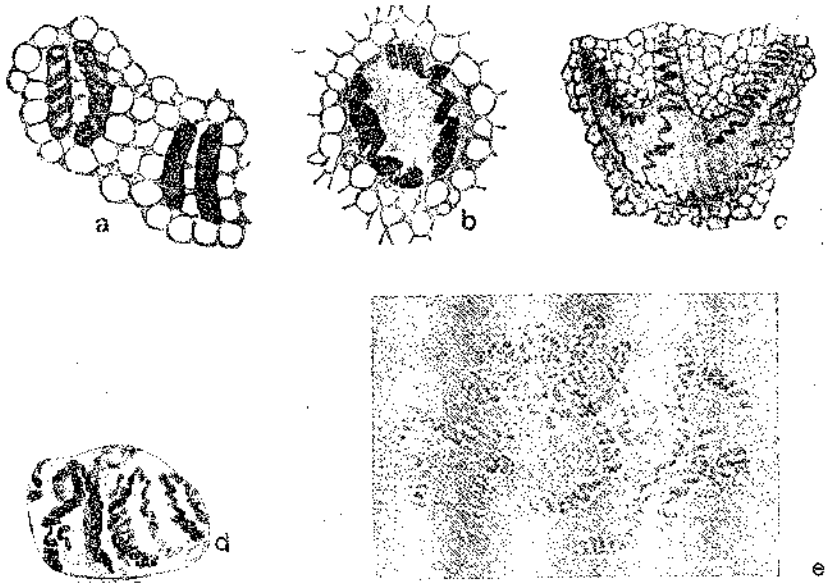


Рис. 244. *a*—*c*—спирали хромосом в ядрах Ascaris megalocephala. *d*—телофаза ядра сперматоцита у Amphiuma spec. (амфибия). Полярное расположение хромосом и хроматиновые спирали на них; *e*—Tradescantia virginica, хромосомы фиксированных кипящей водой несколько сдавленных материнских клеток пыльцы (метафаза первого деления созревания) со спиральной структурой. Микрофотография неокрашенного, лежащего в воде препарата (увел. около 730, *a*—*c*—по Вейдовскому, 1912, *d*—по Бонневи, 1908, из Брюля, *e*—по Сакамуре, 1927).

шое значение для обмена факторов, который происходит согласно Моргану при скрещивании мушки Drosophila. Однако пока мы располагаем еще немногими твердо установленными данными, и они относятся только к немногочисленным объектам. Все же примеры таких наблюдений в последнее время умножаются и например Венричу удалось установить на Phrynotettix, что на различных хромосомах находятся бусообразные утолщения (хромомеры), расположенные в постоянном порядке (рис. 245 и 246).

Нитеобразные, составленные из хромометр хромосомы по мере приближения метафазы обычно становятся короче, компактнее и получают гладкий контур. Максимум укорочения достигается в метафазе или незадолго до нее или же продолжается и в анафазе. Не позднее чем в телофазе, но чаще еще в анафазе, начинается заметный рост хромосом в длину: в состоянии наибольшей длины они появляются снова в профазах. У многих форм сокращение и утолщение доходят до того, что нити в метафазе полу-

чают вид коротких палочек или же совершенных шаров или эллипсоидов. Относительно многих из этих случаев доказано, что и здесь происходит продольное деление даже тогда, когда расхождение хромосом в анафазе производит впечатление поперечного. В некоторых случаях на основании микроскопической картины этот вопрос не может быть решен, так как хромосомы с самого своего появления представляют собой чрезвычайно

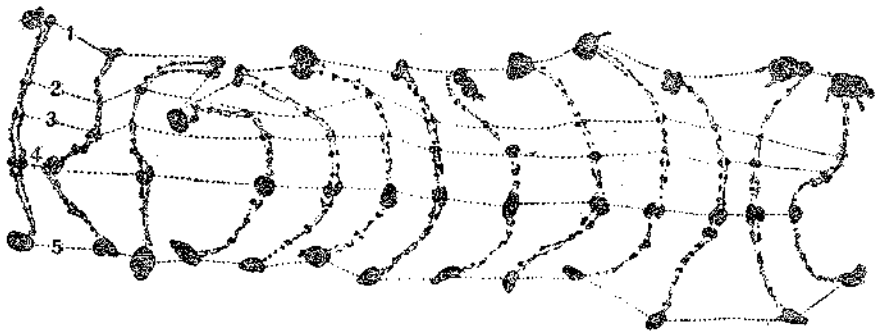


Рис. 245. Хромомеры. Одна и та же пара конъюгирующих хромосом *B* из ядер сперматоцитов (в пахитенной стадии), зарисованная с тринадцати различных особей Phrynotettix magnus (кобылки). Пять самых больших хромомер обозначены цифрами и связаны пунктирными линиями (увел. около 2 600, по Вепричу, 1911, из Морган-Нахтсгейма).

короткие палочки и зерна (рис. 233, 236). На основании многочисленных наблюдений над другими животными и растительными клетками и клетками простейших, относительно которых продольное деление хромосом, происходящее обычно в самых ранних профазах, точно установлено, можно без особого риска заключить, что и в немногих невыясненных случаях происходит деление, в принципе совпадающее с продольным и представляющее только видоизменение в ходе последних стадий. Правда, до последнего времени считали, что в ядрах простейших, в частности инфузорий, перидиней и радиолярий, нитеобразные хромосомы делятся поперечно. Но эти кажущиеся поперечными деления (по крайней мере в целом ряде случаев) сводятся к расхождению ранее расщепившихся дугообразно согнутых хромосом, как это впервые доказал Шаттон у перидиней и как это ясно видно на рис. 235 (стр. 269).

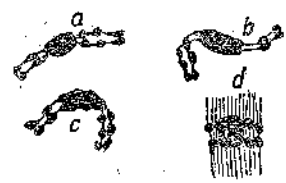
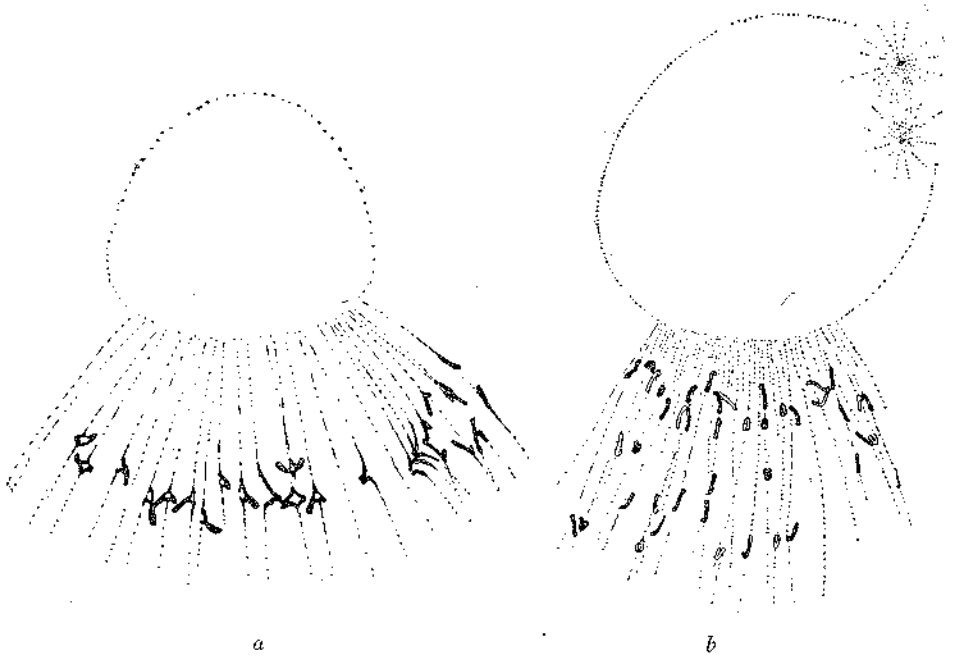


Рис. 246. Хромомеры. Четыре *X*-хромосомы Notonecta indica (клон), зарисованные по разным сперматоцитам. *a*—*c* — диакинез, *d*—метафаза первого деления созревания (увел. 2 000, по Броуну, 1916, из Вильсона).

Таким образом кажущиеся сначала столь разнообразными строение и деление хромосом сводятся к поразительному однообразию и правильности. Это подтверждается тем наблюдением, что не только у многих многоклеточных растительных клеток, но даже и у разных простейших, как радиолярий или кокцидий, а в т о н о м н о е деление хромосом, т. е. автономное продольное расщепление для следующего деления, подготавливается еще в телофазах. Это особенно ясно видно также при образовании так называемого монастера в яйце иглокожих (Бовери, Белар). Физическими и химическими влияниями можно подавить деление центров, а тем самым и все дальнейшее развитие ахроматиновых структур деления. Несмотря на это хромосомы делятся во время стадии своего

сокращения не только пополам (рис. 247, *a*), но, как нашел Белар в яйце Urechis, могут довольно значительно раздвигаться (рис. 247, *b*), благодаря чему образуются ядра с двойным числом хромосом. Автономность деления хромосом есть факт, установленный для самых разнообразных типов и имеющий конечно очень большое значение для физиологии и механизма ядерного деления.

Закон чисел. Чрезвычайно важен для суждения о значении хромосом тот факт, что различные виды организмов содержат постоя



a *b*

Рис. 247. Urechis. Монастер с автономным делением хромосом; *a*—перезрелое яйцо, оплодотворенное через 16 часов после взятия яйца. Частично прогрессирующая анафаза (направо), *b*—искусственное оплодотворение через 24 часа после взятия яиц. Фиксировано через 1 час 33 минуты после оплодотворения. Поздняя анафаза (*a*—увел. 800, *b*—1 000, по Белару-Гуту, 1933).

ное число хромосом. За ничтожными исключениями, являющимися уклонениями от нормы, постоянство чисел во всех родах клеток исследованных особей одного вида было доказано. И именно эти исключения, как мы увидим, подтверждают правило. Числа (диплоидные), которые при этом наблюдались, колеблются от 2 до 100 и выше. Вначале полагали, что число хромосом у низших организмов (простейших) очень невелико, и действительно числа, встречающиеся у них, колеблются преимущественно между 2 и 10. Оказалось однако, что и у простейших часто бывает высокое число хромосом (солнечники, например у Actinophrys—44) и, наоборот, у цветковых растений и многоклеточных животных встречаются часто более низкие числа хромосом. Иногда в пределах целых семейств сохраняется одно и то же число хромосом: так, сверчки и полевые кобылки имеют 24 хромосомы, кобылки—34; в других семействах, наоборот, числа сильно колеблются. Но здесь иногда можно проследить совершенно ясную закономерность, заключающуюся в том, что различные кратные простых чисел оказываются характерными для хромосом известных

семейств; так, недавно это было указано для рода Datura, Crepis и др., для семейств роз и т. д. Различные роды и подроды роз согласно исчерпывающим исследованиям Тэкхолма характеризуются умножением наборов хромосом. Низшее число в зрелых половых клетках [содержащих половинное, г а п л о и д н о е, число в противоположность вегетативным, образовавшимся после оплодотворения д и п л о и д н ы м клеткам (клеткам—2 *n*)] составляет 7. Наряду с ними встречаются формы с двойным

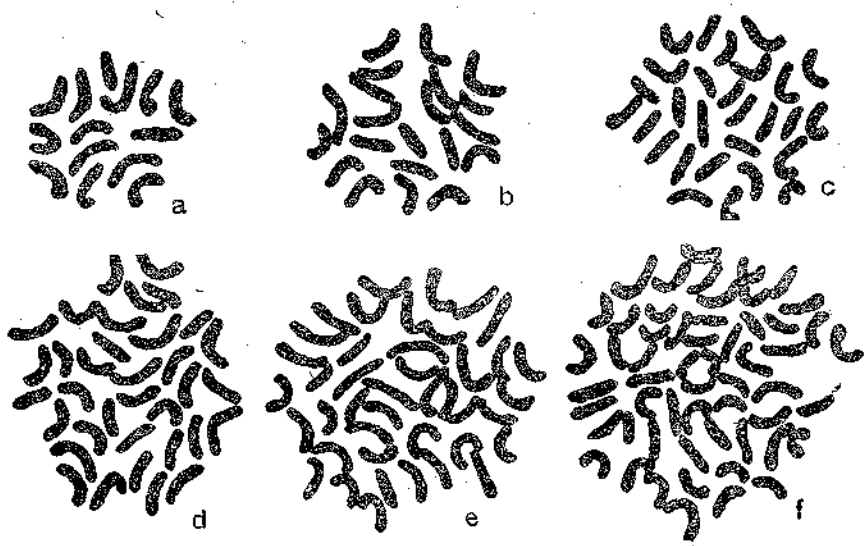


Рис. 248. Соматические хромосомные пластинки видов роз с разными числами хромосом. *a*—R. webbiana (2*n*=14); *b*—R. chinensis (2*n*=21); *c*—«Konrad Ferdinand Meyer» (2*n*=28); *d*—R. tomentosa cuspidatoides (2*n*=35); *e*—R. nutkana (2*n*=42); *f*—октоплоидный бастард (2*n*=56) (по Тэкхолму, 1922).

(диплоидным—14), тройным (триплоидным—21), четверным (тетраплоидным—28), пятерным (пентаплоидным—35), шестерным (гексаплоидным—42) и т. д. числом хромосом (рис. 248).

Прямые наблюдения, установившие уклонения у некоторых индивидуумов одного вида от нормального числа хромосом, и опыты искусственного



Рис. 249. Разделившееся на два яйцо Ascaris megalocephala bivalens, оплодотворенное семенной клеткой A. megalocephala univalens; ядра клеток содержат поэтому по три хромосомы (по Герла, 1895, из О. Гертвига).

изменения нормального числа представляют с и л ь н е й ш и е д о к а з а т е л ь с т в а в пользу закона чисел хромосом. У Ascaris megalocephala есть две расы: у одной число хромосом—4 (вариетет bivalens), у другой—число—2 (вариетет univalens). При оплодотворении, как мы увидим это дальше, гаметы, т. е. яйцо и семенная клетка, содержащие половинное, так называемое гаплоидное число хромосом или простой н а б о р х р о м о с о м (Гейдер), сливаются. Иногда наблюдались гибриды между вариететом bivalens и univalens, причем соединение происходило между яйцом с двумя хромосомами (bivalens) и сперматозоидом с одной хромосо-

мой (univalens) Во всех клетках такого червя число хромосом составляло 3 (рис. 249).

От родителей, отличавшихся между собой по величине, форме и числу хромосом, неоднократно получали помеси экспериментальным путем; при этом всегда оказывалось, что число хромосом гибрида равнялось сумме родительских наборов. И даже когда по какой-либо причине, например аномалии при делении ядра, в некоторых клетках наблюдается измененное число хромосом, оно не восстанавливается, но сохраняется во всем потомстве данной клетки.

Возьмем для дальнейшего пояснения пример, показывающий, что постоянство чисел хромосом свойственно и простейшим. У амебы Wahlkampfia bistadialis при известных условиях получаются трехполярные фигуры деления ядра. Как показал Кюн, нормальное число хромосом (16—18) распределяется между

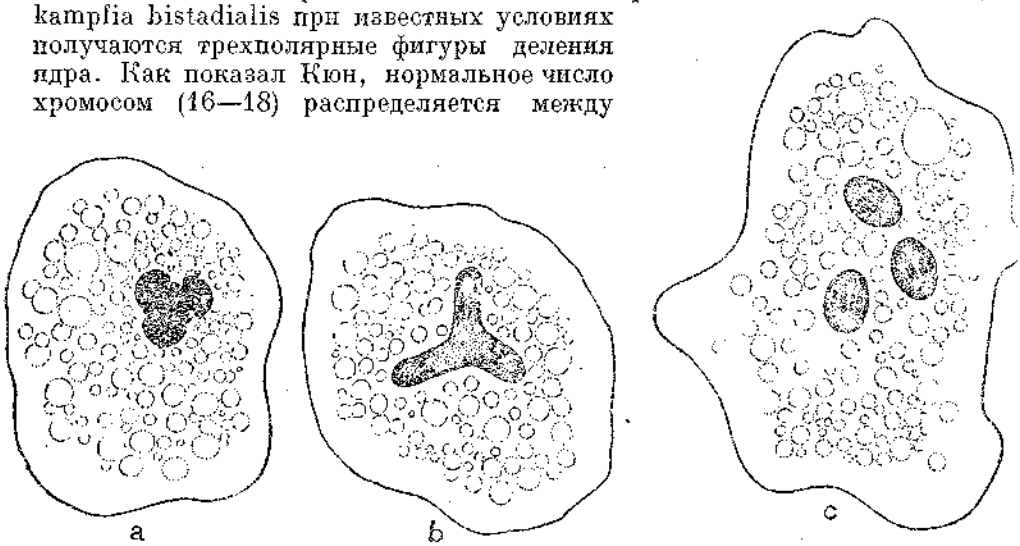


Рис. 250. Vahlkampfia bistadialis. *a* и *b*—две стадии развития трехполюсного деления ядра; *c*—новое деление дочерних клеток, возникших из одновременного деления ядра на три части. *a*—профаза; *b*—анафаза; *c*—метафаза; осмиева кислота, гимза (увел. 1 500, по Кюну, 1921).

тремя дочерними ядрами вместо двух; вследствие этого по крайней мере два из них получают уменьшенное число хромосом (рис. 250, *a* и *b*). «Когда три одновременно возникших дочерних клетки делятся снова (рис. 250, *c*), то в каждой экваториальной пластинке образуется меньше хромосом, чем нормально, но во всех вместе—двойное сравнительно с нормальным число, т. е. именно столько, сколько было распределено во всех трех ядрах в предыдущем делении». Можно безусловно согласиться с Кюном, что в каждом отдельном ядре число хромосом соответствует тому числу их, какое в него вошло. При обсуждении проблемы наследственности, в частности у мушки Drosophila, мы познакомимся с дальнейшими поразительными примерами подобного рода.

У некоторых организмов, например мхов и спирогир, число хромосом экспериментальным путем удается удвоить или учетверить. У потомков таких *полиплоидных* клеток, как их называют, также продолжает сохраняться увеличенное число хромосом (см. отдел «Наследственность», 3б). Первоначальное число не восстанавливается нигде. Таким образом Бовери правильно формулировал следующий закон: «*Из одного ядра образуется в профазе столько хромосом, сколь-*

ко в него вошло в телофазе предыдущего деления». Исключений из этого закона пока еще не найдено.

Теория индивидуальности хромосом. Постоянство числа хромосом легко объясняется предположением, что хромосомы

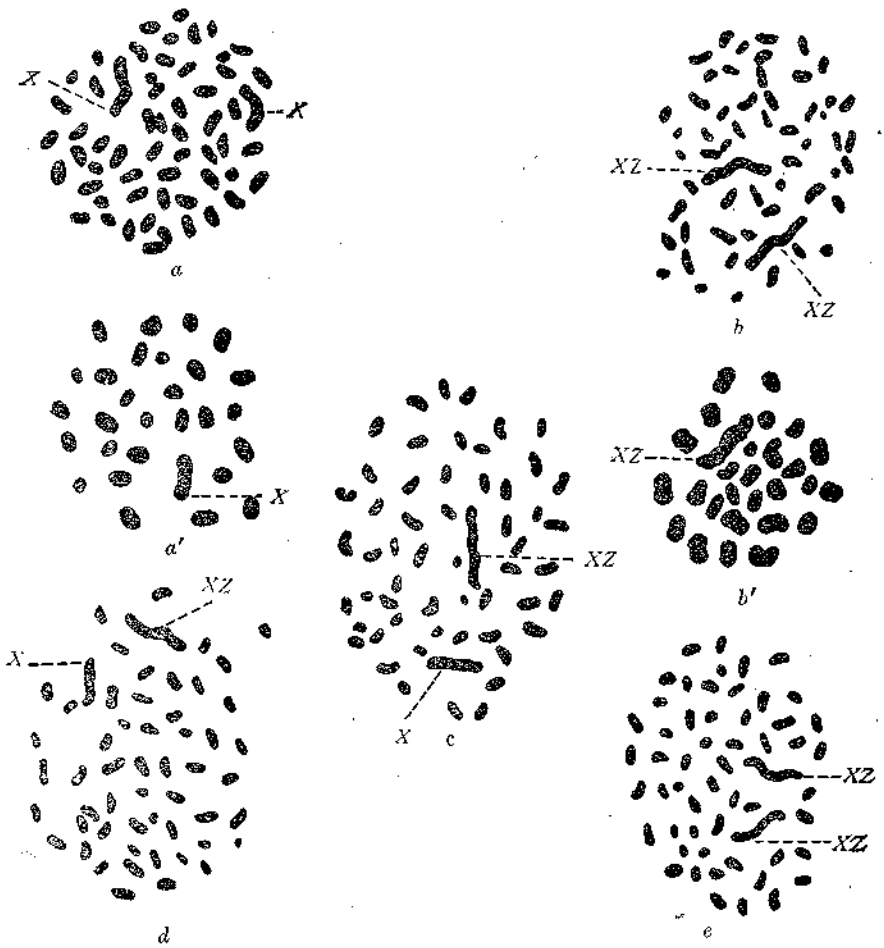


Рис. 251. Скрещивание двух рас бабочки Phragmatobia fuliginosa с 28 и 29 хромосомами. *a*—экваториальная пластинка бластодермы с 58 хромосомами (две большие *X*-хромосомы); *b*—то же с 56 (2 *XZ*-хромосомами); *a'* и *b'* дочерние пластинки первого деления созревания с соответствующими гаплоидными хромосомами (29 и 28); *c*—экваториальная пластинка бластодермы с 57 хромосомами (между ними большая *XZ* и несколько меньшая *X*, от скрещивания 28 ♀ × 29♂; *d* и *e*—экваториальные пластинки бластодермы от обратного скрещивания 28 ♀ × (29 ♀ × 28 ♂) ♂; *d*—с 57 хромосомами, *XZ* и *X*-хромосомой; *e*—с 56 хромосомами, среди которых обе *XZ* (увел. 3 000, по Зейлеру, 1925).

в покоящемся ядре не растворяются, но сохраняются как до известной степени индивидуализированные образования, появляющиеся в профазе. Это предположение или так называемая теория индивидуальности хромосом, прочно обоснованная прежде всего Бовери, в достаточной мере подтверждается изложенными выше фактами постоянства чисел хромосом и в особенности опытами скрещивания.

В частности новые опыты Зейлера, с двумя расами бабочки Phragmatobia fuliginosa, из которых одна обладает 29, другая—28 хромосомами в гаметах, решительно подтверждают правильность теории индивидуальности хромосом. Разница между обеими расами заключается в двух хромосомах, отличающихся своей величиной. В первой расе с 29 хромосомами эта пара хромосом меньше, чем во второй расе с 28 хромосомами. Это происходит вследствие того, что от большой пары *XZ* второй расы отделилось по маленькому участку *Z*, так что большие хромосомы первой расы соответствуют только участку *X* второй расы (рис. 251, *a* и *b*). Помеси имеют здесь 57 (28+29) хромосом, между ними—бо́льшую *XZ* и несколько меньшую *X* (рис. 251, *c*). Кроме того Зейлер детально проследил судьбу этих хромосом при делении созревания в помесях 1-го поколения и 2-го поколения, а также при обратном скрещивании. Исследования эти дали во всех случаях те же результаты, какие можно было предсказать на основании теории индивидуальности хромосом и учения о наследственности. Так, прежде всего обратное скрещивание F_1 дает расщепление в отношении 1 : 1, т. е. при обратном скрещивании помеси с исходной второй расой (с 28 хромосомами) одна половина животных содержит 56 хромосом (2 *XZ*), а другая половина—57, как помесь, с одной *XZ*- и одной *X*-хромосомой (рис. 251, *d*, *e*).

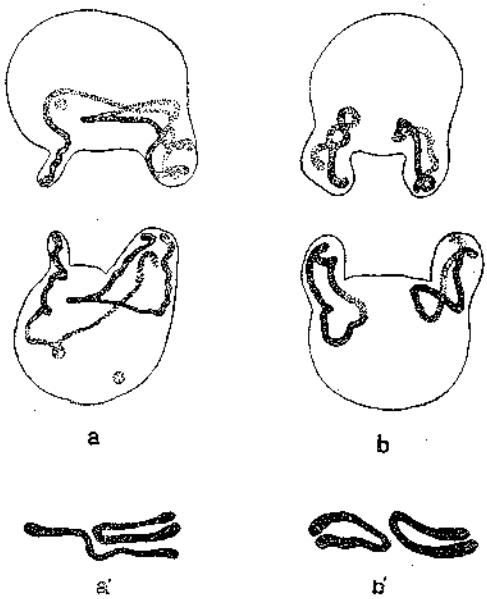
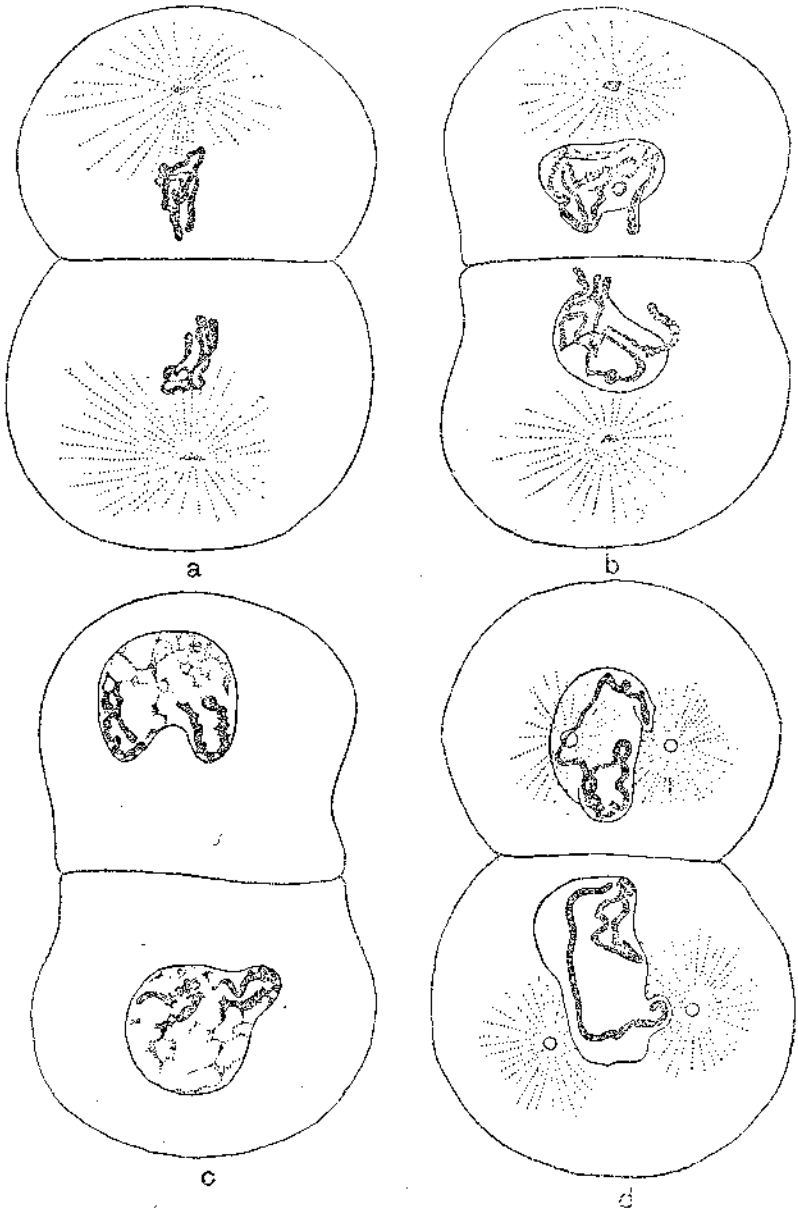


Рис. 252. Ascaris megalocephala univalens. По два дочерних ядра (*a* и *b*) двуклеточной стадии, представляющие две возможности расположения хромосом. Под ними расположение хромосом (*a'* и *b'*) в экваториальной пластинке, соответствующее расположению хромосом в дочерних ядрах (по Бовери, 1909).

Сюда относятся также факты, открытые Бовери у Ascaris megalocephala, которые привели к созданию теории индивидуальности хромосом. Они служат прямым доказательством того, что из определенных частей покоящегося ядра, образовавшихся из определенных частей хромосом, развиваются в следующую профазу именно те же соответствующие части хромосом. В клетках дробления аскариды ядра снабжены характерными выростами. Эти выросты всегда соответствуют утолщенным концам хромосом телофазы, и в следующей профазе из них снова образуются подобные же концы хромосом (рис. 252). Более того, не только концы хромосом, но и их средние части образуются в профазах из соответствующих частей хромосом метафазы. У Ascaris megalocephala две хромосомы в экваториальной пластинке могут располагаться различно. Рис. 252 представляет два таких возможных расположения. Эти различные варианты расположения хромосом передаются дочерним пластинкам, и оба дочерних ядра переходят в телофазах соответствующим образом в стадию покоя (рис. 252 и 253). Так как не каждая хромосома имеет свой собственный вырост в покоящемся ядре, но, наоборот, две и больше хромосомных ленты, скла-

дываясь вместе, попадают в один вырост ядра, то получается большое количество вариаций. Однако два дочерних ядра, образовавшихся от деления одного, и в этом отношении соответствуют друг другу (рис. 252, 253).



253. Ascaris megalocephala univalens. *a* и *b*—ранняя и поздняя телофаза; *c*—оба образующихся ядра; *d*—профаза второго деления. Расположение хромосом, как на рис. 252,*a* (по Бовери, 1909).

начала следующего деления подобные ядра переходят в профазу, в ядрах можно заметить одинаковое зеркальное расположение хроматиновых лент (253, *d*). Это совпадение поразительно, и его нельзя объяснить

иначе, как тем, что в обоих дочерних ядрах и во время стадии покоя в сети сохраняется та же самая группировка хромосом, которую они получили в экваториальной пластинке предыдущего деления. Каким образом это происходит—пока еще не удается установить при помощи наших средств исследования. Поэтому мы вправе говорить о сохранении индивидуальности хромосом, какие бы значительные химические и морфологические изменения ни происходили с ними во время покоя ядра. Для нас пока совершенно безразлично, будет ли это сохраняющаяся индивидуализированная субстанция, так называемая хроматиновая, или ахроматиновая. Мы уже говорили об этом в предыдущей главе. Важно только то, что какая-то структурная непрерывность связывает хромосомы материнского ядра с хромосомами дочернего ядра.

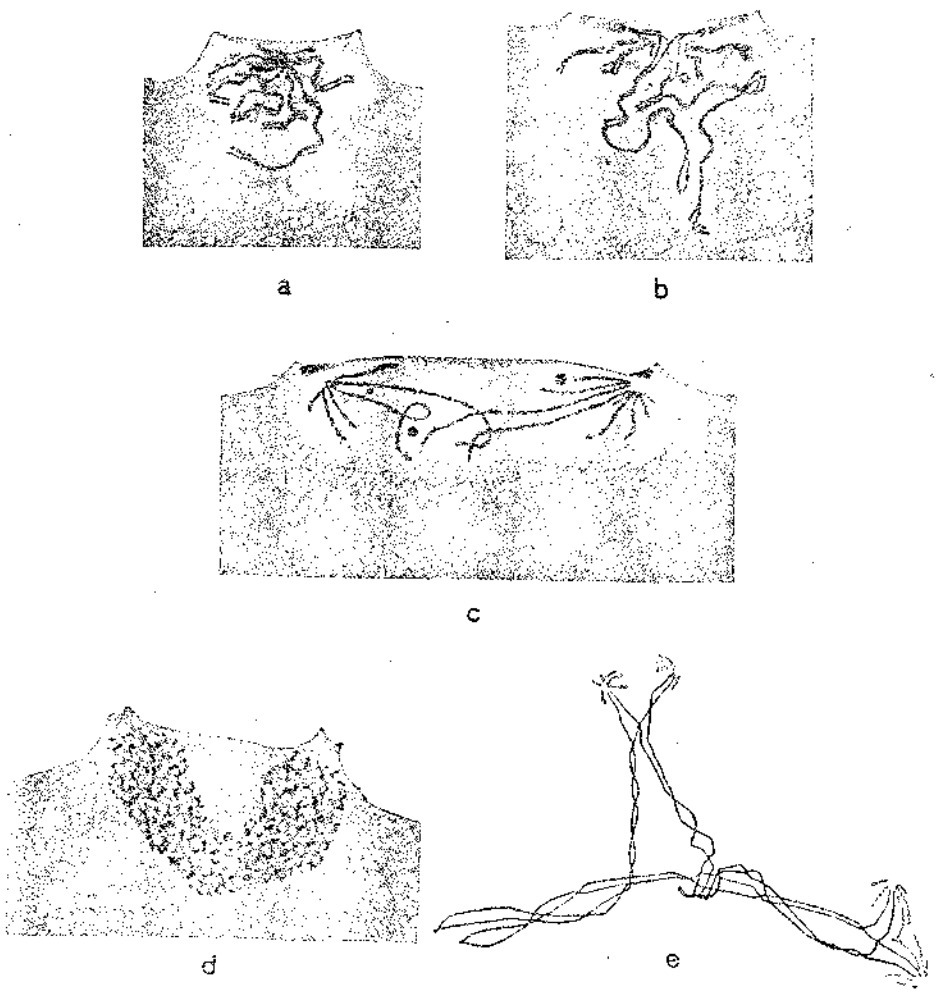


Рис. 254. Aggregata Eberthi. Стадии деления ядра во время спорогонии. *a*, *b*—анафаза; *c*—телофаза; *d*—покоящиеся ядра, связанные мостиком, образовавшимся из концов обеих длинных хромосом; *e*—анафаза (третье деление мужского гаметоцита); представлены только хромосомы (увел. 2 300, по Белару, 1926).

Для выяснения значения «теории индивидуальности хромосом» приведем здесь еще один случай с простейшим, тем более интересный, что некоторые стадии деления его ядра, играющие значительную роль, считались до последнего времени амитозами. При делении ядра в спорогониях Aggregata Eberthi содержится шесть хромосом, между которыми две особенно длинны (рис. 254). При митозе, как и у описанных нами радиолярий, эти хромосомы односторонне прилегают в метафазе к середине централь-

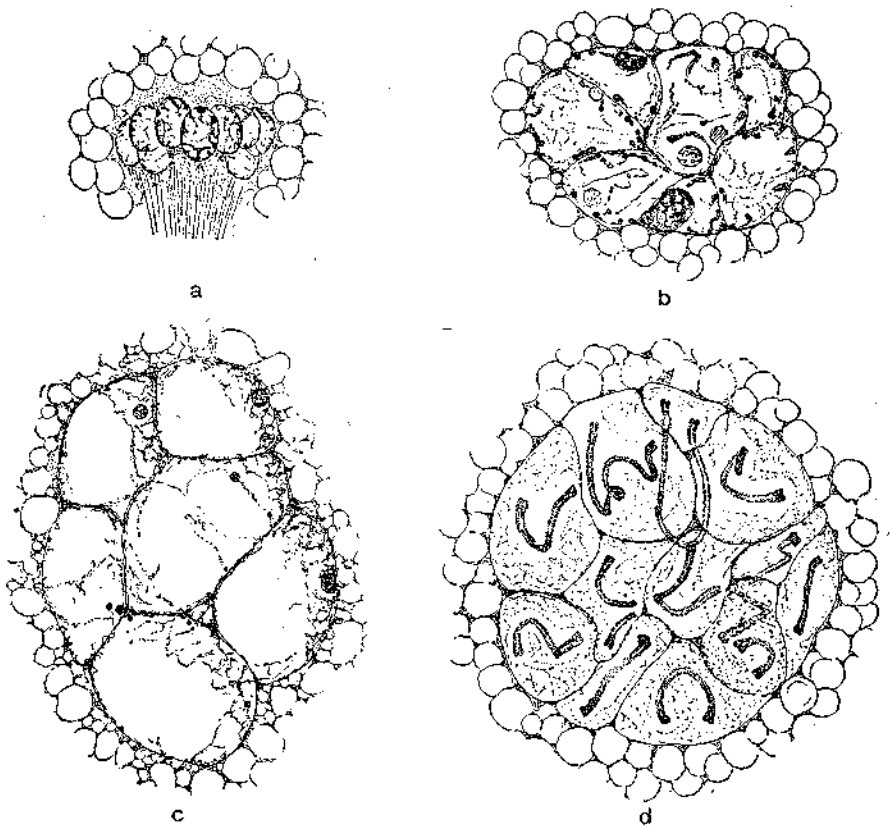


Рис. 255. Cyclops viridis. Деления дробления. *a*—поздние телофазы и образование кариомеритов; *b* и *c*—покоящееся ядро с ясным отграничением образовавшихся из кариомер ядерных участков (хромосом); *d*—профаза более позднего деления. Из каждого участка развивается по хромосоме (по Гебереру, 1925).

ного веретена. Деление часто начинается в тот момент, когда половинки этих длинных хромосом не вполне еще разделились и соединены на концах. Так, образуются два, соединенных между собой мостиком, дочерних ядра, структура которых совпадает со структурой покоящегося ядра (*d*). Такие бисквитообразные фигуры считались прежде амитозами. В профазе следующего деления в мостиках снова выступают 4 конца длинных хромосом, расположенные друг против друга совершенно так же, как в телофазе. Это—параллель тому, что нашел Бовери у Ascaris.

Дальнейшее доказательство сохранения индивидуальности хромосом в покоящемся ядре представляют те случаи, когда хромосомы в телофазах преобразуются каждая в отдельный ядрообразный пузырек или к а р и о-

мер, и эти ядерные участки ясно отличимы в покоящемся ядре. Особенно это характерно для клеток некоторых насекомых и веслоногих. Геберер не давно описал такой случай на первых стадиях дробления Cyclops viridis. В телофазах каждая хромосома превращается в отдельный ядерный пу-



Рис. 256. Stenobothrus spec.—кобылка. *a*—экваториальная пластинка митоза сперматогоний, вид с полюса, *a*—*h* и *a'*—*h'*—оба набора гомологичных хромосом разной формы и величины; *b* и *c*—две дочерние пластинки второго деления созревания, каждая с одним набором хромосом; *b*—с *X*-(половой) хромосомой, *c*—без нее (увел. 2 200, ориг. рис. Белара).

зырек, кариомер (рис. 255, *a*). Эти пузырьки сильно увеличиваются в объеме, прилегают друг к другу и сливаются в единое целое покоящееся ядро, в котором однако ясно видны границы отдельных кариомеров (рис. 255, *b*, *c*). Из каждого такого отграниченного пузырька в профазе следующего деления образуется снова соответствующая хромосома (рис. 255, *d*).

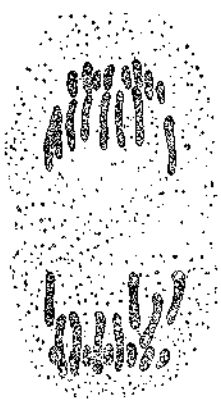


Рис. 257. Деление яйца Menidia, оплодотворенного спермой Fundulus. Мелкие хромосомы Menidia ясно отличаются от отцовских (по Мёнкгаузу, 1904, из Геккера).

Различия величины и формы хромосом. В пользу правильности теории индивидуальности хромосом говорит также и то обстоятельство, что у многих организмов форма и величина хромосом представляют чрезвычайно характерные, очевидно наследственно фиксированные различия. Сначала это было установлено в единичных случаях (у насекомых), но теперь такие характерные различия хромосом (рис. 256) стали известны для всех животных и растительных групп и даже для простейших (споровики, солнечники). Так как ядра высших животных и растений образуются посредством слияния ядер яйца и сперматозоида, содержащих половинное, гаплоидное число хромосом или простой набор, то в нормальных (так называемых диплоидных) клетках различные хромосомы всегда бывают парными, т. е. в клетках содержится по два набора хромосом (рис. 256, *a*). Один набор происходит от отца, другой—от матери. Только в зрелых половых клетках содержится один единственный набор—гаплоидное число. Рис. 256 служит этому иллюстрацией. Даже расположение хромомер в разных хромосомах наследственно фиксировано, как это видно из приведенных выше примеров (рис. 241 и 242).

Различие формы и величины определенных хромосом сохраняется и при скрещивании разных видов, как это видно из целого ряда случаев

Мёнкгауз, Розенберг, Зейлер). Так например при дроблении помеси самца *Fundulus* с большими хромосомами с самкой *Menidia* с маленькими хромосомами мы находим смешение этих резко различных сортов хромосом (рис. 257). Помесь двух разных видов Crepis, у которых отдельные хромосомы набора отчетливо различимы (обратить внимание на рис. 258 на хромосому *D* с подвешенным так называемым «спутником»), но один из родителей (Crepis aspera) имеет на одну пару хромосом меньше (хромосома *B*) и всего семь хромосом, из которых легко отличимая, имеющаяся в единственном числе хромосома *B* происходит от Crepis capillaris (рис. 258).

Качественное различие отдельных хромосом. Наиболее убедительные доказательства того, что хромосомы представ-

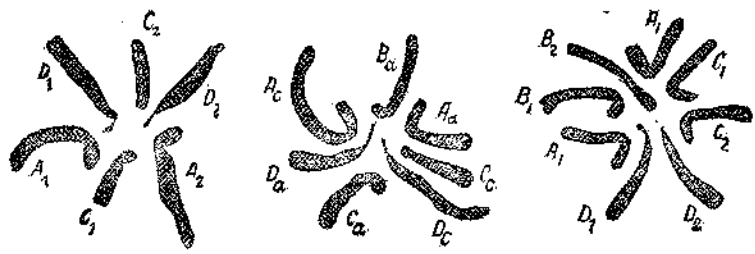


Рис. 258. Сохранение индивидуальности хромосом у помеси Crepis capillaris × Crepis aspera (сложноцветные). Экваториальные пластинки ядерных делений из кончика корешка. Хромосомы гаплоидных наборов обозначены буквами *A*—*D*. Значки «*a*» и «*c*» обозначают, что соответствующие хромосомы происходят от C. aspera или C. capillaris. *a*—Crepis capillaris ($n=3$); *b*—Crepis capillaris × C. aspera ($2n=7$); *c*—Crepis aspera ($n=4$) (увел. 2 500, по М. Навашину, 1927, из Белара).

ляют собой носителей наследственных факторов и что отдельные хромосомы содержат различные группы наследственных факторов, дали в новейшее время исследования Моргана и его школы над обменом факторов при наследовании их у мушки Drosophila. С выводами Моргана мы познакомимся позднее при обсуждении явлений наследственности. Уже двадцать лет назад Бовери своими остроумно задуманными и проведенными опытами по механике развития яиц морского ежа доказал качественное различие хромосом. У морских ежей можно получить вдвойне оплодотворенные яйца, то есть яйца, в которые проникли два сперматозоида. В таком яйце вследствие деления двух спермацентров как правило образуются четыре (при встряхивании три) полюса, между которыми закладываются четыре (или три) веретена. Но вдвойне оплодотворенное яйцо содержит три ядра: ядро яйца и два ядра сперматозоидов, а так как простой гаплоидный набор хромосом типичного яйца имеет 18 хромосом, то во вдвойне оплодотворенном яйце содержится $3 \times 18 = 54$ хромосомы. Эти 54 хромосомы располагаются между полюсами четырех веретен, как им случайно придется, т. е. с одним веретеном может быть связано больше хромосом, с другим—меньше. Затем при дальнейшем ходе развития каждая хромосома расщепляется, и дочерние половины направляются к полюсам. Вследствие одновременного деления образуются сразу четыре бластомера, содержащие разное число различных хромосом, число которых дальше однако совершенно закономерно увеличивается путем деления надвое. Так как $2 \times 54 = 108$ хромосом одновременно распределяются между четырьмя или тремя клетками, и их распределение всецело зависит от случая, то по теории вероятности одна или несколько из четы-

рех клеток лишаются одной или нескольких хромосом из целого набора, и по судьбе потомков таких клеток с неполным набором можно проследить, какое значение для развития имеет отсутствие одной или нескольких хромосом.

Если изолировать четыре клетки, чего легко достигнуть, переведя яйца в свободную от извести морскую воду, то развивающиеся из них стадии дробления или очень скоро гибнут или развиваются личинки с разными дефектами, и только очень небольшой процент развивается нормально, тогда как из изолированно развивающихся бластомеров нормальных четырехклеточных стадий получаются только нормальные личинки. Цельные личинки, развившиеся из четырехклеточной стадии вдвойне оплодотворенных яиц, также большей частью ненормальны. Из 1 500 четырехполюсных зародышей только два дали нормальную личинку-плутеус. Напротив, зародыши, развившиеся из яиц с тройным веретеном, дали значительно больший процент нормальных личинок, а именно из 720 дали 49 здоровых. Таким образом болезненное развитие обусловливается ненормальным числом хромосом, которое получили отдельные бластомеры. Но оно отнюдь не вызывается меньшим числом хромосом, чем диплоидное нормальное количество их, потому что другие опыты, как например искусственный партеногенез и мерогония, показали (см. отделы «Размножение» и «Оплодотворение»), что и яйца морских ежей с гаплоидным числом хромосом развиваются нормально. Таким образом причиной этих тяжелых поражений и заболеваний является только отсутствие определенных хромосом гаплоидного набора.

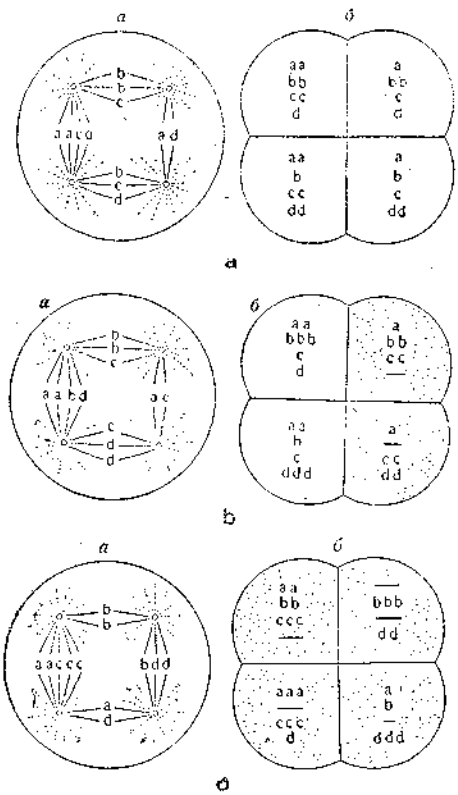


Рис. 259. Схема возможного распределения трех наборов, состоящих каждый из четырех хромосом в двуспермных яйцах при одновременном дроблении на четыре клетки. В *a* каждая клетка имеет каждый из четырех сортов хромосом, в *b*— двум клеткам недостает по одному, в *c* в каждой клетке недостает по крайней мере по одному сорту (по Бовери, 1907, из Гурвича).

Тот факт, что при таком одновременном делении диспермных яиц на четыре клетки действительно легко получается неполное распределение набора хромосом, объясняется следующей схемой (рис. 259). Для упрощения взято только четыре хромосомы в каждом из трех ядер, которые дают четырехполюсный митоз. При наличии 18 хромосом—числа, типичного для морского ежа, разнообразие и вероятность отсутствия нескольких или многих хромосом еще больше. Вероятность отсутствия нескольких хромосом у триастеров («троек»), при которых хромосомы распределяются только на три ядра, конечно гораздо меньше, чем при «четверках», чем весьма просто объясняются лучшие результаты при развитии зародышей «троек».

Из исследований Бовери можно с уверенностью вывести заключение, что большое разнообразие в развитии диспермных яиц зависит от различных комбинаций хромосом и что нежизнеспособными являются ядра, не имеющие ни одного полного гаплоидного набора хромосом. Но это как раз и означает, что отдельные хромосомы должны обладать различными качествами.

γ) Ахроматиновые структуры деления

Изучение митоза у животных, растений и простейших показало, что веретено может строиться прежде всего из протоплазмы, во-вторых,—из ядра и, в-третьих,—из ядра и части протоплазмы. Далее оказалось, что так называемые полярные лучи могут совершенно отсутствовать. Наоборот, центры в некоторых группах постоянно служат исходным пунктом образования остальных ахроматиновых структур деления. Далее целым рядом фактов было установлено, что центры представляют собой перманентные клеточные органы, которые подобно хромосомам преемственно передаются от клетки к клетке и размножаются только делением надвое. Из этого следует, что центры можно считать важнейшими структурными элементами всех ахроматиновых фигур деления. Образования, гомологичные центрам клетки, можно найти у Protozoa внутри ядра. Несмотря на обычное отсутствие лучей вокруг центров, гомология этих образований может быть проверена на основании их отношения к полюсам веретена, их размножения посредством деления надвое и наконец из их постоянства (перманентности), доказанного в целом ряде случаев. Такие внутриядерные центры встречаются не только у Protozoa. У некоторых многоклеточных, как это доказано, центры также располагаются в ядре (рис. 260). У других простейших, так же как и у растений, нам известны структуры, которые мы как морфологически, так и физиологически склонны поставить в один ряд с центрами деления, но постоянство и преемственность которых трудно или совсем нельзя установить. Известны даже такие кариокинезы, у которых до сих пор не наблюдалось ни следа структур деления: ни веретен, ни центров. Поэтому можно действительно сомневаться в том, представляют ли центры деления подобно хромосомам всюду встречающиеся постоянные составные части клеток, которые возникают только автономно посредством деления надвое? Чтобы ответить на этот вопрос, необходимо прежде всего еще раз подробно рассмотреть морфологию и гомологию центров деления.

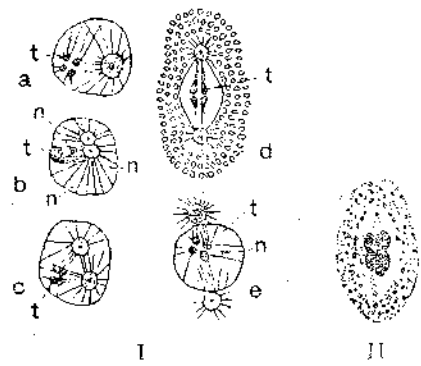


Рис. 260. *I*—первое деление созревания сперматоцитов Ascaris megalocephala univalens. *a*—*d*—обыкновенный, *e*—уклоняющийся от нормы тип; *b*—деление внутриядерного центра; *d*—выход его из ядра; *t*—тетрада; *n*—нуклеолы (по Брауэру, 1893, из Брюля); *II*— внутриядерное центральное веретено первого деления созревания Gordius tolossanus (по Вейдовскому, 1912, из Брюля).

Центры имеются у всех многоклеточных, у большинства Protozoa и Talophyta. Центры описаны также у некоторых видов клеток мхов, папоротников и скрытосеменных, но в большинстве клеток этих групп растений они не найдены, так же как совсем не найдены у цветковых растений. Лучше всего исследованы центры деления яиц животных и дробящихся клеток,

так же как созревающих семенных клеток. Такие центры как правило состоят из центросомы со включенной в нее центриолой. На изменениях, происходящих в протоплазме под влиянием центросомы, на так называемых центросферах, архоплазме и полярных лучах вокруг центров мы здесь останавливаться не будем. Эти явления, как показал сравнительный анализ, не имеют всеобщего распространения. Центросома этих клеток обычно

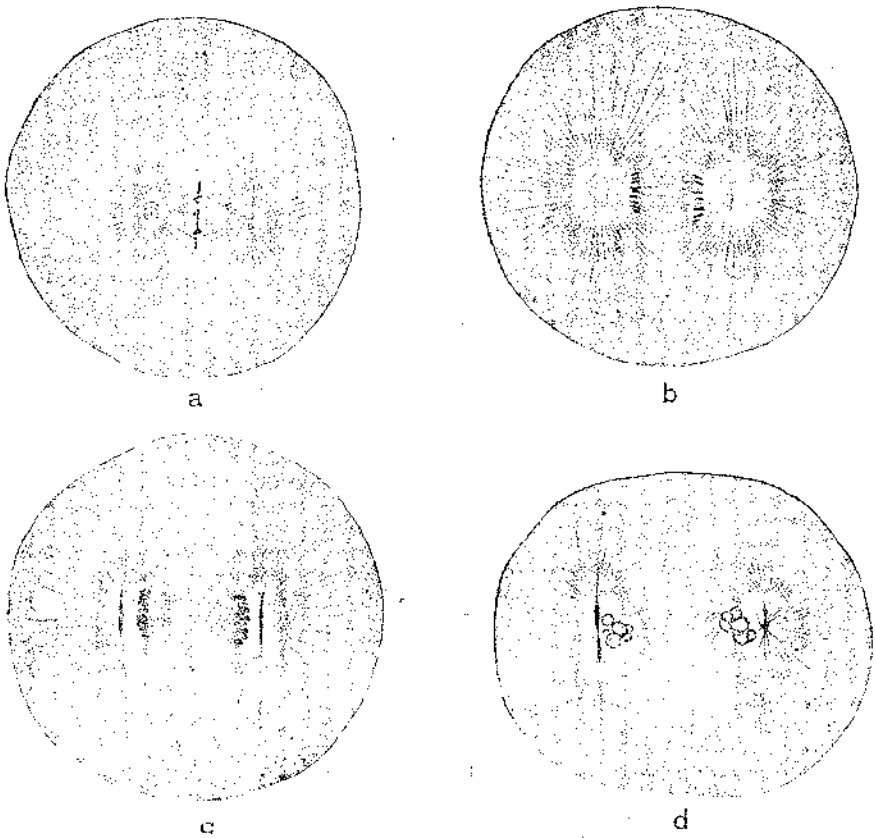


Рис. 261. Первое деление дробления Echinus microtuberculatus. *a*—метафаза; центросома зернистая, вокруг нее светлый ободок сферы; *b*—анафаза, центросома увеличилась; *c*—поздняя анафаза, центросома уменьшилась, стала дискообразной; хромосомы преобразуются в кариомеры; *d*—поздняя стадия, справа—начало деления центросомы (по Бовери, 1900, из О. Гертвига).

состоит из гомогенной субстанции. Деление этих центров начинается делением центриолы, которое обыкновенно начинается уже в метафазе, а часто даже раньше. Центриола при этом принимает биссвитообразную форму, вытягиваясь в тонкую нить, центродесмоз. Сама же центросома уменьшается в несколько раз против своей первоначальной величины и затем так же биссвитообразно делится. В других случаях при делении центросомы вследствие разбухания промежуточной части образуется центральное веретено, на полюсах которого из части вещества материнской центросомы образуются дочерние центросомы. В яйце морского ежа центросома в анафазе и телофазе уплощается в овальный диск; при сильном увеличении микроскопа видно, что в середине диска образуется уплотненная, часто палочкообразная часть, вырастающая опять в новый центр.

Первоначальная же масса центросомы отделяется и втягивается в область центросферы (рис. 261). Иногда прямо внутри еще ясно различимой старой границы увеличенной центросомы образуются новые центросомы вокруг

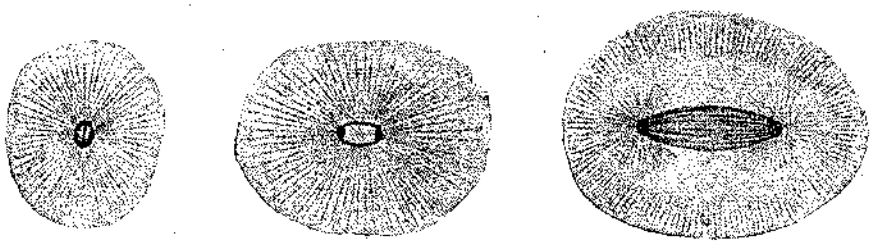


Рис. 262. Деление центросомы в яйце Diaulula (улитка). В *c* дочерние лучи в новой центросоме перед исчезновением старых лучей (по Мак Фарланду, 1897, из Гурвича).

дочерних центриол вследствие уплотнения протоплазмы. Также еще внутри вещества материнской центросомы образуются дочерние лучи (рис. 262). Наконец описаны случаи, в которых материнская центросома сильно разрастается еще до деления центриол, образуя ячеи. После деления центриолы вокруг дочерних центров снова образуются новые центросомы, и содержимое старой материнской центросомы постепенно превращается в радиальные лучистые структуры. Таким образом иногда два-три таких первоначальных участка центросом входят один в другой, первоначальные же границы материнских центросом остаются долго заметными по скоплению микросом (рис. 263).

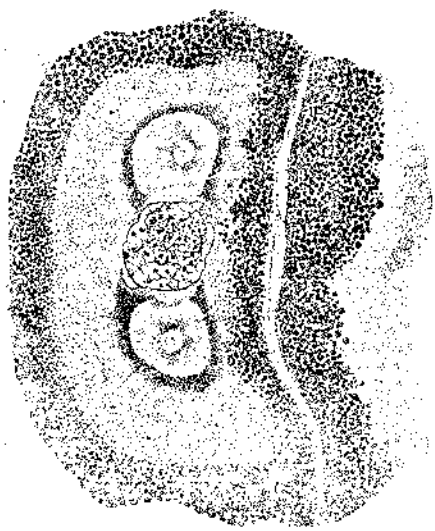


Рис. 263. Профаза второго деления дробления Rhynchelmis limosella с обеими выросшими центросомами профазы следующего деления. Область гигантской центросомы, которую еще можно отличить, занята лучами дочерних центросом. Направо—граница клетки (по Вейдовскому и Мразеку, 1903, из Гурвича).

Много споров вызвал вопрос о том, происходит ли вещество дочерних центросом из вещества материнской центросомы или оно образуется постоянно заново из центриол. К тому же не только у большинства клеток тканей многоклеточных животных, где центры деления в стадии покоя ядра встречаются в форме двойных зерен, или диплосом, но и у многих клеток, образующих сперматозоиды, совершенно невозможно решить, имеем ли мы дело с центросомой или центриолой вследствие отсутствия дифференцировки внутри центросомы и вследствие постоянного изменения величины центров деления сравнительно с величиной клетки. В настоящее время эти вопросы кажутся нам второстепенными, особенно по отношению к простейшим и растениям, у которых нам известны образования, гомологичные центрам, но не дифференцированные на центросомы и центриолы внутри них. Как

ни важно часто существование такой морфологической дифференцировки для выяснения перманентности центров деления или для выяснения характера этих структур, как обособленных компонентов деления, эта дифференцировка все же имеет лишь второстепенное значение. Существенно здесь только то, что вообще некая структура, функционирующая при каждом делении, передается от клетки к клетке. Центросома это или

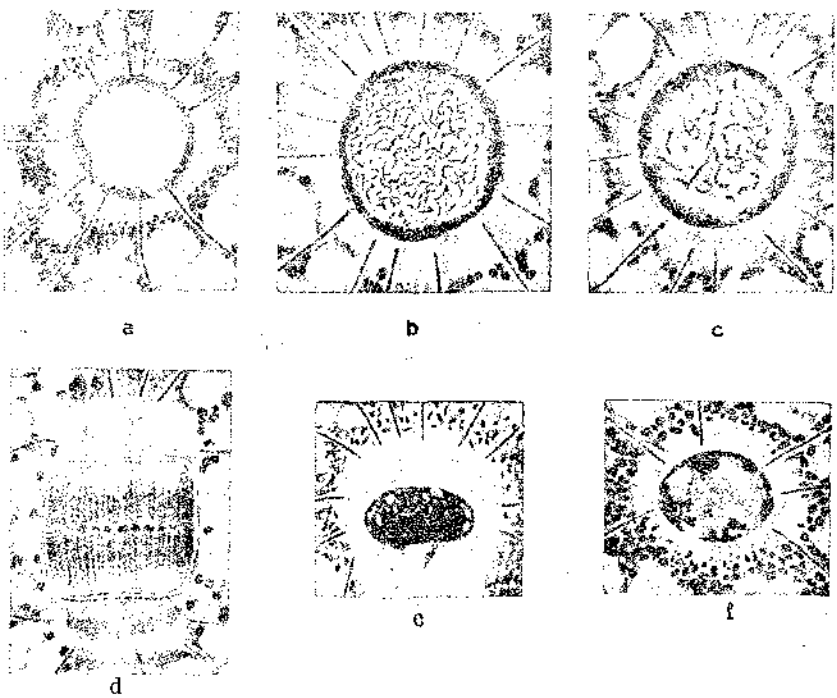
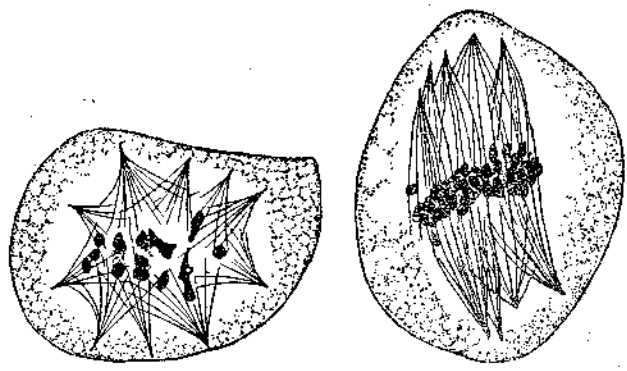


Рис. 264. Actinophrys sol. Деление ядра (нарисовано только ядро и окружающая его часть плазмы). *a*—покоящееся ядро; *b*—ранняя, *c*—поздняя профаза; появление полярных шапочек (центросфер), слияние нуклеолярных зерен; *d*—начало анафазы, кульминационная точка дисперсии (распыления) нуклеолярной субстанции; *e*—начало реконструкции, исчезновение старой ядерной оболочки, «отмешивание» хроматина и нуклеолярной субстанции; *f*—почти законченное образование дочернего ядра, исчезновение центросферы (увел. около 1 500, по Белару, 1922).

центриола—так же не важно, как и вопрос о том, хроматиновая или ахроматиновая часть хромосомы является ее перманентной структурой.

Этим же определяется в сущности и наша точка зрения на различные структуры деления простейших. Хотя полярные лучи иногда и позволяют нам легко находить и обнаруживать центры, однако нельзя пользоваться первыми для правильной гомологии последних: мы можем например вызвать искусственно образование лучей в протоплазме, но оно не будет иметь никакого отношения к центрам деления. Также не важен вопрос, содержат ли центры деления простейших, находящиеся в протоплазме или ядре, внутри себя центриолу или нет, и является ли отсутствие центриолы в центре существенным признаком простейших. Так, у Stentor находят в полярных шапочках центриолу (рис. 241, стр. 271), размножающуюся делением надвое и двигающуюся к полюсам этих шапочек, которые вследствие этого превращаются в маленькие зачатки веретен. Вследствие этого мы можем

точно гомологизировать полярные шапочки инфузорий с центросомами многоклеточных. Но если в других подобных полярных шапочках у простейших и не удается обнаружить центриолы, это не мешает все-таки нам проводить их гомологию с центрами деления клеток у многоклеточных, в особенности когда (например у инфузорий, Haplosporidium) установлены постоянство и преемственная передача таких образований от клетки к клетке при помощи деления надвое. На этом же основании можно свободно сравнивать полярные шапочки, образующиеся при митозе, например Actinophrys и Actinosphaerium, с шапочками инфузорий, гаплоспоридий, а также и с центросомами многоклеточных. Вопрос сводится только к тому, есть ли и здесь хотя бы вероятность постоянства структур и деления их надвое. У Actinophrys (рис. 264) эти шапочки появляются



a b

Рис. 265. Митозы созревания[1] Equisetum *(a* и *b)*. *a*—многополюсное веретено, постепенно превращающееся в правильное биполярное (по Остергауту, 1897, из Гурвича).

в профазах на противоположных полюсах. Подробное исследование их происхождения показывает, что они образуются из тонкого ахроматинового гомогенного слоя, который очевидно облекает всю ядерную оболочку и в котором снаружи оканчиваются осевые нити расположенных радиально псевдоподий солнечника. Это уплотненное гомогенное ахроматиновое вещество собирается к двум полюсам. В телофазе полярная шапочка опять окружает в виде равномерной ахроматиновой зоны образующиеся дочерние ядра. Таким образом все эти картины делают вероятными деление и перманентность структур, так как между настоящими центрами и описанными выше явлениями существуют самые разнообразные переходы.

На основании этих фактов можно вывести с большой вероятностью заключение, что то же самое мы имеем и в растительной клетке, в которой при митозе наблюдаются подобные же образования. Существование центров деления в клетках высших растений до последнего времени обычно отрицали. Обыкновенно полагают, что вся фигура веретена возникает в профазе из многополюсного зачатка (рис. 265). Однако недавно Девизэ доказал, что многополюсные веретена представляют собой искусственный продукт, вызываемый столь трудной именно в растительных клетках фиксацией, тогда как в материале, фиксированном безукоризненно, можно видеть картины, подобные приведенному выше изображению митоза корешка лука и напоминающие в свою очередь центры деления сол-

[1] Многополюсные митозы растений описаны обычно при делениях созревания, тогда как в остальных клетках того же растения их не находят. Но как известно именно стадии созревания у растений всего труднее безукоризненно фиксировать.

нечников. Существование подобных полярных шапочек при митозе Cormophytae за последнее время многократно подтверждалось.

Однако несомненно у многих простейших встречаются внутриядерные веретена деления с широкими полюсами и почти параллельными волок-

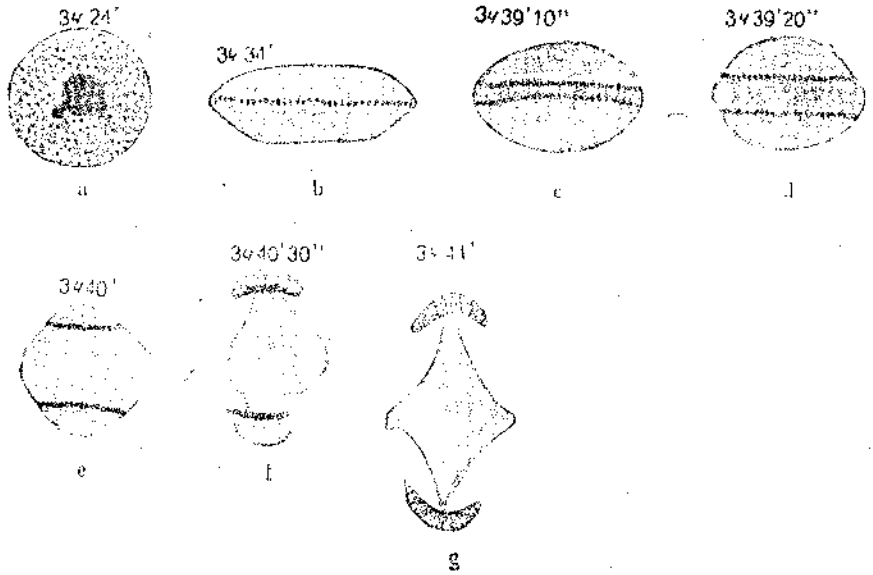


Рис. 266. Pamphagus hyalinus. Процесс деления ядра наблюдался без перерыва на живом животном. Время деления показано над каждой фигурой. *b*—метафаза; *c*—*g*—анафаза. Разница между темным и светлым значительно усилена репродукцией (увел. 1 150, по Белару, 1921).

нами. При настоящих средствах исследования невозможно найти на этих полюсах какие-либо дальнейшие структуры (рис. 266), но можно показать, что даже и в этих типах деления ядра имеется нечто индивидуальное не только в генеративных компонентах—хромосомах, но и в компонентах деления. Посредством плазмогамии у текамеб две или более клетки сливаются вместе со своими ядрами. Образовавшиеся гигантские животные однако при известных условиях могут снова делиться надвое, причем многозначное большое ядро, образовавшееся из слияния нескольких ядер, делится посредством митоза. Появляющаяся здесь фигура веретена представляет образование из нескольких частных веретен соответственно составу ядра из нескольких ядер (рис. 267). И этот факт говорит за существование полярных структур, которые в какой-то индивидуализированной форме содержатся в ядре.



Рис. 267. Chlamydophrys Schaudinni. Фигуры деления ядер, слившихся из нескольких ядер. Веретено, состоящее из двух *(a)* и из трех *(b)* частей (увел. 1 950, по Белару, 1921).

Полной целостной картины, которая намечалась бы несмотря на разные виды центров деления клетки или ядра, однако не получается; хотя изредка, но все же наблюдаются митотические деления ядра, при которых вообще нет ни следа ахроматиновых структур деления: ни веретен, ни цен-

тов. Таковы например редукционные деления кокцидии Karyolysus по Рейхенову (рис. 268). Навашин уже много лет назад описал подобный случай деления пыльцевых ядер у Lilium martagon (рис. 269). Ввиду большой

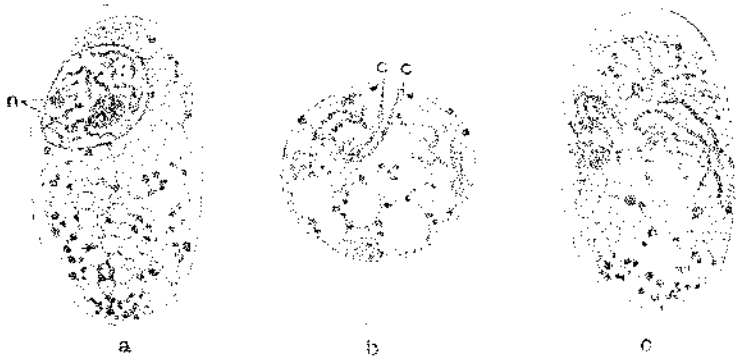


Рис. 268. Karyolysus biretortus *(a* и *c)* и K. bicapsulatus *(b)*. Деление ядра в спороците. *a*—ранняя профаза (первое деление); *n*—придаточные нуклеолы; *b*—поздняя профаза, расщепление хромосом *(c, c)* (второе деление); *c*—анафаза (первое деление) (увел. 1 800, по Рейхенову, 1921, из Белара).

редкости отрицательных данных мы склонны предполагать и здесь структурные элементы, которые только еще недоступны в полной мере для нашего морфологического исследования.

Таким образом учение о постоянстве центров деления получило подтверждение благодаря новейшим исследованиям клеток растений и про-

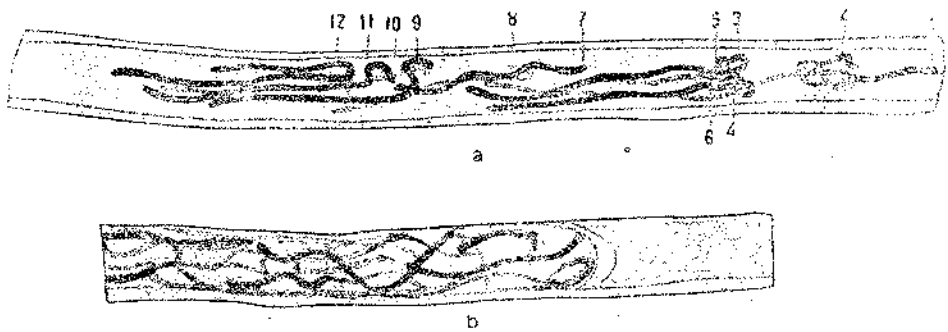


Рис. 269. Lilium martagon. Часть пыльцевого мешка. *a*—генеративное ядро в стадии анафазы, 12 хромосом, расположенных друг за другом. *b*—деление почти закончилось, видна только часть ядра (*a*—увел. 1 000, *b*—1 700, по С. Навашину, 1910, из Тишлера).

стейших, относительно которых существование этих центров раньше почти всеми отрицалось; всеобщее распространение их в клетках в настоящее время кажется гораздо более вероятным. С другой стороны, однако серьезные возражения против этого взгляда представляет изучение искусственного партеногенеза яиц животных. Согласно обычному в настоящее время воззрению центры могут возникать заново. При обработке неоплодотворенных яиц различными средствами, которые применяются в опытах с искусственным партеногенезом (углекислота, жирные кислоты, гипертонический раствор), образуется масса лучистых фигур, цитастеров, которые появляются чрезвычайно быстро друг за другом. Как полагают

многие исследователи, быстрота появления этих структур показывает, что здесь не может быть речи о следующих друг за другом делениях центра яйца (рис. 270). Поэтому в этих опытах видят экспериментальное доказательство того, что центры деления могут совершенно растворяться и вновь образовываться в протоплазме.

Однако дело совсем не так просто. Более точный анализ, как например произведенный Бухнером над яйцом морской звезды, обработанном углекислотой, вызывает серьезные сомнения в правильности этих кажущихся столь вероятными выводов. Уже Васильев показал, что веретена в яйцах

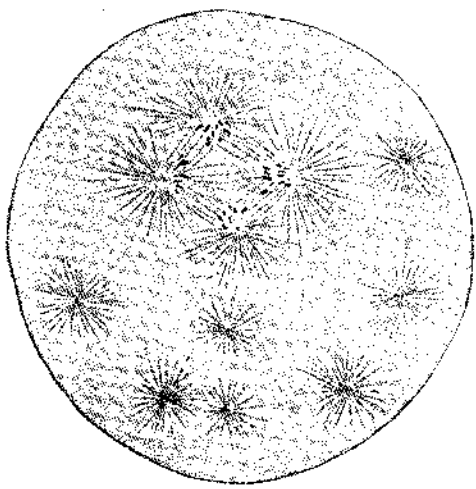


Рис. 270. Искусственно вызванные раствором $MgCl_2$ астросферы в яйце Strongylocentrotus (морского ежа) (по Вильсону, 1901, из Гурвича).

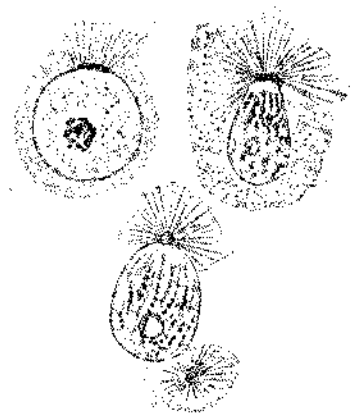


Рис. 271. Новообразование центросомы под влиянием раствора $MgCl_2$ в яйце Strongylocentrotus (морского ежа) (по Вильсону, 1901, из Гурвича).

морского ежа, обработанных никотином или хлористым магнием, образуются всецело из ядра, а при обработке хлористым магнием на ядерной оболочке с самого начала возникают сильные плазматические лучи (рис. 271). Можно думать, что здесь происходит активация скрытой центросомы яйца; и как раз на яйцах морских звезд, обработанных углекислотой, Бухнеру удалось показать вероятность происхождения центров дробления от центров последних делений созревания (конечно иногда они могут отсутствовать в промежуточных стадиях). По письменному сообщению Белара он установил это теперь на искусственно вызванном партеногенезе яиц червя Urechis. Однако указанное выше быстрое появление многочисленных лучистостей, особенно в яйцах иглокожих и моллюсков (Вильсон, Костанецкий), после работ Бухнера уже не может служить доказательством того, что центры возникают в протоплазме совершенно заново. После обработки углекислотой яиц морской звезды получаются очень часто картины ненормальных многополюсных митозов, от полюсов которых после деления центров отделяется несколько вторичных сфер (рис. 272). Этот процесс почкования может итти быстро, пока вся плазма клетки не заполнится цитастерами (рис. 273). Но так как первые многополюсные фигуры можно свести к преждевременному делению центров второго деления созревания, то перманентность центров доказана и здесь.

Однако эти утверждения не объясняют данных Вильсона и Костанецкого, по которым многочисленные новообразования центров возникают

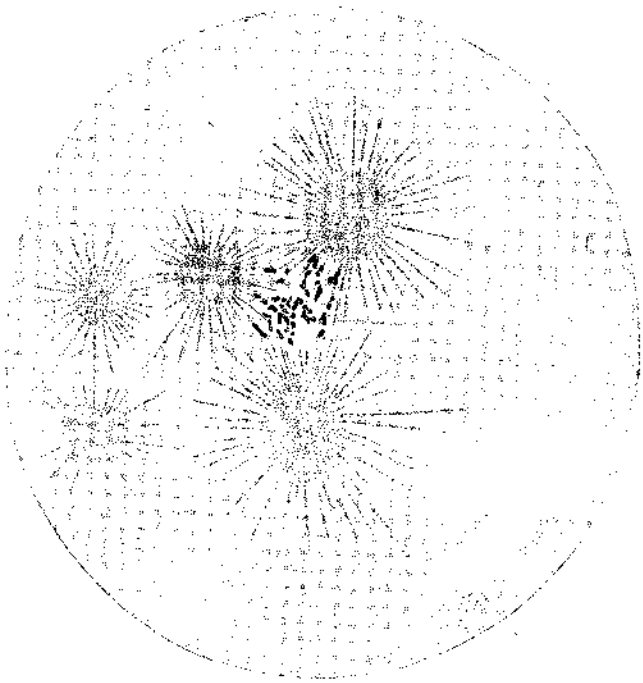


Рис. 272. Многополюсное веретено яйца Asterias glacialis (морской звезды), обработанного CO_2 (по Бухнеру, 1911).

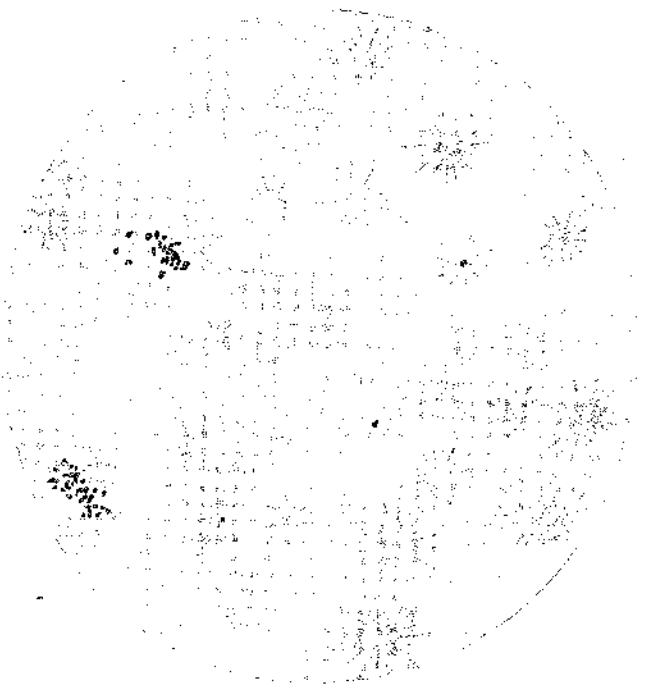


Рис. 273. Возникшие de novo центры в яйце морской звезды Asterias glacialis, обработанном углекислотой (по Бухнеру, 1911).

и в безъядерных фрагментах яиц, где нет центросомы, которая прилегала к ядерной оболочке и могла бы служить для новообразования других центров. Правда, сам Вильсон допускает, что опыт у Cerebratulus удается только после того, как оболочка ядра яйца, находящегося в морской воде, растворится перед делением созревания, а посмертная работа Бовери над оплодотворением повидимому безъядерных фрагментов яиц также показала, что и в них могут содержаться остатки ядер. Таким образом нам

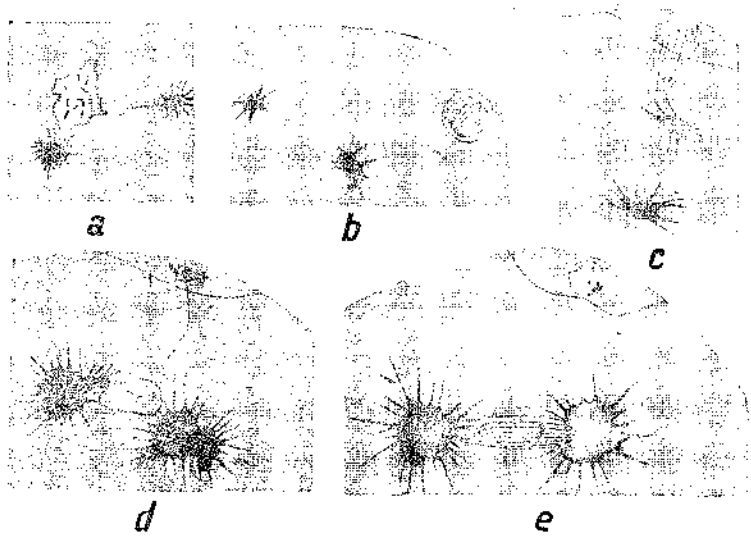


Рис. 274. Созревание партеногенетически развивающегося яйца остракоды (Cyprіs) *a*—деление центров; одна половина находится еще у ядра ооцита; *b* и *c*—первое деление созревания (без центров); *d*—ядро яйца продвигается между сохранившимися центрами яйца; *e*—первое деление дробления (по Мюллер-Калэ, 1913).

кажется, что эти случаи отнюдь не подтверждают тех выводов, которые делает большинство биологов, а именно, что партеногенетические факторы вызывают de novo образование центров деления в плазме. Мы считаем возможным сделать другой вывод, а именно, что эти агенты побуждают уже имеющиеся центры яиц к новой активности, к сильному размножению и что они же вызывают также и партеногенез.

Такое понимание в дальнейшем подтверждается поведением центросомы яйца при естественном партеногенезе, при котором центросома сохраняется после деления созревания. Особенно поучительный пример представляет деление созревания яиц многих остракод. По Мюллер-Калэ от сильно дегенерировавшего внутреннего полюса веретена созревания отделяется вторичная центросома, которая передвигается к середине яйца и делится. Между разделившимися центрами позднее располагается ядро яйца (рис. 274).

Вопрос о постоянстве и о всеобщей распространенности центров мы считаем очень важным, так как их поведение при делении ядра указывает на то, что им принадлежит решающая роль в образовании и дальнейшей судьбе аппарата деления.

2) Амитоз

Амитоз, или перешнурование ядра, долгое время рассматривался, а часто даже и теперь рассматривается, как равноценный митозу процесс

деления ядра—процесс, особенно распространенный у низших организмов, Protozoa. Но в настоящее время только очень немногие деления ядра можно с полной уверенностью отнести к амитотическим. Почти все так на-

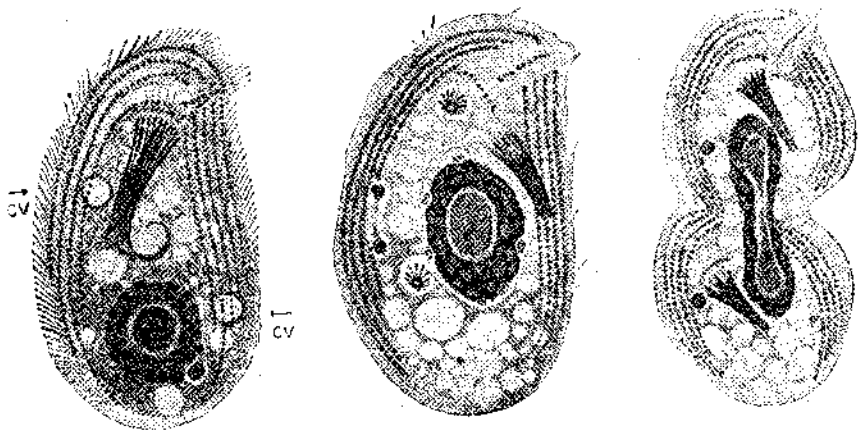


Рис. 275. Амитотическое деление макронуклеуса Chilodon uncinatus (из Гартмана).

зываемые амитозы простейших оказались в действительности стадиями скрытых митозов, и только для макронуклеусов инфузорий с уверенностью установлен амитоз (рис. 275).

Не говоря об этом единственном случае у простейших, не имеющем однако большого значения уже в силу того, что макронуклеусы инфузорий—соматические ядра, заново образующиеся после каждого оплодотворения из микронуклеусов, амитотические деления ядра часто описывались в клетках тканей высших животных и растений. В этих амитотических делениях ядра животных и растений дело идет большей частью однако не о делениях ядра, но о распаде ядра на кусочки. Между кусочками ядра, которые обычно считаются при этом дочерними ядрами, часто находятся неразделившиеся центры—диплосомы, а при следующем настоящем делении клетки оказывается, что имело место только распадение ядра на отдельные части (кариомеры), вследствие чего только увеличивалась до некоторой степени его поверхность (рис. 276).

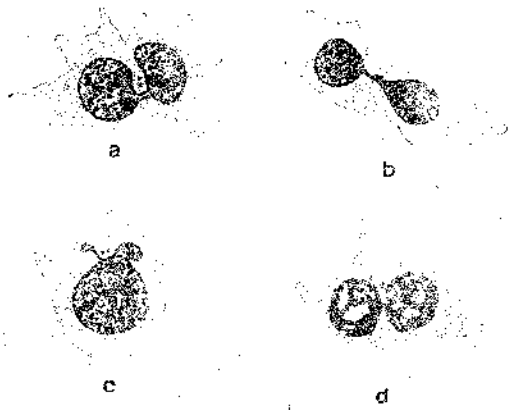


Рис. 276. Мнимый амитоз ядра мезенхимных клеток из мезентерия зародыша кролика. *a*, *b* — цитоцентры в месте перешнуровки; *c*—почкование ядра; *d*—два образованных таким образом ядра в стадии профазы, диплосомы (центры) между ними (по Максимову, 1908, из Брюля).

Настоящее деление ядра происходит в виде типичного митоза, причем две или несколько частей ядра выделяют действительно самостоятельно хромосомы: последние же вступают только в одну единственную фигуру деления ядра.

Несмотря на это можно с уверенностью полагать, что в клетках тканей могут происходить и настоящие амитотические деления ядра и клетки (см. например рис. 277). Однако и здесь дело идет не о таких клетках, как эмбриональные или клетки меристемы растений, которые могут воспроизводить все клетки тканей, а о соматических клетках, образующихся после каждого оплодотворения из генеративных клеток. Однако точных доказательств того, что амитотические деления — действительно амитозы, мы обычно не имеем. Во всяком случае взгляды на отношение амитоза к митозу совершенно изменились. Раньше каждое перешнурование ядер рассматривалось без дальнейших рассуждений как стадия амитотического размножения клетки. Теперь же следует остерегаться относить к амитозу всякое описание такого размножения за исключением тех случаев, когда оно действительно не может вызывать никаких возражений.

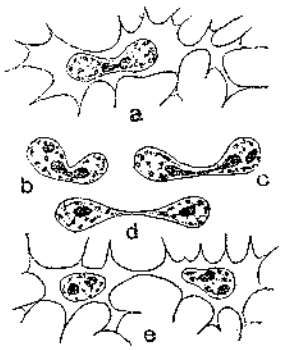


Рис. 277. Амитоз из клеток сухожилья новорожденной мыши. *b*—*d* — представлены только ядра; *e* — перешнуровка клетки (по Новикову, 1910, из Брюля).

3) Множественное деление ядра. Полиэнергидные ядра

Прежде считали близким к амитотическому делению также и деление больших ядер многих радиолярий и фораминифер. Здесь ядра или сразу распадаются на сотни дочерних ядер (мультипное, или множественное деление ядра) или производят их мало-помалу многократным почкованием. Однако более подробный анализ показал, что эти процессы стоят ближе к митозам, чем к амитозам. В данном случае мы имеем не однозначные ядра, содержащие по одному или по два генеративных локомоторных компонента, а многозначные, полиэнергидные ядра, образующиеся вследствие того, что центронуклеусы внутри сохранившейся ядерной оболочки последовательно делятся биполярными митозами и в состоянии покоя представляют как будто бы одно цельное ядро. Наряду с полиэнергидными клетками (см. стр. 33) имеются и полиэнергидные ядра. При этом несущественно, что несколько ядер заключены вместе в одну оболочку, в одну сеть, кажущуюся цельной. Важно то, что вследствие последовательных митозов обоих компонентов образуются большие многозначные ядра.

Сравнительно простой случай поликариона (полиэнергидного ядра) мы находим у солнечника Wagnerella (рис. 278). Здесь кариосома, снабженная внутриядерным центром (?), последовательно делится надвое внутри оболочки первичного ядра. Образующиеся таким образом вторичные ядра распознаются в стадии покоя по множеству образовавшихся кариосом. Весь поликарион при размножении или сразу распадается на свои отдельные элементы (моноэнергидные ядра), или из него выделяются посредством почкования отдельные вторичные ядра, что и производит впечатление образования так называемых хромидий.

Наибольшего распространения и наивысшего развития полиэнергидные ядра достигают у радиолярий. У взрослых колониальных радиолярий встречаются однозначные ядра, в молодых же колониях—немногочисленные, менее крупные ядра с многополюсными митозами, образующимися вследствие того, что новое деление наступает раньше, чем закончилось предшествующее. Таким путем, хотя и на короткое время, образуется не-

большое полиэнергидное ядро, которое однако вскоре распадается на составные части. Мы видим здесь как бы переход от однозначных к многозначным полиэнергидным ядрам. До некоторой степени мы можем отнести к полиэнергидным ядрам и ядра, наблюдаемые при делении спорогоний кокцидии Aggregata Eberthi (рис. 254, стр. 282), с которыми мы познакомились выше.

Большие одноядерные радиолярии Monocytariae соответствуют очевидно целой колонии Polycyttariae; так например род Thalassophysa перед

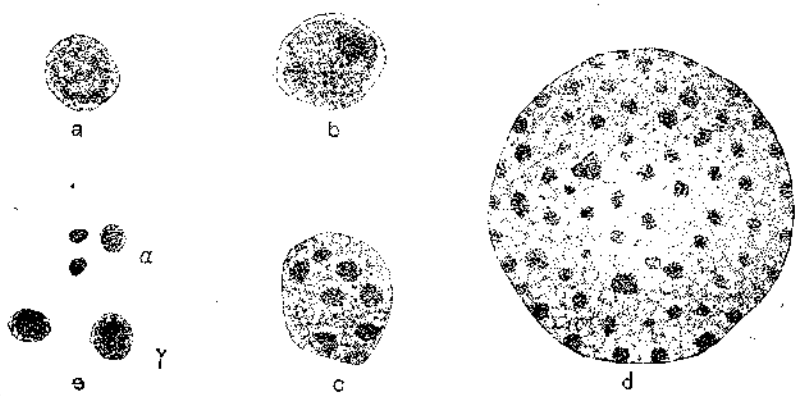


Рис. 278. Wagnerella borealis. *a*—первичное ядро; *b*, *c*—размножение кариосом (вторичных ядер); *d*—полиэнергидное ядро непосредственно перед распадом; *e*—вторичные ядра сейчас же после распада первичного ядра в различных стадиях роста (увел. 1 300, по Цёльцеру, 1909, из Гартмана).

образованием зооспор превращается в колонию, подобную Collozoum или Sphaerozoon. У них поликарион представляет единственное гигантское ядро со многими (свыше тысячи) вторичными ядрами, часто имеющими форму отдельных клубков. Судьба этих клубков при бесполом и половом размножении при помощи гамет ясно указывает на то, что они представляют собой вторичные ядра.

При образовании гамет Thalassicolla вторичные ядра представляют отдельные клубки, расположенные в мешках внутри первичного ядра, где они делятся посредством известных уже нам митозов, типичных для радиолярий. Позднее в эндоплазму переходят целые мешки и размножаются здесь дальше (рис. 279 и 280). При образовании агамных изоспор внутри первичного ядра также происходит быстрое размножение последовательными митозами вторичных ядер, которые при растворении первоначальной оболочки первичного ядра в конце концов распределяются по всей эндоплазме.

б) Деление клетки

Описанная выше картина процессов митоза в животных и растительных клетках и у простейших показывает, что деление клетки обычно протекает в тесной связи с делением ядра. В телофазах животная клетка перешнуровывается с периферии в области экваториальной пластинки. В растительной же клетке между образующимися дочерними ядрами возникает новая клеточная оболочка, отделяющая друг от друга дочерние клетки. Наоборот, у многих Protozoa и Thallophyta деление клетки протекает более или менее независимо от деления ядра, более того оно может быть перенесено на совершенно другой момент жизни клетки. В следующей главе,

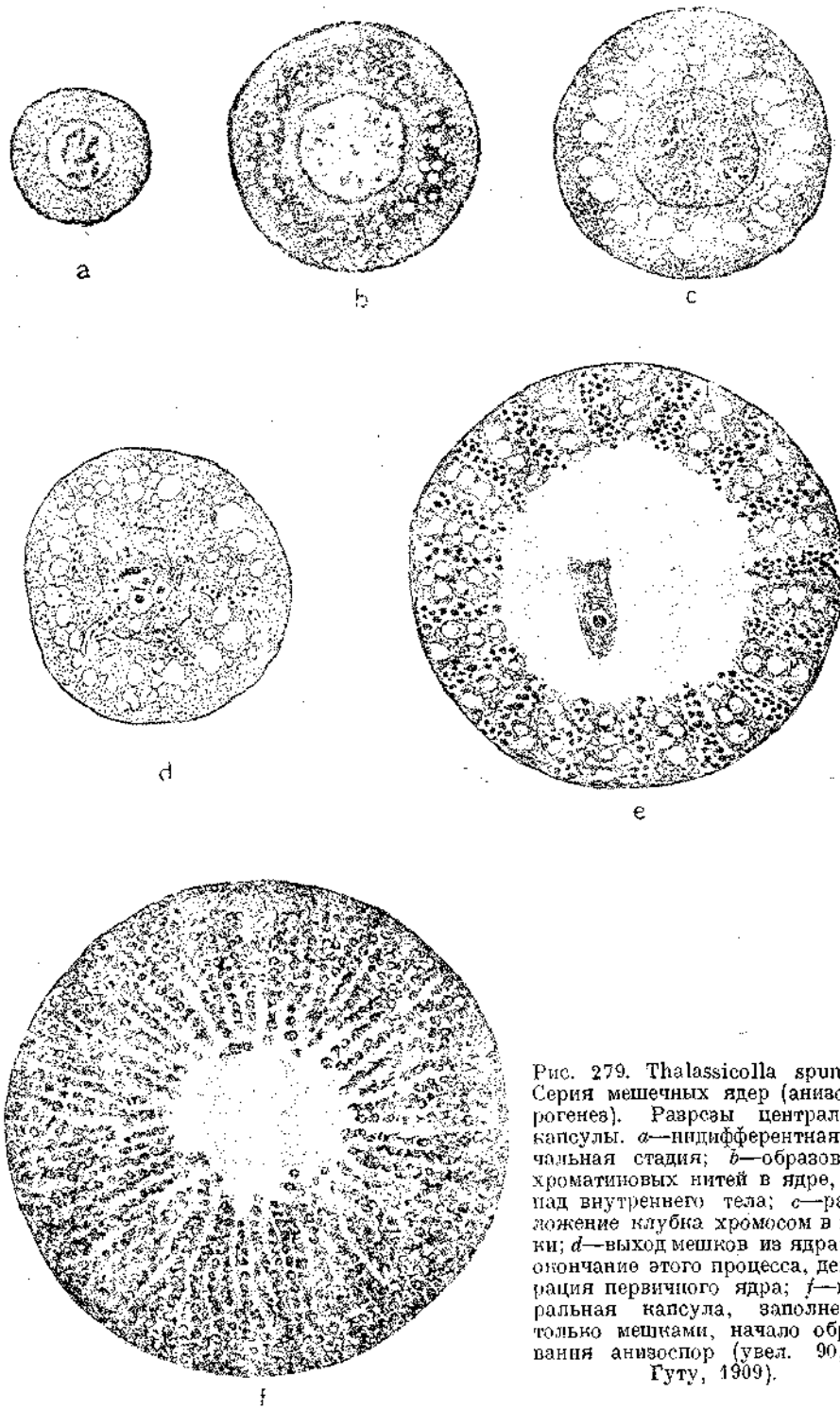


Рис. 279. Thalassicolla spumida. Серия мешечных ядер (анизоспорогенез). Разрезы центральной капсулы. *a*—недифферентная начальная стадия; *b*—образование хроматиновых нитей в ядре, распад внутреннего тела; *c*—расположение клубка хромосом в мешки; *d*—выход мешков из ядра; *e*—окончание этого процесса, дегенерация первичного ядра; *f*—центральная капсула, заполненная только мешками, начало образования анизоспор (увел. 90, по Гуту, 1909).

посвященной явлениям размножения, мы более подробно познакомимся с различными вариациями этого процесса, здесь же ограничимся только кратким указанием на этот важный пункт. Мы подчеркиваем широкую независимость деления клетки от деления ядра в митозах особенно потому,

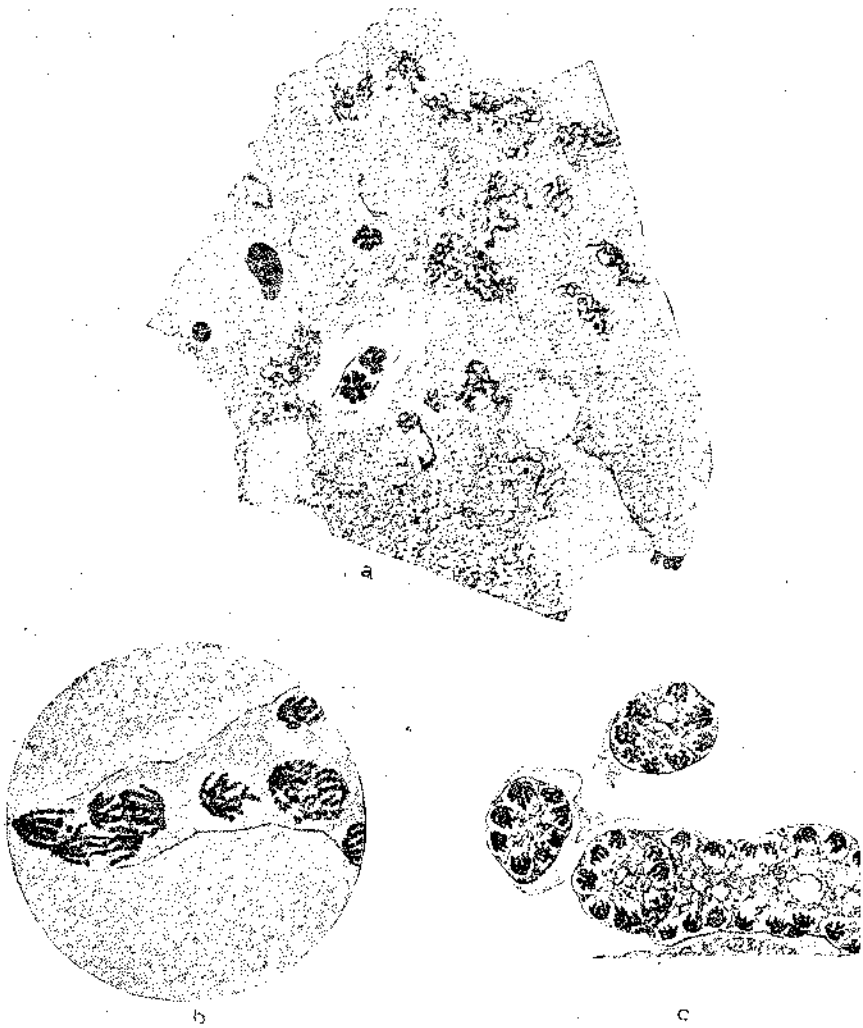


Рис. 280. Thalassicolla spumida. Детали образования мешечных ядер. *a*—стадия клубка хромосом (несколько старше, чем на рис. 279, *b*); немного левее ниже середины—часть молодого мешка с двумя ядрами; *b*—молодой (лежащий еще в первичном ядре) мешок со стадиями митоза (соответствует рис. 274, *c*); *c*—вышедшие мешки (слева и наверху—в поперечном разрезе, направо—в продольном), стадия рис. 274, *d*—*e* (по Гуту, 1913).

что почти во всех физиологических объяснениях механизма митоза рассматривался исключительно митоз многоклеточных, у которых деления ядра и клетки тесно связаны друг с другом. Так как деление многоклеточных представляет лишь частный случай митоза, то основанная только на нем прежняя постановка проблемы неправильна.

Митоз животных и растительных клеток протекает различно. Как правило плоскость деления клетки расположена перпендикулярно к оси ве-

ретена, и поэтому у клеток, ориентированных в продольном направлении, направление деления клетки зависит от расположения веретена. Расположение же веретена в свою очередь зависит от существующих в протоплазме условий. Например в яйце животных оно в значительной степени определяется расположением элементов желтка и т. д. От различий в плазме клетки и различной установки веретена зависит и то, что в одном случае клетка делится равномерно на две совершенно равные половины, а в другом в результате деления получается большая и маленькая клетка (неравномерное деление). Разница в величине дочерних клеток может быть настолько велика, что деление сводится к отшнурованию от материнской клетки маленькой почки с дочерним ядром. Все эти процессы имеют особенное значение для физиологии развития дробящихся яиц.

У высших животных и растений встречаются случаи, напоминающие независимость деления ядра и клетки у низших организмов и отступающие от нормальной тесной связи между делением клетки и делением ядра. Так, в зародышевом мешке многих явнобрачных митозы быстро следуют друг за другом, так что в протоплазме, образующей стенку, находятся сотни довольно равномерно распределенных ядер (рис. 281, *a*). Затем между этими ядрами образуются радиальные нити, дающие начало клеточной пластинке, расположенной по середине. Таким образом здесь сразу образуются сотни дочерних клеток. Собственно деление клетки здесь поразительно совпадает с ранее описанным нормальным делением растительной клетки (рис. 281, *b*).

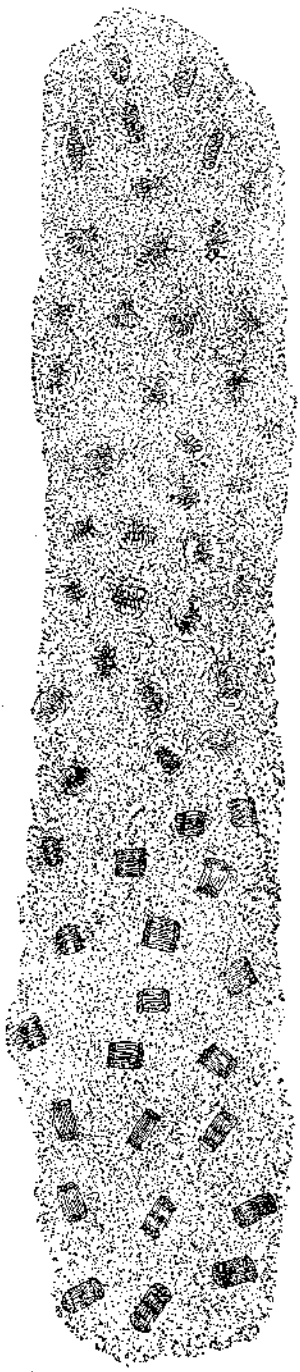
Поверхностное дробление яиц насекомых представляет пример множественного образования клеток у животных. Ядро дробления, окруженное протоплазматической оболочкой, делится, находясь в середине скопления желтка в центре яйца, последовательными делениями на большое число дочерних ядер, рассеивающихся в массе желтка. Только позднее ядра достигают поверхности и равномерно распределяются в протоплазматическом поверхностном слое. Затем следует одновременное разделение периферического слоя протоплазмы на столько клеток, сколько было ядер. Большая же масса желтка в центре остается неразделенной.

2. Явления размножения

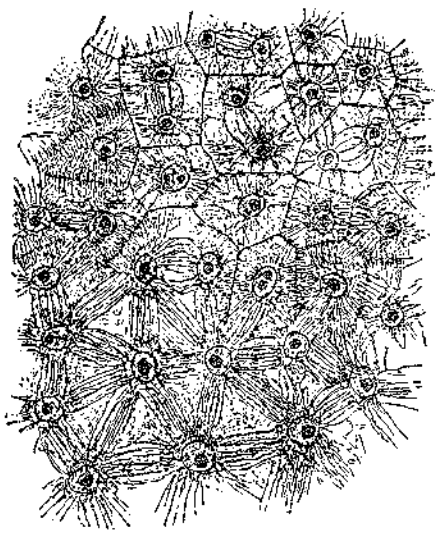
Деление клетки—основное явление каждого размножения. Когда клетка простейших достигает известной, колеблющейся в очень узких границах величины, она начинает делиться пополам или на несколько частей: она размножается. Точно так же ведут себя многие водоросли и простые грибы. Наоборот, высшие водоросли и Cormophyta не обнаруживают такого простого взаимоотношения между ростом, делением клетки и размножением. Здесь деление клетки служит прежде всего для роста и развития самого многоклеточного организма. Деление клетки утратило здесь свое первоначальное назначение. Только при наличии известных условий в многоклеточных организмах могут создаваться такие внутренние состояния, которые делают возможной и влекут за собой изоляцию клетки (или групп клеток), сохраняющей первоначальный эмбриональный характер. Но при этом, особенно у высших водорослей и грибов, ясно выступает полное совпадение этого размножения посредством отдельных клеток (в особенности, когда оно не связано с полом и оплодотворением) с простым делением клетки и ее размножением у простейших низших водорослей и грибов. Во всех этих процессах размножения есть нечто общее— д е л е н и е к л е т к и. С другой стороны, как агамное

(спорообразование), так и половое размножение высших растений (Cormophyta) гомологично размножению этих Tallophyta. То же самое относится и к половому размножению многоклеточных. Общее в них то, что простое деление клетки надвое в обоих случаях является основным процессом размножения. При образовании половых клеток животных процесс размножения совершается собственно путем деления надвое клеток (овогоний и сперматогоний), позднее обособляющихся от других клеток в организме. Размножение высших многоклеточных организмов является следовательно также размножением клеток, размножением посредством отдельных клеток, и мы можем поэтому объединить всю совокупность этих процессов размножения понятием размножения клетки, или цитогонии.

Таким образом к цитогонии относится не только агамное размножение посредством единичных клеток, размножение посредством агамет или спор (спорообразование, как оно обычно называется у низших растений), но и так называемое половое размножение, раз-



a



b

Фиг. 281. *a*—протоплазматическая обкладка стенки зародышевого мешка Fritillaria imperialis в начале свободного образования клеток (множественное деление); *b*—то же самое у Reseda odorata (увел. *a*—90, *b*—240, по Страсбургеру).

множение посредством гамет. В этом случае цитогония комбинируется с полом и оплодотворением, но, как мы указали, размножение и оплодотворение сами по себе представляют два различных процесса. Половое размножение высших животных и растений, представляющее особенно у первых почти исключительный способ размножения, является, как уже указано, только модификацией клеточного размножения простейших и филогенетически произошло от гаметного или агамного размножения одноклеточных. В тех случаях, когда не наступает оплодотворения половых клеток или гамет или образуются клетки только одного пола (в данном случае—только женского), гаметы развиваются совершенно как зиготы, но только без оплодотворения или развиваются обыкновенные вегетативные клетки,—половое размножение может вторично регрессировать. Такое размножение клетки называют партеногенезом, или девственным размножением и апогамией.

Наоборот, так называемое бесполое размножение посредством многоклеточных образований у высших животных (Metazoa), так же как и у многих высших растений, принципиально отличается от всяких видов цитогонии тем, что целые группы клеток, дифференцированные иногда в органы, отрываются от родительского организма. Оно является новообразованием у разных групп организмов, и поэтому его предпочтительно называть не бесполым, но вегетативным размножением, противопоставляя его настоящему клеточному размножению.

а) Цитогония

1) Агамогония

Хотя половое размножение в принципе ничем не отличается от агамной цитогонии или агамогонии, тем не менее мы прежде всего опишем явления последней. В простейшем случае она осуществляется простым делением надвое, благодаря чему образуется два приблизительно одинаковых продукта деления. Если размножающаяся клеточная особь сохраняется почти целиком, и отшнуровывается только небольшая ее часть, то такое явление называют почкованием. Оно представляет собой только видоизменение простого деления надвое. Более глубокое изменение происходит при множественном, или мультипном, делении, при котором родительская клетка распадается на множество мелких клеток.

α) Деление надвое

Основное явление, характерное для всех процессов размножения, есть деление моноэнергидной клетки надвое. Обычно каждое деление клетки следует непосредственно за делением ядра и даже может начинаться раньше окончания ядерного деления. У голых простейших, например у амеб, плоскость деления клетки проходит перпендикулярно к оси ядерного веретена. Это совершается иногда во время последней стадии деления ядра, так что деление клетки стоит в непосредственной связи с делением ядра (рис. 282). В других случаях нет прямой связи между делением ядра и размножением. Разделившиеся ядра могут передвигаться токами протоплазмы и перешнурование клетки повидимому может происходить в любом (?) месте между обеими дочерними клетками.

Простейшие определенной монаксонной (одноосевой) формы со сложными органеллами делятся обычно совершенно определенным образом.

Почти у всех жгутиковых наблюдается продольное деление, у ресничных — поперечное. Desmidiaceae и Zygnemaceae делятся поперечно, диатомовые продольно.

Продольное деление жгутиковых обусловливается повидимому невидимой ориентацией плазмы, от которой вероятно зависит также и расположение жгутиков вдоль оси. Фигура деления ядра нередко располагается поперек продольной оси (рис. 283); часто, особенно у узких форм (может быть вследствие недостатка места), она принимает косое и даже продольное положение, располагаясь таким образом параллельно плоскости деления. В последнем случае, например у трипаносом, ядра постепенно сдвигаются в течение деления клетки в противоположном направлении, становясь поперек или косо к продольной оси, и распределяются между обеими дочерними особями; в первом случае деление клетки с самого начала начинается перпендикулярно к веретену ядра (рис. 283). Таким образом здесь, как и у корненожек, ядро находится то в определенном отношении к оси деления, то более или менее независимо от нее.

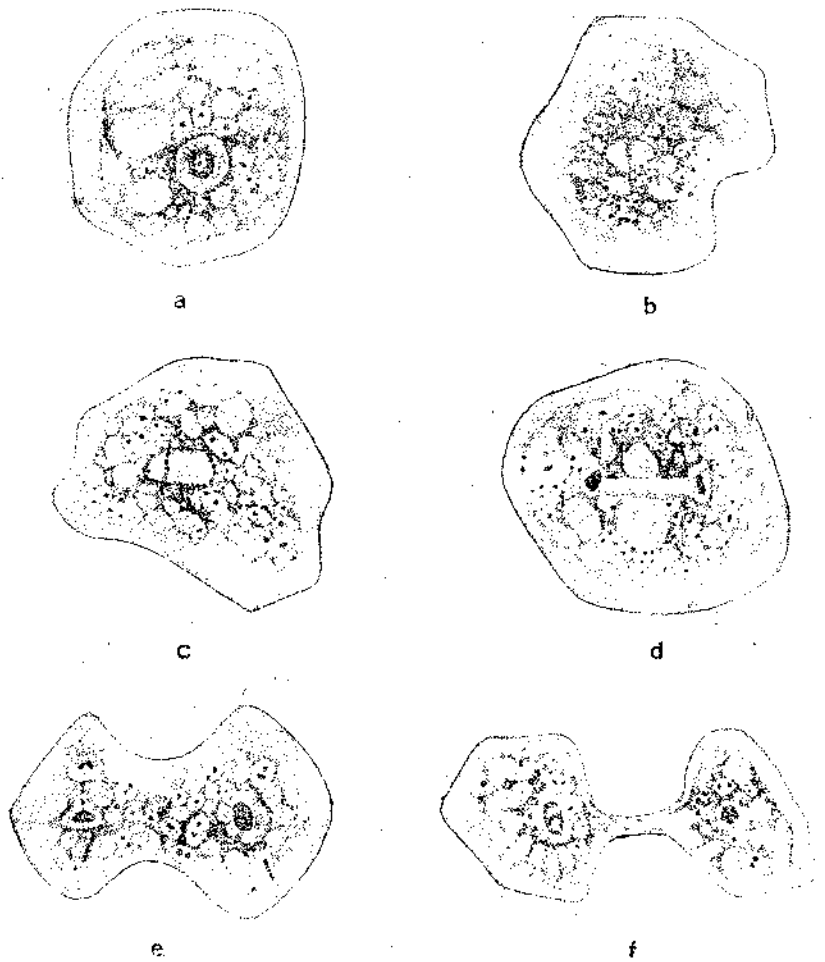


Рис. 282. Деление надвое Hartmanella hyalina Данж. Деление клетки происходит перпендикулярно к оси деления ядра (увел. 1 600, по Гартману и Шага, 1905).

Жгутики—важнейшие органеллы жгутиковых—часто сбрасываются, базальные же тельца часто растворяются и снова образуются из центров. Но в большинстве случаев базальные тельца делятся самостоятельно и даже вызывают повидимому весь процесс деления. Одно из дочерних животных получает старые жгутики или же последние распределяются—равномерно или неравномерно—между обоими, а недостающие образуются вновь.

У Pennatae и Conjugatae деление клетки всегда начинается во время деления ядра перпендикулярно к оси его деления. У Surirella (рис. 284) ядро при этом подвигается к более широкому концу клетки. Во время

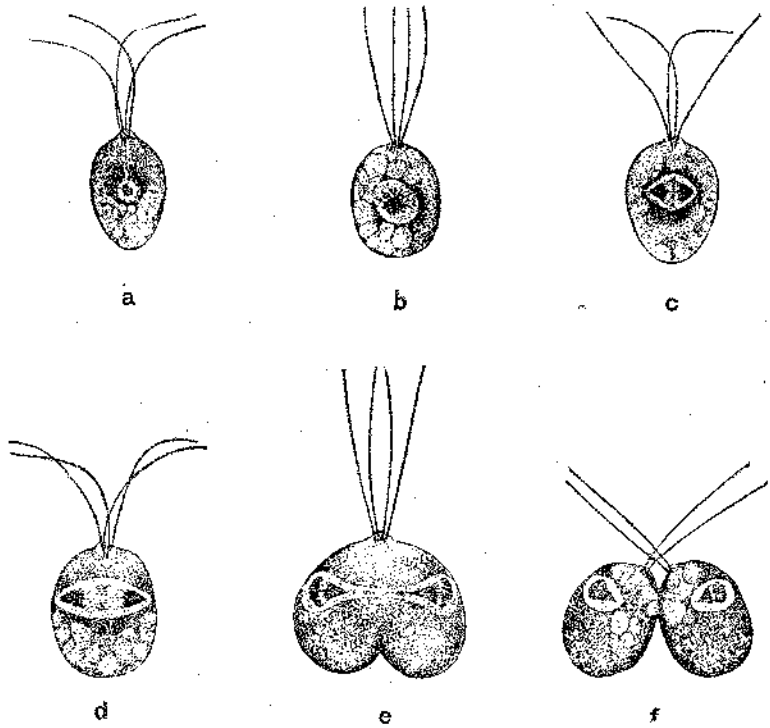


Рис. 283. Продольное деление Polytomella agilis Aparr. Деление клетки происходит перпендикулярно к оси деления ядра (по Араго, 1909).

анафазы деления ядра с заднего узкого конца клетки начинается образование плазматической пластинки, из которой затем возникает стенка клетки. В то время как на гладких еще стенках клетки выкристаллизовываются характерные структуры оболочки, дочерние ядра окончательно расходятся друг от друга, и каждое из них передвигается к середине клетки. Одна из половинок оболочки переходит таким образом к одному из дочерних организмов, тогда как другая образуется заново после деления.

Строго говоря, поперечное деление инфузорий нельзя относить к цитогенному размножению, так как инфузории не моноэнергидные, а полиэнергидные клетки, причем они содержат по крайней мере два ядра—соматический макронуклеус и генеративный микронуклеус. Но во всем этом классе даже у многоядерных форм второй акт размножения—деление клетки—протекает вполне планомерно и всегда одинаково типично. Так

как большинство форм вследствие разделения функций между соматическим макронуклеусом и генеративным микронуклеусом представляет собой только о д н у полноценную клетку, то размножение инфузорий следует разобрать здесь в связи с цитогенным размножением. Соответственно высокой сложности клетки инфузорий при ее размножении дол-

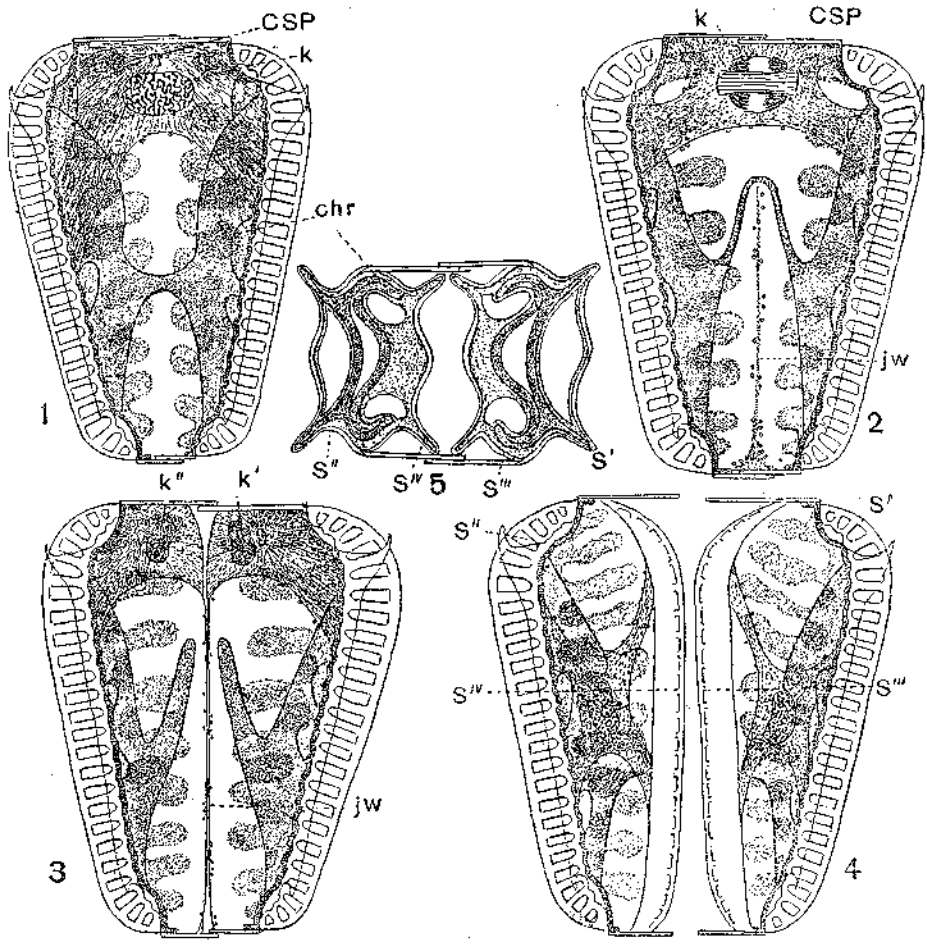


Рис. 284. Деление диатомеи Surirella calcarata. *1*—передвижение ядра к одному из полюсов клетки; *2*—деление ядра и первая закладка молодой стенки; *3*—деление клетки закончилось; *4*—образование оболочек закончилось. *SI*, *SII*, *SIII*, *SIV* — молодые оболочки, *jw*—молодая стенка; *k*—ядро; *chr*—хроматофор; *csp*—центральное веретено (по Лаутерборну, 1896, из Ольтманса).

жны происходить различные процессы новообразования. Органеллы переднего конца должны образоваться заново на отделившейся задней части инфузории, органеллы заднего конца—на передней (рис. 285). Обычно деление начинается с деления ядер, но может начинаться также и с процессов рассасывания и новообразования в плазме, которая даже у очень аметаболических форм подвергается при этом значительному разжижению.

Деление почкования Thecamoebae напоминает в своих начальных стадиях настоящее почкование, но в дальнейшем развитии становится равномерным делением надвое. Оно обусловлено твердостью монаксонной (одно-



Рис. 285. Chilodon uncinatus. Вегетативная стадия и деление (при рассматривании с вентральной стороны). Окраска структур макронуклеуса изменяется. Микронуклеус на рисунке: *a*—справа внизу, *b*—*c*—слева от макронуклеуса; *b*—возникновение новых волоконец верши и дегенерация старой; *cv*—сократительная вакуоля (увел. 1 300, из Гартмана).

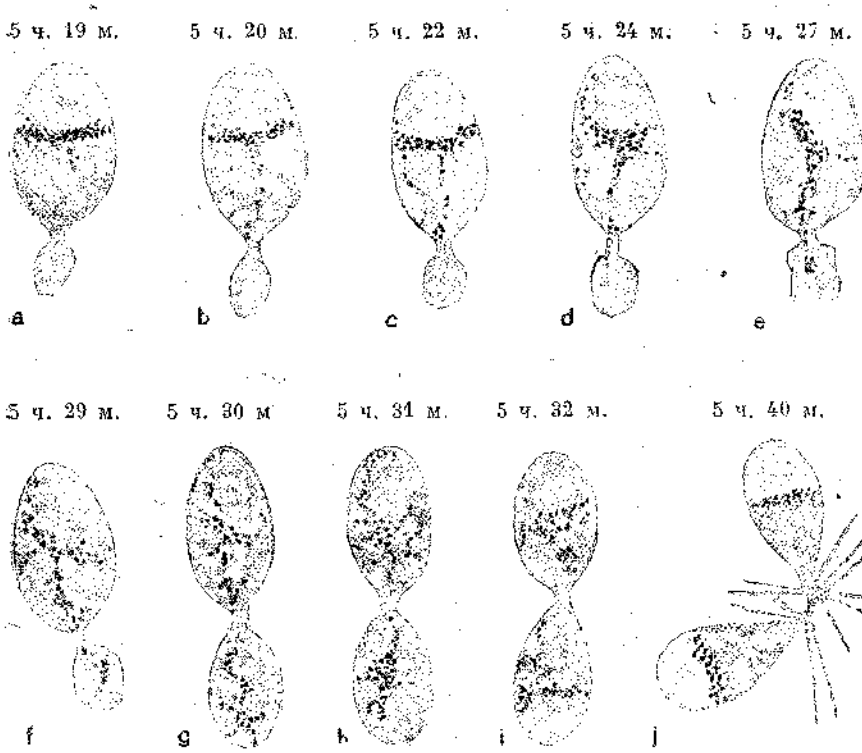


Рис. 286. Деление почкования Chlamydophrys minor. Десять стадий по наблюдению над одной и той же живой особью. Время обозначено на каждой стадии (увел. 1 150, по Белару, из Гартмана).

осевой) раковинки этих простейших. Процесс можно проследить на примере, приведенном на рисунке 286. Процесс начинается делением ядра материнского животного, втягивающего свои псевдоподии и выпускающего у отверстия раковинки плазматическую почку, принимающую форму старой особи, но ориентированную в противоположном направлении. Эта почка растет, сильно поглощая воду, достигая размеров старой особи. В нее переходят тельца, образующие раковинку (у рода Euglypha), развившиеся еще в старом животном, переходит также одно дочернее ядро, и после образования новой раковинки и дифференцировки протоплазмы обе дочерние клетки разъединяются с образованием псевдоподий.

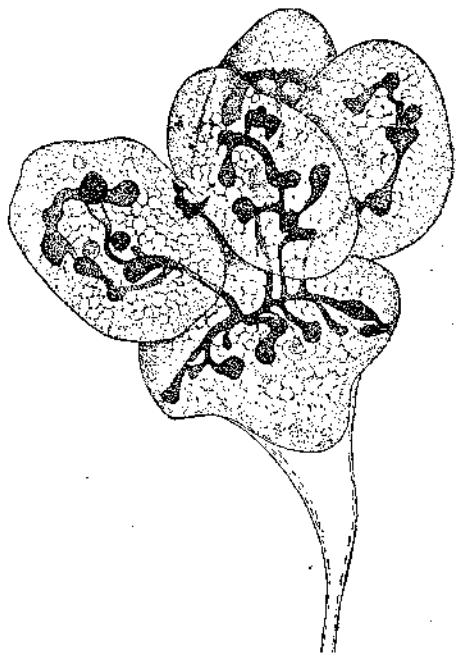


Рис. 287. Ephelota Bütschliana. Мультипное (экзогенное) почкование макронуклеуса и клетки (увел. не обозначено, по Калкинсу, 1901).

Но и истинное почкование, которое мы находим главным образом у дрожжевых грибков, а также и у некоторых инфузорий, есть лишь видоизменение простого деления надвое. Основное отличие заключается лишь в том, что один продукт деления значительно меньше другого (рис. 287). Нередко бо́льшую часть и после деления называют материнской клеткой, но это неверно, так как она становится теперь также дочерней клеткой, только получившей после деления больше вещества старой клетки, чем меньшая часть.

β) Множественное деление

Если у Protozoa или Thallophytae деление клетки надвое повторяется несколько раз и между отдельными делениями не наблюдается периода роста, то такое явление называется *множественным делением посредством последовательных делений надвое*. Этот процесс часто происходит внутри покоящихся цист. Последнее является лишь приспособлением к особым условиям второстепенного значения. При процессе множественного деления дело идет о сближении нескольких делений к одному моменту. Так например у Eudorina elegans, одной из Volvocineae, где 32 одноклеточных особи соединены в одном слизистом шаре в одну колонию, при определенных постоянных условиях культур каждую пятую ночь быстро следуют друг за другом пять клеточных делений. Так образуются 32 дочерних клетки, которые остаются связанными в одну колонию; молодые колонии освобождаются после растворения оболочки их родительской клетки и растут до следующего многократного деления (рис. 288). Следует также заметить, что митозы дробления животных яиц имеют также характер быстро следующих друг за другом последовательных делений.

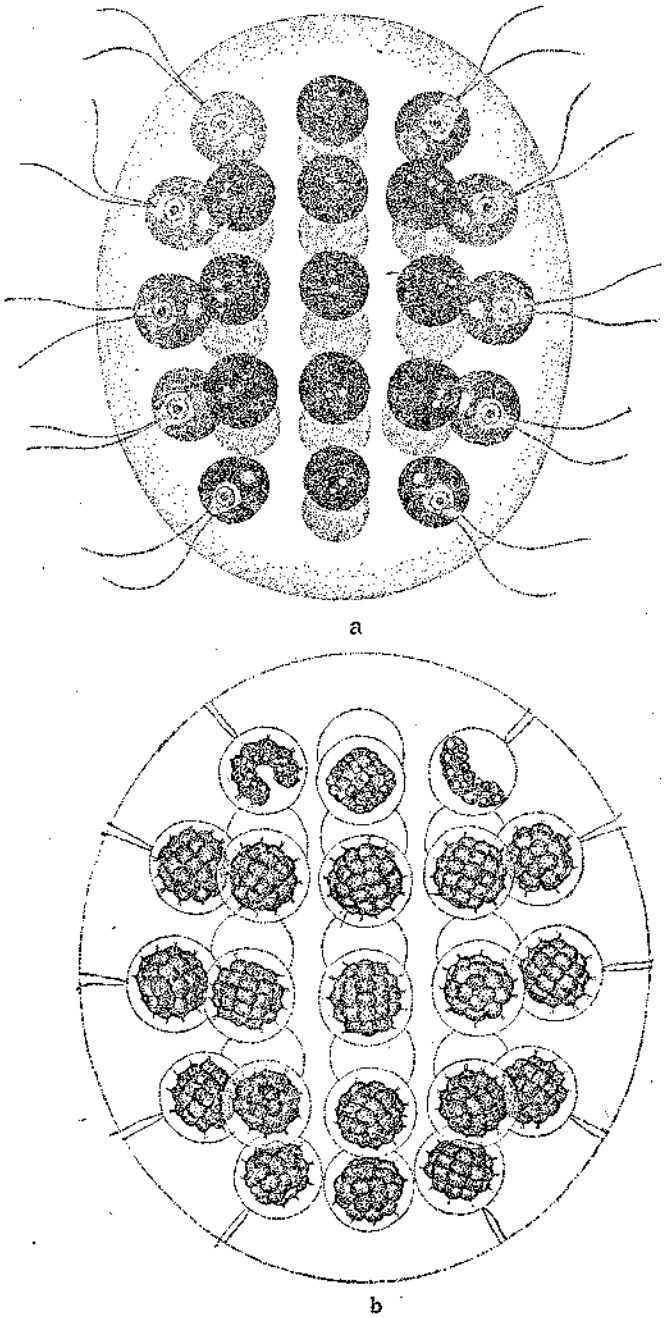


Рис. 288. Eudorina elegans. *a*—взрослая колония; *b*—деление в конце периода роста (ориг. рис. Белара).

Но у Protozoa и Thallophyta очень часто встречается еще одна форма многократного деления, стоящая в связи с образованием полиэнергидных клеток. Это—симультанное (мгновенное) деление, или деление распада. Таким образом оба акта размножения—ядерное и клеточное деление — получают еще бо́льшую независимость друг от друга, чем при некоторых делениях надвое амеб и жгутиковых. Последовательное деление ядра и рост клетки в это время ведут к образованию полиэнергидных многоядерных клеток, которые при окончании роста сразу распадаются на столько клеток, сколько было ядер (рис. 289). Этот вид размножения свойственен вообще фораминиферам и радиоляриям и всему классу споровиков, так же как и многим водорослям (например Hydrodictyon, Protosiphon) и грибам. Способы деления плазмы при этом очень различны: у мелких клеток, содержащих небольшое количество ядер, она перешнуровывается, начиная с периферии, на соответствующее число частей, содержащих ядра. Таковы формы размножения малярийного паразита Plasmodium vivax в крови (рис. 289), кокцидий и т. д. У более крупных форм, как у многих грибов (Saprolegnia), некоторых во-

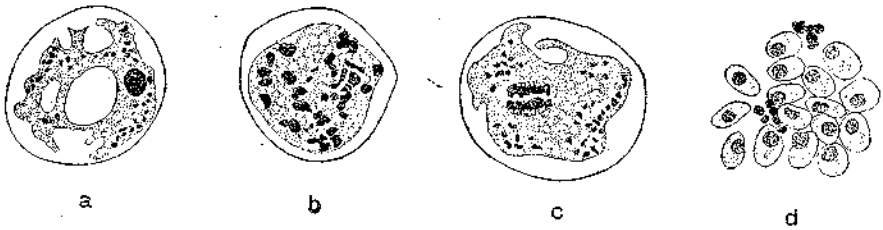


Рис. 289. Деление распада (схизогония) Plasmodium vivax. Наружная оводка в *a*—*c* указывает на очертание красных кровяных телец (увел. около 2 250, по Шаудинну, 1900, из Гартмана).

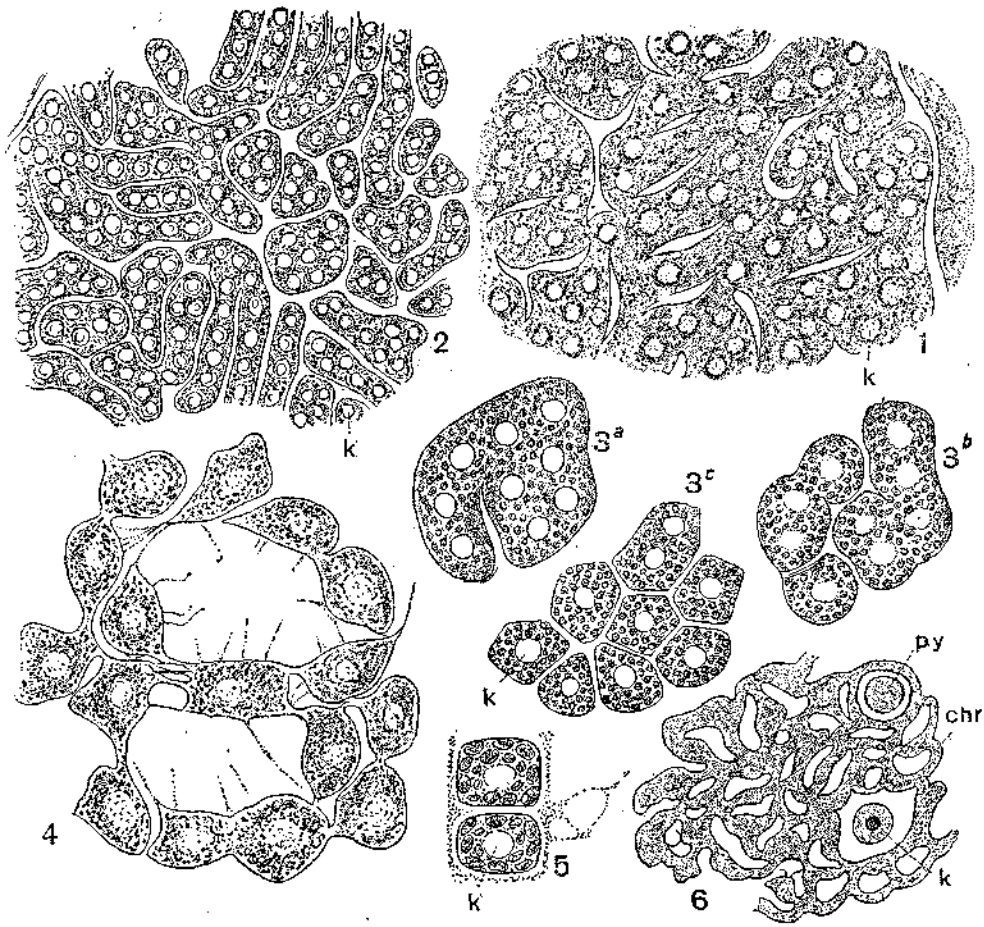


Рис. 290. Hydrodictyon utriculatum. Деление распада, образование зооспор, следующее за предшествовавшим образованием пустот в протоплазме (по Клебсу, 1891, из Ольтманса).

дорослей (Hydrodictyon) и споровиков (например при множественном делении малярийного паразита в промежуточном хозяине—комаре Anopheles—и грегарин) в большой многоядерной массе протоплазмы появляются сначала пустоты и трещины, при помощи которых эта масса делится на

отдельные многоядерные участки, распадающиеся затем в свою очередь на одноядерные клетки (рис. 290). Принципиального различия между Protozoa и Thallophyta здесь нет. И там, и здесь процессы встре-

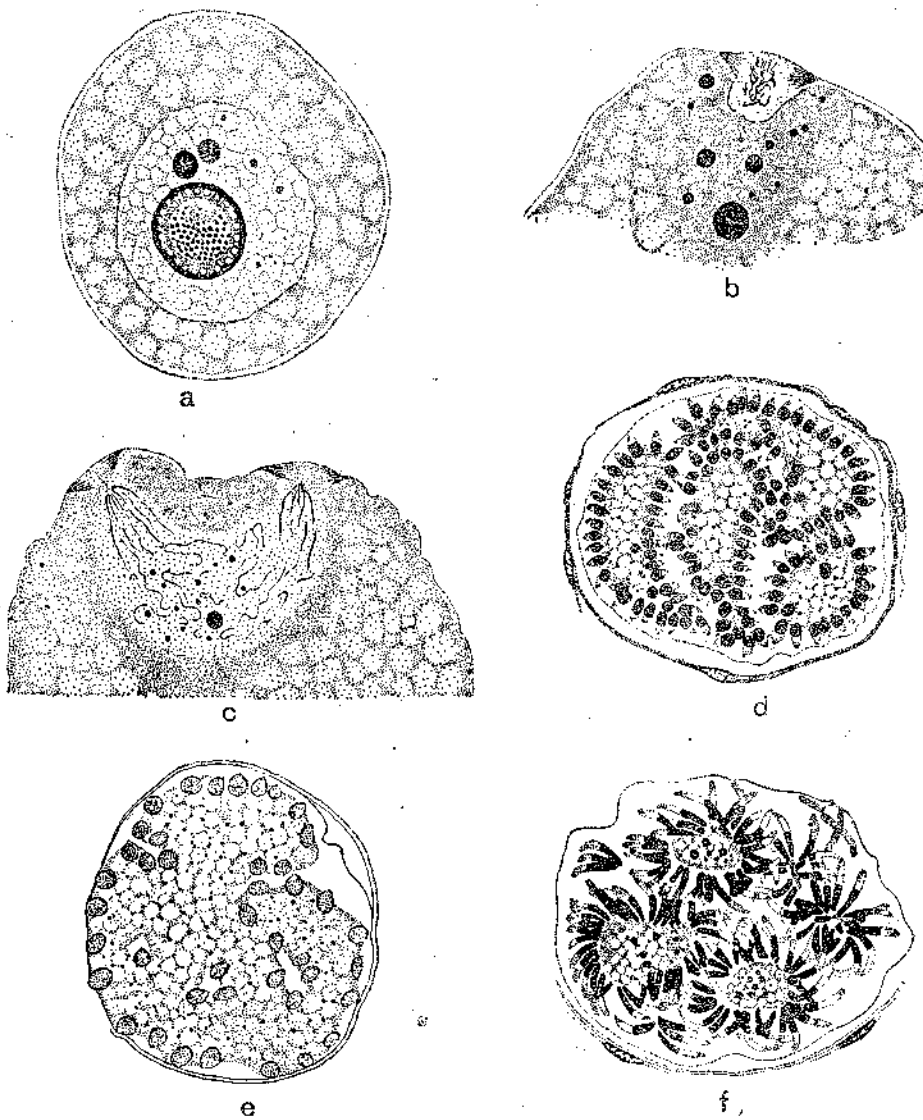


Рис. 291. Деление распада (схизогония) Aggregata Eberthi. *a*—взрослый агамонт; *b*—первое деление ядра; *c*—второе деление ядра; *d*—*f*—деление распада (увел. *a*—*c*—1 000, *d*—*f*—850, по Леже и Дюбоску, 1908, из Гартмана).

чаются в различных видоизменениях, но по существу одинаковы; в основе поверхностного дробления животных яиц лежит то же явление.

Между этим множественным и простым делением надвое нет принципиального различия. Множественное деление встречается уже у амеб и многих жгутиковых, например у трипаносом. У некоторых амеб—

Limax,—культивируемых при высокой температуре, после ядерного деления деление клетки задерживается и наступает только после целого ряда ядерных делений. Таким образом простой или сложный способ деления зависит здесь от внешних условий и является чисто факультативным. У Trypanosoma lewisi в начале инфекции размножение происходит чаще при помощи множественного деления вместо обычного продольного деления и

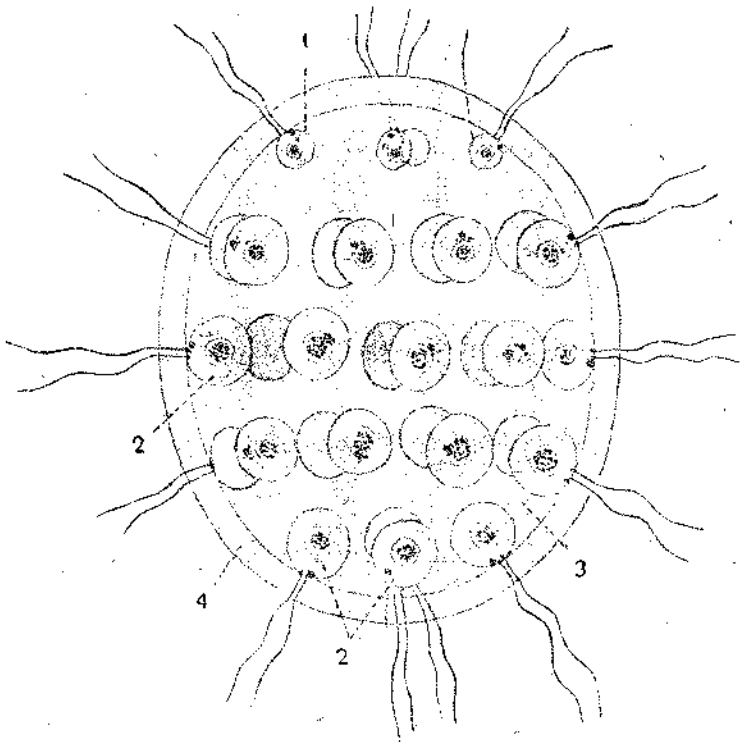


Рис. 292. Pleodorina illionensis Кофоид. Колония из 32 клеток. Передний полярный венец из четырех клеток (*1*) представляет неспособные к делению соматические клетки, остальные 28 клеток (*2*) способны к размножению. *3*—студенистое основное вещество; *4*—студенистая оболочка, через которую выступают жгутики (по Кофоиду, 1898, из Ланга).

таким образом очевидно находится в зависимости от жизненных условий. Многие ботаники склонны считать у низших водорослей размножением только множественное деление (образование зооспор), а деление надвое у колониальных клеточных соединений (как например у Spirogyra) и у одиночно живущих форм (как у Closterium) они считают не размножением, а ростом. Мы с этим не можем согласиться, потому что деление есть основное явление размножения, и множественное деление представляет только видоизменение простого деления надвое.

При множественном размножении посредством последовательных делений надвое деления клетки совершаются почти одновременно. Подобно этому и деления ядра при делении распада могут итти независимо от сильного роста клетки и сосредоточиться в конце периода роста в одном моменте. Это особенно поражает при образовании гамет как при прогамном, так и при метагамном размножении грегарины Aggregata (рис. 291). Здесь при интенсивном росте больших клеток возникает гигантское ядро, из кото-

рого образуется большое количество дочерних ядер только перед самым размножением посредством быстро следующих друг за другом делений ядра, без стадий покоя и роста. Замечательно, что у этих чрезмерно разросшихся клеток на построение первого веретена идет только небольшая часть ядерного материала, а большая часть пропадает как соматический излишний питательный материал. При развитии яиц животных происходит в принципе то же самое с той только разницей, что этот процесс происходит уже при первом делении созревания.

У форм с множественным ядерным делением (полиэнергидными ядрами), именно у радиолярий, процесс, внешне сходный с описанным выше, про-

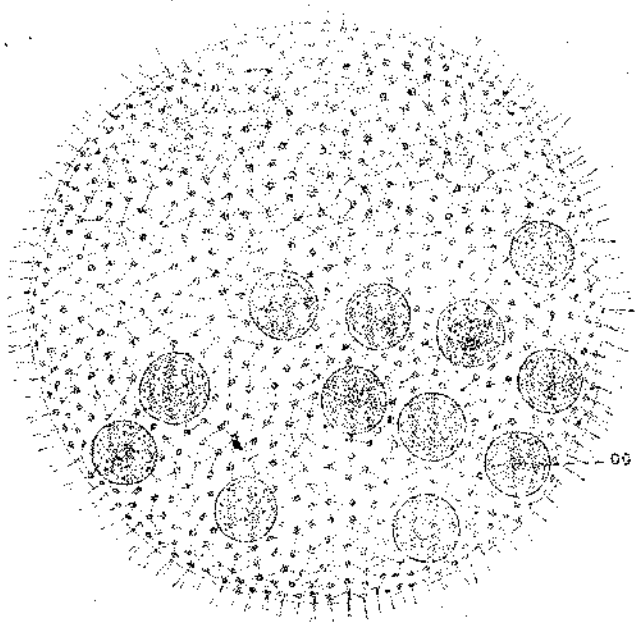


Рис. 293. Volvox aureus. Женская колония, яйцевые клетки только в задней половине тела (по Клейну, 1889, из Мейзенгеймера).

исходит иначе, так как и здесь множественному делению распада предшествует деление ядра. Здесь только кажется, что не было ядерного деления, на самом же деле оно имело место уже внутри поликариона, как мы указывали раньше. Обычно при этом виде размножения митозы быстро следуют друг за другом после множественного деления ядра, как у грегарин (см. рис. 279—280).

Продукты размножения—а г а м е т ы—бывают нередко подвижны: они движутся или посредством псевдоподий (фораминиферы) или, что чаще, посредством жгутиков, как например у большинства низших организмов, живущих в воде. Однако известны и вполне неподвижные, обычно заключенные в оболочки или цисты агаметы или споры, которые встречаются не только у наземных водорослей и грибов, но и у паразитирующих простейших. В данном случае происходит приспособление к особым жизненным условиям, которое важно для распространения и размножения вида, но не имеет значения по существу для оценки самого процесса размножения. У водорослей и грибов подвижные агаметы, снабженные жгутиками,

называются з о о с п о р а м и, а неподвижные—а к и н е т а м и. Все те агаметы, которые не являются продуктом редукционного деления (о редукции см. отдел «Оплодотворение»), Реннер называет г о н и д и я м и. Спорообразующие родительские клетки у растительных объектов назы-

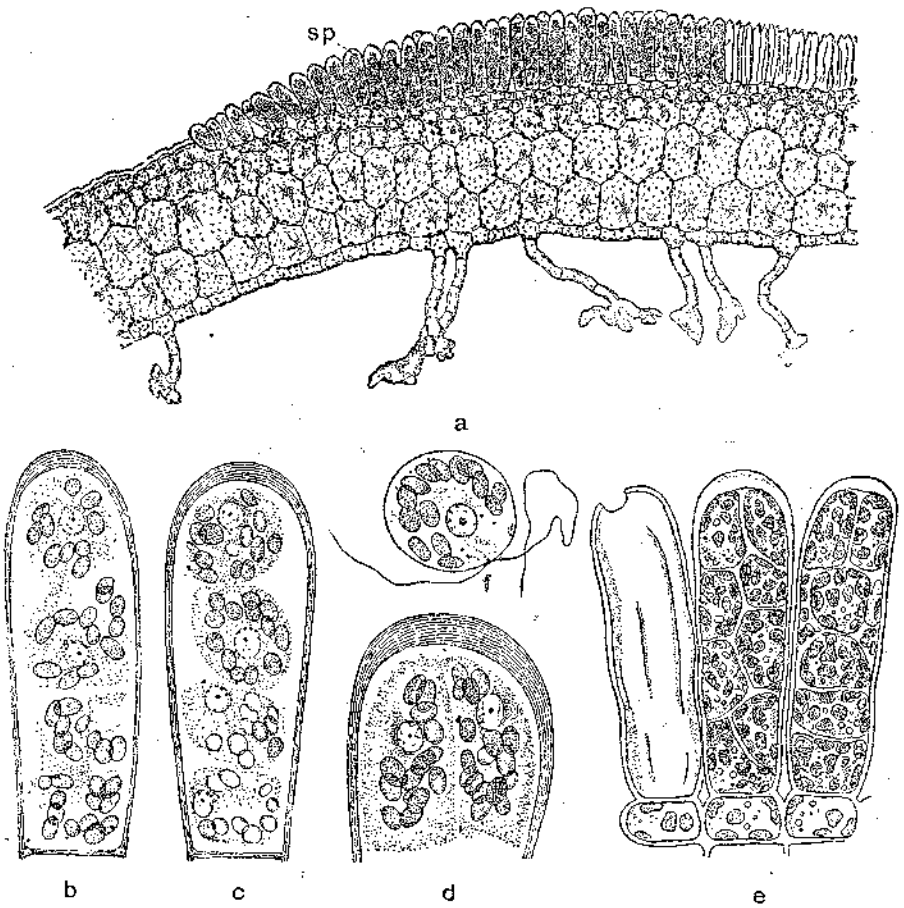


Рис. 294. Образование зооспор стадии Aglaozonia у Cutleria multifida. *a*—поперечный разрез с зооспорангиями *(sp)*; *b*—*e*—развитие зооспорангиев; *f*—зрелая зооспора (по Яманучи, 1912, из Ольтманса).

ваются м а т е р и н с к и м и к л е т к а м и с п о р а н г и е в (з о о с п о р а н г и я м и), в общем же их можно назвать м а т е р и н с к и м и к л е т к а м и а г а м е т а н г и е в.

Агамная цитогония в ы с ш и х в о д о р о с л е й и г р и б о в вполне совпадает с описанными выше множественными делениями простых Thallophyta и Protozoa. Как и у последних, она происходит или посредством последовательных делений клетки, как например у многокамерных спорангиев некоторых бурых водорослей, или посредством внезапного множественного деления, следующего за размножением ядра (однокамерные спорангии). Здесь одинаково встречаются зачатковые клетки, снабженные жгутиками (зооспоры), и клетки без двигательных органелл (акинеты). Единственная разница между ними сводится к следующему: у низших

форм каждая клетка (например у колонии Eudorina или Ulothrix) не только способна к размножению, но и фактически его осуществляет, у высших же форм способность к размножению ограничена известными клетками и органами размножения (спорангиями, агаметангиями), а большая часть клеток служит для построения индивидуума. Самый простой пример представляет Pleodorina (из Volvocineae) (рис. 292). Она, как и Eudorina, пред-

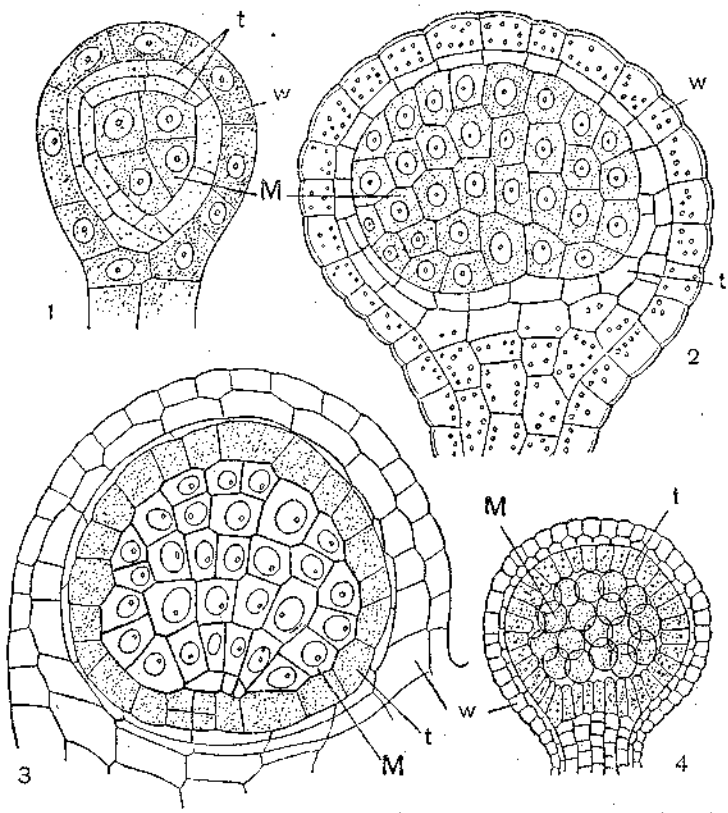


Рис. 295. Строение спорангиев. *1*—молодые спорангии Asplenium adianthum nigrum в продольном разрезе; *2*—то же Lycopodium clavatum; *3*—микроспорангий Selaginella inaequalifolia и *4*—поперечный разрез через молодой пыльцевой мешок Symphytum officinale. Все рисунки увеличены. *w*—стенка; *t*—tapetum; *M*—ткань, в которой образуются споры или пыльцевые зерна (*1* и *2*—по Садебеку, *3*—по Саксу, *4*—по Гёбелю, из Веттштейна).

ставляет собой колонию из 32 клеток, из которых при размножении делятся не все, так как венец из четырех клеток у переднего полюса потерял способность к размножению. Это еще более резко выражено у рода Volvox (рис. 293), у которого только некоторые клетки задней оболочки шара сохранили способность к размножению. Как на пример крайней дифференциации и ограничения размножения определенными клетками у высших водорослей можно указать еще на образование спор у бурой водоросли Cutleria (Aglaozonia) (рис. 294).

Те же отношения наблюдаются при образовании спор у мхов и папоротников (рис. 295). Сюда же можно отнести еще оболочки соматических клеток (клетки tapetum), окружающих спорангий снаружи. Это—соматические вспомогательные образования, которые отчасти уже намечаются

у водорослей и грибов. Связь агамного спорообразования мхов и папоротников с редукцией хромосом, о которой нам придется говорить по-

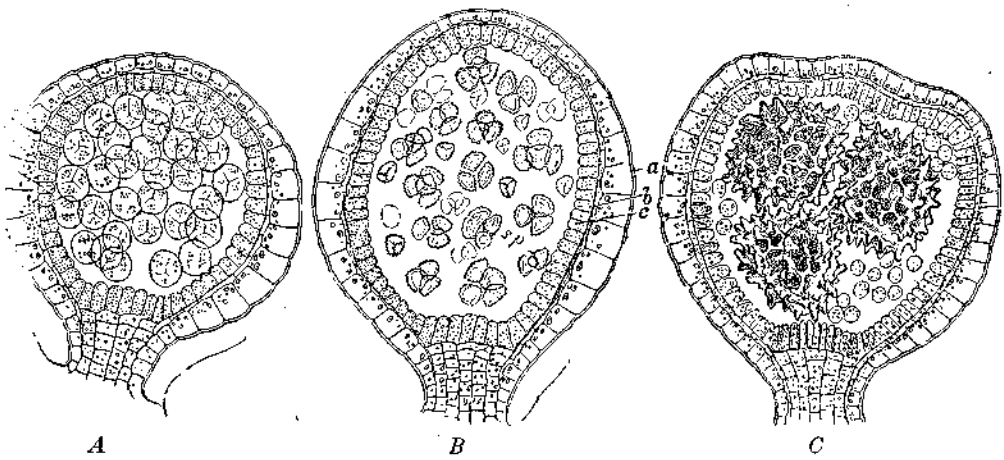


Рис. 296. Спорангии Selaginella в продольном разрезе. *A*, *B*—микроспорангии; *C*—макроспорангии; *a*, *b*—клетки стенок; *c*—клетки тапетума (из Ф. О. Боуера).

дробнее в другом месте, встречается уже при агамном спорообразовании зеленых, бурых и красных водорослей и грибов (зигомицеты, аскомицеты, базидиомицеты).

У некоторых папоротников, как известно, половая дифференцировка сказывается даже во время агамного спорообразования так как развиваются спорангии, образующие макро- и микроспоры (рис. 296). Из макроспор развиваются женские, из микроспор—мужские растения. У всех цветковых растений выступает гомология со спорообразованием у мхов и папоротников, но с особенной ясностью на тычинках скрытосемянных (рис. 297). Здесь со спорообразованием также всегда связано и редукционное деление. Однако у всех цветковых благодаря редукции гаметофита в гаплофазе[1] весь процесс бесполого агамного спорообразования сведен к вспомогательному приспособлению для полового размножения и потерял всякое значение как особый вид размножения.

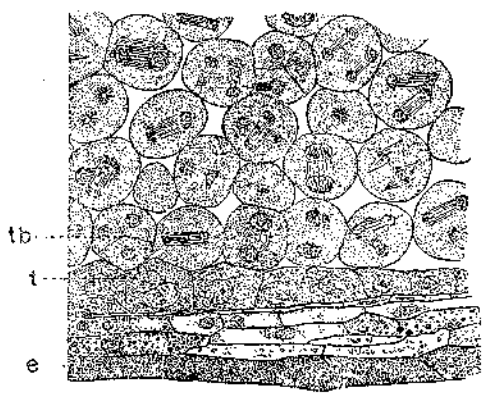


Рис. 297. Часть пыльника Pinus laurentina с делениями ядер и образованием тетрад в материнских клетках пыльцы. *e*—эпидермис; *t*—клетки; *tb*—образование тетрад (по Культеру и Чемберлену, 1910, из Эрнста).

2) Гамогония и половое размножение

Гамогония представляет собой соединение процессов оплодотворения с цитогенным размножением клетки, т. е. образование особых клеток

[1] Подробнее о гаметофитах и гаплофазе см. в отделе о чередовании поколений.

размножения—гамет, которые посредством следующего затем оплодотворения соединяются в з и г о т у. Далее мы увидим, что существуют процессы оплодотворения, не связанные с размножением. О половом размножении можно говорить только тогда, когда оплодотворение протекает в клетках, являющихся результатом особого вида размножения, обычно множ-

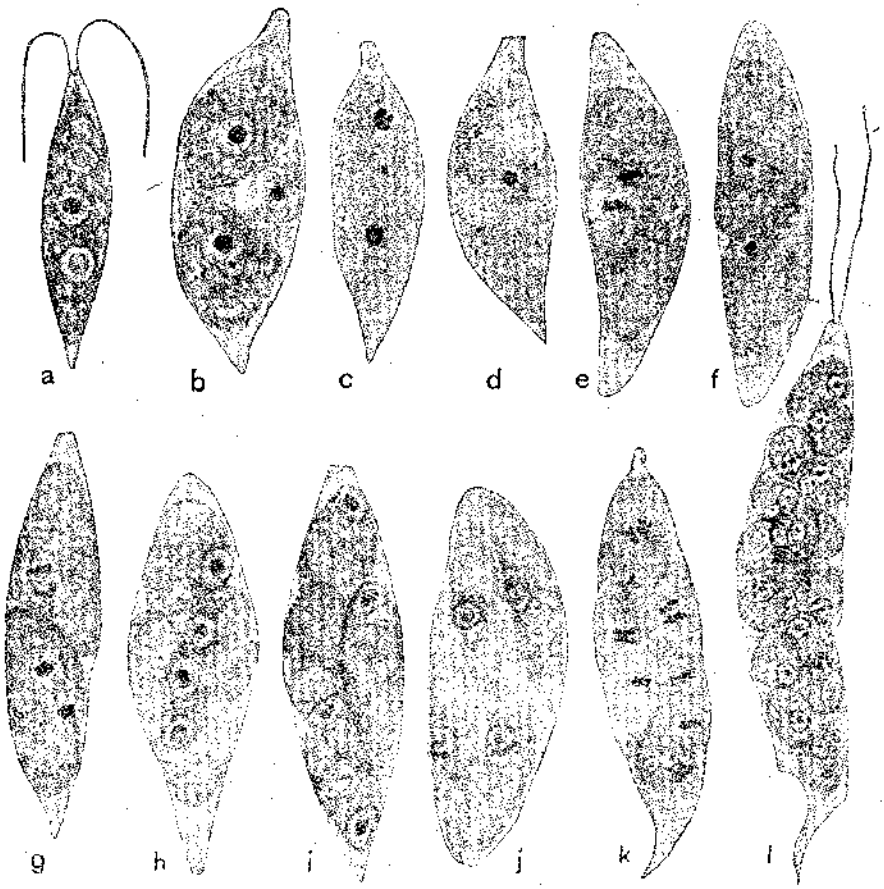


Рис. 298. Chlorogonium elongatum Данжар. *a*—вегетативная форма; *b*—*j*—девять стадий агамного размножения; *b*—*d*—растворение пиреноидов; *e*—первый митоз; *f*—*h*—деление на два и на четыре; *i*, *j*—образование базальных телец и новых пиреноидов; *k*, *l*—конечные стадии образования гамет; *k*—стадия восьми клеток с митозами (10 хромосомами); *l*—стадия шестнадцати клеток. По фиксированным и окрашенным препаратам (окраска Safranin-Lichtgrün) (увел. 1950, по Гартману, 1919).

ственного деления. В простейших случаях половые зачатковые клетки—г а м е т ы—ничем не отличаются от обычных а г а м е т. Так, строение гаметы Protosiphon вполне подобно строению зооспор этой водоросли, и способ дальнейшего развития клеток размножения (агамный или посредством копуляции) зависит только от внешних условий. То же самое происходит и во многих других случаях, в которых имеет место морфологически ясная половая дифференцировка гамет, как например у гамет многих видов Chlamydomonas. И здесь половые зачатковые мужские и женские клетки при известных условиях всегда могут развиваться партеногенетически. К этому процессу мы еще вернемся. Здесь же следует указать только на

что между половым и агамным размножением посредством единичных
ельных клеток принципиальной разницы нет. Размножение и органы
множения в обоих случаях одинаковы и гомологичны. У Chlorogonium,
утникового из группы Volvocinae (рис. 298), гаметы отличаются от агамет
оспор) только своей малой величиной, так как при образовании гамет
едуют друг за другом четыре деления, а при образовании агамет—обыч-
только два. У мелких гамет Trichosphaerium есть
утики, а у более крупных агамет—псевдоподии
ис. 321, стр. 340). Только при более резких половых
зличиях выступает и более резкая разница между
половой и агамной цитогонией. Размножение у жен-
ских особей часто редуцируется (кокцидии, Saprolegnia);
неоднократно встречаются различные особенности или
вспомогательные приспособления, которые вслед за
половой дифференциацией служат для оплодотворения,
и т. д. Мы не будем здесь на этом останавливаться.
Как и в главе о спорообразовании, следует подчерк-
нуть гомологию так называемых половых органов выс-
ших Thallophytae и многоклеточных растений и жи-
вотных с агамными спорангиями и агаметангиями низ-
ших форм.

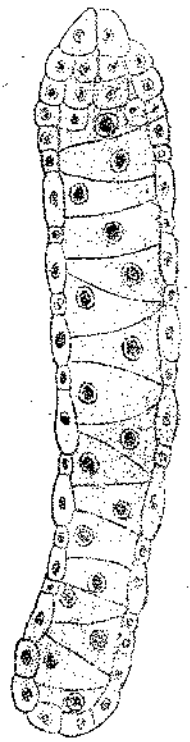


Рис. 299. Самка Rhopalura Metschnikowi. Снаружи слой соматических клеток, внутри (темные)—яйца (увел. 550, по Коллери и Мелилю, 1905).

Так, у высших водорослей, Cutleria, Dictyota или Fucus, не только образование сперматозоидов, но и образование яйца по существу происходит таким же образом, как образование зооспор. То же самое наблюдается у оомицет и у аскомицет. Не развитие и образование мужских (антеридии) и женских (аскогоны) органов размножения мхов и папоротников сходно с образованием спорангиев у этих растений. Несомненно это—гомологичные образования. Можно провести соответствующую гомологию образования мужских и женских органов цветковых растений, хотя здесь полной гомологии препятствует редукция гаплофазы.

Возникает вопрос, можно ли также провести гомологию образования мужских и женских половых клеток мужской половой железы (яичники и семенники) у многоклеточных с агамными и гаметными множественными цитогониями простейших? И на этот вопрос можно ответить утвердительно. У Volvox и у Agmozonia или [illegible] только определенные клетки и группы клеток сохранили первоначально присущую всем клеткам способность к размножению, тогда как прочие клетки превратились в соматические,—подобную же картину мы наблюдаем и у большинства высших животных. Особые половые органы, как и другие органы, не образуются из любого клеточного материала в течение развития животного. Наоборот, с самого начала некоторые клетки или группы клеток сохраняют способность к размножению, тогда как другие дифференцируются в клетки органов и тканей. Эти клетки, предназначенные для размножения, могут быть разбросаны по всему телу, как у губок и кишечнополостных (то же мы наблюдаем в эмбриональных клетках цветковых растений), или же с самого начала они локализируются в виде небольшой определенной группы клеток в определенном месте у развивающегося эмбриона. Энергия деления

этой группы вначале отстает от энергии деления обычных клеток, дифференцирующихся в органы, но потом они размножаются и вместе с вспомогательными клетками образуют яичники и семенники.

Конечно образование и расположение зачатковых клеток у отдельных групп многоклеточных животных, их распределение в организме, снабжение их всеми возможными вспомогательными аппаратами и приспособлениями, служащими для питания клеток, для совокупления, для удаления половых продуктов и т. д., у разных классов и отрядов гетеропластических животных чрезвычайно различны, и об общей гомологии всего развития половых клеток не может быть и речи. Эти организации приобретены самостоятельно различными группами и только при сравнении друг с другом получают ограниченное филогенетическое значение и могут считаться гомологичными. Но этих организаций мы здесь и не касаемся. Мы рассматриваем здесь не расположение, а самое образование половых клеток. Нет сомнения, что половые клетки и их способность к размножению имеются налицо раньше всякой другой организации многоклеточных, и что именно из них до известной степени возникают клетки тела, а не наоборот: из клеток тела не образуются половые клетки.

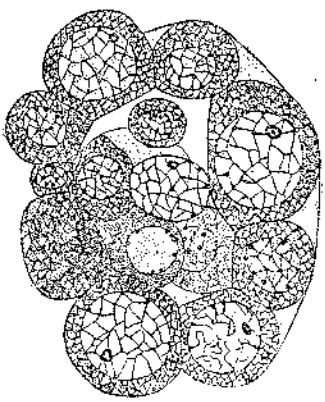


Рис. 300. Самка Dicyema. Наружные соматические клетки превращаются здесь в яйца (увел. 1 000, по Гартману, 1907).

Сравнение развития соматических клеток у ряда форм, принадлежащих к Volvocineae, доказывает эту мысль (Eudorina, Pleodorina, Volvox, стр. 315—316). У Eudorina все клетки являются одновременно и клетками, предназначенными для размножения, и клетками тела. У Pleodorina спереди отделяется венец из четырех клеток, ставших соматическими и потерявших способность к размножению. У Volvox большая часть клеток не способна к размножению и в качестве соматических клеток отделяется от эмбриональных клеток. В принципе то же самое происходит у всех гетеропластических животных. Только зачатковые клетки сохраняют свой эмбриональный характер и длительную способность к делению, и клетки тела происходят от них. Поэтому зачатковые клетки в известном смысле можно непосредственно сравнивать с простейшими или с поколениями простейших.

Но и закладка и образование гонад, особенно у самых низших классов многоклеточных, во многих отношениях напоминают как агамное, так и гаметное образование половых клеток у простейших. Так, яйца и семенные клетки Mesozoa образуются таким же способом, как агаметы, и половозрелый индивидуум Mesozoa представляет собой не что иное, как плотную массу половых клеток, окруженных одним слоем соматических клеток (рис. 299). Строение целого животного здесь до известной степени проще, чем строение спорогония мха. У самок дициемид весь индивидуум распадается, в том числе и соматические наружные клетки, превращающиеся здесь также в яйца; как при множественном размножении простейших, остается только часть осевой клетки в качестве остаточного тела (рис. 300).

Между настоящими многоклеточными мы находим два разных типа закладки и образования гонад. В первом и простейшем типе, встречающемся

только у кишечнополостных и губок, зачатковые клетки, мужские (эти гнездами) и женские, просто разбросаны в тканях животного, у губок—в мезодерме, у кишечнополостных—в энтодерме или эктодерме (рис. 301). Это положение несколько сходно с размещением гамет и агамет

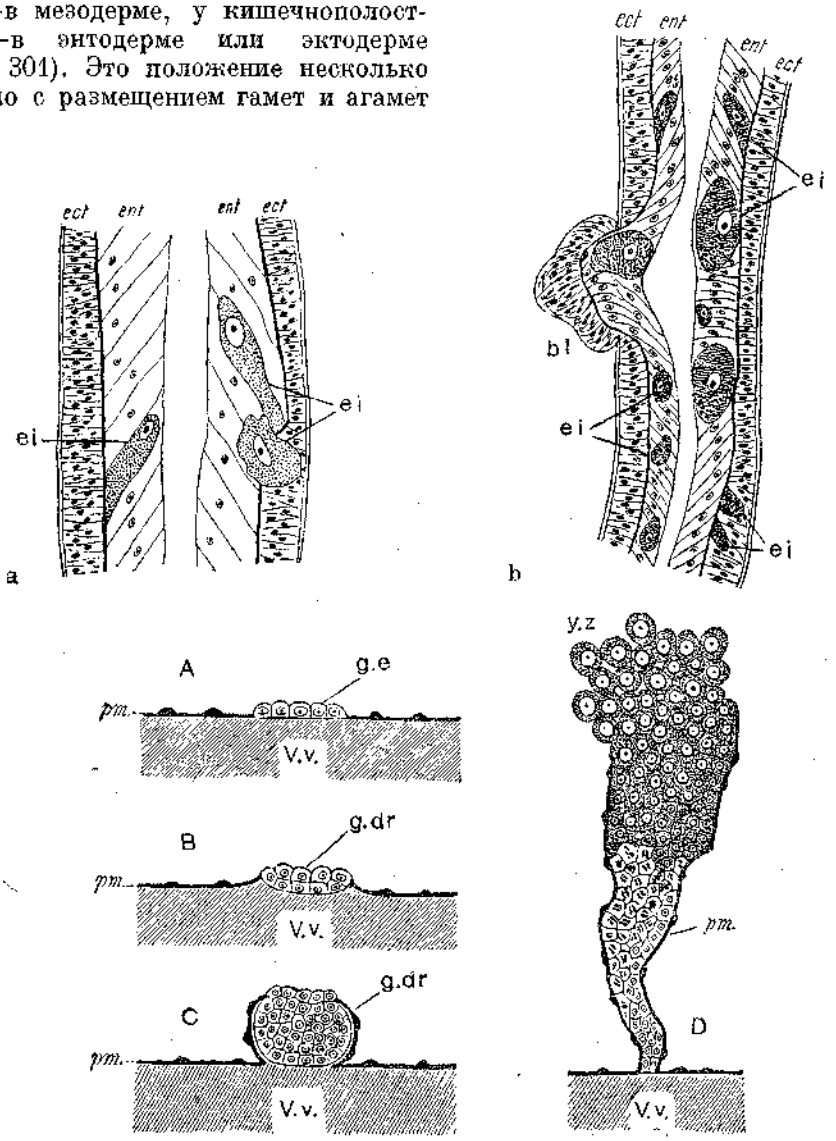


Рис. 301. *a* и *b*—продольный разрез через ветку гидроидного полипа (Eudendrium racemosum) с блуждающими овоцитами *(ei)* в эктодерме *(ect)* и энтодерме *(ent)* с прорывами опорной пластинки для прохода из одного в другой зародышевый лист; *bl*—почка бластостиля; *c*—развитие яичника дождевого червя (Amphitrite rubra); *A—C*—зародышевый эпителий *(g.e)* и половая железа *(g.dr)* в виде выроста перитонеального эпителия *(pm)*; *D*—яичник с отделяющимися овоцитами *(y.z)*; *V.v*—брюшной сосуд (*a* и *b*—по Вейсману, 1883, *c*—по Э. Мейеру, 1887, из Коршельта).

у Volvox. Но уже у кишечнополостных часто встречаются группы зачатковых клеток, объединенные в гонады и окруженные соматическими вспомогательными клетками. Эти гонады встречаются здесь в бо́льшем коли-

честве, чем у высших животных. Для всех высших групп характерно почти всегда образование двух обычно двусторонне симметрично расположенных гонад, снабженных как правило всеми возможными вспомогательными при-

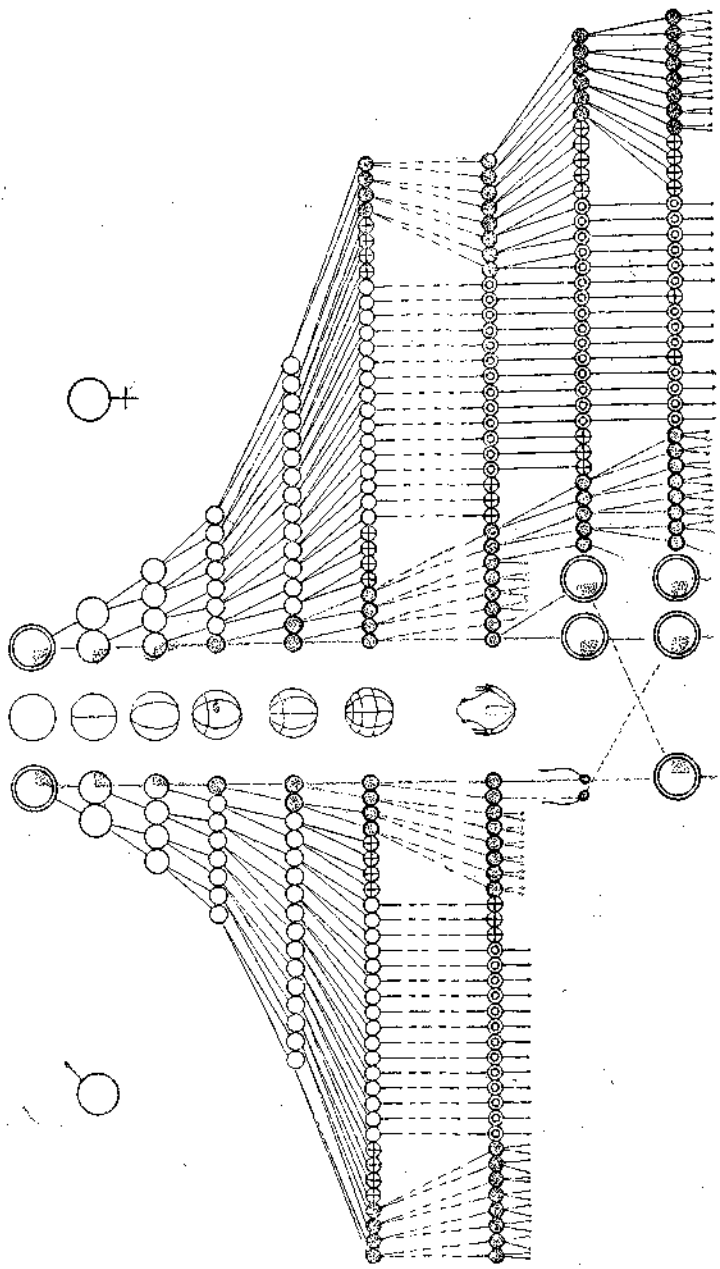


Рис. 302. Схематическое изображение зачаткового пути и дифференцировки тела. Зачатковый путь—красный. Эмбриональные клетки—белые. Дифференцированные, способные к делению клетки—с кружком посредине. Отмирающие клетки—с крестиком. Клетки меристемы—с мелким пунктиром. Начиная с шестого этапа деления, нарисована лишь небольшая часть клеток. Изображенные посредине стадии развития лягушки должны наглядно изобразить настоящее расположение тех клеток дробления, которые в схеме представлены линейным генеалогическим древом. Красное пятнышко на яйце изображает «вещество зачаткового пути». У самца (♂) не изображено дальнейшего развития клеточных поколений. Оно то же, что и у самки направо (по Белару, 1928).

способлениями, служащими для питания, отделения, оплодотворения и т. д. Мы не будем однако подробно рассматривать все эти отношения.

Простейшим диффузным и локализованным яичникам и семенникам соответствуют органы размножения растений, обладающих в точках роста

в других тканях меристемы длительно сохраняющимися эмбриональными тканями, дающими постоянно начало клеткам, предназначенным для размножения и (у организмов, образующих так называемые «открытые» системы) способным в течение долгого периода воспроизводить все другие органы. У Coelenterata (Hydra), турбеллярий и олигохет, обладающих подобно растениям и простейшим способностью вегетативно размножаться, в теле всегда находятся эмбриональные, длительно способные к размножению, не дифференцированные клетки. Таковы интерстициальные клетки гидр (Хаджи, П. Шульце) и необласты олигохет (Геммерлинг). Они всюду дают начало гонадам.

Образование строго локализованных гонад (в особенности, если они закладываются впервые на поздних стадиях развития) повидимому го-

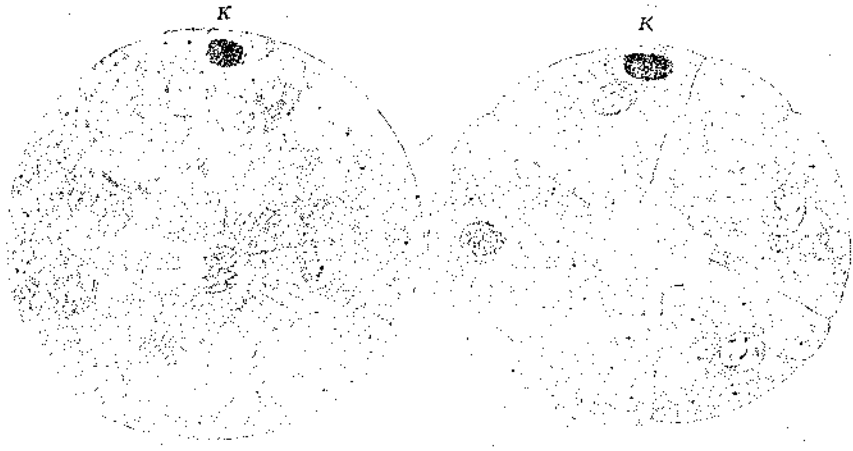


Рис. 303. Оплодотворение и морула у Sagitta. *K*—тельце зачаткового пути (по Бухнеру, 1910).

ворит против нашего утверждения, что половые клетки существуют ранее всякой иной организации многоклеточных. Однако более точное исследование таких случаев открыло так называемый «зачатковый путь» («Keimbahn») и доказало таким образом справедливость этого взгляда.

Типы зачаткового пути очень различны у разных групп животных. Мы не будем их описывать в деталях, но ограничимся немногими примерами. Приведенная схема (рис. 302) дает представление о ходе развития зачаткового пути. Посредством трех первых делений образуются, как видно на схеме, восемь клеток, из которых одна, обладающая особой плазмой (на рисунке представленной красным цветом), называется первичной половой клеткой, в то время как семь остальных представляют недифференцированные клетки дробления, позднейшие потомки которых дифференцируются на клетки разных органов и тканей тела. Первичная половая клетка образует далее посредством равных делений, при которых специфическая плазма равномерно распределяется, первичные половые клетки (овогонии и сперматогонии), из которых при наступлении половой зрелости развиваются способные функционировать собственно половые клетки или гаметы (яйца и сперматозоиды).

Наиболее распространенный тип зачаткового пути следующий: протоплазма некоторых бластомеров отличается определенной структурой или включениями, которые или сохраняются все время или периодически

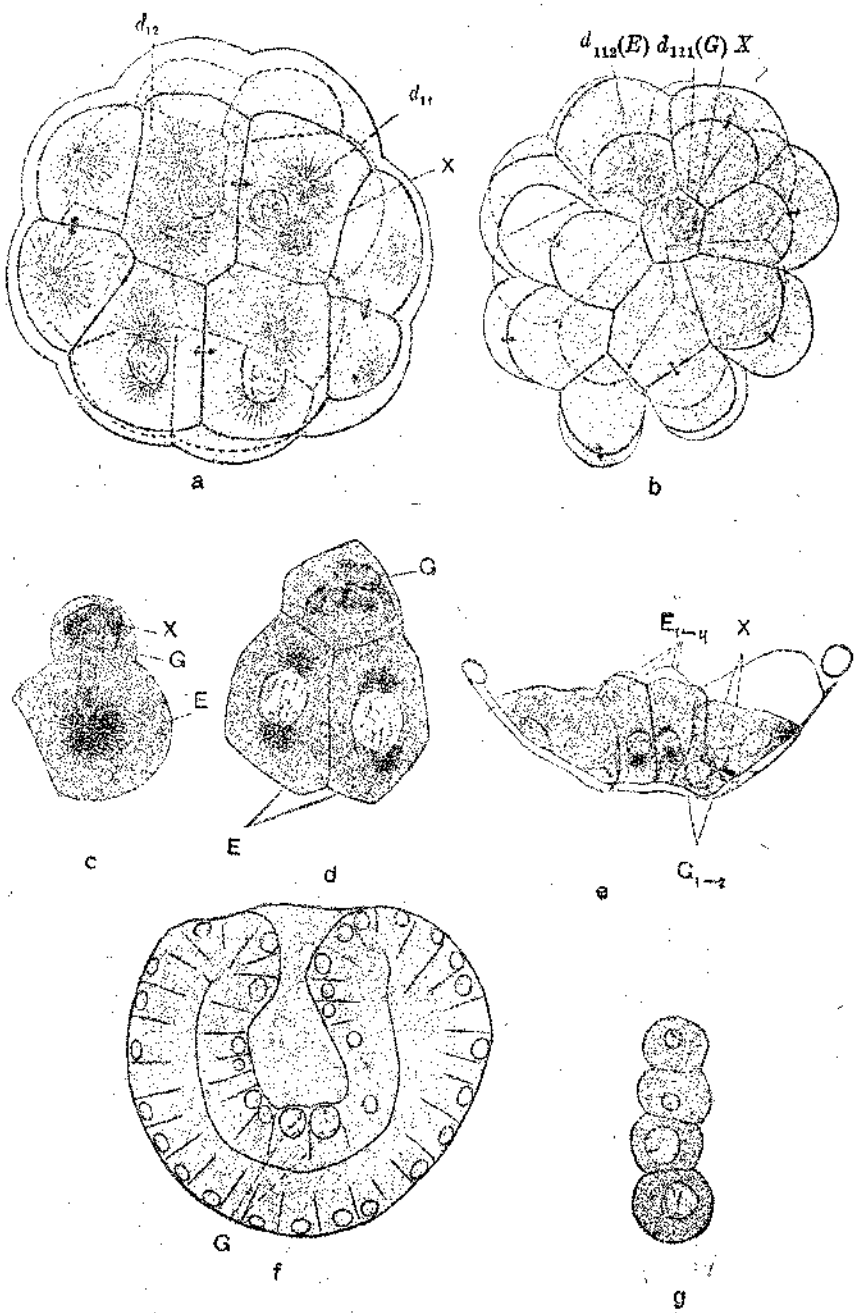


Рис. 304. *a* и *b*—16- и 32-клеточная стадия Sagitta (рассматриваемая с вегетативного полюса) с тельцем зачаткового пути *(X)* в одной из клеток; *c*—дифференциальный митоз при образовании 32-клеточной стадии. Образуются клетки *G* с *X* (тельцем зачаткового пути) и *E*; *d*—митоз клетки *G* на 63-клеточной стадии. Тельце зачаткового пути распределяется по разным клеткам; *e*—начальная стадия гаструляции в профиль. Клетки *G (1* и *2)* и *E (1—4)* темнее соседних; *f*—готовая гаструла с клетками зачаткового пути *(G)* в глубине впячивания; *g*—четыре первичных половых клетки (2♂, 2♀), возникающие из седьмого деления зачаткового пути (по Елпатьевскому, 1909).

появляются во время митоза. От этих клеток происходят в конце концов первичные половые клетки. Иногда эти структуры локализованы в определенных местах еще в неразделившемся яйце. Так, в яйце Sagitta на стороне, противоположной направляющим тельцам, находится сильно окрашивающееся тельце, так называемое тельце зачаткового пути (рис. 303). Происхождение этого тельца еще спорно, но относи-

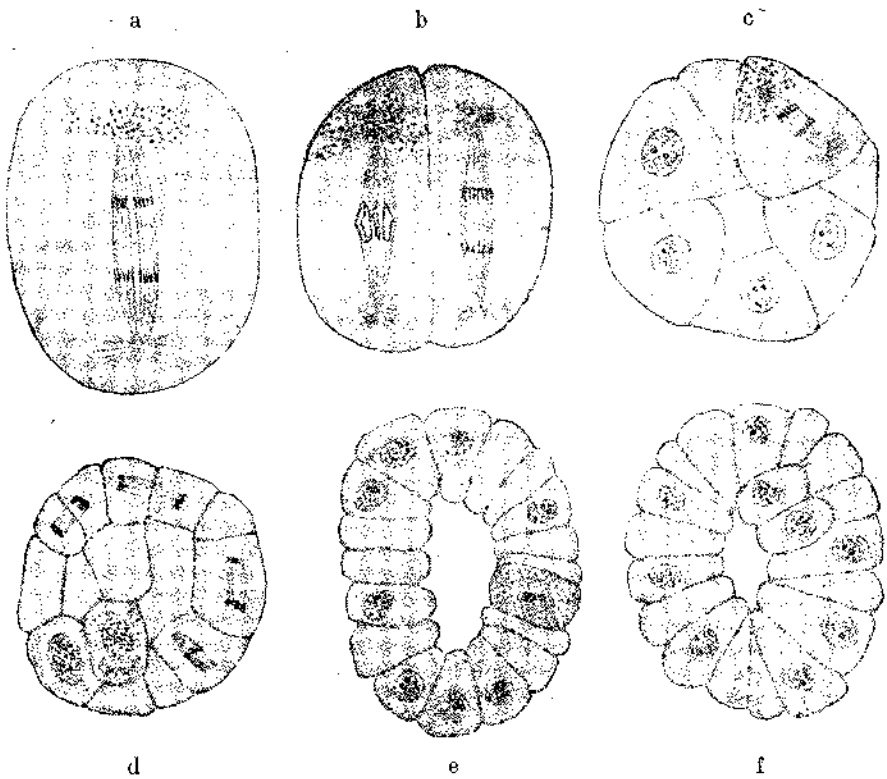


Рис. 305. Дробление и определение зачаткового пути у Cyclops fuscus (веслоногое). *a*—эктосомы на одном из полюсов первого веретена дробления; *b*—то же при втором делении дробления, причем деление клетки с эктосомами несколько отстает; *c*—то же, конец пятого этапа деления; *d*—первая первичная половая клетка, эктосомы распределены в клетке, начало шестого этапа деления (переход от 32 к 64-клеточной стадии), *e*—*f*—деление первичной половой клетки надвое (конец седьмого этапа дробления, 127 клеток+1 первичнополовая клетка) (по Амма, 1911, из Бухнера).

тельно его дальнейшей судьбы во время дробления данные Бухнера и Елпатьевского, исследовавших его независимо друг от друга, вполне совпадают. Оно переходит при первых делениях дробления всегда только в одну клетку, и этот период продолжается до шестнадцати- или тридцатидвухклеточной стадии (рис. 304, *a*, *b*). Рис. 304, *c* показывает дифференциальный митоз на тридцатидвухклеточной стадии. Затем тельце распадается на куски, распределяющиеся при ближайшем делении на две клетки (*d*, *G*). Эти обе клетки первичные половые клетки (*G*); они значительно отстают в темпе деления от прочих клеток дробления и попадают при наступающей затем гаструляции на дно первичной кишки (*f*). После вторичного деления возникают четыре клетки (*g*), из которых позднее образуются семенники и яичники.

Веслоногие (например Cyclops по Амма) представляют отличающийся от этого способ определения зачаткового пути. Здесь в митозах дробления у одного из полюсов веретена появляются зернистые включения (рис. 305), опять исчезающие после деления. При следующем делении тот же процесс

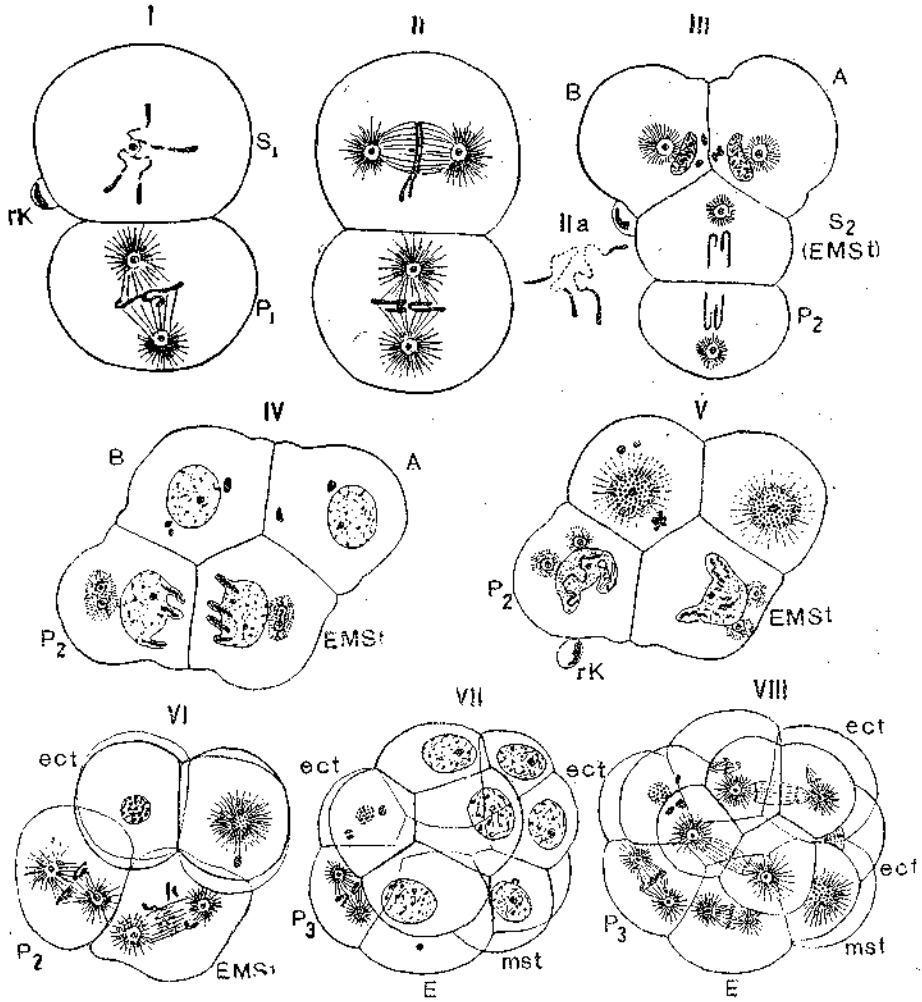


Рис. 306. Дробление и диминуция ядер Ascaris megalocephala. S_1—первичная соматическая клетка; P_1—P_3—клетки, дающие начало половым клеткам; S_2—вторая первичная соматическая клетка (*EMSt*); *ect*—зачаток эктодермы; *mst*—зачаток мезодермы и первичной глотки; *rk*—направляющие тельца; *II a*—хромосомы первичной соматической клетки (по Бовери, 1899).

повторяется и продолжается до отделения на одной из поздних стадий дробления определенной клетки, считающейся первичной половой клеткой. И здесь клетка, характеризующаяся во время митоза зернистыми включениями (называемыми эктосомами), обнаруживает замедление энергии деления. Только на стадии из 61 клетки у Cyclops происходит деление зернистой клетки на две первичных половых клетки, причем на этот раз зерна появляются не на одном полюсе, но рассеяны по всей плазме (рис. 305, *d*—*f*).

У круглого червя Ascaris megalocephala Бовери наблюдал совершенно другой тип зачаткового пути, описанный впоследствии другими исследователями на других видах нематод. Зачатковый путь здесь повидимому определяется не протоплазматическими структурами, но разницей в ядре,

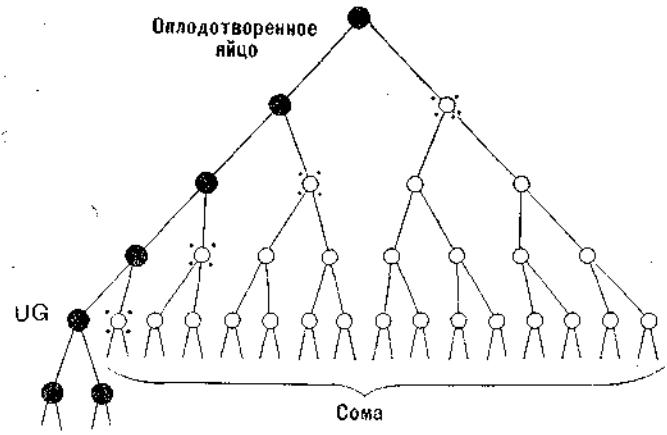


Рис. 307. Схема дробления A. megalocephala для демонстрации зачаткового пути; *UG*—первичная половая клетка (по Бовери, 1904).

именно разницей в хромосомах: вследствие диминуции (уменьшения) ядра в соматических клетках часть хромосом из него удаляется. Однако уменьшение ядра служит до известной степени только показателем зачатко-

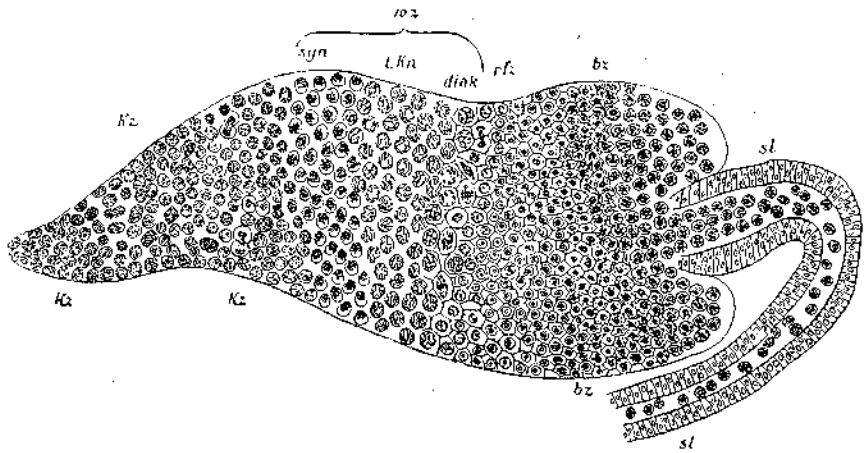


Рис. 308. Семенник и выводной канал Heterocope saliens. *kz*—зачатковая зона; *wz*—зона роста; *syn*—синапсис; *l*, *kn*—пахитенная стадия; *diak*—диакинез; *rfz*—зона созревания; *bz*—зона образования сперматозоидов; *sl*—семяпроток со сперматозоидами (по Геккеру, из Коршельта и Гейдера).

вого пути, так как Бовери указал позднее, что эта разница в ядре обусловливается разницей в протоплазме. Уже при первых двух бластомерах разница становится заметной. Из двух клеток двухклеточной стадии нормально развивается только одна (P_1), во второй же—хромосомы в середине распадаются на некоторое количество маленьких палочкообразных частей, в то время как концы их остаются сплошными (S_1, рис. 306, I). Во время реконструк-

ции дочерних ядер эти концы ядер не входят в дочерние, но остаются в протоплазме (II, III). Процесс диминуции ядерного вещества повторяется таким же образом при ближайших делениях у одного из потомков клеток P_1—P_3 до стадии 16 клеток (VI—VIII). Таким образом получается пятнадцать клеток с уменьшенными маленькими ядрами и только одна (P_3), содержащая весь хроматин. Потомство клеток с уменьшенными ядрами позднее образует соматические клетки (рис. 306, 307). Только после пятого этапа деления клетка зачаткового пути уже не отделяет более соматических клеток, но делится на две равные клетки, которые, содержат полный комплект хроматина; обе эти клетки—первичные половые клетки, из которых позднее образуются семенники и яичники.

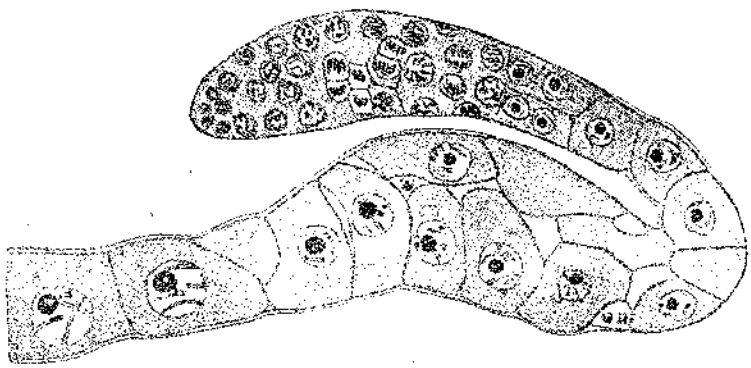


Рис. 309. Canthocamptus staphylinus. Разрез через яичник и яйцевод. *kz*—зачатковая зона; *wz*—зона роста (по Геккеру, 1892, из Коршельта и Гейдера).

Описанные процессы, протекающие в зачатковом пути, подтверждают сказанное нами выше, что половые органы (гонады) не происходят от клеток тела, но, наоборот, первичные половые клетки отделяют соматические.

В заключение приведем еще два рисунка семенника и яичника двух ракообразных (Copepoda) (рис. 308 и 309), чтобы показать на примере, каким образом располагаются половые клетки. Мы находим здесь на дистальном конце первичные половые клетки; многочисленные митозы указывают на энергичную способность к делению, и поэтому зону, в которой они расположены, называют зоной размножения. Зачатковые клетки на этой стадии называются овогониями и сперматогониями. В определенном месте яичника или семенника это размножение прекращается, и зачатковые клетки начинают расти. Этот рост виден не только в овоцитах, как называют женские зачатковые клетки на этой стадии, для которых вообще характерен исключительно сильный рост, но часто и в сперматоцитах первого порядка. В конце периода роста клетки вступают в период созревания, во время которого совершается преобразование овоцитов и сперматоцитов в зрелые яйца и зрелые спермии посредством редукционных делений, которые будут описаны ниже. Мы рассмотрим их далее в связи с процессами оплодотворения.

3) Партеногенез

Гаметы могут развиваться неоплодотворенными, т. е. претерпевать те же изменения, что и оплодотворенные зиготы. Это явление носит название

партеногенеза. Но такое же развитие, как у оплодотворенных зигот, может исходить и из простых вегетативных клеток, что называют апогамией. У тех организмов, у которых оплодотворение связано с размножением, партеногенез таким образом есть размножение без оплодотворения посредством дифференцированной в половом отношении половой клетки (гаметы, предназначенной первоначально для оплодотворения). Обычно здесь дело идет о развитии неоплодотворенных яиц (девственное размножение—партеногенез); однако у низших организмов с мень-

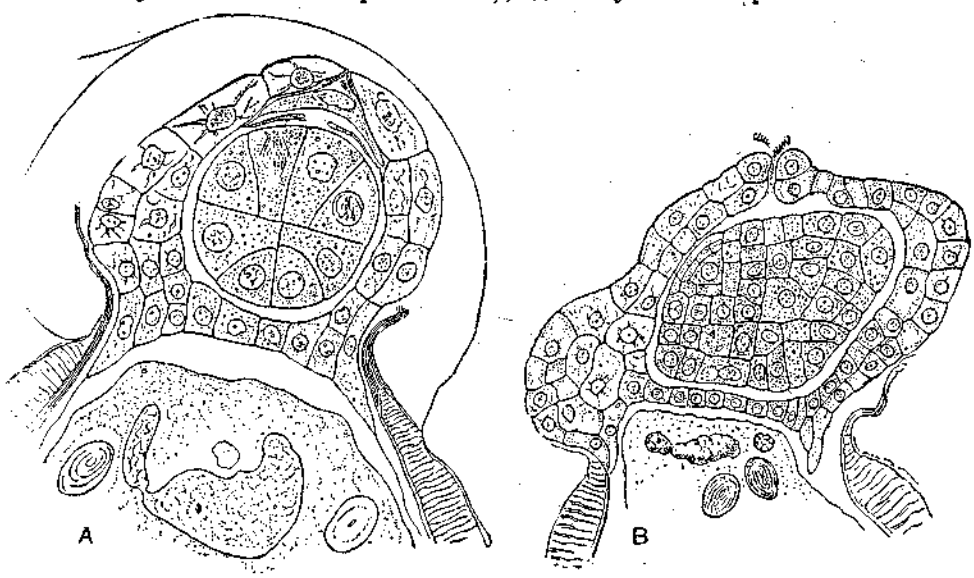


Рис. 310. *A*—Marsilia Drummondii. Зародыш, развившийся партеногенетически; *B*—Marsilia vestita—развившийся половым путем. В шейке и на шейке архегония—отмершие сперматозоиды. В *A*—сохранилась клетка канальца; в *B*—шейка архегония открыта (по Страсбургеру, 1907, из Винклера).

шей половой дифференцировкой гамет происходит развитие и мужских половых клеток (например у бурой водоросли Ectocarpus siliculosus), так что здесь нужно говорить собственно об андрогенезе. При партеногенезе имеет место частично редуцированное половое размножение. Оно особенно широко распространено в некоторых группах животных и определенным образом сменяется нормальным половым размножением. В последнее время оно часто наблюдалось у растений, у которых оно должно иметь большее распространение, чем это думали раньше. Винклер различает два вида партеногенеза—соматический или диплоидный партеногенез, если ядро яйца обладает диплоидным числом хромосом, и генеративный или гаплоидный партеногенез, когда в ядре яйца содержится редуцированное гаплоидное число хромосом. Мы ограничимся несколькими примерами.

Папоротник Marsilia Drummondii представляет хорошо изученный случай диплоидного соматического партеногенеза. У других видов этого рода происходит нормальное оплодотворение; здесь же его никогда не бывает—яйцеклетка развивается без оплодотворения (рис. 310).

У цветковых растений диплоидный партеногенез найден был впервые Мюллем на сложноцветном Antennaria alpina. От растений, ближайшие родственники которых раздельнополы, происходят почти исключительно

только женские особи, и было указано, что развитию зародыша не предшествует опыление и оплодотворение. При образовании зародышевого мешка подавляется деление материнской клетки зародышевого мешка на четыре клетки, что постоянно наблюдается у близких видов, развивающихся при помощи оплодотворения. Эта материнская клетка становится прямо макроспорой. Таким образом выпадает редукция (подробности см. дальше).

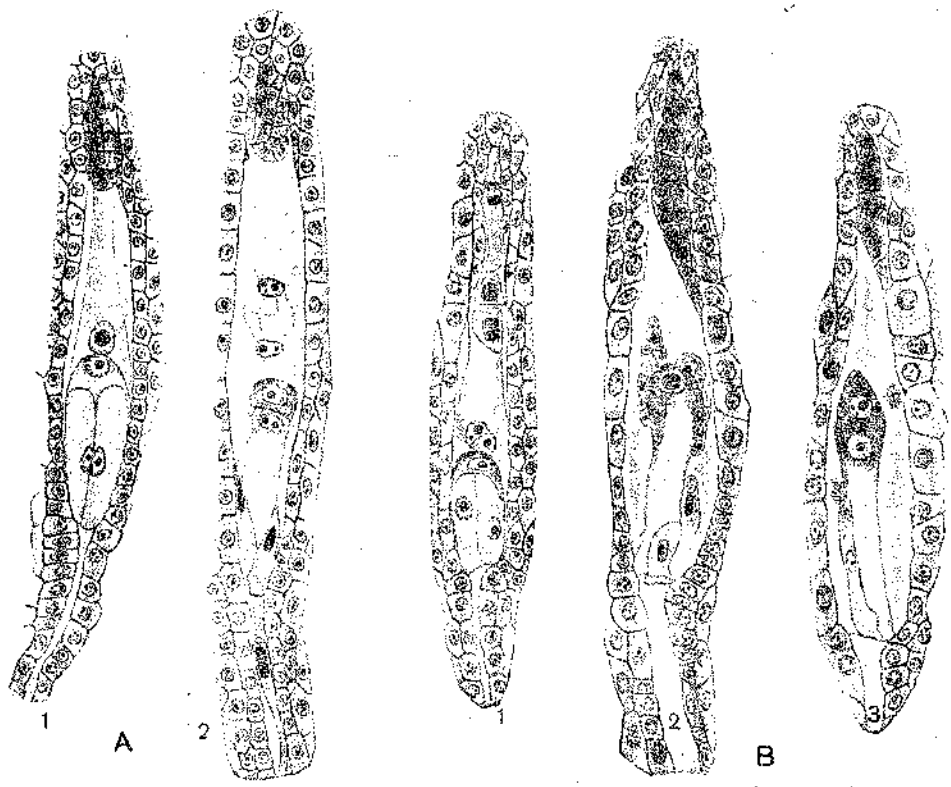


Рис. 311. *A*—Antennaria dioica. Нормальное половое развитие эмбриона; *1*—зрелый зародышевый мешок, внизу—аппарат яйца, наверху—разрастание антиподов; *2*—двуклеточный эмбрион; в микропиле еще есть остатки пыльцевой трубки; рядом с эмбрионом—разрушающиеся синергиды; *B*—Antennaria alpina. Партеногенетическое развитие зародыша: *1*—готовый зародышевый мешок; *2*—яйцеклетка начинает расти, полярные ядра приготовляются к делению, в микропиле нет следов пыльцевой трубки; *3*—двуклеточный зародыш. Полярные ядра делятся (по Юэлю, 1900, из Винклера).

и возникающая яйцеклетка обладает нормальным диплоидным числом хромосом (рис. 311). Там, где у растений (папоротников и цветковых) встречается партеногенез, как правило половое размножение совершенно отсутствует и обычно почти всегда происходит диплоидный партеногенез.

У животных партеногенез распространен шире и уже давно известен. Наблюдается и здесь диплоидный (зигофазный) и гаплоидный (гонофазный) партеногенез. Первый встречается у Aphidae, бабочек, Cladocera, Ostracoda, Nematodes, далее у коловраток (так называемые амиктические самки, производящие только партеногенетические женские яйца) и вероятно у Trematodes. Второй бесспорно известен только у Hymenoptera (пчел и ос), некоторых кокцидий, одного клеща и у коловраток (см. стр. 464). Он связан здесь с механизмом определения

пла—из гаплоидных партеногенетических яиц выходят только самцы. Мы вернемся к этому, равно как и к интересным цитологическим данным, в другом месте.

Обычно естественный партеногенез у животных встречается рядом с нормальным двуполым размножением, чередуясь с ним более или менее регулярно. (Детали см. в отделе о чередовании поколений.) Однако известно довольно значительное число случаев, когда партеногенез представляет исключительный вид размножения. Это относится например к некоторым Cladocera (ациклические формы), Ostracoda, Nematodes, далее к определенным расам Artemia salina, к водяным осликам и бабочкам, у которых в определенных местах обитания встречаются только партеногенетические самки. Здесь очевидно происходит то же самое, что и у упомянутых выше партеногенетических цветковых растений.

Некоторые насекомые, Echinodermata и черви, которые нормально размножаются при помощи оплодотворения, при отсутствии последнего выказывают некоторую склонность к партеногенезу: неоплодотворенные яйца более или менее развиваются, хотя зародыши рано или поздно умирают. От этой нормальной склонности к партеногенезу легко перейти к явлениям искусственного партеногенеза, при котором под действием различных, не встречающихся в нормальной обстановке условий яйца искусственно побуждаются к развитию. Благодаря опытам Ж. Лёба и его последователей стало известно, что искусственный партеногенез может быть вызван у организмов, принадлежащих к самым различным группам животных,—Echinodermata, Mollusca, червей и даже у позвоночных. Мы вернемся еще к этим опытам при обсуждении физиологии размножения, а здесь только заметим, что Ж. Лёбу, И. Деляжу и Ширеру из таких партеногенетических яиц, подвергнутых эксперименту, удалось получить даже половозрелых животных (морских ежей и лягушек).

Наконец следует еще упомянуть, что гаметы некоторых Protozoa и водорослей сравнительно легко развиваются партеногенетически—и не только женские, но и мужские (андрогенез). Так, переводя нити спирогиры, образующие гаметы, в питательный солевой раствор, можно побудить гаметы к тому, чтобы превратить их без копуляции непосредственно в зигоспорообразные цисты, которые развиваются затем как зиготы (рис. 312). У бурой водоросли Ectocarpus siliculosus гаметы изолированных мужских и женских растений прямо переходят в стадию покоя: они образуют оболочку цисты и потом прорастают. Во всех этих случаях имеет место гаплоидный партеногенез.

Апогамией называется размножение, при котором обыкновенные вегетативные клетки развиваются без оплодотворения или имеют ту же судьбу, как и обычно зиготы. До сих пор известно только несколько случаев как гаплоидной, так и диплоидной апогамии у папоротников и цветковых растений. У животных до сих пор не найдено ни одного случая апогамии.

б) Вегетативное размножение

Уже во введении мы указывали, что вегетативное размножение посредством особых многоклеточных тел представляет собой явление вторичное, развившееся у разных групп организмов, как приспособление к специальным условиям, и что его не следует ставить в ряд с бесполой цитогонией. Это видно из того исключительного разнообразия процессов вегетативного размножения, которое наблюдается даже у близко стоящих форм. Если рассматривать эти процессы чисто внешне, то можно сказать, что они про-

текают у животных так же, как и размножение клетки, т. е. путем деления или почкования, или последовательного почкования (образование столон

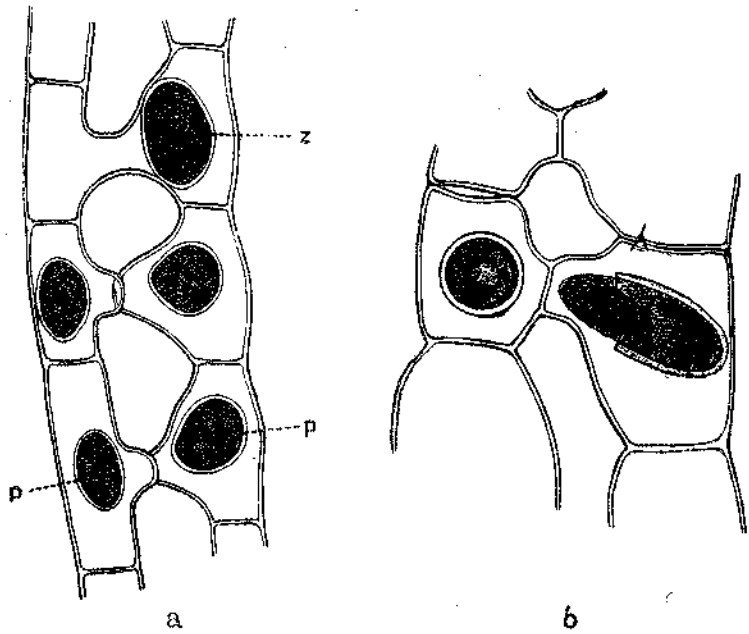


Рис. 312. Spirogyra varians. *a*—после начала конъюгации перенесенная в питательный солевой 1% раствор; *z*—зигота; *p*—партеноспоры (налево—♂, направо—♀); *b*—партеноспоры начинают прорастать (увел. *a* и *b* 300, по Клебсу, 1896).

фрагментация и т. д.). У растений к этому присоединяется еще размножение посредством отводок, через выводковые луковицы и т. д. Наконец у животных и растений вегетативное размножение может встречаться в форме образования внутри тела особых многоклеточных почек; таковы геммулы губок (рис. 313), статобласты мшанок, выводковые почки мхов и т. д.

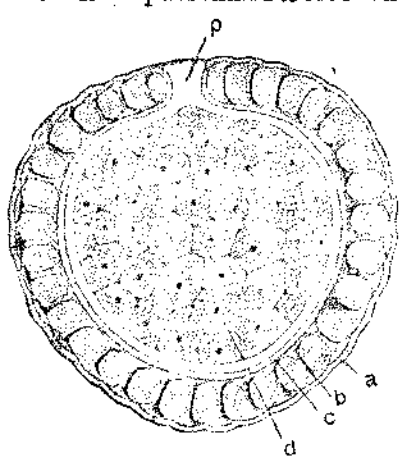


Рис. 313. Геммула Ephydatia fluviatilis. *a*—внешняя кутикулярная оболочка; *b*—слой амфидисков; *c*—внутренняя кутикулярная оболочка; *d*—зародышевое тело; *p*—пора (по Вейдовскому, 1893, из Коршельта).

Обычно вегетативные процессы размножения классифицируют на основании чисто внешних черт, между которыми нет внутренней связи. Мы не будем поэтому приводить эту классификацию, но выделим и опишем только важнейшие типы вегетативных процессов, ограничившись несколькими примерами—преимущественно теми, в которых эти процессы изучены также экспериментально-физиологически.

Вегетативное размножение встречается уже у простейших: так например у многоядерной корненожки Trichosphaerium не только бесполые агамные формы, но и половые могут размножаться чисто вегетативно путем д-

ления или почкования (рис. 321, стр. 340). Характерно для этого вегетативного размножения меняющееся число ядер у отделяющихся комплексов. Также у миксоспоридий и гаплоспоридий (рис. 314) распространены вегетативные процессы размножения посредством многоядерных плазматических тел, причем связь между делением ядра и делением клетки отсутствует. Эти процессы называются здесь п л а з м о т о м и е й. Следует однако указать, что граница между цитогенным множественным делением и вегетативной плазмотомией не резкая, так как существуют всевозможные переходы.

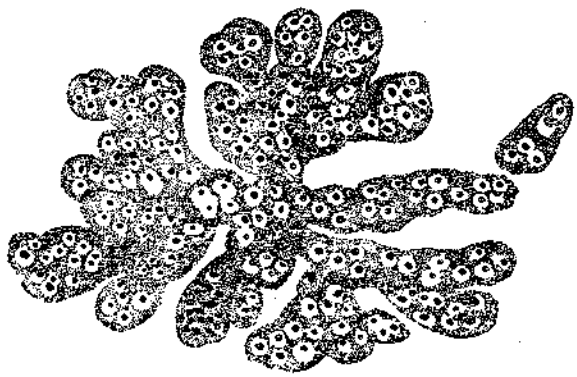


Рис. 314. Плазмотомия посредством множественного почкования Ichtyosporidium Hertwigi Сварч. (по Сварчевскому, 1914, из Гартмана).

У многоклеточных организмов вегетативное размножение естественно возможно лишь там, где существуют в большем числе более или менее эмбриональные клетки. Это имеет место только у низших классов, не обладающих типичным зачатковым путем. Так, у турбеллярий и некоторых кольчатых червей мы находим широко распространенную способность к размножению делением. В середине и ближе к заднему концу тела образуется так называемая зона деления, у которой собираются индифферентные эмбриональные клетки. После дифференцировки этих клеток в новые зачатки органов животные перешнуровываются на соответствующем месте. Они превращаются в колонию животных, прежде чем произойдет деление и связанные с ним новообразования, причем на переднем или заднем конце закладывается вторая, а иногда даже и третья, четвертая, пятая и т. д. зона деления (рис. 315). Таким образом одновременно или следуя быстро друг за другом может развиться путем деления большое количество новых индивидуумов—зооидов. Новые исследования Геммерлинга показали, что все новообразования, которые необходимы при этом вегетативном процессе размножения, исходят от эмбриональных клеток, так называемых н е о б л а с т о в.

Наши пресноводные полипы, как известно, размножаются посредством почкования. Здесь по большей части на определенном месте тела появляются маленькие выпячивания, в которые входят оба эпителиальных слоя и в которые первоначально заходит и полость тела материнского организма. С дальнейшим ростом образуется целый маленький гидроидный полип с ротовым отверстием и щупальцами на конце. На месте прикрепления его оба эпителиальных слоя замыкаются, и полип отделяется от родительского животного (рис. 316). У форм, близких к гидре, почки остаются связанными с родительским животным, и таким способом образуется целая ко-

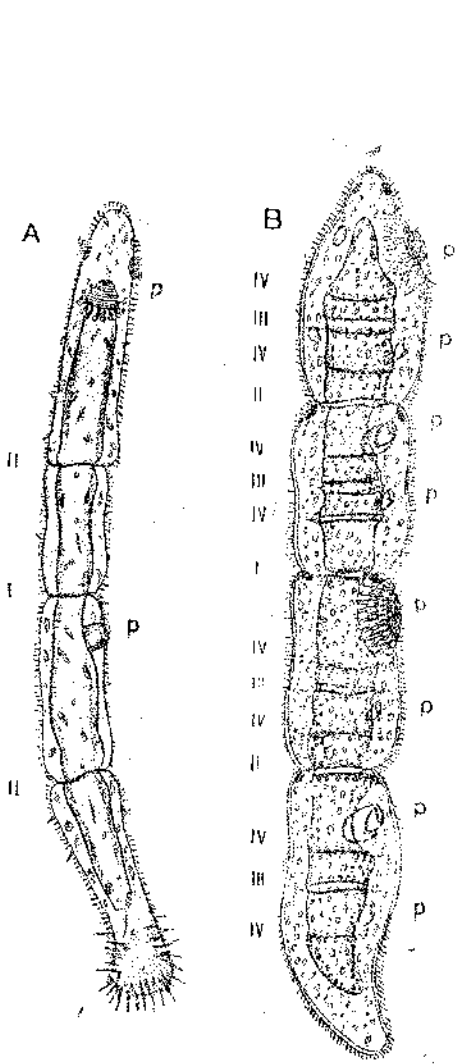


Рис. 315.

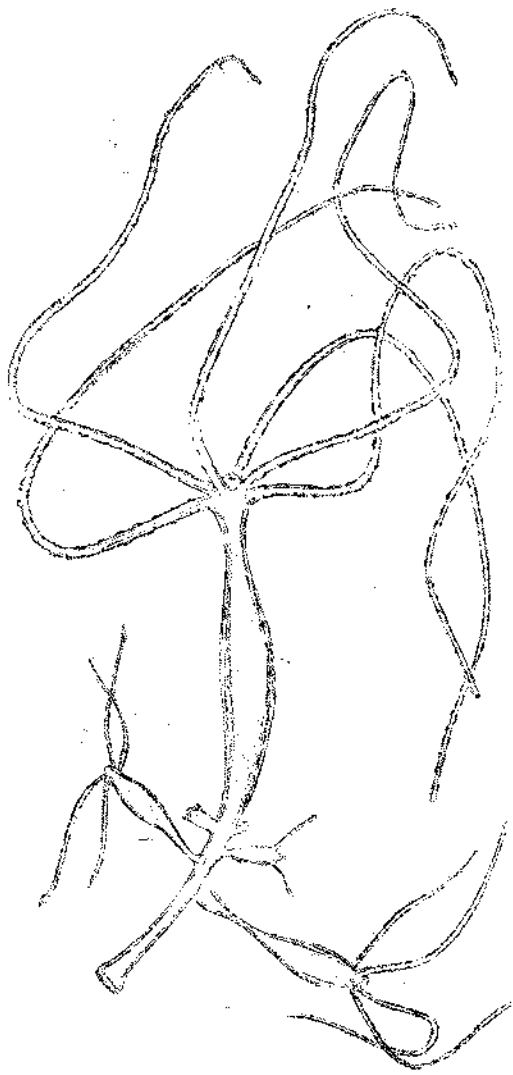


Рис. 316.

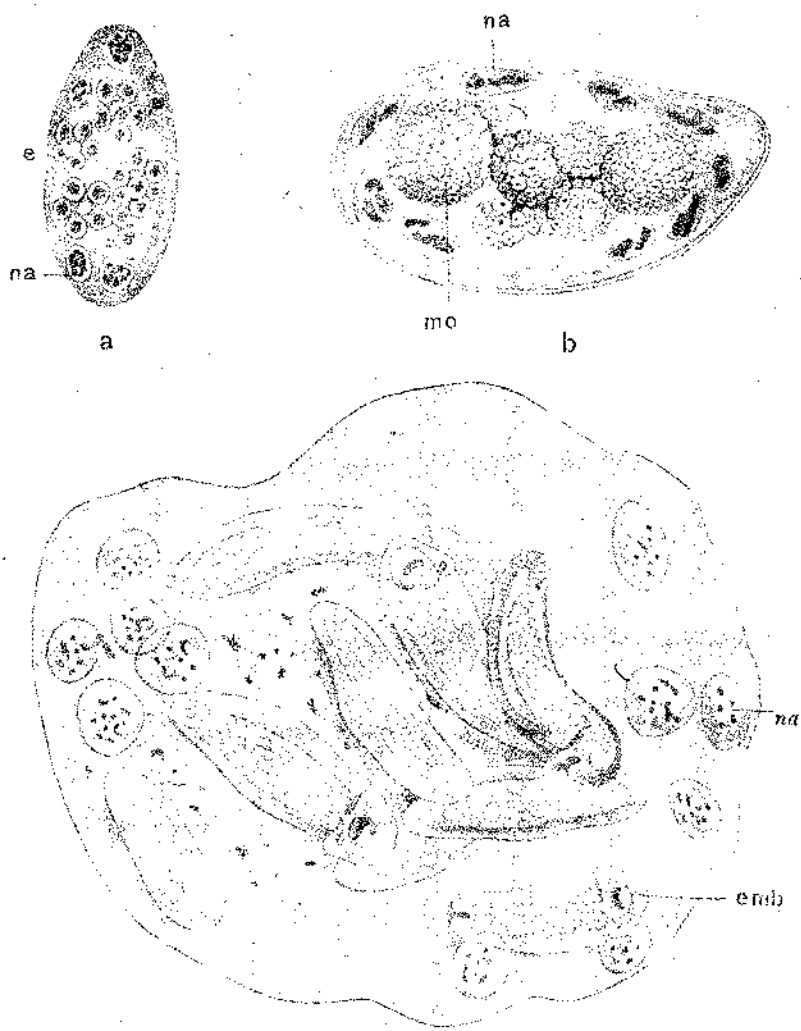
Рис. 315. Два ресничных червя Stenostomum Sieboldi и Microstomum lineare во время деления. *I—IV*—места деления 1—4-го порядка; *p*—глотка отдельных особей (по Ф. Граффу, 1882, из Коршельта).

Рис. 316. Почкующийся коричневый пресноводный полип Hydra oligactis (из Коршельта).

лония. И для наших пресноводных полипов развитие почек восходит к эмбриональным клеткам, так называемым интерстициальным (Хаджи, Шульце).

Наконец следует описать еще один замечательный пример вегетативного размножения в раннем эмбриональном периоде у Hymenoptera. Этому размножению Маршаль дал имя полиэмбрионии. Оно известно у наездников, Polygnotus minutus и Encyrtus fuscicollis, яйца которых откладываются в яйца бабочек и там развиваются. Развитие со-

ершается внутри амниона (яйцевой оболочки), образованного самим за-
дышем. В зародыше находится известное количество эмбриональных
ер (рис. 317, *a*). Около них отграничиваются определенные участки
плазмы, и отдельные эмбриональные клетки собираются в морулообразные
группы, сильно размножающиеся делением (рис. 317, *a*, *b*). Таким образом



ис. 317. Зародыши Polygnotus minutus в эмбриональной ткани бабочки. *a*—снаружи
нион с так называемыми парануклеусами *(na)*, внутри зародыши с эмбриональными
рами—*e*, во время вегетативного деления; *b*—зародыши на стадии морулы *(mo)*, *na*—
ануклеусы амниона; *c*—зародыши в эмбриональной стадии, *emb*—зародыши
(по Маршалю, 1904, из Ланга).

из одного единственного яйца благодаря вегетативному размножению мо-
лоподобных многоклеточных участков возникает большое количество
мбрионов (рис. 317, *c*). Подобные явления, хотя и не сильно выраженные,
вестны и у других животных (например возникновение 4—8 зародышей
ного и того же пола из одного яйца у броненосцев).

У огромного числа растительных организмов, начиная с известных групп водорослей, у мхов, папоротников и цветковых растений, редукционное деление связано с агамной цитогонией, наступающей между двумя процессами оплодотворения (промежуточная, или споровая, редукция по Вильсону). Таким образом здесь чередование поколений теснейшим образом связано с чередованием ядерных фаз. Из зиготы выходит неполовое диплоидное поколение, называемое обычно спорофитом, которое размножается посредством агамогонии. Развившиеся из него споры—гаплоиды, так как в них происходит редукция, и из них возникает гаплоидное половое поколение, гаметофит, образующий половые клетки. Такое чередование поколений называют антитетичным чередованием поколений в противоположность гомологичному чередованию, которое происходит или в чисто гаплоидной (гоноидной) фазе между неполовым гаплоидным и половым также гаплоидным поколениями или в чисто диплоидной (зигоидной) фазе между неполовым диплоидным и половым диплоидным поколениями.

1) Первичное чередование поколений

α) Гомологичное чередование поколений

Во всех тех случаях, когда у Protozoa и Thallophyta устанавливается настоящее половое размножение, гамогония, встречается и первичное чередование поколений, так как в этих случаях кроме того имеет место еще бесполое размножение. При этом совершенно безразлично, будут ли здесь чистые гаплонты или чистые диплонты. Это первичное гомологичное чередование поколений сперва совершенно факультативно, и размножающиеся различно поколения могут быть одинаковыми или различными. Как мы увидим далее подробно в главе о физиологии размножения, образование или исчезновение половых поколений можно вызвать, варируя условия среды. В частности исчезновения половых поколений можно добиться, делая условия среды возможно неизменными, чтобы не появились условия, вызывающие половые поколения. С другой стороны, у некоторых форм удается вполне исключить агамное поколение, т. е. заставить поколение, развивающееся из зиготы, снова размножаться половым путем.

Примером чисто факультативного гомологичного чередования поколений гаплонтов служит Stephanosphaera (Volvocineae) (рис. 320). Из зиготы, в которой происходит редукция, возникает сперва молодая колония Stephanosphaera (гаплоид—I). Она размножается обычно много раз посредством агамной цитогонии (III). При известных условиях этот процесс прекращается, и размножение совершается посредством образования гамет, копулирующих парами друг с другом и образующих вновь зиготы (IV—XII). Такое чисто факультативное гомологичное чередование поколений происходит также у диплонтов, например у солнечников Actinophrys и Actinosphaerium.

У других Protozoa, как например Foraminifera и Sporozoa, чередование поколений, напротив, закреплено [1]. Оно уже более не факультативно, но обычно обязательно и связано с бо́льшими или меньшими морфологическими изменениями особей и их размножения. Так, согласно Шаудину у Trichosphaerium sieboldi (рис. 321), возникающая из зиготы неполовоз-

[1] Следует во всяком случае подчеркнуть, что ни одна из указанных форм не изучена в этом отношении экспериментально.

релая форма (агамонт), усаженная особыми палочками, размножается амебоидными агаметами (I—III), развивающимися обычно в половые формы, дающие гаметы (IV=VIII). Вследствие копуляции гамет, снабженных жгутиками, возникает вновь зигота (IX—XIII), после чего цикл повторяется снова. Таким образом неполовая и половая формы могут кроме того размножаться одновременно вегетативно посредством плазмотомии именно путем деления и почкования многоядерных кусочков плазмы (рис. 321, *IA*, *IB* и *VI A*, *VI B*).

Строго закрепленным является чередование поколений Sporozoa. Кроме того у кокцидий и грегарин развивается еще дальнейшая особая агамная генерация, причем первая агамная генерация, выходящая из зиготы и служащая по большей части для перехода на другого хозяина, получает особую форму и особый способ размножения. Первая агамная генерация называется спорогонией, вторая—схизогонией. Только чередование поколений грегарин можно считать строго закрепленным. Закреплено ли чередование всех других споровиков—является спорным.

В сущности такие же формы чередования поколений наблюдаются и у Thallophyta. В противоположность чередованию поколений фораминифер и споровиков последовательность поколений у зеленых водорослей и оомицет по большей части совершенно факультативная и в значительной мере *зависит от внешних условий*.

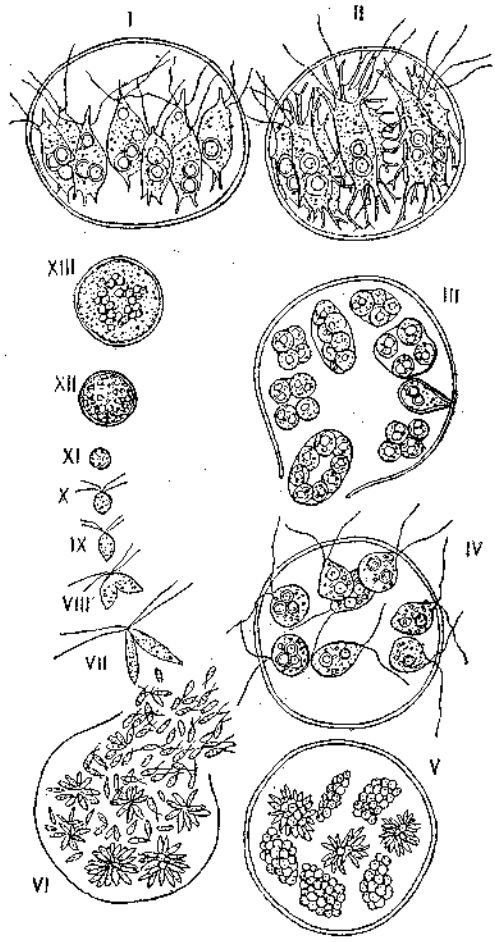


Рис. 320. Цикл размножения Stephanosphaera pulvialis Кон. *I—III*—агамогония *IV—VI*—гамогония; *VII—XI*—копуляция *XII—XIII*—рост зиготы (по Иеронимусу 1884, из Гартмана).

Антитетичное чередование поколений

Как уже было указано во введении к этой главе, чередование поколений называется антитетичным, когда редукция связана с агамным размножением (спорообразованием) и когда диплоидная неполовая генерация (так называемый спорофит) сменяется гаплоидной половой генерацией (гаметофит). В диплоидные и гаплоидные генерации могут быть при этом вставлены еще другие агамные формы размножения. Связанное со всяким оплодотворением чередование фаз ядра здесь сочетается также и с чередованием поколений. Диплоидная или гаплоидная фаза не ограничивается одной генерацией клеток, зиготой или гаметами, но все агамно размножающееся растение в то же время диплоидно, а размножающееся половым путем—

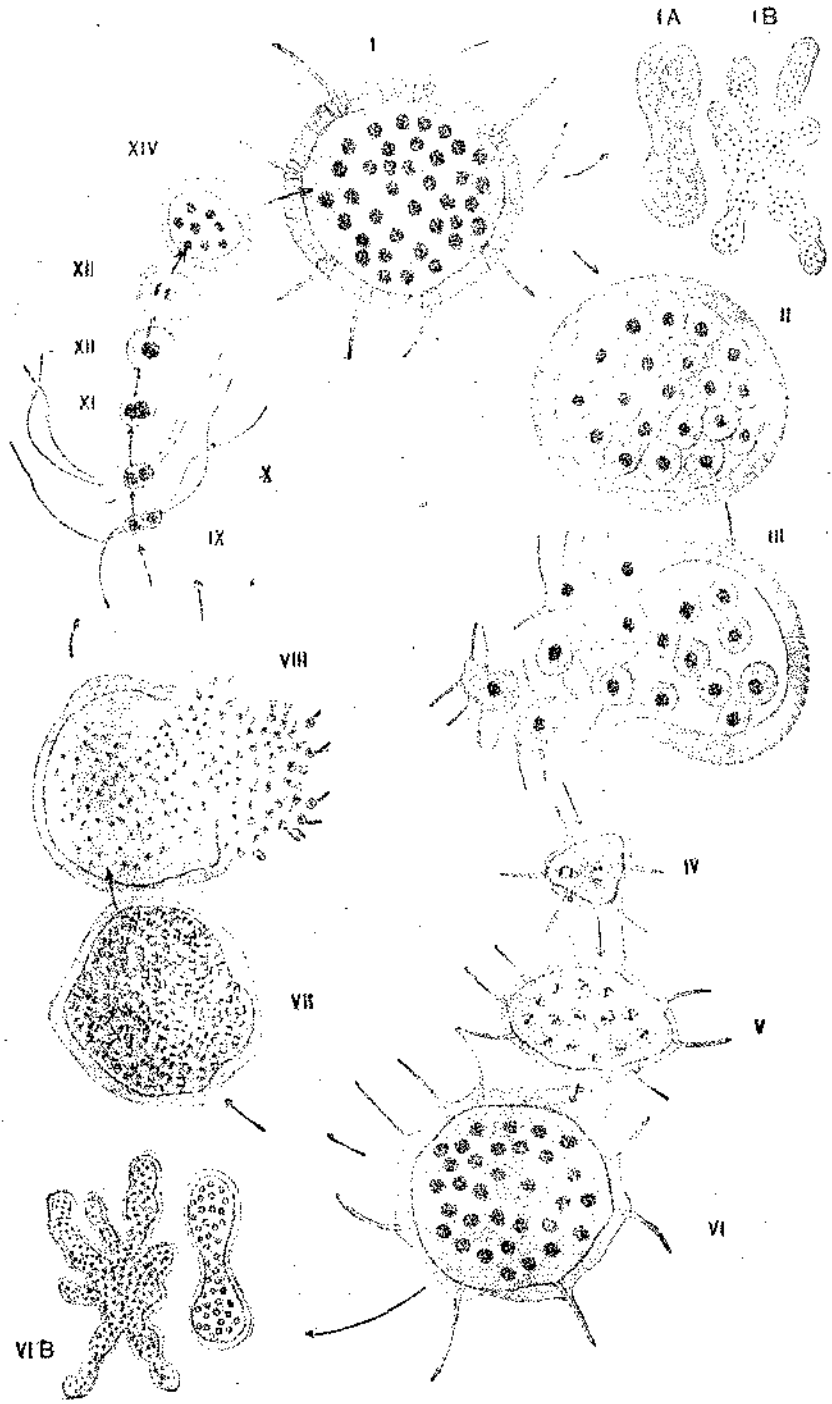


Рис. 321. Цикл развития Trichosphaerium sieboldi. *I—III*—агамное поколение; *IV—VI*—развитие гамонтов; *VII—VIII*—образование гамет; *IX—XII*—копуляция и образование зиготы, *XIII—XIV*—развитие агамонтов; *IA* и *IB*, *VIA* и *VIB*—вегетативное размножение агамонтов и гамонтов (по Шаудину, 1899, из Ланга).

гаплоидно. Это антитетичное чередование поколений обычно закреплено, так как нормально редукционное деление связано с образованием определенных агамет или спор. Оно встречается у зеленых, бурых и красных водорослей, у большого числа грибов (зигомицет, аскомицет, урединей и базидиомицет); далее в своем типичном развитии оно наблюдается у мхов и папоротников, где оно и было открыто классическими исследованиями Гофмейстера, и наконец у цветковых растений, у которых, как известно, сильно редуцированное гаплоидное половое поколение как бы скрыто и не имеет самостоятельного существования. Мы ограничимся здесь несколькими примерами (Chlorophyceae, Phaeophyceae и мхи).

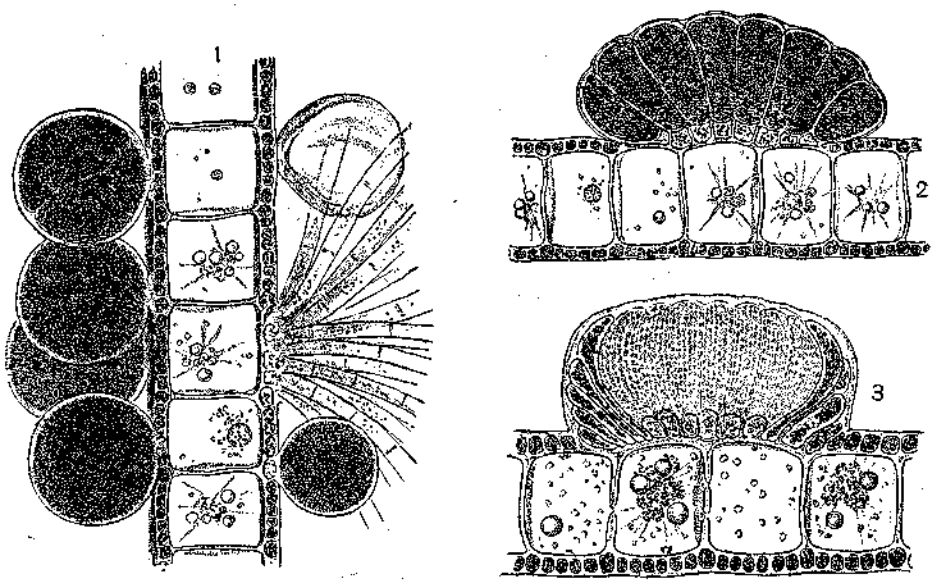


Рис. 322. Dictyota dichotoma Тюрэ. *1—3*—поперечные разрезы через слоевище, *1*—со спорангиями; *2*—с женскими, *3*—с мужскими гаметангиями (по Тюрэ, 1878, из Ольтманса).

Агамный диплоидный спорофит и гаплоидный гаметофит бурой водоросли Dictyota dichotoma внешне построены совершенно одинаково. Агамная диплоидная и половая гаплоидная генерации отличаются, не говоря о различии в числе хромосом, только тем, что первая образует неподвижные тетраспоры (при образовании которых и происходит редукция), в то время как половые растения дают начало оогониям и антеридиям, в которых развиваются маленькие снабженные хвостиками сперматозоиды (рис. 322). Всегда одна генерация следует за другой, как доказал Гойт на культурах водорослей (рис. 323).

У Cutleriaceae неполовая генерация, дающая споры, и морфологически совершенно отлична от генерации, образующей гаметы. Первая считалась, раньше чем сделалась известной их генетическая связь, особым родом Aglaozonia (рис. 324, *a*). По Ямануччи редукция у Aglaozonia происходит при образовании зооспор (рис. 294, стр. 315). Aglaozonia есть диплоидный спорофит, и из его спор возникает гаплоидный гаметофит, растение Cutleria (рис. 324, *b*). Анизогаметы, которые она производит (рис. 325), дают опять после оплодотворения диплоидную Aglaozonia. В Неаполе по исследованиям

Яманучи антитетичное чередование поколений Cutleria закреплено. Однако в других местах это не так, как показали наблюдения в природе и опыты над культурами этой бурой водоросли Куккука (Гельголанд), Черча (Плимут) и Соважо (Бордо). Из спор Aglaozonia не только возникают в этих местностях половые растения Cutleria, но и неполовые формы Aglaozonia и обратно из гаметофитов—то одна, то другая формы. Собственно чередование поколений, которое сопровождается ясно выраженным полиморфизмом, таким образом повидимому не связано непременно с чередованием ядерных фаз, как это думали раньше. Здесь необходимы однако дальнейшие исследования.

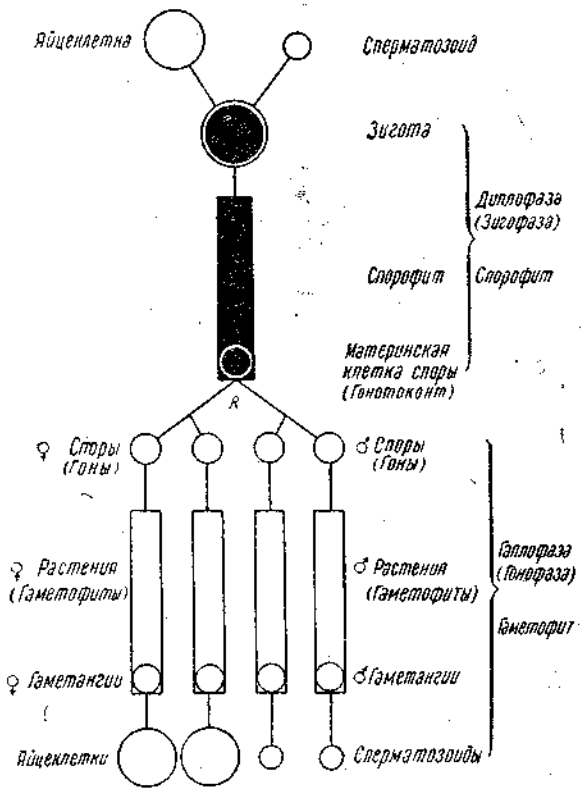


Рис. 323. Схема антитетичного чередования поколений водоросли с одинаковым образованием спорофитов и гаметофитов, например водоросли Dictyota (по Гартману, 1929).

У мхов и папоротников чередование поколений вырабатывалось совершенно иначе. Из гаплоидных спор мха (рис. 326) развивается разветвленная нить, так называемая протонема, на которой образуются в большом количестве стволики мха с листочками. Они представляют гаплоидную половую генерацию, так как на них у однодомных видов развиваются архегонии с яйцевыми клетками и антеридии с двужгутиковыми сперматозоидами, а у двудомных видов развивается лишь один пол. Из продуктов копуляции образуется многоклеточное тело, разрушающее архегон и вырастающее в спорогон. Это—диплоидная неполовая генерация (спорофит), которая развивает споры мха в сложно построенной капсуле. Последнее деление спор редукционное.

У папоротников гомологичная спорогону неполовая генерация есть собственно папоротник, гаметофит же представлен сильно редуцированным заростком папоротника. У мхов таким образом гаплоидная половая генерация выражена сильнее: у папоротников, наоборот, сильно развилась диплоидная неполовая генерация. В обеих схемах на рис. 327 и 328 показаны различные отношения спорофитов к гаметофитам у мхов и папоротников.

Хотя мхи и папоротники вообще обнаруживают закрепленное антитетичное чередование поколений, так как из спор развивается гаплоидная половая форма, а из зиготы—диплоидный спорофит, однако, несмотря на

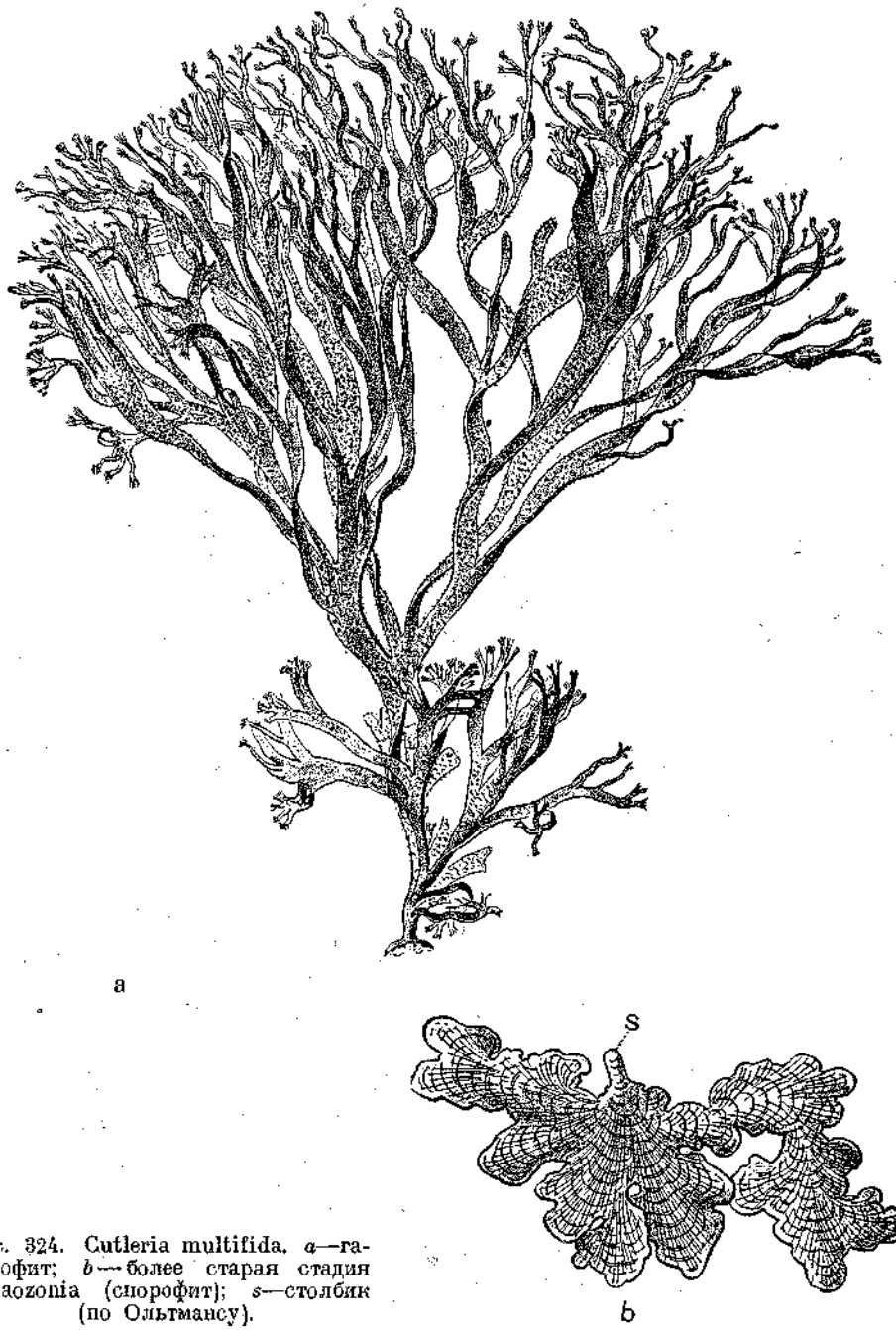


Рис. 324. Cutleria multifida. *a*—гаметофит; *b*—более старая стадия Aglaozonia (спорофит); *s*—столбик (по Ольтмансу).

это, здесь очевидно нет абсолютной связи чередования ядерных фаз с чередованием собственно поколений. Так, у некоторых папоротников встречаются диплоидные гаметофиты с двойным набором хромосом, редукционное же деление при переходе от спорофитов к гаметофитам подавляется (так называемая диплоидная апогамия), у других же встречаются гаплоидные

спорофиты с простым набором хромосом, причем гаплоидные яйца развиваются партеногенетически (гаплоидный партеногенез—Фармер и Дигби). Это, как и упомянутый выше случай у Cutleria, говорит против часто при-

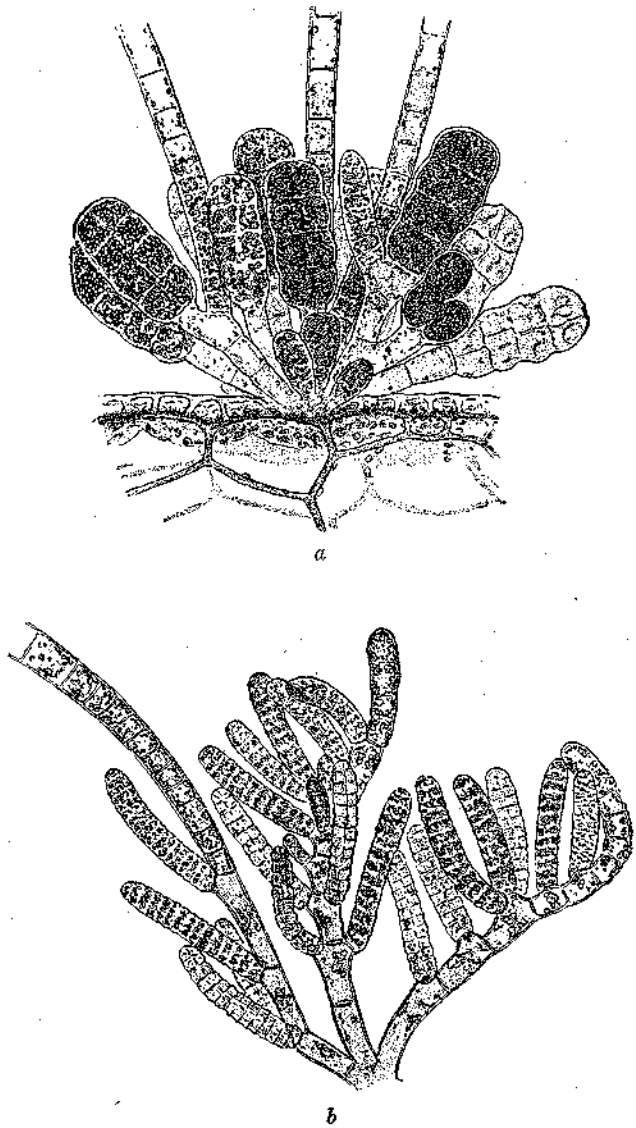


Рис. 325. Cutleria multifida. *a*—женские гаметангии (оогонии); *b*—мужские гаметангии (антеридии) (по Ольтмансу).

нимаемой причинной связи между чередованием поколений и чередованием фаз ядер.

То же самое заключение можно сделать из опытов Маршаля, Веттштейна и других, которые экспериментальным путем заставляли спорофиты разных лиственных мхов размножаться посредством апоспории, вследствие чего возникали диплоидные гаметофиты. Если держать во влажной среде

молодые разрезанные спорофиты мхов, то клетки вырастают из диплоидных спорофитов в такую же диплоидную протонему, которую в противоположность нормальным гаметофитам можно назвать апоспорной. Гермафродитные и раздельнополые виды образуют при этом двоякого рода половые клетки (рис. 329). Так как гаметы обладают диплоидным числом хромосом, нормальное же оплодотворение возможно, то из зигот развиваются тетраплоидные спорофиты, снова образующие нормальные споры с редукционным делением. Но так как число хромосом повышено в четыре раза, то и споры (гоны) сохраняют при нормальном размножении диплоидные наборы хромосом, и таким образом можно постоянно сохра-

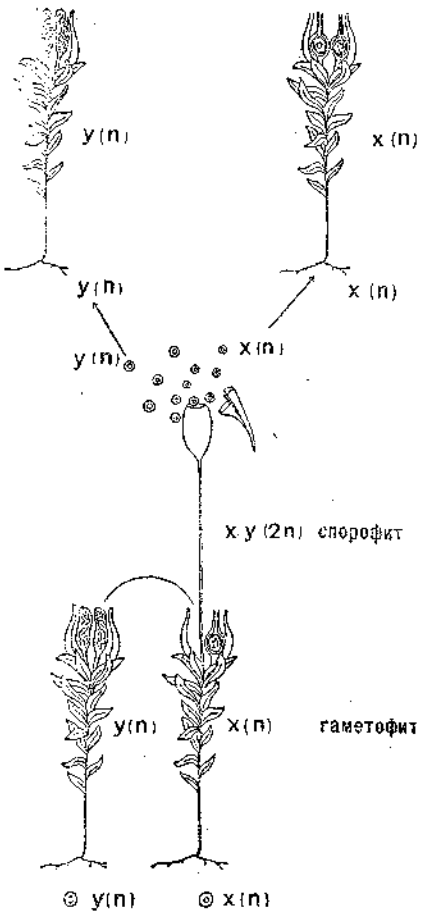


Рис. 326.

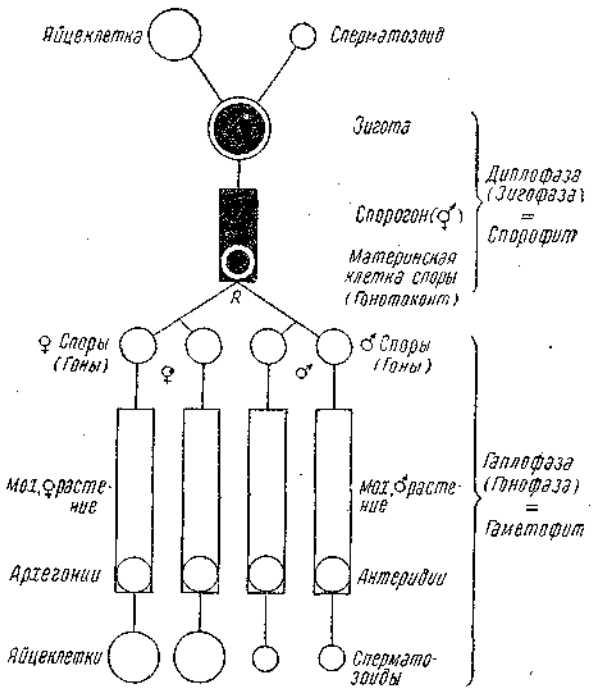


Рис. 327.

Рис. 326. Схематическое изображение чередования поколений раздельнополого мха. *y (n)*—мужские, *x (n)*—женские гаплоидные растения; *xy* (2*n*)—обоеполый диплоидный спорофит; *x*—женское растение; *y*—мужское; *xy*—обоеполое; *n*—гаплоидное; 2*n*—диплоидное состояние (из Моргана).

Рис. [327]. Схема чередования ядерных фаз и чередования поколений раздельнополого мха (по М. Гартману, 1929).

иметь диплоидные гаметофиты. Разрезая тетраплоидные спорофиты, удается получить тетраплоидные мхи и октоплоидные спорофиты (рис. 329).

Остается сказать еще несколько слов о чередовании поколений покрытосеменных растений, у которых, как известно, гаплоидная фаза, гаметофит, сильно редуцирована и не образует отдельного поколения особей. Как мы подробнее увидим далее при оплодотворении цветковых растений, гаплоидная фаза состоит только из нескольких клеток или ядер. В микропротал-

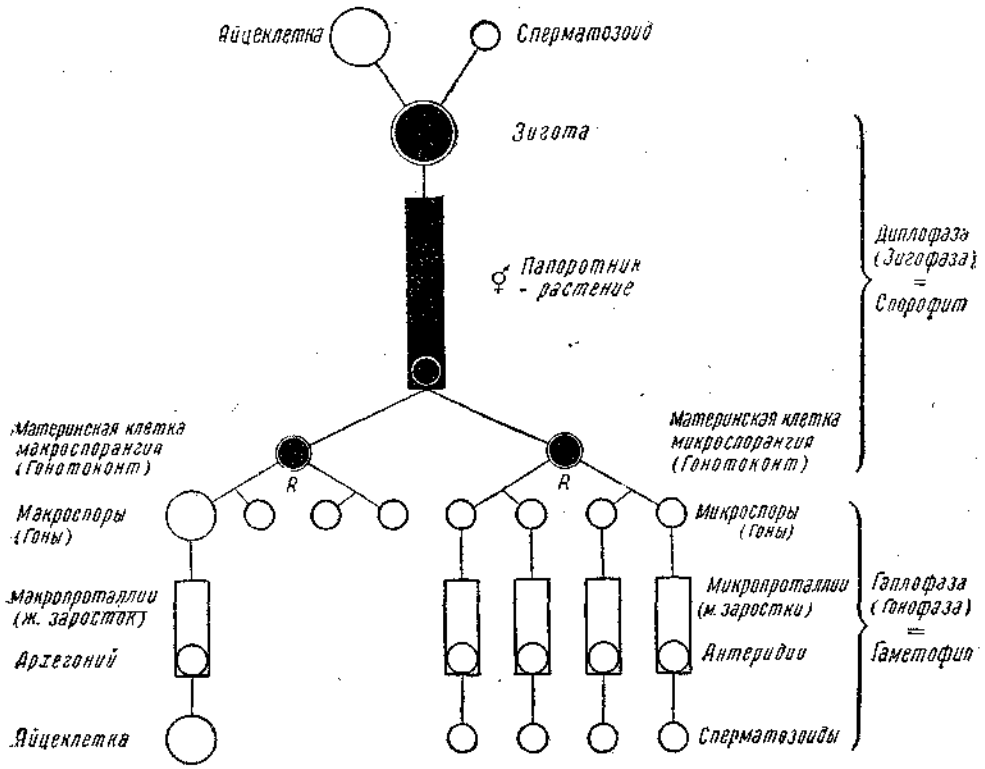


Рис. 328. Схема чередования ядерных фаз и чередования поколений гетероспорного папоротника (по Гартману, 1929).

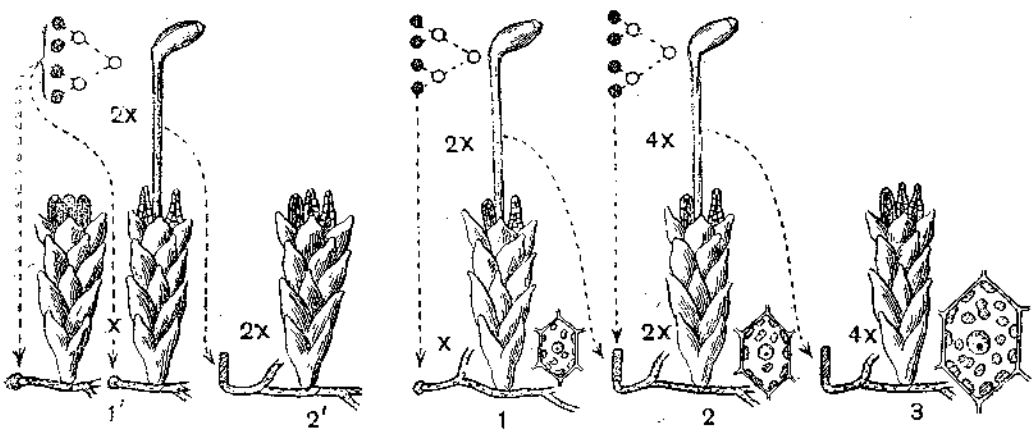


Рис. 329. Схематическое изображение выводов опытов Маршалей. Левый ряд—опыты с гермафродитным, правый ряд—с однополым растением (мхом). Направо рядом изображено по одной клетке, чтобы показать идущее одновременно с удвоением хромосом удвоение величины клетки (из Клауссена, 1915).

линях происходят два деления ядра, вследствие чего получаются два ядра сперматозоида и одна сперматогенная клетка. Таким образом гаметофит состоит здесь только из трех клеток или ядер. Макроспора покрытосеменных нормально образует зародышевый мешок (макропроталлиум) таким образом, что посредством трех делений ядра получаются восемь ядер,

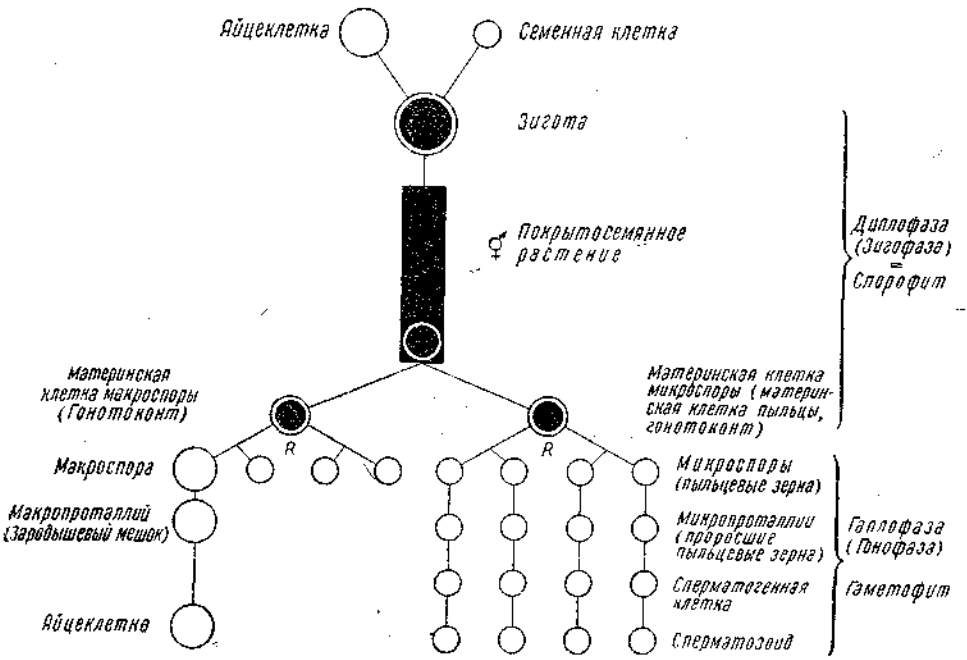


Рис. 330. Схема чередования ядерных фаз и чередования поколений гермафродитного покрытосеменного растения, например Polygonum (по Гартману, 1929).

из которых два делаются синергидами, три антиподами, два—полярными ядрами, а один образует ядро яйца (рис. 330). Подробности и рисунки приведены в отделе «Оплодотворение».

2) Вторичное чередование поколений

Вторичным чередованием поколений мы назвали тот ряд циклического размножения, при котором генерация, размножающаяся половым путем, чередуется не с первичным бесполым размножением клетки, но с вторично приобретенным бесполым размножением или редуцированным половым размножением, т. е. партеногенезом. Первый род вторичного чередования поколений называется гетерогонией, последний—метагенезом.

α) Метагенез

Всюду, где в животном царстве встречается вегетативное размножение посредством деления, почкования и т. д., существует также возможность метагенеза. Вегетативное размножение может быть даже единственной формой размножения животного организма, как это вполне доказано и для некоторых растений. Но обычно за бо́льшим или меньшим числом генераций вегетативного размножения вновь следует половая генерация, вызванная изменением внешних условий. Метагенез встречается прежде всего у кишеч-

нополостных, червей, мшанок и оболочников. Приведем несколько примеров.

У наших пресноводных полипов, вегетативное размножение которых при помощи почкования было описано выше, встречаются также и половые особи; те же самые особи, которые образовывали почки, становятся половыми формами (рис. 331). У других кишечнополостных чередование поколений еще более резко выражено, так как половое и бесполое поколения, сменяющие здесь друг друга, обнаруживают глубокие различия во всей организации. Большинство Coelenterata образуют, как известно, путем неполного почкования столоны, в свою очередь посредством почкования дающие начало сход-

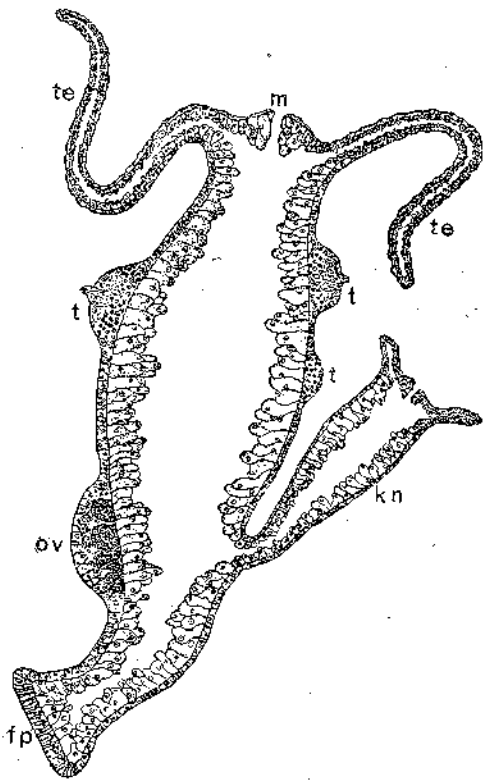


Рис. 331.

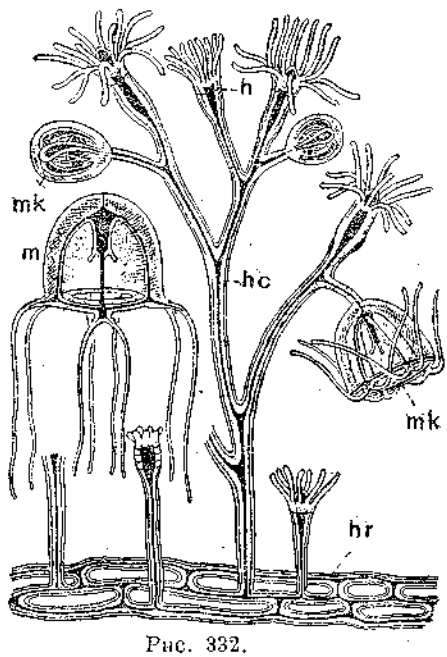


Рис. 332.

Рис. 331. Продольный разрез через почкующуюся гидру, которая в то же время размножается половым путем. *fp*—подошва; *kn*—почка; *m*—ротовое отверстие; *ov*—яичник; *t*—семенник; *te*—щупальца (из Коршельта).

Рис. 332. Колония гидроидов (Bougainvillea). Из гидроризы *(hr)* выходят гидранты *(h)* и гидрокаулус *(hc)*, на котором кроме гидрантов *(h*—полипы) находятся почки медуз *(mk)*; *m*—молодая, оторвавшаяся от колонии медуза (по Олльману, 1871, из Ланга).

но построенным особям, которые снова дают столоны (рис. 332, *hr*, *h*). Из таких же почек развиваются и половые формы медузы (рис. 332, *mk*, *m*), которые обладают организацией, сильно отклоняющейся от гидроидных полипов, ведут отдельную жизнь и производят наконец яйца и спермии. Из оплодотворенных яиц вновь развиваются гидроидные полипы, образующие благодаря неполному почкованию колонии животных (рис. 332).

Подобным же образом происходит и у Annelides чередование поколений между вегетативно размножающимися особями (деление, почкование)

и половыми формами. Этот род чередования поколений, как известно, открыт Адальбертом Шамиссо у сальп, а общее его значение выяснил Стенструп. К физиологии его мы еще вернемся.

β) Гетерогония

Появление партеногенеза в животном и растительном царстве подобно вегетативному размножению влечет за собой часто вторичное чередование поколений. Однако не только у партеногенетических растений, для которых это является правилом, но и у партеногенетических животных не так редки случаи, когда с приобретением этого вторичного однополого размножения двуполое совсем отпадает (см. стр. 328 и сл.). Чаще же с раз-

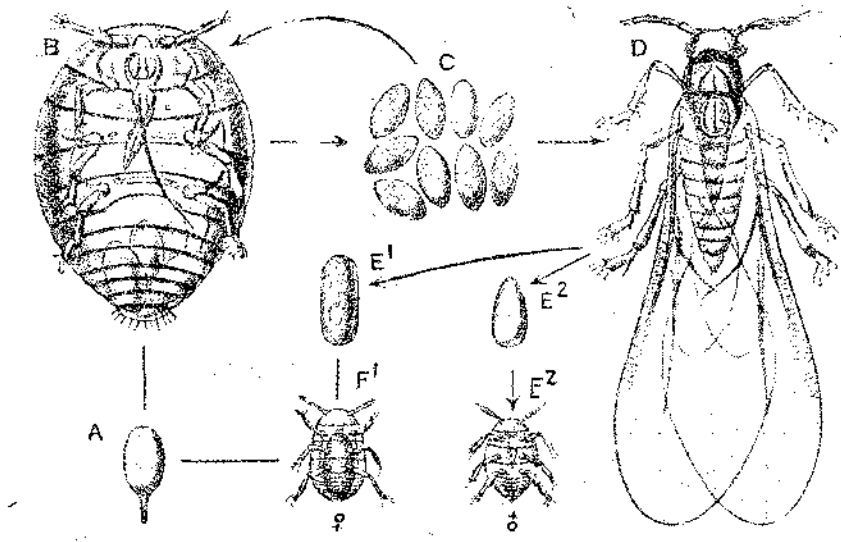


Рис. 333. Цикл размножения филлоксеры (Phylloxera vastatrix). *A*—оплодотворенное яйцо; *B*—выходящая из него бескрылая партеногенетически размножающаяся филлоксера; *C*—ее яйца, из которых, как показывает верхняя стрелка, опять возникают такие же бескрылые партеногенетические самки (*B*); из яиц этих самок в конце лета развиваются (правая стрелка) крылатые партеногенетические (*D*) самки; они производят женские и мужские яйца (E^1 и E^2), из которых развивается половая генерация; F^1—самка; F^2—самец (из Вейсмана).

витием партеногенетического способа размножения связано чередование поколений—гетерогония. В простейшем случае между нормальными половыми самками и партеногенетическими не проявляется никаких различий ни в строении, ни во всей организации (коловратки). Известен однако целый ряд форм животных, особенно насекомых, у которых с появлением партеногенетического размножения резко изменяются строение и образ жизни партеногенетических самок, а иногда и половых форм обоего пола. Эти различия сперва бывают незначительны, выражаясь только в больших или меньших изменениях полового аппарата, и обуславливаются отсутствием совокупления (например у Cladocera). Однако глубокие изменения могут коснуться также организации и образа жизни животных. Особенно резко выражены изменения у орехотворок и тлей. Примером может послужить виноградная филлоксера (рис. 333).

Филлоксера очевидно ведет свое происхождение от крылатого насекомого, жившего на виноградном кусте и питавшегося его соками. Такие

крылатые самки с партеногенетическим размножением встречаются и сейчас еще. Большинство партеногенетических форм, так же как двуполые формы, потеряли свои крылья и претерпели резкие изменения. Из оплодотворенных зимних яиц (*A*) весной выходят бескрылые самки (*B*), откладывающие партеногенетические яйца, из которых снова возникают бескрылые партеногенетические самки, ведущие наземный образ жизни и питающиеся соками виноградного куста. Такое размножение повторяется многократно, при этом развиваются несколько отклоняющиеся в своем строении от предыдущих, но также партеногенетические и бескрылые самки. Они живут под землей на корнях, где вызывают клубнеобразные вздутия. В конце лета из яиц этих самок развиваются крылатые самки, которые снова партеногенетически откладывают яйца, но уже двух сортов: большие, из которых образуются самки, и меньшие, развивающиеся в самцов. И самцы и самки снова бескрылы. Организация их несовершенна: кишка недоразвита и нет хоботка. Они живут очень недолго и гибнут вскоре после совокупления. Каждая самка откладывает в кору виноградного куста только одно зимующее яйцо.

3. Физиология и теории размножения

Наши познания в области физиологии размножения еще чрезвычайно недостаточны. Исследования здесь только еще начались. Следует ли рассматривать сущность размножения как простой процесс увеличения в числе, как это кажется на первый взгляд, или же с размножением связана регуляция или, если угодно, процессы омоложения всей системы? Для того чтобы действительно физиологически поставить проблему, которую представляют эти запутанные и многосторонние процессы жизни, мы должны сперва достичь полной ясности в вопросе о том, какое явление среди этих разнообразных процессов следует считать существенным и принципиально необходимым. Сравнительное исследование размножения во всем органическом мире, приведенное нами на предыдущих страницах, уже показало, что первоначальным и единственно общим явлением, свойственным всем видам размножения, служит простое деление клетки или ядра надвое. Мы видели, что уже у протистов важнейшей ступенью размножения служит деление ядра и что появление моноэнергидных или полиэнергидных форм внутри одной и той же группы или даже одного и того же вида имеет второстепенное значение, если деление клетки наступает после многократного деления ядер (энергид). В согласии с этим стоит тот факт, что можно искусственным путем заставить моноэнергидные формы с нормальным делением надвое размножаться полиэнергидным путем.

С этой точки зрения вопрос о причинах и условиях собственно размножения (клеточного деления) полиэнергидных многоядерных протистов является второстепенным и должен быть заменен другим вопросом: как объяснить тот факт, что ядерное деление не следует немедленно за размножением, но вместо него сначала идет процесс развития, или почему некоторые (соматические) ядра совершенно теряют свою первоначальную способность к размножению? Таким образом уже у простейших эти вопросы заходят за пределы проблемы размножения как таковой. В сущности—это вопросы физиологии развития.

То, что в небольшой мере наблюдается уже у Protozoa и Tallophyta, получает наиболее полное выражение при размножении высших животных и растений. Явления собственно размножения, состоящие здесь в изолиро-

вании отдельных клеток или клеточных комплексов из целого организма, уже вполне отделены от «первичного явления». Очевидно здесь дело идет о вопросах физиологии развития гораздо более сложного характера, так как клеточные деления стоят в полной зависимости от эмбрионального развития. Наш сравнительно-морфологический анализ уже в достаточной степени осветил эту связь. Можно напомнить только, какое огромное значение, как мы показали, имеет зачатковый путь. Но как ни важны и ни интересны сами по себе вопросы физиологии размножения высших животных и растений, они не разрешают однако основной проблемы физиологии размножения — причины простого деления клетки надвое, будет ли это отдельно живущая клетка протистов, или клетка ткани, или зачаткового пути высшего животного, или растения. Для того чтобы вернее понять сущность и причины размножения, необходимо поэтому раньше всего подвергнуть анализу простое деление клетки надвое и прежде всего—митоз. Теория размножения должна прежде всего считать основной проблемой физиологии размножения деление ядра и клетки.

Далее физиология размножения должна естественно заняться также внешними и внутренними условиями наступления размножения, т. е. их причинами, в особенности если организм обладает несколькими способами размножения. Здесь на первое место следует поставить работы Клебса, занимавшегося в течение многих лет детальными исследованиями размножения низших и высших растений. Хотя Клебс сам не касался основной проблемы размножения, деления клетки надвое, которое он рассматривал просто как рост, однако мы обязаны ему успехами в этой области, вызванными его инициативой. В высшей степени желательно, чтобы его пример нашел себе подражание и в физиологии размножения животных.

Последней группой проблем в этом отношении является вопрос о действиях и последствиях размножения, вопрос, касающийся также отношения физиологической смерти или старости к размножению. Дело идет здесь прежде всего о проблеме так называемого потенциального бессмертия и о том, как и поскольку размножение является омоложением стареющей системы.

а) Физиология деления клетки надвое

При анализе клеточного деления—основного явления размножения—следует различать два совершенно различных вопроса: во-первых, вопрос о причинах деления, т. е. о факторах, вызывающих деление клетки, и, во-вторых, вопрос о том, какими средствами осуществляется деление клетки и ядра,—вопрос о механизме деления клетки и ядра. Первый вопрос, сводящийся к отношению роста к делению, и есть основная проблема физиологии размножения. До сих пор в биологической литературе она была затронута сравнительно мало. Кроме немногих опытов, предпринятых ощупью с целью подойти ближе к этой проблеме, опытов, впервые поставленных протистологами (с одной стороны, Р. Гертвигом, а с другой стороны—Провачеком, Гартманом и Иоллосом), а недавно ботаником Габерландтом, к тому же комплексу вопросов следует отнести еще много других исследований и трудов, хотя они по своему названию посвящены как будто не проблеме размножения, а проблеме оплодотворения,—именно все исследования над искусственным партеногенезом. На самом деле партеногенез высших животных и растений, у которых он является как побуждение

к развитию, представляет собой совсем не проблему оплодотворения, а проблему размножения, как то следует уже из нашего предыдущего описания партеногенеза и станет еще более очевидным после описания процессов оплодотворения. Здесь речь идет о том, каким образом чрезмерно выросшая и обычно неспособная к размножению клетка становится снова способной к развитию. Это та же проблема, с которой мы сталкиваемся при всяком клеточном делении. Это—вопрос об отношении роста к делению. Опыты искусственного партеногенеза должны поэтому естественно рассматриваться в связи с нашей первой проблемой физиологии размножения.

В противоположность основной проблеме физиологии размножения, для разрешения которой было предпринято сравнительно немного прямых попыток, второй комплекс вопросов, относящийся к механизму деления ядра и клетки, уже со времени Бючли, занимавшегося им в 1876 г., рассматривался неоднократно. Однако и здесь мало сколько-нибудь достоверных выводов. Большинство работ представляет собой более или менее спекулятивные попытки объяснения. Хотя между причиной или наступлением деления и механизмом этого процесса и существует тесная связь,— эти вопросы следует однако рассматривать отдельно, так как различные факты, добытые при исследовании причин и механизма, не стоят в настоящее время ни в какой связи друг с другом. Мы начнем с вопроса об отношении роста к делению клетки.

1) Каузальный анализ деления ядра и клетки (включая и искусственный партеногенез)

Рихарду Гертвигу принадлежит заслуга экспериментальной и теоретической постановки проблемы. Уже более старые опыты указывали, что большинство клеток обладает определенной колеблющейся лишь в слабых границах величиной, при которой наступает деление. Если не говорить о множественных делениях, то наблюдение показывает, что после деления клетка нормально ассимилирует и в определенный промежуток времени достигает почти той величины, какую имела родительская клетка в момент перед делением. Собственные опыты на инфузориях и солнечниках, а также эксперименты Герасимова над Spirogyra и Бовери на яйцах морских ежей (о них будет речь дальше) привели Гертвига к убеждению, что величина клетки при делении стоит в совершенно определенном отношении к величине ядра. Это более или менее постоянное отношение величины ядра и величины плазмы Гертвиг назвал Kern-Plasma-Relation—я д е р н о п л а з м е н н о е о т н о ш е н и е. Это отношение в индивидуальной жизни клетки определенным образом колеблется, как показали Гертвиг и его ученики на инфузориях. Поэтому под н о р м а л ь н ы м я д е р н о-

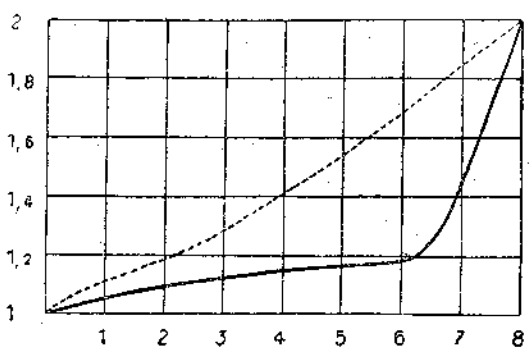


Рис. 334. Кривая роста протоплазмы (---) и ядра (——) Paramaecium caudatum между двумя следующими друг за другом делениями. На абсциссе отложено время в часах, на ординате—относительные величины роста (по Попову, 1909).

плазменным отношением понимают то отношение, которое показывает клетка непосредственно после деления. Молодая клетка, образовавшаяся после деления, как показал в особенности в своих опытах Попов, растет довольно равномерно при постоянных условиях до ближайшего деления. Объем ядра сначала отстает в своем росте от объема плазмы, но незадолго до следующего деления внезапно и резко возрастает (рост деления), так что ядро и плазма обладают во время деления величиной, вдвое больше исходной (рис. 334). Начальное отставание роста ядра сравнительно с ростом плазмы приводит согласно Гертвигу к ядерно-

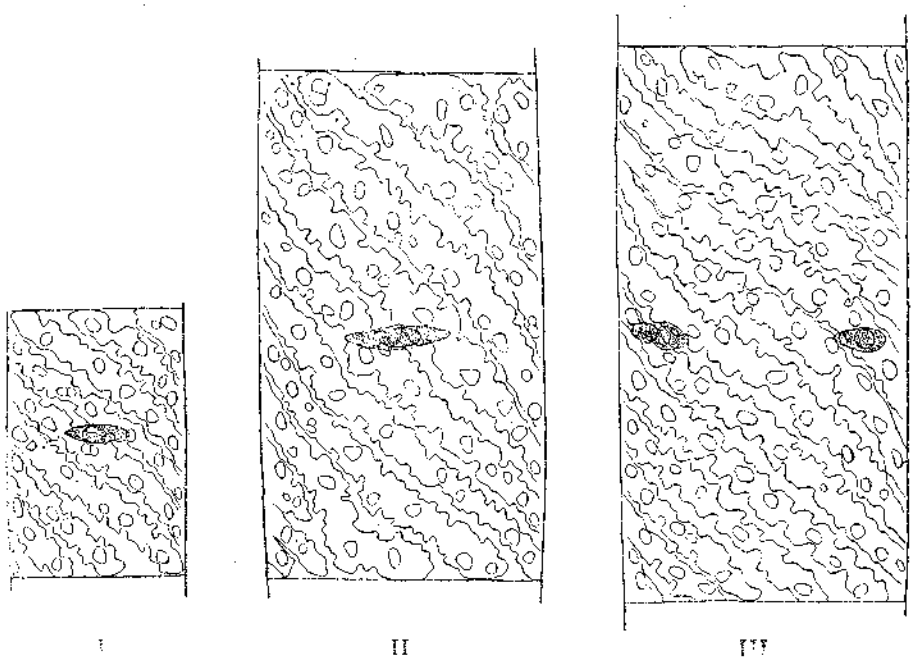


Рис. 335. *I*—обычная клетка Spirogyra bellis; *II*—большая клетка, развившаяся под действием холода, с простым большим ядром, обладающим вдвое большим, чем нормальное ядро, объемом; *III*—клетка, возникшая при тех же условиях, но с двумя ядрами. На рисунке даны только контуры хлорофилловых лент верхней половины клетки и контуры ядер с нуклеолами. Все рисунки сделаны с помощью камеры с живых клеток (увел. 315, по Герасимову, 1902, из О. Гертвига).

плазменному напряжению. В этом напряжении Гертвиг видит причину деления. Он считает, что когда ядерноплазменное напряжение достигает высшей точки, то ядро приобретает способность расти за счет плазмы и что происходящие при этом перемещения веществ приводят и делению клетки.

Гертвиг, как уже было упомянуто, для обоснования своих взглядов опирался на опыт Герасимова с водорослью Spirogyra и Бовери—с яйцами морских ежей. Хотя эти опыты и имеют некоторое отношение к тому, что Гертвиг называет ядерноплазменным отношением у Protozoa, однако их нельзя прямо применить к его теории клеточного деления, так как здесь лежит и глубокое различие по сравнению с его опытами. Герасимов, действуя холодом или некоторыми наркотиками во время деления на Spirogyra bellis, достиг того, что одна из дочерних клеток была совсем лишена ядра, тогда как другая содержала или оба разделившихся ядра или одно

большое, возникавшее вследствие того, что после деления хромосом са[м] ядро не перешнуровывалось. Но клетки с ненормальной ядерной масс[ой] или вернее с двойным числом хромосом, растут до величины, значительн[о] большей нормальной величины обычных клеток Spirogyra, и их хромат[о]форы также растут гораздо интенсивнее (рис. 335). При величине клетк[и] вдвое большей нормальной, у этих гигантских клеток наступает делени[е] ядра, протекающее нормально и снова дающее такие же нормальные ги[-]гантские клетки. Таким образом двойной состав хромосом обусловли[-]вает двойную величину клеток этих водорослей.

К подобным же выводам пришел Бовери на основании своих опыт[ов] с развивающимися яйцами морских ежей. Посредством искусственног[о] партеногенеза (см. дальше) удается получить зародыши морских еже[й]

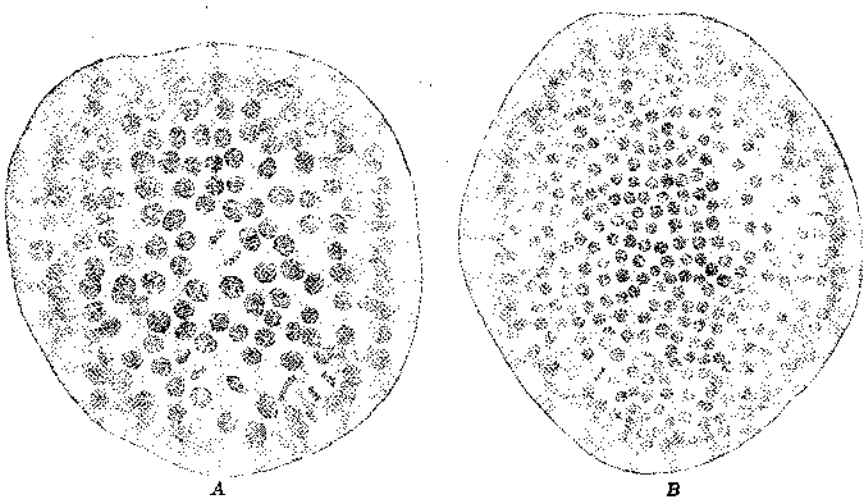


Рис. 336. *A*—часть поверхности молодого плутеуса Echinus microtuberculatus, выведенного из оплодотворенного содержащего ядро яйцевого фрагмента; *B*—часть поверхности зародыша тех же родителей, выведенного из обсемененного безъядерного яйцевого фрагмента (по Бовери, 1905, из О. Гертвига).

клетки которых обладают только половинным (гаплоидным) числом хро[-]мосом. Тот же результат можно получить, оплодотворяя безъядерны[е] кусочки яиц (мерогония, см. стр. 447). И наоборот, обрабатывая неоплодо[-]творенные яйца углекислотой, удается вызвать деление яйцевого ядр[а] при этом только удваивается число хромосом, само же деление ядра не заканчивается (см. стр. 293). Оплодотворяя затем эти яйца, можно полу[-]чить личинки с триплоидными ядрами. Тетраплоидные ядра у личинок образуются, если вызвать слияние обоих первых ядер дробления нормально оплодотворенного яйца. Было найдено, что личинки с гаплоидным числом хромосом обладают на той же стадии развития, например гаструляции вдвое меньшими по величине клетками, но в двойном числе по сравне[-]нию с нормальными диплоидными личинками (рис. 336). Триплоидные же или тетраплоидные яйца образуют на той же стадии развития вдвое большие клетки, но в половинном числе (рис. 337). И на более поздних стадиях развития разной величины ядра и клетки строго соответствуют разному числу хромосом, что становится особенно наглядным в тех слу[-]чаях, когда личинка строится из ядер, содержащих с самого начала раз[-]ное число хромосом. Последнее имеет место тогда, когда в яйцо проникает

ва семенных ядра, из которых только одно сливается с ядром яйца, а другое развивается дальше отдельно. Таким образом в одном и том же зародыше возникают клетки с диплоидными и гаплоидными ядрами, которые дают затем начало клеткам разной величины. Прилагаемый рис. 338 изображает участок ресничного шнура плутеуса морского ежа, полученного из яйца, оплодотворенного двумя сперматозоидами; одна половина его содержит несколько клеток с большими ядрами, а другая—вдвое больше клеток с вдвое меньшими ядрами.

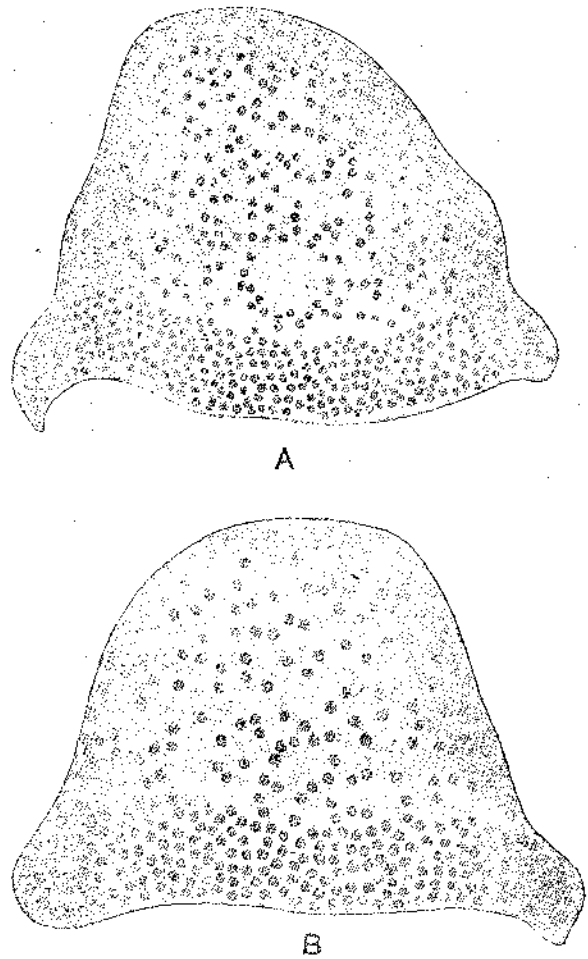


Рис. 337. *A*—нормальная гаструла Strongylocentrotus lividus с анимального полюса; *B*—того же возраста тетраплоидная гаструла тех же родителей после искусственно вызванного удвоения числа хромосом в оплодотворенном яйце (по Бовери, 1905, из О. Гертвига).

Такие случаи зависимости величины клеток от величины ядер и числа хромосом недавно стали известны для большого количества самых разнообразных организмов и вызывались различными причинами. Следует указать здесь на опыт Маршаля и Веттштейна, получивших полиплоидные мхи путем регенерации (см. стр. 344), на получение тетраплоидных форм у Solanum Винклером и на получение Г. и П. Гертвиг гаплоидных головастиков действием радия на спермии (см. стр. 444). Всюду выступает определенное ядериоплазменное отношение.

Все эти опыты вместе с опытами Гертвига и его учеников над инфузориями показывают, что существует известное количественное соотношение между величиной клетки и ядра. Но эти наблюдения над многоклеточными животными и растениями ничего не говорят о напряжении ядра и плазмы в вышеупомянутом смысле школы Гертвига, а также о росте ядра, вызывающем деление. Таким образом эти опыты не могут быть истолкованы прямо в смысле каузальной теории клеточного деления Гертвига, хотя и в них, как уже сказано, установлена важная связь между величиной клетки (т. е. ее ростом), величиной ядра, числом хромосом и делением. В сущности еще не установлено, что увеличение ядра клетки незадолго перед делением у инфузорий есть р о с т д е л е н и я. Не исклю-

чена возможность, что здесь имеет место не настоящий рост ядра, но только впитывание ядром жидкости, обычно происходящее в профазах, как первый признак наступающего деления.

Ядерноплазменное отношение, вообще говоря, не представляет собой всеобщего явления, как это до сих пор было принято думать. Опыты Гертвига и его школы показали, что даже в исследованных ими объектах ядерноплазменное отношение в большей или меньшей мере подчинено влиянию внешних условий. Фактор внешних условий, а иногда факторы, лежащие в наследственной массе, изменяют так сильно ядерноплазменное отношение, что с соответствующим увеличением клетки не связывается удвоение или умножение числа хромосом. Мы знаем целые группы Protozoa, у которых вообще нет такого простого отношения величины ядра к плазме и это отношение не связано с делением ядра и клетки. Сюда относятся прежде всего радиолярии и грегарины. У последних мы находим необыкновенно усиленный рост клетки, который иногда сопровождается увеличением ядерного пузырька; при этом однако не происходит увеличения ни числа хромосом, ни их величины. Напротив, в ядре скопляются другие вещества—большие нуклеоли и так называемый трофохроматин (не имеющий никакого отношения к веществу хромосом—хроматину в нашем смысле), которые не имеют никакого отношения к ядерному делению. Если деление этих клеток эффективно, то они делятся неоднократно, и большое число ядерных делений быстро следует друг за другом, причем в промежутках между двумя делениями не происходит роста клетки.

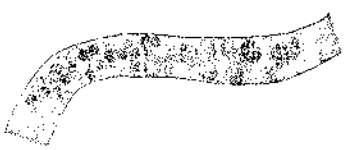
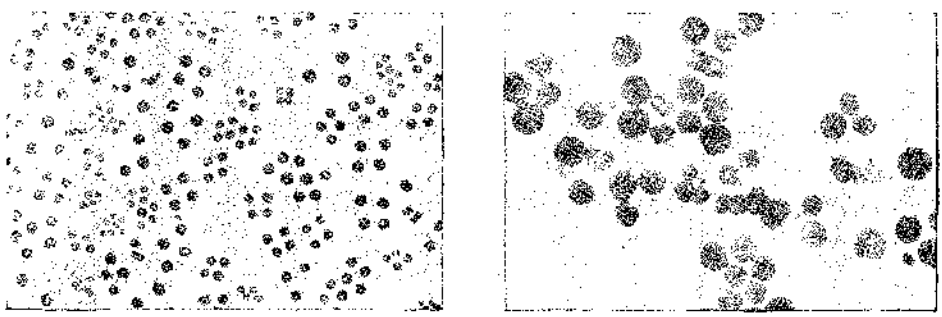


Рис. 338. Часть ресничного шнура плутеуса Strongylocentrotus lividus из яйца, оплодотворенного двумя сперматозоидами. Налево гаплоидные, направо — диплоидные ядра (по Бовери, 1905, из О. Гертвига).

При всех множественных делениях, не только при делениях распада, но и при процессах размножения, подобных тем, какие мы видели у Volvocineae, мы встречаем явления сходные, хотя и не во всех деталях. Рост яиц животных и их поведение при естественном и искусственном партеногенезе, а также после оплодотворения принципиально ничем не отличается от роста и множественного размножения грегарин. Во всех случаях за усиленным ростом наступают быстро следующие друг за другом деления. Процесс до известной степени напоминает спуск заведенной часовой пружины. Здесь ядерноплазменное отношение и напряжение не могут служить объяснением наступления процесса ядерного деления. Самое большое можно сказать лишь следующее: напряжение ядра и плазмы так велико, несоответствие между величиной плазмы и массой хромосом так огромно, что для того, чтобы восстановить нормальное отношение ядра и плазмы, необходим целый ряд быстро следующих друг за другом делений. Но такая формулировка уже отрицает принцип напряжения и ядерноплазменного отношения как причинных моментов для объяснения деления клетки. Все явления множественного деления и деления распада у Protozoa и Thallophyta, так же как и быстро следующие друг за другом деления во время дробления яиц животных, указывают на неприменимость этого принципа, как общего объяснения клеточного деления, и принуждают перенести центр тяжести на деление ядра.

Провачек и Гартман высказали поэтому взгляды, которые исходят из подробно описанных в предшествующих главах процессов ядерного деления и включают бесспорно существующее ядерноплазменное отно-

ление как особый частный случай. Мы неоднократно указывали на то, что согласно новым исследованиям очень часто прежде всего делятся центры и что деление последних вновь наступает уже в метафазе митоза; поэтому их можно считать всегда готовыми к делению. Согласно новым исследованиям то же самое можно сказать и о хромосомах, которые иногда расщепляются продольно уже в стадии анафазы и телофазы. Таким образом повидимому не только локомоторные компоненты, т. е. производные аппарата деления, но и генеративные компоненты ядер всегда обладают сами по себе способностью к делению. Но деление этих важных прежде всего в генетическом отношении элементов ядра может стать неэффективным благодаря потребности клетки в ассимиляции, потребности, наступающей снова тотчас же после клеточного деления. Это деление задерживается, пока не последует функциональный рост других клеточных элементов.



a b

Фиг. 339. Goniuin pectorale. *a*—культура четырех- и восьмиклеточных колоний в 0,1% кноповском растворе; *b*—культура с четырехклеточными и восьмиклеточными гигантскими формами в 0,5% кноповском растворе (увел. 130, по Гартману, 1924).

Эксперименты над всевозможными протистами фактически показали, что в клетке можно различить особый фактор деления и фактор роста (Иоллос). Отношение между факторами деления и роста более или менее строго установлено для некоторых Protozoa и для клеток высших животных. У таких форм встречается типичное ядерноплазменное отношение, но и у них корреляция, как показали приведенные выше опыты Гертвига и его школы, более или менее смещается. Еще яснее это вытекает из следующих опытов. Иоллос показал на чистых линиях инфузорий, что смещение величины клетки при делении не стоит в такой простой зависимости от температуры, как это принимали Попов и другие ученики Гертвига. Наоборот, при продолжении опытов оказалось, что при переносе чистых линий в более высокую или более низкую температуру после соответствующего периода увеличения или уменьшения величины клетки наблюдается возвращение ее к исходной форме. Впрочем в различных случаях могут встретиться различные степени возврата к исходной форме. Действием некоторых химических соединений удается такие подавлять способность инфузорий к делению и получать таким образом гигантские экземпляры. «Все эти наблюдения приводят к следующему заключению. Рост и деление не стоят в непосредственной связи друг с другом. Внешние влияния сказываются на них до известной степени независимо друг от друга. Изменения температуры влияют на фактор роста сильнее, чем согласно правилу вант-Гоффа, фактор же деления при повышении температуры

ратуры испытывает сначала сильное возбуждение, а при понижении — сильное ослабление. Но так как для длительной жизнеспособности парамеций необходимо определенное состояние равновесия обоих факторов, которое обнаруживается в том, что величина клетки устанавливается и не колеблется более, то эта нормальная „величина клетки" одинаково восстанавливается у разных рас в разное время при различных безвредных для животных температурах».



Рис. 340. Eudorina elegans. *a*—передняя часть нормальной колонии; *b*—вся колония в состоянии деления с дочерними колониями и частью неразделенными клетками при том же увеличении (увел. 800, по Гартману, 1921).

У фитофлагеллат Stephanosphaera, Gonium и Eudorina можно доказать экспериментально независимость фактора роста от фактора деления (Гартман). Если культивировать Stephanosphaera и Gonium в сильно концентрированных питательных растворах (0,5—1%) в небольшом количестве жидкости, то фактор деления перестает функционировать, и удается вывести гигантские особи с диаметром, вчетверо превышающим обычные (рис. 339). Если перенести их во-время обратно в питательный раствор меньшей концентрации, то клетки делятся нормально; при этом наблюдается не четыре этапа клеточных делений (Gonium), а пять. В этом случае также восстанавливается нормальное ядерноплазменное отношение. То же самое происходит и при нормальном росте яиц животных. И здесь образуются до известной степени гигантские клетки, и деление задерживается до тех пор, пока благодаря оплодотворению или другому процессу (естественный и искусственный партеногенез) задержка не прекратится и не последуют быстро друг за другом деления, в промежутках между которыми не происходит роста клеток. И обратно: в культурах Eudorina, подвергнутых двадцатичетырехчасовому непрерывному освещению искусственным солнцем, клеточные деления быстрее следуют друг за другом, раньше чем будет достигнута нормальная величина клеток. Таким образом можно добиться того, что вся колония Eudorina из 16 или 32 клеток будет меньше, чем нормальная единственная клетка (рис. 340). В опытах с Gonium фактор роста был чрезмерно задержан, в опытах же с Eudorina задержка деления, которая нормально вызывается ростом, устраняется слишком быстро, и [illegible] что клетки непрерывно делятся, становясь все более мелкими и в конце концов погибают.

Другие многочисленные наблюдения над Protozoa говорят в пользу независимости друг от друга и различной изменяемости фактора роста и фактора деления под влиянием тех или других внешних условий. Так, трипаносома лягушки встречается согласно исследованиям Нэллера в промежуточном хозяине (пиявке) в форме маленькой трипаносомы, быстро размножающейся путем деления надвое. Как у других трипаносом и у большинства жгутиковых, здесь можно было бы говорить об ядерноплазменном отношении. То же самое происходит с трипаносомой и в головастике, который ею заражается. С ростом молодой лягушки усиливается и рост трипаносомы, а деление задерживается. Таким образом возникают большие одноядерные формы трипаносом, которые обычно не делятся (рис. 341).

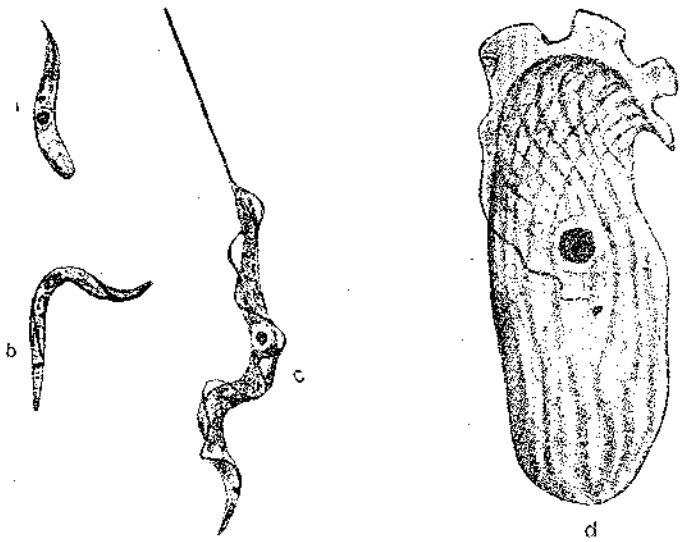


Рис. 341. Tripanosoma rotatorium. *a* и *b*—формы Chrithidia из желудка молодой пиявки; *c*—маленькие формы трипаносом из головастика; *d*—большая форма трипаносомы без свободного жгута из взрослой лягушки (увел. около 2 000, по Нёллеру, 1913, из Гартмана-Шиллинга).

Гигантский рост этого вида трипаносом бесспорно вызван изменением условий обмена веществ, эти условия у взрослой лягушки иные, чем у пиявки и головастика. Это еще более подтверждается и другими опытами Нэллера, который переносил указанных паразитов бурой лягушки на головастиков травяной и здесь получил еще более гигантские формы, которые соответствовали трипаносоме, описанной, как Trypanosoma mega. Очевидно новые условия питания другого вида лягушек вызвали этот еще более гигантский рост. При особых условиях, до сих пор невыясненных, фактор деления гигантских трипаносом в теле лягушки перестает задерживаться; тогда наступает множественное размножение вместо того нормального простого деления надвое, какое мы видели у маленьких форм трипаносом головастика. И в искусственных культурах, так же как в крови промежуточного хозяина (пиявки), наступает множественное размножение гигантской формы.

Ботаническая и протистологическая литература богата указаниями на такого рода опыты и случайные наблюдения, демонстрирующие независимость и очень различную податливость внешним влияниям роста и деле-

ния. Так, согласно Клебсу клетки Hormidium не растут в длину в растворе конгорот, но раздуваются в шары и распадаются посредством многократного деления (рис. 342). Здесь следовательно внешний фактор останавливает рост и усиливает деление. В молодых заростках папоротника Pteris longifolia Клебс установил интересный факт: красный свет подавляет клеточное деление. Зароток сильно растет в длину, и возникают одноклеточные мешки в 100 раз длиннее обычных. В сине-фиолетовом же свете наблюдается поверхностный рост, сопровождающийся весьма многочисленными клеточными делениями (рис. 343). Оба источника света действуют таким образом на деление и рост в противоположном направлении.

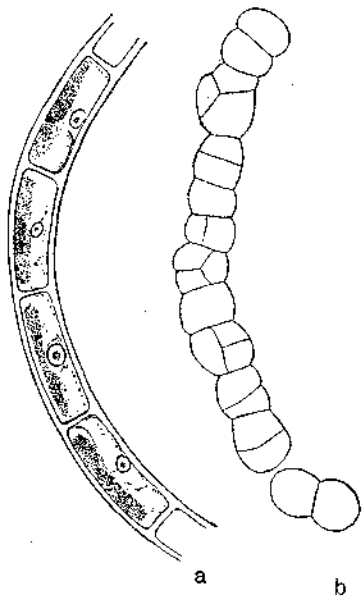


Рис. 342. Hormidium nitens Мен. *a*—часть нити из питательного 0,4% раствора; *b*—часть нити при том же увеличении в растворе конгорот (увел. 1 000, по Клебсу, 1896).

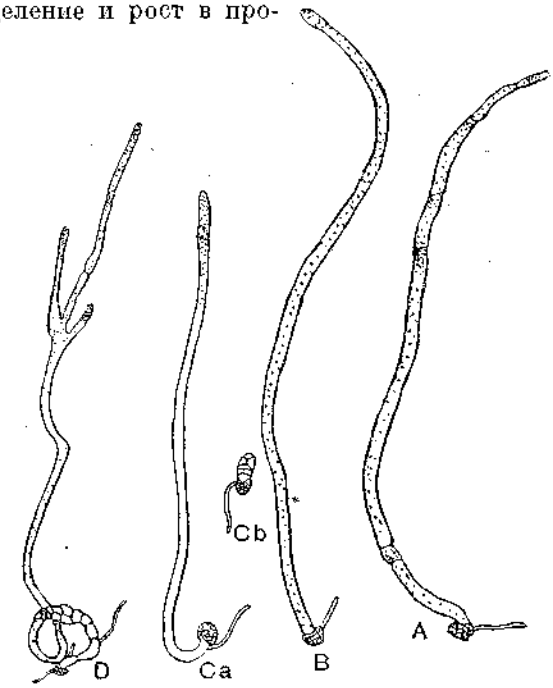


Рис. 343. Pteris longifolia. Споры подвергнуты непрерывному действию лучей лампочки «Осрам» в 1 000 метросвечей. *A*—на расстоянии в 200 см; *B*—в 240 см; *C*—в 35 см; *Ca*—через красное, *Cb*—через синее стекло; *D*—молодой зароток, перенесенный под красное стекло. Разрастание концевой клетки. *A*, *B*, *C*—увел. 8/4, *D*—56 (по Клебсу, 1917, из Бенеке-Моста).

Все эти опыты и наблюдения, которые легко можно умножить, указывают, что наступление клеточного деления или согласно нашему взгляду устранение препятствий для деятельности фактора деления зависит от различных внешних агентов. Так, мы видели, что температура, свет, ядовитые вещества, концентрация питательных растворов, изменение питания (свойства соков хозяина у паразита) могут стимулировать деление или рост. Из имеющихся опытов нельзя однако заключить, действует ли в каждом случае внешний агент на фактор роста или на фактор деления. Они указывают только на независимость и различную податливость обоих факторов. В отдельных случаях трудно решить, действует ли соответствующий фактор, стимулируя деление или останавливая рост, или обратно.

С этим выводом согласуются многочисленные произведенные на самых различных организмах опыты Попова, который в течение последних лет широко применял стимуляцию клеточного деления. Попов исследовал действие различных солей и других неорганических и органических веществ и использовал эти опыты практически для повышения урожая культурных растений. Он высказал сначала мнение, что действие разных веществ сводится в конце концов к общей причине—к усилению окислительных процессов клетки. На основании дальнейших исследований он рассмотрел однако общее действие этих веществ в понижении вязкости клетки. Правильность такой общей формулировки представляется однако спорной и решение этого вопроса следует предоставить дальнейшим исследованиям.

Недавно Габерландт поставил ряд опытов со стимулированием клеточных делений у растений; он доказал, что деления вызываются химическими раздражающими веществами, названными им г о р м о н а м и д е л е н и я и р а н е в ы м и г о р м о н а м и. Деление взрослых паренхиматических растительных клеток при обычных условиях прекращается, однако поранением клеток можно восстановить у них способность к делению. Габерландт установил на опытах с культурами маленьких пластинчатых кусочков ткани клубня картофеля, что клеточные деления, ведущие к образованию корки на ране, наступают почти исключительно только тогда, когда объекты содержат обрывки проводящих пучков. Для наступления клеточного деления необходимо участие ситовидной трубки сосудистого пучка (лептомы). Если пластинку, лишенную проводящих пучков, наклеить тонким слоем агара на пластинку, содержащую проводящие пучки, то благодаря последним в первой пластинке наступают отдельные клеточные деления. Габерландт заключил из этого, что из лептомы в пластинку, лишенную проводящих пучков, диффундирует раздражающее вещество, которое он назвал г о р м о н о м к л е т о ч н о г о д е л е н и я, что богатые плазмой проводящие клетки выделяют это раздражающее вещество и что оно проходит далее в ситовидную трубку.

Дальнейшие опыты Габерландта и его учеников показывают, что подобные вещества клеточного деления встречаются и в других растениях, стеблях Sedum spectabile, Althea rosea, клубне кольраби, маленьких кусочках листьев разных видов Peperomia и Crassulaceae. Они показали, что это вещество обычно не специфично для определенного вида, но может действовать и на родственные виды.

Далее Габерландт установил, что такого рода вещества деления проходят и из пораненных клеток и вызывают деление соседних, проникая в них (р а н е в ы е г о р м о н ы). Если основательно промыть поверхность разреза клубня кольраби сильной струей воды, то клеточные деления совсем прекратятся или будут крайне редки (рис. 344, *B*); но если промытую поверхность раны покрыть тонким слоем тканевой кашицы, то появятся многочисленные, по большей части даже более многочисленные (*C*), чем на непромытых поверхностях, клеточные деления. На рис. 344 представлено такое различное действие. Этот вывод прекрасно подтверждается опытами с листьями Crassulaceae. Разрез вызывает у них усиленные клеточные деления; если же листья осторожно разорвать по жилкам, не повреждая клеток, то наступает лишь незначительный рост, но не деление (рис. 345). Однако достаточно не только отмирания соседних клеток, но и механического раздражения, например сильного трения или растирания волосков Pelargonium и т. п., почти не сопровождаемого повреждением отдельных клеток, чтобы такие вещества диффундировали

в соседние клетки и там вызывали деление. Иногда самая клетка под влиянием незначительного механического повреждения начинает делиться (рис. 346).

Габерландт, как указано выше, назвал химические вещества клеток, стимулирующих вокруг себя, а иногда и внутри клетки клеточное деление, гормонами деления и раневыми гормонами и поставил их в параллель с животными гормонами. Таким образом понятие «гормон», имеющее в физиологии животных вполне определенное значение, получило слишком распространенное толкование как равнознач-

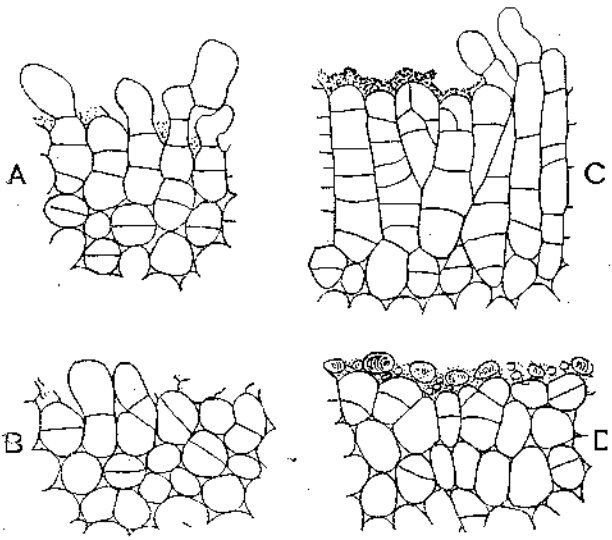


Рис. 344. Деления клеток под поверхностью раны клубня кольраби. *A*—поверхность раны не промыта; *B*—поверхность раны промыта водой; *C*—поверхность раны покрыта кашицей из кольраби; *D*—поверхность раны покрыта кашицей из картофеля (по Габерландту, 1922, из Бенеке-Иоста).

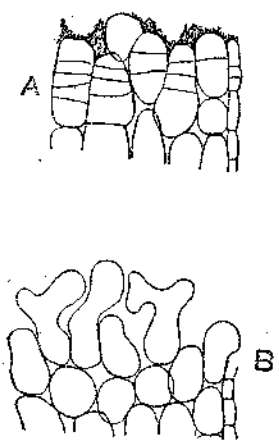


Рис. 345. Клетки из листа Sedum spectabile. *A*—клеточные деления под поверхностью разреза; *B*—пузырьки каллюса на плоскости разрыва (по Габерландту, 1921, из Бенеке-Иоста).

ное всякому химическому веществу, производящему какое-либо формативное действие. Другие опыты показали, что и простые химические вещества могут служить возбудителями деления; поэтому правильнее не употреблять здесь понятия «гормоны», а просто говорить о свойственных клетке веществах, стимулирующих деление. Если угодно, можно просто назвать их «веществами деления», но и это название не кажется нам удачным. Ранее приведенные опыты показали, что и другие химические вещества, разные яды, соли, жидкости, применяемые для культур простейших, и внешние факторы разного рода, как свет и температура, стимулируют деление. На одноклеточных организмах удается легко и просто установить, что самые различные внешние факторы могут служить для стимуляции. То же самое (хотя может быть и не без оговорок) можно сказать и относительно клеток многих высших животных и растений, как ясно показали упомянутые выше опыты Попова и более старые опыты ботаников над веществами (ядами и другими), действующими как раздражители. Интересные выводы Габерландта подтверждают еще более тот взгляд, что рост и деление клетки, как бы тесно они внешне ни были связаны друг с другом, на самом деле—независимые друг от друга фак-

торы, на которые внешние и внутренние условия могут действовать в разных направлениях. Способность к делению до известной степени существует всегда, но она задерживается действием роста или каким-либо другим образом.

Габерландт последовательно распространил свою гипотезу о гормонах деления и на стимулирование деления при естественном и искусственном партеногенезе, так же как и при нормальном оплодотворении. Проблема побуждения к развитию при партеногенезе и оплодотворении по его мнению не проблема оплодотворения, но проблема клеточного деления—воззрение, которое мы всецело разделяем. Нам кажется однако, что Габерландт зашел слишком далеко, рассматривая раневые гормоны и некрогормоны (самой делящейся клетки или соседних клеток) как стимулирующие, раздражающие вещества. Многие выводы опытов Жака Лёба и его последователей над искусственным партеногенезом не могут быть объяснены таким образом. Ведь это значит сводить более ясные и известные отношения к более темным и неизвестным, что методологически неправильно. Конечно можно указать отдельные случаи искусственного и естественного партеногенеза, когда вещества деления, свойственные тому или другому виду, действуют стимулирующе, освобождаясь при гибели целых клеток или их частей. Сам Габерландт путем укола зачатка семени вызывал эмбриональное развитие у Oenothera Lamarckiana и описывал случаи естественного партеногенеза растительных объектов, у которых по соседству с развивающимися клетками находились отмирающие клетки, которые, как думал Габерландт, и производили те стимулирующие деления вещества, которые он назвал раневыми гормонами (рис. 347). Во всяком случае экспериментально еще не доказано, что в этих случаях стимулируют деление действительно раневые гормоны, опыты же других исследователей над искусственным партеногенезом скорее вызывают мысль о других причинах. Правда, случаи так называемого травматического партеногенеза легко объяснить идеей Габерландта о значении раневых веществ. Так, Батайон первый установил, что в яйцах лягушки можно вызвать партеногенетическое развитие при помощи укола яиц тонкой стеклянной или платиновой иглой, т. е. поранением. Но и эти случаи следует рассматривать в связи с общими выводами из всех опытов искусственного партеногенеза, для которых были даны другие более удовлетворительные объяснения и которые поэтому будут рассматриваться вместе с остальными данными экспериментального партеногенеза.



Рис. 346. Деление клетки в ампутированном волоске Coleus Rehneltianus (по Габерландту, 1921, из Бенеке-Иоста).

Недавно Гурвич совместно с несколькими сотрудниками опубликовал ряд опытов, которые показывают, что «митогенетическое» раздражение вызывается особыми лучами небольшой длины волны.

В корешке лука это излучение в основании корня пронизывает корни параллельными пучками и вызывает на верхушке корня клеточные деления. Тот факт, что раздражение, вызывающее клеточное деление, следует отнести к действию лучистой энергии, доказывается тем, что лучи, проходя не только через воду, но и через воздух, могут индуцировать деления в других корнях, расположенных перпендикулярно к индуцирующим верхушкам корней. Число митозов на той стороне корешка, которая обращена к индуцирующей верхушке, повышается в определенном ограниченном излучением объеме. В последнее время Гурвич, его ученики и другие авторы пользуются большею частью дрожжевыми культурами

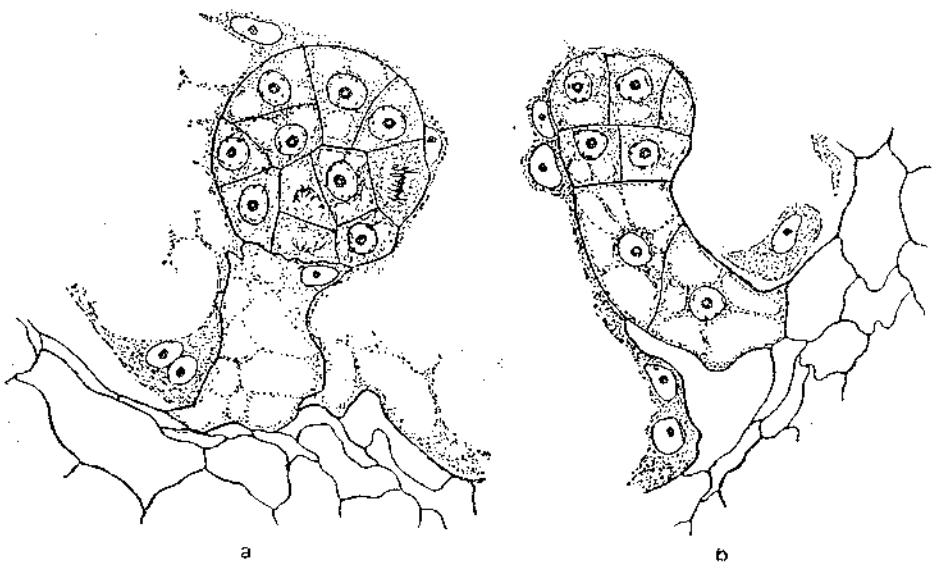


Рис. 347. Два зародыша, развившиеся из нуцеллуса и возникшие друг против друга в зародышевом мешке подвергшегося уколу зачатка семени Oenothera Lamarckiana (по Габерландту, 1922).

как источником митогенетических лучей (как индуктором) и как биологическим объектом для испытания их действия. Несмотря на многие положительные данные относительно «митогенетических лучей» Гурвича и его сторонников мне кажется, что биологическое действие этого органического излучения до сих пор не доказано, потому что положительным данным противопоставляются веские (частью даже более точно проведенные) отрицательные. Данные относительно физических свойств и величины этого биологического излучения также крайне противоречивы. Единственно верным доказательством такого биологического излучения (но не биологического его действия) кажется являются опыты Раевского. Лучи, излучаемые корнями лука, которые он мог физически установить и измерить, представляют только незначительный процент ультрафиолетовых лучей, которые имеются в совершенно затемненном помещении. Каким образом это излучение организма может оказывать особое биологическое действие, отличающееся от постоянно имеющихся налицо неорганических излучений гораздо большей интенсивности, здесь неясно. Даже если бы было установлено, что исходящие от самих организмов излучения могут вызывать митотические деления, то этим прибавился бы

только новый к другим вызывающим деление факторам (температура, свет, гормоны деления и т. д.), а не получен единственный специфический митогенетический фактор.

После этого отступления перейдем к *искусственному партеногенезу*.

Рихард Гертвиг впервые вызвал деление неоплодотворенных яиц морских ежей, обрабатывая их раствором стрихнина, позднее Морган—гипертоническим раствором соли. Наконец Жак Лёб, поставив ряд планомерных экспериментальных исследований, доказал, что при помощи различных внешних факторов можно вызвать развитие неоплодотворенных яиц морских ежей и других животных, нормально требующих оплодотворения. В самых благоприятных случаях из таких искусственно партеногенетически развивающихся яиц можно вывести даже взрослых половозрелых животных. Исследования Лёба были подтверждены и расширены многими другими исследователями на самом разнообразном материале, однако больше всего мы обязаны Лёбу подробным объяснением и точным изучением действующих здесь факторов, поскольку их вообще удается установить. Большинство опытов было произведено над яйцами морских ежей, и поэтому мы прежде всего примем во внимание выводы, основанные на этих опытах.

На основании многочисленных опытов Лёб пришел к заключению, что необходимы два фактора, чтобы побудить яйца морских ежей к развитию. Первый фактор вызывает образование у яиц оболочки оплодотворения (см. стр. 401) и побуждает их к развитию. Это достигается при помощи уксусной кислоты, разных жирных кислот, углекислоты и т. п. Вещества эти главным образом разжижают поверхностные слои яйца, отличающиеся повышенной вязкостью, и вообще производят на яйцевую плазму цитолитическое[1] действие. Если перенести яйца из этих растворов снова в чистую морскую воду, они начинают развиваться, но очень скоро подвергаются цитолизу и гибнут. Вредные побочные влияния на яйца можно устранить двумя способами и получить нормальное развитие: 1) на два-три часа яйца кладут в раствор, препятствующий окислению (морская вода, содержащая KCN); 2) яйца переводят на время в гипертонический раствор, содержащий кислород.

Лёб предположил, что искусственное образование оболочки вызывает в яйце окислительные процессы, которые протекают однако ненормально. Частично задерживая окисление или переводя яйца в гипертонический раствор, можно вновь вызвать нормальный ход окислительных процессов. Первое предположение Лёба было подтверждено опытами Варбурга, показавшего, что искусственное образование оболочек в яйцах морских ежей действительно сопровождается усилением процессов окисления. То усиление окислительных процессов в яйце точно соответствует тому, которое происходит при нормальном оплодотворении. Суспензия неоплодотворенных яиц морских ежей, после сгорания содержащая 20 мг N, потребляет в двадцать минут 10—14 $см^3$ кислорода. При том же количестве яиц потребление кислорода после оплодотворения повышается в 6—7 раз. Точно такое же повышение наблюдается и после образования оболочки в яйцах, искусственно побужденных к развитию.

Гейльбрунн обратил внимание на то, что вещества, которые искусственно вызывают образование оболочки, отличаются низким поверхност-

[1] *Цитолизом* называется вообще нарушение физико-химического равновесия внутри клетки.

ным натяжением. При обработке ими понижается поверхностное натяжение наружного слоя плазмы яйца, который, как показали опыты, отличается большей вязкостью, чем внутренняя часть яйца. Этим объясняется отчасти цитолиз и образование оболочки. Остается однако еще неизвестным, существует ли причинная связь между образованием оболочки и отмеченным Варбургом усилением окислительных процессов, и если есть,

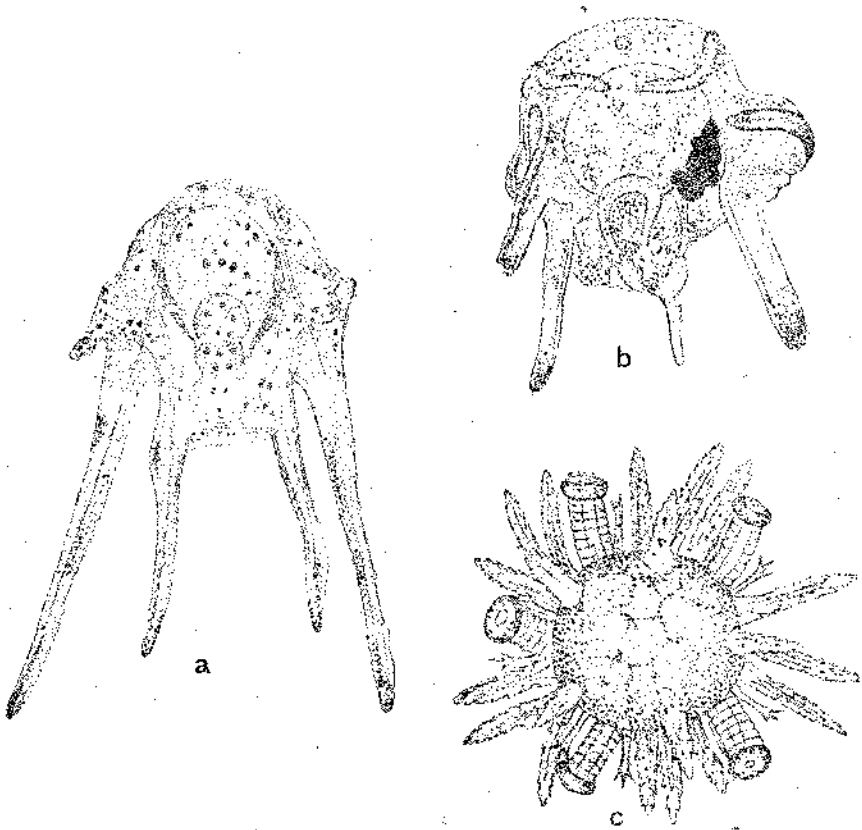


Рис. 348. Echinus esculentus, развившийся партеногенетически (по методу Лёба). *a*—плутеус; *b* и *c*—после метаморфоза (по Ширеру и Ллойду, 1913, из Годлевского).

то в чем она состоит. Лилли, исследуя действие разных солей, высказал убеждение, что соли повышают проницаемость яйца, вызывая таким образом образование оболочки. Однако и это еще не объясняет связи данного явления с усилением окислительных процессов. Наконец воззрение, считающее, что гипертонический раствор, прибавленный после образования оболочки, вызывает нормальное развитие яйца и регулирует окислительные процессы, есть чистая гипотеза.

Из многих дальнейших опытов искусственного партеногенеза с животными разных видов, которые во многом совпадают с опытами Лёба, следует упомянуть еще опыты И. Деляжа, которому при помощи метода искусственного партеногенеза впервые удалось получить половозрелых животных из яиц Echinidae. Позднее того же добились Ширер и Ллойд (рис. 348). Следует еще упомянуть об искусственном партеногенезе у п.-

яичниковых, именно у лягушки. Начало развития яиц лягушки удалось вызвать при помощи разных солей, однако оно протекало неправильно. Позднее Батайону удалось получить вполне нормальное развитие при помощи механического фактора—укола яиц тонкой стеклянной или платиновой иглой, вызывающего в яйце небольшую потерю жидких веществ. Ему удалось так же, как позднее и Лёбу, вывести при помощи этого метода половозрелых лягушек. Согласно Батайону только те яйца развиваются нормально, в которые вместе с уколом вносится кровяная плазма или ядерное вещество. Подобно Лилли и Батайон пришел к убеждению, что раздражение, вызывающее развитие, повышает проницаемость яйца.

При так называемом травматическом искусственном партеногенезе можно было считать причиной развития раневые гормоны и некрогормоны Габерландта. Однако такая формулировка не дает еще объяснения, так как анализ на яйцах лягушки был проведен дальше, чем это сделал Габерландт в своих опытах над раневыми гормонами. Так, согласно данным искусственного партеногенеза яиц морских ежей и для яиц лягушки установлено усиление окислительных процессов. По Батайону клеточное деление стимулируется удалением из яйца некоторых задерживающих) веществ, но это как раз и противоречит гипотезе Габерландта. Тем не менее удается согласовать с ней наблюдаемые факты, так как в том и другом случае деление стимулируется веществами, возникающими в самой клетке вследствие ранения.

Если мы еще раз рассмотрим все опыты искусственного партеногенеза яиц животных, то с некоторым основанием можем утверждать только, что цитолитически действующие вещества всегда понижают поверхностное натяжение (Гейльбрунн), повышая проницаемость клетки (Лилли), благодаря чему усиливаются окислительные процессы, протекающие в яйце (Варбург). Для яиц морских звезд достаточно одной первой фазы искусственного партеногенеза, чтобы вызвать нормальное развитие, тогда как для яиц других животных необходимо регулировать процессы в клетке, затрудняя окисление, повышая осмотическое давление или вводя вещества кровяной плазмы, иначе развитие протекает ненормально и патологически. Во всех случаях, чтобы вызвать деление ядра и клетки, достаточно первого стимула. Для проблемы же собственно физиологии деления ядра и клетки достаточно принять во внимание только эту первую фазу искусственного партеногенеза и спросить, что же дают для теории клеточного деления положительные выводы экспериментального партеногенеза? Как ни важны и ни интересны эти выводы, но для общей теории клеточного деления их недостаточно. Сейчас еще невозможно сказать, стоит ли наблюдаемое усиление процессов окисления в действительно строго доказанной причинной связи со стимулированием клеточных делений или здесь дело идет о побочном явлении, которое наблюдается только у чрезмерно выросших яиц. Раньше следует установить, связано ли усиление процессов окисления с делением клетки и при других нормальных процессах клеточного деления или такая связь наблюдается только в клетках, у которых долго задерживается деление, а рост достигает крайних пределов (яйца, грегарины, схизонты и макрогаметоциты кокцидий).

Не решен еще также и вопрос, существует ли прямая причинная связь между цитолизом, образованием оболочки и усилением окисления. Обстоятельство, что у протистов с усиленным клеточным ростом и последующим множественным размножением (явления, чрезвычайно сходные с развитием яиц) такого рода цитолитические процессы (образование оболочки) не всегда известны, предостерегает нас от преждевременного обобщения.

Здесь нужны еще дальнейшие исследования этого предмета и в других случаях размножения.

С другой стороны, выводы экспериментального партеногенеза можно согласовать с гипотезой, согласно которой клетка ео ipso всегда до известной степени способна к делению, тогда как другие факторы физиологии клетки, особенно рост (временно ли только или, как у яиц, постоянно), задерживают осуществление этого деления. Все упомянутые выше средства, вызывающие искусственный партеногенез, устраняют эту задержку. Важной, хотя не безусловно необходимой предпосылкой этого воззрения было бы то положение, что центры деления при искусственном партеногенезе образуются не «de novo» (заново) благодаря искусственным средствам, как это думает большинство исследователей, но из «латентной» дегенерировавшей яйцевой центросомы, которую они только вновь возбуждают к деятельности. Мы уже раньше познакомились с основаниями, заставляющими нас придерживаться последнего взгляда. Но и здесь речь идет о чисто теоретических представлениях, справедливость которых должна быть проверена подробными экспериментальными и цитологическими исследованиями. Хорошо уже и то, что эта гипотеза позволяет свести разные выводы, основанные на разных точках зрения, к общему единому воззрению.

2) Механизм деления ядра и клетки

Сложные процессы при митотическом делении ядра и клетки, связанные с морфологически постоянными и важными структурами, естественно не раз побуждали к созданию более или менее подробной теории механизма этого процесса. Ясно обозначенные волокнистые структуры, связывающие центры с хромосомами [полярные части веретена или покровные волокна (Mantelfasern)], невольно наводят на мысль, что здесь мы имеем дело с сократительными волокнами, действием которых хромосомы направляются к полюсу—взгляд, высказанный еще ван Бенеденом и Бовери, но детальнее всего разработанный Гейденгайном. Другие исследователи (как например Дрюнер, Мевес, Рихард Гертвиг), напротив, пришли к заключению о напирающем действии лучей, особенно центрального веретена. Третьи (Фоль, Циглер, Гартог, Галлардо, Лилли и др.) указывали на большое сходство ахроматиновой волокнистой системы с силовыми линиями в том виде, в каком последние обнаруживаются в электрических и магнитных полях, и соответственно этому развили различные электрические гипотезы деления. Наконец одна группа авторов (Бючли и Румблер) пыталась представить ахроматиновые структуры деления как траектории натяжения, вызванные потоками гиалоплазмы стенок ячей по направлению к центросоме, и химическим связыванием воды в центре, благодаря чему вследствие уменьшения объема должно возникнуть натяжение, направленное к центру. Эта последняя гипотеза была построена еще Бючли, принимавшим для объяснения клеточного деления местные изменения поверхностного натяжения. Румблер же попытался на основе ячеистых структур согласовать эту гипотезу с разными фазами процесса деления и тем, что наблюдается в живой клетке.

Все эти гипотезы никоим образом однако не могут удовлетворительно объяснить всю совокупность явлений, представляющих кариокинетическое деление, хотя некоторые из них и содержат без сомнения правильные взгляды, позволяющие понять отдельные частности явлений, и могут служить таким образом ценными опорными пунктами для дальнейших

следований. Основной недостаток этих воззрений, даже содержащих верные взгляды, тот, что они односторонне (только гипотеза Бючли представляет исключение) пытаются объяснить все явления деления ядра и клетки, исходя из одного принципа. Но этого делать нельзя. Не только деление ядра и деление клетки в значительной степени независимы друг от друга, но и самое деление ядра состоит без сомнения из нескольких отдельных процессов, протекающих более или менее независимо друг от друга. Независимость деления клеток доказывается не только многократными процессами деления ядра внутри клетки у простейшего, но и различными опытами над митозами высших животных, у которых обычно деления ядра и клетки идут одновременно. Такие митозы обыкновенно едва и принимаются во внимание упомянутыми выше гипотезами. Так например в яйце морского ежа, подвергнутом действию эфира, ядра продолжают неизменно делиться далее, хотя деление самой клетки подавляется. Но и само ядерное деление, как сказано, совсем не представляет собой единый процесс и состоит, как указал впервые Бовери, из двух более или менее независимых клеточных процессов—деления хромосом и деления центросом. Что это действительно так, показывает образование монастера, при котором подавляется деление центров, деление же хромосом идет нормально; в свою очередь центры могут делиться и веретено образоваться без хромосом, как это бывает например в некоторых яйцах, оплодотворенных двумя сперматозоидами. Нормальное же митотическое деление ядра является результатом гармонической совместной работы обоих независимых автономных процессов. Существующие же до сих пор гипотезы стремятся механически объяснить распределение уже разделившихся хромосом, оставляя факт автономного деления хромосом без внимания. О причине и механизме деления хромосом мы до сих пор ничего не знаем: нет даже никаких гипотез об этом. Не говоря о делении хромосом, при суждении о гипотезах механизма митоза следует резко различать, что дают они для ядерного и что для клеточного деления. Следует считаться также и с тем, насколько такие попытки объяснения согласуются с выясненными процессами митоза клеток высших и простейших животных.

После этих предварительных замечаний перейдем к критическому обзору упомянутых гипотез и изложим те немногие наблюдения и эксперименты, которые дают надежную основу для механики отдельных частных процессов митоза и могут послужить таким образом отправными пунктами для дальнейших исследований в этой трудной области.

Решительно ничего не говорит в пользу теории *сократительного* действия фибрилл, в особенности в смысле гипотезы Гейденгайна, которая принимает существование эластических так называемых «органических лучей» даже во время стадии покоя клетки. Все опыты над коллоидальным состоянием покоящейся и делящейся клетки единогласно указывают, что волокнистые структуры возникают вторично в начале митоза в жидкой протоплазме, и картины анафазы нисколько *не доказывают сократительного* укорачивания волокон. Некоторые картины правда производят такое впечатление, как если бы половинки хромосом оттягивались друг от друга. Однако ни в коем случае нельзя принимать повсеместного действия притяжения. Это следует: 1) из того, что полярные части веретена ни к чему не прикреплены, а без этого не может происходить притяжения, 2) из того, что не везде эти полярные части укорачиваются, 3) из того, что форма расходящихся полярных частей не позволяет допустить притяжения.

Также и отнесение митотических картин деления к электрическим и магнитным силовым полям не объясняет этого процесса, как бы поразительно ни казалось внешнее сходство с такого рода силовыми полями. В силовом поле оба полюса фигуры деления или обладают противоположными зарядами, как это принимает Гартог, или же должны быть заряжены одинаково (скажем положительно), тогда как хромосомы будут заряжены противоположным образом (отрицательно) (Галлардо). С первым представлением не согласуется существование диагональных веретен, как они наблюдались нередко при четырехполюсных фигурах деления (Бальцер, рис. 349), так как диагональные веретена развивались бы тогда между полюсами с одними и теми же знаками.

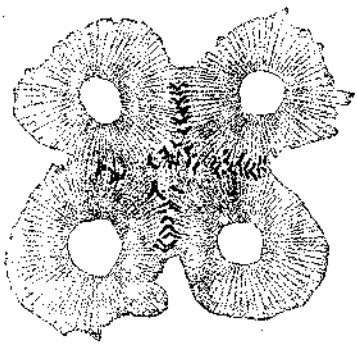


Рис. 349.

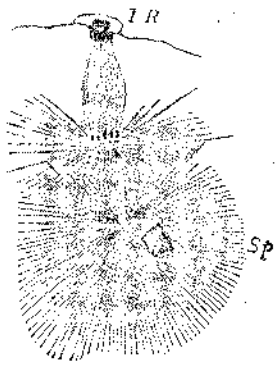


Рис. 350.

Рис. 349. Тетрастер с двумя диагональными веретенами у Strongylocentrotus lividus (морской еж) (по Бальцеру, 1908, из Брюля).

Рис. 350. Анафаза второго деления созревания яйца Nereis limbata (кольчатый червь). Разрез. *1R*—первое направляющее тельце на поверхности яйца; *Sp*—головка сперматозоида в яйце. Между центром сперматозоида и нижним центром яйца возникло вследствие ненормального сближения вторичное веретено (по Бонневи, 1910, из Брюля).

В пользу второго предположения приводили то обстоятельство, что ядра и хромосомы движутся в электрическом поле к аноду, т. е. заряжены отрицательно (Лилли, Пентималли), плазма же, напротив,—положительно. Но веретена могут появиться и при отсутствии хромосом (рис. 350). Таким образом нельзя обосновать никакой электрической теории митоза, хотя бесхромосомные веретена нельзя без оговорок приравнивать к истинным веретенам ядра.

Воззрения Бючли и Румблера на ахроматиновые структуры деления как на траектории натяжения, действующего от центросом в жидкой ячеистой структуре протоплазмы, нельзя согласовать с новейшими исследованиями аггрегатного состояния веретена, доказывающими его желатинозный характер. За это говорят опыты центрифугирования, при которых происходит перемещение целых веретен внутри протоплазмы (Конклин и др.) и наблюдения броуновского движения, начиная с момента анафазы (Белар). К тому же не только не доказана основная предпосылка этой гипотезы, но полярные лучи вообще не являются необходимым признаком животных и растительных митозов, вследствие чего рушится вся гипотеза.

Недавно Белар, критически использовав имеющиеся цитологически наблюдения и на основании тщательных прижизненных наблюдений над животными (сперматоциты кобылок) и растительными (волоски пыль-

...вых нитей Tradescantia) митозами в нормальных условиях и условиях ...ыта, дал новое понимание механизма деления ядра, которое однако он рассматривает только как рабочую гипотезу. Как мы дальше увидим, ...тдельные элементы старых гипотез, хотя и в измененной форме, соединены здесь в новую общую картину. Автономное продольное расщепление хромосом и все их остальное поведение при делении принимается им как данное. Хромосомы, как мы уже видели, проделывают все эти изменения самостоятельно без помощи веретена. Образование веретена и передвижение хромосом в экваториальную пластинку Белар объясняет тем, что ... двух противоположных очагов образования (центров) из двух пучков

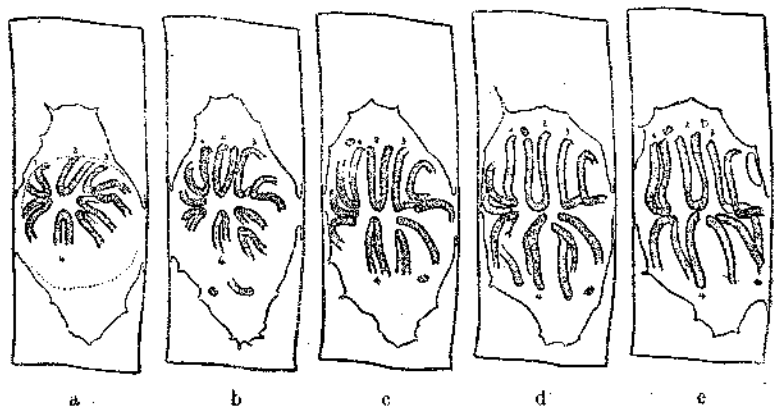


Рис. 351. Tradescantia virginica. Метакинез в центральной клетке волоска, прослеженный при жизни (увел. около 810, по Белару, 1929).

...брилл в полость ядра вторгаются полуверетена, встречаются на полпути и смыкаются в веретено. Укажем здесь только на деление ядра Pam...agus hyalinus, где ясно видно, как рассеянные сначала хромосомы ... началу образования веретена отступают с двух сторон от ядерной оболочки, пока при расширении ядра по экватору не образуют экваториальной пластинки (рис. 266). Это чрезвычайно похоже на то, как будто ... хромосомы втягивались с двух сторон в экваториальную пластинку ...следствие образования и роста колонок геля. Эти наблюдения дополняются и окончательно подтверждаются прижизненным наблюдением ...итоза Tradescantia и Stenobothrus. Эти наблюдения показывают, что отдельные хромосомы прикрепляются или приклеиваются на определенных местах—*местах прикрепления* к волокну веретена или пучку таких волокон и по этому «*проводящему волокну*» попадают к экватору. Особенно ясно это в митозе Tradescan... В профазе хромосомы появляются расположенными вокруг полюсного поля, что зависит от морфогенетической непрерывности хромосом в покоящемся ядре подобно тому, как мы это уже видели у Ascaris и Ag...ata (рис. 253 и 254). Рис. 351 и 352 показывают, что при перегруппировке хромосом при переходе из профазы в метафазу прежде всего ... всех условиях только места прикрепления (сгибов) хромосомы продвигаются в экваториальную пластинку. Силы, вызывающие перегруппировку хромосом в экваториальную пластинку, начинают действовать в тех же самых местах, в которых позднее начинают действовать силы, ...зывающие движение к полюсам расщепленных половин.

Движение дочерних хромосом к полюсам в анафазе осуществляется по Белару двумя механизмами, действие которых суммируется. Во-первых, это так называемый «механизм тянущих волокон», который только предполагается, и во-вторых, доказанное непосредственно а к т и в н о е

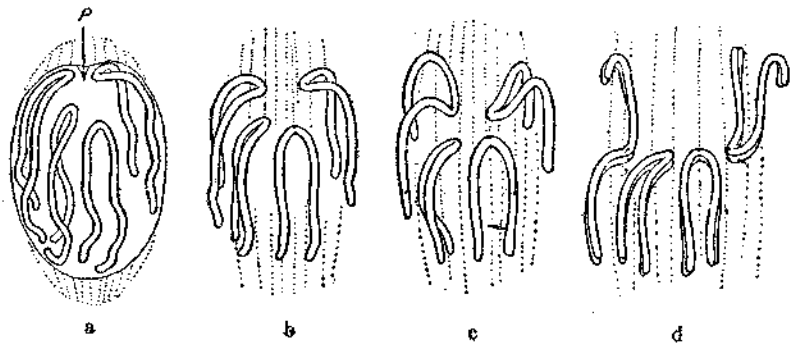


Рис. 352. Tradescantia virginica. Схема метакинеза. Места прикрепления обозначены точками. *P*—полярное поле (по Белару, 1929).

р а с т я ж е н и е участка веретена, появляющееся между дочерними пластинками, которое Белар называет о п о р н ы м т е л о м. Механизм тянущих волокон Белара не имеет ничего общего со старыми теориями тянущих волокон кроме названия. У Белара речь идет не о плотных сокращающихся волокнах. В первых стадиях анафазы автономно разделенные расщепленные половины хромосом после полного отделения друг от друга скользят своими местами прикрепления по веретену (по крайней мере на небольшом протяжении) к соответствующим полюсам. На фиксированном препарате у Stenobothrus и других объектах видно, что место прикрепления на прилегающем волокне веретена, имеющее вид точки, превращается в волокно, утончающееся по направлению к полюсу. Возможно, что это описанное еще старым учением полярное волокно, но Белар понимает его как каплю, которая растекается по волокну веретена и таким образом прежде всего оттягивает друг от друга (возможно вследствие вязкости) дочерние хромосомы. Об этом механизме только делается заключение на основании микроскопических картин, но он не доказан и здесь может иметь значение и растяжение центрального участка веретена, к которому мы теперь и переходим.

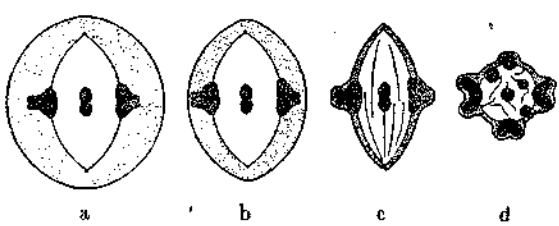


Рис. 353. Схема влияния обезвожения (цитоплазма отмечена пунктиром). *a*—сперматоцит в изотонической среде; *b*—незначительно обезвоженный сперматоцит; *c*—сильно обезвоженный сперматоцит (направление волокон вертена обозначено черточками); *d*—вид с полюса на *c* (по Белару, 1927).

Этот центральный участок веретена, названный Беларом о п о р н ы м т е л о м, действительно служит для опоры, что доказано Беларом простыми, но очень убедительными опытами со сперматоцитами Stenobothrus. Если в гипертоническом растворе обезводить сперматоциты на различных стадиях анафазы, то жидкая протоплазма совершенно редуцируется

и клетка состоит почти только из веретена, хромосом и тонкой плазматической пленки под клеточной оболочкой (рис. 353). В обработанных таким образом клетках деления ядра дальше не происходит, но центральная часть веретена—опорное тело—делается при этом гораздо длиннее, чем при нормальном делении, тогда как полуверетена на полюсах, по крайней мере в ближайшее время, сохраняют свою кеглеобразную форму. Рост опорного тела в длину в гипертонических растворах может быть настолько сильным, что веретено вследствие недостатка места складывается внутри клеточной оболочки (рис. 354). Совершенно ясно, что разделен-

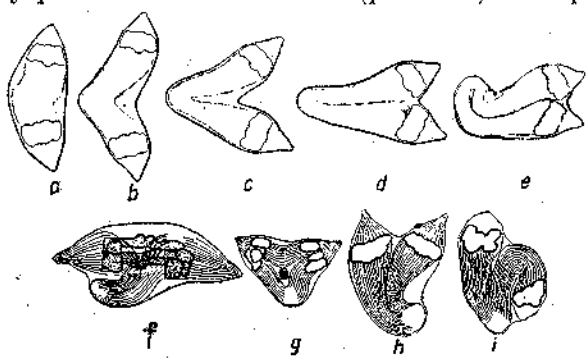


Рис. 354.

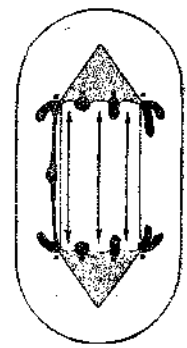


Рис. 355.

Рис. 354. Stenobothrus lineatus (кобылка). *a*—*e*—изменение движения в анафазе при сильном обезвожении клетки при живни. Сперматоциты в средней стадии анафазы перенесены в гипертоническую среду; *f*—*i*—обезвоженные сперматоциты в разных стадиях анафазы (*f*, *h*, *i*—первое, *g*—второе деление созревания) в фиксированных хорошо окрашенных препаратах. Клетки некоторое время наблюдались при жизни и затем фиксировались; *f*—хромосомы отмечены пунктиром; *g*—*i*—хромосомы светлые с сильно обведенным контуром; в *g* опорное тело расщеплено вдавленной митохондрией (по Белару, 1927).

Рис. 355. Схема растягивающего действия, которому подвергаются (косвенно) хромосомы при вытягивании опорного тела. Стрелки указывают направление давления, которое опорное тело оказывает на места прикрепления (означенные крестиками) хромосом (по Белару, 1927).

ные дочерние хромосомы, если они как-нибудь приклеены к местам прикрепления на полуверетенах, будут расходиться вследствие активного удлинения опорного тела, причем должны возникать такие картины, как будто хромосомы оттягиваются к полюсам в местах их прикрепления (рис. 355). Опорный механизм, который здесь при ненормальных условиях обнаруживается в увеличенном размере, вероятно действует подобным образом и при нормальных стадиях анафазы и телофазы (ср. рис. 233, *i*—*h* и рис. 236), говорящих также за раздвигание в местах прикрепления половинок хромосом силой растущего между ними в длину центрального участка веретена (опорным телом). Опорное значение центрального участка веретена, которое отмечалось уже и прежними исследователями, кажется доказанным этими опытами для стадий анафазы и телофазы. К тому же Кюн уже раньше прямо доказал толкающее действие центральных веретен на трехполюсных митозах амеб.

В культурах Vahlkampfia bistadialis встречаются при известных условиях многочисленные множественные митозы—«тройные» и «четверные». При так называемых *T*-фигурах на нормальное главное веретено в середине его накладывается «добавочное» веретено (рис. 356, *a*, *b*). При действии притяжения со стороны полюсов веретена в телофазе и анафазе

углы между обеими половинами главного и добавочного веретен должны быть больше 90°. На самом же деле они меньше 90°, особенно в поздних телофазах. Это объясняется действием давления, исходящего от полюсов благодаря тому, что добавочное веретено также давит на точку его прикрепления к главному веретену (рис. 356, *c*, *d*).

Воззрения Белара, как мы видели, не представляют законченной теории механизма ядерного деления: в них еще много гипотетических элементов. Но большое преимущество такого понимания заключается в том, что еще не вполне проверенные части гипотезы доступны для дальнейшего исследования и что по крайней мере одна из них—движение во время анафазы благодаря опорному телу—вполне доказана экспериментально. Во всяком случае также доказана и роль так называемого «механизма

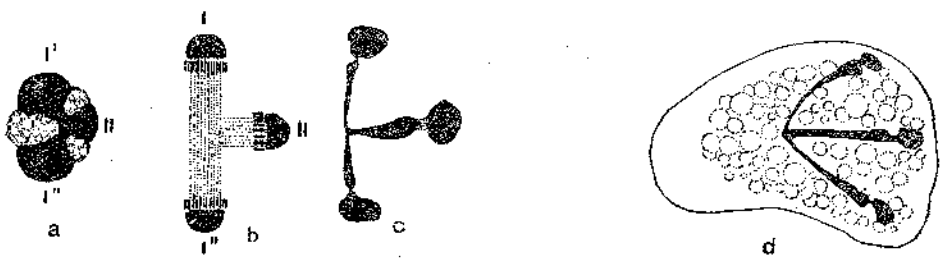


Рис. 356. Vahlkampfia bistadialis. *T*-фигуры. *a*, *b*—профаза и анафаза (схематизировано, кариосома и полярные шапочки нарисованы черным, хроматин в *a*—светлым. *I'* и *I''*—главное веретено; *II*—боковое веретено); *c* и *d*—разные телофазы; в них происходит изменение угла между отдельными полуверетенами и сгибание *T* благодаря добавочному веретену. Сулема-алкоголь. Железный гематоксилин (увел. 1 500, по Кюну, 1921, из Белара).

тянущих волокон», который лучше было бы назвать «механизмом скольжения по нитям» (Gleitfadenmechanismus), чтобы не путать его со старой теорией «тянущих волокон». Во всяком случае он дает возможность объяснить без дальнейших затруднений значительное перемещение хромосом к полюсам в некоторых типах митозов.

В заключение кратко упомянем новые опыты, которые принадлежат преимущественно американским исследователям, изучавшим изменения вязкости во время митоза. Чемберс делал непосредственные наблюдения с помощью микроманипулятора, Гейльбрунн измерял степень перемещения зерен протоплазмы при центрифугировании во время различных стадий митоза. Оба нашли, что вязкость значительно увеличивается в начале митоза. Согласно Чемберсу это увеличение сохраняется до конца процесса; по Гейльбрунну вязкость заметно понижается, начиная с метафазы, и снова достигает максимального значения незадолго до деления клетки (рис. 357). Без сомнения метод Гейльбрунна дает более точные и безукоризненные данные.

Этих выводов еще не достаточно для установления полной теории митоза; они однако показывают, что периодическое образование в клетке геля и золя имеет большое значение для развития и хода митоза, и представляют таким образом весьма ценный материал для будущей теории митоза в связи с прочими уже упомянутыми более или менее установленными моментами.

До сих пор мы еще не рассматривали подробнее механизм деления клетки, которое прежние гипотезы считали лишь следствием принимаемого ими механизма деления ядра. Независимость клеточного деления,

принятая нами, побуждает признать существование особых факторов деления клетки. Только один Бючли принимал их уже раньше (хотя и пытался понятным и убедительным образом вывести их из своего механизма ядерного деления)—именно он считал таким фактором уменьшение поверхностного натяжения на обоих полюсах делящейся клетки, вследствие чего поверхностное натяжение на экваторе увеличивается, а это приводит к перешнурованию клетки. Теоретически следовало ожидать, что такие изменения поверхностного натяжения у делящихся яиц вызовут появление токов, направленных от полюсов к экватору, каковые Эрлангер и нашел фактически у яиц нематод. Недавно Шпек еще раз исследовал этот вопрос теоретически и микроскопически и еще шире развил это положение. Прежде всего он воспроизвел это явление на неорганической модели и таким образом теоретически подтвердил его. Плавающие в воде или покоящиеся масляные или ртутные капли, поверхностное натяжение которых он уменьшал на обоих полюсах (помещая около капель масла кристаллики соды), перешнуровывались на экваторе как зоне относительно более высокого поверхностного натяжения и делились наконец на две капли, причем от полюсов во все стороны исходил к экватору поверхностный «ток растекания», который здесь загибался внутрь капли (рис. 358, *a*—*c*). Те же самые закономерные токи Шпек наблюдал и на дробящихся яйцевых клетках разных нематод (рис. 358, *d*). Если перешнуровка клеток продолжалась здесь, как и в клетках других животных, дольше чем 7—8 минут, то токи становились слишком медленными, чтобы их можно было уловить. И ход потока при одностороннем перешнуровании клеточного тела, как и явления при образовании направляющих телец, совершенно соответствуют теоретическим предположениям. Из этих наблюдений и исследований Шпек должен был сделать заключение, что деление клетки происходит благодаря повышению поверхностного натяжения в зоне перешнурования.

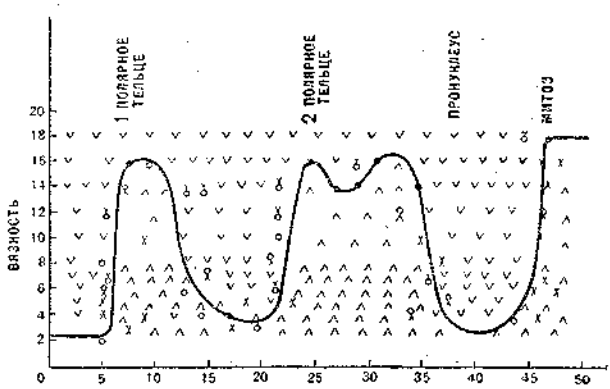


Рис. 357. Кривая, указывающая изменения вязкости при оплодотворении, созревании и делении яйца Cumingia (по Гейльбрунну, 1921).

Фонтанные токи как следствие уменьшения поверхностного натяжения у сперматоцитов Stenobothrus (и других объектов) делаются заметными вследствие перемещений митохондрий. Они сплываются вместе на экваторе и во время анафазы при растягивании в длину скользят (образуя род манжеты) вдоль веретен к его полюсам. Они перешнуровываются вместе с бороздой деления клетки (Белар, рис. 359, *a*—*b*).

Когда фонтанный ток задерживается, то образования манжеты не происходит, тогда как деление ядра продолжается беспрепятственно (рис. 359, *c*—*e*). Такая задержка по неизвестным причинам может наступить через более или менее продолжительное время. Задержка или полное прекращение может быть вызвано также экспериментально путем

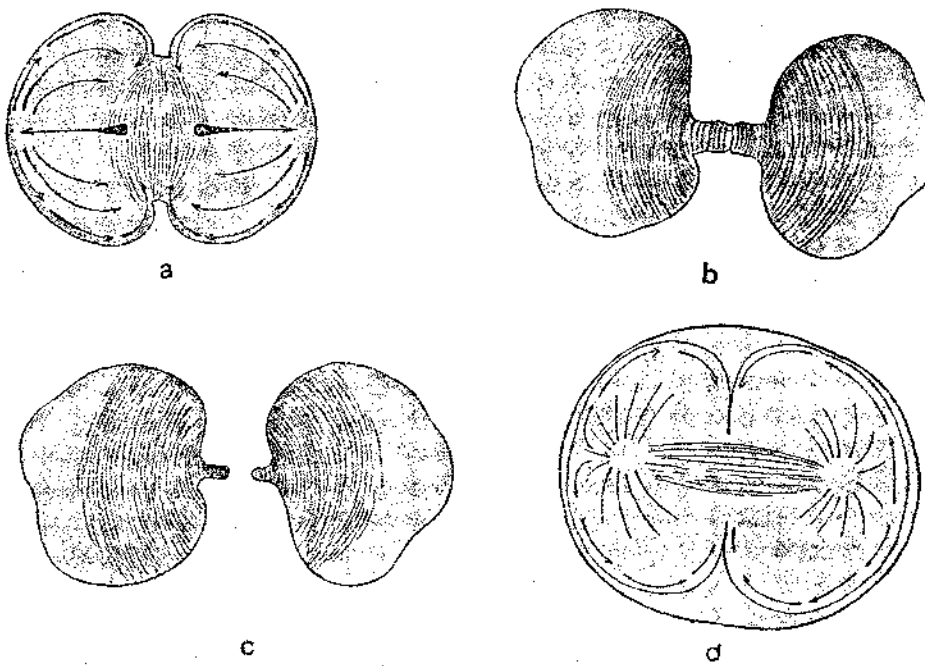


Рис. 358. *a*—*c*—перешнурование капли оливкового масла с двумя центрами растекания; *d*—совершенная перешнуровка яйца Rhabditis dolichura по наблюдению с живых объектов. Стрелки показывают наблюденные токи (по Шпеку, 1918).

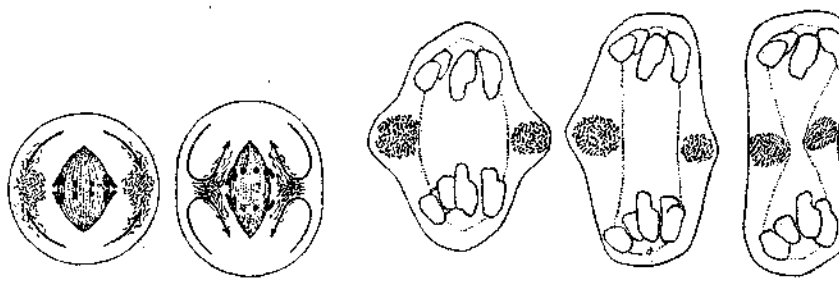


Рис. 359. Отношения между токами плазмы, перешнурованием клетки и движением хромосом в анафазе. *a* и *b*—объяснение перемещения митохондрий фонтанными токами (веретено изображено слишком маленьким); *c*, *d*, *e*—анафазы первого деления созревания Stenobothrus lineatus. Наблюдения при жизни. Перемещение митохондрий задержано (увел. 900, рис. *c* сделан в 4 часа 32 мин., рис. *e*—в 4 часа 40 мин., по Белару, 1927).

обезвоживания клетки. Эти наблюдения и опыты Белара указывают опять-таки на независимость деления ядра и деления клетки, и в то же время они служат дальнейшим доказательством в пользу правильности теории клеточного деления Бючли-Шпека.

б) Физиологические условия разных способов размножения, в особенности при циклическом размножении

Сравнительный разбор различных процессов размножения показал нам, что многие организмы обладают несколькими способами размноже-

ния, с одной стороны, половым, с другой—так называемым бесполым. Последнее осуществляется или посредством размножения единичными клетками, или посредством партеногенеза (однополое размножение), или вегетативным путем посредством многоклеточных тел, служащих для размножения. Разные способы размножения часто правильно чередуются, причем по большей части происходит одно или несколько неполовых, партеногенетических или вегетативных процессов размножения, за которыми следует половое поколение. Раньше вообще считали, что при циклических процессах размножения такого рода последовательность отдельных генераций и форм размножения и начало перехода от одного рода размножения к другому обусловливаются внутренними процессами развития. Так же смотрели и на наступление процессов размножения у организмов с одним только половым размножением (высшие животные и растения). Существовало мнение, что наступление цветения у растений и развитие половых клеток у животных вызываются исключительно внутренними процессами развития. Большой заслугой Клебса и его учеников (большое количество их работ появилось с восьмидесятых и девяностых годов прошлого века) является доказательство того, что этот взгляд неверен и что некоторые процессы размножения могут быть вызваны определенными внешними факторами и что таким образом возможно каузальное физиологическое исследование явления размножения. Правда, Клебс в своих опытах и рассуждениях опустил основное явление физиологии размножения—отношение роста клетки к делению, на чем мы останавливались в предыдущей главе. Процесс деления он ошибочно отождествлял с ростом и удовольствовался более скромными и легко разрешимыми задачами исследования влияния внешних факторов на разные виды размножения. Однако понятно, что его многосторонние опыты весьма часто касались основной проблемы. Позднее Клебс попытался найти объяснение более глубокого и сложного вопроса физиологии размножения—связи между действием внешних факторов и внутренними изменениями клеток—изменениями, которые приводят к определенным формам размножения. Начав с опытов над водорослями и грибами с их частой сменой разных видов размножения, Клебс позднее занялся с успехом и физиологией размножения высших растений. В области зоологии взгляд на всемогущество внутренних условий развития, определяющих разные способы размножения, господствовал до самого последнего времени, и только в последние годы проблема в этой области стала рассматриваться с таких же точек зрения, как и опыты Клебса, и стали применяться настолько же точные, а где возможно и еще более точные методы.

Мы начнем с исследования водорослей и грибов. Из исключительно богатого фактического материала различных опытов мы выберем только немного характерных примеров. Один из самых простых примеров первичного (гомологичного) чередования поколений и полной зависимости его от внешних условий представляют различные Volvocineae, из которых уже Клебсом в этом отношении подробно была изучена одна форма, именно Chlamydomonas media. Бесполое размножение этого вида Chlamydomonas совершается так же, как у ранее описанного Chlorogonium (рис. 298, стр. 318), посредством двух или трех быстро следующих друг за другом делений, причем образуется 4 или 8 продуктов деления (агаметы или зооспоры, рис. 360). В природе время от времени, часто при неблагоприятных условиях жизни, наступает половое размножение, которое совершается также путем деления на 4 или на 8. Гаметы, снаб-

женные двумя жгутиками, отличаются от агамет тем, что протоплазматическое тело внутри клеточной оболочки вскоре после выхода зооспор суживается у переднего конца (рис. 360, *D*, *E*). Две таких гаметы копулируют друг с другом; при этом они выходят из своих оболочек и образуют зиготу, снова выделяющую вокруг себя оболочку (рис. 360, *F*, *G*). Клебс показал, что этих хламидомонад можно заставить в течение долгого времени размножаться чисто бесполым путем, поместив культуру в 0,2—0,4% кноповский раствор; при этом не происходит ни образования гамет,

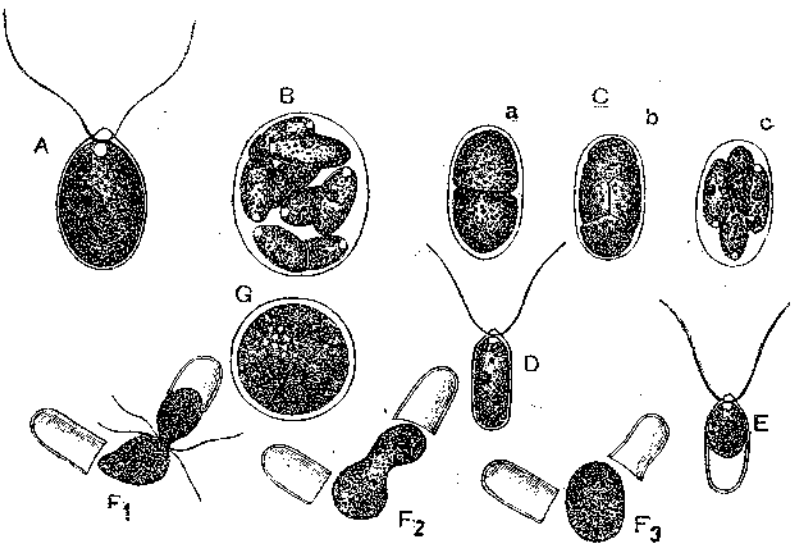


Рис. 360. Chlamydomonas media. *A*—неполовая клетка; *B*—деление на восемь клеток; *C*—деление; *a*—*c*—несколько друг за другом следующих стадий; *D*—гамета; *E*—гамета с сократившимся плазматическим телом; F_1—F_3—стадии копуляции; *G*—зигота (увел. 1 100, по Клебсу, 1896).

ни копуляции. Наоборот, если перевести этих фитофлагеллат при средней температуре и хорошем освещении из раствора питательной соли в дистиллированную воду, то всегда удается стимулировать половое размножение и оплодотворение. На второй или третий день клетки становятся меньше, и на четвертый день наступает образование исключительно гамет. Если клетки долгое время (от четырех до пяти недель зимой и весной) держать в одном и том же растворе, то движение, рост и деление наконец прекращаются. В таком состоянии клетки теряют способность образовывать гаметы при переходе в воду. Можно вновь восстановить эту способность, переводя жгутиковых несколько раз в свежий питательный раствор. Способность отзываться на перемену среды зависит таким образом в широкой мере от предшествующих условий жизни соответствующих клеток.

Клебс показал далее, что удается заставить гаметы, не копулируя, размножаться партеногенетически. Это целиком зависит от внешних условий. Если только что образовавшиеся гаметы снова перенести в питательный раствор с высоким содержанием соли, то копуляция прекращается, клетки переходят одна за другой в стадию покоя, окружаются оболочкой и начинают спустя некоторое время снова делиться.

У высших Volvocineae наблюдается то же, что и у Chlamydomonas. Stephanosphaera, Gonium и Eudorina, как показали Гартман и Шрейбер,

При культивировании в питательной среде долго размножаются бесполым путем. У Stephanosphaera наступает половое размножение при переносе воду, как и у Chlamidomonas (Гартман). Согласно Шрейберу у Gonium Eudorina можно вызвать половое размножение следующим образом. Сначала дают развиться большому числу бесполых форм в относительно большом количестве жидкости культуры, потом предоставляют эти перенаселенные культуры самим себе. Тогда очевидно вследствие недостатка питания неизменно следует половое размножение.

Белар показал недавно подобные простые отношения для Protozoa, инфузорий, Actinophrys sol и Actinosphaerium Eichhorni[1]. Культура в среде с хорошим питанием вызывает чисто агамное размножение, в перенаселенной же культуре при недостатке питания наступает половое размножение. У миксомицет по Клебсу и Белару голод стимулирует появление половых генераций. У Stephanosphaera и Actinophrys удается заставить первую развивающуюся из цистозиготы колонию или первую особь непосредственно образовывать гаметы и таким образом совершенно уничтожать бесполые генерации. Клебс уже ранее получил тот же результат над Vaucheria (водорослью) и Saprolegnia (грибом).

Обычно однако дело бывает не так просто, и опыты Клебса и его учеников на других водорослях и грибах показали, что образование зооспор и гамет могут вызывать разнообразные внешние условия. Уменьшение, как и повышение содержания соли в жидкости культуры, может у разных форм стимулировать образование зооспор. То же самое можно сказать и о температурных условиях, кислороде и других внешних условиях. Образование зооспор у одного и того же вида может быть вызвано совершенно различными внешними агентами. Так, Oedogonium pluviale, живущая в текучей воде, образует зооспоры как при понижении содержания соли, так и при уменьшении содержания O_2 (при переходе из текучей воды в стоячую), при понижении и при повышении температуры на 5°, если культивировать ее до этого при температуре в 10°. Напротив, тот же вид, культивированный в стоячей воде, реагировал образованием спор только на уменьшение содержания соли, на уменьшение интенсивности света и на некоторое повышение содержания соли. Здесь очевидно на форму реакции влияют предшествующие условия жизни соответствующего организма.

Конечно можно возразить, что в последнем примере различно реагирующие культуры какого-либо вида могли представлять разные физиологические расы. Однако в отношении опытов с другой водорослью, Prosiphon botryoides, такого возражения сделать нельзя. Культивированная на глине, она после переноса в воду или питательную среду приступала к образованию зооспор. Самым сильным средством для образования зооспор кроме культуры в питательной среде служило затемнение. Мы ограничимся этими немногими примерами стимулирования образования зооспор. Здесь лишь в немногих словах мы коснулись всего того разнообразия, которое господствует при действии различных факторов на образование зооспор у водорослей.

Много меньше разнообразия наблюдается в условиях, стимулирующих половое размножение водорослей. Здесь выступают два фактора, как самые существенные—повышение интенсивности света, обусловливающее ассимиляцию C, и уменьшение содержания некоторых

[1] Actinosphaerium—одна из форм, полная зависимость размножения которой от внешних условий на основании прежних исследований признавалась всеми.

питательных солей. Поскольку можно судить по немногим до сих пор исследованным видам, для полового размножения водорослей повышенная интенсивность света вообще кажется необходимым предварительным условием. Мы познакомились уже в приведенных выше примерах со вторым важным фактором—уменьшением содержания неорганических питательных солей. У Chlamydomonas media 0,05% питательного раствора уже совершенно останавливает половое размножение, у Eudorina и Gonium—0,01%. Согласно опытам Бенеке у спирогир повидимому играет роль главным образом уменьшение содержащих азот веществ в присутствии фосфора. Прежняя жизнь культур играет для стимулирования полового размножения еще более важную роль, чем при образовании зооспор. Водоросли благодаря известным условиям прежней жизни могут притти в такое состояние, при котором действие внешних факторов, всегда стимулирующих при других условиях половое размножение, полностью прекращается. Так как в большинстве случаев жизненные условия разных водорослей вообще недостаточно точно известны (это относится и к тем случаям, когда они хорошо культивируются), то только дальнейший анализ отдельных условий при одновременном учете разных внешних факторов, которыми до сих пор по большей части пренебрегали, как концентрация водородных ионов, содержание в воде железа и т. п., внесет ясность в этот вопрос. Однако уже и теперь опыты показывают, что смена поколений водорослей в весьма значительной степени зависит от определенных сочетаний внешних условий и что только количественные изменения отдельных необходимых для жизни внешних условий определяют наступление простого «роста» (через клеточное деление), образование зооспор или образование гамет.

Наконец еще один пример—гриб Saprolegnia mixta (рис. 361). Интересна последовательность процессов размножения, наблюдающаяся у этого гриба в природе и находящаяся повидимому в полной зависимости от внутренних условий развития. Saprolegnia обыкновенно развивается на мертвых насекомых, упавших в воду. Грибные нити вначале прорастают тело насекомых. После некоторого времени они вырастают из тела и образуют гифы, торчащие в воде во все стороны. Конец их отчленяется и становится зооспорангием, в котором достигает развития (*B*) большое количество спор, снабженных двумя жгутами. Позднее наступает половое размножение, когда развиваются оогонии с несколькими яйцами и антеридии (*A*). Рост, образование зооспор и образование половых клеток зависят от совершенно определенных внешних условий, и нормальное развитие можно изменить в определенном направлении. Мицелий будет расти например в течение года чисто вегетативно, если всегда заботиться о хорошем питании. Если перенести такой мицелий в чистую воду, то он быстро начинает образовывать спорангий. В растворах лейцина и гемоглобина (0,1%) гриб сильно растет и, не образуя зооспорангиев, образует непосредственно половые органы. Напротив, если применить разбавленные растворы гемоглобина (0,01%), то образуются также зооспорангии, но после возникновения половых органов. Таким образом нормальный ход развития совершенно нарушается. Простое наблюдение показывает, что и нормальное развитие не протекает, как это вначале думали, при постоянных внешних условиях и что в то же время оно не обусловлено и чисто внутренними причинами. Когда пита-

тельные вещества тела насекомого использованы, гриб начинает расти в окружающую воду и, как и в описанных опытах, недостаток питания приводит к образованию зооспор.

Даже у ресничных инфузорий, у которых сравнительно с остальными протистами вопрос несколько осложняется наличием соматического макронуклеуса (подробности дальше на стр. 428), появление половых генераций очевидно зависит от внешних условий. Так, согласно Иоллосу при куль-

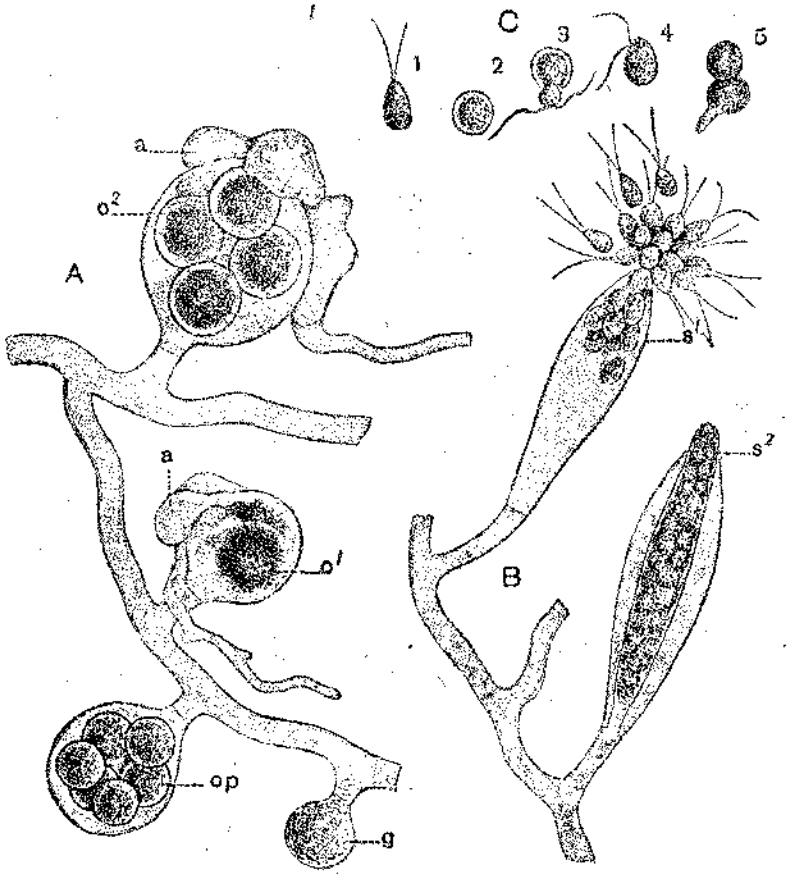


Рис. 361. Saprolegnia mixta Клебс. *A*—нить с половыми органами; *a*—антеридии (*op*—партеногенетические ооспоры); o^1—яйцо, o^2—ооспора, *g*—молодой оогон; *B*—нить со спорангиями; s^1—спорангий, проросший через более старый спорангий; s^2—выход зооспор; *C*—зооспоры, перешедшие в стадию покоя *(2)*; *3—4*—образование второй зооспоры; *5*—прорастание их в нить (по Клебсу, 1899).

туре парамеций в кноповском растворе и питании жгутиковыми (Phytoflagellata) Chlorogonium (в противоположность обычной культуре в растворе мясного экстракта и питания бактериями) не происходит не только конъюгации но даже и, партеногенеза регулярно в других случаях появляющегося (356 проконтролированных делений). Подобные, частью еще более широкие наблюдения проведены последнее время и над многими другими ресничными. Из этих данных скажем подробнее только о наблюдениях Бирса над Didinium nasutum, потому что они особенно показательны для влияния внешних условий на размножение и его зависимость

от них. Этот исследователь не только получил свыше 1 384 генераций клеток без конъюгации (955 последовательных делений были даже точно прослежены при точно дозированном количестве корма почти без колебания скорости деления), но мог показать, что незначительное изменение количества корма сейчас же ведет к изменению скорости деления. Если изолировать особь Didinium nasutum и подсаживать к ней 6 парамеций для корма, то число делений в день («ежедневный коэффициент деления») будет сначала 2,5, а через 11—12 дней постепенно упадет до 0. Затем следует инцистирование (реорганизация). Если же ежедневную дачу парамеций увеличить до 9, то коэффициент делений падает с 3 до 0 через 56 дней (через 125 последовательных делений). При содержании культуры с избытком пищи число ежедневных делений в течение целого года (и дольше) держится постоянным на 3—4 (1 385 последовательных делений в год).

Подводя итоги опытам Клебса и его учеников, надо сказать, что у водорослей и грибов нет никакого раз навсегда установленного ненарушимого «цикла развития». То же можно сказать и относительно немногих до сих пор действительно точно исследованных Protozoa (Actinophrys, отдельные инфузории). Действующие влияния могут быть крайне разнообразны, и нельзя доказать, что тот или другой процесс размножения вызывается какой-либо единой определенной причиной или отсутствием совершенно определенного раздражения. Изменение форм размножения зависит скорее от к о л и ч е с т в е н н ы х смещений в общей совокупности жизненных условий, необходимых для обмена веществ.

Эти количественные смещения вызывают внутренние изменения, называемые по большей части «внутренними» условиями (иным состоянием протоплазмы), необходимыми для других способов размножения. Природа этих внутренних условий нам неизвестна. Одно несомненно, что появление особых внутренних условий не закреплено наследственно, но зависит от внешних условий. Наследственно закреплена только способность организма при воздействии одних внешних влияний приобретать внутренние условия для образования зооспор, при действии других—для образования гамет и т. д. Внешние влияния более или менее прямо вызывают необходимую перестановку, или их действие становится заметным лишь позднее (или в связи с другими условиями); наконец они могут вызывать крайне незначительные внутренние изменения, которые суммируются мало-помалу таким образом, что после долгого промежутка времени, как будто вполне независимо от внешних условий, наступает смена способов размножения. В последнем случае такая смена имеет нередко строго периодический ход. Поэтому многие считают, что этот ход определяется наследственно закрепленными внутренними факторами. Однако в большинстве случаев это не так и объясняется, как указано выше. Paramaecium aurelia при однообразной культуре и питании бактериями после 30—40 делений периодически переходит к партеногенезу (см. стр. 515), но при питании Chlorogonium (в питательном солевом растворе) инфузория могла пройти через 356 строго проконтролированных делений без партеногенеза и лишь случайно погибла (Иоллос). Периодическое появление партеногенеза зависит повидимому только от суммирования мельчайших внутренних изменений, проявляющихся при однообразном питании бактериями; при питании же Chlorogonium эти изменения подавляются. Следует различать таким образом эти внутренние условия размножения, принимаемые и нами как необходимые, от внутренних же условий, не зависимых от внешних влияний и закрепленных исключительно наследственностью,—

...вый, которые по мнению многих, в особенности зоологов, определяют ...едование форм размножения.

У беспозвоночных животных, как уже сказано выше, встречается ...ло вторичное чередование поколений в форме м е т а г е н е з а или г е т е р о г о н и и. Согласно господствовавшему до сих пор мнению ...логов, в этих случаях после определенного, для отдельных видов более ...ли менее установленного, числа вегетативных или партеногенетических ...роцессов размножения появляется снова половое поколение. Если ...известное время и можно установить влияние внешних факторов, то ...е-таки естественное циклическое размножение прежде всего покоится ...гласно этому мнению на внутренних наследственно закрепленных ...акторах. Подобно тому как заведенные часы ходят только вследствие ...воей конструкции, а внешние силы только замедляют или ускоряют их ...од, но пока конструкция не нарушена, последний не испытывает ника...ких изменений,—подобно этому и ход различных форм размножения ...должен определяться только изнутри. Но и для Metazoa это учение, ...вообще говоря, неверно, и новые исследования показали, хотя пока еще ...для очень небольшого числа случаев, что и здесь появление и последовательность различных процессов размножения зависят от внешних факторов и что чередование поколений полностью нарушается, когда эти факторы изменяются.

С этой точки зрения недавно были заново исследованы гидроидные полипы, размножающиеся посредством метагенеза. Гётч и Гросс независимо друг от друга пришли к одному и тому же заключению. Оказалось возможным заставить гидроидные полипы размножаться в течение целого года неполовым путем, почкованием. Ставя животных в неблагоприятные условия, в особенности заставляя их голодать, удалось вызвать у них развитие половых органов. И здесь внешние условия изменяли обмен веществ и таким образом вызывали изменение и внутренних условий в целом организме или в отдельных его клетках. К сожалению до сих пор не удалось еще установить, возможно ли принудить первую вышедшую из яйца особь размножаться прямо половым путем, не образуя почек.

Подобные опыты были поставлены и у Turbellaria и Annelides, размножающихся вегетативно при помощи деления надвое. Так, Гартман в течение целого ряда лет воспитывал чисто вегетативно Stenostomum leucops, а Коршельт и Геммерлинг—разных аннелид (Ctenodrilus, Aeolosoma), при этом не появлялось ни половых органов, ни половых форм. Штольте доказал также, что способ размножения видов Nais (чисто вегетативно посредством деления или путем образования половых форм) зависит от внешних условий. Впрочем в последнем случае действующие факторы не были анализированы детальнее.

До сих пор чередование поколений исследовалось по большей части экологически и экспериментально на Cladocera и Rotatoria. Среди Cladocera находятся так называемые м о н о ц и к л и ч е с к и е виды, как Sida cristallina, Leptodora hyalina и другие, живущие в больших водоемах. Весной у них из зимних яиц, образовавшихся после оплодотворения, развиваются партеногенетические самки, которые все лето размножаются чисто партеногенетически, причем возникают одни только самки (так называемые а м и к т и ч е с к и е самки). Осенью образуются яйца, из которых развиваются самцы, и вскоре часто в тех же самках образуются большие способные к оплодотворению яйца, становящиеся

после копуляции зимними яйцами. Самок, производящих яйца, из которых развиваются самцы и большие способные к оплодотворению яйца, называют в противоположность амиктическим самкам *миктическими*. Другие виды, которые живут в мелких водах, высыхающих иногда летом (к ним принадлежат Moina pectirostris и pulex, Daphnia pulex, Simocephalus vetulus и другие), *полицикличны*, т. е. у них несколько раз в течение года таким же образом появляются половые формы. И наконец существуют *ациклические* виды, как Bosmina longicornis и longispina, у которых наблюдаются только партеногенез (амиктические самки). Совершенно такая же картина установлена для коловраток.

На циклическое размножение дафнид и приспособление их к разным местам обитания в природе обратил впервые внимание Вейсман в своих обширных исследованиях. Так как опыты того времени с целью вызвать изменения размножения посредством внешних влияний не увенчались успехом, он пришел к выводу, что должны существовать внутренние причины, регулирующие цикл. Цикл по его мнению закрепился наследственно при помощи естественного отбора при приспособлении разных видов к разным условиям жизни (жизнь в больших и малых водоемах и т. п.). Цикл только тогда подвергается внешним влияниям, когда на внутреннее строение самок воздействуют эти внешние факторы. Лаутерборн установил для коловраток в природе такие же отношения и тем самым примкнул ко взглядам Вейсмана.

Взгляд, что циклическое размножение Cladocera и Rotatoria зависит в целом от наследственных факторов и что внешние факторы оказывают известное влияние только во время внутренне обусловленных нестойких периодов, и в настоящее время разделяется большинством зоологов. Однако этим взглядам противоречат наблюдения и эксперименты (Лангханс, Вольтерек и Шарфенберг для Cladocera, Уитней для Rotatoria), которые указывают на значительное влияние внешних условий на чередование разных форм размножения. Если принять во внимание большую сложность рассматриваемых здесь явлений, то станет понятным, почему даже те исследователи, которые получили результаты, говорящие против идей Вейсмана (Вольтерек, Шарфенберг), с таким упорством держались тех взглядов, которые были установлены самыми первыми наблюдениями. Трудно было думать, что столь сложные явления всецело обусловлены простыми внешними причинами. К тому же мало есть областей, где бы результаты произведенных опытов были так противоречивы. Причина лежит повидимому в том, что экспериментаторы почти всегда принимали во внимание какие-либо одни факторы, как температура и голод, тогда как другие более важные они оставляли без внимания. Так например почти не обращали внимания на прошлое культуры и совершенно пренебрегали точным познанием той среды, в которой живут животные, т. е. водной среды. Обычно применяемая прудовая вода не является постоянной средой, обладающей однообразными, неизменяющимися свойствами. Многие противоречия могли бы получить объяснение, если бы учитывались различия свойств воды (разная концентрация, разный химический состав, разная концентрация водородных ионов). Во всяком случае путем исследования разных факторов и условий в новейшее время была установлена зависимость чередования поколений коловраток от внешней среды.

Результаты произведенных здесь экспериментов были, как сказано, чрезвычайно противоречивы. Некоторые исследователи, прежде всего Уитней и Шелл, доказали, что можно побудить чисто партеногенетических

(амиктических) самок откладывать яйца, из которых выйдут самцы, а также большие зимние способные к оплодотворению яйца, если перевести коловраток с питания Polytoma на питание Chlamydomonas. Причину этого сами авторы усматривают в определенных химических веществах, воспринимаемых при питании. Однако в других случаях эксперименты этих исследователей дали противоречивые результаты. Так, в культурах Уитнея, который воспитывал коловраток в прудовой воде и питал их Polytoma uvella из настоя конского навоза, в течение 22 месяцев появлялись исключительно партеногенетические самки, в то время как при таких же методах культуры у Шелла через относительно правильные промежутки времени развивались и самцы. Несмотря на эти противоречивые результаты из опытов, произведенных до сих пор над Rotatoria, по большей части делали вывод, что кроме действия определенных внешних факторов чередование поколений зависит прежде всего от определенных наследственных факторов и что последними определяется ритмический ход чередования поколений. Новые опыты Лунца, который учитывал главным образом разные факторы среды и питания, наряду с исследованиями Таусон, показали, что и у Rotatoria чередование поколений совершенно в духе Клебса зависит целиком от внешних условий. Было также дано объяснение, почему при повидимому одинаковых культурах в прежних опытах получались такие противоречивые результаты, как у Уитнея, с одной стороны, и у Шелла—с другой. Если коловраток (объектом исследования у Лунца служила Pterodina elliptica) держать при возможно постоянных условиях жизни, то они будут размножаться исключительно партеногенетическим путем и будут давать начало всегда только амиктическим самкам (рис. 362). Постоянство жизненных условий достигается, если культивировать коловраток в 0,01% питательном растворе и питать их чистыми культурами зеленых жгутиковых или других простейших, причем должен скармливаться только один и тот же вид простейших. Разумеется, нельзя с уверенностью сказать, что культуры, для которых служила в прежних опытах прудовая вода, жили при постоянных условиях, так как химический состав такой воды меняется. Образование самцов и зимних яиц удается вызвать п е р е м е н о й п и т а н и я, переходя от Polytoma к Chlamydomonas и обратно. Однако эта перемена сказывается не непосредственно на самке, но на яйцах ближайшего поколения. Таким образом здесь входит еще один фактор—время. Перемена питания кроме того действует только при совершенно определенных условиях—определенном осмотическом давлении и определенном содержании H-ионов в питательном растворе. Только в кноповском растворе 0,01—0,10% и при pH 6,8—7,6 при перемене питания ближайшее поколение самок становится миктическим. При другом pH и в растворах ниже 0,01% и выше 0,1% перемена питания остается без влияния. Далее удается вывести миктических самок посредством определенных изменений концентрации, перенося животных из растворов с низшей концентрацией (0,01%) в раствор с высшей (0,1%) концентрацией. Однако при этом на изменение концентрации реагируют только потомки пятого, последнего яйца—исследуемый вид кладет только пять яиц. Под влиянием этого фактора как правило развивается только 20% половых форм, в то время как при изменении питания—96—100%. Оба фактора—изменение питания и концентрации—связаны с определенной концентрацией H-ионов: только при концентрации H-ионов 6,8—7,6 получаются положительные результаты, во всех других случаях чисто партеногенетическое размножение остается неизменным. Различное действие перемены пищи и изменения концентрации ясно указывает, что и

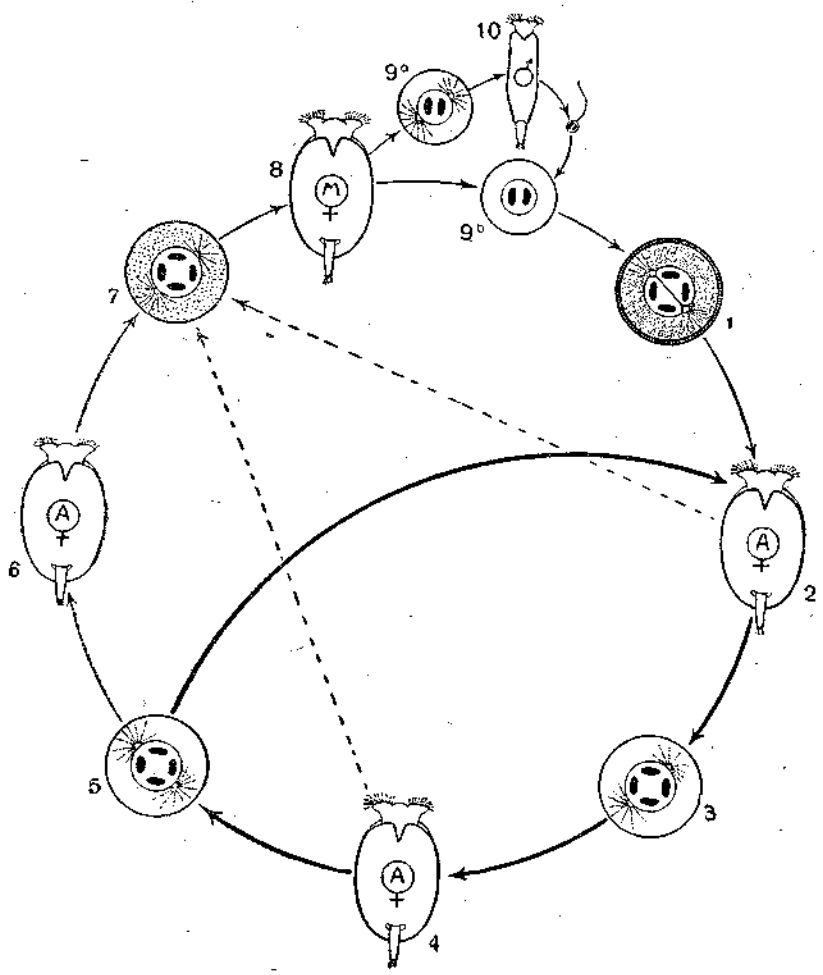


Рис. 362. Pterodina elliptica. Различные способы размножения и их зависимость от внешних условий. Схематический рисунок. *1*—зимнее яйцо (оплодотворенное); *2*—амиктическая партеногенетическая самка, которая при неизменных условиях всегда одинаковым образом (диплоидным партеногенезом) производит амиктических самок (утолщенные стрелки *2—5*); *6*—амиктическая самка при изменении внешних условий; диплоидно-партеногенетические яйца этих самок (*7*) производят миктических самок (эти яйца внешне нельзя отличить от яиц, производящих обычных миктических самок, но они должны чем-то отличаться от них,—на схеме это выражено пунктировкой протоплазмы). Амиктических самок можно во всяком поколении путем изменения среды заставить производить такие яйца—на схеме это обозначено стрелками с пунктирными линиями; *8*—миктическая самка, откладывающая яйца, подвергшиеся редукции. Они партеногенетически развиваются в самцов (*9а* и *10*), после же оплодотворения (*9b*) становятся зимними яйцами (ориг. рис. по исследованиям Лунца).

здесь в установлении способа размножения действуют совместно как внешние, так и внутренние условия.

У Pterodina elliptica также удается п е р в о е вышедшее из зимнего яйца партеногенетическое поколение самок побудить к новому образованию миктических самок, если перенести их из питательного раствора 0,01% в 0,1% раствор тотчас же по выходе из яйца. Однако перемена питания не может заставить первое амиктическое поколение самок про-

производить миктических самок. И здесь действует тот же фактор, что и в более поздних поколениях,—однако его действие наступает впервые при третьем партеногенетическом поколении самок. Сюда присоединяется еще фактор времени. Времени, необходимого для того, чтобы изменения обмена веществ привели к образованию миктических самок, т. е. вызвали бы образование яиц, производящих самцов, и яиц, способных к оплодотворению, должно потребоваться здесь больше, чем в более поздних амиктических поколениях.

Как легко даже при точной культуре обмануться, приняв цикл за наследственный, показывают следующие опыты Лунца с культурой чистой линии Brachionus backeri var. rhenanus. Если эту коловратку кормить Gonium pectorale или Eudorina elegans, то она размножается исключительно партеногенетически (9 месяцев). Наоборот, при питании Chlamydomonas в культурах через правильные промежутки появляются самцы, процент которых увеличивается с каждым половым периодом и в третьем или четвертом достигает 100. Если бы был проведен только последний опыт, то легко можно было заключить о наличии наследственно закрепленного цикла. Но сравнение показывает, что то, что можно ложно принять за цикл, является следствием временного суммирования мелких изменений, вызванных другим кормом. Новые опытные данные Лунца и Таусон над циклическим размножением коловраток в последнее время целиком подтвердились широкими экологическими полевыми наблюдениями Везенберг-Лунда. Обширные многолетние исследования этого ученого, который раньше и сам был сторонником учения о наследственных циклах размножения, привели наконец к утверждению, что нет никаких полициклических, дициклических и моноциклических видов, но что способ размножения меняется не только от водоема к водоему, но и год от года и следовательно зависит от внешних условий.

Более старые цитологические исследования Лаутерборна и Эрлангера, а также новые данные Уитнея, Шторха и Таусон отчасти устанавливают характер тех внутренних изменений, которые вызываются в яйцах разными внешними факторами и ведут к появлению обоих полов. Амиктические самки производят только такие яйца, в которых не было редукционного деления и которые обладают следовательно двойным набором хромосом (диплоидный партеногенез), в то время как миктические самки образуют редуцированные яйца с половинным числом хромосом (гаплоидный партеногенез). Как мы увидим позднее (см. определение пола), гаплоидные яйца коловраток (то же самое можно сказать и о Hymenoptera) дают одних только самцов, а из оплодотворенного редуцированного яйца снова выходят самки. Следовательно внешние условия определяют появление в одном случае амиктических самок (при подавлении редукционного деления), в другом случае (если имеет место редукция)—миктических самок, а вместе с тем и появление обоих полов. Следует думать, что подобно вышеописанным опытам Клебса и его школы количественные смещения процессов обмена веществ вызывают внутренние (у Rotatoria ясно установленные) изменения в яйцах.

Циклическое размножение Cladocera изучалось гораздо больше, чем у коловраток. Несмотря на это положение здесь пока еще менее ясно и к тому же более сложно. Хотя из прежних опытов Лангганса, Вольтерека и Шарфенберга отчасти вытекало, что внешние факторы действуют на чередование поколений у Cladocera не только временно, но что они и здесь в конечном счете имеют решающее значение для размножения, тем не менее почти все прежние исследователи принимали как нечто установлен-

ное, что у Cladocera существует наследственный ритм, когда появляются оба пола. Результаты новых исследований А. Банта и его сотрудников и К. Берга и Таусон указывают на то, что и здесь половые циклы обусловливаются только внешними условиями и что, напротив, нет никакого наследственного внутреннего полового цикла.

Подведем итог. Циклический ритм, в котором сменяют друг друга однополые и двуполые генерации, не закреплен неизменно наследственностью, как это обычно принимают зоологи. Наследственно закреплена лишь способность соответствующего организма производить то партеногенетические яйца, то яйца, производящие самцов, или яйца, способные к оплодотворению. Произведет ли самка партеногенетические субитанные яйца, или яйца, производящие самцов, и зимние,—зависит от внешних условий (которые естественно могут быть очень различны для отдельных видов), все равно, будут ли условия действовать на более ранние или на более поздние поколения. Этим мы не хотим сказать, что без оговорок принимаем зависимость циклического размножения многоклеточных животных от внешних факторов. Мы только подчеркиваем, что прежде чем действительно точно, подробно и основательно не проанализировать все внешние факторы, которые следует принять во внимание, нельзя ничего говорить о зависимости от наследственно закрепленных внутренних условий. Наследственно закреплена, как уже правильно заметил Вейсман, только способность разных видов реагировать разным образом на различные внешние условия. И даже если мы современными методами не в состоянии доказать действия внешних факторов, то этим еще не доказывается безусловно действие одних только внутренних факторов. Опыты Клебса в ботанической области и его последователей в области зоологии должны заставить нас очень осторожно отнестись к подобным утверждениям. Нельзя отрицать, что циклическое размножение некоторых видов фактически может определяться внутренними наследственными факторами. Исключительное же значение этих внутренних наследственных условий еще не доказывается теми экспериментами, которые до сих пор известны. Это может быть доказано лишь точным анализом, применяемым при экспериментальном изучении явлений наследственности путем скрещивания.

Не для одних только форм с циклическим размножением удается констатировать зависимость размножения от внешних факторов. Ее можно наблюдать и у высших животных и растений. Последние размножаются исключительно половым путем. У них половое размножение связано с определенным развитием и кажется строго детерминированным внутренними условиями и совершенно независимым от внешней среды. Мы видим обычно, что высшие растения цветут, а животные становятся половозрелыми на определенной стадии развития и роста, и что наступление полового состояния повидимому не вызывается внешними условиями. Однако приведенные выше наблюдения, показывающие, что и многоклеточные животные и растения способны размножаться неограниченно долго вегетативным путем, говорят за то, что появление полового состояния у многоклеточных организмов точно так же происходит не без влияния внешней среды. Ботаниками произведено большое число наблюдений, которые показывают, что «готовность цвести» (см. ниже) может наступить уже на ранней стадии развития или же, наоборот, далеко отодвинуться. И действительно, опыты Фёхтинга и Клебса показали, что и цветение находится под большим влиянием внешних условий. Лучше всего в этом отношении

исследовано Sempervivum funkii (Клебс). Это растение можно заставить неограниченно долго размножаться вегетативным путем, если оно будет хорошо освещено и обеспечено большим количеством воды и питательных солей. При этих условиях растение совершенно перестает цвести (рис. 363). Изменяя известным образом внешние условия, можно заставить Sempervivum цвести во всякое время года, хотя нормально оно цветет только весной. Помимо температуры здесь большое значение имеет освещение—и не только интенсивность света, но и качество его. Клебс установил интересный факт, что красный свет вызывает цветение, а под влиянием синего и ультрафиолетового света исчезают уже назревшие внутренние изменения—так называемая «подготовка к цветению» (рис. 364). Особенное значение для наступления цветения имеет как интенсивность красных лучей, так и продолжительность освещения, которое должно быть возможно более длительным. Для того чтобы вызвать цветение, продолжительность освещения в разные времена года должна быть различна. Температура при этом играет также значительную роль.

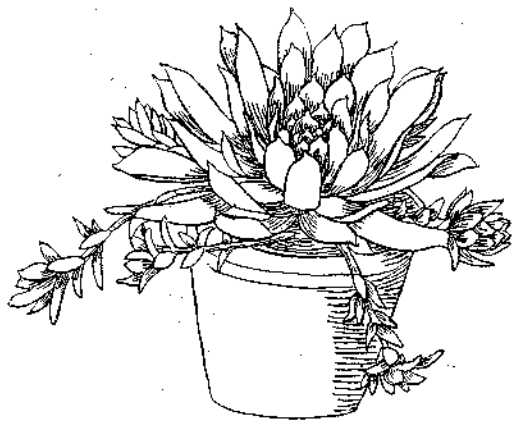


Рис. 363. Sempervivum spec. Вегетативная розетка с дочерней розеткой (по Клебсу, 1911, из Бенеке-Иоста).

Фёхтинг установил также у Mimulus tilingii зависимость цветения от интенсивности света. При малой интенсивности света цветение может совершенно прекратиться. Если цветочные бутоны заложены уже в самом начале опыта, то они останавливаются в своем развитии, а осевые почки, не изменяющиеся при других условиях, вырастают в вегетативные побеги (рис. 365). Дальнейшее доказательство зависимости цветения от внешних условий, особенно от температуры, дают опыты Клебса на свекле. Сахарная свекла—двухлетнее растение, развивающееся сильно в первый год и цветущее на втором году. Но если свеклу зимой содержать в теплице при 15—20°, то она теряет способность цвести в ближайшее лето, и таким образом ее можно годами заставить расти чисто вегетативно.

Мы ограничимся этим примером. В этих сложных процессах совершенно не выяснено действие разных факторов. Здесь естественно помимо чисто внешних условий играет роль возраст и степень развития этих многоклеточных организмов. Все же Клебс думает, что и при стимулировании цветения речь идет не об особых специфически действующих раздражениях. Цветение наступает при тех же внешних условиях, что и рост, и одни только количественные изменения нормальных внешних условий по мнению Клебса определяют рост или цветение данного растения. Согласно до сих пор известным опытам Клебса цветение вызывается повидимому прежде всего накоплением ассимилированных углеродных соединений и абсолютным или относительным уменьшением содержания некоторых питательных солей, в особенности солей, содержащих азот.

Тем не менее опыты над цветением растений еще более, чем опыты над водорослями, простейшими и коловратками, указывают на влияние внут-

ренних состояний развития и сообразно с этим—на влияние предыдущей жизни объекта опыта. Внутренние условия однако и здесь следует рассматривать в зависимости от условий среды. Последовательность их нельзя считать безусловно наследственно закрепленной. И здесь наследственно закреплена лишь способность к реакции, способность при одних внутренних условиях расти, при других—цвести. Соответствующие внутренние условия в зависимости от состояния растений устанавливаются непосредственно при определенных внешних условиях или же действие внешних условий обнаруживается только на более поздних стадиях развития.

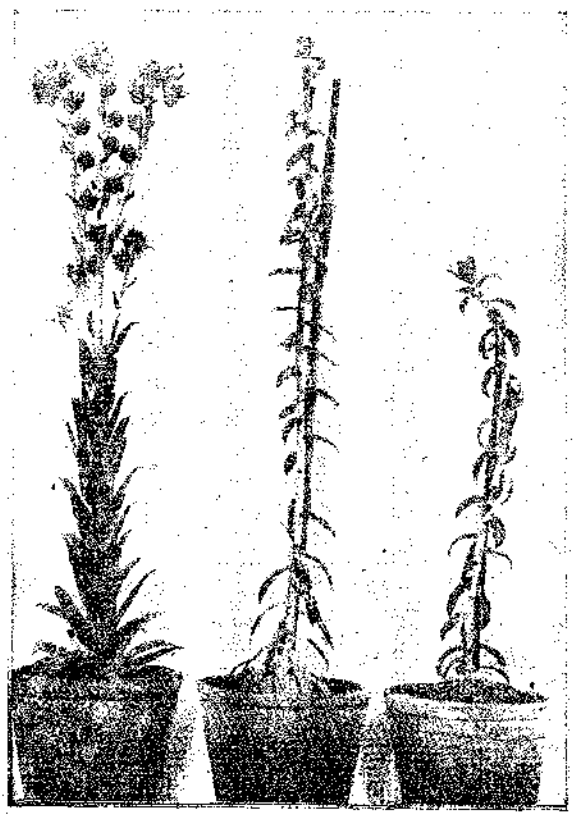


Рис. 364. Sempervivum funkii. Три готовые к цветению розетки одного возраста и происхождения, распределенные 18 марта 1909 г. по одному горшку в белом, красном и синем вегетационном домиках. Результат 8 июня 1909 г.: налево—сильно цветущее растение в белом домике, в середине—слабо цветущее в красном домике, направо—без цветения чисто вегетативное растение в голубом домике (по Клебсу, 1913).

То же, что и при цветении растений, наблюдается у низших Metazoa—Coelenterata, некоторых Turbellaria и Annelides. Описанные выше опыты над чередованием поколений у этих животных заставляют думать, что у них до известной степени можно добиться, чтобы половое размножение появилось на каких-либо стадиях роста и развития. Однако точных опытов в этом направлении во всяком случае еще не существует.

У позвоночных, насекомых и других подобных им животных, наоборот, сильная коррелятивная связь процессов роста и развития не допускает каких-либо внешних влияний на появление половых продуктов и полового размножения. Внутренние условия для наступления половой зрелости здесь повидимому строго приурочены к определенному внутреннему состоянию развития. Во всяком случае явление неотении, т. е. слишком ранней половой зрелости в молодом возрасте, встречающееся у разных животных, указывает, что эта связь с внутренними условиями развития может быть не так строга, как думают многие. К тому же связь между развитием (возрастом и ростом) и половой зрелостью до сих пор еще экспериментально не изучена подробно, и не исключена возможность получить неожиданные результаты относительно ее зависимости от внешних факторов.

в) Старость, смерть и размножение

Опыты Клебса и его учеников над водорослями и грибами, так же как и новейшие опыты над простейшими и беспозвоночными, описанные в предыдущей главе, показали, что не только бесполое цитогенное размножение Protozoa и Thallophyta, но и вегетативное размножение многоклеточных животных и растений всецело зависит от внешних условий, и что соответствующие организмы, не испытывая каких-либо повреждений, т. е. без физиологической дегенерации, могут годами размножаться вегетативным путем. Эти вопросы физиологии размножения стоят в тесной связи с другой общей биологической проблемой, именно с проблемой физиологического старения и смерти биологической системы. Вейсман поставил впервые эту проблему, обосновав мнение, поразившее всех, а именно, что одноклеточные организмы — протисты — потенциально бессмертны. Они, как известно, многократно размножаются простым делением надвое, и по Вейсману при этом не наступает естественной смерти, смерти от старости, так как при каждом размножении все вещества тела родительского животного переходят в оба дочерних, и не остается трупа. Таким образом одно и то же тело может потенциально жить целую вечность. Вейсман сделал из этого положения тот вывод, что старость не связана неизбежно с процессом жизни, смерть же впервые появилась у многоклеточных организмов в связи с дифференцировкой клеток на клетки тела и зачатковые клетки — на соматическую и зародышевую плазму. Таким образом он отрицал за оплодотворением значение омолаживания—воззрение, высказанное перед тем Бючли. С этого времени проблему физиологической смерти у простейших стремились разрешить экспериментально, ставя опыты с продолжительными культурами, в которых оплодотворение было исключено, как это сделал впервые Бючли с целью проверить так называемую гипотезу омолаживания.

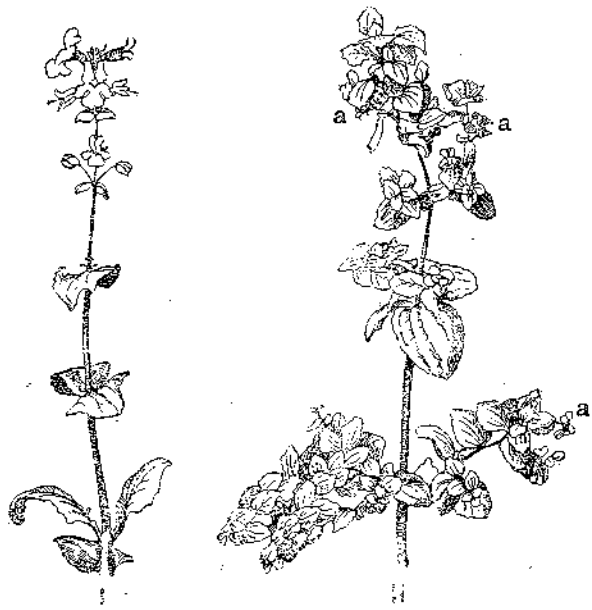


Рис. 365. Mimulus Tilingii. *I*—верхушка нормального растения; *II*—верхушка растения, которое после начала цветения культивировалось при недостаточном освещении. Цветоножки (*aa*) захирели, и всюду возникли густые вегетативные побеги (по Фёхтингу, 1893, из Бенеке-Иоста).

Соединение учения о бессмертии с проблемой оплодотворения очень невыгодно отразилось на отчетливой постановке проблемы, так как понятия старости, смерти и омолаживания понимались в очень различных смыслах. Первоначально эти понятия были установлены для высших животных

были тесно связаны с понятием индивидуальности. Позднее они были перенесены на ряды поколений, т. е. на целые группы следующих друг за другом поколений—потомков одной половой генерации. Таким образом вопрос об индивидуальной старости был заменен вопросом о старости размножающихся неполовым путем поколений, другими словами, вопросом о том, проявится ли старость в бесполых поколениях (так называемая физиологическая дегенерация, или депрессия), или иначе: имеет ли оплодотворение значение процесса омолаживания? Мы опишем эти опыты поэтому позднее в связи с обсуждением гипотез оплодотворения; упомянем здесь только, что благодаря им основной взгляд Вейсмана был фактически доказан, т. е. что ассимиляция, рост и деление у простейших могут протекать неограниченно долго.

Однако назвать отсутствие признаков старения у генераций бессмертием значит играть словами, что с научной точки зрения недопустимо. Отсутствие признаков старости выражает лишь постоянство жизни, связанной с индивидуализованной системой, и доказывает только, что оплодотворение не необходимо для жизни, что его значение не в омолаживании. Смерть в том смысле, который присущ этому понятию, свойственна только индивидуумам. Только у них имеет смысл вопрос о смерти или бессмертии.

Что многоклеточные животные, как индивидуумы, стареют и умирают, есть факт неоспоримый. Только зачатковые клетки живут дольше и сохраняют преемственность вида. Тело или сома рано или поздно гибнет, умирает, становится трупом. Вейсман считал появление трупа у высших животных наиболее характерным признаком физиологической естественной смерти и отрицал существование трупа, а вместе с тем и физиологической смерти у простейших (инфузорий), не имеющих соматических ядер. Новейшее исследование простейших однако и здесь нашло в связи с процессами размножения трупные части, даже прямо трупы, имеющие форму клеток. Яснее всего это видно при множественном размножении больших многоядерных форм. Так, не может быть никакого сомнения в том, что некоторые радиолярии, которые только в так называемом взрослом состоянии представляют типичные для вида индивидуумы, умирают при своем размножении. Вся удивительная организация этих больших простейших разрушается при размножении, причем большие куски тела с бóльшим или меньшим количеством ядер становятся трупами. Радиолярии должны при своем размножении умирать естественной смертью, хотя при распаде на тысячи одноядерных клеток, служащих для размножения, само собой разумеется, сохраняется постоянство их особой конституции или, если угодно, «потенциальное бессмертие зародышевой плазмы». То же можно сказать и о всех простейших с множественным размножением. Различия у них сводятся к тому, есть ли труп или нет, и если он есть, как велик его объем. Существует целый ряд переходов от наличия трупа, по своей форме соответствующего клетке (некоторые грегарины, спорогония малярийного паразита), через безъядерные, так называемые остаточные, тела до простого рассасывания клеточных органов. Но во всех этих случаях наблюдается резкое прекращение индивидуального развития, совпадающее с размножением, и наступающее затем начало нового развития. Типичная организация индивидуумов нарушается, и начинается новое типичное индивидуальное развитие. Это и есть не что иное, как смерть индивидуума. Но ведь каждая инфузория и каждое жгутиковое кончает свою жизнь простым делением надвое, и если при этом часто ни-

ные клеточные органы не становятся трупом (во многих случаях однако это бывает), то все-таки происходят процессы преобразования, и образуются всегда новые клеточные органы. Сома здесь не становится трупом, но передается новым дочерним индивидуумам.

Бо́льшие сомнения естественно возникают при рассмотрении самых простых из протистов, размножающихся при помощи деления надвое и не содержащих особых клеточных органов, как амебы и бактерии. Здесь уже действительно дело вкуса или произвольного применения понятия смерти считать или нет процесс деления надвое смертью. Можно пожалуй с тем же правом охарактеризовать положение вещей, сказав, что смерть постепенно развилась во время филогенетического развития простейших в момент размножения суммированием их соматических клеточных элементов, становящихся трупом. Подобное же затруднение мы встречаем однако и у размножающихся бесполым путем (делением и почкованием) многоклеточных животных, например у ресничных червей и гидроидных полипов, которые, как показали недавние исследования, по всей вероятности могут размножаться без полового размножения простым делением надвое до бесконечности. Тем не менее за этими организмами никто не отрицает ни старости, ни смерти.

Не говоря уже об этом, вышеприведенной формулировкой легко затемнить или просмотреть глубокую физиологическую проблему, имеющуюся здесь налицо. Важно не формальное доказательство физиологической смерти, а вопрос о старости индивидуума и следствиях размножения, т. е. вопрос о том, «представляет ли ассимиляция и рост у протистов, размножающихся только при помощи деления надвое, продолжающиеся процессы развития, т. е. связаны ли они со старением и означает ли размножение (деление клетки) обновление этой системы». К этим вопросам примыкают еще два дальнейших: 1) возможно ли заменить обновляющее действие размножения другим регулирующим процессом, 2) наступает ли с прекращением роста старость, т. е. связан ли процесс ассимиляции с продолжающимися изменениями (старением), делающими необходимым размножение, или нет. Таким образом вопрос ставится физиологически и может быть решен экспериментально. О бессмертии, строго говоря, может быть речь тогда, когда ассимиляция и рост в биологической системе могут быть сохранены в течение долгого времени без редукции системы делением или иным способом регуляции.

Как показали опыты Рубнера на дрожжевых грибках и Гартмана на Volvocineae (особенно Gonium), можно остановить размножение и заставить клетки долго ассимилировать и расти. У Gonium при этом возникают гигантские клетки (см. стр. 358). Однако культуры гигантских форм спустя некоторое время целиком вымирают, если им своевременно не дать возможности размножаться. Но так как нельзя установить, происходит ли вымирание вследствие усиленного роста или подавления размножения, то подобные опыты еще не решают вопроса.

Надлежало поэтому найти такую регуляцию, которая заменяла бы предполагаемое омолаживающее действие размножения и способствовала бы тому, чтобы индивидуумы (клетки) могли сохраняться живыми, продолжая ассимилировать и расти. Это было достигнуто последовательной ампутацией, сопровождаемой регенерацией (Гартман).

Принято считать—и опыты Попова и Вудрёффа на инфузориях в значительной мере подтверждают это,—что накопление экскреторных веществ у животных вызывает собственно депрессию или явления старения. При усиленном росте поэтому в организме должно скопляться больше экскреторных веществ, так как отношение поверхности к массе все более уменьшается, и увеличившееся количество экскреторных веществ недостаточно быстро удаляется из организма. Если такой взгляд правилен, то можно добиться омолаживающего действия искусственным уменьшением биологической системы перед наступлением естественного деления; в таком случае размножение будет исключено, а рост продолжаться.

Подобные опыты были произведены с положительным результатом на ресничных червях (Stenostomum), инфузориях (Stentor coeruleus) и разных видах амеб. Опыты на амебах важнее для нашей проблемы, так как здесь речь идет об одноядерных, т. е. однозначных клетках. Результат опытов здесь можно следовательно толковать лишь в одном смысле, в то время как у многоклеточных Stenostomum и многоядерной инфузории Stentor можно предположить еще регулирующие деления клеток и ядер.

Отдельные индивидуумы Amoeba proteus, самой подходящей формы для этих опытов, содержались в течение ста тридцати дней живыми. Они постоянно ассимилировали и росли без ядерного и клеточного делений благодаря ста тридцати периодическим ампутациям частей клеточного тела. Так как при тех же условиях культуры чистая линия индивидуумов Amoeba proteus делится каждый второй день, то наши постоянно ампутированные амебы достигли в конце опыта возраста, в шестьдесят раз большего, чем их сестры-клетки.

Таким образом можно принять, что эти амебы и в более длительных опытах могут сохраняться живыми, не делясь и дольше, потенциально до бесконечности. Подобным искусственным периодическим уменьшением системы одноядерных простейших можно выключить всякое размножение и сохранить жизнь, которая при других условиях сохраняется только благодаря размножению. В противоположность вейсмановскому потенциальному бессмертию поколений простейших этим доказано экспериментально потенциальное бессмертие индивидуумов простейших. В то же время эти опыты доказывают, что с ассимиляцией и ростом связаны продолжающиеся процессы развития, процессы старения, нормально прерывающиеся размножением. Благодаря размножению (клеточному делению) естественным образом происходит то же, что и в описанных выше опытах. Связанная с ростом вредная для жизни слишком большая величина клетки редуцируется, так что ассимиляция и рост могут беспрепятственно продолжаться дальше. Опыты ампутации указывают, что размножение может быть без вреда выключено, и поэтому в вышеупомянутых опытах над Gonium отмирание было вызвано очевидно гигантским ростом, но не подавлением размножения. Размножение можно справедливо считать процессом омолаживания. Продолжительные ампутации в опытах заменяют омолаживающее действие размножения.

Можно было бы достигнуть той же самой цели—значительного удлинения индивидуальной жизни одноклеточного или многоклеточного организма и даже индивидуального бессмертия,—если бы удалось соответственным питанием сохранять отношение ассимиляции и диссимиляции в полном динамическом равновесии, исключив таким образом рост. Штери попытался добиться этого в опытах с Eudorina elegans, и действи-

тельно, освещая это простейшее два часа в течение суток вместо двенадцати, он удлинил промежуток между двумя делениями на 25—28 дней. Таким образом сравнительно с нормальным темпом деления через каждые пять дней организмы достигли в пять раз более преклонного возраста. Подобные же результаты получил Чейфек с Paramaecium посредством точно дозированного кормления определенными бактериями. То же удалось и Гётчу на гидроидных полипах. Точно дозируя питание, он подавлял всякое размножение (почкование), он стремился избежать дегенерации и депрессии вследствие голодания. У Chlorohydra viridissima он таким образом в течение четырех месяцев подавлял почкование; того же достиг и у Hydra attenuata.

Подобное удлинение индивидуальной жизни, потенциальное индивидуальное бессмертие естественно возможно только в экспериментальных условиях и не встречается в природе. При благоприятных условиях жизни организмы растут, развиваются и размножаются, при неблагоприятных — они голодают, дегенерируют и отмирают. Равновесие уже по теории вероятности едва ли может быть осуществлено в природе, и если оно однажды встретится при постоянной смене внешних условий, то не может продолжаться долго.

Опыты все-таки показывают, что не процесс ассимиляции, но жизнь как таковая необходимо связана со старостью системы. В этом Вейсман безусловно прав. Но необходимый для существования организмов нормальный перевес ассимиляции над диссимиляцией и обусловленный этим рост клеток приводит к прогрессивным процессам «развития»—к старости.

Назовем ли мы индивидуальное развитие простейших, приходящее к концу вместе с размножением, «смертью»—совершенно не важно (на практике мы этого естественно не делаем). Мы можем спокойно ограничить понятие смерти в смысле Вейсмана теми процессами, при которых имеется труп, не ограничивая однако применение понятия старости, так как таким образом мы проводим границу между биологическими процессами там, где ее на самом деле нет, и обращаем внимание на несущественное, забывая важнейшем.

Б. ОПЛОДОТВОРЕНИЕ И ПОЛ

1. Процессы оплодотворения

У многоклеточных животных и растений процессы оплодотворения протекают с замечательным однообразием по следующей схеме: оплодотворению яйца предшествует редукция, а за ним следует побуждение к развитию (эмбриональное развитие). Поэтому неудивительно, что часто об оплодотворении судили только на основании этой схемы. Напротив, у Protozoa, грибов и водорослей мы находим необычайное разнообразие этих процессов. Многие из них лишь в самое последнее время были признаны за процессы оплодотворения, настолько уклоняются они от типичной картины. Это большое разнообразие долгое время затрудняло исследование, но в конце концов позволило отличить действительно существенные черты от несущественных, хотя бы последние выступали вперед и казались самыми главными в общей картине. Для правильной оценки существенных черт оплодотворения познание разных типов оплодотворения является поэтому безусловно необходимым. Кроме давно уже известных *разных степеней половой дифференцировки* сливающихся половых клеток (гамет), в которых можно различить все переходы от видимо

однообразного развития гамет до самой крайней дифференцировки на яйцо и сперматозоид, следует отметить еще разное место, занимаемое редукционным делением в цикле процессов размножения. Далее следует обратить внимание на нередко полное отсутствие связи между оплодотворением и размножением и побуждением к развитию, так же как и на различные формы автогамного оплодотворения, или самооплодотворения. Известно, что эти процессы важны для суждения об оплодотворении: они позволяют во всех процессах оплодотворения найти общие признаки. Хотя процессы оплодотворения у простейших представляют до известной степени исходную точку для описания и надежную опору для понимания этих процессов вообще, мы начнем однако наше описание с оплодотворения яйца многоклеточных животных как наиболее известного процесса.

а) Оплодотворение яйца у Metazoa

Мы приведем сначала два примера оплодотворения яйца многоклеточных животных: оплодотворение яйца морской звезды или морского ежа и яйца аскариды. Исторически эти два объекта явились особенно важными для познания этих явлений. О. Гертвиг впервые наблюдал в 1876 г. у Echinodermata (морского ежа) цитологические процессы созревания и оплодотворения яйца в их взаимной связи[1], после того как О. Бючли большую часть их открыл в яйцах нематод. Позднее ван Бенеден и Бовери открыли у Ascaris более тонкие детали, в особенности в отношении хромосом и центросом.

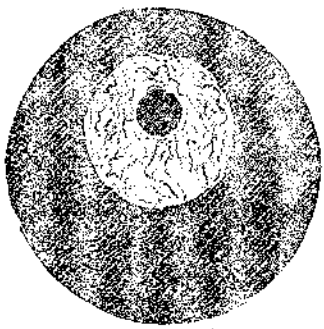


Рис. 366. Незрелое яйцо морской звезды (Asterias glacialis) (из Коршельта).

Яйцо морской звезды откладывается в воду в незрелом нередуцированном состоянии (рис. 366), и только раздражение со стороны новой среды побуждает яйцо к созреванию, т. е. к двум быстро друг за другом следующим делениям ядра, во время которых происходит редукция. Большое ядро, так называемый зародышевый пузырек, передвигается к поверхности яйца, и оболочка ядра начинает растворяться на стороне, обращенной к поверхности яйца. Здесь возникает веретено ядра, в которое переходят хромосомы зародышевого пузырька, в то время как большая часть большого ядра растворяется и резорбируется (рис. 367, *a*). Хромосомы выступают при этом первом делении созревания в форме так называемых тетрад в редуцированном гаплоидном числе. Более подробно процессы редукционного деления, о которых в литературе имеется много противоречивых и спорных данных, будут описаны в особой главе. Здесь мы ограничимся указанием, что редукционное деление резко отличается от обыкновенного тем, что нормальное число хромосом, диплоидное, сокращается вдвое, переходя в гаплоидное. Это достигается тем, что при одном из делений ядра целые хромосомы распределяются по обоим дочерним ядрам (происходит ли это при первом или

[1] Одновременно с О. Гертвигом цитологические процессы созревания и оплодотворения яйца Echinodermata и Mollusca были исследованы детально швейцарцем Г. Фолем. За четверть века до них эти процессы у моллюсков на живых объектах очень точно были описаны русским зоологом Н. А. Варнеком. Перев.

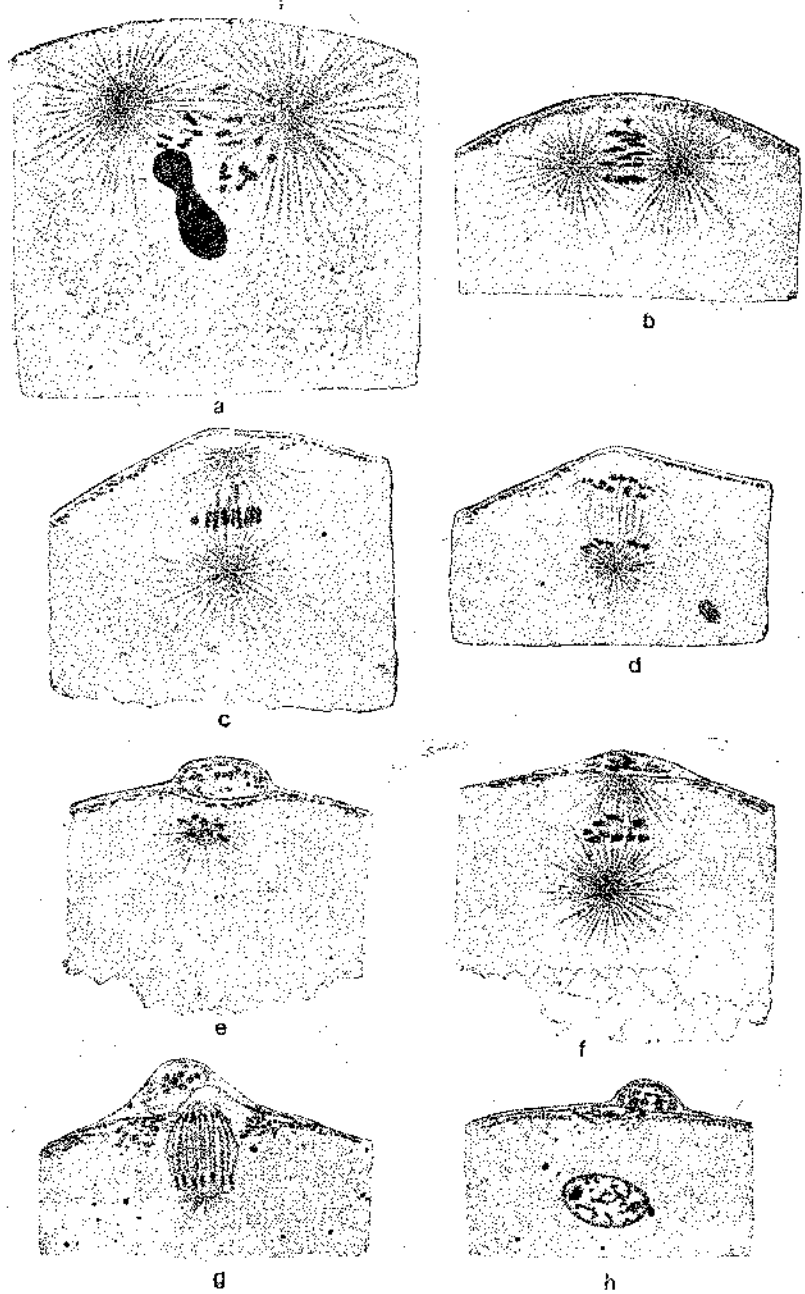


Рис. 367. Деления созревания яйца морской звезды (Asterias glacialis). *a*—растворение зародышевого пузырька и образование первого направляющего веретена; *b*—*d*—первое деление созревания; *e*—отшнурование первого полярного тельца; *f*—*g*—второе деление созревания; *h*—зрелое яйцо, внизу яйцевое ядро, над ним первое и второе полярные тельца. Изображены лишь части яйца с ядрами (по Бухнеру, 1915).

втором делении ядра, мы пока еще не будем рассматривать), другое же—так называемое эквационное—деление протекает нормально. В этом собственно и заключаются самые важные и существенные черты процесса созревания яйца и сперматозоида. Менее существенно, хотя и очень характерно для созревания яйца, то обстоятельство, что благодаря обоим делениям возникают не четыре одинаковых клетки, но только одно единственное способное функционировать большое яйцо и две или три маленькие абор-

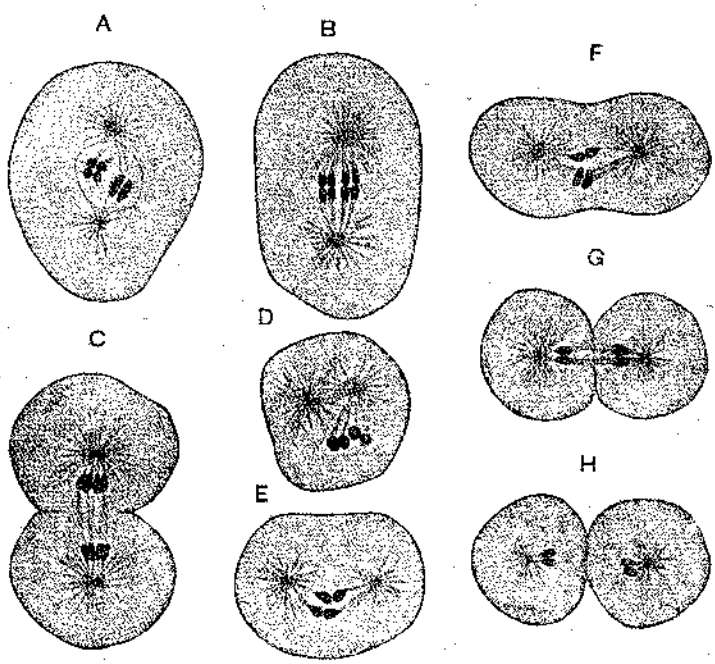


Рис. 368. Оба деления созревания семенных клеток Ascaris megalocephala bivalens. *A—C*—сперматоциты первого порядка; *D—F*—по одной из дочерних клеток (сперматоциты второго порядка); *G—H*—их деление (второе деление созревания) на сперматиды (молодые спермии) (по Брауеру, 1893, из Коршельта и Гейдера).

тивные клетки—так называемые направляющие тельца, или полярные клетки (рис. 367, *g*, *h*). Это достигается тем, что первое веретено устанавливается своей продольной осью перпендикулярно к поверхности яйца (рис. 367, *c*), а при дальнейшем ходе деления полюс, направленный к поверхности яйца, образует маленький плазматический бугорок, который, отшнуровываясь, становится полярным тельцем (*d*, *e*). После его отшнурования таким же образом протекает второе ядерное деление (*f*) и отшнуровывается второе направляющее тельце (*g*, *h*). Первое направляющее тельце также иногда делится еще раз. У некоторых объектов это совершается всегда (рис. 375, *O*). Остальные хромосомы, оставшиеся в яйце после выделения направляющих телец в гаплоидном числе, реконструируют маленькое ядро, которое снова передвигается к середине яйца, в то время как яйцевая центросома после второго деления мало-помалу совершенно исчезает (*h*).

Таким же образом в основном совершаются деления созревания или редукционные деления при образовании мужских половых клеток, семенных клеток, или сперматозоидов.

После периода размножения мужских половых клеток в семеннике (деления сперматогоний) в ядре клеток, называемых сперматоцитами первого порядка, совершается подготовление к редукции: в профазах появляется только половина нормального числа хромосом в форме тетрад (рис. 368,*A*). Сперматоциты первого порядка делятся двумя быстро следующими друг за другом делениями ядра и клетки, каждый вначале на два сперматоцита второго порядка (*B*—*D*), а потом на четыре сперматиды (*E*—*H*). При этом происходит редукция хромосом наполовину. Каждая из гаплоидных сперматид превращается затем в сперматозоид. О превращении сперматид мы упоминали уже в другом месте (см. стр. 145 и сл.).

Единственное различие между созреванием яйца и сперматозоида состоит в том, что у последних все четыре клетки, образующиеся

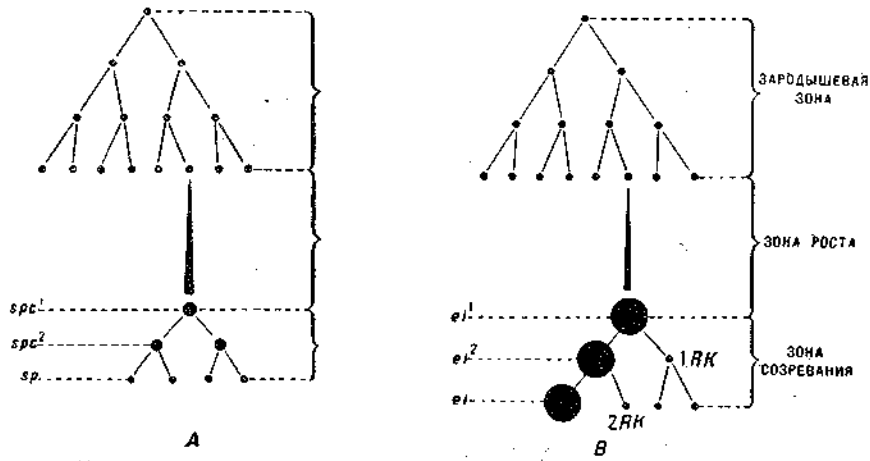


Рис. 369. Генеалогическое древо клеточных генераций, следующих друг за другом при образовании сперматозоидов (*A*) и при образовании яйца (*B*). *ei*¹—незрелое яйцо (овоцит первого порядка) делится на *ei*²—овоцит второго порядка и *1RK*—первое полярное тельце. Первый делится опять на зрелое яйцо (*ei*) и *2RK*—второе полярное тельце. Первое полярное тельце (*1RK*) может делиться еще раз; *spc*¹—сперматоцит первого порядка; *spc*²—сперматоцит второго порядка; *sp*—сперматозоид (из О. Гертвига).

при редукции, становятся способными функционировать, в то время как в первом случае только о д н а клетка становится зрелым яйцом, а три или две других представляют «абортивные» клетки. Таким образом при образовании яйца происходит недоразвитие гамет, благодаря чему единственное зрелое яйцо обладает большим протоплазматическим телом и более обильным желтком. Приведенная схема (рис. 369) по Бовери поясняет это различие между созреванием яйца и семени.

Обсеменение яиц у многих животных происходит еще до созревания яйца. В некоторых случаях сперматозоид проникает даже в еще растущие молодые овоциты и остается в яйце пассивным до окончания созревания последнего. Это наблюдается например в яйце Saccocirrus (рис. 370). У яйца морской звезды, напротив, обсеменение возможно лишь после первого деления созревания, а созревание яйца морского ежа совершается еще внутри яичника. Зрелые (редуцированные) яйца попадают в морскую воду и только в ней обсеменяются.

Если прибавить к зрелым яйцам морских звезд или ежей сперматозоидов, то последние быстро собираются вокруг слизистой оболочки яиц

(рис. 371, *A*), но обычно в яйцо проникает лишь один сперматозоид, именно первый приблизившийся к оболочке яйца (рис. 371, *B*). Как только головка сперматозоида прикоснется к яйцу, яйцевая протоплазма поднимается в виде маленького бугорка, воспринимающего бугорка (*C*). Сперматозоид проникает в него посредством движения своего хвоста

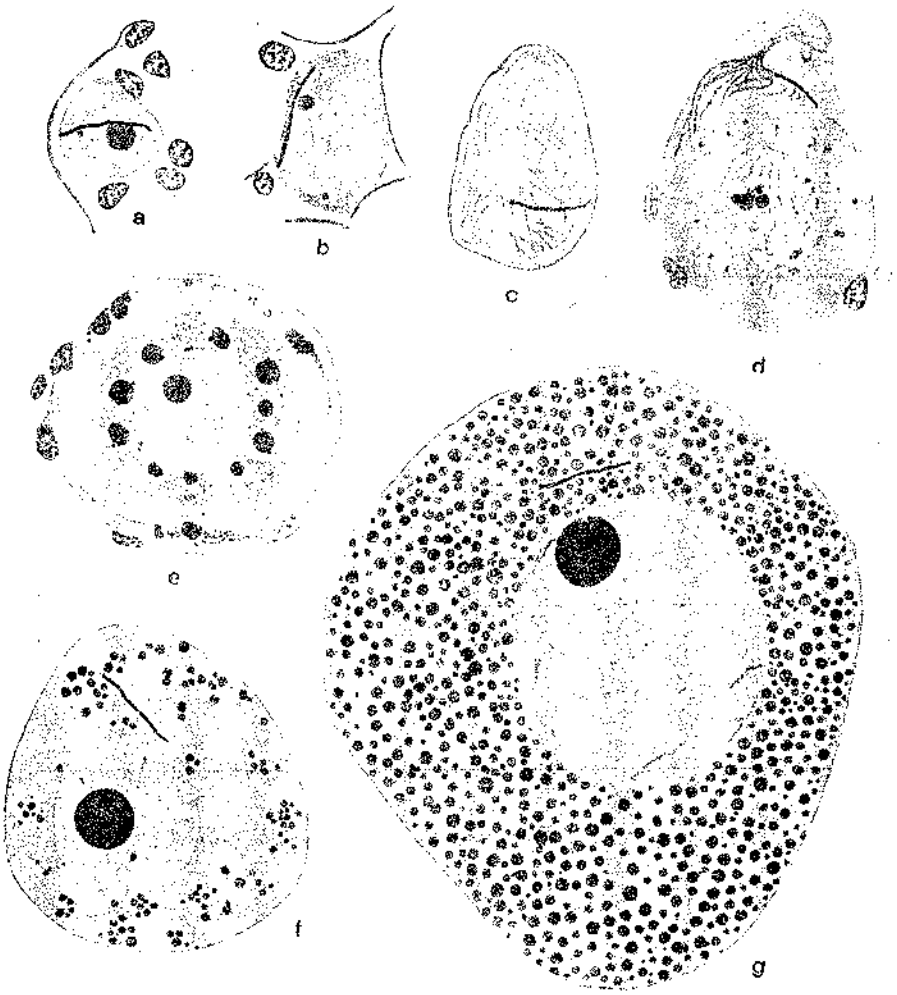


Рис. 370. Осеменение оогония Saccocirrus. *a*—молодой оогоний со сперматозоидом (поперек ядра); *b*—*f*—оогонии в различных стадиях роста; *g*—выросшее, незрелое яйцо (по Бухнеру, 1914).

(*D*, *E*). В тот же момент на поверхности яйца выделяется тонкая оболочка, оболочка оплодотворения (желточная оболочка), которая наряду с другими одновременными изменениями яйцевой плазмы делает невозможным проникновение других сперматозоидов в яйцо (*D*, *dh*). Между желточной оболочкой и собственно яйцевой плазмой образуется, начиная с воспринимающего бугорка и постепенно расширяясь, промежуточное, так называемое перивителлиновое (околожелточное), пространство (*E*). Это происходит, с одной стороны, вследствие сокращения яйца,

с другой—вследствие поглощения воды из окружающей среды. Образование оболочки оплодотворения представляет широко распространенное явление при оплодотворении, отмечаемое также у простейших и водорослей, но есть много форм, у которых этого не наблюдается.

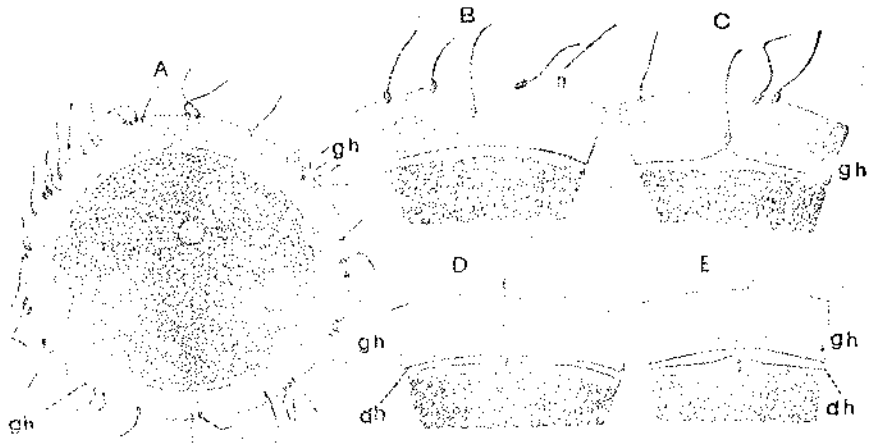


Рис. 371. Процессы оплодотворения в яйце Asteridae. Проникновение сперматозоида. *A*—яйцо, окруженное сперматозоидами; *B* и *C*—проникновение сперматозоидов в слизистую оболочку (*gh*), образование воспринимающего конуса (*C*); *D* и *E*—проникновение в поверхность яйца, образование желточной оболочки (*dh*), отбрасывание хвоста (*E*) (по Фолю и Вильсону, из Коршельта и Гейдера).

Хвостовая нить сперматозоида отделяется при проникновении в яйцо от головки и средней части и остается в слизи. Однако у других объектов, например в яйце моллюска Physa, которое обсеменяется до созревания, хвост также проникает в яйцевую протоплазму (рис. 372).

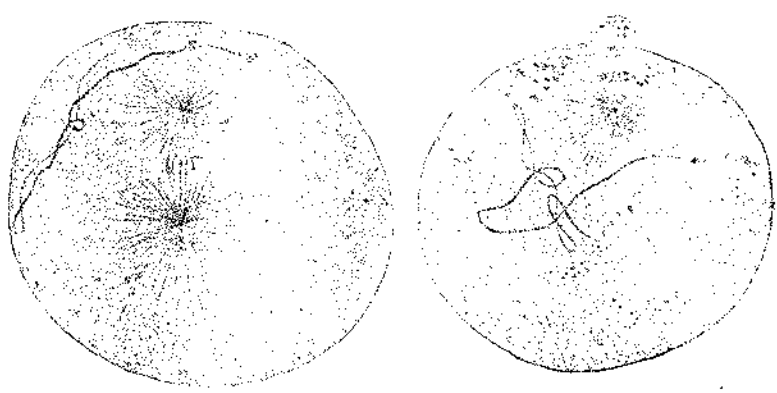


Рис. 372. Спермий и начало деятельности его центриолы во время первого и второго деления созревания яйца Physa (по Костанецкому, 1906, из Бухнера).

Проникшая в яйцо головка сперматозоида мало-помалу набухает и превращается в маленькое ядро, мужское ядро. В то же время за ядром, в плазме яйца можно ясно различить в виде маленького тельца центросому сперматозоида (лежащую в так называемой средней части). Наблюдают вращение всей головки сперматозоида, вследствие чего центросома, сперва находившаяся на периферии яйца, направляется внутрь

последнего (рис. 373, *B—E*), где вокруг нее появляются и растут лучи. Центросома сперматозоида вместе с ядром передвигается все далее к середине яйца. Туда же, хотя много медленнее, передвигается и ядро яйца. Там ядра яйца и сперматозоида сливаются в одно единое ядро—синкарион, которое здесь называют «ядром дробления» (рис. 374, *d*, *e*). Они плотно прилегают друг к другу, отделяясь еще однако ядерной оболочкой, пока последняя наконец не растворится. Мужской хроматин лежит тогда в том же пузырьке, что и женский, и здесь его можно еще долгое время различать как сильнее окрашенную компактную ядерную массу. Центросома сперматозоида между тем делится и образует полюсы первого веретена дробления (*e*, *f*).

Центросома оплодотворенного яйца происходит таким образом от центросомы сперматозоида (Бовери), в то время как яйцевая центросома

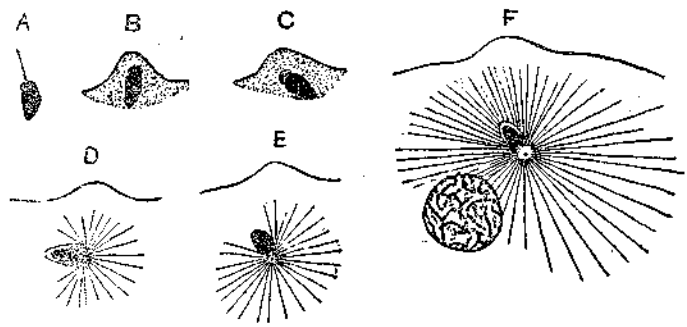


Рис. 373. Оплодотворение яйца Toxopneustes. *A—F*—проникновение сперматозоида и вращение головки; *E*—отбрасывание средней части (по Вильсону и Метью, 1895, из Коршельта и Гейдера).

после созревания вероятно становится недеятельной. Ядро же дробящегося яйца состоит наполовину из ядра яйца, наполовину из ядра сперматозоида. Так как каждый из них становится благодаря редукционному делению гаплоидным, то через слияние их возникает опять диплоидное ядро с двумя наборами хромосом. Один из них происходит от отца, другой—от матери. Оплодотворенное яйцо, которое вообще называют з и г о т о й, обладает д в у м я наборами хромосом, а зрелые половые клетки, или гаметы,—только о д н и м.

На яйце Ascaris еще лучше, чем на яйце морского ежа, можно доказать происхождение одной половины хромосом ядра дробления от яйца, а другой—от семенной клетки. На этом объекте эти процессы впервые были с полной ясностью установлены ван Бенеденом и Бовери. Созревание яйца аскариды совершается лишь после проникновения семенной клетки (рис. 375). Процессы созревания яйца в общем те же, что мы видели в яйцах иглокожих. Две тетрады незрелого яйца благодаря обоим делениям созревания делятся сначала на две диады (рис. 375, *C—i*), потом—на две отдельные хромосомы (рис. 375, *K—O*). Первое полярное тельце у аскариды правильно делится второй раз. Характерно для деления созревания яйца Ascaris то, что центросомы не видны, вероятно потому, что они дегенерируют.

Во время второго деления созревания ядро сперматозоида увеличивается в объеме, причем в нем можно совершенно ясно различить обе хромосомы (рис. 376, *a*). Они мало-помалу превращаются, образуя спиральную нить, в покоящееся ядро, в котором видны еще четыре петли обеих хромосом.

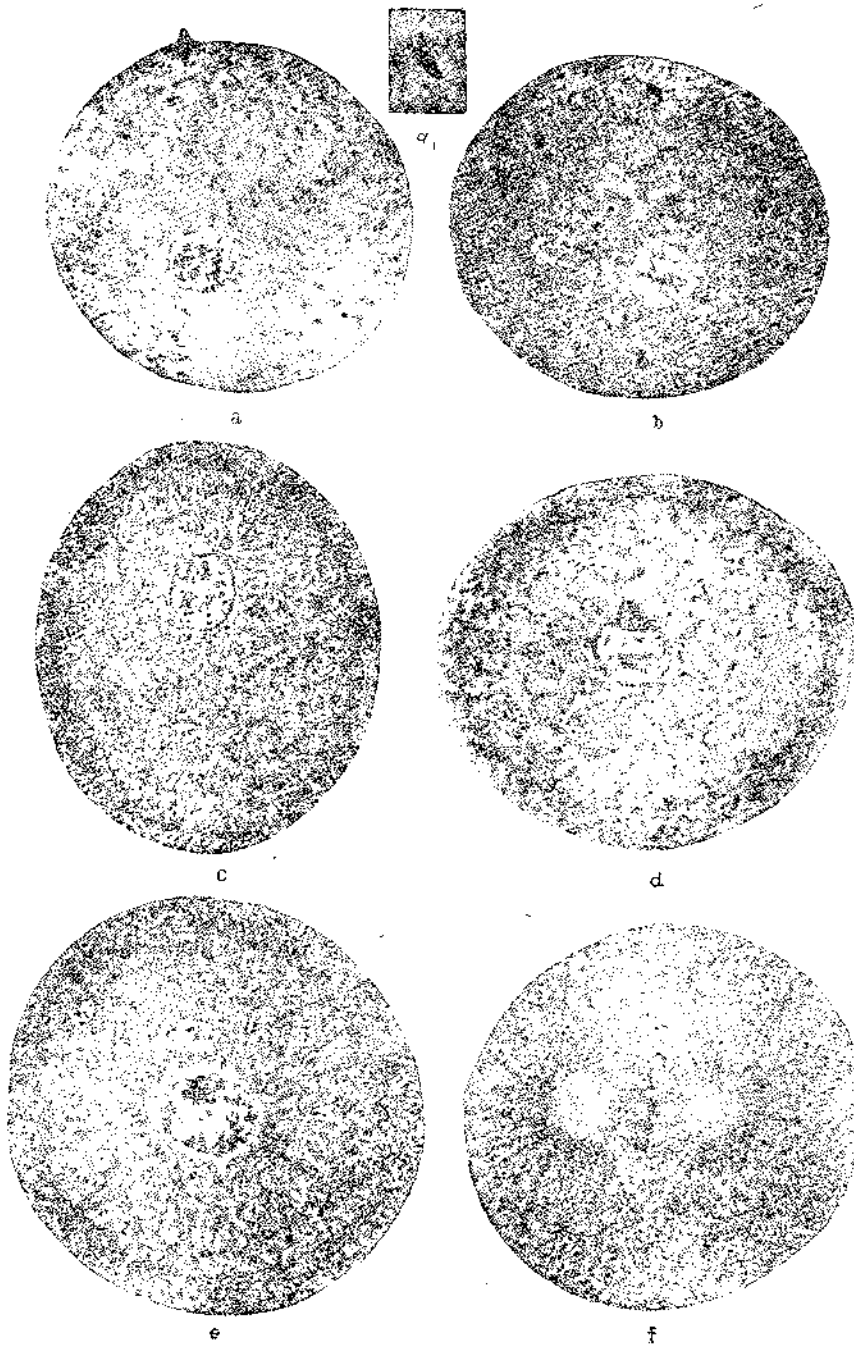


Рис. 374. *a—f*—Sphaerechinus granularis (морской еж). Оплодотворение и первое деление дробления. *a*—оплодотворенное яйцо вскоре после проникновения сперматозоида; в воспринимающем бугорке (наверху) еще виден хвостик сперматозоида. a_1—сильно увеличенный, только что проникший сперматозоид: можно различить конусообразную головку, шарообразную среднюю часть (аггрегат митохондрий) и нить хвоста; *b*—сперматозоид поворачивается; *c*—стадия незадолго до слияния ядер; *d*—слияние ядер; наверху ядро сперматозоида; *e*—появление амфиастера; наверху хроматин сперматозоида; *f*—метафаза [увел. около 800 (только в a_1 увел. 1 600), по Белару, 1928].

Яйцевое ядро испытывает подобные же изменения (*c*). После деления центросомы сперматозоида совершенно отчетливо образуются вновь в каждом из обоих ядер по две хромосомы (*d*). Эти хромосомы после растворения ядерных пузырьков без предварительного слияния отцовского и материнского ядер непосредственно переходят в экваториальную пластинку первого веретена дробления (рис. 376, *d*—*f*). На этом объекте можно таким

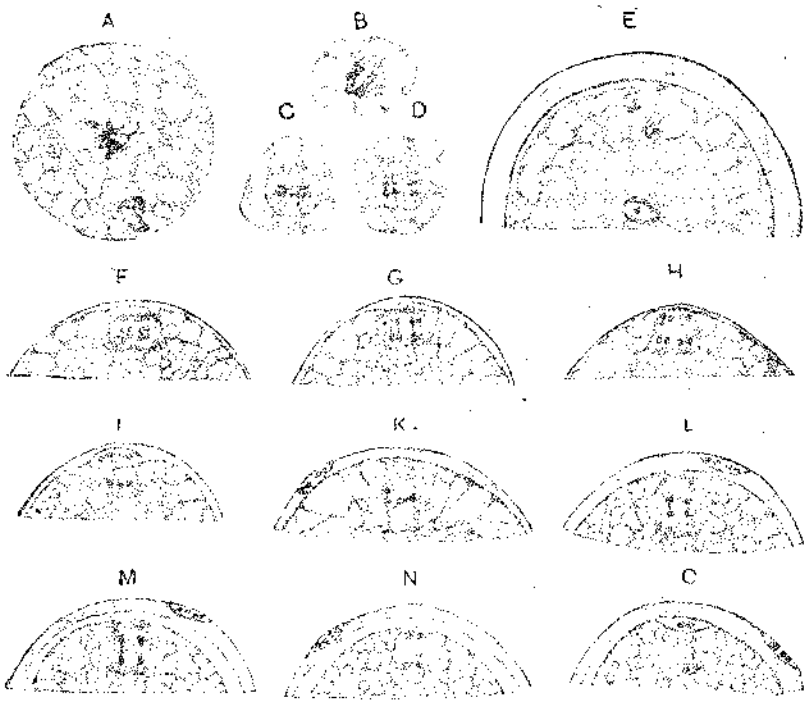


Рис. 375. Образование направляющих телец у Ascaris megalocephala bivalens. *A*—*E*—развитие первого веретена созревания; в *A* и *E*—сперматозоид или начинающее образовываться ядро сперматозоида; *F* и *I*—образование первого направляющего тельца; *K* и *L*—второе веретено созревания, около него выброшенное первое направляющее тельце; *M*—*O*—образование второго направляющего тельца, около него у оболочки яйца—первое направляющее тельце (по Бовери, 1890, из Коршельта и Гейдера)

образом с полной ясностью проследить постоянство отцовских и материнских хромосом до первого деления, дробления.

Рассматривая совокупность процессов, которые протекают при оплодотворении многоклеточных животных, не касаясь еще здесь подробнее типичного различия между яйцом и сперматозоидом, мы можем выделить три отдельных процесса, которые вырисовываются в общей картине: редукцию, слияние ядер и начало дробления (побуждение к развитию). Первый процесс, редукция яйцевой и семенной клеток, уменьшает число хромосом в зрелых половых клетках наполовину, редуцирует их. Диплоидные клетки организма становятся гаплоидными клетками. Диплоидную клетку, в которой происходит процесс редукционного деления, называют гонотоконтом, а происходящие из нее гаплоидные клетки —гонами, даже если процесс связан не с образованием яйца и семени, но с бесполым размножением. О дальнейших деталях мы еще будем говорить в своем месте. Для оплодотворения

многоклеточных животных типично, что здесь редукция непосредственно предшествует оплодотворению, и что только одна единственная генерация клеток (зрелые половые клетки) гаплоидна, в то время как все прочие клетки организма имеют диплоидное число хромосом.

Исходя из чисто теоретических соображений относительно явлений наследственности, задолго до открытия настоящих редукционных процессов, Вейсман высказал предположение, что между двумя оплодотворениями должен иметь место такого рода процесс, так как в противном случае каждое новое оплодотворение должно вести к суммированию наследственных задатков, локализация которых принималась в хромосомах. Когда этот теоретически предположенный процесс был найден в явлениях созревания яиц и сперматозоидов, его долгое время рассматривали телео-

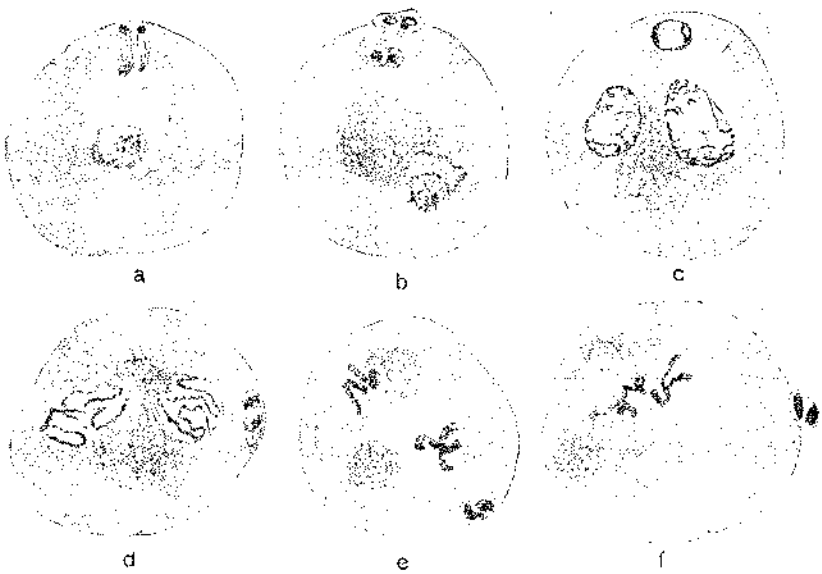


Рис. 376. Развитие обоих половых ядер и образование первого веретена дробления в яйце Ascaris (по Бовери, 1899, из Бухнера).

логически как подготовительный процесс, так как редукция у многоклеточных непосредственно предшествует оплодотворению. Правильное значение его было установлено много позднее при сравнении с процессами редукции у простейших, водорослей и грибов, о чем мы еще будем говорить далее. Мы подчеркиваем здесь настоятельно, что редукционные деления безусловно связаны с оплодотворением.

Второй особый процесс состоит в слиянии двух гаплоидных клеток (гамет) и их ядер в одну единую опять диплоидную клетку. При таком слиянии клеток вся протоплазма происходит из яйца, а семенная клетка доставляет для новой клетки только ядро и центросому. У многих клеток однако в яйцо вводится и протоплазма сперматозоида в форме хвостовой нити (см. выше) или маленького протоплазматического тела, как у нетипично построенных сперматозоидов Ascaris. Так как у аскариды вместе с плазмой сперматозоида в яйцо проникают и митохондрии, то некоторые исследователи сделали из этого наблюдения слишком произвольный вывод, рассматривая митохонд-

рии как носителей наследственных свойств. Так как по большей части не удается точно проследить судьбу митохондрий и она вообще в разных случаях различна (иногда они делятся, иногда становятся невидимыми, иногда переходят в единственный бластомер), то это предположение надо считать совершенно необоснованным. Если в некоторых случаях и нельзя отрицать участия митохондрий сперматозоида в развитии оплодотворенного яйца, то равномерное участие в этом процессе принимают одни только ядра. На основании этого равенства участия яиц и сперматозоидов в образовании зиготы после точного установления цитологических процессов (Вейсман, О. Гертвиг, Страссбургер) было высказано предположение, что ядра содержат наследственную субстанцию (зародышевую плазму) и что поэтому сущность оплодотворения состоит также в слиянии двух ядер (представляющих два индивидуума) с их наборами хромосом—отцовским и материнским. Вейсман назвал поэтому оплодотворение *амфимиксисом*, или *смешением зародышевой плазмы*.

Хотя взгляд на процесс оплодотворения как на смешение двух гаплоидных ядер в одно диплоидное,—а такое смешение является одной из самых существенных черт этого процесса,—безусловно верен, тем не менее известные теоретические представления, связанные с учением об амфимиксисе, не имеют всеобщего применения. Мы увидим позднее, что у низших организмов широко распространены процессы оплодотворения, при которых нет вовсе амфимиксиса, нет соединения наследственных задатков, и однако они должны рассматриваться как типичные процессы оплодотворения (так называемое *автомиктическое* оплодотворение).

Третий основной момент оплодотворения у многоклеточных состоит в том, что *неспособное к делению яйцо, центросома которого или совершенно исчезла или стала неактивной, снова становится способным к делению и развитию*. Побуждающее к развитию действие оплодотворения рассматривалось как единственно важное. Именно благодаря ему возникло и самое понятие «оплодотворение», хотя значение его изменилось. Однако сравнение с процессами оплодотворения у низших организмов, так же как явления естественного и искусственного партеногенеза (см. выше стр. 328 и стр. 365), ясно указывает, что *побуждение к развитию не выражает сущности оплодотворения, но принадлежит к явлениям, иногда сопутствующим процессу оплодотворения*.

Только после того, как рассмотрим совокупность процессов оплодотворения у простейших, мы сможем определить настоящие существенные черты этого важного жизненного процесса.

б) Процессы оплодотворения у простейших и растений

Процессы оплодотворения у низших организмов, Protozoa, водорослей и грибов, совершаются по большей части таким же образом, как у многоклеточных животных. У них, как и у всех высших растений, при соединении двух ядер сливаются две клетки, *гаметы*. Этот род оплодотворения называют *копуляцией*, или согласно Книпу, *гаметогамией*. Однако в деталях картина процесса у разных форм весьма различна. Наряду с истинным оплодотворением яйца, или *оогамией*, совершенно подобной оплодотворению яйца у высших животных, имеет место еще копуляция по большей части более мелких, более или менее однородных половых клеток (*изогамет*), часто снабженных жгути-

ками. Существуют все виды переходов от совершенно одинаковых копулирующих гамет до резко выраженной дифференцировки на яйца и семенные клетки, большей частью называемые макро- и микрогаметами. Наконец известен еще один вид копуляции, при котором гаметы неотличимы или едва отличимы от обыкновенных клеточных индивидуумов (гологамия).

Разнообразие этих явлений становится еще бо́льшим и путаница увеличится, если мы прибавим сюда те типы оплодотворения, в которых повидимому совершенно отсутствует обычная картина слияния двух одноядерных гамет. Так, при копуляции гаметангиев или гаметангиогамии сливаются не равноценные одноядерные гаметы, но многоядерные неразделившиеся родительские клетки (гамонты, гаметангии). При конъюгации инфузорий вообще не происходит слияния клеток, но происходит только взаимный обмен ядрами, может быть с небольшим количеством плазмы, после чего ядра копулируют. Наконец есть случаи, когда копулируют вегетативные клетки многоклеточного организма. Последний род оплодотворения, названный ранее Винклером и Гартманом псевдогамией, назван теперь Реннером и Книпом более подходящим названием—соматогамией. Но разнообразие этим еще не исчерпывается, и в конце концов примененный здесь принцип деления оплодотворения по роду копулирующих клеток вообще оказывается недостаточным, и чтобы правильно классифицировать все многообразие явлений, приходится пользоваться чем-нибудь другим. У описанных выше типов может происходить как перекрестное оплодотворение, так и самооплодотворение, а в аутомиктических процессах самооплодотворения сливаются между собой отдельные ядра внутри одной и той же неразделившейся клетки. И однако сообразно с тем, что́ одновременно при этом происходит, и эти процессы мы должны рассматривать как оплодотворение и различать особую группу автогамных процессов оплодотворения.

1. Гаметогамия (копуляция)

α) Гологамия

У многих протистов (некоторых корненожек и жгутиковых, Conjugatae) процессы оплодотворения совершенно не связаны с размножением, и копулирующие гаметы у них не отличаются от вегетативных индивидуумов. Между бо́льшим или меньшим числом процессов размножения посредством простых клеточных делений в известное время вклиниваются процессы оплодотворения, когда два клеточных индивидуума сливаются друг с другом. Этот род копуляции называется гологамией. При этом копулирующие индивидуумы или обладают более или менее выраженными половыми отличиями (анизогамия), или в них по крайней мере морфологически нельзя обнаружить никаких особых половых отличий (изогамия).

Наиболее простые случаи изогамной гологамии мы находим у Conjugatae. У Cylindrocystis Brébonissonii (Mesotaeniaceae) цитологические процессы, изученные недавно Кауфманом (особенно редукция), происходят следующим образом (рис. 377).

Размножение здесь осуществляется при помощи простого клеточного деления, как это показывает рис. 377, *1—4*. При оплодотворении сливаются две клетки, которые отличаются от вегетативных только бо́льшим содержанием запасных веществ; при этом сливаются и ядра, а продукт слияния—зигота—принимает шаровидную форму и окружается цистой

(*5—8*). С образованием зиготы здесь связана остановка размножения—наступает период покоя, т. е. происходит совершенно обратное тому, что наблюдается у Metazoa, где оплодотворение яйца вызывает развитие.

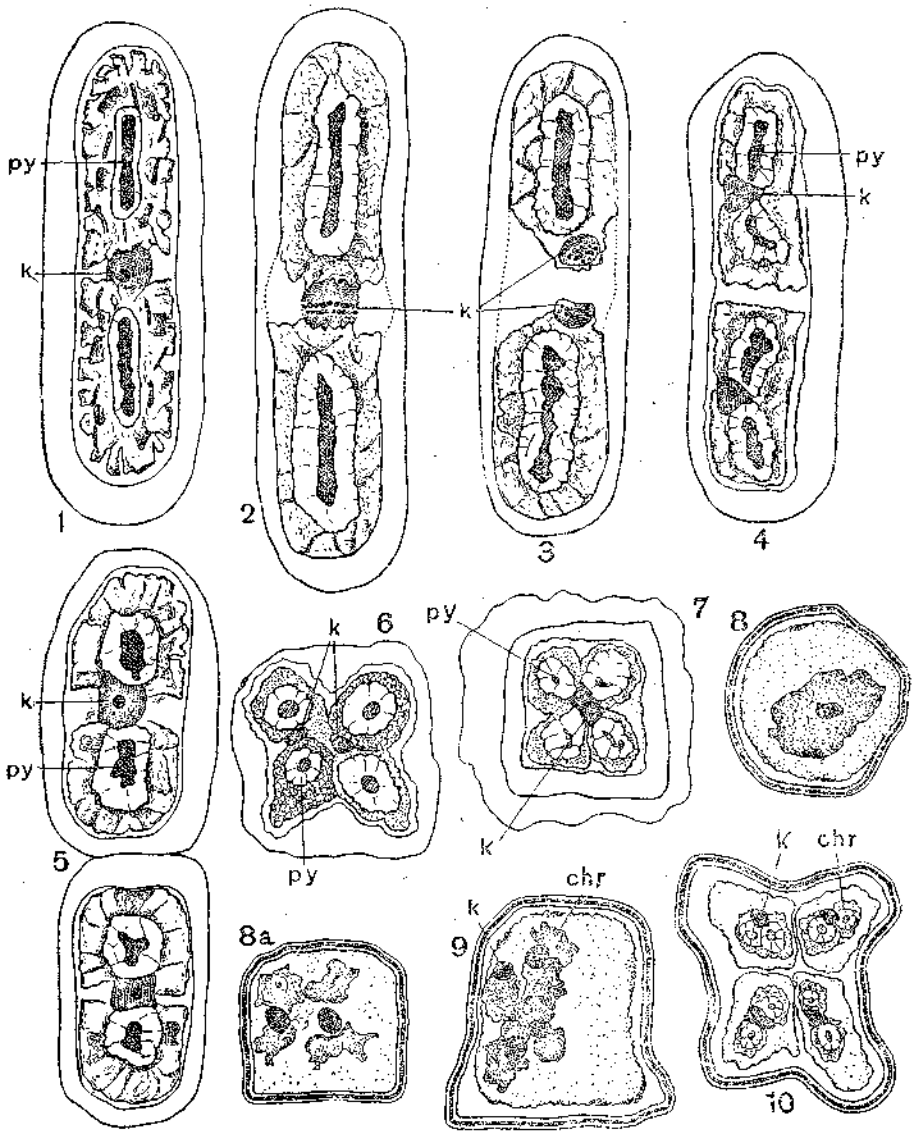


Рис. 377. Cylindrocystis Brébonissonii. *1—5*—вегетативная клетка и ее деление; *6—8*—образование зиготы; *8a—10*—образование спор; *k*—ядро; *py*—пиреноид; *chr*—хроматофор (по Кауфману, 1914, из Ольтманса).

Копулирующие гаметы, как и вообще все делящиеся клетки Conjugatae, обладают уже редукционным гаплоидным числом хромосом или простым набором хромосом (у Cylindrocystis—20). Только зиготы содержат два набора хромосом: они диплоидны (40). При размножении зиготы ядро двумя последующими делениями делится на четыре, причем диплоидное число хромосом зиготы вновь сводится к гаплоидному (20). Редукция со-

вершается таким образом здесь непосредственно после к а р и о г а м и и, после слияния ядер. За редукционным делением следует распад содержимого протоплазмы на четыре клетки, каждая из которых получает гаплоидное ядро и хроматофор (рис. 377, *8a—10*). Каждая из четырех клеток, покинув оболочку зиготы, развивается снова в типичный клеточный индивидуум Cylindrocystis и размножается описанным выше образом посредством деления. Таким образом одна только зигота диплоидна, все прочие же клетки гаплоидны.

У близких видов Spirogyra происходит в сущности тот же самый процесс оплодотворения с некоторыми однако интересными отклонениями. Клетки спирогиры не живут отдельно, но остаются соединенными в длинные клеточные нити. Размножение клеток совершается не только путем простого клеточного деления. Часть видов этого рода несомненно раздельнополая, и при оплодотворении становится ясным, что клетки одной нити представляют ж е н с к и е, другой—му ж с к и е гаметы. Последние большей частью несколько меньше первых и переходят активно в клетки женской нити (рис. 378). Кариогамия и редукционные деления происходят, как указано выше для Cylindrocystis (Трёндле). В отличие от Maesotaeniaceae здесь однако уничтожаются, как и при редукционном делении яиц животных, три из четырех образовавшихся гаплоидных ядер, которые распадаются и растворяются мало-помалу в протоплазме зиготы, и из прорастающей зиготы развивается только одна единственная, опять-таки гаплоидная, клетка (рис. 379). Три погибающих ядра (редукционные ядра) соответствуют до известной степени направляющим тельцам животных.

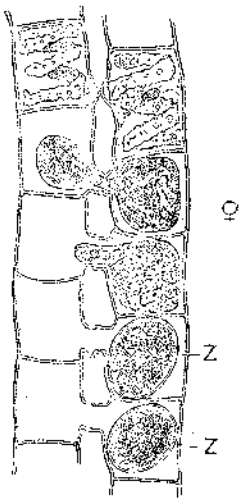


Рис. 378. Копуляция Spirogyra quinina. Налево—мужская нить (♂), направо — женская (♀); *Z*—зиготы (увел. 240, по Страсбургеру).

Таким образом у Conjugatae редукционные деления (такие случаи широко распространены вообще у простейших, водорослей и грибов) непосредственно следуют за кариогамией, за ее последним актом—соединением хромосом в пары. Р е д у к ц и я с о с т а в л я е т т а к и м о б р а з о м с у щ е с т в е н н ы й п р и з н а к о п л о д о т в о р е н и я, к о т о р о е п р е д с т а в л я е т с я н а м к а к с л и я н и е д в у х к л е т о к и л и и х я д е р с о с л е д у ю щ е й з а н и м р е д у к ц и е й. С л и я н и е я д е р м о ж н о с ч и т а т ь з д е с ь п р и ч и н о й р е д у к ц и и.

У животных, как у большинства Protozoa, редукция «видимо» предшествует оплодотворению. Она обладает, можно сказать, «п р о р о ч е с к и м» характером и прежде рассматривалась только телеологически как приспособление, препятствующее суммированию наследственных зачатков.

Дальнейший пример гологамии, описанный Гартманом и Нэглером у Amoeba diploidea, показывает нам, что и здесь редукция является следствием слияния ядер. Никакого слияния ядер при слиянии гамет и развитии зигот однако не происходит, но ядра гамет, как и все их потомство в вегетативных клетках, делятся посредством так называемых конъюгированных ядерных делений (рис. 380, *a—c*). Все вегетативные индивидуумы, которые размножаются и здесь только посредством деления надвое, в противоположность описанному выше случаю являются таким образом

диплоидными, что подтверждается и морфологически числом ядер, равным двум. Последний акт оплодотворения, кариогамия, и следующая за ней редукция происходят только при наступлении нового оплодотворения. Это осуществляется следующим образом: по две диплоидных амебы прилегают друг к другу и покрываются общей цистой (эпидемия оплодотворе-

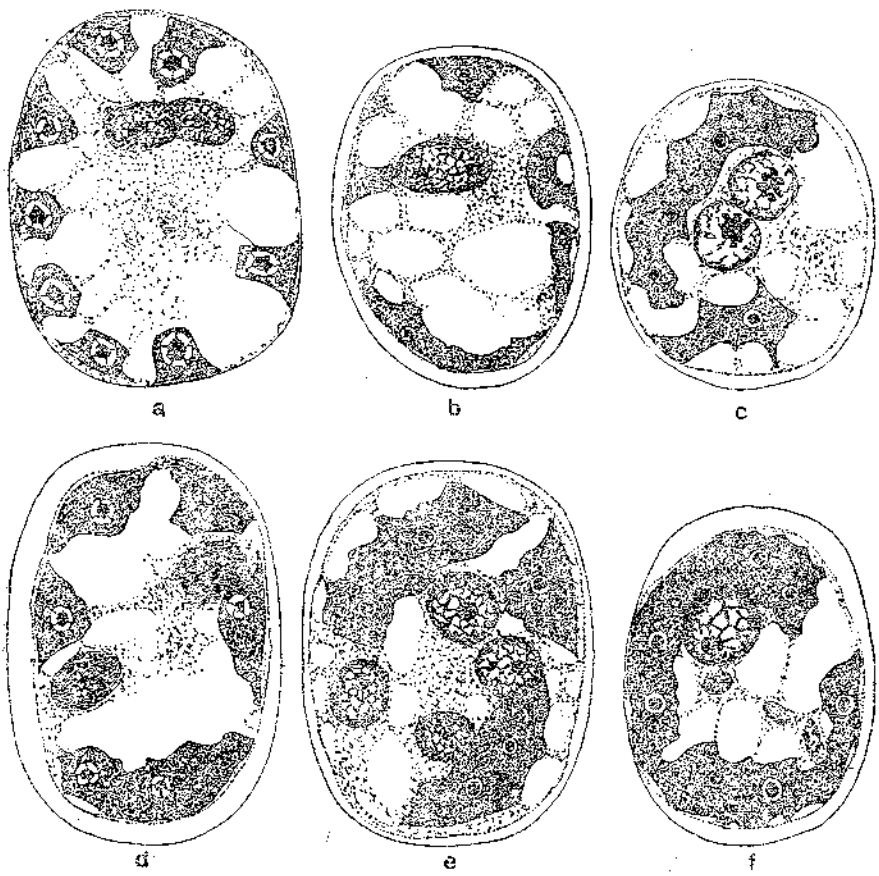


Рис. 379. Spirogyra longata. *a* и *b*—слияние ядер гамет в зиготу; *c*—интеркинез после первого редукционного деления; *d*—второе деление созревания (метафаза); *e*, *f*—из четырех образовавшихся ядер три гибнут, сохраняется только одно. Хлорофилловые ленты, как видно на рисунке срезов, расположены по стенкам (по Трёндле, 1911).

ния, рис. 380, *d*, *e*). Затем только сливаются потомки ядер гамет предшествующего оплодотворения, и тотчас же в каждой из находящихся в общей цисте клеток происходит, как в первом примере, двукратное деление ядер, т. е. редукционное деление (*f*, *g*). Три из редуцированных ядер гибнут (как при редукции у спирогиры и выделении направляющих телец у яиц животных), и оба гаплоидных ядра гамет сближаются в плазме уже слившихся гамет и прилегают друг к другу, однако не сливаясь (*h*). Окончательная кариогамия и редукция переносятся на следующее оплодотворение.

Такие случаи, как у Amoeba diploidea, распространены не только у амеб, но и у грибов. Здесь почти всюду диплоидная генерация отличается двумя отдельными ядрами, потомками несливавшихся ядер гамет, размно-

жающихся посредством так называемого конъюгированного деления ядер (рис. 401, стр. 427). Мы познакомимся с такими случаями и у Haplosporidia.

В сущности то же самое происходит у всех животных. Когда кариогамия совершается в зиготе (яйце), генеративные части ядер гамет—хромо-

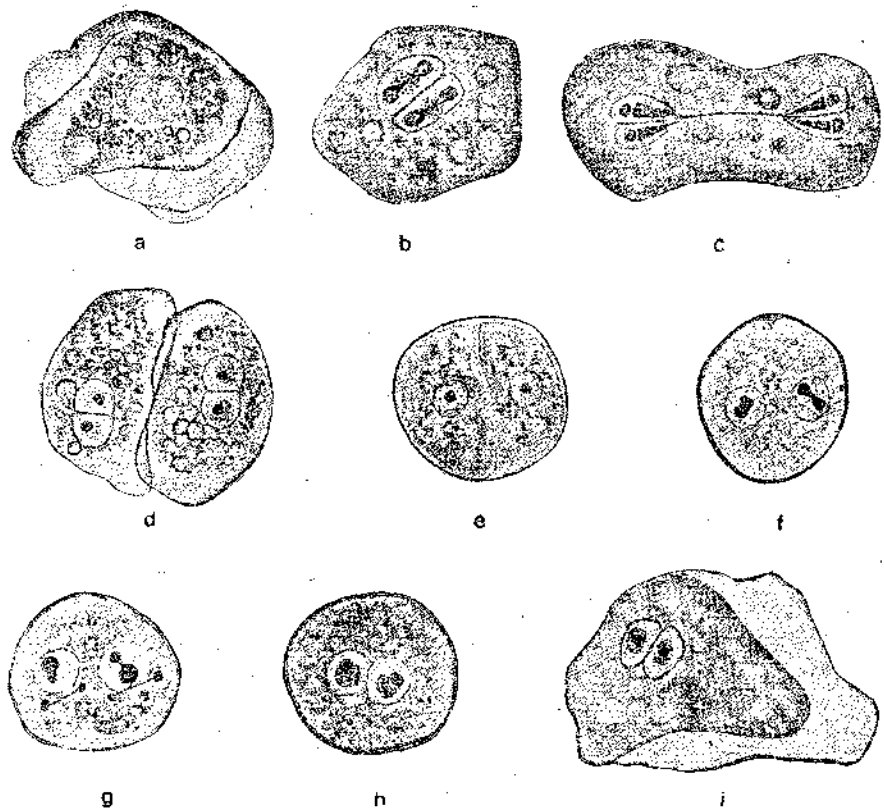


Рис 380 Amoeba diploidea. *a*—*c*—вегетативное деление (*a*—по наблюдению при жизни); *d*—*h*—оплодотворение: *d*—копуляция; *e*—кариогамия; *f* и *g*—редукция, растворение перегородки; *h*—зрелая циста; *i*—только что вышедшая из цисты амеба (увел. 1 800, по Гартману и Неглеру, 1908, из Гартмана-Шиллинга).

сомы—остаются внутри общей ядерной оболочки, как это показывает двойное (диплоидное) число хромосом.

Автономность отцовских и материнских хромосом в диплоидных клеточных ядрах есть уже следствие ранее рассмотренной теории Бовери об индивидуальности хромосом. Кроме того существует известное количество фактов, которые наглядно ее подтверждают. Известен ряд переходов между указанным выше случаем, при котором части материнских и отцовских ядер существуют в течение всей вегетативной жизни как отдельные ядра, и нормально единым диплоидным ядром высших животных и растений, о происхождении которого из отцовского и материнского набора хромосом мы заключаем лишь косвенным образом.

При дроблении яиц многих животных происходят такие конъюгированные ядерные деления (впервые их наблюдали Геккер и Рюккерт у видов

Cyclops и Конклин у улитки Crepidula). Содержимое ядер яйца и сперматозоида не смешивается, как у морского ежа, но оба ядра или обе группы хромосом остаются разделенными. Таким образом у Copepoda (рис. 381) ядра дробящихся клеток оказываются и в поздних стадиях состоящими

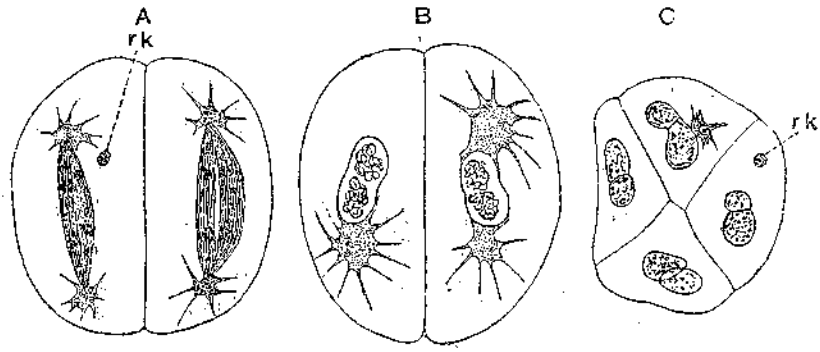


Рис. 381. Стадии дробления яйца Cyclops (strenus—*A* и *B* и brevicornis—*C*), указывающие гономерию ядер (*C*) и автономность отцовского и материнского хроматина (по Рюккерту, 1895, и Геккеру, 1895, из О. Гертвига).

из двух прилегающих друг к другу ядер, как и у A. diploidea, или же ядра являются двухлопастными (рис. 381, *C*, 382). При делении ядра появляется единое веретено, состоящее часто однако из двух отчетливых, параллельно расположенных половинок, из которых каждая содержит половину хромосом (рис. 381, *A*). Это явление называется г о н о м е р и е й и может с полным правом служить доказательством самостоятельности отцовской и материнской частей ядра.



Рис. 382. Шестнадцатиклеточная стадия Cyclops brevicornis (по Геккеру, 1895, из О. Гертвига).

К этим наблюдениям примыкают недавние эксперименты Альвердеса. Самцы циклопа были обработаны радием [1] и копулировали со здоровыми самками циклопа. При достаточно продолжительной обработке в одном ядре или в половине хромосом при первых делениях дробления обнаруживались явления дегенерации, вызванные вероятно действием радия (рис. 383). И еще на поздних стадиях дробления можно было заметить, что встречаются пикнотические куски хроматина и измененные митозы, подобные тем, которые встречаются и на ранних стадиях.

Гологамия Amoeba diploidea отличается от ранее описанной у Conjugatae прежде всего местом, в котором происходит редукция: у них она совершается непосредственно в прорастающей зиготе, у Amoeba и всех высших типов—при образовании гамет. Вильсон назвал поэтому один тип з и г о т н о й, другой—г а м е т н о й редукцией. Зиготная редукция является просто следствием предшествовавшей кариогамии. Но и гаметную редукцию следует рассматривать таким же образом. У высших животных,

[1] Лучи радия производят вредное действие только на ядро (хромосомы), центросома же остается активной.

даже если ядра сливаются в единое ядро дробления, отцовские и материнские хромосомы остаются разделенными во всех клетках, пока в так называемом процессе синапсиса они не вступят в связь друг с другом перед редукционным делением.

В заключение приведем еще пример одной также морфологически выраженной а н и з о г а м н о й г о л о г а м и и — копуляции Chlamydomonas Braunii, описанной Горожанкиным. Достаточно привести рисунок (рис. 384), чтобы понять, о чем идет речь. Chlamydomonas, как и большинство водорослей, принадлежит к формам с зиготной редукцией.

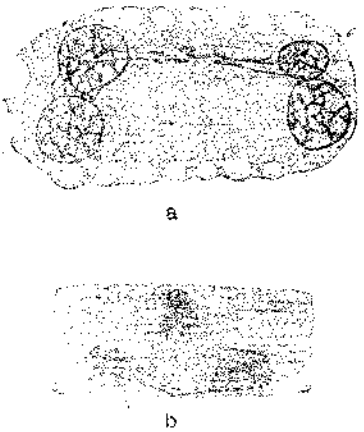


Рис. 383. Гономерные деления ядер Cyclops viridis после обработки радием. *a*—дочерние ядра первого деления дробления. Материнские части ядер нормальны, отцовские вследствие неспособности хромосом к делению связаны друг с другом хроматиновыми мостиками; *b* — материнские хромосомы поздней анафазы, отцовские развиты, но неспособны двигаться (увел. 1 500, по Альвердесу, 1921).

Описанные выше случаи гологамии не только выясняют связь оплодотворения с редукцией, но они кроме того очень резко подчеркивают, что оплодотворение может не иметь никакой связи с толчком к развитию или с размножением. Оплодотворение у этих форм связано с инцистированием, с периодом покоя, с потерей способности к делению и таким образом имеет совершенно обратное значение, чем у Metazoa. Если только цисты попадают в другие условия, для чего часто требуется еще значительный промежуток времени, то вследствие изменения в н е ш н и х у с л о в и й снова наступает развитие и размножение. С другой стороны, при помощи однообразной последовательной культуры удается исключить при благоприятных условиях оплодотворение и связанную с ним остановку развития. Но даже если бы инцистирование и остановка развития и не были связаны с оплодотворением у Amoeba diploidea, эти при-

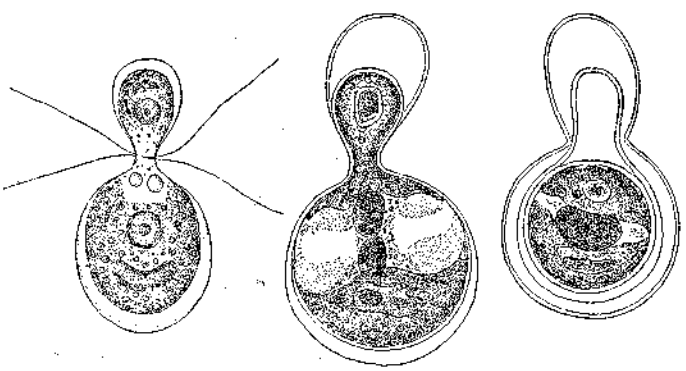


Рис. 384. Chlamydomonas Braunii. Анизогамная гологамия (по Горожанкину, 1890, из Ольтманса).

меры все же доказывают полную независимость оплодотворения и размножения. Число индивидуумов A. diploidea в культуре не только не увеличивается, но, так как они попарно сливаются в один индивидуум,

уменьшается наполовину. Это явление имеет место во всех случаях гологамии.

Оплодотворение и размножение, оплодотворение и побуждение к развитию, как это совершенно очевидно доказывают весьма распространенные у Protozoa случаи гологамии,—совершенно отличные друг от друга процессы, которые только у большинства животных и растений (всех высших и немногих низших) постоянно соединены друг с другом.

β) Мерогамия

У простейших и водорослей при оплодотворении чаще всего копулируют не обыкновенные вегетативные клеточные индивидуумы, но маленькие, появившиеся непосредственно после деления, по большей части множественного. Это множественное деление протекает обычно иначе, чем обыкновенный способ размножения. Только в этом случае, при так называемой мерогамии, можно говорить о половом размножении у одноклеточных, о гаметогамии. Родительские клетки, образующие гаметы, называют часто гамонтами. Мерогамия, копуляция, наступающая между маленькими гаметами, образовавшимися непосредственно после деления (множественного), наблюдается в самых различных группах Protozoa и водорослей. В разных группах всегда встречаются переходы от морфологической изогамии до резко выраженной оогамии, вполне соответствующей оплодотворению высших животных. Такие ряды полового размножения встречаются среди Protozoa в классе споровиков (грегарины, кокцидии), среди зеленых водорослей у Volvocales, Ulotrichales, Siphoneae и у бурых водорослей. Несомненно, что развитие оогамии, появление резко выраженного яйца шло самостоятельно и параллельно различными путями. Так, у кокцидий и высших Volvocineae это достигается посредством прекращения ядерного и клеточного делений в растущем яйце, следовательно посредством выпадения собственно размножения у женского пола. У Vaucheria, наоборот, оогамия достигается посредством постепенного выхода всех ядер, за исключением одного, из зачатка яйца. То же самое в самых различных вариациях мы встречаем и у Oomycetes среди грибов. Во всех этих группах половая дифференцировка гамет очень незначительна, и образование их у обоих полов совершается одинаково. Большей частью более крупные, более богатые запасными веществами гаметы считаются женскими и называются макрогаметами, меньшие, гораздо более подвижные, с более развитыми локомоторными элементами (большей частью снабженные жгутиками), считаются мужскими, или микрогаметами. Правильнее и лучше однако употреблять выражения «гиногаметы» для женских и «андрогаметы» для мужских, так как более существенно различие не по величине, но по «полу», ибо существуют формы, у которых мужские гаметы крупнее женских.

Прежде чем перейти к описанию типичных мерогамных процессов оплодотворения, познакомимся с мерогамией, связанной только с простым делением надвое и интересной по ряду деталей; речь идет об оплодотворении солнечника Actinophrys sol, которое Белар недавно проследил во всех подробностях (рис. 385). При наступлении эпидемии оплодотворения, которую можно вызвать во всякое время искусственно, солнечник втяги-

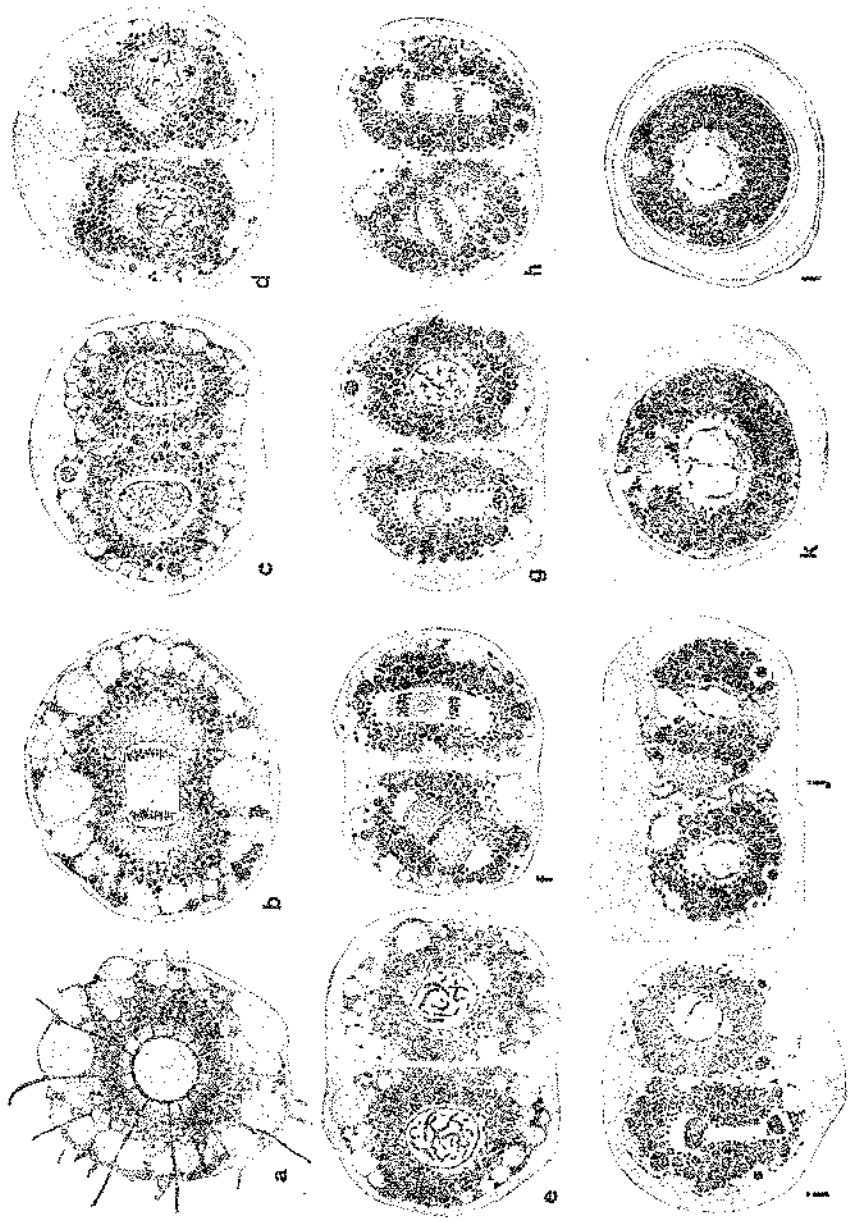


Рис. 385. Actinophrys sol. Ход процесса педогамии. *a*—преобразование вегетативного животного в гамонт (втягивание аксоподий); *b*—телофаза прогамного деления (слизистая оболочка уже выделена); *c*—подготовка к стадии букета, начало прогамного деления цитоплазмы; *d*—две гаметы на стадии букета; *e*—то же, стрекательная (налево) и диакинетическая стадия (направо); *f*—первое деление созревания; *g*—телофаза первого деления созревания (налево, первое направляющее тельце вниз) и интеркинез (направо) первое направляющее тельце (вверху); *h*—второе деление созревания (в каждой гамете лежит внизу первое направляющее тельце); *i*—телофаза второго деления созревания (налево; второе направляющее тельце—внизу, первое направляющее тельце—налево внизу) и образование пронуклеуса (направо; второе направляющее тельце внизу, первое—направо внизу); *j*—копуляция (направо—мужская гамета, перед псевдоподиями которой эктоплазма ♀ отступает; в ♀ налево внизу—два направляющие тельца, в ♂ направо внизу—первое направляющее тельце); *k*—молодая зигота перед кариогамией; *l*—готовая циста с оболочкой цисты. Слизистая оболочка представлена в виде узкой полоски. Темные включения цитоплазмы представляют капли запасного жира (увел. около 760, по Белару, 1922).

вает свои псевдоподии, принимает форму шара и окружается слизистой оболочкой. За этим следует нормальное вегетативное деление ядра с диплоидным числом хромосом 44, а за ним тотчас же идет деление клетки, так что две клетки в слизистом слое лежат рядом друг с другом (*a*—*d*). Это деление представляет собой так называемое п р о г а м н о е деление, при котором, как будет указано далее, из одного единственного клеточного индивидуума образуются одна женская и одна мужская клетка. В каждой из клеток, возникших таким образом, начинается подготовка к первому делению созревания, в течение которой можно ясно наблюдать так называемую стадию букета (*d*). Далее выделяются сохраняющиеся при дальнейшем ходе развития 22 пары хромосом, т. е. гаплоидное число (*e*). Первые деления созревания обоих ядер считаются настоящими редукционными (*f*—*g*): благодаря им число хромосом сокращается наполовину, т. е. до 22. Таким образом возникают два дочерних ядра, из которых одно уплотняется, передвигается в эктоплазму и наконец резорбируется (*g*). Оно соответствует первому н а п р а в л я ю щ е м у, или п о л я р н о м у, т е л ь ц у яйца Metazoa. Другое ядро набухает, и начинается второе деление созревания, благодаря которому таким же способом образуется второе направляющее тельце, которое точно так же уплотняется и резорбируется в протоплазме (*h*, *i*). Таким образом возникают две г а п л о и д н ы е г а м е т ы, которые однако представляют дочерние клетки, происходящие от одной материнской. Обе гаметы сперва м о р ф о л о г и ч е с к и совершенно одинаковы, т. е. и з о г а м н ы. При следующем затем слиянии одна из них образует псевдоподии, которые она вытягивает по направлению к другой и с помощью которых она входит в другую гамету (*j*). Поэтому эта гамета называется м у ж с к о й в противоположность неподвижной—ж е н с к о й. Таким же образом сливаются оба плазматических тела, затем следует слияние ядер, и зигота окружается двойной оболочкой—инцистируется (*k*, *l*).

Не говоря о поразительном совпадении тонких цитологических деталей с явлениями редукции у высших животных и растений (об этом будет сказано подробнее ниже), в описанном процессе оплодотворения особенно замечательно то, что копулирующие гаметы являются здесь к л е т к а м и - с е с т р а м и. Здесь таким образом нет амфимиксиса, при котором две особи соединяются в новый индивидуум; напротив, процесс оплодотворения происходит между двумя вполне однородными по своим наследственным свойствам клетками. Об этих а в т о м и к т и ч е с к и х п р о ц е с с а х мы скажем далее. Замечательно, что здесь у объекта, который всегда считался среди простейших блестящим примером изогамного оплодотворения (отсутствие половой дифференцировки), установлено ясное физиологическое половое различие и что разделение полов связано с простым вегетативным митозом, прогамным клеточным делением.

Приведем еще два примера типичной мерогамии и постепенного развития оогамии—у с п о р о в и к о в и Volvocales. У эугрегарин инцистируются под общей цистой два сильно выросших индивидуума. И из непомерно большого ядра, напоминающего зародышевый пузырек яйца животных, возникает, как и там, маленькое веретено, а остаток резорбируется (рис. 386, *1*—*3*). Однако не следует благодаря этому совпадению ставить в параллель первые ядерные деления с редукционным делением животного яйца. Редукция происходит здесь совершенно иначе. Совпадение заключается только в том, что в обоих случаях после сильного роста ядра и клетки деления ядра быстро следуют друг за другом, причем хромосомы первого митоза (у яиц животных—это первое деление созревания,

здесь—первое деление, ведущее к образованию гамет) возникают только из маленькой части большого ядра; остальная часть не принимает участия

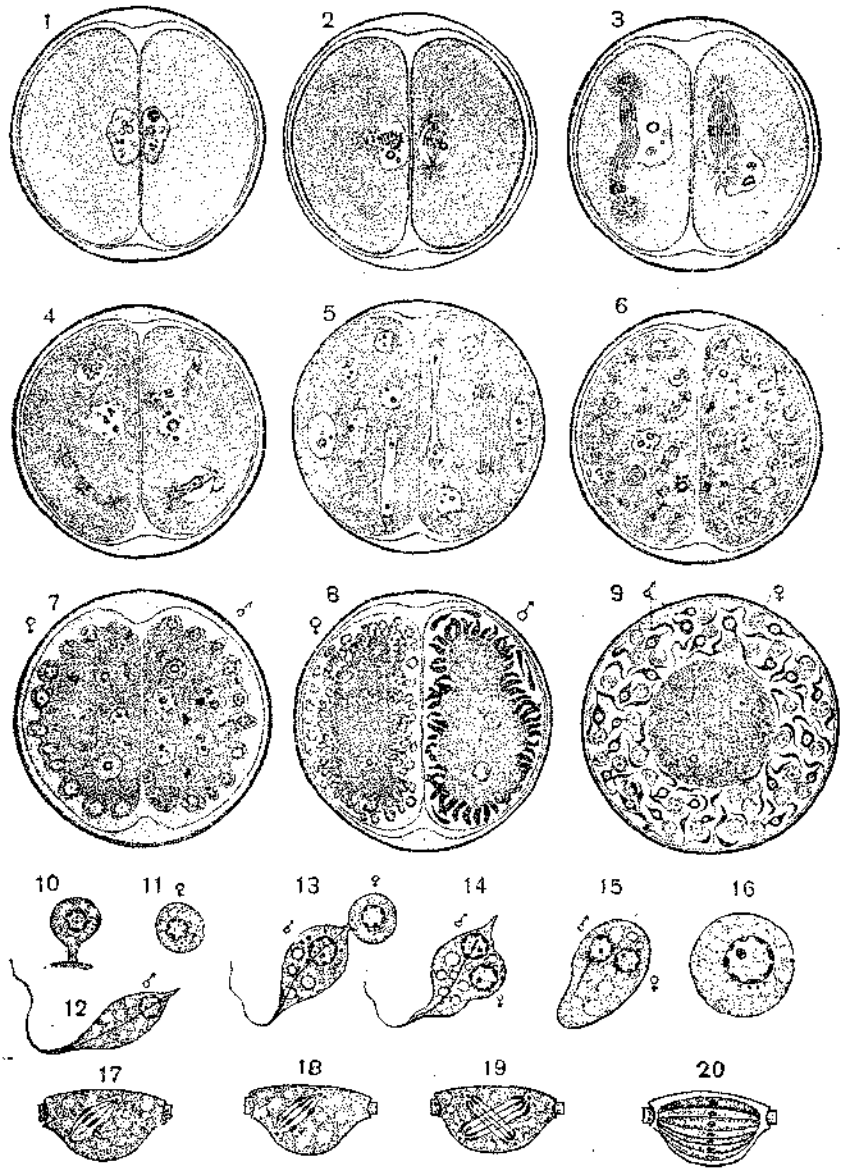


Рис. 386. Гаметогония (анизогамная мерогамия) и спорогония Stylorhynchus longicollis. *1—8*—образование женских (♀) и мужских (♂) гамет внутри общей цисты; *9*—готовые гаметы; в середине—остаточное тело с вегетативными ядрами; *10—12*—гаметы; *13—16*—их копуляция; *17—20*—спорогония в зиготе (спороциста) (по Леже, несколько схематизировано, из Тённигеса, 1904).

в его построении, так же как и в построении аппарата деления. Тот факт, что подобное явление встречается и при процессах агамного множественного деления, как например при схизогонии Aggregata (см. рис. 291,

стр. 312), указывает ясно, что оно стоит в связи с сильным ростом ядра, но не с делением созревания.

Посредством ряда последовательных делений маленького вегетативного ядра возникает большое количество дочерних ядер (рис. 386, *4—7*). Ядра по окончании деления передвигаются к поверхности протоплазмы (*7*). Затем, соответственно числу ядер, отшнуровывается большое число гамет (*8*); потомки разных родительских клеток копулируют попарно и образуют зиготу (рис. 386, *9—16*). При кажущейся морфологической изогамии сливаются однако только те гаметы, которые происходят от разных гамонтов. Внутри образованной из слияния гамет цистозиготы происходит три деления ядра и клетки (*17—20*). Из них два первых согласно новейшим исследованиям по всей вероятности представляют собой редукционные деления.

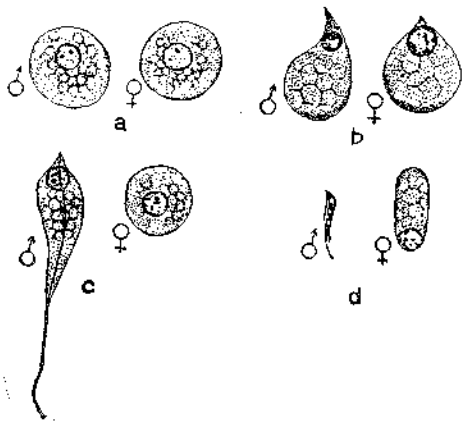


Рис. 387. Гаметы разных грегарин: постепенное развитие половых отличий. *a*—Monocystis sp.; *b*—Urospora lagidis; *c*—Stylorhynchus longicollis; *d*—Echinomera hispida (*a* и *b*—по Бразилю, 1905, *c*—по Леже, 1904, *d*—по Шеллаку, 1907, из Гартмана-Шиллинга).

В этом отряде, как уже упомянуто, существуют все переходы от видимой изогамии к типичной оогамии. В простейшем случае у видов Monocystis (рис. 387, *a*) обе гаметы одной величины—только у одного сорта их ядро повидимому несколько больше. Яснее выступает различие гамет у рода Urospora (рис. 387, *b*), андрогаметы которой при почти одинаковой величине отличаются более длинным ахроматиновым выростом. У Stylorhynchus (рис. 387, *c*) андрогаметы даже больше, чем гиногаметы, но отличаются подобно сперматозоидам животных жгутиковидным хвостом. Поразительное различие величины мы находим у спермиеподобных мужских гамет Echinomera hispida (рис. 387, *d*). Андрогамета подобно сперматозоиду животных состоит почти исключительно из компактного ядра, центросомы и жгута и через особое ранее образующееся место, микропиле, проникает в гиногамету—яйцо. Здесь можно говорить просто об оплодотворении яйца.

В то время как у грегарин образование женских гамет связано с размножением, хотя и пониженным сравнительно с мужским полом, у близких к ним кокцидий, где встречается подобная же оогамия, деление ядер и клеток в женской генерации очевидно подавлено и весь плазматический и ядерный материал находит себе применение только для одной единственной гаметы; в мужском же поле размножение удерживается. Лишь изредка находим мы здесь еще указание на существовавшее ранее размножение при образовании яйца. Так например ядро макрогаметоцитов у Cyclospora caryolytica делится два раза и доставляет кроме ядра макрогаметы или яйцевого ядра два разрушающихся мало-помалу и резорбирующихся в плазме ядра (рис. 388, *c*, *d*). Совпадение этих обоих ядерных делений с делением созревания яиц животных при гаметной редукции у простейших так поразительно, что их вначале считали за редукционные деления. Но после того, как недавно действительная числовая редукция была найдена в зиготе кокцидий, сходство можно ограничить лишь тем, что в обоих случаях размножение подавлено.

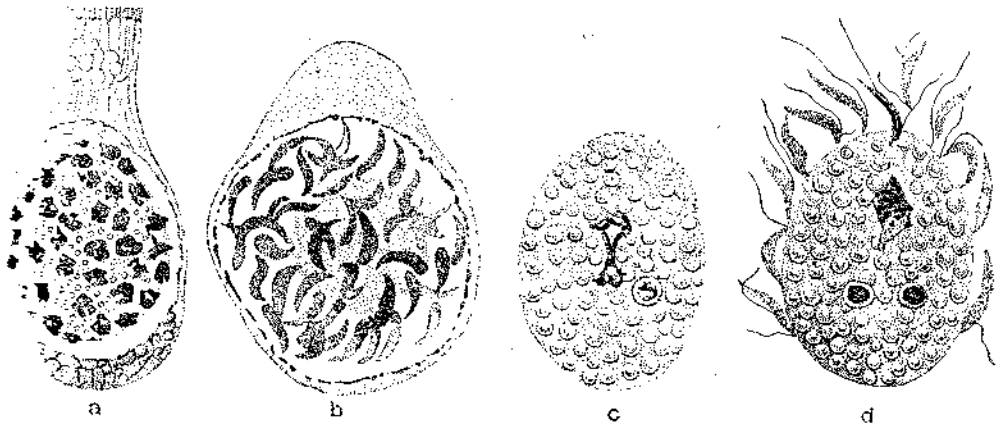


Рис. 388. Оогамное оплодотворение Cyclospora caryolytica. *a*—готовый микрогаметоцит; *b*—образование микрогамет; *c*—абортивные ядерные деления в макрогаметах; *d*—оплодотворение и кариогамия, проникновение нескольких микрогамет (полиспермия), из которых однако оплодотворяет лишь один (увел. около 2 000, по Шаудину, 1901, из Гартмана-Шиллинга).

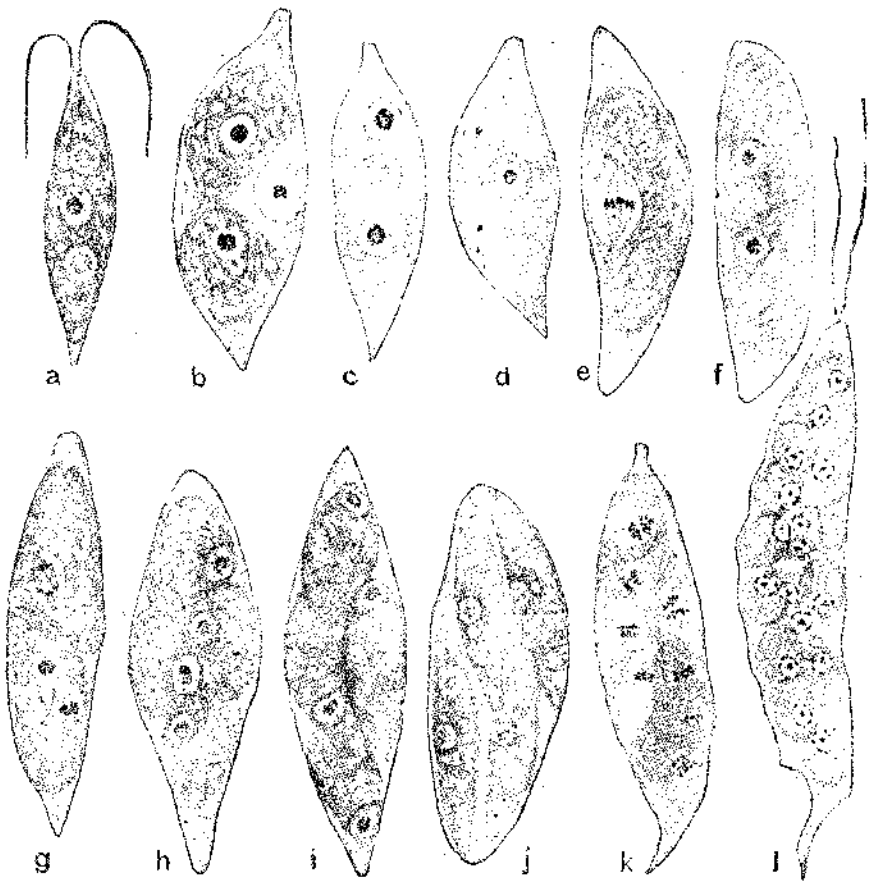


Рис. 389. Chlorogonium elongatum Данж. *a*—вегетативная форма; *b*—*j*—девять стадий агамного размножения; *b*—*d*—растворение пиреноидов; *c*—первый митоз (10 хромосом); *f*—*j*—деление на два и на четыре; *i*, *j*—образование базальных зерен и новых пиреноидов; *k*, *l*—конечные стадии образования гамет; *k*—восьмиклеточная стадия с митозами (10 хромосом); *l*—шестнадцатиклеточная стадия (увел. 1 950, по Гартману, 1919).

Оплодотворение у кокцидий протекает так же, как и в случае яиц животных. Сперматозоид проникает через воспринимающий бугорок, вслед за этим оба ядра сливаются друг с другом, и немедленно наступает стадия синапсиса; первое деление ядра, следующее за этой стадией, есть редукционное деление.

У Volvocales, и вероятно у большинства прочих зеленых водорослей, также происходит з и г о т н а я редукция. В этой группе мы встречаем все переходы от морфологической изогамии до настоящего оплодотворения яйца. У Chlorogonium, одной из самых простых Volvocales, половое размножение, гаметогамия отличается от неполового тем, что в последнем случае как правило происходит только два деления ядра и материнской клетки; при образовании же гамет, наоборот, обычно четыре, так что развивается по большей части по 32 маленьких гаметы (рис. 389). Все ядра как при агамном, так и при половом размножении обладают гаплоидным числом хромосом—10. Копулирующие гаметы, которые таким способом образуются, морфологически совершенно одинаковы (рис. 390). Физиологически они, наоборот, различны. Для того чтобы копуляция вообще могла наступить, копулирующие гаметы должны происходить не только от разных родителей, но и от разных потомков редукционного деления, так как разделение полов, как недавно впервые доказали Шрейбер на Gonium и Шульце на Chlorogonium, здесь непосредственно следует за редукционным делением. При прорастании зигот (редукционном делении) образуется по два женских (+) и по два мужских (—) потомка, половой состав которых у всех индивидуумов, происходящих от них путем агамного деления, сохраняется постоянным. Перед нами следовательно так называемое г е н о т и п и ч е с к о е, связанное с редукционным делением разделение полов, в противоположность описанному выше у Actinophrys sol, которое развивается вследствие вегетативного эквационного деления и поэтому называется ф е н о т и п и ч е с к и м (подробнее об этом будет дальше).

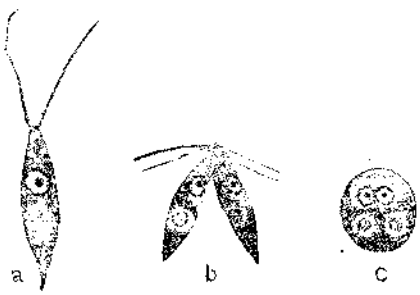


Рис. 390. Chlorogonium elongatum Данж. *a*—свободная гамета (увел. 1 950); *b*—копуляция изогамет; *c*—зигота (по Данжару, 1899, и Гартману, 1919, из Гартмана).

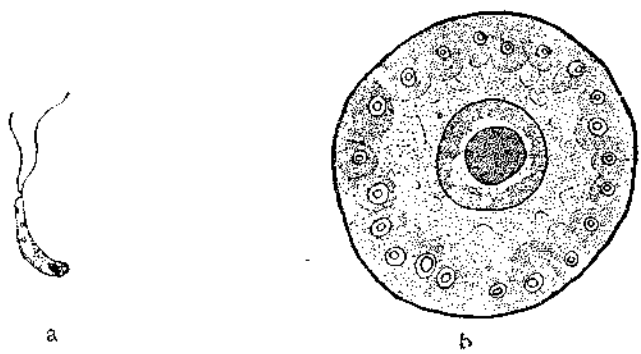


Рис. 391. Volvox globator. *a*—микрогамета; *b*—макрогамета (по Клейну, 1889, из Вильсона).

Конечные члены ряда Volvocales, роды Eudorina и Volvox, обнаруживают как конечные члены ряда Sporozoa типичную оогамию. Она наступает (как у кокцидий) вследствие того, что у женских гаметоцит подавляется всякое деление ядер и клеток, в то время как у мужских число

делений еще повышается. Мужские гаметы испытывают таким образом уменьшение клеточной массы и становятся подобными типичным сперматозоидам (рис. 391). Хотя большинство Volvocales и обнаруживает наследственное разделение полов, но встречаются также и смешанно-полые, следовательно с фенотипическим разделением полов, как показывают примеры Volvox и Stephanosphaera (рис. 320, VI).

γ) Оогамия у растений

К оогамии Volvox непосредственно примыкает оплодотворение высших водорослей и грибов, а также Cormophytae (мхи, папоротники и цветковые). Различия в оплодотворении разных групп сводятся ко времени наступления редукционного деления; к этому еще для цветковых растений и многих Tallophytae следует прибавить отсутствие жгутиков у сперматиев (ядер пыльцы). У высших бурых водорослей (например Dictyota, см. рис. 322), так же как у мхов и папоротников, наблюдается промежуточная редукция и следовательно типичное антитетичное чередование поколений. Следует указать на приведенное выше описание и рисунки и заметить только, что у бурых водорослей, как у мхов и папоротников, встречается как раздельнополость, так и гермафродитизм [например у бурой водоросли Giffordia (Ectocarpus) secunda, рис. 392]. Гаплоидное поколение, гаметофит, у цветковых растений сильно редуцировано. Если не считать маленькой вставной гаплоидной генерации (гонофазы), то процессы оплодотворения совершаются здесь таким же образом, как и у животных.

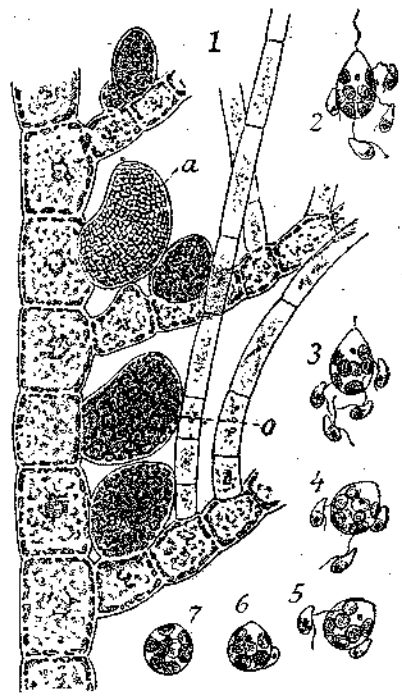


Рис. 392. Giffordia secunda (Ectocarpus secundus) Бэтс. Ветвь с антеридиями (*a*) и оогониями (*o*). *2*—*7*—оплодотворение (по Борне, 1891, и Соважо, 1896, из Ольтманса).

Мы не будем здесь останавливаться на развитии этого гаплоидного поколения гаметофитов (см. выше в главе о чередовании поколений, стр. 334 и сл.) и только укажем, что редукционные деления совершаются точно таким же образом и что при этом образуются одна или четыре далее развивающихся гаплоидных клетки. Что же касается собственно процесса оплодотворения высших растений, то мы приведем два примера—оплодотворение голосемянных и нормальный случай оплодотворения покрытосемянных.

У цикадовых среди голосемянных каждое пыльцевое зерно образует два подвижных сперматозоида, которые усажены лентой жгутиков (рис. 393, *a*—*b*). Они направляются к зрелому яйцу и проникают в яйцевую плазму, причем лента жгутиков остается на яйцевой поверхности (рис. 393, *c*). Ядро сперматозоида приближается к ядру яйца и сливается с ним уже известным образом. Здесь процесс явно совпадает с ранее описанным оплодотворением яйца у Protozoa и Metazoa.

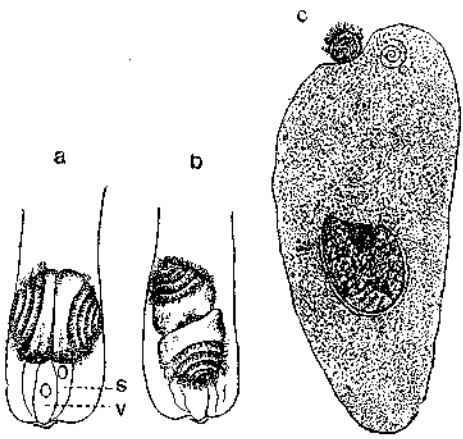


Рис. 393.

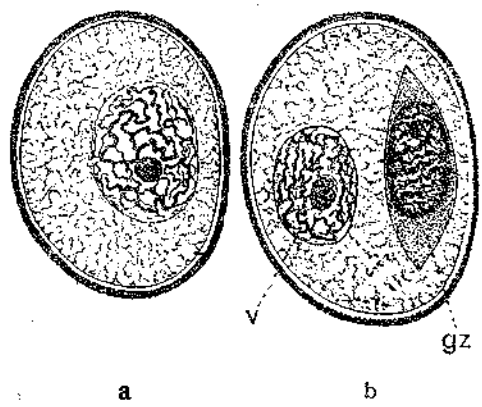


Рис. 394.

Рис. 393. Образование сперматозоидов и оплодотворение у Zamia floridana (саговниковое). *a*, *b*—пыльцевые мешки с вегетативной клеткой проталлия (*o*), клеткой ножки (*s*) и обоими сперматозоидами; *a*—перед началом, *b*—после начала движения ресничек, *c*—оплодотворенная яйцевая клетка. Ядро сперматозоида лежит в мешковидном углублении большого яйцевого ядра. Отброшенная спиральная лента находится в плазме верхушки яйца. Второй сперматозоид—на поверхности яйцевой клетки (по Вебберу, из Эрнста).

Рис. 394. Образование генеративной клетки и ядер сперматозоида в пыльцевом зерне. *a* и *b*—пыльцевые зерна Lilium martagon до и после образования генеративной клетки; *v*—ядро вегетативной клетки; *gz*—генеративная клетка (по Гиньяру, Эрнсту и Мереллю, из Эрнста).

Принципиально то же самое, хотя и с незначительными изменениями, наблюдается и при оплодотворении покрытосеменных. Посредством известных уже двух делений созревания мужские материнские клетки пыльцы сперва делятся на четыре гаплоидные пыльцевые клетки (гоны). Отдельные пыльцевые зерна делятся далее на вегетативную (клетку или ядро трубки) клетку и генеративную (рис. 394, *b*). Последняя делится еще на две половые клетки—ядра сперматозоида (рис.

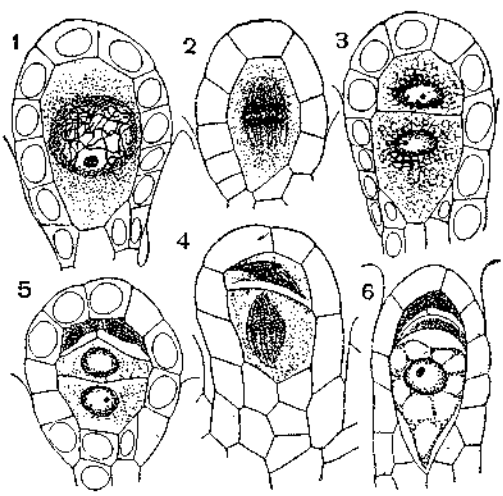


Рис. 395. Молодые зачатки семени Burmannia со стадиями деления тетрад материнской клетки зародышевого мешка. *1*—нуцеллус с большой материнской клеткой зародышевого мешка и эпидермальным клеточным слоем; *2*—*5*—процесс обоих ядерных и клеточных делений; *6*—вытеснение трех верхних клеток тетрад нижней клеткой, выросшей в зародышевый мешок (по Эрнсту и Бернару, из Эрнста).

394, *a*, *b* и рис. 397, *1*). Три клетки или ядра образуют здесь сильно редуцированную гаплоидную генерацию—мужские гаметофиты.

В женском поле совершается развитие так называемого зародышевого мешка, содержащего яйцевую клетку, способную к оплодотворению. Материнская клетка зародышевого мешка делится с редук-

нией хромосом на четыре клетки (гоны) (рис. 395). Три из них—неполовые (исключения бывают и здесь), одна же растет и образует зачаток зародышевого мешка (рис. 395, *б*). Однако большая клетка не становится непосредственно яйцом, способным к оплодотворению, как это бывает при оплодотворении животных, но ядро делится еще раз, в нормальном

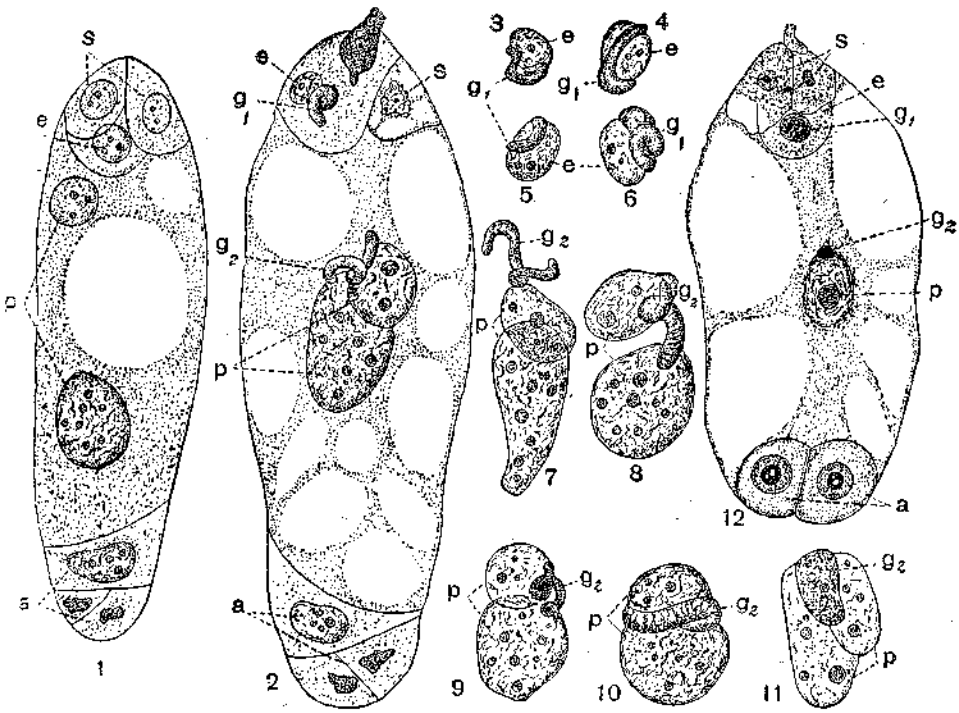


Рис. 396. Процесс оплодотворения у Lilium martagon (*1—2*) и у Ranunculus cymbalaria (*12*). *1*—зародышевый мешок перед оплодотворением; *2*—момент оплодотворения; одно из обоих генеративных ядер (g_1) соединяется с яйцевым ядром (*e*), другое (g_2)—с обоими полярными ядрами *p*; *3—6*—разные стадии слияния яйцевого ядра *e—t* с генеративным g_1; *7—11*—разные стадии слияния генеративного ядра (g_2) с полярными ядрами *p*; *12*—зародышевый мешок в момент оплодотворения. На всех рисунках значают: *s*—синергиды, *a*—антиподы, *e*—яйцевое ядро, *p*—полярное ядро (увел. 400, по Гиньяру, из Веттштейна).

лучае три раза (гаплоидный гаметофит). Возникшие таким образом семь ядер имеют следующую судьбу. Два передвигаются, как полярные ядра, к середине и сливаются позднее во вторичные ядра зародышевого мешка, или ядра эндосперма (*p*) (рис. 396, *1*). Прочие распределяются по три на обоих полюсах, и вокруг них образуется на протоплазмы вместе с оболочкой, ее ограничивающей. Одна из клеток, лежащих в том месте полюса, где находится микропиле, становится яйцевой клеткой (*e*), обе остальные—двумя синергидами (*s*), вспомогательными клетками, которые играют роль при оплодотворении своим хемотропическим влиянием. Три лежащие у другого полюса клетки образуют так называемые антиподы (*a*). У других семейств растений гаплоидная генерация или более значительна или еще менее выражена. Редуцированные клетки, которые дают зачаток эмбриона, могут делиться и больше и меньше трех раз. Описанный здесь случай (Lilium) считается нормальным.

При оплодотворении пыльцевое зерно врастает в пыльцевую трубку (рис. 397), и оба ядра сперматозоида активно проникают в зародышевый мешок. Они обнаруживают при этом очень компактную винтовую форму (рис. 396, *2*). Одно из них проникает в яйцеклетку и сливается с яйцевым ядром, второе направляется к полярным ядрам и соединяется с ними. Как впервые установил С. Навашин, здесь следовательно имеет место д в о й н о е о п л о д о т в о р е н и е. Однако новый эмбрион возникает только

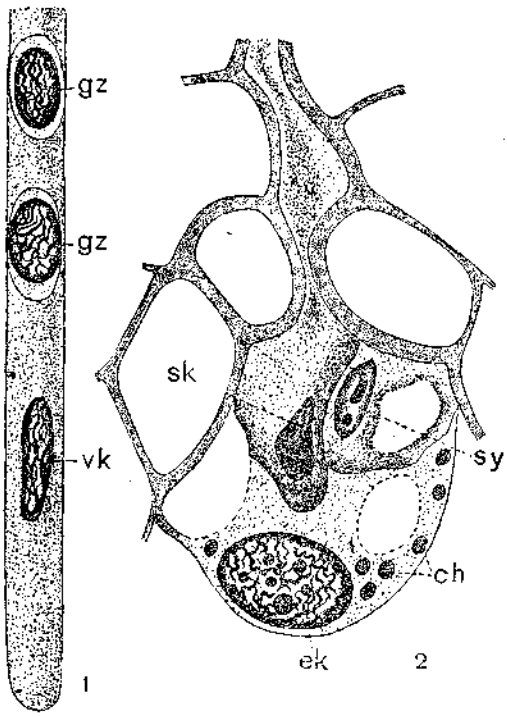


Рис. 397. Конец пыльцевого мешка Lilium martagon. *1*—конец растущего пыльцевого мешка; *vk*—вегетативное ядро; *gz*—генеративные ядра; *2*—пыльцевой мешок, проникающий в яйцеклетку; *sk*—одно из генеративных ядер; *ek*—яйцевое ядро; *sy*—ядро синергидов; *ch*—хроматофоры. Очень сильно увеличено (по Гиньяру, из Веттштейна).

из развивающегося оплодотворенного яйцевого ядра, в то время как продукт слияния с полярным ядром приводит к развитию эндосперма.

2). Гаметангиогамия

Один из сильно отклоняющихся от копуляции видов оплодотворения мы находим у некоторых групп грибов (Zygomycetae и Ascomycetae). Здесь сливаются не одноядерные моноэнергидные гаметы, но образующие гаметы родительские клетки—г а м е т о ц и т ы, или г а м о н т ы, которые у этих групп большей частью называются г а м е т а н г и я м и. Отсюда название—к о п у л я ц и я г а м е т а н г и е в, или г а м е т а н г и о г а м и я. Есть изогамные и анизогамные формы. У последних можно ясно различить мужские гаметангии (а н т е р и д и и) от женских (а с к о г о н ы), в то время как первые имеют вполне одинаковое морфологическое строение.

И з о г а м н а я к о п у л я ц и я г а м е т происходит у Mucorineae (рис. 398). Здесь соединяются две морфологически одинаковые, но физиологически различаемые как мужские и женские (+ и —) многоядерные клетки гаметангиев и образуют многоядерную зиготу, в которой ядра гаметангиев сливаются попарно (рис. 399), прилегая друг к другу,

как у Amoeba diploidea (Моро). Мицелии, образующие гаметангии, гаплоидны. При прорастании зиготы согласно исследованиям Бургефа на Phycomyces возникает диплоидный «первичный мицелий», обладающий не диплоидными ядрами, но так называемыми дикарионами, или конъюгированными ядрами, которые размножаются при помощи одновременных конъюгированных делений ядер (см. рис. 401—Pyronema). При образовании спор первичного мицелия происходит сперва слияние ядер, а за ним непосредственно следует редукционное деление (рис. 398, *5*). И здесь, как у Gonium, с редукционным делением связано генотипическое деление полов; из спор первичного мицелия образуются или + или — гаплоидные мицелии

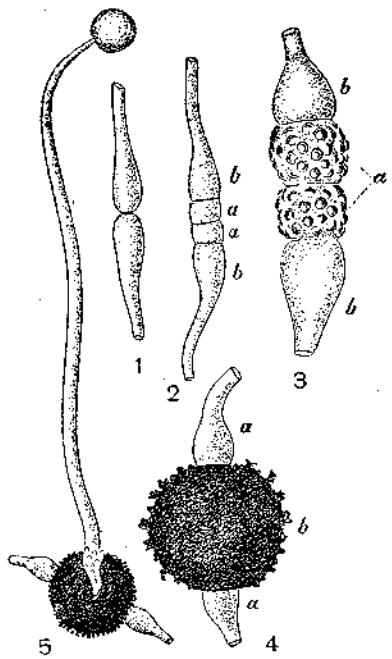


Рис. 398.

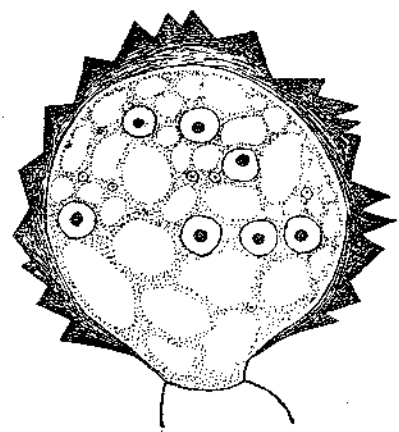


Рис. 399.

Рис. 398. Образование зигоспор у Mucor mucedo. *1*—конъюгирующие ветви; *2*—отграничение гаметангиев (*a*) от подвесков (*b*); *3*—дальнейшая стадия; начинают образоваться бородавки оболочки; *4*—зрелая зигоспора *b* между подвесками *a*; *5*—прорастание зигоспоры; гифа со спорангием (*1*—*4*—увел. 225, *5*—увел. около 60, по Брефельду, из Страсбургера).

Рис. 399. Mucor spec. (зигомицет). Более старая зигоспора. Некоторое количество оставшихся ядер; рядом дегенерирует несколько ядер, оставшихся без партнера (увел. около 1 000, по Моро, 1913, из Тишлера).

Блэксли, Бургеф). В нашем случае следовательно нет ни гаметной, ни зиготной редукции, но имеется промежуточная или соматическая редукция (Вильсон), которая связана с агамным размножением; благодаря этому цикл размножения между двумя процессами оплодотворения разлагается на две фазы—диплоидную генерацию (спорофит) и гаплоидную (гаметофит).

Так как при копуляции гаметангиев не только сливается два ядра, но одновременно возникает много пар ядер, то это явление представляет собой множественное оплодотворение. Оно происходит таким образом, что в многоядерных гамонтах (гаметангиях) ядерные слияния следуют как при правильном образовании гамет, а клеточные деления, напротив, подавляются, так что в зиготе образуется несколько копуляционных ядер. Само собой разумеется, что и филогенетически копуляция гаметангиев развилась вероятно из простой мерогамии, как

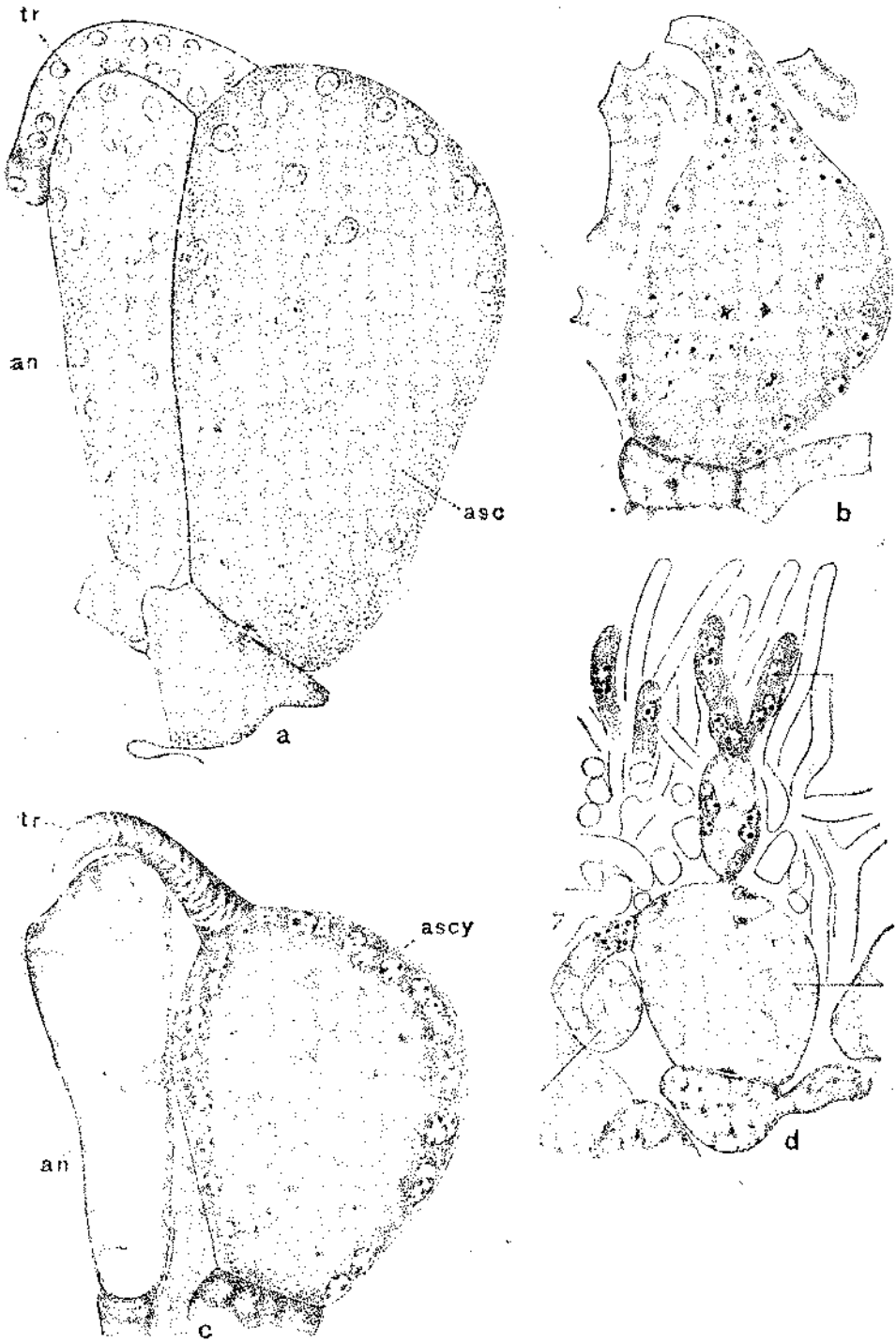


Рис. 400. Оплодотворение Pyronema confluens. *a*—антеридии (*an*), аскогон (*asc*) перед оплодотворением; *tr*—трихогина; *b*—вхождение мужских ядер в аскогон; *c*—оплодотворенный аскогон, ядра распределились парами; *d*—аскогон, выросший из аскогенных гифов (по Клауссену, 1912).

она и сейчас происходит у некоторых грибов (например у Monoblepharis).

То же самое в сущности мы находим и у аскомицетов, у которых эти процессы были открыты Харпером и Клауссеном. Здесь развиваются мужские антеридии и женские аскогоны (рис. 400). На аскогоне сидит еще мешковидная многоядерная клетка—трихогина, служащая при оплодотворении воспринимающим органом (рис. 400, *tr*). Оплодотворение совершается следующим образом. Ядра мужского антеридия проникают в аскогон через трихогину (*b*). Перед этим ядро трихогины дегенерирует.

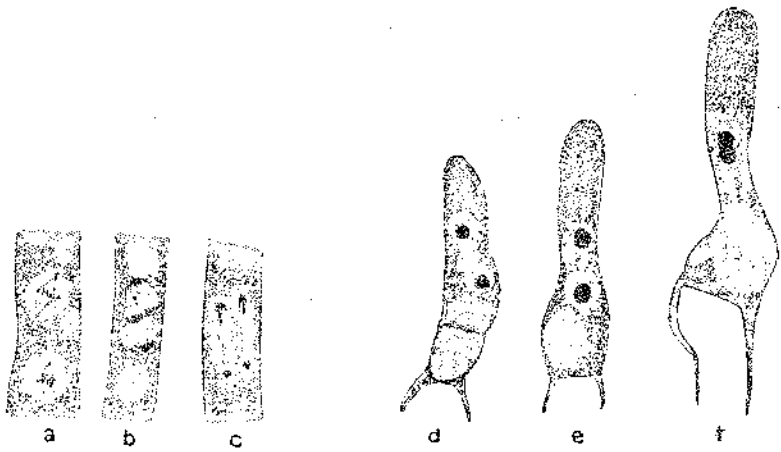


Рис. 401. Pyronema confluens. *a—c*—деления пары ядер в аскогенных гифах; *d—f*—слияние пары ядер в молодой сумке (по Клауссену, 1912).

В оогоне не происходит, как первоначально предполагал Харпер, попарного полного слияния ядер, но мужские и женские ядра лишь прилегают друг к другу, образуя пары (*c*). Из аскогона затем вырастают аскогонные гифы, в которые переходят не слившиеся пары ядер, размножающиеся далее конъюгированными ядерными делениями (рис. 400, *d*, и 401). Диплоидная генерация, или диплофаза, происходит таким образом непосредственно из аскогона. Впервые оба потомка ядер гамет сливаются в конечных клетках аскогенных гифов (рис. 401, *f*), затем следует тотчас же редукционное деление, и возникшие при этом ядра используются при образовании аскоспор. Аскоспоры—это г о н о с п о р ы. Происходит промежуточная редукция, или редукция спор.

3) Конъюгация

Явления мерогамии и копуляции гаметангиев позволяют правильно судить о процессе оплодотворения у инфузорий. У них впервые из всех простейших был подробно описан процесс оплодотворения (Бючли, Мопа, Рих. Гертвиг), и до новейшего времени он служил большей частью единственным примером, даже прототипом, оплодотворения у простейших, хотя представляет собой производную и нелегко объяснимую форму оплодотворения. При конъюгации инфузорий два индивидуума прикладываются друг к другу и сливаются по большей части временно у ротового отверстия. Находящиеся здесь органеллы обычно дегенерируют, растворяясь в протоплазме. В некоторых случаях однако клеточный рот сохраняется вполне, да и вообще не происходит собственно слияния клеток (Ophryo-

scolex). Инфузории отличаются от других простейших тем, что они обладают двумя родами ядер—соматическим, или макронуклеусом (одним или несколькими), и генеративным, или микронуклеусом (одним или несколькими), или половым ядром. Для упрощения мы приведем здесь пример инфузории, содержащей только один микронуклеус и только один макронуклеус, именно Chylodon uncinatus, у которой этот процесс был исследован Энриквесом. Здесь конъюгируют всегда две особи разной величины, причем правый конъюгант всегда больше (рис. 403). Микронуклеус

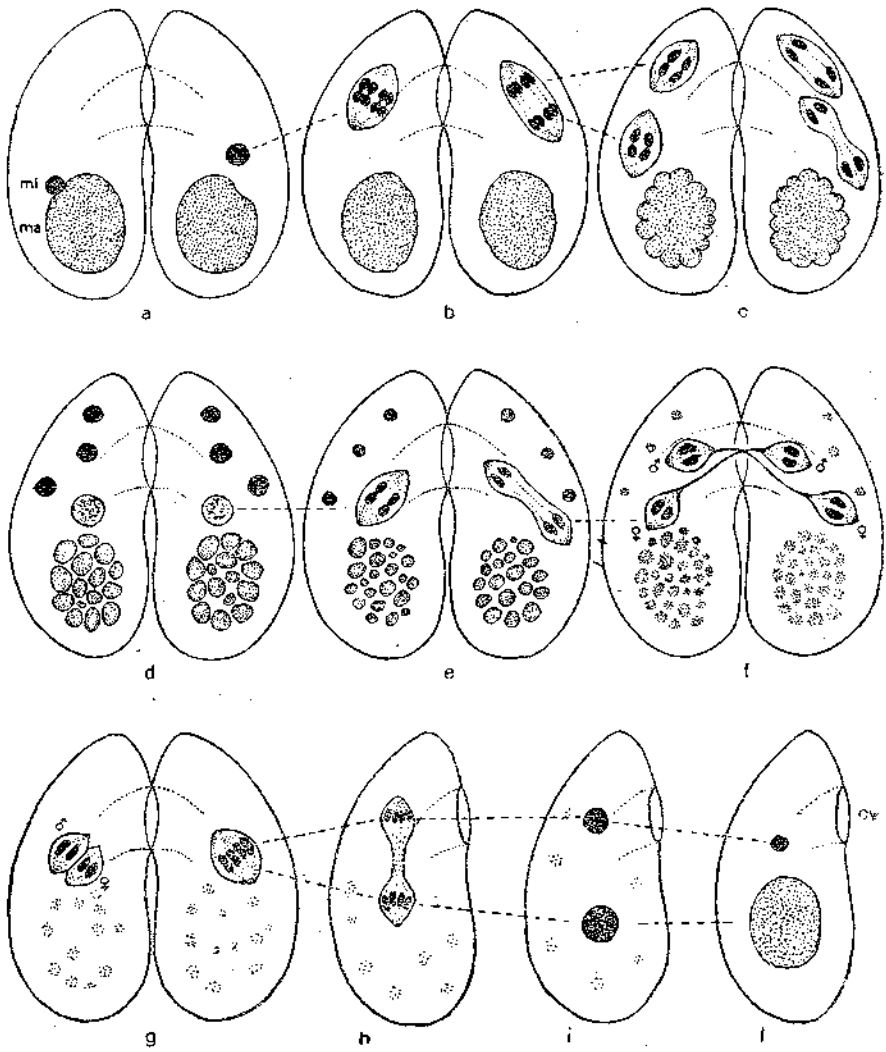


Рис. 402. Схема конъюгации у Chilodon uncinatus (Ehr). В основу схемы положены исследования Энриквеса и Мак Дугалла. *a*—прилегание друг к другу конъюгантов; *b*—первое деление созревания (эквационное деление, 4 хромосомы); *c*—второе деление созревания (редукция, 2 хромосомы); *d*, *e*—каждые три образовавшиеся микронуклеуса уплотняются и гибнут; *e*—третье деление микронуклеуса; *f*—обмен ядрами; *g*—кариогамия; *h*—*j*—образование нового микронуклеуса (из Белара, 1929).

подвергается трем быстро друг за другом следующим делениям (рис. 402). Оба первые суть деления созревания, или редукционные. Третье, так называемое половое деление приводит к образованию мужского подвижного и женского стационарного ядер (рис. 402, *f*). Первому делению созревания предшествует характерное для этой стадии удлинение с асимметричным заострением ядра—так называемая стадия полумесяца (рис. 402, *c*). При первом делении созревания четыре хромосомы делятся пополам;

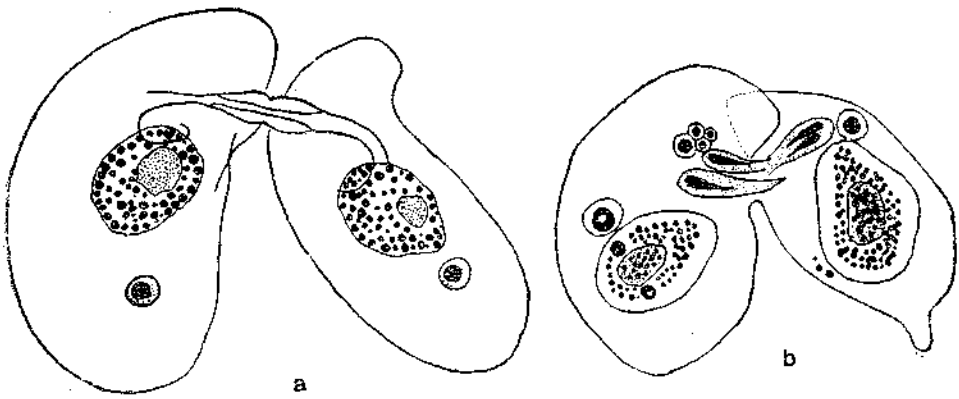


Рис. 403. Chilodon uncinatus (Ehr). *a* и *b*—две стадии конъюгации с брюшной стороны; *a*—неодинаковые конъюганты прилегают с боков друг к другу; глоточный аппарат правого, меньшего, конъюганта загибается влево; *b*—более поздняя стадия конъюгации в момент обмена ядрами; в правом, меньшем, конъюганте идет уже кариогамия, в левом наверху—четыре дегенерирующих микронуклеуса и над макронуклеусом—обломок хроматина (увел. *a* и *b* около 1 500, по Эйрикесу, 1918, из Гартмана).

из четырех дочерних хромосом в последних стадиях деления соединяются две пары в две диады (рис. 402, *e*). Второе деление является таким образом собственно редукционным делением, при котором делятся диады, так что каждый из четырех микронуклеусов содержит только гаплоидное число хромосом (рис. 402, *d*). Три из редуцированных гаплоидных микронуклеусов гибнут, резорбируясь, а четвертый делится затем в каждом конъюганте в третий раз, причем веретена деления придвигаются к перемычке, связывающей оба конъюганта, и здесь становятся параллельно друг другу (рис. 402, *e*, *f*). При этом дочерние ядра, переходящие в другие конъюганты, подвижные, или мужские ядра, сливаются с остающимися стационарными, женскими ядрами в синкарион. После такого слияния ядер оплодотворенные особи снова отделяются друг от друга (рис. 402, *g*). Таким образом происходит взаимное оплодотворение, становящееся возможным благодаря тому, что клетки не сливаются полностью, но только обмениваются своими мужскими ядрами. Этот процесс до известной степени похож на взаимное оплодотворение гермафродитных трематод. Эти отношения возникли очевидно филогенетически, как копуляция гаметангиев с подавлением первоначального мерогамного образования гамет. Но в то время как при копуляции гаметангиев дело идет о раздельнополых гаметангиях, или гамонтах, изогамные инфузории представляют собой гермафродитные смешаннополые формы, которые только обмениваются взаимно своими мужскими половыми ядрами. Конъюгирующие инфузории не должны поэтому, как это многократно принималось до сих

пор, рассматриваться как гаметы; наоборот, они гомологичны гамонтам, или гаметангиям, и именно—обоеполым гаметангиям.

После отделения конъюгантов у Chilodon следует однократное деление синкариона (рис. 402, *g*, *h*); одно из дочерних ядер остается в виде микронуклеуса, другое вырастает и становится макронуклеусом (рис. 402, *h*—*k*). Параллельно с образованием нового макронуклеуса идет растворение старого макронуклеуса, оставшегося нормальным до отделения конъюгантов.

Конъюгация Paramaecium caudatum (рис. 404—406) совершается таким же образом, только процессы, протекающие в экконъюгантах и ведущие к образованию новых макро- и микронуклеусов, сложнее, как это вообще наблюдается почти у всех прочих Ciliata. Распад старого макронуклеуса на круглые обломки, резорбирующиеся мало-помалу (к концу второго деления), начинается и здесь уже в разошедшихся после конъюгации особях. В противоположность Chilodon синкарион делится не один раз, но последовательно три раза, и таким образом возникает

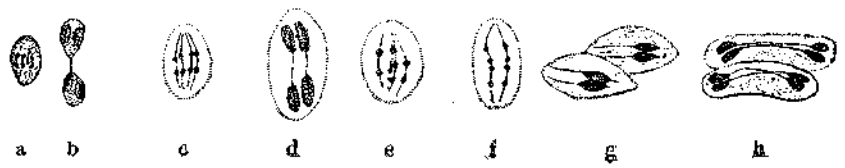


Рис. 404. Редукция хромосом Chilodon uncinatus (инфузории). *a*, *b*—вегетативное деление микронуклеуса; *c*, *d*—первое, *e*, *f*—второе деление микронуклеуса; *gh*—третье деление микронуклеуса; *h*—обмен ядрами уже начался, поэтому веретена лежат параллельно (по Мак Дугаллу, 1925).

восемь микронуклеусов (рис. 405, *H*—*J*). Четыре из них развиваются в зачатки новых макронуклеусов, три гибнут и один остается в качестве постоянного микронуклеуса (рис. 405, *K*). При ближайшем клеточном делении делится новый микронуклеус, и его дочерние ядра переходят с двумя вновь образованными зачатками макронуклеуса в дочерние особи. И при втором клеточном делении экконъюгантов не происходит еще никакого деления макронуклеусов, но наступает распределение двух уже существующих макронуклеусов. Только после третьего деления экконъюгантов вновь достигается нормальное состояние ядер инфузории—микронуклеус и готовый макронуклеус обычной структуры. Теперь резорбируются и остатки старого макронуклеуса, и снова начинаются нормальные деления.

Мы уже сказали, что третье деление ядра микронуклеуса Ciliata перед кариогамией есть некоторым образом разложение гермафродитного ядра на мужское и женское дочерние ядра. Разделение пола здесь связано таким образом с простым экваториальным делением совершенно так же, как это мы видели раньше у Actinophrys. Но в то время, как там такое разделение совершалось в диплоидном ядре и клетке перед редукцией, здесь оно происходит после редукции в гаплоидном ядре. И в том и в другом случае оно не связано однако с редукционным делением (как у Gonium и Mucorineae) и не представляет поэтому г е н о т и п и ч е с к о г о разделения полов, но является косвенным образом связанным с распределением совершенно различных хромосом ф е н о т и п и ч е с к и м определением пола.

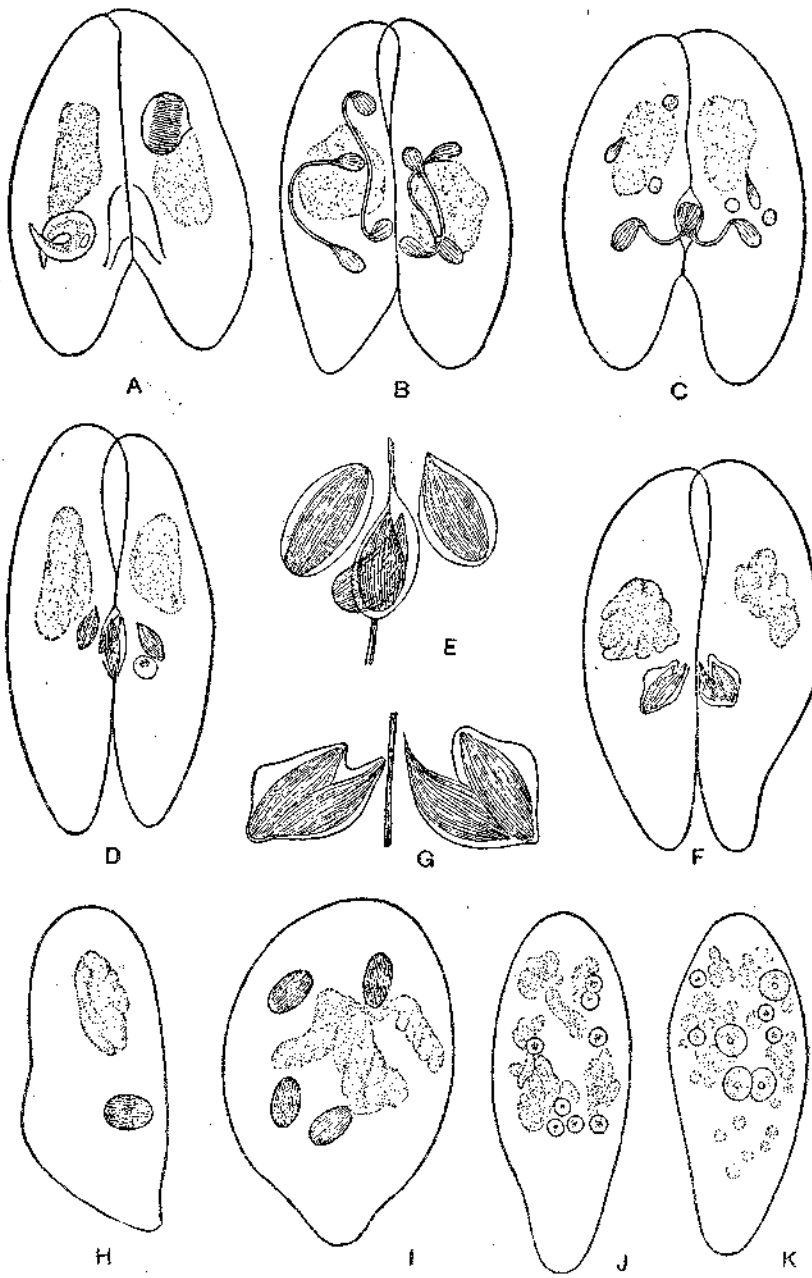


Рис. 405. Paramaecium caudatum. Конъюгация (полусхематически). *A*—микронуклеусы перед первым делением: налево—стадия полумесяца, направо—первое веретено созревания; *B*—второе деление; *C*—третье деление, начало обмена ядрами, три гибнущих редукционных ядра в каждом конъюганте; *D*—переход мужских подвижных ядер; *E*—то же при более сильном увеличении; *F*—кариогамия; *G*—то же самое при более сильном увеличении; *H*—экконъюгант, синкарион; *I*—четыре новых микронуклеуса делятся, распад старого макронуклеуса продвинулся далее; *K*—четыре из новых микронуклеусов превратились в зачатки новых макронуклеусов (*A*—*C*—по Р. Гертвигу, 1889, *D*—*K*—по Мопа, 1889, из Гартмана).

Не раз оспаривалось то мнение, что ядра, образующиеся после третьего деления, действительно различны в половом отношении. В настоящее время однако нельзя более сомневаться в мужской природе подвижного

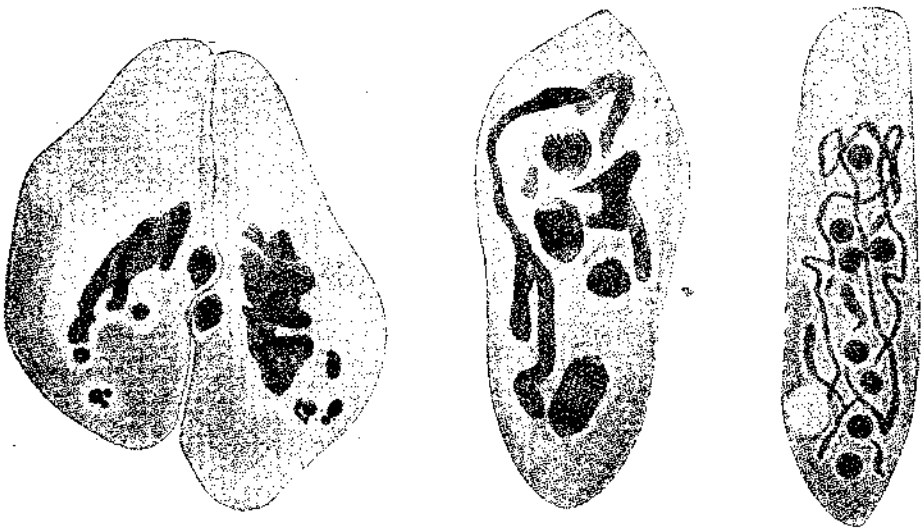


Рис. 406. Paramaecium caudatum. Три стадии конъюгации, указывающие на распад макронуклеуса. *a*—вскоре после кариогамии (по средней линии лежат оба синкариона); *b*—экконъюгант, третье метагамное деление синкариона; *c*—незадолго до дифференцировки зачатков макронуклеусов (увел. 650, из Гартмана).

ядра по сравнению с остающимся женским стационарным. Уже Прандтль нашел у Didinium, что полярные шапочки подвижного ядра развиты значительно сильнее, чем у стационарного ядра (рис. 407). Подобные

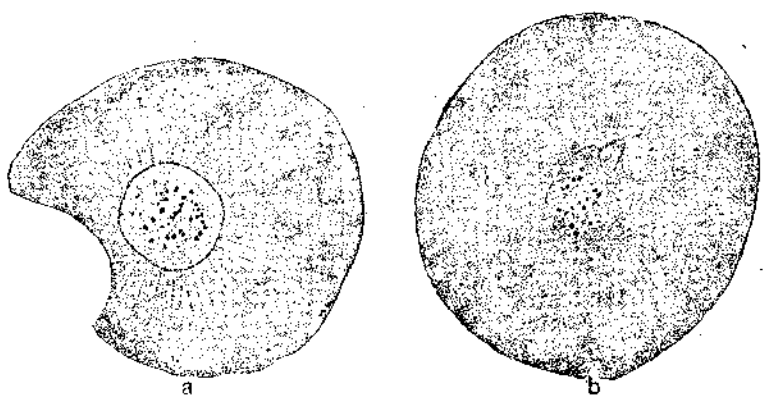


Рис. 407. Половое различие подвижного ядра ♂ (*b*) и стационарного ядра ♀ (*a*) Didinium nasutum (увел. около 1 000, по Прандтлю, 1906, из Гартмана-Шиллинга).

находки были сделаны и у других форм. Недавно Догель нашел при конъюгации Ophryoscolex подвижное ядро, напоминающее непосредственно сперматозоиды животных. Подвижные ядра здесь снабжены длинными хвостообразными придатками (рис. 408, *b*, *c*). Так как при конъюгации

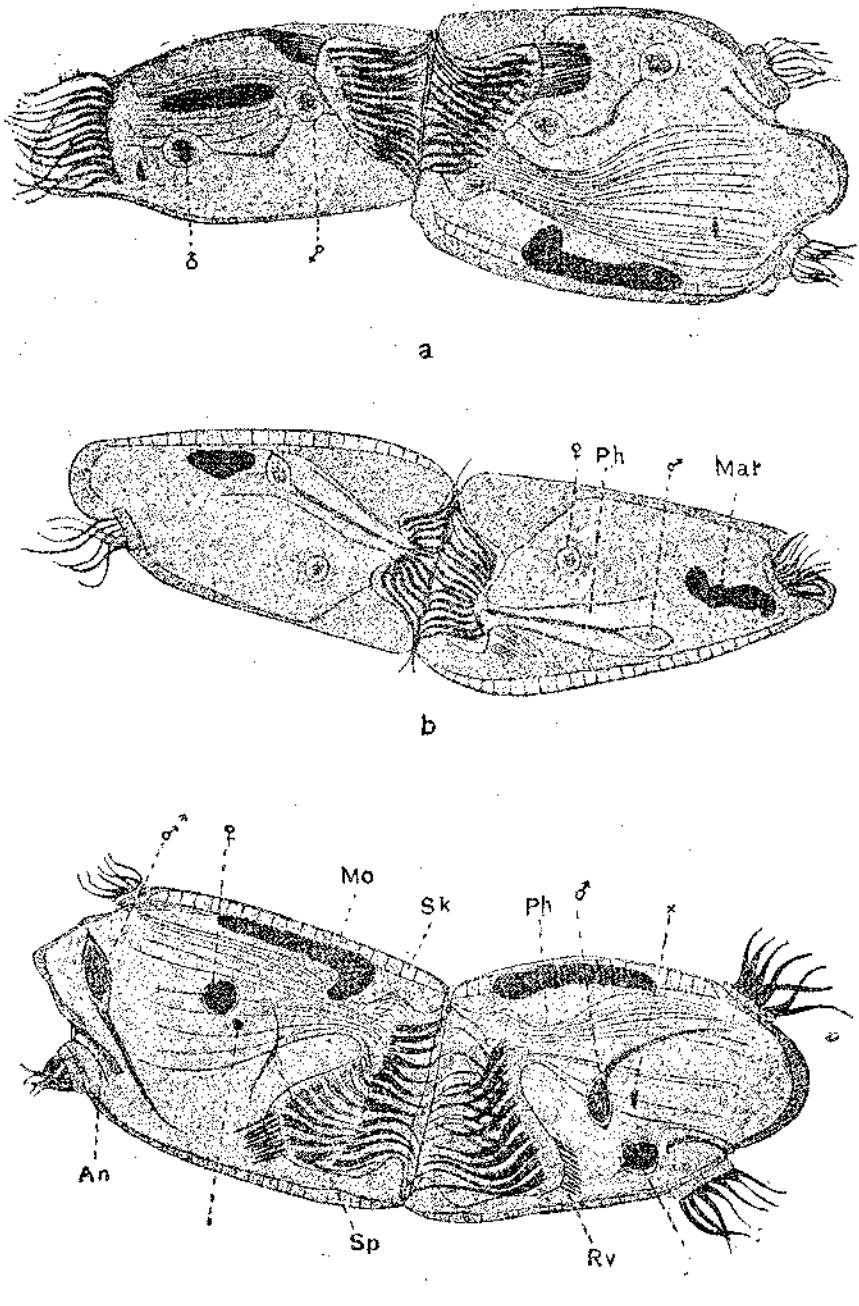


Рис. 178. Оплодотворение Cycloposthium bipalmatum. *a*—третье деление микронуклеуса на мужское и женское ядра; *b* и *c*—переход мужских ядер через ротовое отверстие партнера. Мужские ядра с плазматическими хвостовыми придатками (по Догелю, 1925).

Ophryoscolex плазмы не сливаются, но только ротовые отверстия инфузорий прижимаются друг к другу, то спермии выходят через ротовые отверстия своих родительских клеток, переходят в ротовое и глоточное отверстие других конъюгантов и передвигаются активно через глотку, делая круг по протоплазме к женскому ядру другого конъюганта (рис. 408, *b*, *c*). Сходство со сперматозоидами здесь настолько поразительно, что нельзя более сомневаться в мужской природе блуждающих ядер.

4) Соматогамия

При гаметогамии и гаметангиогамии копулирующие клетки являются безусловно половыми клетками и оплодотворение одновременно всегда является и размножением, но у ряда грибов (базидиомицеты, урединеи и некоторые аскомицеты) происходит род оплодотворения, представляющего слияние (копуляцию) простых вегетативных клеток. Соответственно этому этот род оплодотворения внешне как правило вообще не отличим и нормально не связан с размножением. На этом основании этот редуцированный «скрытый» процесс оплодотворения раньше называли п с е в д о г а м и е й. Но так как этим выражением обозначали часто и другие биологические процессы, предпочтительнее предложенное вначале Реннером и принятое недавно Книпом обозначение с о м а т о г а м и и, тем более что оно гораздо удачнее обозначает сущность процесса. Соматогамия большей частью является одновременно крайним облигаторным самооплодотворением, но происходит и перекрестное оплодотворение, в особенности часто у базидиомицетов. У базидиомицетов крайняя соматогамия выражена сильнее всего.

У многих базидиомицетов большей частью встречается большее или меньшее гаплоидное поколение, и в большинстве случаев по новым исследованиям Книпа и его учеников при редукционном делении имеется налицо перекрестное оплодотворение с генотипическим разделением полов. В гермафродитных формах этого вида из гаплоидных базидиоспор, с образованием которых вообще связано редукционное деление, развивается прежде всего одноядерный гаплоидный мицелий. Рано или поздно этот одноядерный мицелий, даже если он вышел из споры (односпоровый мицелий), переходит в двуядерный (диплоидный) мицелий, причем две вегетативные клетки сливаются друг с другом. Образовавшаяся вследствие этого диплофаза отличается так называемыми пряжками, благодаря чему достигается то, что в одну дочернюю клетку всегда попадают только два ядра, которые являются потомками обоих ядер копулирующих клеток (рис. 409). При образовании плодового тела образуются базидиоспоры, причем прежде всего сливаются оба ядра (кариогамия) и затем при помощи двух делений следует редукционное деление (рис. 410). У раздельнополых базидиомицетов образуется двуядерный пряжковый мицелий, диплофаза, которая и здесь возникает вследствие слияния двух вегетативных клеток, т. е. вследствие соматогамии, только тогда, когда в построении участвуют + и — мицелии. Тогда в разных местах сливаются две клетки, которые однако, как уже указано, должны быть различного пола и происходить от двух разных мицелиев. Мицелий становится тогда двуядерным, и как правило деление клеток происходит затем с образованием пряжек. Мы приведем еще один строго автогамный случай, описанный Книпом у Hypochnus terrestris (рис. 411). Мицелий гриба состоит из двуядерных клеток; ядра при этом также можно считать гономерными. При развитии молодой базидии оба ядра сливаются, после чего происхо-

дит редукция во время двух следующих друг за другом ядерных делений. Таким образом в базидии возникают четыре гаплоидных ядра (рис. 411, *a*—*d*). На конце ее образуются четыре выроста—так называе-

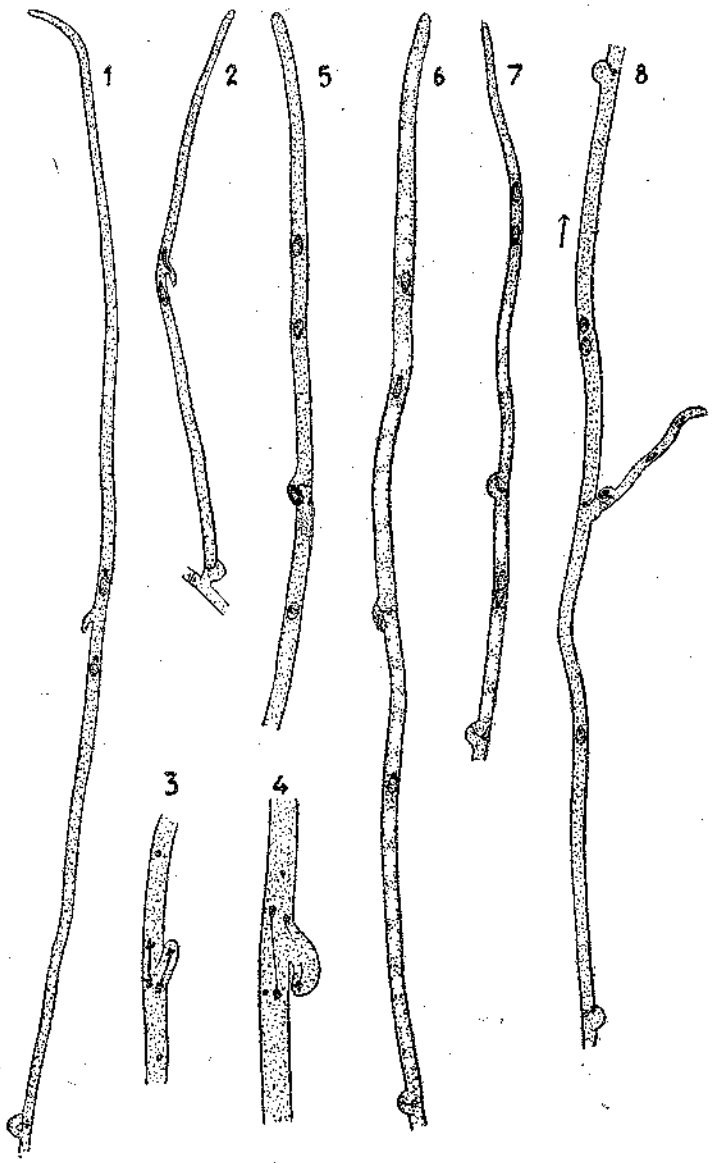


Рис. 409. Corticum serum и Corticum varians (гименомицет). Образование пряжек и деления конъюгирующих ядер (увел. *1*—*2*, *5*—*8*—500, *3*—670, *4*—1 000, по Книпу, 1915, из Геймана).

мые стеригмы, в каждый из которых проникает по ядру (рис. 411, *e*—*f*). В каждом отростке возникает затем одна одноядерная гаплоидная клетка—базидиоспора. Прежде чем базидиоспора отпадает, гаплоидное ядро в ней делится на два ядра (рис. 411, *g*), и возникшая таким образом пара ядер размножается после прорастания посредством конъюгированных ядер-

ных делений (рис. 412). Ядра гамет являются здесь следовательно сестрами в единственной гаплоидной клетке, которая встречается в цикле развития этого гриба. Это—самый крайний случай аутогамии, какой только возможен.

У многих видов урединей, как например Uromyces poae и Puccinia poarum, по исследованиям Блекмана, а также Блекмана и Фрэзера имеется столь же выраженная соматогамия, причем копулируют просто две вегетативные клетки. Бывший перед этим одноядерный мицелий делается вследствие этого двуядерным, и эти двойные ядра делятся теперь конъюгированными ядерными делениями. При образовании телейтоспор происходит кариогамия и связанное с ней редукционное деление (рис. 413). У других форм, наоборот, процессы, предшествовавшие образованию телейтоспор, еще сильно напоминают особые процессы размножения, и потому прежние исследователи объясняли их как более или менее регенерировавшие гаметогамии. Из одноядерных гаплоидных базидиоспор у «совершенных» урединей, как например Phragmidium, образуются так называемые сперматогонии, образующие в большом количестве мелкие одноядерные спермации. Эти образования понимались как дегенерировавшие и утратившие функцию мужские половые клетки. Однако это объяснение стало теперь весьма сомнительным, и вероятно вернее понимать их, вместе с Гейманом и другими, как чисто бесполые клетки размножения. Образующиеся почти одновременно со сперматогониями на том же мицелии эцидии, которые образуют цепи ядерных эцидиоспор, рассматривались при этом в соответствии со спермациями как женские половые клетки. Двуядерность эцидиоспор возникает вследствие слияния двух клеток. Так как эти копулирующие клетки всегда имеют на вершине маленькую стерильную клетку, то их рассматривали как спорогонии (оогонии), а стерильную клетку—как утратившую функцию трихогину. Если такое объяснение верно, то это является оплодотворением, состоящим в слиянии двух женских гамет,—процесс, который, как мы еще увидим, встречается и в других местах и называется партеногамией. Но в последнее время и это объяснение стало в высшей степени сомнительным, и вероятно, что и здесь происходит простая соматогамная копуляция. Как бы ни был разрешен в будущем вопрос о значении так называемых

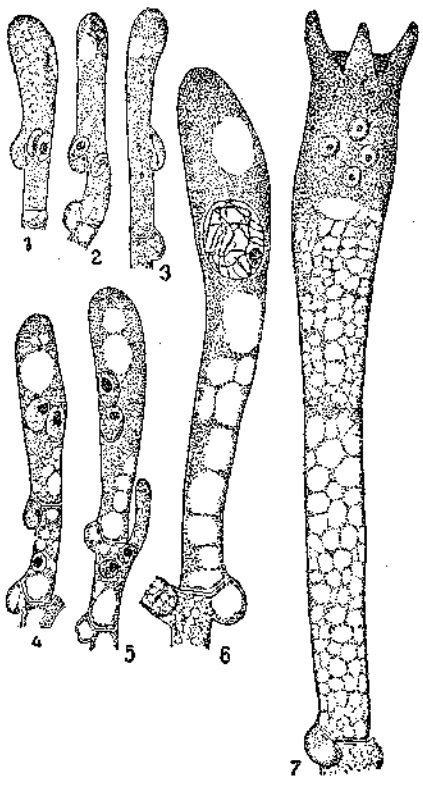


Рис. 410. Armillaria mucina (гименомицет). Развитие базидий. *1*—базидиевая материнская клетка с зачатками; *2*, *3*—деление конъюгирующих ядер; *4*, *5*—двуядерные молодые базидии; *6*—немного более старая базидия с диплоидным ядром, получившимся от слияния обоих первичных ядер; *7*—базидия с ядерной тетрадой (после редукционного деления) и четырьмя стеригмами (из которых одна закрыта) (увел. 615, по Книпу, 1916).

спермаций и эцидий у урединей, во всяком случае с образованием так называемых эцидиспор связан переход из гаплофазы в диплофазу, который происходит посредством дегенерировавшего процесса оплодотворения.

5) Аутомиктические процессы оплодотворения

Известно, что мужские и женские половые элементы у однодомных растений и гермафродитных животных образуются одним и тем же ин-

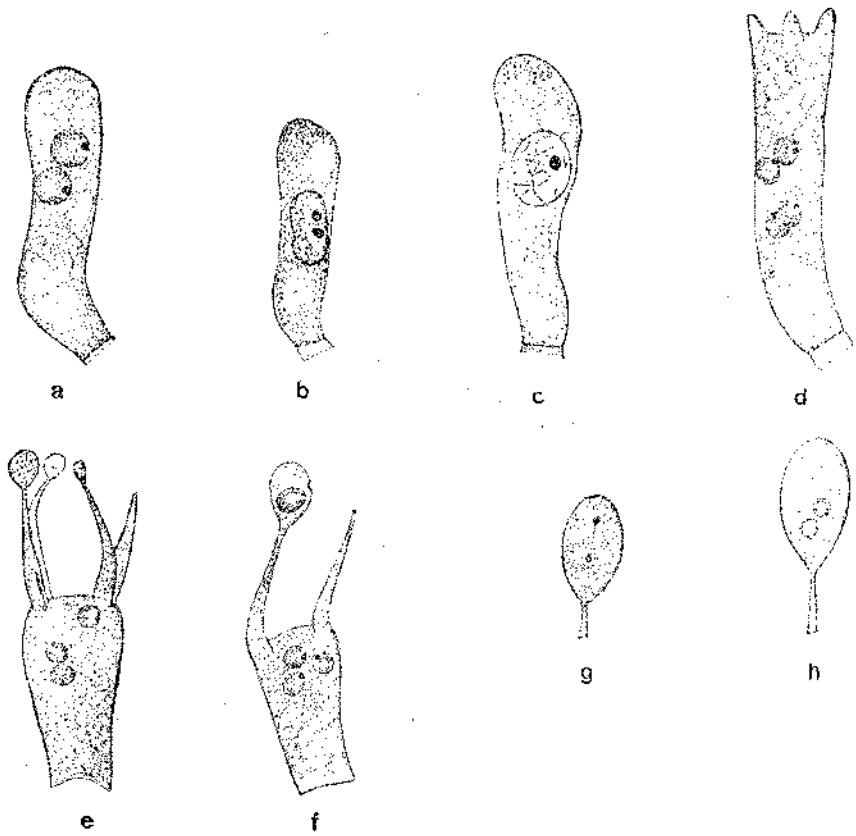


Рис. 411. Hypochnus terrestris (гименомицет). Развитие базидиоспор. *a* и *b*—кариогамия; *c*—диплоидный синкарион; *d*—четыре гаплоидных ядра; *e* и *f*—вхождение ядер трех в зачаток базидиоспоры; *g*—*h*—переход к диплоидной фазе (по Книпу, 1913).

дивидуумом, и во всех этих случаях, если нет особых приспособлений, препятствующих самооплодотворению, возможно, по крайней мере потенциально, самооплодотворение между мужскими и женскими половыми клетками того же индивидуума. Фактически случаи такого самооплодотворения известны у многих растений (так называемая клейстогамия) и у ряда животных (Nematodes и Cestodes). Здесь следовательно нет смешения зародышевых плазм, нет а м ф и м и к с и с а. Оплодотворение здесь представляет собой аутомиксис.

Нельзя говорить об а у т о м и к с и с е в тех случаях, когда он потенциально возможен, но фактически заменяется оплодотворением

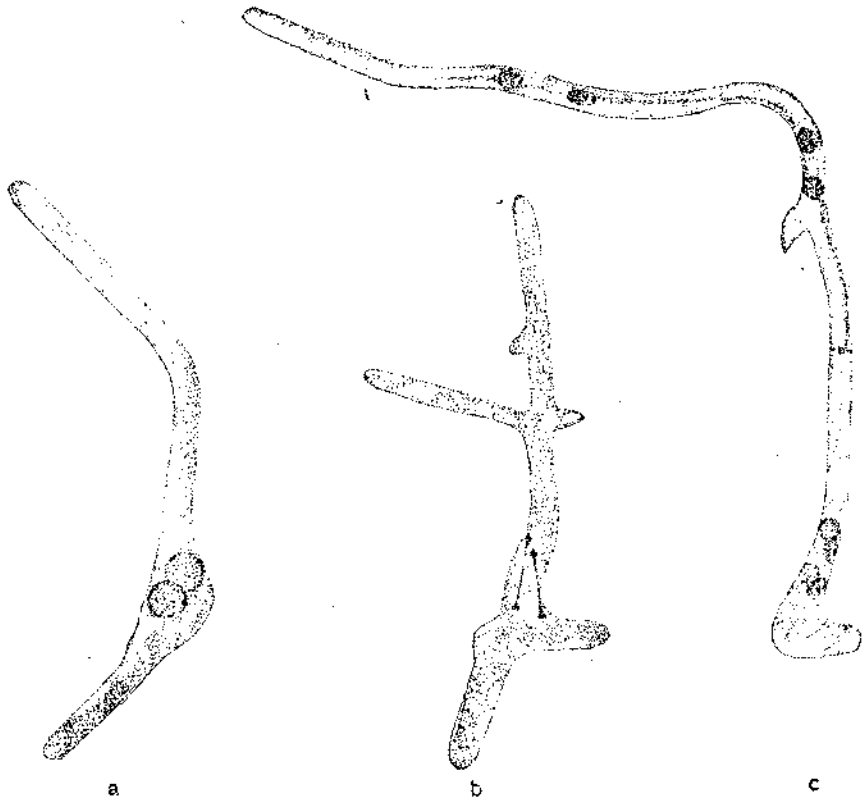


Рис. 412. Hypochnus terrestris (гименомицет). Развитие диплоидного мицелия из базидиоспоры (по Кинну, 1913).

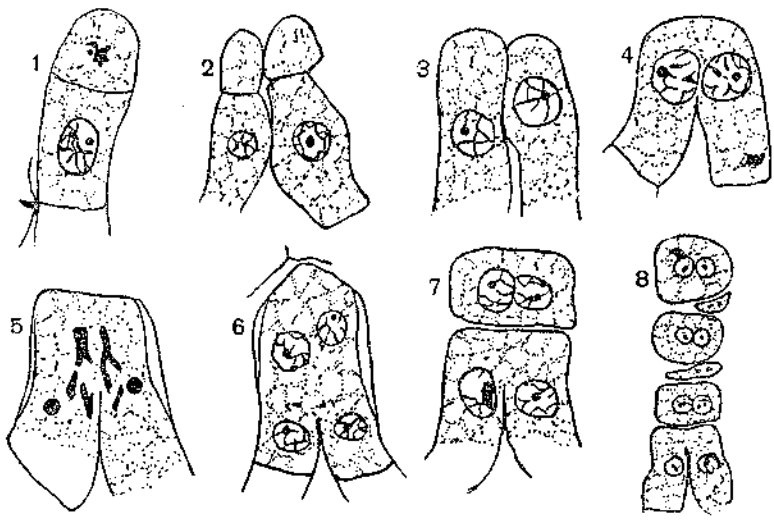


Рис. 413. Phragmidium speciosum (урединел). *1*—молодой слой эцидий; *2—5*—копуляция двух соседних клеток этого слоя; *6*—двойное ядерное деление, последовавшее за слиянием клеток. Верхняя часть *7* становится материнской клеткой эцидиоспор; *8*—ряд из трех двуядерных эцидиоспор, разделенных промежуточными клетками; внизу—обе копулирующие клетки (по Кристману, 1905).

при помощи сперматозоида другого индивидуума, т. е. амфимиксисом, который во многих случаях исключительно и наблюдается. Аутомиктическими называют только такие процессы оплодотворения, при которых самооплодотворение н е и з б е ж н о, при которых в силу определенной

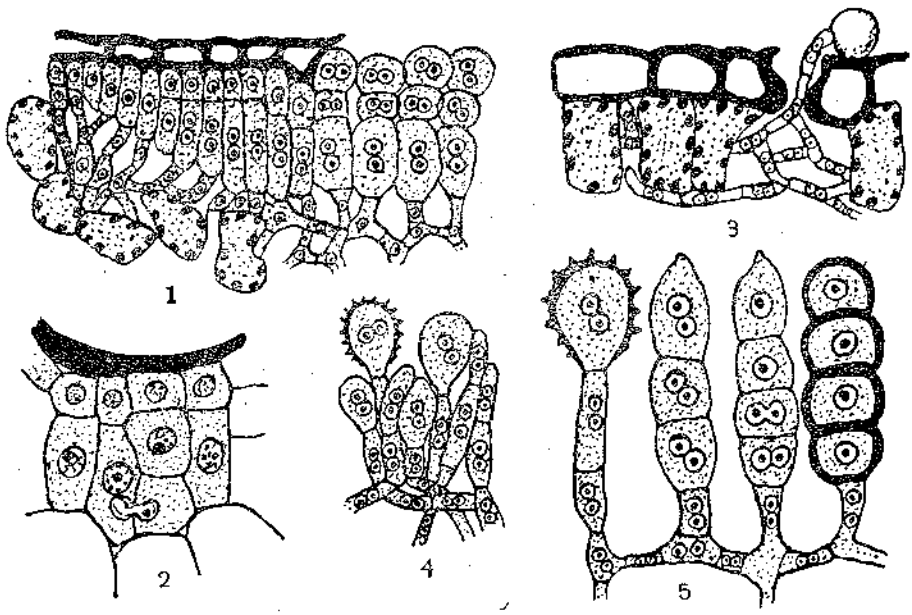


Рис. 414. Псевдогамия и диплоидная генерация Phragmidium violaceum (урединея). *1* и *2*—периферическая часть молодой цеомы; в верхнем рисунке некоторые из зрелых клеток уже двуядерны, в нижней—видно, как зрелые становятся двуядерными вследствие боковой копуляции; *3*—прорастание эцидиоспоры; гифы проникают в ткани листа через щели; *4*—образование уредоспор; *5*—молодые (еще двуядерные) и старые (одноядерные) телейтоспоры (по Блекману, 1904).

организации копулировать могут между собой лишь гаметы одинакового происхождения. Такие случаи по исследованиям последних десятилетий широко распространены у Protozoa, водорослей и грибов. Целые группы—амебоспоридии, многие аскомицеты, Uredineae и т. д.—оплодотворяются только аутомиктически. Неоднократно в них замечали более или менее ясно выраженные явления дегенерации. В других случаях получается впечатление чего-то весьма первобытного. Различают три вида аутомиксиса: п е д о г а м и ю, а у т о г а м и ю и п с е в д о г а м и ю.

а) П е д о г а м и я

Педогамия есть копуляция гамет, образованных одним и тем же индивидуумом. Родительская клетка (гамонт, гаметангий) дает посредством одного или нескольких делений гаметы (одинаковые или нет), копулирующие затем непосредственно друг с другом. Иногда одна и та же особь образует мужские и женские половые органы (антеридии и оогонии), потомки которых сливаются между собой. С примером первого типа мы уже познакомились при описании копуляции Actinophrys sol (рис. 385, стр.415), с примером второго типа—при оплодотворении аскомицета Pyronema (рис. 400, стр. 426). В первом случае гаметы происходят от о д н о г о деления клетки (ядра же благодаря включению редукции

возникли путем двух делений). В последнем случае степень родства более отдаленная благодаря включению ядерных делений. Также и у Conjugatae давно известны аутогамные процессы оплодотворения. Кроме ранее описанных случаев генотипичного разделения пола здесь очень часто встречаются чисто гермафродитные одномодомные формы, у которых копулируют друг с другом две соседние клетки одной нити. Педогамия этих форм лишь кажется первой степени родства, но так как каждая клетка в общей нити делится дальше, то две соседние клетки не непременно являются клетками-сестрами, но могут быть сестрами и первой, и второй, и дальнейшей степени родства. По Трёндле и Гемлебену копулируют в действительности не непосредственно сестры, но клетки, имеющие более отдаленное родство. По всей вероятности разделение полов наступает при предпоследнем

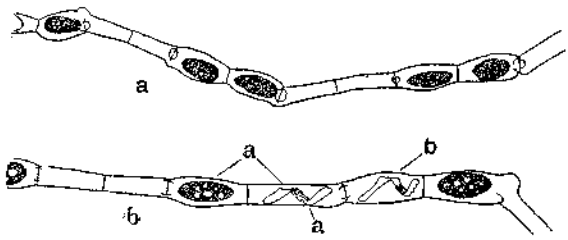


Рис. 415. Копуляция однодомной Spirogyra spreciana (по Трёндле, 1907).

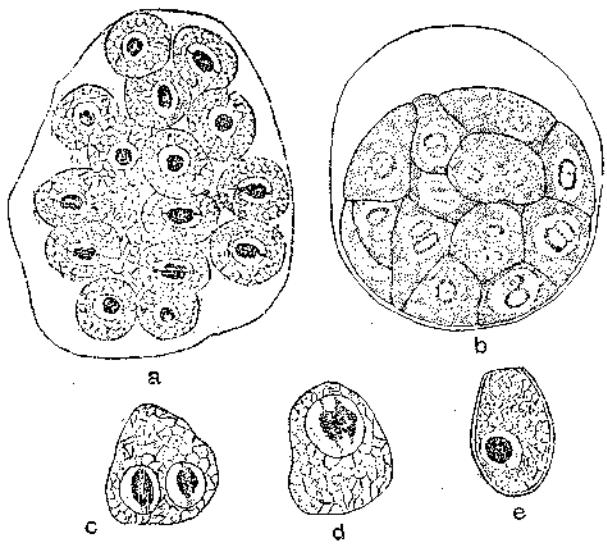


Рис. 416. Гаметогония, оплодотворение и образование спор у Haplosporidium limnodrili Гран. *a*—готовые гаметы внутри родительской цисты; *b*—цисты с копулированными гаметами (по прижизненным наблюдениям); *c*—зигота с несливщимися ядрами; *d*—со слившимися, хотя и гономерными ядрами; *e*—готовая одноядерная цистозигота (по Граната, 1915, из Гартмана).

делении клеток: в нити из половозрелых клеток лежат рядом, постоянно чередуясь друг с другом, по две женских и по две мужских клетки (рис. 415).

Можно привести примеры педогамного оплодотворения и для класса амебоспоридий, точнее всего оно установлено для гаплоспоридий. У Haplosporidium limnodrili четырехядерный гамонт, включенный в оболочку цисты, распадается на мелкие одноядерные амебы, которые затем копулируют попарно, непосредственно превращаясь в споры (рис. 416). У Ichtyosporidium Hertwigi происходит подобная педогамная копуляция,

Однако здесь кариогамия не совершается вполне. Два ядра гамет остаются разделенными, хотя они и включены в общую зону ядерного сока и делятся, как дикарионы, посредством конъюгированных митозов с после-

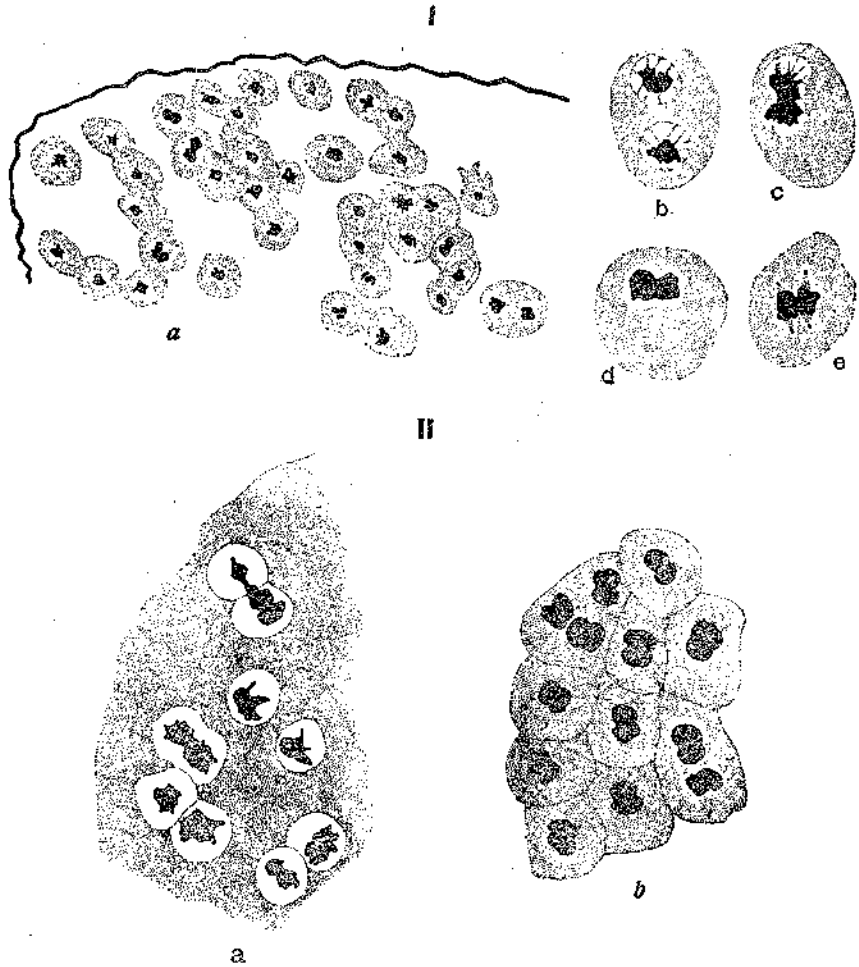


Рис. 417. *I*. Педогамная изогамия Ichthyosporidium Hertwigi Сварч. *a*—образование и копуляция гамет внутри родительской цисты (только часть их нарисована); *b*—*d*—зиготы с частичной кариогамией (образование дикариона); *e*—первое деление гомомерного дикариона (синкарион); *II*—автогамия Ichthyosporidium giganteum Телеган. *a*—слияние ядер гамет внутри родительского плазмодия; *b*—отграничение клеток (споробластов) вокруг дикарионов (зиготы) (по Сварчевскому, 1914, из Гартмана).

дующим клеточным делением (рис. 417, I,*e*). Только обе дочерние клетки становятся споробластами и спорами, и только уже в споре заканчивается кариогамия (рис. 418—I. giganteum). Во всех этих случаях разделение полов может быть только фенотипическим. Оно наступает во время простого эквационного деления.

β) Аутогамия

Аутогамия есть аутомиктическое оплодотворение, поскольку оно происходит внутри одной единственной неразделенной

клетки. Слияние клеток таким образом совершенно отпадает. Второй представитель рода Ichthyosporidium, I. giganteum, показывает, как такая крайняя аутогамия развилась путем дегенерации из педогамии (рис. 417, 11). Деление плазмы здесь задерживается в гаметах. Два ядра гамет просто прилегают друг к другу внутри одной и той же родительской клетки и сливаются в дикарион (рис. 417, II, *a*). Дикарионы, как и у близкой формы, содержат отдельные кариосомы и делятся далее конъюгированными митозами. Только после нескольких ядерных делений вокруг потомков первичных дикарионов отделяются клетки, которые становятся споробластами (рис. 417, II, *b*). Подобные педогамные аутогамии встречаются у миксоспоридий актиномиксидий и вероятно почти без исключения у всех микроспоридий. Некоторые случаи известны и у диатомовых.

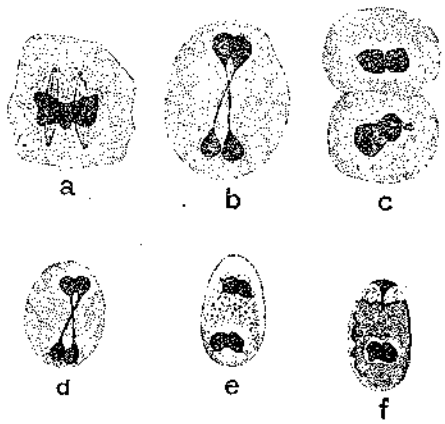


Рис. 418. Ichthyosporidium giganteum. Спорообразование. *a*—*c*—первый (конъюгированный) митоз; *d*—второе метагамное деление; *e*, *f*—развитие оболочки споры и уничтожение двух ядер (увел. около 2 250, по Сварчевскому, 1914, из Гартмана-Шиллинга).

γ) Партеногамия

Так называемая партеногамия отличается еще более дегенеративным характером, чем педогамная аутогамия. Этим именем обозначают крайний аутомиктический процесс оплодотворения внутри одной неразделенной клетки, имеющей вид женской гаметы (яйца) или женского гаметангия. Наиболее показательны случаи у Ascomycetae, однако подобные процессы наблюдаются у диатомовых и у яиц животных.

У аскомицетов, как описано выше, обычно наступает анизогамная копуляция гаметангиев. Однако некоторые формы, как например Lachnea stercorea, образуют многоядерный оогон и антеридий, причем однако ядра антеридия не проникают в аскогон. Часто антеридии слабо развиты. Взамен нормального оплодотворения ядра и здесь сливаются между собой парами.

Еще бо́льшую дегенерацию мы находим у Humaria granulata (рис. 419). Этот гриб совсем не образует антеридиев, но только аскогоны, дающие регулярно аскогонные гифы. Однако в молодых многоядерных аскогонах ядра заранее сливаются парами.

Наконец приведем еще два случая среди многоклеточных, которые можно отнести к партеногамии. По исследованиям Брауэра, недавно подтвержденным Гроссом, при партеногенезе Artemia salina существуют две возможности. В одном случае развивается только одно направляющее тельце, подавляется редукция хромосом, и развивающееся партеногенетически яйцо обладает диплоидным числом хромосом. В другом случае образуются два направляющих тельца, и число хромосом редуцируется. Вслед затем второе направляющее тельце сливается вновь с зрелым яйцом, т. е. со своей клеткой-сестрой. Таким образом возникает яйцевая клетка с двойным (тетраплоидным) числом хромосом (рис. 420). Другой подобный же случай недавно описан Зейлером у бабочки Solenobia pineti. Здесь можно видеть аутомиктический процесс оплодотворения,

именно партеногамию, и совершенно отчетливо выступает тесная связь ее с педогамией, так как копулирующие клетки—яйцо и второе направляющее тельце—являются дочерними клетками (ядрами) одной и той же клетки.

в) Неполное оплодотворение

(Мероспермия и мерогония)

Нормальное оплодотворение яйца Metazoa слагается из двух отдельных процессов: раньше всего из побуждения к развитию яйца, неспособного к делению, путем введения в него центросомы и далее из слияния

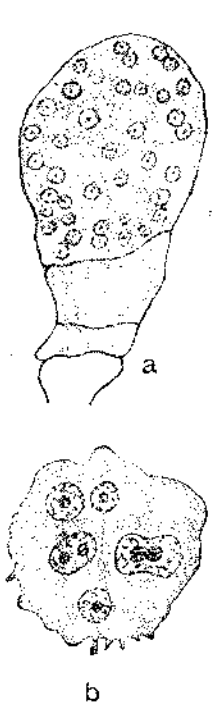


Рис. 419.

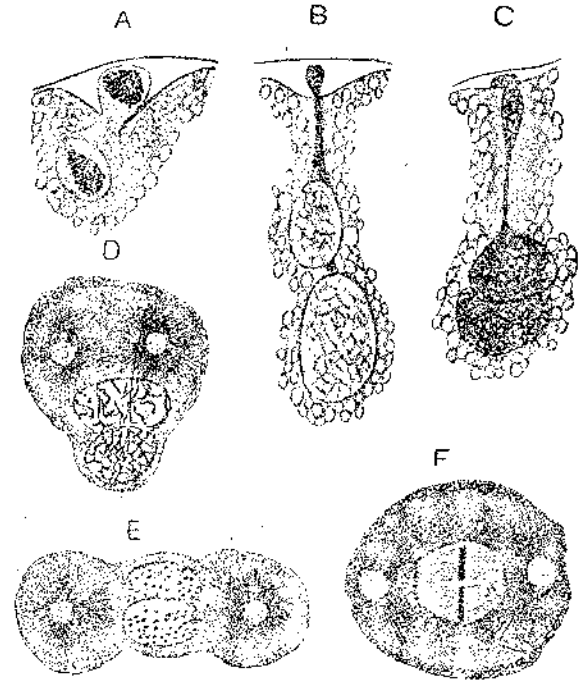


Рис. 420.

Рис. 419. Партеногамия Lumaria granulata. *a*—многоядерный оогон (аскогон) в разрезе; *b*—разные стадии слияния по два ядра оогона (по Блекману и Фрэзеру, 1905, несколько схематизировано, из Гартмана).

Рис. 420. Artemia salina. *a*, *b*—пронуклеус и ядро второго направляющего тельца (у *b* на поверхности яйца первое направляющее тельце); *c*—*e*—кариогамия и гономерное веретено дробления (*a*, *c*—*e*—по Брауэру, 1893, из Коршельта-Гейдера, *b*—увел. 650, по Гроссу, 1932).

отцовского и материнского ядер. Известны случаи, когда последний процесс подавляется и ядро сперматозоида *не развивается*. Мы назовем такое оплодотворение частичным и дадим ему имя мероспермии (Белар), так как здесь только часть сперматозоида, его центросома, участвует в оплодотворении и в последующем за ним развитии. Это явление не раз называли также псевдогамией; однако лучше не употреблять этого выражения, так как им часто пользуются в другом смысле. Известны и случаи частичного оплодотворения, когда ядро развивающегося зародыша происходит из одного ядра сперматозоида, тогда как яйцевое ядро отсутствует. Это явление называют мерогонией (Бовери).

Явление м е р о с п е р м и и впервые наблюдали у нематод Крюгер и Паула Гертвиг, а более точно оно было исследовано Беларом. У Rhabditis monohystera это явление протекает следующим образом. Хотя яйца могут развиваться лишь после оплодотворения, тем не менее развитие происходит партеногенетически. При этом имеет место только о д н о деление созревания, так что образующееся ядро яйца диплоидно. Проникшее со своей центросомой ядро сперматозоида (сначала центросому впрочем трудно заметить, пока вокруг нее не разовьется лучей) остается на нижнем полюсе яйца, в то время как зрелое ядро яйца находится почти в середине его (рис. 421, *a*). Яйцевое ядро переносится током протоплазмы на задний полюс яйца, где к этому времени разделились центриолы сперматозоида. Лучи развиваются, когда яйцевое ядро вклинивается между продуктами деления центра сперматозоида (рис. 421, *b*). Затем яйцевое ядро, преобразуясь в веретено дробления, возвращается в середину яйца, а ядро сперматозоида, не набухая, остается в протоплазме. Таким образом не головка сперматозоида способна к развитию, но его центросома. Оставшееся ядро резорбируется в плазме и не принимает участия в оплодотворении.

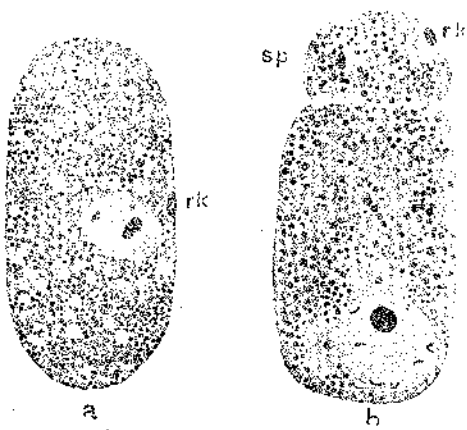


Рис. 421. Rhabditis monohystera. Партеногенетическое развитие яйца. Овальное черное тело в нижней части рисунка *a*—хроматиновая часть проникшего сперматозоида (*sp*); *b*—яйцевое ядро в профазе между разделившимися центрами сперматозоида; *rk*—направляющее тельце (увел. 1 000, по Белару, 1924).

Если держать зрелые яйца в среде, бедной кислородом, то яйцевое ядро остается в середине, так как токи протоплазмы тормозятся. Центросома сперматозоида делится нормально, и лучи развиваются (рис. 422, *b*, *c*). Можно убедиться в этом случае с полной очевидностью, что яйцевое ядро привлекает к себе до известной степени обе эти центросомы.

При описанной здесь мероспермии участвует только центросома сперматозоида, ядро же сперматозоида гибнет. Фигура деления мероспермного ядра образуется, как и при нормальном оплодотворении, путем деления центросомы сперматозоида; хромосомы же, наоборот, происходят только от яйцевого ядра. Интересно также наблюдение Белара, что у некоторых нематод, яйца которых развиваются чисто партеногенетически (без участия сперматозоида), центросомы веретена дробления происходят от центра единственного веретена созревания, которое обладает ясно выраженными центросомами, в противоположность делениям созревания амфимиктических форм, в которых нельзя совершенно различить центросом.

Кроме н о р м а л ь н о й ф и з и о л о г и ч е с к о й мероспермии, которую до сих пор наблюдали лишь у нематод, в ряде случаев установлена э к с п е р и м е н т а л ь н а я мероспермия. Так, Г. и П. Гертвиги вызывали мероспермию в яйцах морских ежей и амфибий экспериментально, обрабатывая радием семенные нити перед оплодотворением. Повреждение не сказывается на плазме, и сперматозоиды, обработанные радием, оплодотворяют, как нормально. Веретено дробления образуется

из центросомы сперматозоида, и яйцевое ядро дает хромосомы так же, как обыкновенно. Ядро сперматозоида, правда, несколько увеличивается, но не сливается с женским ядром; оно остается в стороне от веретена и при делении переходит в одну из дочерних клеток (рис. 423). Если повреждение радием достаточно сильно, то ядро сперматозоида постепенно разрушается, и из яйца развивается гаплоидная личинка морского ежа. При меньшем повреждении часть хромосом сперматозоида восстанавливает свою функцию и принимает позднее участие в дальнейшем развитии бластомеров. Тот же результат получился и в опытах с амфибиями.

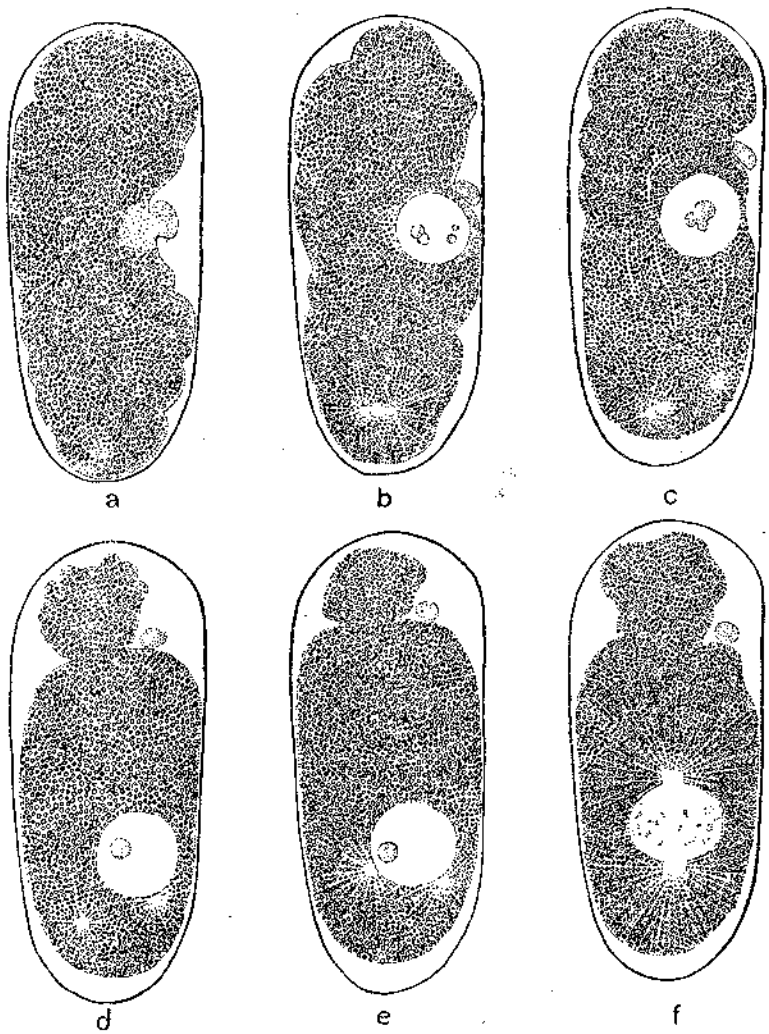


Рис. 422. Rh. monohystera. Развитие яйца при недостатке кислорода. *a*—отшнурование направляющего тельца; *b*—деление астросферы; *c*—начало передвижения яйцевого ядра (увел. около 1 000, по Белару, 1924).

Купельвизер, Лёб, Годлевский и Гербст получали мероспермное оплодотворение совершенно иначе, обсеменяя яйца морского ежа спермой других групп животных—моллюсков и червей. Развивавшиеся личинки

носили чисто материнский характер, и точные цитологические исследования Купельвизера показали, что проникший сперматозоид другого вида путем деления своей центросомы доставляет нормальное веретено дробления и яйцевое ядро нормально развивает свои хромосомы. Семен-

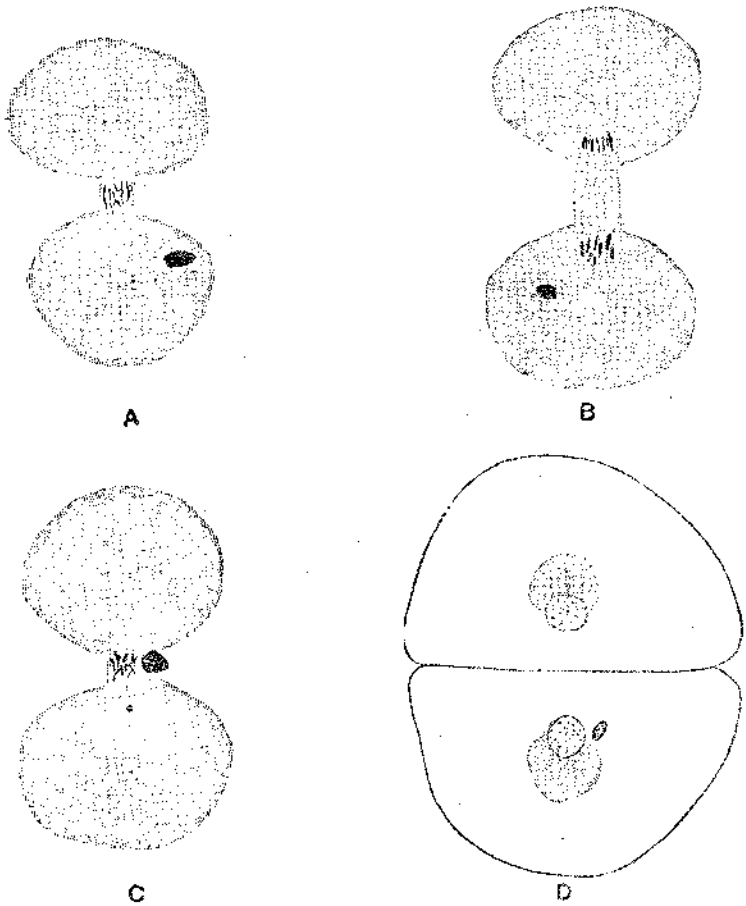


Рис. 423. Яйца морского ежа (в *A*—*C* изображены только веретена и лучи) час спустя после оплодотворения семенем, подвергнутым в продолжение двенадцати часов действию препарата мезотория, эквивалентного 55 мг чистого бромистого радия. Семенное ядро не участвует в митозе, но лежит как компактная масса в фигурах деления *A* и *B* в стороне от веретена в области одной из лучистых фигур; *C*—рядом с материнскими хромосомами в центре веретена. Материнские хромосомы находятся в *A* и *C* в экваториальной пластинке, в *B* они расходятся к обоим полюсам веретен; *D*—яйцо из того же ряда опытов через полтора часа после оплодотворения. Подвергнутое действию радия ядро сперматозоида лежит при дроблении только в одном из обоих бластомеров (по Г. Гертвигу, 1912, из О. Гертвига).

ное ядро, напротив, не принимает участия (как и в описанных выше опытах с радием) в митозе дробления, но лежит, как постороннее тело, в стороне и мало-помалу резорбируется (рис. 424). Таким образом и здесь происходит настоящая мероспермия. В этих случаях дело идет не об искусственном партеногенезе, как это часто утверждали, но о настоящем оплодотворении, при котором сперматозоид, как и нормально, доставляет аппарат деления дробящегося яйца, и только ядро его не принимает уча-

тля в этом процессе. Так как здесь осуществляется по крайней мере один из процессов нормального оплодотворения многоклеточных, а именно толчок к развитию, который дает центросома сперматозоида, то дело идет следовательно о частичном оплодотворении, т. е. о мероспермии.

При мероспермии ядро развивающегося зародыша происходит исключительно от яйца. Известен еще другой род неполного оплодотворения, при котором, напротив, все ядра происходят от оплодотворяющегося семенного ядра—мерогония. Это явление конечно

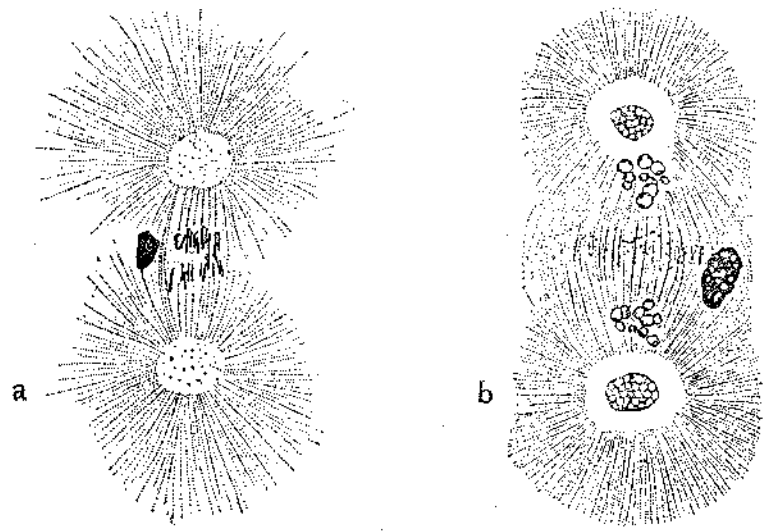


Рис. 424. Первое деление дробления яиц Echinus (морского ежа), оплодотворенных спермой аннелиды Anduinia. *a*—ранняя анафаза, ядро сперматозоида налево на краю веретена; *b*—телофаза (увел. около 600, *b*—1 200, по Купельвизеру, 1912).

можно вызвать только искусственно, обсеменяя безъядерные кусочки яйца. Если яйца морских ежей сильно встряхнуть в пробирке с морской водой, то они распадаются на бо́льшие или меньшие части, большинство из которых безъядерно. Эти кусочки яиц округляются, живут долго, и их можно оплодотворить, прибавляя сперму (О. и Р. Гертвиги). Бовери изолировал после оплодотворения такие обломки яиц и выводил из них нормальные, но соответственно меньшие личинки. Эти опыты удавались не только на яйцах морских ежей, но и на яйцах аннелид и моллюсков.

Наряду с описанными опытами мероспермии Г. и П. Гертвиги добились того же результата, обрабатывая нормальные яйца радием. Воздействуя радием на неоплодотворенные яйца, они повреждали в такой мере ядро, что оно погибало; тем не менее яйца обсеменялись, как нормально, и из них развивались мерогонные головастики лягушек и тритонов, ядра которых происходили только от семенного ядра.

2. Основные черты процессов оплодотворения

В приведенном выше сравнительном обзоре процессов оплодотворения у низших организмов они рассматривались много подробнее, чем это обычно до сих пор делалось. Ведь только при помощи сравнения всех разнообразных модификаций этих процессов у низших организмов можно

приобрести правильную точку зрения на то, что здесь важно и существенно. Принимая во внимание различные колебания, какие в течение последних десятилетий испытывало понятие «оплодотворение», многие исследователи считают невозможным или по крайней мере непрактичным точно определять «сущность» оплодотворения. Однако по нашему мнению возможно дать точное определение и говорить о «сущности» оплодотворения, нисколько не запутывая вопроса. Следует только заметить, что под «сущностью» биологического процесса мы подразумеваем совокупность отдельных процессов, которые у всех организмов протекают одинаково.

Что побуждающее к развитию действие оплодотворения представляет собой более или менее побочное явление, было сказано уже раньше. Естественный и искусственный партеногенез достаточно убедительно говорят за то, что этот процесс несущественен для оплодотворения. Подробно описанные процессы оплодотворения, связанные с остановкой развития, показали то же самое. Следует еще раз напомнить, что при гологамном оплодотворении (например у Amoeba diploidea) не только не наступает развития и размножения, но даже, наоборот, число индивидуумов не увеличивается, а уменьшается наполовину.

Также и амфимиксис, смешение зародышевых плазм, которое с правом было выдвинуто биологами на первый план, после того как сделались известны детали процесса оплодотворения (слияние отцовского и материнского ядер), не представляет существенного, общераспространенного явления при оплодотворении. Открытие многих аутомиктических процессов оплодотворения сводит амфимиксис несмотря на всю его важность в биологическом отношении для наследственности и развития на роль несущественного побочного явления, занимающего второстепенное место в собственно проблеме оплодотворения. Амфимиксис, как и побуждение к развитию, есть только вторичное сопутствующее явление, свойственное некоторым формам процесса оплодотворения, но не составляет сущности этого процесса. (Мы вернемся к этому вопросу в ближайшей главе, посвященной физиологии и теориям оплодотворения.)

Напротив, становится все яснее, что редукция, и именно числовая редукция хромосом, стоящая в тесной связи с кариогамией (и амфимиксисом), представляет собой существенную часть процессов оплодотворения: она безусловно с ними связана, и только в связи с ней об оплодотворении можно правильно судить и найти для него правильное объяснение. Всюду, где наблюдаются процессы оплодотворения, рано или поздно как правило наступают редукционные деления.

Далее факты говорят за то, что к сущности оплодотворения относится и слияние двух клеток, гамет, или по крайней мере двух ядер—ядер гамет. Но в то время как более старые исследования протистов, основываясь на широком распространении изогамии и на существовании переходов от нее к оплодотворению яйца, заключали, что половое различие гамет есть явление вторичное, что оно согласно принципу разделения труда сочеталось с оплодотворением лишь в ходе филогенетического развития,—новейшие исследования все более и более подкрепляют то мнение, что различие полов, по крайней мере физиологическое, представляет собой одну из существенных черт оплодотворения и что пол (т. е. противоположение «мужского

«женскому») безусловно с самого начала связан со всякой формой оплодотворения.

Поэтому мы должны более детально остановиться на обоих важных элементах процесса оплодотворения—на гаметах или ядрах гамет и их половых отличиях и на редукционных делениях.

а) Редукция

В предыдущих главах в достаточной мере был выяснен тот взгляд, что редукция безусловно связана с оплодотворением: происходит ли она в зиготе, или при образовании гамет, или при агамном образовании спор,—она во всяком случае является последним актом кариогамии. Следует еще остановиться на деталях и закономерностях этого процесса. Теперь уже никто не сомневается в том, что результатом всякого редукционного деления является уменьшение наполовину диплоидного числа хромосом. Напротив, взгляды на то, как этот результат достигается, и теперь после сорокалетней работы все еще расходятся. Однако в течение последних лет воззрения и наблюдения настолько определились, что можно еще спорить собственно только о двух возможностях. Известно, что хромосомы первого деления созревания встречаются уже обычно в редуцированном гаплоидном числе (так называемая псевдоредукция). Но в то время как раньше многие исследователи высказывали мнение, что настоящая редукция, уменьшение числа хромосом наполовину, совершается вообще не во время делений созревания, но неизвестным образом происходит во время какой-нибудь другой предшествующей стадии образования или роста половых клеток, этот взгляд теперь встречается лишь как исключение. Принимают, что мнимая редукция совершается или путем параллельного прикладывания двух перед этим отдельных хромосом или путем соединения двух отдельных хромосом концами. Первый процесс называют параллельной конъюгацией, или парасиндезом, последний—метасиндезом, или конъюгацией за концы (End-to-End-Conjugation). Хотя толкование многих микроскопических картин при созревании яйца и семени животных и растений все еще спорно, однако в последние годы, с тех пор как Грегуар критически и детально пересмотрел весь материал и решительно высказался за исключительное существование параллельной конъюгации, первый взгляд получил больше сторонников. Можно с уверенностью сказать, что в нескольких случаях существование параллельной конъюгации фактически доказано. Напротив, фактический материал, приводимый в пользу метасиндеза, не доказателен потому, что у соответствующих объектов нельзя анализировать ранние стадии, на которых происходит мнимая редукция.

Мы опишем сначала детали явлений редукции во время сперматогенеза у кольчатого червя Tomopteris onisciformis в их последовательности. Начало процесса в молодых сперматоцитах выражается в параллельном прикладывании друг к другу гомологичных отцовских и материнских хромосом, происшедших из последнего деления сперматогоний до образования сетчатого ядра. Это имеет место в нашем объекте, как и у очень многих других подробно исследованных форм, на так называемой стадии букета. Длинные тонкие хромосомы располагаются все парами и ясно ориентируются по направлению к одному из полюсов ядра, у которого лежит центросома (рис. 425, *a—d*). Что здесь действительно дело

идет о прикладывании друг к другу двух гомологичных, ранее отдельных хромосом, а не об их предварительном расщеплении, можно считать доказанным в некоторых случаях; мы вернемся позднее к иным из них. Эта стадия букета у многих объектов очень чувствительна к фиксирующим

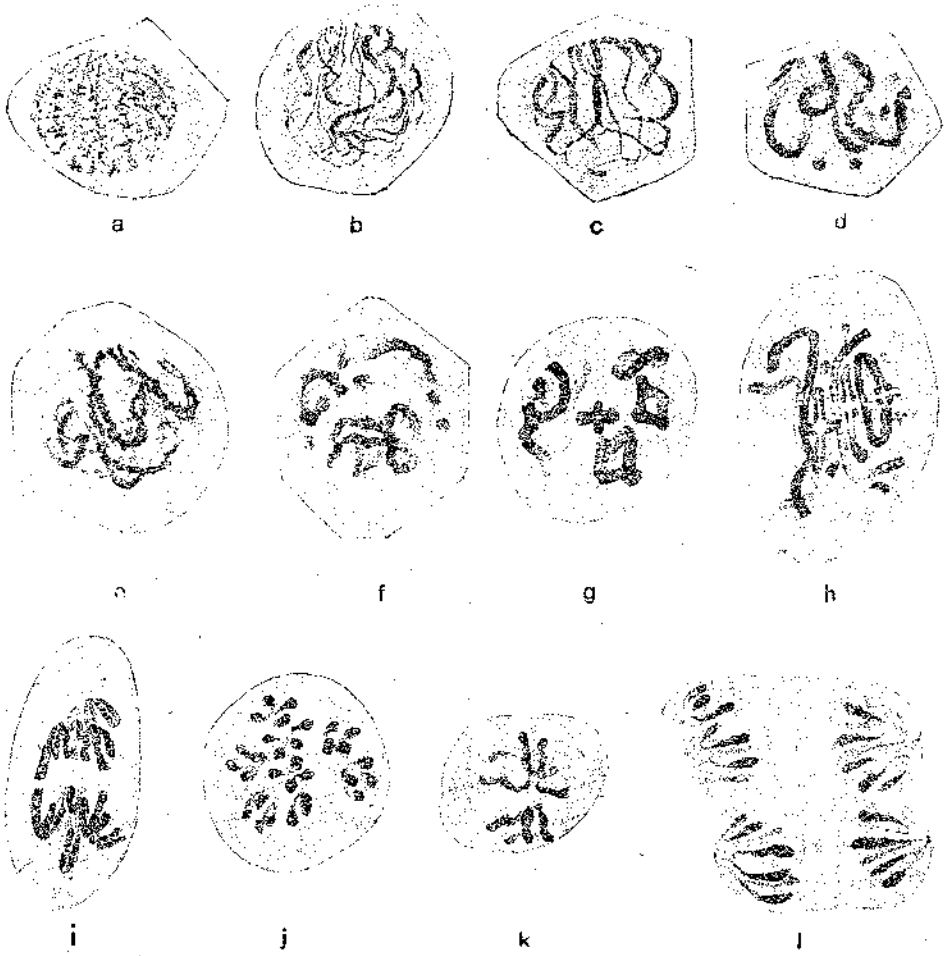


Рис. 425. Tomopteris onisciformis. Явления редукции при сперматогенезе. *a*—вскоре после последнего митоза сперматогоний; *b*—*d*—стадия букета; *b*—параллельная конъюгация (лептотенная стадия); *c*—конъюгация почти окончилась, только на местах сгиба хромосом оба партнера еще не соединены; *d*—пахитенная стадия; *e*, *f*—стрепситенная стадия; *g*—диакинез; *h*—метафаза редукционного деления, видна щель эквационного; *i*—ранняя анафаза редукционного деления; *j*—то же с полюса; *k*—метафаза; *l*—анафаза эквационного деления (увел. 1 300, по А. и К. Шрейнеру, 1906).

жидкостям, и вся масса хромосом у одного из полюсов ядра нередко сливается в один плотный комок (рис. 431, *b*). Стадия называется тогда с и н а п с и с о м. Часто также все процессы, которые происходят во время этой подготовительной стадии, называют с и н а п т и ч е с к и м и я в л е н и я м и (английские и американские авторы употребляют для них выражение «м е й о т и ч е с к и е я в л е н и я», а стадию синаптического клубка они называют с и н е з и з и с). Очень тонкие и длинные сначала хромосомы укорачиваются, становятся компактнее и толще;

промежуточное пространство между гомологичными хромосомами на этой стадии мало-помалу исчезает (впрочем это бывает не у всех объектов). Таким образом лептотенная стадия (*b*, *c*) переходит в пахитенную (*d*). Однако позднее щель между обеими хромосомами, находящимися в паре, становится опять явственной, и оба партнера снова частично разделяются, часто обвиваясь друг около друга,—стадия стрепситенная (*e*, *f*). На следующей за ней стадии диакинеза (*g*) (поздняя профаза первого деления созревания), во время которой происходит дальнейшее укорочение и утолщение отдельных хромосом, они снова расходятся так далеко друг от друга, что по большей части связь их друг с другом сохраняется только на их концах. Теперь у каждого конъюгирующего партнера образуется продольная щель (не у всех объектов), и таким образом подготовляется продольное расщепление, которое обыкновенно осуществляется во втором редукционном делении (*h*). Так возникают тетрады, четырехраздельные хромосомные элементы, появляющиеся в гаплоидном числе в экваториальной пластинке первого веретена созревания. Время видимого появления этой продольной щели очень сильно варьирует. Иногда она появляется на очень ранней стадии конъюгации, иногда—в анафазе первого деления созревания[1]. Во время этого первого деления созревания обе гомологичные хромосомы, перед тем конъюгировавшие, отделяются друг от друга (собственно редукция, рис. 425, *i* и 426, *d*), тогда как во время второго деления созревания половинки продольно расщепленной хромосомы распределяются по обеим дочерним клеткам (рис. 425, *j* и *l*). Поэтому первое деление называют редукционным, второе—эквационным[2]. Но может быть и наоборот: первое деление—эквационным, а второе—редукционным (подробности об этом дальше на стр. 458). Между первым и вторым делением созревания стадии покоя ядра часто не наступает, и хромосомы на этой стадии интеркинеза большей частью ясно расщеплены продольно.

Тот факт, что действительно в начале лептотенной стадии двойные хромосомы возникают вследствие прикладывания друг к другу гомологичных хромосом, а не вследствие раннего продольного расщепления, доказывается прежде всего редукцией у тех форм, которые обладают двумя наборами различных хромосом (при небольшом числе хромосом). Здесь совершенно ясно можно видеть во время синапсиса, особенно в стрепситенной стадии, что всегда соединяются две одинаковых по величине и по строению хромосомы, каждая из которых на более поздних стадиях снова расщепляется продольно (рис. 426, *b*). В анафазе первого деления созревания разделившиеся двойные хромосомы расходятся друг от друга (рис. 426, *c*). Продольная конъюгация доказывается, во-первых, тем, что в некоторых случаях конъюгирующие хромосомы можно непрерывно проследить от последнего деления сперматогоний и овогоний до стадии букета и таким образом непосредственно наблюдать их конъюгацию [Гелей—у Dendrocoelum lacteum, Венрич, Янсенс и Белар—у Orthoptera]. Во-вторых, наблюдения Гелея над Dendrocoelum lacteum и Белара—над Paludina показывают, что при прикладывании друг к другу

[1] Если продольная щель еще не видна, то говорят о диадах, однако лучше употреблять выражение «гемини», так как диадами называют также хромосомы второго деления созревания.

[2] Часто употребляющиеся в том же смысле выражения—гетеротипическое и гомотипическое деления—не очень удачны.

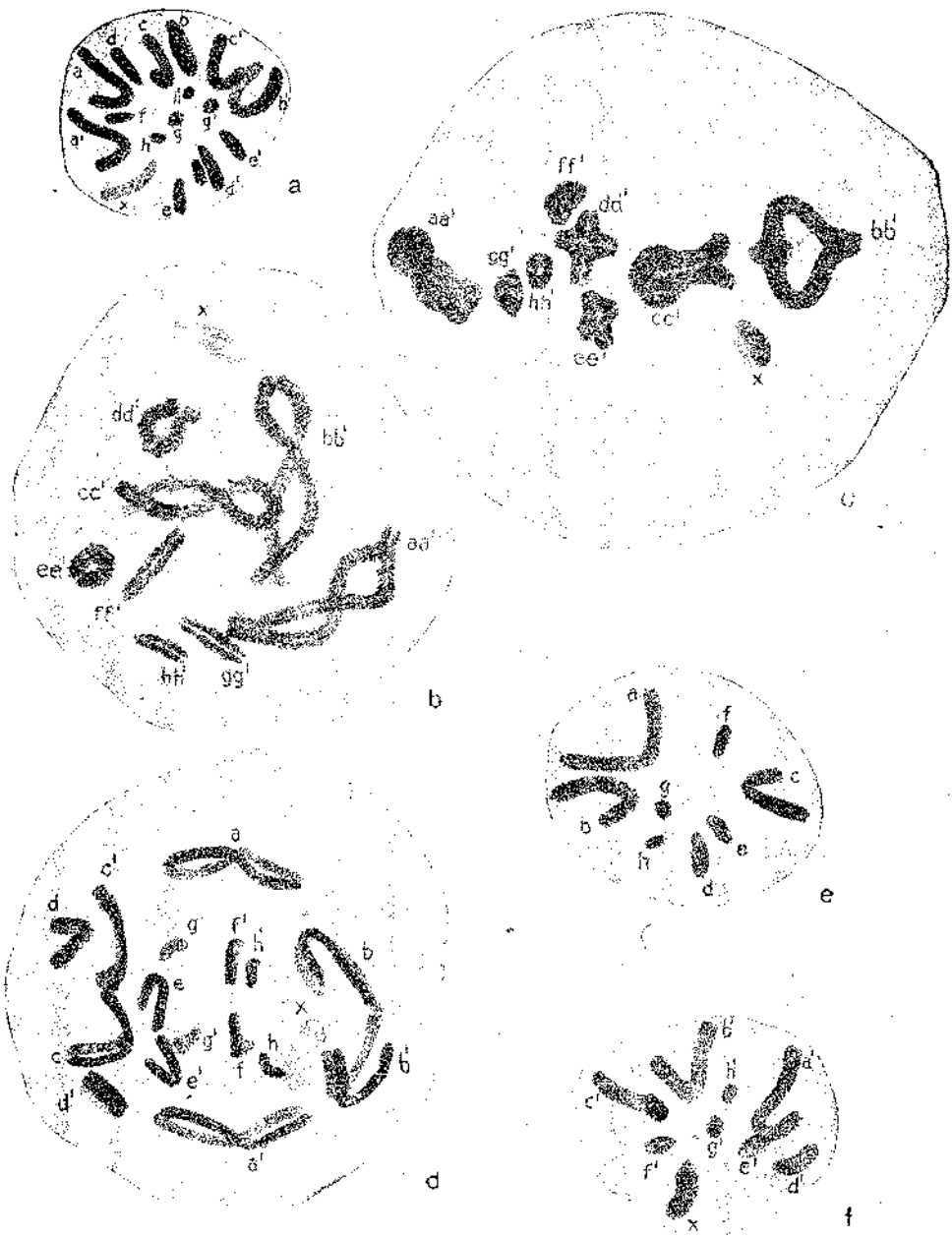


Рис. 426. Stenobothrus parallelus. Сперматогенез. *a*—экваториальная пластинка одного из митозов сперматогониев, рассматриваемая с полюса. aa_1—hh_1—гомологичные хромосомы; *d*—поздняя стрепситенная стадия; *c*—метафаза первого деления созревания (веретено—светлое пространство, почти величиной с весь сперматоцит, центросомы только слабо окрашены); *d*—средняя анафаза первого деления созревания; все хромосомы уже расщепились экваториально; над *a* и под a_1—центросомы; *e* и *f*—две (не принадлежащие друг другу) дочерние пластинки второго деления созревания; *f*—с *X*-хромосомой. Препарат—мазок, поэтому клетки сильно уплощены (увел. 2 200, ориг. рис. Белара).

одной пары хромосом другая пара может случайно попасть в середину между первыми хромосомами и помешать им соединиться (рис. 427). В этих случаях допущение существования предварительного продольного расщепления приходится считать абсолютно несостоятельным.



Рис. 427. Viviparus viviparus (Paludina vivipara). Сперматоцит в стадии букета. При * видна пара хромосом, половинки которой (партнеры конъюгации) на сгибе не могут соединиться, так как их полному соединению мешает прошедшая через них пара хромосом (увел. 3 300, ориг. рис. Белара).

Недавно Кейнеке привел иллюстрации, убедительно доказывающие параллельную конъюгацию хромосом при сперматогенезе Diptera. При делениях сперматогониев Sphaerosphoria scripta встречается два набора хромосом; в каждом наборе содержится по четыре различных по величине и форме хромосом (I—IV в рис. 428 и 429). Отцовские и материнские хромосомы, гомологичные друг другу, прилегают более или менее параллельно друг к другу уже при последних делениях сперматогониев. Отсюда можно проследить пары хромосом через весь период роста до профазы первого деления созревания (рис. 428). Они образуют в зародышевом пузырьке отдельные разрыхленные участки хроматина типично различной формы и величины. Из этих четырех комплексов дифференцируется четыре пары хромосом, соответствующих диплотенным стадиям у других объектов (рис. 428, *a*, *b*). Затем двойные нити укорачиваются, переходят в пахитенную стадию, так что по видимости существует только е д и н ы й набор из четырех хромосом (*c*—*e*). В метафазе при дальнейшем укорачивании снова появляется щель в парах хромосом (I). Дальнейшее расхождение происходит затем в обоих делениях созревания уже известным образом.

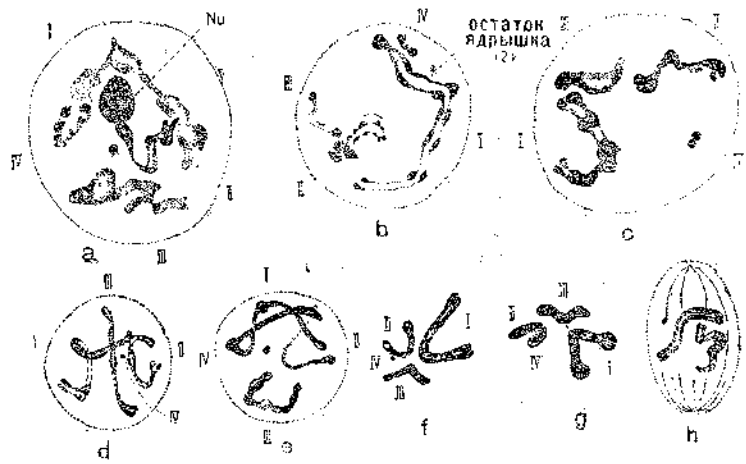


Рис. 428. Spearosphoria scripta Л. *a*—*c*—сперматоцит первого порядка. Из четырех участков дифференцируются четыре пары хромосом; *d*, *e*—дальнейшее уплотнение хромосом, в *e* повидимому четыре цельных хромосомы; *f*, *g*—метафаза первого деления созревания; *h*—экваториальная пластинка первого деления созревания при рассматривании сбоку (по Кейнеке, 1924).

Тот факт, что г о м о л о г и ч н ы е о т ц о в с к и е и м а т е р и н с к и е х р о м о с о м ы д е й с т в и т е л ь н о к о н ъ ю г и р у ю т

друг с другом в синапсисе и что оба партнера снова распределяются по разным клеткам во время редукции, доказал недавно Зейлер своими уже ранее приведенными опытами скрещивания двух рас бабочек с разным числом хромосом (гаплоидным 29 и 28). Мы видели, что помеси обладают 57 хромосомами, из них—двумя большими, одной—немного большей *XZ*-хромосомой и другой—немного меньшей *X*-хромосомой. Зейлер доказал, что при созревании яйцевых и семенных клеток помеси появляется 28 тетрад (вернее—гемини), причем всегда бо́льшая *XZ*-хро-

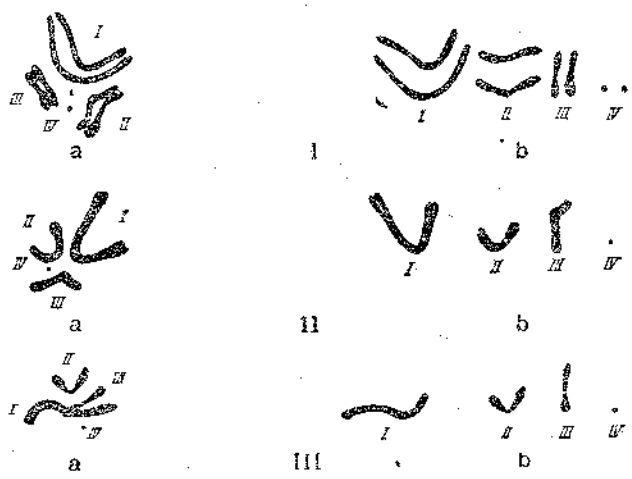


Рис. 429. Sphaerosphoria scripta Л. Экваториальные пластинки. *I*—деление сперматогониев; *II*—первое деление созревания; *III*—второе деление созревания. *a*—экваториальная пластинка целиком; *b*—хромосомы, изображенные отдельно (по Кейнеке, 1924).

мосома конъюгирует с *X*-хромосомой и образует неравнобокую тетраду, и кроме того маленькая *Z*-хромосома расы с 29 хромосомами прикрепляется к этой большой тетраде (рис. 430, *a* и *b*). При первом делении созревания (оно является здесь редукционным) *XZ*-хромосома переходит нормально на одну сторону, а на другую—*X*- и отдельно от нее *Z*-хромосома (рис. 430, *c*). Благодаря этому в экваториальной пластинке второго деления созревания семенных клеток содержится 29 хромосом (между которыми есть *X*), а в другой половине—28 хромосом, наибольшая из которых есть *XZ*. Этим повидимому бесспорно доказывается конъюгация гомологичных отцовских и материнских хромосом и расхождение их во время редукционного деления.

Во многих растительных объектах редукция протекает, как при сперматогенезе Tomopteris, и только почти всегда отсутствует стадия букета, которая заменяется вероятно синаптическим образованием клубка (рис. 431). И здесь при дифференцировке хромосом из ядерной сети они прикладываются друг к другу; за этим следуют пахитенная и стрепситенная стадии. Редукционное и эквационное деления происходят также типичным образом.

Особенно интересно, что в новейшее время основные стадии были установлены и для делений созревания у Protozoa. Ранее думали, что у простейших дело обстоит много проще. Новые открытия в особенности замечательны тем, что они касаются в равной степени форм и с гаметной и с зиготной редукцией. Примером первой может служить точное исследование

Беларом деления созревания у Actinophrys sol (рис. 432). Ядра после прогамного деления переходят в типичную стадию букета. Хотя нельзя доказать вполне бесспорно параллельную конъюгацию хромосом, однако она очень вероятна. За стадией букета следует пахитенная стадия, переходящая в типичную стрепситенную. Из стадии диакинеза хромосомы

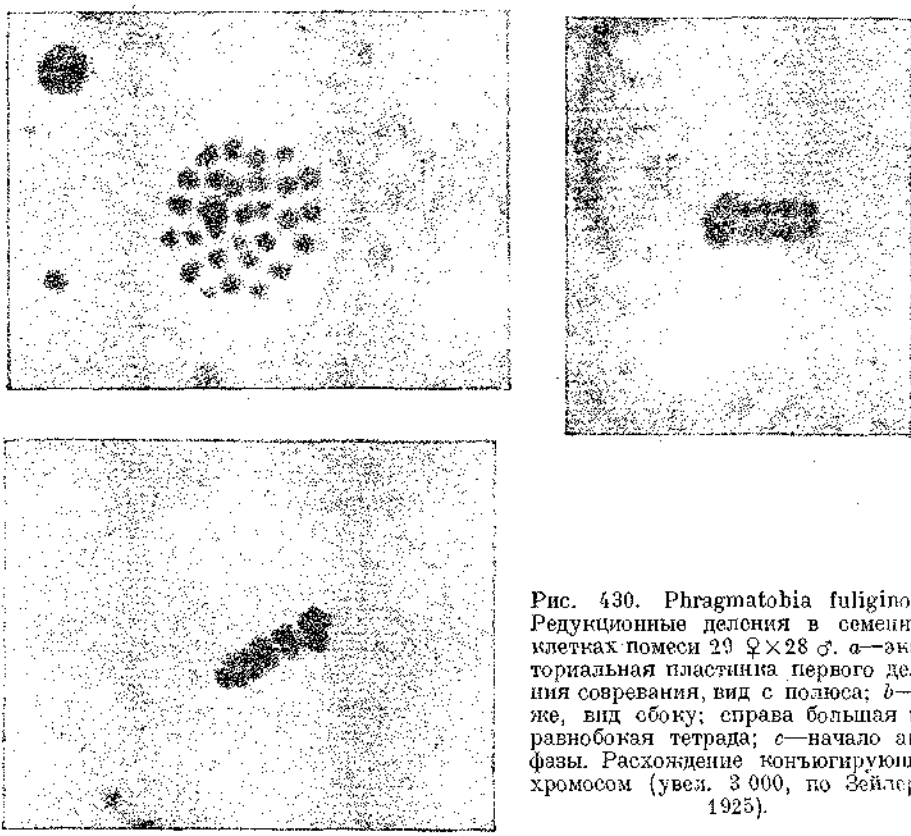


Рис. 430. Phragmatobia fuliginosa. Редукционные деления в семенных клетках помеси 29 ♀×28 ♂. *a*—экваториальная пластинка первого деления созревания, вид с полюса; *b*—то же, вид сбоку; справа большая неравнобокая тетрада; *c*—начало анафазы. Расхождение конъюгирующих хромосом (увел. 3 000, по Зейлеру, 1925).

переходят в редуцированном числе 22 в метафазу первого деления созревания. Состав каждой из них из двух половинок можно распознать по маленькому отверстию или по маленькой щели между ними. Первое деление—редукционное. Оно снова отделяет друг от друга конъюгирующие хромосомы. Второе деление—эквационное.

Зиготная редукция доказана исследованиями Добелля и Рейхенова у кокцидий. После слияния ядер в синапсисе образуется вытянутый в длину хроматиновый клубок—стадия, всюду встречающаяся и раньше описывавшаяся под названием «веретена оплодотворения». Однако на основании новых исследований нужно думать, что это—измененная стадия букета, в которой у Caryolysus пять пар отчетливо видных больших различных хромосом прилегают параллельно друг к другу (рис. 433). Укорачиваясь все время, хромосомы этого клубка превращаются в двойные хромосомы, вступающие в гаплоидном числе в первое редукционное деление. Во время первого деления конъюгирующие хромосомы расходятся, так что во всех последующих делениях ядра оказывается гаплоидное число хромосом.

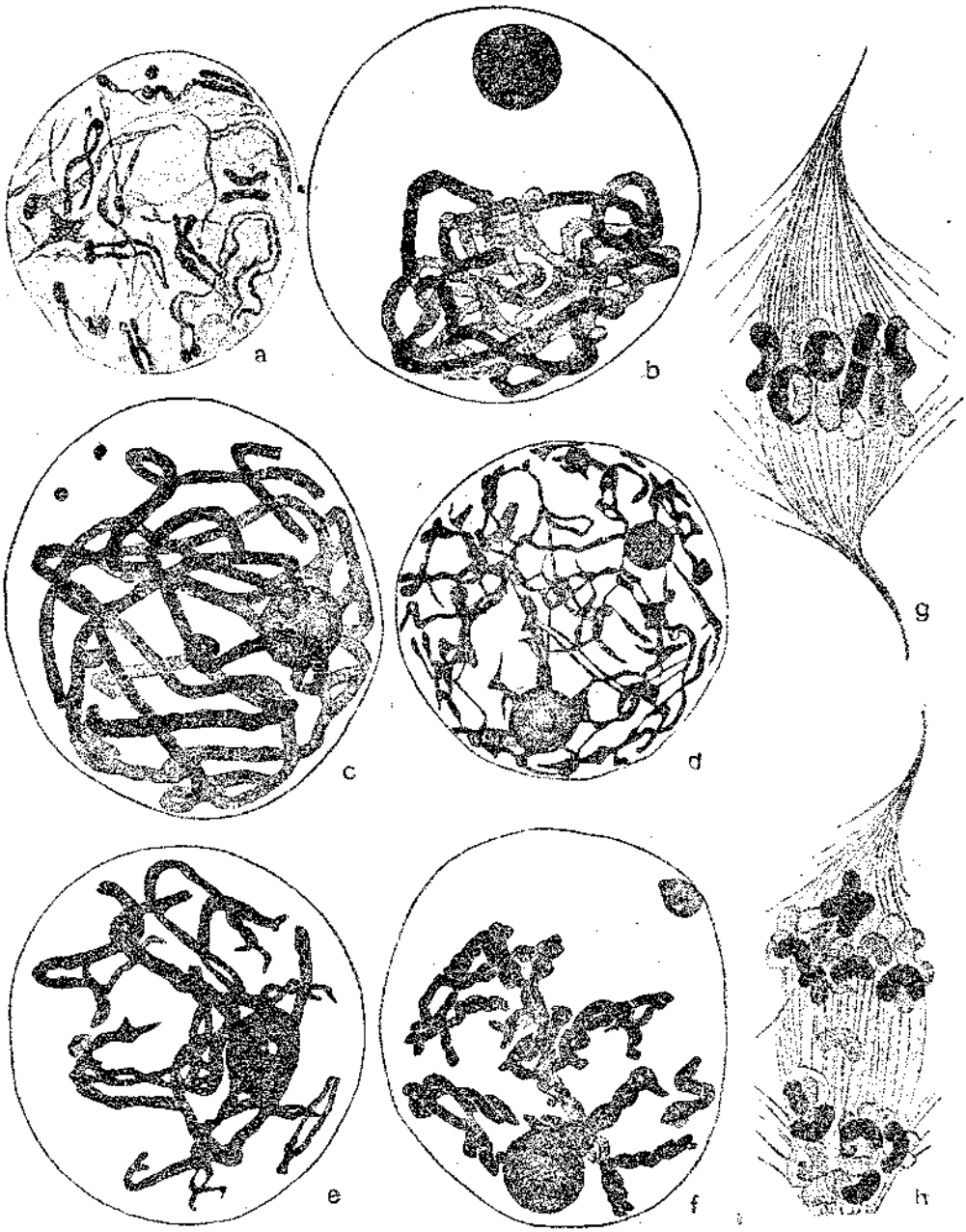
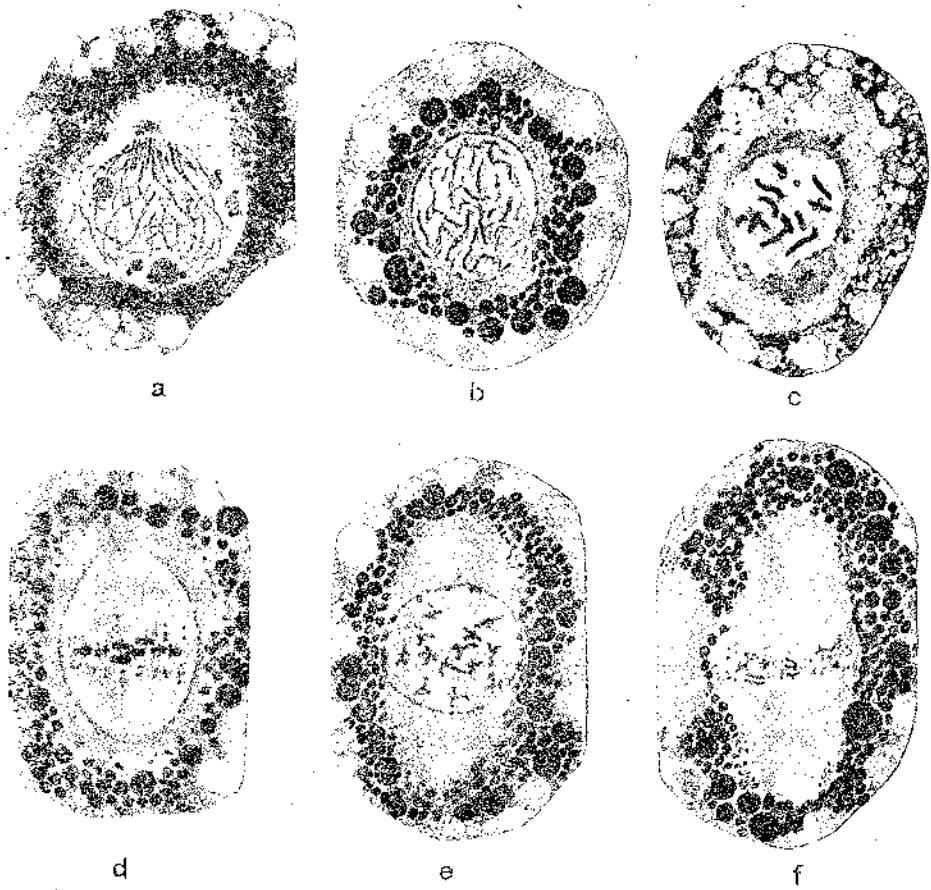


Рис. 431. Редукционное деление Adoxa moschatellina. *a*—лептонема, только что начинающееся сближение хроматиновых нитей; *b*—синапсис; *c*—постепенное разрежение сети, пахинема; *d*—пахинема наполнила все ядро; *e*—продольное расщепление пахинемы; *f*—сильное винтовое скручивание партнеров друг около друга; *g*, *h*—первое деление созревания (увел. 1 800, по Лагербергу, 1916, из Тишлера).

У простейших встречаются и другие признаки синаптических явлений, предшествующих делению созревания. Так например можно с уверенностью принять за измененную стадию букета так называемую стадию



Фиг. 432. Actinophrys sol. Процессы редукции. Продольные разрезы через отдельные клетки. *a*—разгар стадии букета (центросферы с лучами); *b*—ранняя стрепситенная стадия; *c*—диакинез (уплотнения центросфер зачернены); *d*—метафаза редукционного деления; *e*—в интеркинезе центросферы опять видимы; *f*—ранняя метафаза эквационного деления. Темноокрашенные шары—жир, почерневший от осмиевой кислоты (увел. 1 950, по Белару, 1925).

полумесяца, которая наблюдается у микронуклеусов конъюгирующих инфузорий до наступления деления созревания. Однако в деталях во всяком случае эти явления как у инфузорий, так и у большинства других простейших еще точно не выяснены, чему нельзя удивляться при малых размерах объектов. Несмотря на недостаточно полное знание тонких деталей процессов деления созревания у простейших на основании иногда прямо поразительного совпадения исследованных в последнее время некоторых случаев с синаптическими явлениями у высших животных и растений следует притти к заключению, что это совпадение не случайное морфологическое сходство, но результат общей закономерности. Закономерность эта выражается в том, что в последнем акте оплодотворения две гомологичных, соответствующих друг другу хромосомы, отцовская и ма-

теринская, связываются или иногда сливаются совершенно друг с другом и позднее опять расходятся во время редукционного деления, или оставаясь неизмененными или же после взаимного обмена отдельными группами хромомер (как это заставляют думать некоторые явления наследственности) (рис. 434, 436).

Раньше много спорили о том, происходит ли редукция всегда во время первого деления созревания (п р е р е д у к ц и я), как это принимал

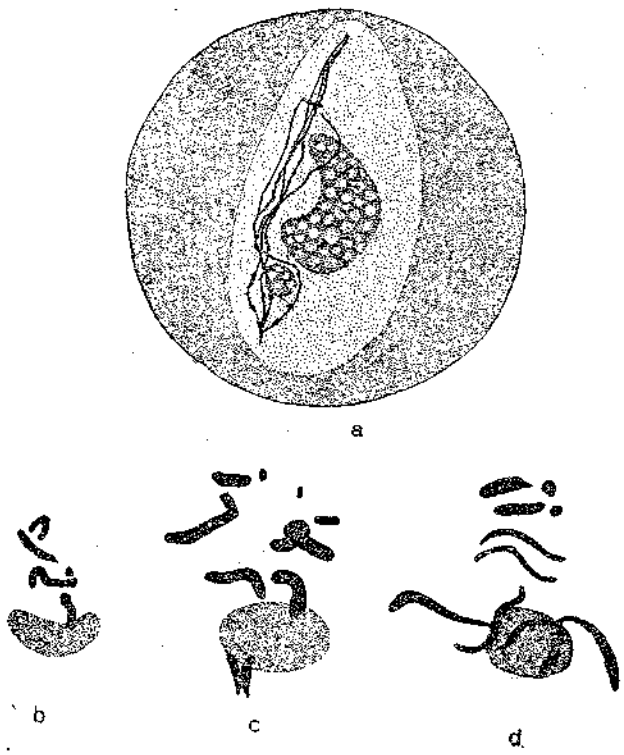


Рис. 433. Karyolysus lacazei (*a*, *c*, *d*) и bicapsulatus (*b*). Явления редукции. *a*—ранняя стадия букета (веретено оплодотворения); *b*—диакинез (с 5 цельными бивалентными хромосомами); *c*, *d*—метафаза редукционного деления. Расхождение бивалентных хромосом (увел. *a*—1 800, *b*—*d*—2 500, по Рейхенову, 1921).

Грегуар, или же, наоборот, первое деление созревания может быть эквационным, а второе—редукционным делением (п о с т р е д у к ц и я). В настоящее время этот вопрос определенно решен в том смысле, что бывают как прередукция, так и постредукция, и что у одного и того же объекта отдельные хромосомы могут держаться независимо друг от друга, т. е. что одни могут редукционно разделяться в первом, другие—во втором делении созревания (ср. схему на рис. 435). Вопрос о том, в каком из двух делений происходит редукция, может решаться определенно чисто цитологическими исследованиями только в том случае, когда конъюгирующие пары хромосом чем-нибудь отличаются друг от друга. Прежде всего таковы половые хромосомы, как видно например на типе *XY* у Lygaeus (рис. 475). Позднее, особенно при сперматогенезе кобылок, было найдено, что кроме половых хромосом иногда и нормальные пары хромосом (так называемые а у т о с о м ы) могут также представлять типичные

различия, причем оказалось, что такая определенная пара хромосом представляет как прередукцию, так и постредукцию (рис. 436 и 437). Это было недавно статистически проверено Карозерс. Так, у кобылки Tri-cherotropis она нашла неравную пару хромосом, которая в исследованных трехстах первых делениях созревания у 90% делилась прередукционно, а у 10%—постредукционно. Если одновременно появлялась вторая различимая пара хромосом, то можно было установить, что ее деление в первом и втором делении созревания давало другой процент. Подобные отношения были установлены и у кобылки Mecostethus (рис. 437).

Такой же результат был получен совершенно другим методом, именно посредством анализа тетрад гаплонтов или диплогаплонтов. При помощи изолированного выращивания образовавшихся при редукционном делении четырех спор и испытания последующего при редукции расщепления определенных свойств и в первую очередь пола, можно на основании выращивания судить с полной достоверностью, когда произошла редукция—при первом или втором делении созревания. Особенно показательно такое исследование на аскомицетах, потому что здесь аскоспоры лежат в сумке в определенном порядке, соответствующем предыдущим делениям клетки. Так, Додж проверил у Neurospora sitophila пол и признак, локализованный в другой паре хромосом (желтую и белую окраску спор), и установил, что обе пары хромосом могут делиться независимо друг от друга прередукционно и постредукционно, как это видно на схеме (рис. 438). Такой же результат получен тем же методом Гюттигом для Ustilago (головня). Он нашел, что обе пары хромосом могут делиться 1) прередукционно, 2) постредукционно или 3) аутосома может делиться прередукционно, а пара половых хромосом постредукционно. Кроме того он установил, что внешние условия, как например температура, сильно влияют на то, наступит ли пре- или постредукция. Так, пара половых хромосом давала при температуре в



Рис. 434. Схема параллельной конъюгации хромосом. *a*—анафаза деления сперматогония; *b*—*g*—конъюгация (ср. рис. 425, *d*—*g*) (по Белару, 1928).

25°—30% прередукции и 70% постредукции, а при 25° — 9% прередукции и 91% постредукции.

Наконец особого внимания заслуживают процессы редукции при партеногенезе. При гаплоидном партеногенезе они проходят нормально, при диплоидном, напротив, наблюдается большое разнообразие. И здесь наступают деления созревания, однако часто только одно. Псевдоредукция иногда имеет место, иногда—нет. В первом случае естественно проходит только одно деление созревания без редукции, а в последнем случае совершенно не происходит редукции. Это объясняется тем, что хотя стадия букета и синаптические явления (например у Copepoda, Ostracoda и бабочек) происходят так же, как у нормальных требующих оплодотворения яиц, но конъюгировавшие хромосомы раньше расходятся друг от друга. Они переходят отдельно друг от друга в экваториальную пластинку

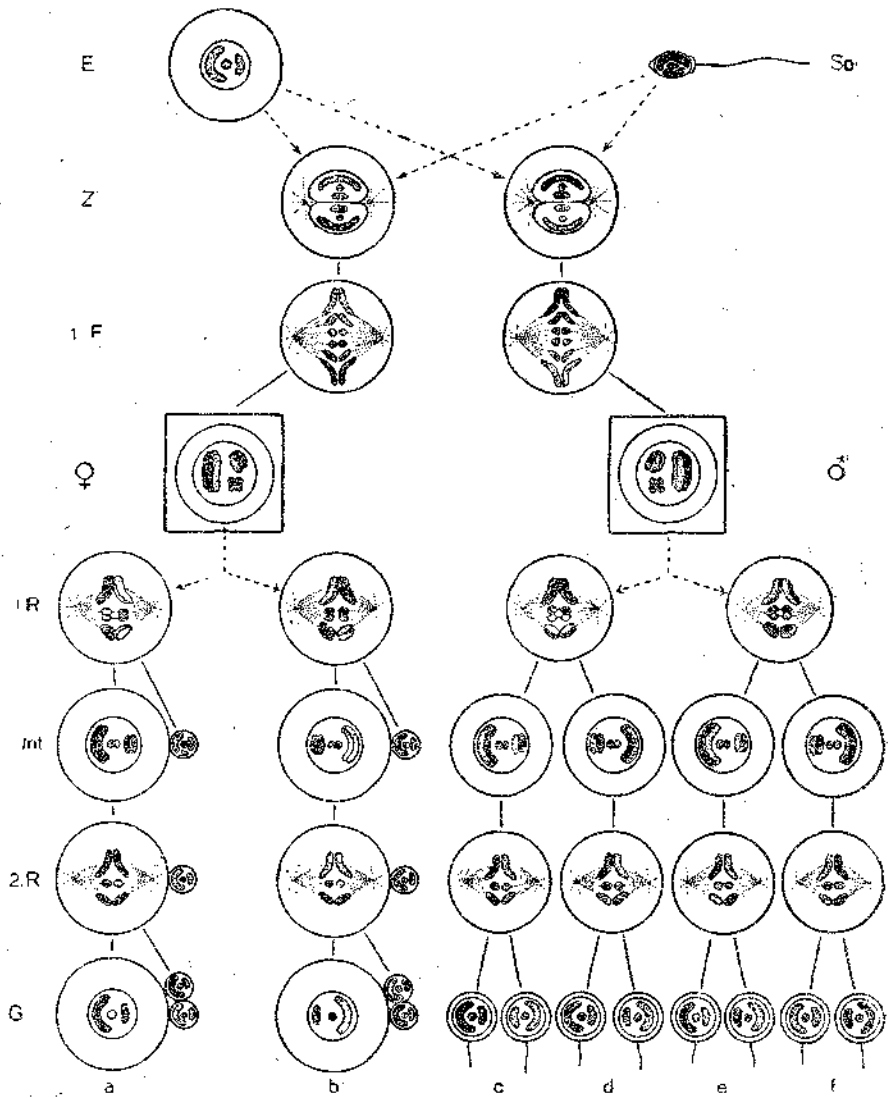


Рис. 435. Схема поведения хромосом при оплодотворении и редукции у Metazoa. Материнские хромосомы отмечены пунктиром, отцовские—черным. Квадраты обозначают тело особи, вписанные в них круги—ово или сперматоциты с конъюгированными хромосомами. *a*—редукция всех хромосом в первом делении созревания; *b*—редукция двух пар хромосом в первом и редукция самой маленькой пары во втором делении созревания; *c*—редукция всех хромосом во втором делении созревания. Во втором снизу горизонтальном ряду четыре возможных положения диад в веретене, которые представляют восемь возможных комбинаций отцовских и материнских хромосом; *E*—яйцо; *sp*—сперматозоид; *z*—зигота; *1F*—первое деление дробления; *1R*, *2R*—первое, второе деление созревания; *Int*—интеркинез; *G*—гоны (зрелое яйцо, сперматиды) (по Белару, 1932).

первого деления созревания, после чего тотчас же происходит эквационное деление.

Отсюда понятно, что связь между редукцией и оплодотворением не простая связь причины и следствия, так как даже при диплоидном парте-

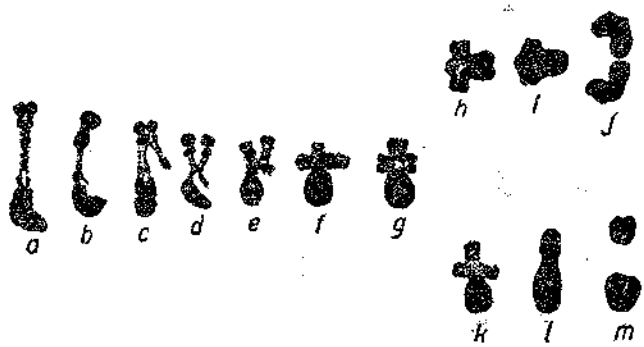


Рис. 436. Phrynotettix magnus. Пре- и постредукция гетероморфной пары (гемини) «*C*». Из различных сперматоцитов одной и той же особи. *a*, *d*—диплотенная стадия; *c*, *d*—усиливающееся расщепление тетрады; ясно, что у одного из партнеров нехватает обеих больших конечных хромомер; *e*, *f*—диакинез; *g*—метафаза первого деления созревания; *h*—*j*—постредукция; эквационное деление тетрады в первом делении созревания; *k*—*m*—редукционное деление первого деления созревания (увел. 1 700, по Уинричу, 1916, из Дендоллы).

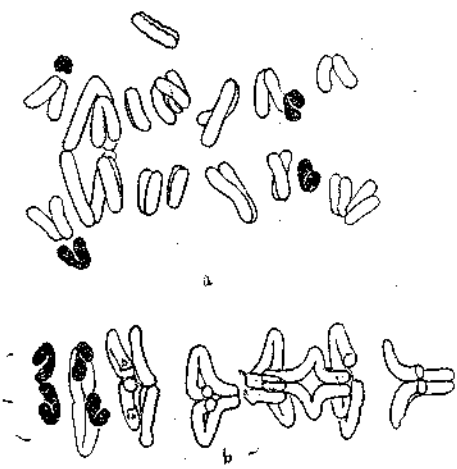


Рис. 437.

Рис. 437. Mecosthetus gracilis (кобылка). *a*—вид сбоку первого деления сперматоцита. Анафаза. Различное разделение двух маленьких гетероморфных пар (гемини), налево—редукционно, направо—эквационно; *b*—то же самое. Обе гетероморфные гемини разделились эквационно (по Карозерс, 1931).

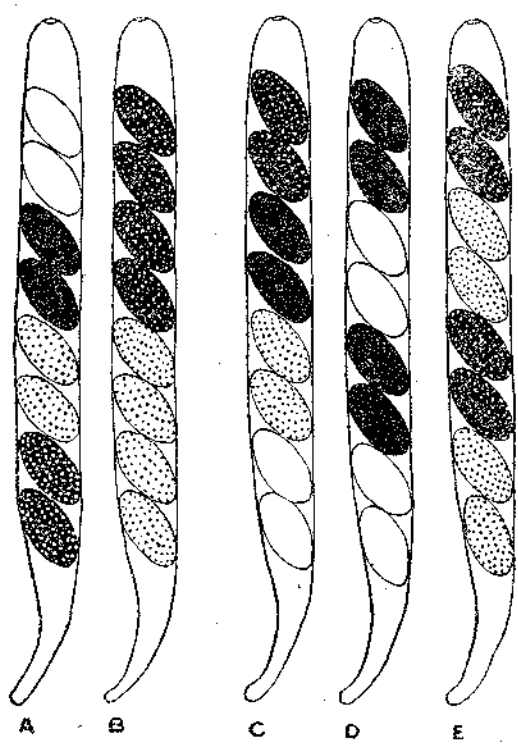


Рис. 438.

Рис. 438. Neurospora sitophila (аскомицет). Схема независимого разделения факторов пола и цвета в первом или втором делении созревания. Черное и белое означает два пола, пунктир и отсутствие пунктира—желтый и белый цвет конидий. *A*—факторы цвета разделились в первом делении ядра (по четыре желтых и по четыре нежелтых споры рядом), факторы пола—во втором [попеременно две черные (+) и две белые (—) споры]; *B*—факторы цвета, одинаково желтые (гомозиготные); в первом делении ядра разделились только факторы пола; *C*—факторы цвета разделились во втором делении ядра, факторы пола—в первом делении ядра; *D*—факторы цвета (белые) одинаковые, половые факторы разделились во втором делении; *E*—факторы цвета (желтые)—одинаковые, факторы пола разделились при втором делении ядра (по Доджу, 1930).

ногенезе нет настоящей редукции. Редукция у животных так тесно связана с образованием гамет, что она появляется и там, где ей, так сказать, делать нечего. Еще яснее это выступает при сперматогенезе гаплоидных

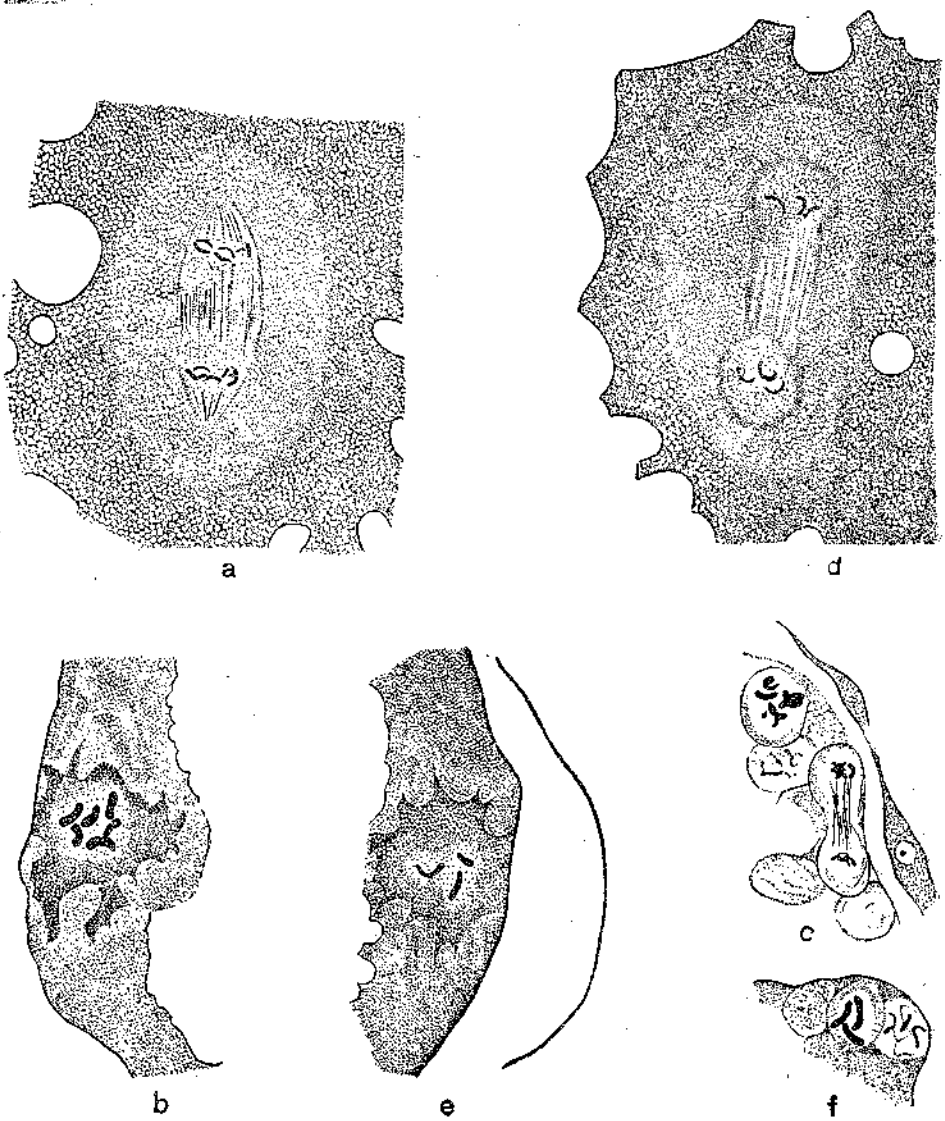
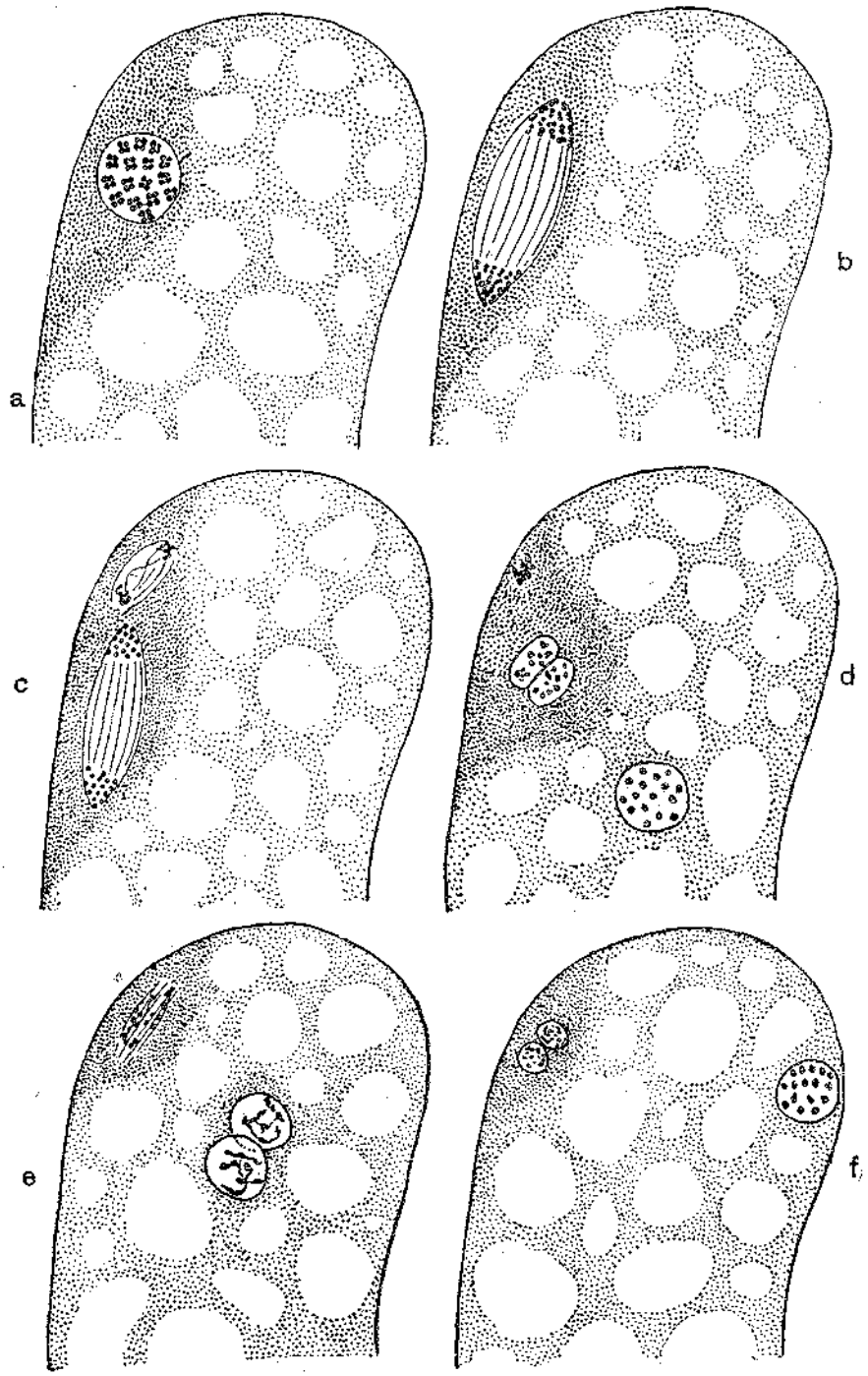


Рис. 439. Tetranychus bimaculatus. Гаплоидный партеногенез. *a*—первое деление дробления самки с 6 хромосомами в анафазе; *b*—митоз бластодермы ее с 6 хромосомами; *c*—деление овогоний, 6 хромосом; *d*—первое деление дробления самца, анафаза, 3 хромосомы; *e*—митоз бластодермы самца; *f*—митоз сперматогония с 3 хромосомами (увел. 1 800, по Шрадеру, 1923).

самцов (см. ниже). Можно утверждать вполне определенно, что и здесь нет главного условия редукции: существования двух геномов (наборов хромосом).

В случаях гаплоидного или генеративного партеногенеза яиц животных (самый известный пример—пчела) имеются налицо оба редукционных



440. Деления созревания яйца пчелы. *a*—незрелое яйцевое ядро с 32 хромо-[illegible], равными 16 тетрадам; *b*—первое деление созревания (редукция), деление [illegible] раздвоенных хромосом, диад; *c*—второе деление созревания, деление на 16 от-[illegible]ных хромосом, сверху—деление первого редукционного ядра; *d*—зрелое яйцо с [illegible]ким яйцевым ядром (16 хромосом) и 3 редукционных ядра; *e*—оплодотворенное [illegible] в середине оба пронуклеуса, наверху налево—слившиеся редукционные ядра); —[illegible]теногенетическое гаплоидное яйцо трутня (упрощено, по Нахтсгейму, 1918).

деления, и яйцо развивается с гаплоидным числом хромосом. Здесь, как уже ранее было сказано, партеногенез связан с определением пола, так как гаплоидные партеногенетические яйца дают самцов. При сперматогенезе подавляется следовательно редукционное деление, что и понятно, если принять во внимание существование только одного набора хромосом. Один из простейших случаев этого рода описан недавно Шрадером

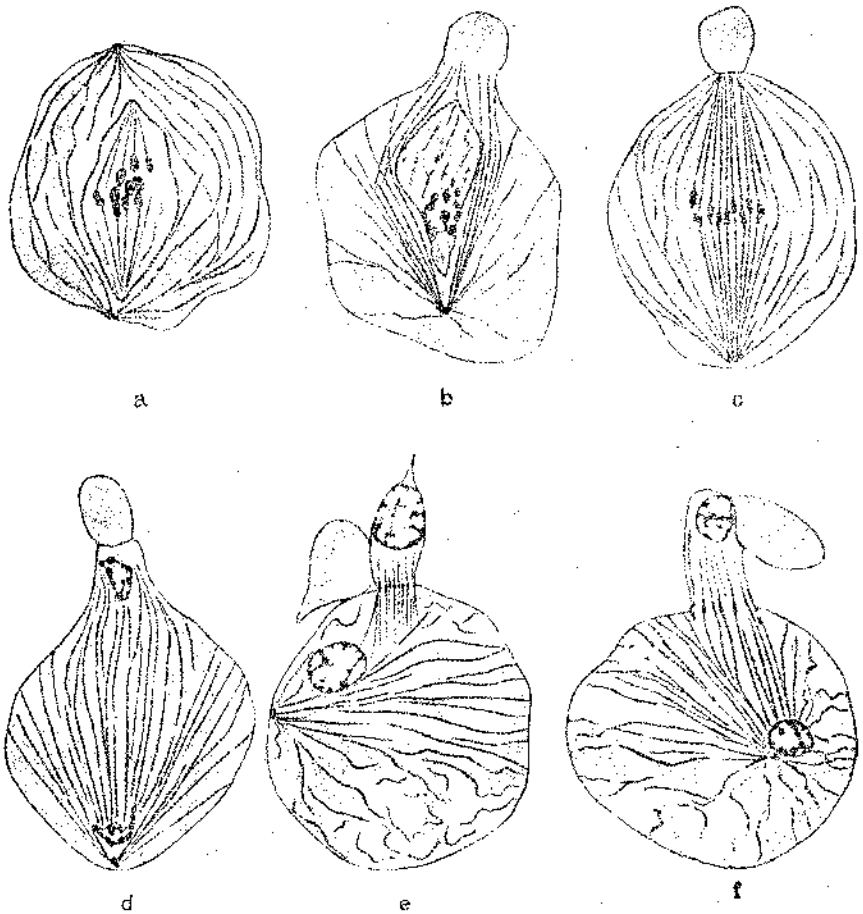


Рис. 441. Деление созревания сперматоцитов пчелы. *a*—*c*—выталкивание плазматической почки, ядро не делится; *d*—*f*—образование второго направляющего тельца с ядром. Рядом—первое безъядерное направляющее тельце (по Мевесу, 1907).

(Schrader) у клеща Tetranychus bimaculatus. Оплодотворенные яйца диплоидны и содержат 6 хромосом (рис. 439, *a*). Овогонии также содержат диплоидное число хромосом (*c*). Партеногенетические яйца, напротив, развиваются с гаплоидным числом хромосом (3). Все клетки мужского развивающегося эмбриона и сперматогонии также содержат простой набор хромосом (рис. 439, *d*—*f*).

То же самое наблюдается и у пчелы. Здесь число хромосом во всяком случае больше, и дело усложняется еще тем, что на некоторых стадиях хромосомы появляются не в нормальном числе, но в меньшем. Хромосомы соединяются в группы из двух и более хромосом (Нахтсгейм). Не остана-

ливаясь на этих усложнениях, мы представляем существующие здесь отношения в несколько схематической, упрощенной форме (рис. 440). При созревании яйца 32 хромосомы редуцировались наполовину (см. рисунок). Этот процесс совершается как в яйцах, которые после оплодотворения дадут самок, так и в яйцах, которые, развиваясь партеногенетически, дадут трутней: у них отсутствует осеменение и оплодотворение. Развивающийся из гаплоидного яйца трутень гаплоиден, а у гаплоидного животного естественно совсем нет редукционного деления, так как он содержит лишь один набор хромосом. Это легко наблюдать при сперматогенезе у трутня, как показал Мевес (рис. 441). Ядро сперматоцита подготовляется к делению (развивается шестнадцать хромосом), однако оно не делится, а отделяется лишь небольшой комочек плазмы. Таким образом подавляется первое деление созревания. За ним следует второе в виде нормального эквационного деления. Однако и здесь не образуется способного функционировать сперматида, но, как и при созревании яйца, выталкивается нечто вроде полярных телец. Таким образом из сперматоцита происходит о д н а е д и н с т в е н н а я сперматида. У осы это явление протекает несколько иначе. Здесь при втором делении созревания сперматоцит делится на две одинаковых по величине дочерних клетки (сперматиды), превращающиеся каждая в спермий.

б) Гаметы и их биполярное половое различие

Мы видели, что при гологамном оплодотворении гаметы морфологически ничем не отличаются от обычных вегетативных особей. Лишь судьба их иная: вегетативные организмы делятся, половые—сливаются. Только при мерогамии можно говорить о половом размножении, которое у всех многоклеточных организмов всегда связано с оплодотворением. Мы указали при описании отдельных типов процесса оплодотворения на широкое распространение морфологической изогамии у простейших, водорослей и грибов, и не только в случаях гологамии, но и мерогамии. В то же время подчеркивалось, что морфологическое половое различие гамет, начиная с изогамии до самой крайней оогамии, несомненно развилось вторично независимо в самых различных группах Protozoa. Эти факты привели к распространенному до сих пор взгляду, что пол, т. е. собственно половое различие гамет, не первичное, характерное для оплодотворения свойство и что при изогамии половые отличия отсутствуют, а половые различия произошли скорее вторично и только вторично связаны с оплодотворением. Таким образом принимают, что при полной изогамии нет двух разных полов и двух разных сортов гамет, но при определенных условиях каждая половая клетка до известной степени может копулировать со всякой другой (Чурда, Пайнкс и др.). Против этого говорит то, что согласно новым исследованиям не только при мерогамной изогамии, но даже и при гологамной почти в каждом точнее изученном случае наблюдаются биполярные половые отличия, будут ли они морфолого-цитологические, или они скажутся в отношении обоих сортов гамет друг к другу, или физиологически еще как-нибудь иначе.

При описании отдельных процессов оплодотворения неоднократно указывалось на половые отличия форм, кажущихся изогамными. Следует напомнить различия у грегарин (стр. 418) и физиологически различное поведение гамет Actinophrys (стр. 415), так же как и изогамных гермафродитных инфузорий, у которых можно ясно видеть половые различия как цитологически в преобладании локомоторных ядерных компонентов в ядре муж-

ских гамет, так и в их поведении (см. стр. 430). Здесь следует добавить, что дифференцировка пола у многих грегарин захватывает даже гаметообразующие родительские клетки, гамонты, так что появляются вторичные половые признаки и именно даже в тех случаях, когда гаметы морфологически не отличимы (Берлин). Эти различия состоят в отличии аппарата Гольджи, запасных веществ, а также в различном отношении к окраске митохондрий и других частей клетки обоих полов (Леже и Дюбоск, Берлин, Мюль, Жуае-Лаверн). Различия могут наступать уже в ранних стадиях роста. Их связь с полом обнаруживается в том, что у одной части этих грегарин две особи (позднее гамонты) очень рано соединяются вместе в так называемую «сизигию», вместе растут и вместе инцистируются. Примит, передняя грегарина, по Жуае Лаверню всегда бывает при этом женская, а сателлит (задняя)—мужская (рис. 442). О половом физиологическом различии при морфологической изогамии бурой водоросли Ectocarpus siliculosus заключили на основании давно известного наблюдения, что здесь копулируют друг с другом лишь гаметы, происходящие от разных родительских растений, причем по поведению обоих видов гамет сразу отличима их мужская или женская природа (Бертольд, Ольтманс). Эти данные недавно были совершенно определенно установлены широко поставленными опытами Гартмана. Женские гаметы раньше утрачивают подвижность и оседают, мужские—остаются подвижными дольше. Если прибавить мужские гаметы к еще очень подвижным женским, последние оседают, втягивают жгутики, а мужские гаметы окружают в большом количестве женскую, как сперматозоиды яйцо животных. Мужская гамета приближается затем к женской и сливается с ней, тогда как остальные вскоре оставляют оплодотворенную зиготу (рис. 443). У большинства водорослей, имеющих свободно подвижные гаметы, оплодотворение происходит, как показали новейшие исследования Гартмана и его сотрудников, таким же образом, как у Ectocarpus, с образованием групп или скоплением многих гамет (рис. 444). Хотя образование групп происходит только при комбинации двух сортов гамет, происходящих от двух различных родителей, но в таких случаях нельзя отличить мужские гаметы от женских по их поведению. Такое образование групп встречается не только при наследственном генотипическом разделении полов и у раздельнополых организмов, но и у смешаннополых. Несмотря на это в последнем случае были обнаружены физиологические различия, но к этому мы вернемся только после рассмотрения физиологических различий тех изогамных форм, у которых пол наследственно закреплен. Здесь с особенной ясностью выявляется то, что несмотря на отсутствие какого бы то ни было наружного признака имеются два пола и образуются два сорта хотя наружно и одинаковых, но внутренне различных особей и гамет. Это внутреннее физиологически различное половое состояние, как мы видели, вызывается редукционным делением и конституционно строго сохраняется при всех вегетативных агамных актах размножения. Такой случай был впервые открыт Блэкели у Mucorinae (см. стр. 486).



Рис. 442. Gregarina polymorpha (споровик, грегарина). Сизигия молодых ♀ (наверху примит) и ♂ гамонтов (внизу сателлит), очень различно окрашенных нейтральротом (ув. около 850, по Доротее Мюль, 1921).

Блэкели обозначил различие полов знаками + и —, так как у него не было данных, чтобы назвать один пол мужским, а другой—женским (подробности о генотипическом определении пола см. в следующем отделе, стр. 485). Подобные случаи весьма распространены у грибов. Хотя при гаплогенотипическом определении пола у изогамных водорослей и грибов имеется строгое разделение на два и только на два пола, была сделана попытка выявить

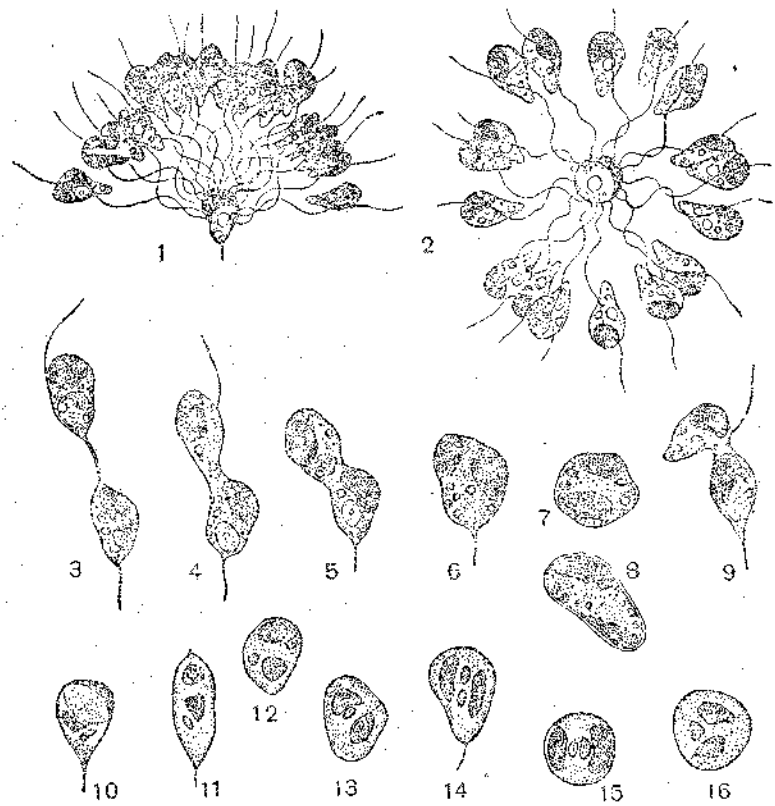
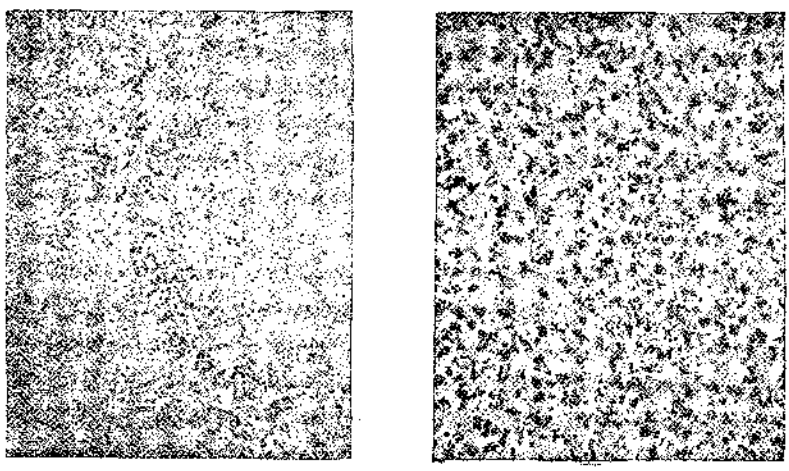


Рис. 443. Копуляция гамет у Ectocarpus siliculosus. *1—9*—прижизненная картина; *10—16*—по окрашенному материалу; *1* и *2*—группа оплодотворения сбоку *(1)* и сверху *(2)*; *3—9*—слияние гамет; *10* и *11*—отдельные гаметы; *12—15*—зиготы с обоими хроматофорами и ядрами; *16*—зигота с копуляционным ядром (по Бертольду и Ольтмансу).

это различие по существу в зависимости от того, отличаются ли друг от друга оба сорта гамет более или менее ясно морфологически, как яйца и семенные клетки высших организмов, или нет. Полагали, что говорить о половом различии можно только в первом случае, а в другом имеется только наследственно закрепленная способность к копуляции. Но у близкородственных форм и даже среди форм, относящихся к одному и тому же виду, у одного вида копулирующие гаметы бывают все разной величины и последовательно можно отличать мужские от женских, тогда как у других никакого различия в величине нет. Тем не менее механизм и неизменное образование двух сортов гамет одинаковы; поэтому в высшей степени маловероятно, чтобы было такое различие между этими обоими случаями. Так например по Килину Enteromorpha intestinalis ясно анизогамна (рис. 445).

тогда как остальные исследованные виды Enteromorpha не обнаруживают ни малейшей морфологической разницы. Мэвус недавно нашел, что у генотипически раздельнополой Chlamydomonas eugametos +- гаметы, так же как и морфологически одинаковые с ними —-гаметы выделяют специфические +- и —- вещества (мужские и женские) в жидкость, в которой они культивируются. Эти вещества можно затем фильтрованием отделить от гамет. Эти вещества вызывают взаимное притяжение и образование групп +- и —- гамет, которое, как указано выше, предшествует самой копуляции (рис. 446). Эти специфические половые вещества образуются в действенном количестве только на свету и при освещении в течение 30—40 минут. С этим вполне согласуется то, что, как известно, гаметы



a *b*

Рис. 444. Cladophora shuriana (зеленая морская водоросль). Образование групп и копуляция. *a*—гаметы одного пола (с одного растения); *b*—то же самое после прибавления второго сорта гамет другого пола (увел. около 45, по неизданным опытам и фотографиям Фэйна, из Гартмана, 1932).

никогда не копулируют в темноте, даже если их перенести из темноты на свет. По имеющимся до сих пор исследованиям, правда, распространявшимся только на небольшое количество видов, эти половые вещества специфичны для вида. Они разрушаются при температуре 50° и при нормальной температуре теряют свое действие через 6—12 часов. Нахождение этих веществ достоверно доказало, что оба сорта гамет выделяют два специфичных для пола вещества, т. е. мужское и женское, чем и устанавливаются половые физиологические признаки.

Таким образом при наследственно закрепленном определении пола даже у изогамных форм всегда признается наличие двух полов, но относительно так называемого фенотипического определения пола (подробности см. стр. 474) часто выражаются сомнения, можно ли вообще говорить здесь о двух полах, особенно, когда копулирующие гаметы образованы одним и тем же родительским организмом и следовательно налицо так называемый гермафродитизм, или смешаннополость. Если половые клетки при гермафродитизме морфологически различны (♂ и ♀), то здесь все же нет никакого сомнения, что копулируют только половые клетки ♂ и ♀; это видно всегда. Но если при изогамии отсутствуют всякие признаки полового раз-

личия, то с некоторым правом можно утверждать, что здесь вообще нет никаких половых различий и следовательно никаких двух полов, но каждая половая клетка до некоторой степени может копулировать с другой

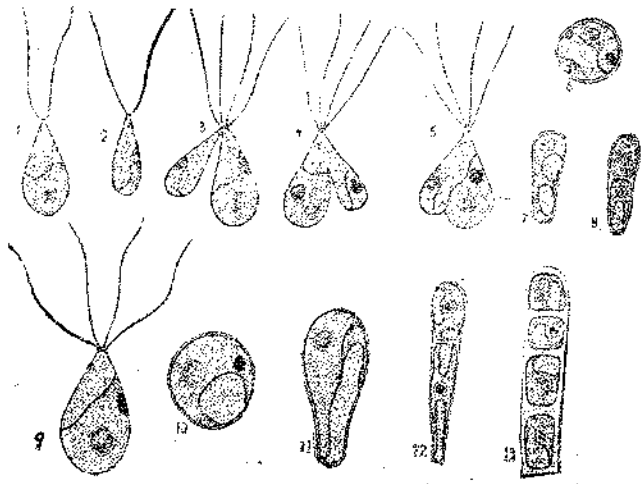
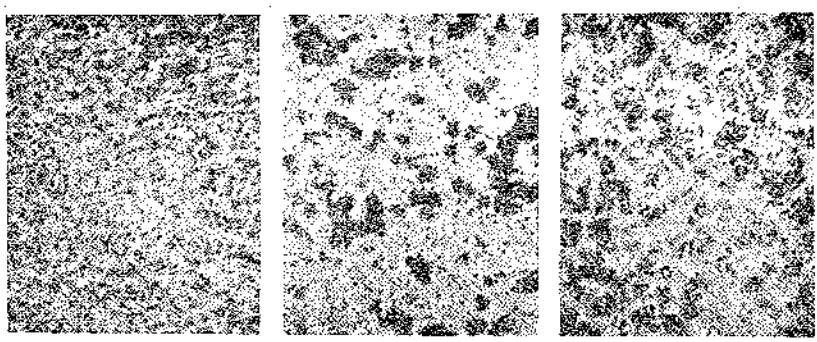


Рис. 445. Enteromorpha intestinalis. *1*—женская гамета; *2*—мужская ♂ гамета; *3—5*—стадии копуляции; *6*—зигота; *7—8*—проростки (старшему 9 дней); *9*—зооспора; *10—13*—проростки из зооспор (увел. *1—6* — 2 500, *7—8* — 1 000, *9—11* — 2 500, по Килину, 1930).

и что копуляция зависит только от различной степени зрелости половых клеток (Чурда, Майнкс, Пашер). Геммерлинг и Мэвус недавно доказали для различных водорослей, что и здесь образуются только два сорта гамет



a *b* *c*

Рис. 446. Chlamydomonas eugametos (Phytoflagellata). *a*—гаметы одного пола; *b*—то же самое при прибавлении гамет другого пола (— - гаметы). Нормальное образование групп; *c*, + - гаметы после прибавления — - вещества другого пола. Ненормальное образование групп (без копуляции) между гаметами одного пола (увел. 40, по неопубликованным опытам Мэвуса).

и копулируют только принадлежащие к разным сортам гаметы. Как доказательство приведем по Мэвусу всегда гермафродитную и изогамную пресноводную водоросль Protosiphon botryoides. Гаметы Protosiphon совершенно одинаковы и гаметы, происходящие от о д н о г о и т о г о же

растения, после предварительного образования групп копулируют попарно. Из 10 изолированных некопулировавших гамет были заложены отдельные культуры (так называемые клоны), которые через некоторое время в соответствующих условиях начали копулировать. Но гаметы никогда не копулируют все, и всегда остается бо́льший или меньший неслившийся остаток. Эти оставшиеся гаметы изолировались и затем комбинировались друг с другом (рис. 447). При этом оказалось, что остаточные гаметы 10 различных культур делятся на два сорта и следовательно представляют +- и —- гаметы, которые, как при наследственно биполярной раздельнополости, никогда не копулируют друг с другом, но только с каждым сортом гамет другого пола. Такие же результаты были получены и у других изогамных водорослей. Более того, и здесь в жидкости культуры в этих изолированных остаточных гаметах можно было обнаружить специфические половые вещества, +- и —-вещества, которые, как в приведенном выше случае наследственного определения пола, вызывают притяжение и образование групп гамет. Таким образом для самого крайнего и простейшего случая изогамного оплодотворения доказано наличие двух сортов гамет, копулирующих не между собой, а только с партнером, и в то же время найдено также и физиологическое различие полов в форме специфических +- и —- веществ, вызывающих образование групп различных половых гамет.

	1	2	4	5	6	7	3	8	9	10
1		—	—	—	—	—	+	+	+	+
2	—		—	—	—	—	+	+	+	+
4	—	—		—	—	—	+	+	+	+
5	—	—	—		—	—	+	+	+	+
6	—	—	—	—		—	+	+	+	+
7	—	—	—	—	—		+	+	+	+
3	+	+	+	+	+	+		—	—	—
8	+	+	+	+	+	+	—		—	—
9	+	+	+	+	+	+	—	—		—
10	+	+	+	+	+	+	—	—	—	

Рис. 447. Protosiphon botryoides (зеленая водоросль). Комбинация остаточных гамет десяти фенотипических смешаннополых культур (полученных из 10 изолированных гамет). Шесть *(1, 2, 4, 5, 6, 7)* принадлежат к одному (+), четыре *(3, 8, 9, 10)*—к другому (—) полу (по опытам Фр. Мэвуса, 1932).

При современном уровне наших знаний можно во всяком случае утверждать, что вероятно всюду в разной форме существует по крайней мере физиологическое биполярное половое различие гамет или их ядер. Оно представляет вместе с тем существенный признак процессов оплодотворения.

В настоящее время еще невозможно однако дать удовлетворительный ответ, в чем в сущности состоит половое различие гамет. Большей частью обращает на себя внимание разница их в величине, поэтому женские гаметы называют макрогаметами, мужские—микрогаметами. Однако это не является главным признаком; отмечают случаи, когда гаметы, которые по своим свойствам считаются безусловно мужскими, бывают больше женских, как например у Stylorrhynchus (см. стр. 417). Много важнее преобладание локомоторных функций и органелл у мужских и трофических функций у женских гамет, как например у равных по вели-

чие гамет некоторых грегарин. Именно в группе грегарин мы можем проследить это различие постепенно до крайней оогамии Echinomera и кокцидий (стр. 418). Мы находим у кажущихся изогамными инфузорий, которые по данным Прандтля при третьем делении микронуклеусов образуют подвижные ядра (мужские), особенно сильное развитие локомоторных ядерных компонентов. На то же самое указывает активное поведение гамет Actinophrys и Ectocarpus. Преобладание таких локомоторных компонентов можно считать таким образом существенной чертой мужских клеток.

Но и эта формулировка наталкивается на серьезные затруднения, устранить которые в настоящий момент мы не в состоянии. При объяснении физиологических различий некоторых изогамет мы не имеем никаких морфологических точек опоры, и не только у них, но и при оогамных процессах оплодотворения у явнобрачных и многих грибов. Имеющиеся в настоящее время наблюдения над половыми различиями ♂ и ♀ гамет (величина, запасные вещества, движение, поведение и т. д.) таким образом не дают нам никакого права считать единственно характерным какое-нибудь из этих морфологических или физиологических различий. Каждый отдельный признак различия мы находим выраженным в совершенно определенной степени у разных форм, и можно установить, что у других родственных форм он не встречается совсем. Но так как ни одному из этих признаков нельзя отдать предпочтения и каждый из них в отдельности может отсутствовать, причем наличие другого признака позволяет внешне установить половое различие, то не может иметь никакого значения и то, если в конце концов исчезают все постигаемые нашими средствами отличия полов и как при генотипическом, так и при фенотипическом определении пола остается как единственный уловимый признак полового различия или одинаковости только способность или неспособность копулировать друг с другом. Все морфологические и физиологические отличия, даже там, где со всей достоверностью можно и нужно говорить о мужских и женских гаметах, таким образом до сих пор не могут дать нам никаких указаний на то, в чем состоит сущность половой диференциации. Все, что можно установить фенотипического в морфологическом и физиологическом отношении, является только знаком неизвестного внутреннего различия сущности полового различия. Возможно, что недавно открытые + и —вещества, о которых говорилось выше, имеют какое-то отношение к этой различной внутренней сущности. Но это могут показать только дальнейшие исследования. Мы должны таким образом сознаться, что истинная сущность половых различий до сих пор еще не достаточно выяснена. Одно только кажется верным, что к существенным чертам оплодотворения относятся половые отличия и что половые отличия прежде всего представляют собой о т л и ч и я в я д р а х.

Как довод против последнего утверждения всегда приводились данные, доказывающие, что и протоплазма играет роль в разделении полов и в определении сущности половых отличий. Однако против этого аргумента говорят случаи, в которых в оплодотворении участвуют только ядра или обоих полов (как при крайнем случае аутогамии, например у Hypochnus, стр. 437, рис. 411) или по крайней мере только одного—мужского пола. Нельзя сомневаться в том, что последнее встречается фактически в самых различных типах оплодотворения. Такие случаи установлены бесспорно при оплодотворении яйца как у животных, так и у растений, при копуляции гаметангиев, при конъюгации инфузорий и в некоторых соматических процессах оплодотворения.

В настоящее время твердо установлено, что при генотипическом определении пола ядра и именно определенные наследственные зачатки в определенных хромосомах вызывают половую дифференцировку. В следующей главе эти условия будут рассматриваться подробнее и будет показано, что эти факторы наследственности не являются носителями двух половых потенций, а только о п р е д е л и т е л я м и, или р е а л и з а т о р а м и, пола (см. стр. 487). Можно считать установленным, что ядра являются носителями половых отличий, хотя во многих случаях и протоплазма играет определенную роль при появлении половых реакций. Чисто фенотипическое разделение полов у инфузорий точно так же приводит к заключению, что половая дифференцировка заключается в неодинаковых свойствах двух ядер. Уже гаплоидный, но гермафродитный микронуклеус посредством третьего деления микронуклеусов распадается на мужское и женское ядро, и при последующем обмене ядрами в другую клетку переходит одно только мужское ядро без протоплазмы. Здесь носителями собственно половых потенций должны быть ядра. Мы должны оставить нерешенным и вопрос о том, в каких ядерных структурах расположены собственно половые потенции и чем вызываются половые отличия.

Принимая локализацию половых потенций в ядре, мы тем самым не утверждаем однако, что протоплазма не играет никакой роли, в особенности при сложных процессах оплодотворения. Она не играет роли может быть лишь в таких простых случаях, в которых за разделением полов тотчас же следует половая реакция. Но по большей части оба этапа оплодотворения—1) разделение полов и 2) обнаружение половых отличий—отделены друг от друга более или менее длительными процессами развития, как это было указано выше (стр. 420, 425). В наступлении собственно половых явлений всегда должна принимать большее или меньшее участие и протоплазма. Так, д и ф ф е р е н ц и р о в к а полов у Phycomyces осуществляется генотипически, посредством редукционного деления перед первым спорообразованием; напротив, половая р е а к ц и я возникших таким образом мужских и женских клеточных нитей индуцируется позднее внешними условиями, через посредство протоплазмы. И у диплоидной Sagitta половая дифференцировка наступает фенотипически, посредством соматического клеточного деления после гаструляции (рис. 285, стр. 308). Но и здесь индифферентные зачатковые клетки становятся мужскими и женскими гаметами, способными к реакции, лишь на гораздо более поздней стадии развития, создающей внутренние условия, которые по отношению к зачатковым задаткам являются конечно условиями внешними. И несмотря на это и у Phycomyces и у Sagitta следует считать половые факторы локализованными в ядре.

Познакомившись подробнее с различием полов копулирующих клеток или ядер, с их происхождением и с деталями редукции, мы можем следующим образом определить сущность оплодотворения: «О п л о д о т в о р е н и е е с т ь с л и я н и е д в у х д и ф ф е р е н ц и р о в а н н ы х в п о л о в о м о т н о ш е н и и к л е т о к, и л и я д е р, с п о с л е д у ю щ е й р е д у к ц и е й». При этом понятие редукции охватывает и непосредственно предшествующую ей параллельную конъюгацию хромосом во время синапсиса. Оплодотворение таким образом не представляет собой краткий единый процесс, но сложный процесс, состоящий из половой дифференцировки, синаптических явлений и редукции. В каждом процессе оплодотворения можно

различить следующие шесть этапов, в свою очередь соединяющихся в три основных группы.

1. Половая дифференцировка.	1. Разделение полов, или предполовые (пресексуальные) явления.
2. Образование гамет, половая зрелость, или способность к реакции.	2. Половая реакция, или половые (сексуальные) явления в узком смысле слова.
3. Копуляция гамет.	
4. Кариогамия.	
5. Конъюгация хромосом (синапсис).	3. Последствия реакции, или послеполовые (постсексуальные) явления.
6. Редукция.	

Только совокупность этих шести этапов образует замкнутую цепь оплодотворения; если недостает одного из членов (отсутствовать может лишь один из конечных членов), то оплодотворение будет неполным. Наше описание показало, что три главных группы у разных организмов не только более или менее отделены друг от друга, но и могут быть связаны с другими процессами развития. Это можно сказать и относительно каждого из шести отдельных этапов. Несмотря на это все этапы нужно соединять вместе, так как они всегда идут закономерно в данном порядке. Таким образом предшествующие этапы представляют в то же время предпосылку и причину для последующих, и «сексуальность», половая дифференцировка есть первая причина всей цепи этих процессов. Ввиду важного значения сексуальности для проблемы оплодотворения в следующей главе будут более подробно рассмотрены новейшие данные о распределении, определении и наследовании пола и в связи с ними и теория сексуальности.

3. Определение пола и теория сексуальности

При сравнительном рассмотрении половых явлений всех, даже самых низших, организмов можно отметить четыре главных типа распределения и определения пола. Рассмотрим эти четыре типа по порядку каждый в отдельности, отмечая характеризующие их особенности и общие встречающиеся в них принципы. Таким образом мы в то же время подойдем и к общей теории сексуальности.

Но предварительно следует решить несколько вопросов относительно употребляемой нами терминологии и понятий, которые обозначают тот или другой термин. Всегда имеется два сорта половых клеток: мужские и женские, и в предыдущей главе указывалось, что оба вида гамет, копулирующих друг с другом, отличаются в половом отношении как ♂ и ♀, даже если нет никаких наружных отличий. Когда эти сорта гамет (или гаметангиев) развиваются на одной и той же особи или от тех же родительских клеток, то налицо смешаннополость (синезия). Если, наоборот, они развиваются на разных особях или от разных гамонтов (или в разных клонах), то налицо раздельнополость (гетерезия). Но установленная раздельность или смешаннополость сама по себе еще не дает никаких верных указаний на способ определения пола. Если наружные или внутренние условия развития определяют, какие клетки будут мужскими и какие—женскими, и следовательно пол не будет определяться какими-либо особыми факторами наследственности, то это будет называться фенотипическим определением пола. Оно связано со смешаннополостью, но может распространяться и на раздельность. Так как фенотипическое

определение пола может происходить как в гаплоидной, так и в диплоидной фазе, то оба первых типа мы обозначаем г а п л о- и д и п л о ф е н о т и п и ч е с к и м определением пола.

В противоположность фенотипическому определению пола является г е н о т и п и ч е с к о е, зависящее от действия особых факторов наследственности или генов. Генотипическое определение пола делится на два резко определенных типа, в зависимости от того, связано ли такое генотипическое определение пола с простым редукционным делением и разделение полов наступает только в гаплоидной фазе или разделение полов продолжается и в диплоидной фазе и требует для своего осуществления редукционного деления и следующего за ним оплодотворения. Первый тип называют г а п л о г е и с т и ч е с к и м, второй—д и п л о г е н е т и ч е с к и м определением пола.

а) Фенотипическое определение пола

Фенотипическое определение пола широко распространено у протистов, споровых и семенных растений и повидимому еще чаще у низших Metazoa, но встречается и у форм, пол которых явно выражен внешне (анизогамия и оогамия), и у форм с морфологической изогамией.

Сущность фенотипического определения пола состоит в том, что данные организмы (диплоидные и гаплоидные) обладают равной возможностью развития обеих клеток: мужских (+) и женских (—). Обстоятельство, что отдельные клетки или комплексы клеток становятся одни мужскими, другие—женскими гаметами, зависит от наружных (внешних факторов) и внутренних условий в организме в течение его развития (которые однако для половых клеток являются внешними). Каждая клетка данного организма имеет таким образом способность развиваться в мужском или женском направлении, и только от окружающих условий в самом широком смысле слова зависит, какое именно направление будет принято и получит ли клетка м у ж с к у ю или ж е н с к у ю тенденцию (как это называет Корренс).

Мужская или женская тенденция при фенотипическом определении пола может быть вызвана и удержана как в диплоидной, так и гаплоидной фазе.

1) Гаплофенотипическое определение пола

Первый способ, ф е н о т и п и ч е с к о е определение пола в г а п л о ф а з е, встречается у водорослей и грибов (чистых гаплонтов и диплогаплонтов) и у ряда простейших. Сюда относятся также многие смешаннополые мхи. У гермафродитных форм с анизогамным оплодотворением, как у некоторых нитчатых водорослей и грибов, этот тип легко узнать. Кроме приведенных выше примеров (Pyronema, рис. 400, стр. 426, Giffordia, рис. 392, стр. 421, гермафродитных видов спирогир) укажем еще на гетерогамные Mucorineae, как Zygorrhynchus (рис. 448). У этих грибов мужской гаметангий образуется всегда из конечной ветки, а из боковой—женский оогоний (рис. 448). У многих из этих грибов, как например Absidia spinosa, этот вид половой дифференцировки еще очень неустойчив. Это видно из того, что детерминированная в женском направлении боковая ветвь если не достигает копуляции, то может расти дольше и сама произвести боковую ветвь второго порядка, причем боковая ветвь первого порядка по отношению ко второй делается мужской. Большая неустойчивость определения пола встречается также у многих Saprolegniaceae. Так, на рис. 449, *a*

показано, как из оогония вырастает трубка антеридия и обратно (на рис. 449, *b*), как из вершины трубки антеридия вырастает и набухает оогоний. Уже заложенная половая клетка следовательно переключается на противоположный пол. Особенно хороший пример фенотипического разделения полов в гаплофазе представляют изогамные инфузории. Мы уже видели (стр. 458 и стр. 430), что третье деление микронуклеуса, вклинивающееся между редукционным делением и собственно оплодотворением, вызывает деление двуполого гаплоидного ядра на мужское активное и женское стационарное ядро.

Обстоятельство, что и у строго раздельнополых низших организмов разделение полов может происходить чисто фенотипически, было сначала несколько неожиданно, но отнюдь не непонятно. Такова например бурая водоросль Ectocarpus siliculosus, половые отличия которой были описаны выше (стр. 466). Так как у Ectocarpus мужские и женские гаметы развиваются партеногенетически и из таких партеногенетических культур выводят растения, снова образующие гаметы, то этот вопрос можно здесь проверить совершенно точно. В культуре из мужских гамет наблюдают образование обоих сортов гамет, так же как и описанную выше копуляцию при образовании групп. Таким образом здесь чисто фенотипическое определение пола. То же самое мы имеем в опыте Мэвуса с Protosiphon (описанном на стр. 469—470), где в культурах, полученных из отдельных изолированных гамет, появлялись оба пола. У таких смешаннополых форм с изогамной копуляцией фенотипическое определение пола (безразлично, гермафродитные ли это или раздельнополые формы) может быть точно доказано только на культурах таких клонов, т. е. культурах, выведенных из изолированных клеток.

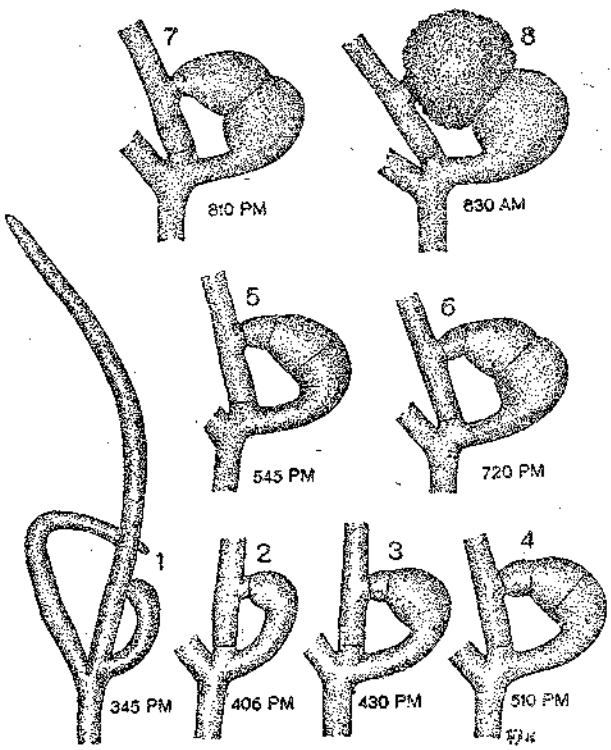


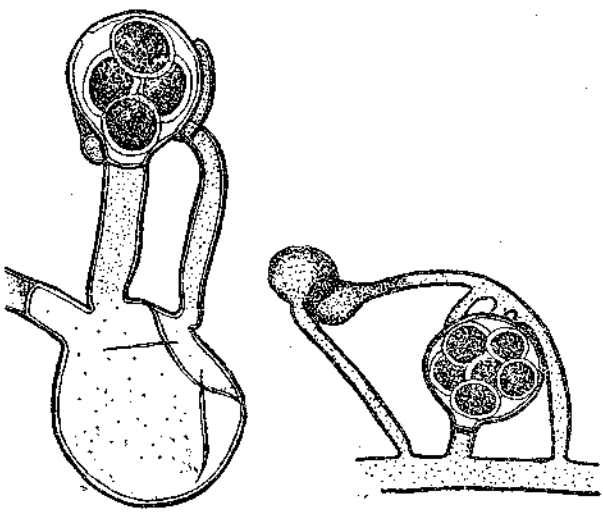
Рис. 448. Zygorrhynchus heterogamus (Mucorineae), анизогамный гермафродитный гриб (гаплоспизический) с копуляцией гаметангиев. *1—8*—следующие друг за другом стадии образования зигот. На конечной ветви образуется ♂ гаметангий (антеридий), на боковой ветви—♀ гаметангий (оогон) *(3—6)* (по Блэкели, 1913).

Явления феногенетического определения пола в гаплофазе показывают вообще, особенно же убедительно последние приведенные опыты, что не только дифференцированные половые особи, но также и мужские и женские половые клетки

с простым набором хромосом обладают одновременно потенциями обоих полов. Всякое наследственное объяснение определения пола исключено или по крайней мере излишне.

2) Диплофенотипическое определение пола

Второй способ фенотипического определения пола в диплофазе представляют многие простейшие, различные диплоидные Tallophyta и прежде всего гетероспоровые папоротники (рис. 396, стр. 423), первично смешаннополые цветковые растения и первично гермафродитные многоклеточные животные. Для всех этих случаев совершенно излишне принимать особые факторы наследственности, так как разделение полов происходит здесь в течение диплофазы без какого-либо изменения в состоянии хромосом и следовательно при неизменной наследственной конституции, причем отдельные диплоидные клетки получают одни—мужскую, другие—женскую тенденцию. У многих форм, как например у солнечника Actinophrys sol, это особенно ясно, потому что здесь разделение полов связано с совершенно определенным простым эквационным делением. На рис. 385 (стр. 415) мы видели, что прогамное деление инцистирующегося солнечника делит клетку на две дочерних клетки, которые позднее оказываются дифференцированными на мужскую и женскую. То же самое происходит и у гетероспоровых папоротников (рис. 295 и 296, стр. 316 и 317).



a *b*

Рис. 449. Achlya americana (сомицет, Saprolegniaceae). *a*—из оогония вырастает оогоний и трубка антеридия; *b*—трубки антеридия, вздувшиеся на концах в оогонии (по Гемфри, 1892).

Особенного внимания требуют истинные первичные гермафродиты среди Metazoa, относящиеся к этому типу определения пола. К сожалению в зоологической литературе недостаточно освещается и разделяется вопрос о первичных и вторичных гермафродитах. Так, единственно генетически более точно исследованные формы гермафродитизма, а именно у амфибий, являются безусловно вторичными генетическими гермафродитами, происходящими от генетически раздельнополых форм. У многоклеточных животных очень мало примеров, где бы можно было признать бесспорных первичных гермафродитов, так часто встречающихся у растений. Сюда вероятно относятся гермафродитные Coelenterata, Chaetognata, Trematodes, Oligochaeta, Polychaeta. Яснее всего это видно у многих трематод в случае так называемых рудиментарных гермафродитов. У многих из этих червей в цистах образуются всегда только два зародышевых мешка, и развивающиеся из них животные остаются долго заключенными в цисте.

...ва они гермафродиты, но половой диморфизм проявляется в том, ... один партнер больше и имеет хорошо развитые яичники наряду ... несколько редуцированными семенниками, тогда как другой несколько ...ньше и имеет особенно большой семенник. Этот половой диморфизм ...бенно сильно выражен у Wedlia bipartita (рис. 450). Здесь согласно ...неру можно безусловно говорить о раздельнополости с рудиментарным

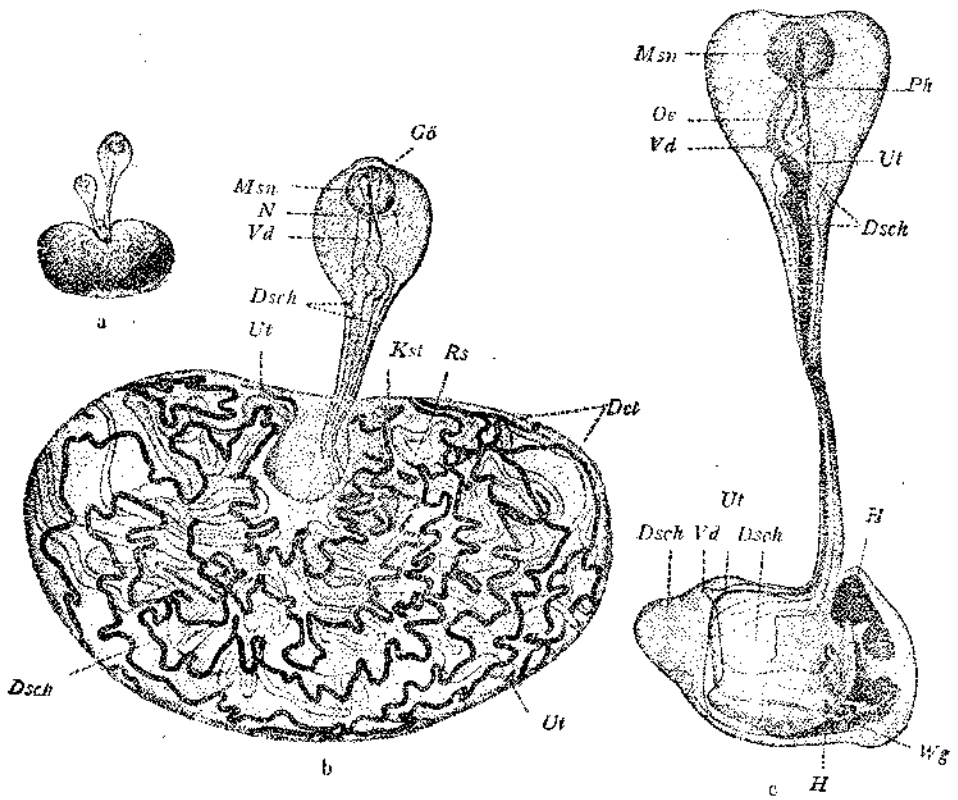


Рис. 450. Wedlia bipartita. *a*—самка с прикрепившимся самцом; *b*—самка при большом увеличении; *c*—самец при большом увеличении; *Dsch*—разветвления кишки; *Det*—желточник; *Gö*—половое отверстие; *H*—семенник; *Kst*—яичник; *Msn*—ротовая присоска; *N*—центральная нервная система; *Oe*—пищевод; *Ph*—глотка; *Rs*—семяприемник; *Ut*—матка; *Vd*—семяпровод; *Wg*—рудиментарный женский половой комплекс (по Однеру, 1907, из Гольдшмидта).

гермафродитизмом. У этих трематод оба половых животных, развивающихся внутри цисты, происходят из одной единственной зиготы и следовательно генетически совершенно одинаковы. Итак, полное разделение полов могло последовать только на фенотипической основе. И действительно дальнейшие опыты показали, что у низших Metazoa, в частности у полихет Ophryotrocha puerilis и Dinophilis apatris, так же как и у известной Bonellia viridis, строгая раздельнополость этих диплоидных животных, которую до сих пор обычно считали наследственно обусловленной,— фенотипического происхождения.

Морской червь Ophrytrocha puerilis уже в сравнительно раннем возрасте представляет мужских и женских животных, которые ничем не отличаются друг от друга кроме присутствия в сегментах яиц и спермий

(рис. 451). При дальнейшем росте женские животные остаются женскими, но мужские в известном возрасте, достигнув приблизительно 20 сегментов, все вторично превращаются в женских животных. Такие гермафродитные (интерсексуальные) животные наблюдались иногда и раньше (рис. 452); они никогда не дают потомства, если их содержат изолированно. Если женское животное вырастет еще (свыше 30 сегментов), то его можно снова превратить в мужское животное экспериментальным путем. Если его перерезать, то передний конец из 5—15 сегментов вновь регенерирует задний, тогда как задний конец не может регенерировать, а только заживляется рана. Оба половинных животных, образовавшихся из переднего и заднего концов, могут отложить яйца, если в них они есть, и эти яйца нормально оплодотворятся припущенным самцом. Но зачатки гонад, в которых, кстати сказать, еще нельзя отличить мужского и женского характера, уже больше не образуют в обеих частях яйца, а только семенные клетки. Животное, образовавшееся из заднего конца, не имеющее рта и неспособное функционировать, гибнет, но цитологически можно доказать, что и в нем гонады превратились в семенники. То же самое

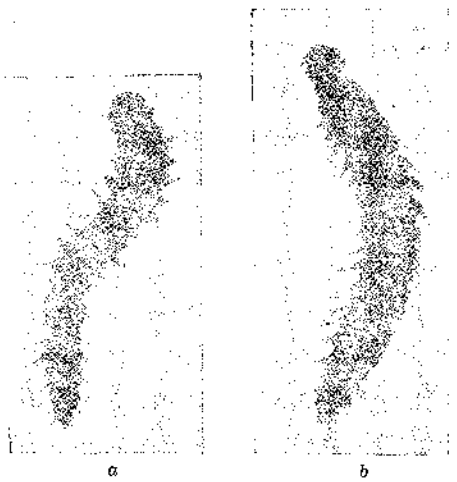


Рис. 451. Ophryotrocha puerilis (морской червь, полихет). *a*—первичный самец; *b*—первичная самка (по Гартману, 1932).

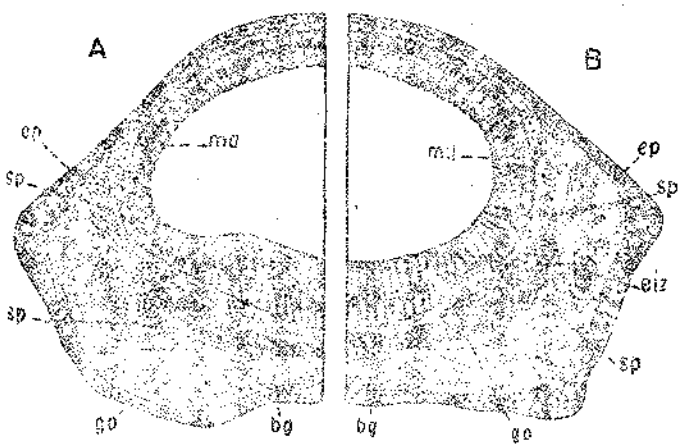
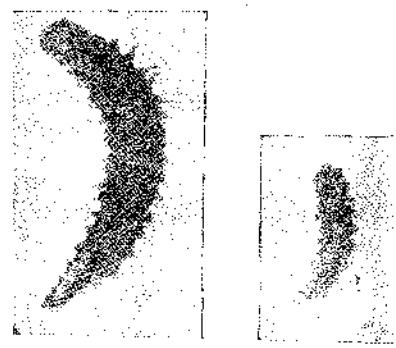


Рис. 452. Два поперечных разреза гермафродитной особи Ophryotrocha puerilis: *A*—в преобладающе мужском, *B*—в преобладающе женском состоянии; *bg*—брюшные ганглии; *eiz*—яйцеклетки; *ep*—эпителий; *go*—гонада; *md*—средняя кишка; *sp*—сперматозоиды (по Коршельту, 1893).

происходит и у животного, образовавшегося из переднего конца, которое снова функционирует как нормальный самец (рис. 453).

Такие превращения удаются как с первичными, так и с вторичными самками. Если при операции сделать передний конец достаточно малень-

ным, то все животное, у которого сначала к широким передним старым сегментам примыкают более узкие регенерированные задние сегменты, в течение следующих недель становится тонким, как молодой самец (рис. 453, *b*). Отличить этих вторичных самцов от первичных можно тогда только по их большому челюстному аппарату. Когда эти полученные экспериментальным путем мужские животные достаточно подрастут, они так же, как и первичные самцы, снова превращаются в самок. Что здесь в определении пола никоим образом не участвуют наследственные факторы, видно из того, что из всех культур первичные ♂ и ♀ получаются в одинаковом числовом отношении, безразлично кто бы ни служил родителями—первичные или вторичные самцы или первичные, вторичные или третичные самки.



a *b*

Рис. 453. Ophryotrocha puerilis (морской червь, полихеты). Самцы, образовавшиеся после операции и регенерации из самки. *a*—♀ (VI) с 28 сегментами, несущими параподии; 17. IV 1932 отрезан передний конец с 10 сегментами, сфотографирован 26. V 1932. Животное ♂ и имеет ♂ потомство; *b*—♀ (VII) с 32 несущими параподии сегментами. 18. IV 1932 отрезан передний конец с 7 сегментами, фотография снята 25. V 1932. Животное—♂ и имеет ♂ потомство (по Гартману, 1932).

Морской червь Dinophilus apatris представляет для проблемы пола особый интерес, так как это один из немногих случаев так называемого п р о г а м н о г о определения пола. Очень рано оплодотворенные самки образуют два рода яиц: большие женские яйца и маленькие мужские яйца, которые одинаково нормально оплодотворяются (рис. 454, *a*). Женские и мужские яйца можно различить уже на ранних стадиях роста, и потому редукция и оплодотворение не имеют никакого влияния на определение пола. Наоборот, как показали еще старые опыты (Малсен, Нахтсгейм) и как недавно более точно было подтверждено (Гартман), внешние условия сильнейшим образом влияют на отношение яиц ♂ : ♀. Следовательно пол определяется фенотипически в диплофазе до созревания яиц. Это заключение подтверждается еще тем, что выведенные из изолированных яиц неоплодотворенные самки также дают оба вида яиц (Нахтсгейм, Гартман), и тем, что такие неоплодотворенные женские яйца у одной расы развиваются также и партеногенетически и тогда снова дают оба вида яиц (Бошан, Гартман). Поэтому пол определяется только фенотипически.

Таким образом и при этом способе определения пола ясно обнаруживается способность отдельных диплоидных клеток производить оба пола, так как каждая клетка может дифференцироваться то в мужском, то в женском направлении, делаться яйцеклеткой или семенной клеткой. И здесь у уже дифференцированных мужских и женских зачатковых клеток имеются всегда в равной степени обе потенции. Это доказывает последний приведенный случай партеногенетически развивающихся неоплодотворенных женских яиц Dinophilus, так как происшедшие из них самки опять дают оба сорта яиц—женские и мужские—и производят соответственно самок и самцов.

Еще убедительнее опыты Стоу, достигавшего посредством повышения температуры дальнейшего развития пыльцевых зерен в зародышевые мешки внутри тычинок у Hyacinthus orientalis (рис. 455). Обратное явление

наблюдал Анкель: оогонии Prosobranchia (улиток) могут развиваться дальше в мужском направлении и превращаться в атипические спермии. Наконец следует упомянуть, что Коссвиг недавно доказал генетически путем скрещивания генотипически раздельнополых Platypoecilus maculatus (зубастый карп) с таким же раздельнополым Xiphophorus helleri, что у последнего определение пола может быть только фенотипическим. Он получал у Xiphophorus всегда одинаковое отношение полов у потомства—

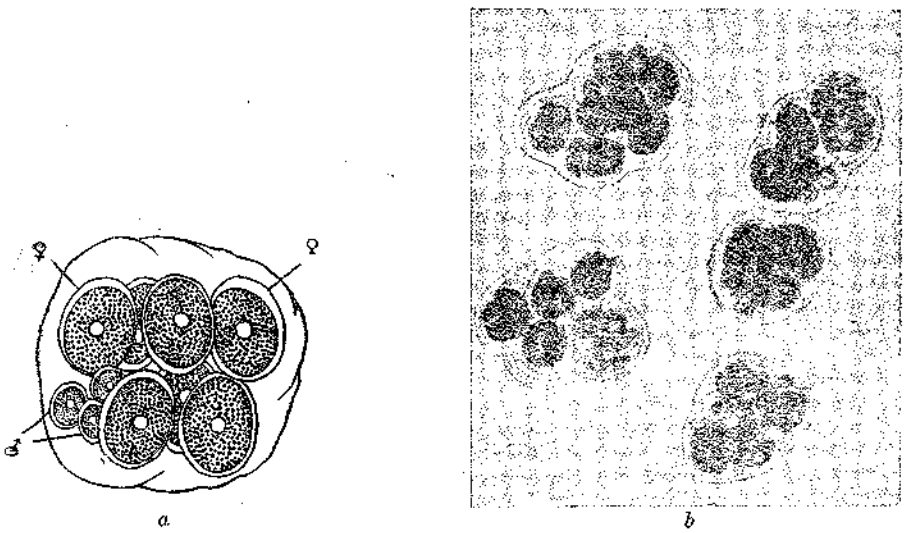


Рис. 454. Dinophilus apatris. *a*—нормальный кокон с мужскими и женскими яйцами; *b*—коконы партеногенетической самки с развивающимися мужскими и женскими яйцами (*a*—по Коршельту, 1887, *b*—увел. 68. Ориг.).

даже тогда, когда по опытам скрещивания из генетической конституции (в случае генотипического определения пола) можно было ожидать совершенно других отношений (только самок).

При общем обзоре различных типов гапло- и диплофенотипического определения пола у гаплонтов, диплогаплонтов и диплонтов оказывается, что место, в котором происходит фенотипическое детерминирование пола в течение гапло- или диплофазы, весьма варирует (рис. 456). Оно может происходить совсем в конце развития как раз перед образованием собственно половых клеток и половых органов (крайний гермафродитизм) или может передвигаться вперед в самой гаплофазе тотчас же после редукционного деления. Или же происходит в диплофазе (гетероспоровые папоротники) и даже тотчас же после образования зигот (Sagitta), а в крайнем случае даже еще в неоплодотворенном яйце (Dinophilus). Таким образом как у гаплонтов (гонобионтов), так и у чистых диплонтов (зигобионтов) могут получаться раздельнополые организмы (рис. 456). Во всех этих случаях, где бы ни происходило разделение—перед образованием ли зачатковых клеток, после ли редукции или после созревания зиготы,—другими словами, будут ли результатами такого фенотипического определения пола настоящие гермафродиты или вполне раздельнополые гаплоидные или диплоидные организмы, нет никаких оснований принимать,—помимо конечно общей потенции производить оба пола, которую надо допускать всегда,—особых определяющих пол факторов наследственности.

Поэтому собственно половые потенции, вступающие в действие при образовании женских половых клеток, мы можем согласно Корренсу назвать *G*, а действующие при образовании мужских—*A*. Таким образом при

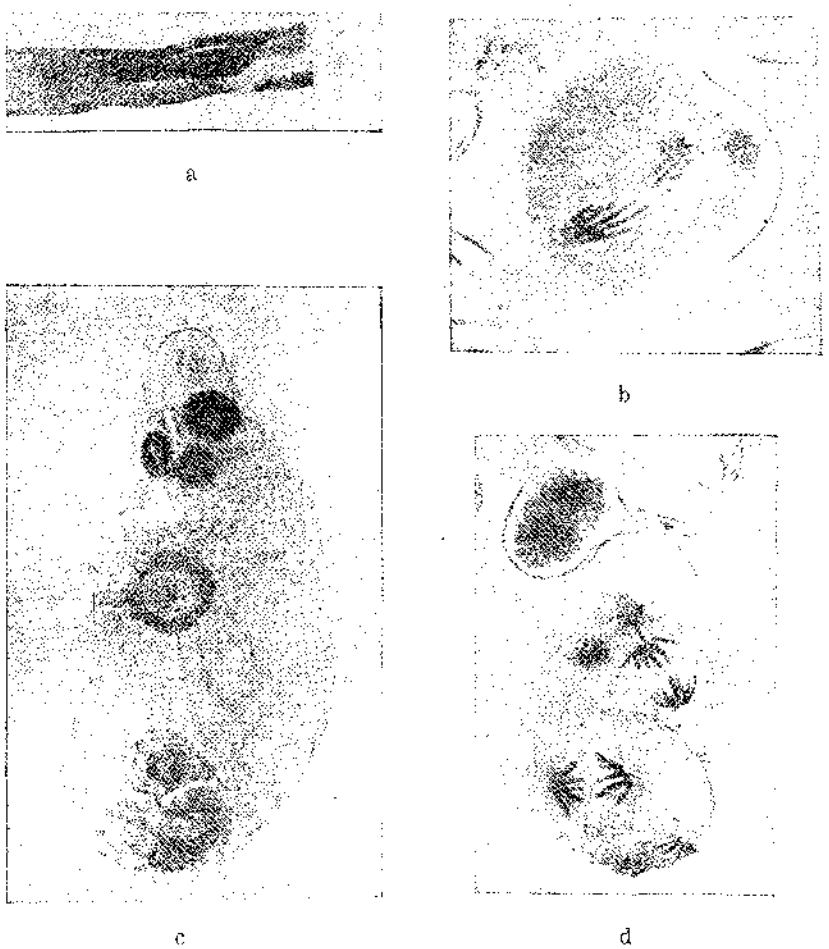


Рис. 455. Hyacinthus orientalis. Искусственное преобразование пыльцевых зерен в зачатки зародышевых мешков. *a*—нормальное деление генеративного ядра в пыльцевом мешке; телофаза; *b*—материал из оранжереи; то же—первое деление генеративного ядра; *c*—то же, поздняя стадия развития. Пыльцевые зерна, похожие на зародышевый мешок. Четыре митоза в анафазе; *d*—вполне развитый зародышевый мешок из одного пыльцевого зерна (увел. *a* и *b*—600, *c* и *d*—около 350, по Стоу, 1930).

фенотипическом определении пола формула *AG* будет выражать гаплоидную фазу, а *AAGG*—диплоидную, и определение пола в обоих случаях осуществляется тем, что потенции одного пола не развиваются, как это и показано на прилагаемых схемах (рис. 457, 458).

В этих схемах принято, что потенции противоположного пола подавляются вполне. Этого конечно может не быть, и вероятно во многих случаях выражается с различной силой. В тех случаях, где половая детерминация очень неустойчива, как у гермафродитных Mucorineae и Saprolegniaceae (см. стр. 475), мы должны во всяком случае принимать, что

задержка другого пола очень ничтожна, потому что здесь достаточно малейших изменений, чтобы вызвать переключение пола. В других случаях, особенно там, где, как у Ectocarpus, имеется строгая раздельнополость и пол детерминирован на очень ранних стадиях развития и детерминирован крепко, задержка и подавление противоположного пола будут вероятно сильнее. Но что и здесь получается неполная задержка, которая выражается в разной степени, показывают явления относительной сексуальности, к которым мы и переходим.

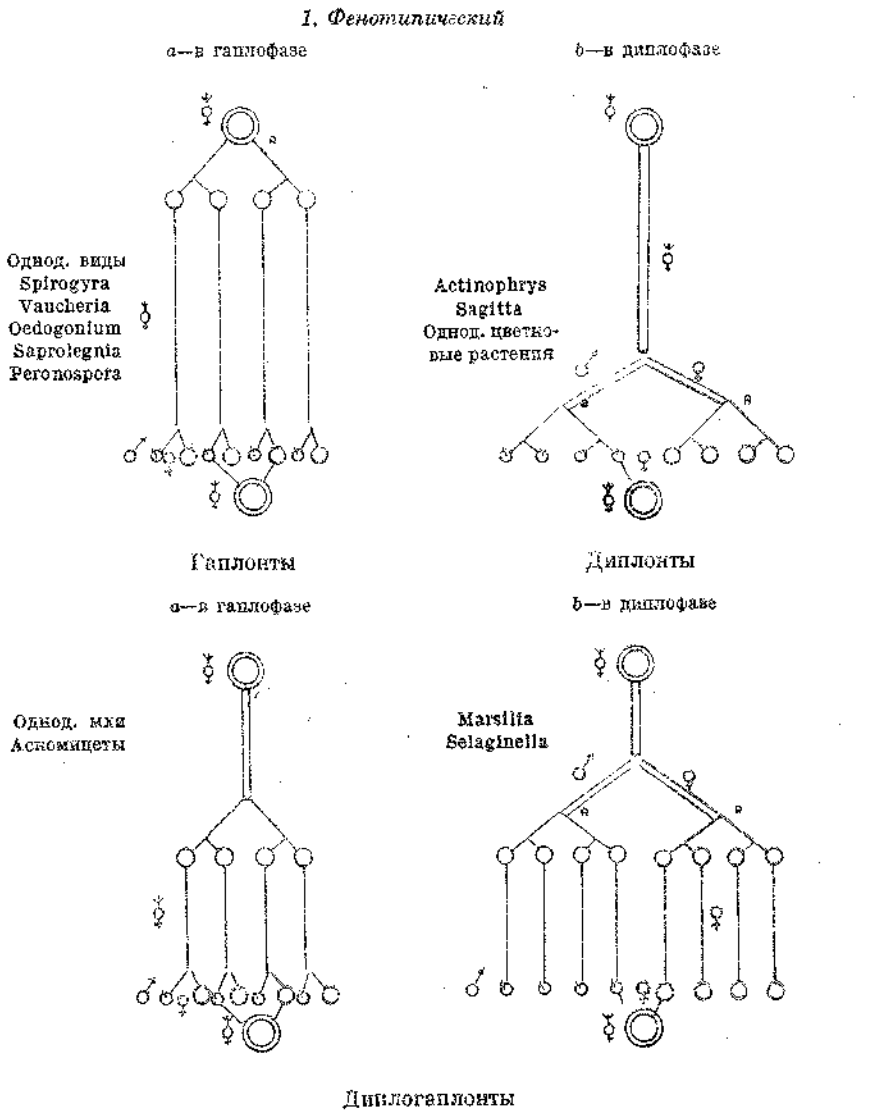


Рис. 456. Схема фенотипического распределения пола у гаплонтов, диплонтов и диплогаплонтов. Двойные штрихи и кружки обозначают диплофазы, т. е. диплоидные генерации, простые штрихи и кружки—гаплоидные фазы. Черные—гермафродитные фазы, красные—мужские и синие—женские фазы. *R*—место редукционного деления (по Гартману, 1923).

Относительной сексуальностью мы называем наличие половых различий внутри одного пола, различий в силе данного пола, которые могут в крайнем случае привести к тому, что нормально ♀-гамета A по отношению к ♂-гамете B оказывается ♀, но по отношению к более сильной ♀-гамете C — однако ♂. Неаполитанский Ectocarpus siliculosus, как было указано выше,—строго раздельнополое растение, и при копуляции ясно обнаруживается мужская или женская природа гамет. Если скомбинировать гаметы многих разных растений, то разные комбинации обнаруживают ясные различия: многие тотчас же дают обильное образование групп и

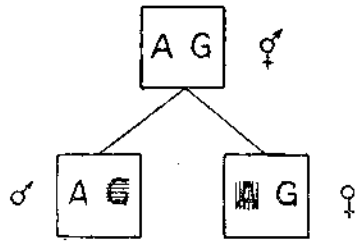


Рис. 457. Схема фенотипического разделения пола в гаплофазе. *A* обозначает мужские, *G*—женские потенции. Задержка женских потенций (*G*) в ♂ поле обозначена горизонтальной штриховкой по *G*, задержка мужских в ♀ поле—вертикальной штриховкой по *A* (по Гартману, 1929).

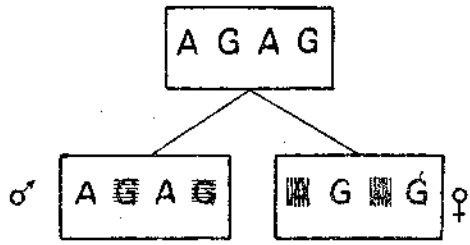


Рис. 458. Схема фенотипического разделения полов в диплофазе. Объяснение знаков дано в подписи к рис. 457 (по Гартману, 1929).

зигот, у других образование групп наступает не так бурно и их количество так же как и число зигот, гораздо меньше; наконец у третьих получается только немного групп и зигот. Делая различные комбинации, можно таким образом получать сильномужские, среднемужские и слабомужские растения или гаметы или соответствующие сильно- , средне- и слабоженские.

Помимо нормальной сексуальности, при которой каждый пол сохраняет свой характер, хотя и в разной степени, 34 раза удалось получить оплодотворения между гаметами того же самого пола, а именно между сильно- и слабомужскими и между сильно- и слабоженскими гаметами. Число копуляций и зигот в этих случаях было крайне мало, обычно наблюдалось только немного групп, во многих случаях только две-три. Изредка половая реакция бывала несколько сильнее, однако едва достигала только среднесильной. На рис. 459 представлены опыты, при которых мужские гаметы положительно реагировали друг на друга. Из взятых здесь растений №№ 33, 35, 38 и 40 оказались мужскими, № 31 и № 32—женскими. Гаметы № 33 оказались во всех комбинациях, даже с другими самками, например самками №№ 34, 35, 41 и 43, сильными или среднесильными, № 35 в тех же комбинациях обычно только среднесильным, а иногда слабым. Так как № 38 опять оказался сильным, а № 35 с № 33, как и с № 38, давал хотя слабую, но положительную реакцию, то пожалуй можно принять, что более слабые мужские гаметы № 35 и есть именно те самые гаметы, которые в комбинации с другими более сильными мужскими гаметами функционировали как самки.

Можно с большой вероятностью заключить, что при копуляции с гаметами того же пола меняется сексуальное поведение слабых сортов, которые собственно и являются «относительно половыми». Точное доказательство можно привести только посредством различной прижизненной окраски гамет, которая до сих пор еще не удавалась. Во всяком случае и без этого

доказательства можно установить, что в этих ненормальных случаях сексуальное поведение копулирующей гаметы иное, чем обычно, а именно такое, как у противоположного пола.

Подобные же результаты получил Иоллос с Dasycladus clavaeformis (Siphonocladiaceae)—вероятно диплоидным организмом.

Самое простое объяснение результатов этих опытов следующее: опыты показали, что гаметы с той же самой половой тенденцией в известных редких комбинациях копулируют между собой, причем сексуальное поведение одного сорта переключается в поведение другого пола и проявляет половые свойства противоположного пола. Так как к тому же и в других комбинациях появлялись ясные различия в степени реакции, то можно заключить, что половая тенденция разных сортов гамет или особей бывает различной силы. Мы называем эту различную силу половой тенденции (которая встречается также и при наследственном определении пола) вместе с Корренсом валентностью. Тогда нам остается принять только, что для получения сексуальной реакции между гаметами одинаковой сексуальной тенденции разница между валентностями должна превышать известную величину (допустим совершенно произвольно 20). При сильной валентности одного сорта гамет (допустим, что дело идет о гаметах с мужской тенденцией) сильная выраженность сексуальных потенций при сильной или полной задержке противоположных женских потенций будет в состоянии у достаточно слабых гамет той же мужской тенденции, но у которых женские потенции задержаны только в весьма слабой степени, активировать (нормально задерживаемые) потенции противоположного, т. е. женского, пола.

	♂ 33	♂ 35	♂ 38	♂ 40	♀ 31	♀ 32
♂ 33	—	1	—	—	3	3
♂ 35	1	—	1*	—	3	2
♂ 38	—	1*	—	—	3	3
♂ 40	—	—	—	—	3	2
♀ 31	3	2	3	3	—	—
♀ 32	3	2	3	2	—	—

	♀ 34	♀ 37	♀ 39	♀ 41	♀ 43
♂ 33	3	2	3	2	3
♂ 35	1	2	1		2

*3 группы

Рис. 459. Ectocarpus siliculosus (бурая водоросль). Комбинация гамет шести растений: № 33, 35, 38 и 40—♂♂; № 31 и 32—♀♀. Числа (1, 3) означают различную силу сексуальной тенденции гамет. Слабый ♂ № 35 реагирует положительно на сильного ♂ № 33, то же самое с ♂ № 38 (по Гартману, 1925).

Явления относительной сексуальности теряют присущий сначала исключительный характер, выпадающий из рамок нормальной двуполости, если мы выясним себе, каким путем происходит фенотипическое определение пола, особенно у просто организованных низших организмов. Мы уже видели, что у таких форм (именно у гаплоидных гермафродитов) внешние *условия развития (в самом широком смысле)* определяют, проявятся ли потенции одного пола и подавят ли они временно потенции другого пола. Таким образом легко понять, что во многих случаях подавление не могущих проявиться половых потенций происходит в различной степени, так что при несколько изменившихся условиях данная клетка, которая после своего развития должна была бы реагировать как мужская (—), теперь реагирует как женская (+). С такими сильно неустойчивыми гермафродитами мы уже познакомились у Mucorineae и Saprolegniaceae (рис. 449,

стр. 476) и временная зависимость появления гермафродитных и раздельнополых форм у одного и того же вида, например у Ophryotrocha (рис. 451—453, стр. 478—479) относится вероятно сюда же. Все это отлично входит в рамки фенотипического определения пола. Фенотипическое определение пола встречается, как мы видели, и у раздельнополых форм, как у Ectocarpus и др. Правда, разделение полов здесь более закреплено, но, как именно и показали опыты, закреплено в весьма различной степени. И если при очень слабом закреплении пола такие гаметы при встрече с очень сильно закрепленными переключаются в половом отношении, то такое переключение легко уподобляется переключению полов указанных выше неустойчивых гермафродитов.

Следовательно в основе всех явлений фенотипического определения пола, включая относительную сексуальность, лежат следующие главные принципы: 1) потенциальная способность каждой половой особи и каждой половой клетки производить оба пола; 2) относительная сила реализации детерминирования пола (валентность).

б) Генотипическое определение пола

Перейдем теперь к генотипическому определению пола. Таковое налицо, когда имеются определенные наследственные факторы или гены, мужские и женские определители или реализаторы пола, действующие так, что проявляются свойства только одного пола. Действенность этих генов, определяющих пол, может проявляться в гаплофазе или в диплофазе, и потому мы должны, как было сказано вначале, различать два резко выраженных типа наследственно закрепленного генотипического определения пола, а именно гапло- или азиготогенотипического и дипло- или зиготогенотипического определения пола.

1) Гаплогенотипическое определение пола

Сущность гаплогенотипического определения пола состоит в том, что редукция «расщепляет» лежащую в гомологичной паре хромосом так называемую просто менделирующую пару наследственных факторов или генов, и таким способом образуется половина гаплоидных генов с мужской тенденцией и половина — с женской.

Первое доказательство гаплогенетического определения пола дано было Блэкслн, который нашел его при своих исследованиях сексуальности Mucorineae, хотя этот случай был еще цитологически не очень ясен. Позднее то же самое было найдено для раздельнополых мхов Страсбургером и Маршалами, но широкое распространение его у Tallophyta и протистов стало известно только за последние годы. Рассмотрим этот тип определения пола на примере Volvocineae, где эти отношения вполне ясны.

Шрейбер и Шульце доказали гаплогенотипическое определение пола у разных Volvocineae. Если культивировать разные клоны Gonium pectorale или Chlorogonium, то оказывается, что внутри культуры клона никогда не наступает копуляций. Если комбинировать вместе несколько клонов Gonium pectorale, то оказывается, что и у этой изогамной формы есть два сорта клонов (штаммы + и —), которые при комбинации копулируют и дают зиготы, чего никогда не происходит при комбинации—клонов с + клонами (рис. 460). Уже это говорит за генотипическое определение пола, к тому же Volvocineae безусловно чистые гаплонты. Но строго доказать

это возможно только посредством так называемого анализа тетрад, т. е. посредством испытания на пол четырех отдельных полученных после редукции клеток или их потомков. Оказалось, что культуры, выведенные из зиготы Gonium, копулируют. У Gonium прорастание зигот происходит таким образом, что образуются четыре соединенных зооспоры (гоноспоры). Несмотря на гаплоидную природу четырех отдельных клеток весь росток представляет миктогаплонт (рис. 461). Культуры потомков каждой из этих четырех отдельных клеток (гоноспор), наоборот, не дают копуляций, все колонии клона принадлежат к одному полу. Но из культур, полученных из отдельных изолированных четырех гоноспор, две всегда оказывались + штаммами и две — штаммами (рис. 462). Это бесспорно показывает, что редукционное деление (и именно первое деление) вызывает расщепление на два + и на два — штамма.

	+ 1	+ 3	+ 4	+ 5	+ 6	— 2	— 7
+ 1						Z	Z
+ 3						Z	Z
+ 4						Z	Z
+ 5						Z	Z
+ 6						Z	Z
— 2	Z	Z	Z	Z	Z		
— 7	Z	Z	Z	Z	Z		

Рис. 460. Gonium pectorale (Volvocineae). Результаты комбинации семи клонов. + и — обозначают оба пола. Z обозначает образование зигот, пустые квадраты—копуляции не произошли (по Шрейберу, 1925).

Работы последних лет показали, что гаплогенотипическое определение пола у низших организмов, особенно у водорослей и грибов, распространено довольно широко. Во многих группах Protozoa оно может быть даже всеобще (кокцидии, грегарины). Прежде всего оказалось, что очень многие морфологически совершенно изогамные формы представляют такое генотипическое строгое разделение полов. Больше всего это относится к многим другим Volvocineae, как показали ученики Книпа, и к морским Cladophoracea и Ulvacea (Гартман и Фэйн). Рис. 463 представляет результаты опытов комбинированного оплодотворения, произведенных Фэйном с гаметами 21 различного растения, размножающегося половым путем Ulva lactuca. Деление на два пола видно совершенно ясно. Число таких форм между водорослями в ближайшие годы вероятно еще значительно возрастет. У грибов работами Книпа и его последователей гаплогенотипическое определение пола доказано для Ustilaginea и Hymenomycetae, а в настоящее время установлено также и у некоторых аскомицетов и Uredinea. По большей части идентификация морфологически одинаковых + и — поколений полов с ♂ и ♀ невозможна. Блэксли и после него Бургеффу посредством скрещивания изогамных раздельнополых форм с анизогамными смешаннополыми удалось показать только у Mucorineae, что — мицелии ♂, а + мицелии ♀ (рис. 464 и 465). У Ustilaginea Книп и Баух доказали по крайней мере вторичные половые признаки, а у водорослей—описанные выше + и — вещества, вызывающие образование групп и копуляцию.

У раздельнополых мхов в последние годы найдены различия в принадлежащей друг другу паре хромосом, которые обозначаются как половые хромосомы и очевидно связаны с полом. Подобные цитологические признаки у диплогенотипических животных известны давно, но значение обоих этих случаев для определения пола должно, как это будет видно из дальнейшего описания, толковаться различно. Имеются следующие факты:

у диплоидных спорофитов (спорогонов) существует сильно отличающаяся от прочих хромосом (называемых аутосомами) пара, члены которой прежде всего сильно различаются также и между собой. Их называют *XY*-хромосомами. При редукции эта неравная пара делится редукционно, как и другие хромосомы, так что одна половина спор получает *X*-хромосому, а другая—*Y*-хромосому (рис. 466). Соответственно и происходящие отсюда половые растения имеют: одна половина—*X*-хромосому, другая—*Y*-хромосому. Первые будут женскими, вторые—мужскими гаплоидными растеньицами. Все говорит за предположение, что в этих *XY*-хромосомах и лежат факторы, определяющие пол (рис. 466).

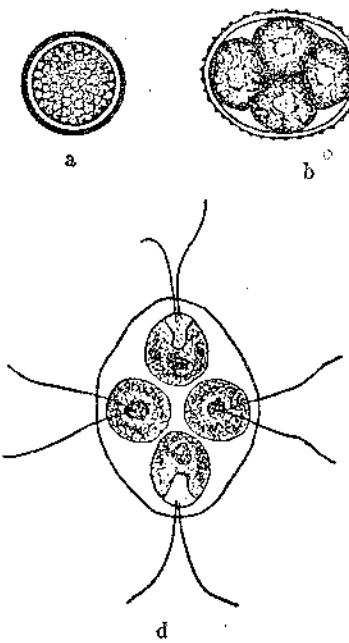


Рис. 461. Gonium pectorale (Volvocineae). Развитие зигот. *a*—зигота перед делением; *b*, *c*—после деления на четыре гона; *d*—четырехклеточная зародышевая колония (миктогаплонт) (увел. около 400, по Шрейберу, 1925).

	a	b	c	d
a			Z	Z
b			Z	Z
c	Z	Z		
d	Z	Z		

Рис. 462. Gonium pectorale (Volvocineae). Скрещивание четырех культур, полученных каждая из одного из сегментов тетрады одной и той же зиготы (по Шрейберу, 1925).

Если рассматривать явления гаплогенотипического определения пола все вместе, то создается цельная картина, одинаково приложимая к простейшим, водорослям, грибам и раздельнополым мхам. Диплоидная фаза имеет гермафродитную тенденцию, и разделение и определение полов происходит при переходе от диплок гаплофазе посредством редукции пары генов, лежащих в одной паре хромосом (моногибриды). Гаплоидная фаза имеет только одну ♀ или ♂ тенденцию.

Возможно допустить, что вместе с этими генами не распределяются ♂ и ♀ потенции и что и в нераздельнополых гаплофазах имеются потенции обоих полов. Распределяются же определители пола, или дифференциаторы пола (Корренс), называемые теперь согласно Веттштейну реализаторами пола. Они вызывают то, что из двух сексуальных потенций в раздельнополой гаплофазе может проявляться всегда только одна. Происходит ли это от активации потенции одного пола (Гольдшмидт) или от задержки потенции противоположного пола (Корренс), этого мы не знаем. Результаты обоих предположений будут одинаковые. Самое простое пока—принять вместе с Корренсом, что имеет место последнее. Нет ни малейших оснований полагать, что в гаплофазе

присутствуют оба реализатора и что один из них получает перевес (например благодаря различному количеству), так что ♀ или ♂ тенденция обусловливается соотношением сил обоих реализаторов, как это по Гольдшмидту имеет место у Metazoa (см. стр. 506).

Если мы с Корренсом обозначим потенции ♂ и ♀ через A и G; реали-

	1	2	3	5	7	8	12	13	14	17	18	20	4	6	9	10	11	15	16	19	21
1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+	+	+	+	+	+	+	+
2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+	+	+	+	+	+	+	+
3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+	+	+	+	+	+	+	+
5	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+	+	+	+	+	+	+	+
7	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+	+	+	+	+	+	+	+
8	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+	+	+	+	+	+	+	+
12	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+	+	+	+	+	+	+	+
13	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+	+	+	+	+	+	+	+
14	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+	+	+	+	+	+	+	+
17	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+	+	+	+	+	+	+	+
18	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+	+	+	+	+	+	+	+
20	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+	+	+	+	+	+	+	+
4	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—
6	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—
9	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—
10	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—
11	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—
15	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—
16	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—
19	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—
21	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—

Рис. 463. Ulva lactuca (зеленая водоросль)—результаты комбинаций 21 растения (по Фэйну, 1929).

затора, вызывающего ♀ тенденцию и следовательно задерживающего развитие ♂ тенденции—γ, а реализатора ♂ тенденции—α, то мы можем формулировать гаплогенотипическое определение пола так, как показано на схеме (рис. 467).

Поэтому мы и для этого типа определения пола принимаем, что каждый дифференцированный пол и самые половые клетки обладают потенциями для закладки обоих полов. Правда, для раздельнополых мхов строгого экспериментального доказательства этому нет. Однако случайные тератологические находки показывают, что каждый пол содержит зачатки другого в потенциальном состоянии, хотя обычно не прояв-

ляющиеся. Экспериментальное доказательство этому можно зато видеть в новых опытных данных Коуча с Saprolegniacea Dictyuchus. Опыты Коуча с комбинациями показывают, что сила половой реакции при разных комбинациях весьма различна. Так, женский штамм *A* реагирует почти на все

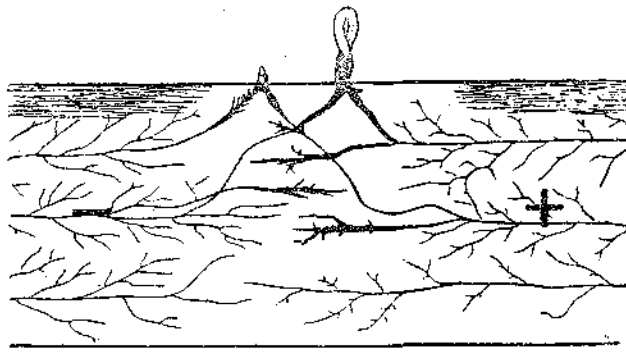


Рис. 464. Phycomyces Blakesleeanus Бург (Mucorineae). Схема первых процессов копуляции при сближении + (♀) и — (♂) мицелиев (увел. 14, по Бургеффу, 1924).

мужские штаммы и оказывается при этом значительно активнее, чем женский штамм *Mm*. Наоборот, очень активным мужским штаммом является *33c*. Таким образом мы находим здесь, как у Ectocarpus и Dasycladus, мужские и женские штаммы разной силы, разной в а л е н т н о с т и.

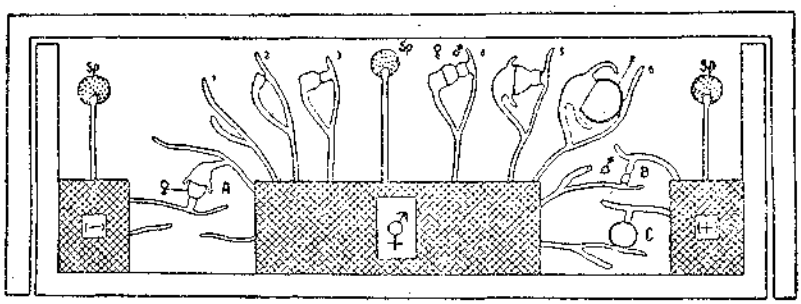


Рис. 465. Схема скрещивания раздельнополого Mucor V со смешаннополой Absidia spinosa. *A*—зигоп *(7)* смешаннополой Absidia копулирует с —-мицелием; *B*—антеридий (♂) с +-мицелием Mucor V; *C*—зигота; *Sp*—спорангий; *1—6*—стадии копуляции гаметангиев гермафродитной Absidia (по Блэкели, 1915).

только с той разницей, что это закреплено генотипически. Женский штамм *V*, который отличался от всех других тем, что он образовывал одни оогонии, давал с сильномужским штаммом *33c* оогонии и нормальную копуляцию. И с сильноженским штаммом *A* он реагировал сексуально, но образовывал здесь наряду с оогониями и антеридии, которые прикладывались к оогониям *A* и вызывали и нормальное образование яиц. Следовательно здесь в женском мицелии гаплоидным партнером более сильной женской тенденции активируются мужские потенции. Таким образом доказана двойная половая потенция этих генетически сексуально дифференцированных форм.

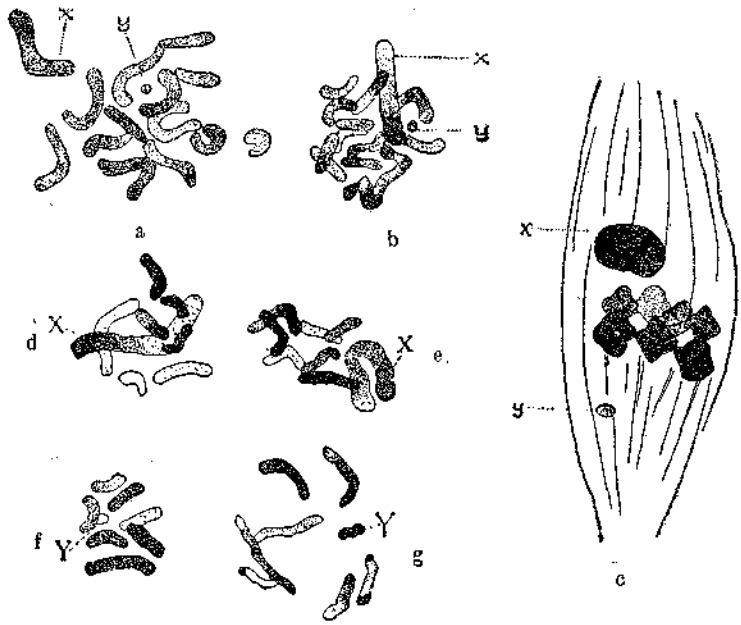


Рис. 466. *a*—Sphaerocarpus terrestris. *a*—диплоидная хромосомная пластинка с *X*- и *Y*-хромосомами из молодого спорогона; *b*—Sphaerocarpus texanus; *c*—S. terrestris; редукционное деление; *d*—*f*—Sphaerocarpus Donnellii: *d*, *e*—наборы хромосом с *X*-хромосомой женского растеньица; *f*, *g*—набор хромосом с *Y*-хромосомой мужского растеньица (*a*—увел. 3 450, по Лорбиру, 1927, *d*—*g*—увел. 3 800, по Аллену, 1919).

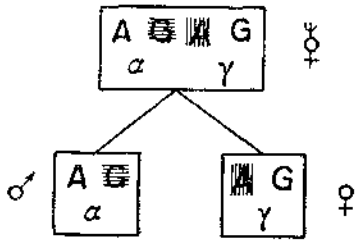


Рис. 467. Схема гаплогенотипического определения пола. В основу схемы положено предположение, что в диплофазе есть только одна пара реализаторов и что при редукции ♂ реализатор (α) переходит к ♂, а ♀ реализатор (γ) к ♀ гаметофиту. Присутствие ♂ реализатора (α) не дает развиваться ♀ потенциям (*G*), и, обратно, присутствие ♀ реализатора не дает развиваться ♂ потенциям (*A*)(выражено горизонтальными штрихами через *G* и вертикальными через *A*). При этом предполагается, что потенции противоположного пола задерживаются вполне (*A* и *G* заштрихованы целиком) (по Гартману, 1929).

	1	5	8	10	2	6	9	11
1	—	—	—	—	+	+	+	+
5	—	—	—	—	+	+	+	+
8	—	—	—	—	+	+	+	—
10	—	—	—	—	—	+	+	+
2	+	+	+	—	—	—	—	+
6	+	+	+	+	—	—	—	—
9	+	+	+	+	—	—	—	—
11	+	+	—	+	+	—	—	—

Рис. 468. Enteromorpha ramulosa Гук. Комбинация гамет восьми половых растений. Четыре принадлежат к одному и четыре—к другому полу. Гаметы второго и одиннадцатого растения дали слабую копуляцию несмотря на то, что принадлежат к одному полу (относительная сексуальность) (по Гартману, 1929).

Очевидно здесь мы в то же время имеем случай относительной сексуальности и при гаплогенетическом определении пола. Кроме только что описанного Dictyuchus существует большое количество экспериментальных данных, касающихся главным образом разных грибов, реже водорослей, и указывающих на широкую распространенность принципа относительной сексуальности. Так, на рис. 468 показан случай относительной сексуальности зеленой водоросли Enteromorpha ramulosa.

♂ (−)

степень	валентность	400	687	635	807	678	681	634	680	682	402	405	251	403	394	404	398	399	809
		3.14	2.64	2.57	2.57	2.50	2.50	2.46	2.36	2.29	2.21	2.21	2.07	2.07	2.00	1.93	1.71	1.21	0.79
395	2.89	3	3	4	4	4	4	?	3	3	3	3	3	?	3	?	3	?	1
397	2.72	3	4	3	4	4	4	3	3	3	?	?	3	3	2	?	2	1	1
392	2.61	4	3	3	3	?	4	?	4	4	3	?	?	3	3	?	?	1	0
398	2.61	3	4	3	4	4	3	3	?	3	?	?	3	?	?	?	3	2	0
684	2.39	4	?	4	?	?	?	3	?	?	3	3	?	3	?	?	?	?	1
808	2.28	4	3	?	?	?	?	3	3	?	3	3	?	3	?	?	1	1	1
636	2.22	4	3	?	?	?	?	?	3	3	?	?	3	?	?	?	?	?	0
396	2.17	?	3	3	3	3	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1
688	2.17	4	?	3	3	?	?	?	?	?	3	?	?	?	3	?	1	1	1
676	2.06	3	?	?	?	?	?	3	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1
679	1.89	3	?	3	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	0	1
401	1.83	?	3	?	3	3	3	?	?	?	1	?	?	1	1	?	0	0	?
683	1.83	3	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	?	?	?	?	0	1
677	0.78	?	1	0	0	1	1	?	1	0	1	?	0	0	0	1	1	1	0

(+) ♀

Рис. 469. Absidia spec. (Absidia Блэксли). Гетерезическая Mucorineae (комбинация большого числа ♂ штаммов и ♀ штаммов). Цифры *1—4* обозначают степень половой реакции, измеренной по числу зигот; О—отсутствие реакции (по Блэкслн, Керпленджу, Уилн и Бергперу, 1927).

Далее укажем на множество опытов Блэкслн и его сотрудников с комбинациями различных рас разных видов Mucorineae, так же как и разных видов Mucorineae друг с другом, которые представляют резко различную градацию реакций, другими словами, следовательно, различную валентность отдельных сексуальных тенденций (рис. 469). Различная сила (валентность) при этом закреплена генотипически. Это именно и указывает, что предпосылка относительной сексуальности, т. е. различной силы детерминирования половой тенденции, очевидно применима в широком размере и при гаплогенотипическом определении пола.

Это прежде всего доказывают и данные Книпа, Брунсвика, Вандендриса и др. о различных половых свойствах географически различных форм Hymenomyceta, которые объясняются множественными аллеломорфами [1], т. е. количественным различием принимающих участие генов (реа-

[1] О множественных аллеломорфах см. далее в отделе о наследственности.

лизаторов),—так например в двух плодовых телах Coprinus comatus, выросших на расстоянии 60 км друг от друга, каждая из обеих сексуально различных групп гаплонтов не реагировала друг на друга и следовательно имела одинаковый фактор γ, тогда как оба других гаплонта копулировали, следовательно различались своим фактором α, так что формулы обоих плодовых тел были $\alpha\gamma$ (Aa) и $\alpha_1\gamma$ (A_1a) (рис. 470). Штамм с множественным аллеломорфом α_1 (иной валентности, чем α) следовательно копулирует не только со штаммом γ, но и со штаммом α, т. е. с гапломицелиями качественно одинаковой половой тенденции, но различной силы, и таким образом представляет случай относительной сексуальности. В схеме (рис. 471) это графически изображено на основании произвольно взятой градации сил реализаторов (валентности).

		II		II	
		A (α)	a (γ)	A_1 (α_1)	a (γ)
I	A (α)	—	+	+	+
I	a (γ)	+	—	+	—
II	A_1 (α_1)	+	+	—	+
II	a (γ)	+	—	+	—

Рис. 470. Coprinus comatus (Гименомицет)—реакция двух пар гаплонтов плодовых тел из различных мест, у которых общий фактор α (по Брунсвику, 1924, из Книпа).

Наконец следует указать еще на то, что и при нормальном гаплогенотипическом определении пола гены, определяющие пол, могут в обоих полах обладать различной силой, как Веттштейн показал на мхах, экспериментально полученных полиплоидными. Регенерация (диплоидного) спорофита раздельнополого мха дает диплоидные синёцические гаметофиты (см. стр. 421 и сл.). Такие бивалентные расы объясняют способ действия простых

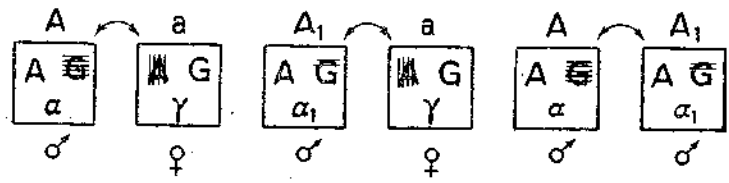


Рис. 471. Схема различных комбинаций гаплонтов (копуляций) при скрещивании половых географических рас гаплогенотипических гетерезических Hymenomycetae биполярного типа. При комбинации нормальных ♂ (α) и ♀ (γ) гаплонтов с ♂ более слабыми гаплонтами (α_1) ♂ (α_1) гаплонты могут копулировать не только с ♀ (γ) гаплонтами, но и с более сильными ♂ (α) гаплонтами (относительная сексуальность). Принятые валентности и вытекающая из них разность приведены ниже:

α=—60, γ=+50, α_1=—20.

Разность между α (—60) и γ (+ 50) = 110.

Разность между α (—20) и γ (+ 50)=70.

Разность между α (—60) и α_1 (—20) = 40
(по Гартману, 1929).

мужских и женских реализаторов. Так, у диплоидных гаметофитов Bryum caespitum половые органы закладываются при различных условиях: сначала проявляется большое количество чисто мужских состояний гаметангиев, потом образуются гермафродитные в среднем с пятью антеридиями и одним оогонием (отношение ♂ : ♀ = 5 : 1) и в конце цветения

несколько чисто женских состояний. Унивалентная мужская тенденция α имеет следовательно более сильное действие, чем унивалентная тенденция γ, это усиленное действие выражается в протерандрии и численном превосходстве антеридий.

Веттштейну удалось вывести два мха (гаметофитов) конституции $\gamma\gamma\alpha$ (триплоидных, т. е. два женских набора хромосом и один мужской) и $\gamma\gamma\alpha\alpha$ (тетраплоид). Таким образом у первого было увеличено вдвое количество только женского реализатора, а у второго—количество и женского и мужского реализаторов было одинаково увеличено вдвое. В первом случае ясно выступал перевес двойных зачатков женских особей. Протерандрия $\gamma\alpha$-растений превращается в протогинию. Числовое превосходство также выравнивается двумя γ, и образование δ и φ гамет происходит в отношении 1,37:1. Во втором же случае получается не то, что можно было сначала ожидать, т. е. уравновешенность обоюдного действия, напротив, удвоение реализатора α вызывает еще более значительный перевес этих тенденций над двумя γ. Протерандрия усиливается, и отношение антеридиев к архегониям доходит до 13,3 : 1. Такие же данные имеются относительно других мхов (Лорбир). Так, Лорбир нашел у ненормальных диплоидных гаметофитов Sphaerocarpus Donnellii только женские растеньица. Сила женского реализатора здесь следовательно так велика, что наличие мужского не оказывает больше действия.

Резюмируя явления гаплогенетического определения пола, мы приходим к заключению, что для общего объяснения разнообразных явлений гаплогенетической сексуальности у низших организмов достаточно принятия потенциальной способности образовывать оба пола и у уже детерминированных половых особей и половых клеток и принципа относительной сексуальности в широком смысле, т. е. количественного различия валентности внутри детерминированных полов.

2) Диплогенотипическое определение пола

Наследственно закрепленное определение пола диплоидных многоклеточных животных и цветковых растений существенно отличается своим механизмом от описанного выше гаплогенотипического, хотя они сходны тем, что оба наследственно закреплены. Оно характеризуется тем, что и диплоидная фаза организма уже детерминирована в половом отношении и что это детерминирование закрепляется оплодотворением (образованием зиготы).

В то время как при гаплогенотипическом определении пола диплоидная фаза потенциально смешаннополая, и разделение полов наступает только в гаплофазе, и только редукционное деление решает определение пола, при диплогенотипическом определении пола у животных и у цветковых растений редукционное деление хотя и имеет решающее значение, но является еще подготовительным актом, и пол окончательно закрепляется только оплодотворением. Процесс определения пола проходит здесь таким образом через два этапа—редукцию и образование зиготы. Это совершается таким образом: один пол производит два рода зачатковых клеток—клеток, определяющих самцов (андрогаметы) и определяющих самок (гиногаметы), которые при соединении с однородными между собой зачатковыми клетками другого пола нормально дают мужские и женские особи в одинаковом числе. Как правило мужской пол образует два сорта зачат-

ковых клеток, он — г е т е р о г а м е т е н, тогда как женский пол— г о м о г а м е т е н. В редких случаях бывает наоборот: так, у бабочек, птиц и некоторых рыб, а также у Fragaria, земляники, женский пол является гетерогаметным. При мужской гетерогаметности во время редукции образуется два сорта мужских гамет—спермиев, определяющих самцов, и сперм-

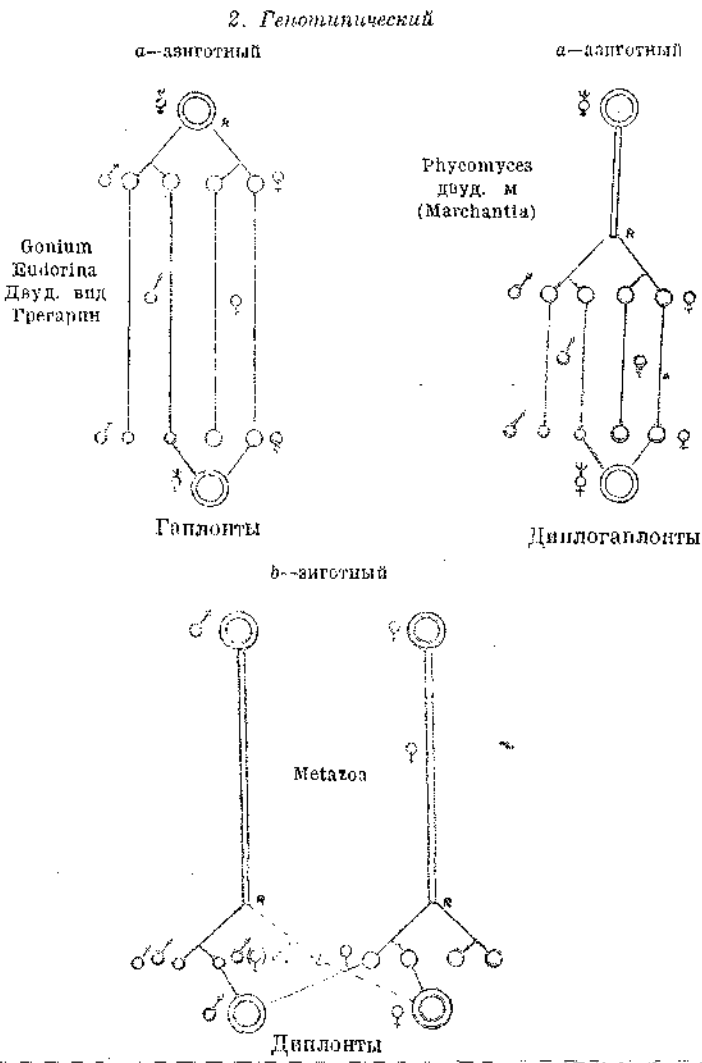


Рис. 472. Схема генотипического определения пола у гаплонтов, диплонтов и диплогаплонтов. Объяснение знаков дано в рис. 456 (по Гартману, 1923).

миев, определяющих самок, тогда как женский пол образует половые клетки только одного сорта. При копуляции спермия, определяющего самца (или пыльцы), с яйцом возникает мужское животное (или растение), при копуляции же спермия, определяющего самку (или пыльцы), получается женское животное (или растение). При женской гетерогаметности наоборот.

Сравнение обеих схем (рис. 472) ясно показывает разницу между гаплои диплогенотипическим определением пола.

Процесс определения пола у диплоидных организмов соответствует следовательно обратному скрещиванию моногибридов с их рецессивным родителем (см. далее главу о наследственности). Что это именно так, было найдено после вторичного открытия менделевских законов и впервые было доказано Корренсом посредством скрещивания раздельнополой Bryonia dioica с гермафродитной Bryonia alba. С этими данными, которые мы не будем здесь рассматривать подробнее, точно совпали исследования так называемых гетерохромосом, или половых хромосом, которые в связи с прежними наблюдениями разрабатывал в особенности Э. Б. Вильсон. Позднее к этому прибавились исследования связанной с полом наследственности, опыты с интерсексуальностью Гольдшмидта и сходные опыты с географическими расами, половое отношение которых бывает различно, и наконец группа доказательств так называемых опытов конкуренции над поведением определяющих самцов и самок гамет при оплодотворении (Корренс). Таким образом теория диплогенотипического определения пола установлена на огромном экспериментальном опытном материале. Из всего этого материала доказательств мы познакомимся с опытами над сцепленной с полом наследственностью в отделе о наследственности в связи с рассмотрением хромосомной теории наследственности, здесь же займемся главным образом половыми хромосомами и явлениями интерсексуальности.

α) Половые хромосомы

Клетки диплоидных животных и растений обладают, как мы уже знаем, всегда двумя наборами соответствующих друг другу гомологичных хромосом. Это выступает особенно резко и отчетливо в тех случаях, когда отдельные хромосомы отличаются друг от друга по величине и форме. Существуют однако и исключения, заключающиеся в том, что особи одного пола содержат нечетное число хромосом, т. е. одна хромосома существует в единичном числе и лишена партнера, или обе хромосомы гомологичной пары явно различны по величине и форме. В том и другом случае в другом поле находится нормальная пара хромосом одинаковой формы и величины. Эти хромосомы, так называемые гетеро- или половые хромосомы, наблюдал впервые Генкинг, но их значение и связь с полом выяснена только Мак-Кленгом, Стевенсом и больше всего Вильсоном. Первый тип называется *XO*, или тип Protenor, второй—*XY*-тип, или Lygaeus (или тип Drosophila).

Поведение этой неравной или нечетной пары хромосом при редукционном делении и оплодотворении выясняет ее значение для проблемы определения пола.

Рис. 473 изображает судьбу хромосом у клопа Protenor. У самки 14 хромосом, среди которых особенно выделяется крупная пара *X*-хромосом (*d*), имеющая иную форму. Самцы, напротив, содержат только 13 хромосом; между ними *X*-хромосома, лишенная партнера (*c*). При делении созревания в каждом яйце оказывается конечно по одной *X*-хромосоме. При сперматогенезе, напротив, лишь половина сперматид получает по одной *X*-хромосоме, так как во время редукционного деления распределяются целые хромосомы, а непарная хромосома не имеет партнера (*a*, *b*). Таким образом возникает два рода сперматозоидов: один с семью хромосомами (из них одна *X*-хромосома) и другие с шестью хромосомами (без *X*-хромосомы).

Так как оба вида сперматозоидов способны к оплодотворению, то

должно существовать два вида оплодотворенных яиц, и сообразно этому, так как отдельные хромосомы сохраняются во всех клеточных делениях, и два рода развивающихся из них эмбрионов: 1) такие, которые возникли из сочетания яйца и сперматозоида с полным набором из семи хромосом,

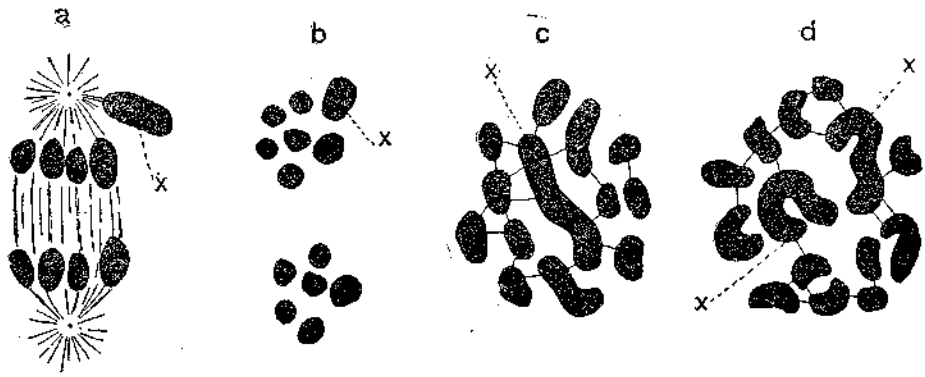


Рис. 473. Protenor belfragei. *a*—анафаза второго деления созревания сперматоцита; *b*—дочерние пластинки того же деления; *c*—экваториальная пластинка сперматогония; *d*—экваториальная пластинка одной клетки из овария; *x*—половая хромосома (по Вильсону, 1906).

состоящие таким образом всего из 14 хромосом (из них 2 *X*-хромосомы), и 2) таких, которые возникли из яйца, оплодотворенного сперматозоидом без X-хромосомы. Последние обладают только 13 хромосомами (среди них только 1 *X*-хромосома). Как было упомянуто раньше, клетки самок содержат число хромосом, равное 14, с 2 *X*-хромосомами, а у всех самцов недостает 1 *X*-хромосомы (13 хромосом). Из этого следует связь хромосом с определением пола. Яйца с 2 *X*-хромосомами дают самок, с 1 *X*-хромосомой—самцов. Поэтому сперматозоиды с *X*-хромосомой можно назвать о п р е д е л и т е л я м и самок, а сперматозоиды без *X*-хромосомы—о п р е д е л и т е л я м и самцов. В нашем примере мужской пол является гетерогаметным и вследствие отсутствия одного хромосомного партнера узнается тотчас же цитологически как таковой.



Рис. 474. Четыре сперматиды Ancyracanthus cystidicola, образовавшиеся после делений созревания (прикреплены к цитофору) (по Мульсову, 1912, из Гольдшмидта).

Связь между определением пола и половыми хромосомами точно установлена в настоящее время для большого количества организмов. В некоторых случаях история хромосом прослежена во всех важных стадиях как в мужском, так и в женском поле, например Мульсовым у нематоды Ancyracanthus cystidicola. Так как здесь четыре сперматиды связаны одним сперматофором и могут быть изолированы в этом состоянии, то возникновение двух сортов сперматозоидов (с 6 и 5 хромосомами) очень ясно, как это видно на рис. 474.

Дальнейшие исследования установили много вариантов в развитии половых хромосом. Все они совпадают однако в том, что всегда один пол—гетерогаметный—производит два вида гамет, другой—гомогаметный—

один вид гамет. Мы не будем подробно останавливаться здесь на этих вариантах. Опишем лишь один из них, именно упомянутый выше тип *XY* или тип Lygaeus или Drosophila (рис. 475). Здесь также *X*-хромосома гетерогаметного пола имеет партнера, но резко отличающегося своей величиной или формой. В других отношениях половые хромосомы при редукцион-

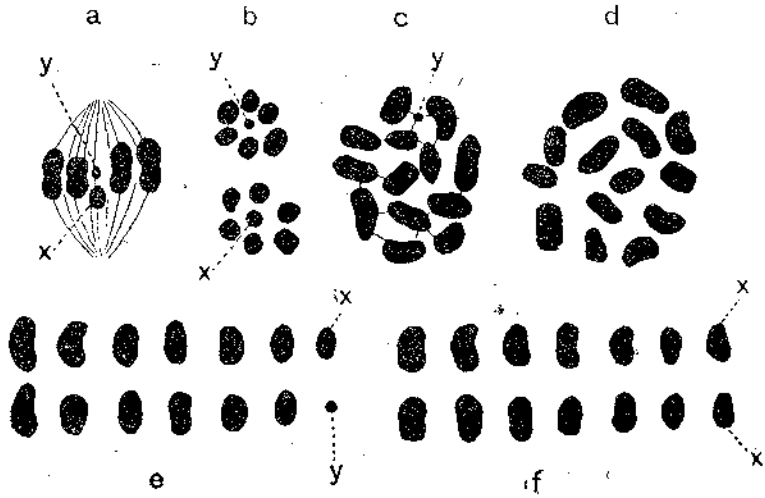


Рис. 475. Lygaeus turcicus. *a*—второе деление сперматоцита; *b*—дочерние пластинки того же деления; *c*—экваториальная пластинка сперматогония; *d*—экваториальная пластинка овогония; *e*—хромосомы, изображенные на *c*, распределенные попарно; *f*—то же хромосомы, изображенные на *d*; *x*—большая, *y*—меньшая половая хромосома (из Шлейпа, по Вильсону, 1906).

ном делении ведут себя так же, как и хромосомы типа *XO*, как это можно видеть на рис. 475. Гетерогаметный пол образует два вида сперматозоидов, из которых один тип получает *X*-хромосому, другой—*Y*. Оплодотворение первым дает гомозиготный женский пол с двумя *X*-хромосомами, оплодотворение вторым — гетерогаметный мужской пол с *X*- и *Y*-хромосомами.

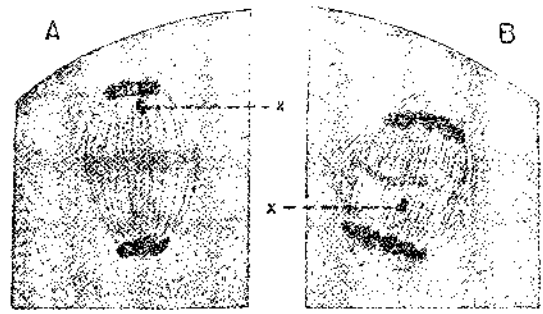


Рис. 476. Первые веретена созревания из яиц бабочки Talaeporia tubulosa. В *A* *X*-хромосома уходит наружу (яйцо на самку), в *B*—внутрь (яйцо на самца) (по Зейлеру, 1920).

Данные цитологического анализа совпадают с выводами экспериментов, устанавливающих наследственность, связанную с полом. Этот род наследственности удовлетворительно объясняется, если принять локализацию определенных зачатков в *X*-хромосоме. Анализ наследственности, связанной с полом у некоторых бабочек, произведенный задолго до того, как было доказано существование у бабочек половых хромосом вообще, приводил к неизбежному выводу, что здесь гетерогаметным полом должен быть не мужской, как в других случаях, а женский. Зейлер на самом деле доказал это цитологически (рис. 476).

У некоторых цветковых растений, как было указано выше, уже давно Корренс установил, что мужской пол должен быть гетерозиготен. Недавно у растений вообще не находили половых хромосом, но в последние годы в некоторых случаях удалось это сделать, как это доказывает пример Melandrium (рис. 477), где в мужском поле можно установить тип *XY*.

При мужской гетерогаметности сорта спермиев, определяющие самцов и самок, образуются, разумеется, в одинаковом числе, и соответственно этому при одинаковой возможности оплодотворения всегда получается нормальное отношение полов 1 : 1. Наоборот, при женской гетерогаметности оба сорта яиц образуются тогда только в равном числе, когда механизм деления пары *XY*-хромосом работает так, что *X*-хромосома так же часто попадает в полярное тельце, как и остается в яйце. Безусловно

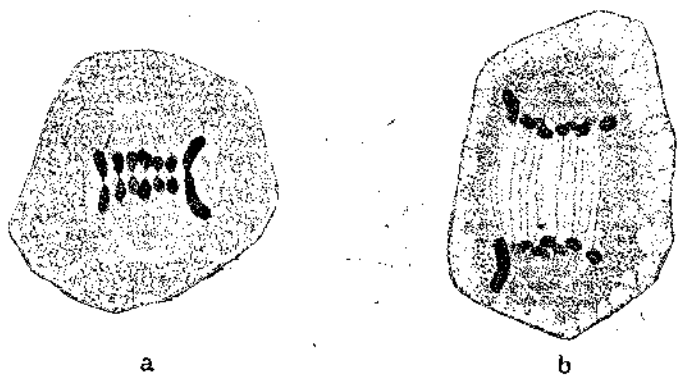


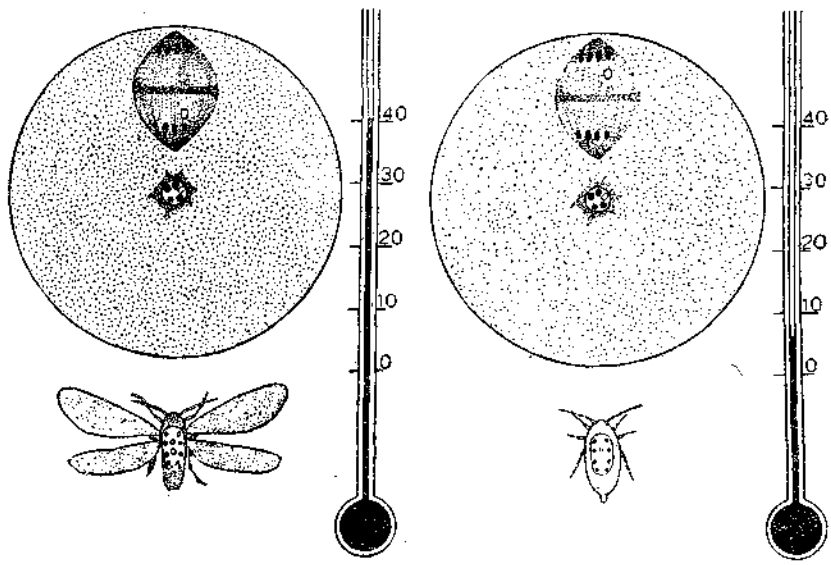
Рис. 477. Melandrium album. Первое деление созревания материнской клетки пыльцы. *a* —ранняя и *b*—поздняя анафаза с распределением *XY*-хромосом (увел. 3 300, ориг. рис. Белара).

это происходит часто, но этот способ разделения сравнительно легко поддается действию внешних факторов. Так, Зейлер достиг того, что соотношение полов передвигалось в направлении мужского пола, когда самкам бабочки Talaeporia tubulosa (Microlepidoptera) долго препятствовали откладывать яйца или когда на этих самок и свежеотложенные яйца действовали повышенной температурой. И наоборот, при действии холода на яйца получалось гораздо больше самок. Микроскопическое исследование показало (относительно *XO*-типа), что при воздействии перезрелости и тепла *X*-хромосома остается в ядре яйца, но при холоде почти всегда попадает в направляющее тельце, т. е. выталкивается (рис. 476 и 478).

Поведение половых хромосом при редукции и оплодотворении и их роль при определении пола еще раз показаны наглядно на схеме рис. 479 при гетерогаметности в мужском и женском поле.

И при более сложном типе размножения, например при гетерогонии, чередовании партеногенетических и раздельнополых форм тлей, указывалось, что половые хромосомы существуют и что их поведение согласовано с усложненным чередованием поколений. Как известно, из оплодотворенного зимнего яйца тли возникают партеногенетические самки, размножающиеся посредством диплоидного партеногенеза. Эти самки содержат четное число хромосом, между ними две *X*-хромосомы, как например у Aphis saliceti—6 (рис. 480, *g*, *h*). Так как при диплоидном партеногенезе редукционное деление подавляется, то все самки вследствие этого одинаковы, т. е. гомозиготны. Напротив самцы содержат пять хро-

мосом и гетерогаметны (рис. 480, *a*). При созревании женских и мужских половых клеток в процессе двуполого размножения сообразно с этим возникают яйца с тремя хромосомами и двоякого рода сперматозоиды—то с двумя, то с тремя хромосомами (рис. 480, *a—e*). Сперматиды, содержащие только две хромосомы, здесь гибнут, так что только сперматозоиды с тремя хромосомами доходят до оплодотворения. Из зимних яиц возникают таким образом только упомянутые выше самки с двумя *X*-хромосомами. После известного числа поколений диплоидных партеногенетических самок в цикле развития опять появляются партеногенетически самцы. Каким образом из диплоидного яйца с двумя *X*-хромосомами (6 хромосом) могут посредством диплоидного партеногенеза снова развиться самцы с 5 хромосомами? Это недавно выяснено Шварцем для



a b

Рис. 478. Схема произвольного определения пола у Talaeporia tubulosa по исследованиям Зейлера (1920). *a*—тепло направляет половую хромосому в будущее ядро яйца; после слияния с ядром сперматозоида образуется полный состав хромосом самца; *b*—холод направляет половую хромосому в (гибнущее потом) направляющее тельце; после слияния ядер яйца и сперматозоида образуется набор хромосом самки. Число аутосом взято произвольно 4, в действительности их 29 (из Анкеля).

Tetraneura ulmi, после того как еще раньше Морган дал не совсем удовлетворительное объяснение для одного вида филлоксеры. У самки Tetraneura в диплоидной фазе 14 хромосом, между ними две пары больших, из которых одна пара половых хромосом. У самки хромосомы не соединены попарно и в единственном делении созревания делятся эквационно (рис. 481, *a—c*). Напротив, в яйце, дающем самца, половые хромосомы соединяются в пару вместе, тогда как аутосомы остаются несоединенными и при единственном делении созревания первые делятся редукционно, а вторые—эквационно (рис. 481, *d—f*); поэтому у самца не 14, а 13 хромосом. Сперматогенез проходит принципиально так же, как у Aphis (рис. 481, *g—k*). Если прибавить к этому, что в требующих оплодотворения зимних яйцах все хромосомы (*X*-хромосомы и аутосомы) соединяются попарно и редукционно распределяются (рис. 481, *l*), то весь хромосомный цикл становится совершенно ясным.

Цитологические данные таким образом прекрасно согласуются с теорией. Такое же совпадение наблюдается и во втором сложном случае у нематоды Angiostomum nigrovenosum. Здесь раздельнополая генерация закономерно чередуется с гермафродитной. Самки раздельнополой свободно живущей генерации обладают двенадцатью хромосомами и производят зрелые яйца с шестью хромосомами. Самцы содержат только одиннадцать хромосом и производят двоякого рода сперматозоиды — с шестью и с пятью хромосомами (рис. 482, *L*, *M*). Однако оплодотворяющей способностью обладают только те сперматозоиды, которые определяют развитие самок. Это видно из того, что ближайшая (паразитная) генерация содержит двенадцать хромосом. Представители ее гермафродитны (вторичные гермафродиты), но по строению своего тела и половых органов являются типичными самками; в полном согласии с этим стоит и тот факт, что и по числу хромосом (12) им следует приписать характер самки. Яйца гермафродита содержат после созревания 6 хромосом. При созревании же мужских половых клеток, которые также содержали двенадцать хромосом, сначала обе хромосомы распределяются типично. Однако только одна входит в ядро сперматиды, в то время как другая

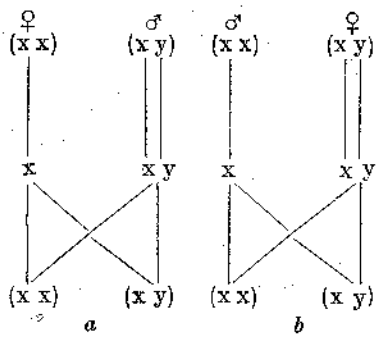


Рис. 479. *a*—схема наследования половых хромосом при мужской гетерозиготности; *b*—то же самое при женской.

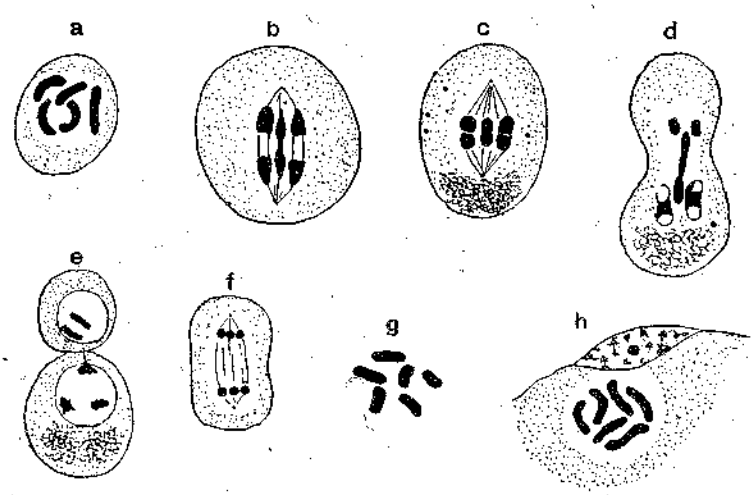


Рис. 480. Aphis saliceti. *a*—экваториальная пластинка сперматогония; *b*—*d*—первое деление сперматоцита; *e*—большой и маленький сперматоцит второго порядка; *f*—деление большого сперматоцита второго порядка; *g*—экваториальная пластинка партеногенетического яйца (самки); *h*—экваториальная пластинка ядра дробления того же яйца (по В. Б. Бэру, 1909, из Шлейпа).

остается в плазматическом тяже, связывающем обе сперматиды. Таким образом несмотря на то что число хромосом не заставляет предполагать сначала гетерогаметности, образуется два вида сперматозоидов, определяющих мужской и женский пол (рис. 482, *G*—*I*).

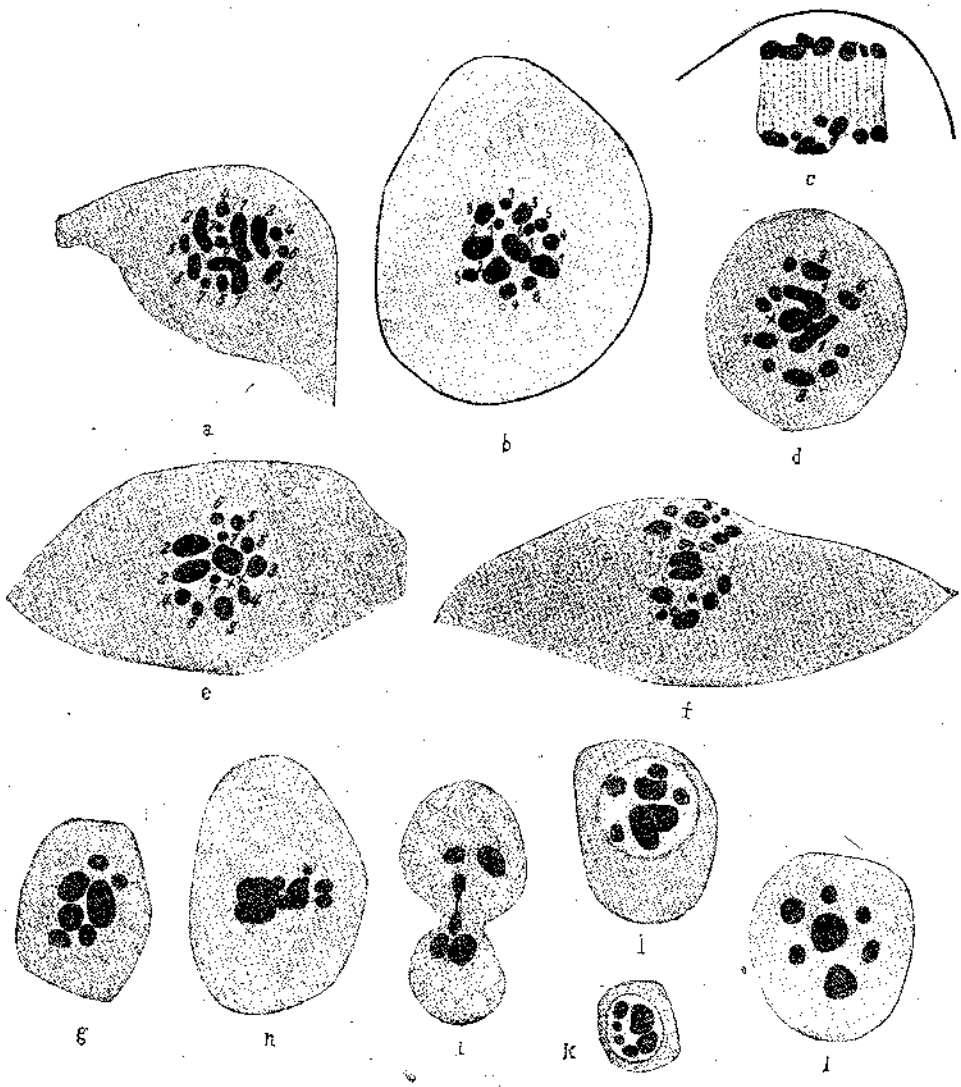


Рис. 481. Tetraneura ulmi до Геер (тля). *a*—третье деление дробления у зародышей самки; *b*—деление созревания в яйце самки. Метафаза, вид с полюса; *c*—деление созревания у яйца самки. Анафаза, вид сбоку; *d*—первое деление дробления у зародышей самцов; *e*—деление созревания в яйце самца. Метафаза, вид с полюса; *f*—деление созревания в яйце самца; анафаза, между дочерними группами «отставшие» *X*-хромосомы; *g*—*i*—сперматогенез; первое деление созревания; *g*, *h*—метафаза; *g*—вид с полюса, *h*—вид сбоку; *i*—анафаза: между дочерними группами растянутая *X*-хромосома; *j*—большой; *k*—маленький сперматоцит с полным набором хромосом; *l*—первое деление созревания зимних яиц. Метафаза—вид с полюса (по Шварцу, 1932).

И здесь поведение хромосом совпадает с теоретически предполагаемым. Эти опыты в большей степени доказывают, что и здесь половые хромосомы участвуют в механизме определения пола. Однако оба последних примера говорят, с одной стороны, в пользу теории, с другой—учат тому, что в клетке или в организме заложены еще и другие факторы, определяющие характерное для этого пола состояние хромосом. У тлей яйца,

производящие самцов, имеют сначала женский состав хромосом, а по неизвестным причинам при единственном делении созревания *X*-хромосомы делятся эквационно, а аутосомы, как в яйце самки,—эквационно, и таким образом получается мужской состав хромосом; аналогично этому

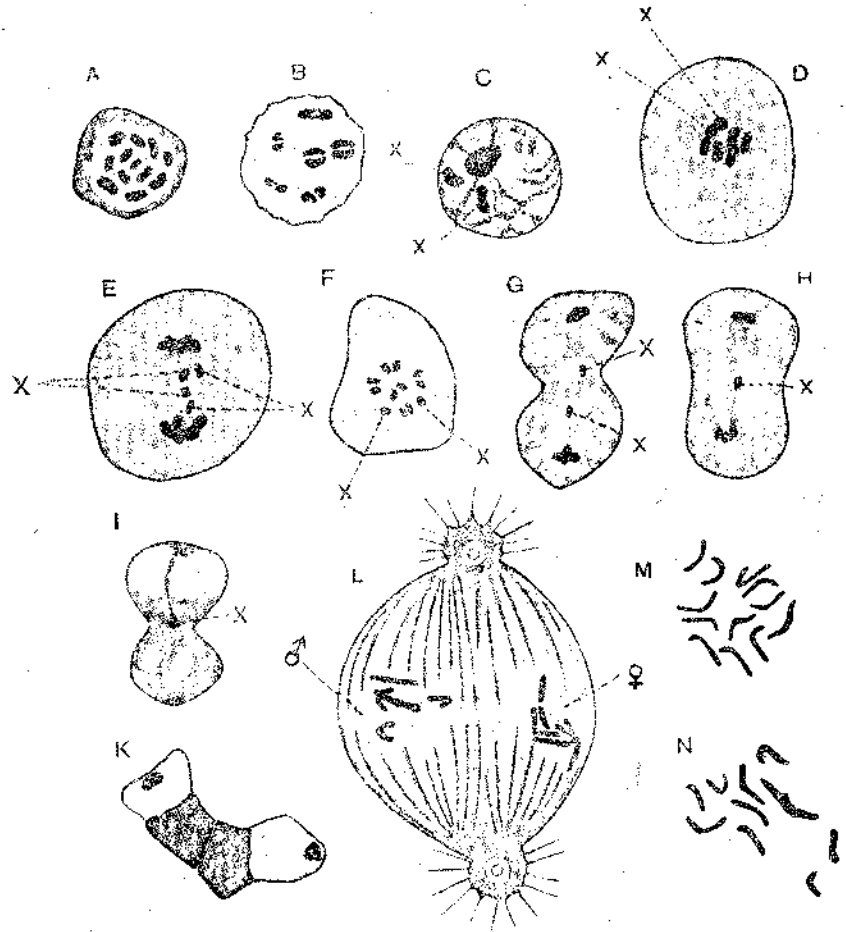


Рис. 482. Отношения хроматина у Angiostomum nigrovenosum. *A*—овогоний; *B*—экваториальная пластинка первого деления созревания яйца; *C*—молодой сперматоцит первого порядка; *D*—первое деление сперматоцита, метафаза; *E*—то же, анафаза; *F*—сперматоцит второго порядка; *G* и *H*—второе деление сперматоцита; *I* и *K*—отделение сперматозоидов от остаточного тела, выталкивание элемента *X*; *L*—первое деление дробления эмбриона самца, хромосомы обоих пронуклеусов (*5* и *6*) отдельно; *M*—экваториальная пластинка с 12 хромосомами из эмбриона самки; *N*—то же с 11 хромосомами из эмбриона самца (по Шлейпу, 1911).

у Angiostomum самка производит нормальные женские клетки благодаря аномалии редукционного деления. Другая половина сперматид несмотря на первоначально существовавший женский состав хромосом становится определителем самца (без *X*). Характер этих определяющих факторов пока еще не выяснен. Однако мы увидим позднее (см. стр. 506), что и здесь у диплоидных животных и растений собственно потенции обоих полов заложены во всяком поле и в каждой половой клетке и что их следует

резко отличать от определителей пола или реализаторов, которые действуют так, что несмотря на существование потенций обоих полов развиваются признаки только одного пола. Половые хромосомы можно поставить в связь только с распределением этих определителей пола (или половых реализаторов).

β) Локализация и теория действия половых генов

Обратимся теперь к вопросу о природе действия определяющих пол факторов, действующих в механизме половых хромосом. Мы принимаем и здесь, что, как и при гаплогенотипическом определении пола, дело идет не о распределении потенций или комплексов генов мужской или женской природы, а только о распределении определителей пола или реализаторов, вызывающих развитие признаков только одного пола несмотря на наличие обеих половых потенций. Корренс своими опытами скрещивания давно доказал для этого типа определения пола, что собственно зачатки пола, потенции обоих полов, имеются в состоянии, способном к дальнейшему развитию, не только в каждой диференцированной особи, но и в каждой мужской и женской гамете. Опыты показали, что не только мужские зачатковые клетки (пыльцевые зерна) могут передавать наследственные особенности первичных половых органов или гамет женского пола, но и, наоборот, женские зачатковые клетки могут передавать особенности мужского пола. Это подтверждается и рядом других опытов. Так, заражение головней Ustilago violacea женского цветка Melandrium вызывает развитие пыльников (♂ органов), причем плодовая завязь редуцируется очень мало, но делается негодной (рис. 483). Следовательно действие грибка вызвало развитие половых органов другого пола. То же самое доказывают много раз наблюдавшиеся изменения пола у высших раздельнополых животных и растений. Так, известно, что особи раздельнополых ивовых по каким-то неизвестным внешним причинам образуют кое-где бо́льшие или меньшие части органов другого пола. В других случаях, как у Mercurialis annua, это регулярно происходит в определенном возрасте, и, как известно, это явление нередко встречается у позвоночных, особенно у птиц. Так, куры и утки в старости часто проявляют не только вторичные половые признаки мужского пола (петухоперость), но и, как недавно стало известным, образуют даже вполне функционирующие семенники (Кру). Совершенно убедительное доказательство этого положения дал Гольдшмидт своими опытами над интерсексуальностью у бабочек.



Рис. 483. Melandrium. Цветок женского растения, поврежденный Ustilago violacea, без чашечки, разрезанной, чтобы показать хорошо развитые пыльники, усыпанные спорами грибка, и дегенерировавшую плодовую завязь (ув. 7, по Корренсу, 1928).

Что касается точной локализации этих определяющих пол факторов и рода их воздействия, то у зоологов теперь почти всеобщим признанием пользуется количественное объяснение, которое Гольдшмидт предложил на основании своих исследований интерсексуальности при скрещивании географических рас шелкопряда Lymantria. Данные, полученные с три-

плоидными интерсексами, прекрасно согласуются с этой теорией. Эта теория в применении ко всем случаям диплогенотипического определения пола, а также к растениям оказалась чрезвычайно плодотворной. Так как отношения у дрозофилы при триплоидной интерсексуальности гораздо проще и потому иллюстрировать эту теорию здесь гораздо легче, эти случаи будут описаны раньше изложения классических опытов Гольдшмидта.

У плодовой мушки Drosophila melanogaster мужской пол гетерогаметен и обладает кроме половых хромосом (XY) еще тремя парами аутосом—двумя большими парами и одной маленькой (IV). Опыты Бриджеса

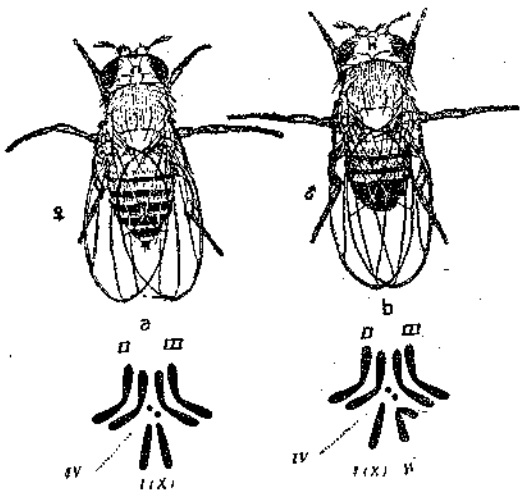


Рис. 484. Drosophila melanogaster. *a*—самка; *b*—самец; под ними схематически мужской и женский набор хромосом. *I*—половые хромосомы, *II*—*IV*—аутосомы (по Моргану, Бриджесу и Стертевенту, 1925, из Штерна).

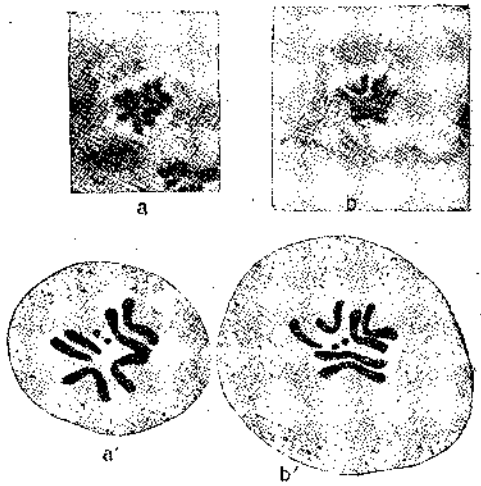


Рис. 485. Drosophila melanogaster. Женские (*a*, *a′*) и мужские (*b*, *b′*) наборы хромосом. Сверху: *a*—*b*—фотографические снимки, внизу: *a′* и *b′*—рисунки той же самой клетки (увел. *a* и *b*—2 000; *a′* и *b′*—3 000, по Штерну).

над частично триплоидными и вполне триплоидными особями Drosophila показали, что определение пола зависит от отношения X-хромосом к аутосомам. Нормальная самка дрозофилы имеет 2 X-хромосомы и два набора аутосом, нормальный самец—два набора аутосом и $1X$ и $1Y$ (рис. 484 и 485). Данные Бриджеса, приведенные в следующей (стр. 505) таблице, показывают, что самка развивается тогда, когда на каждый набор аутосом приходится одна X-хромосома, причем наличие Y-хромосомы для результата безразлично. Результат всегда одинаков, каковы бы ни были наборы—диплоидные, триплоидные, тетраплоидные. Наоборот, если на двойной набор аутосом приходится единственная X-хромосома (наличие или отсутствие Y-хромосомы безразлично), то получается самец. Из этого можно заключить, что фактор, определяющий женский пол, лежит в X-хромосоме, а фактор или факторы, определяющие мужской,—в аутосомах и что действие женского фактора в X-хромосоме сильнее, чем действие мужских факторов в аутосомах, потому что если к $2A$ и $1X$ (♂) прибавляется $1X$—определитель женского пола, то получается самка. Если же разница между ♀ определяющими и ♂ определяющими факторами недостаточно велика, как при комбинации 2 X-хромосом и трех аутосомных наборов, то по-

лучаются гермафродиты или интерсексы, которые при отсутствии маленькой *IV*-хромосомы набора имеют более мужской характер, а в противном случае более женский (рис. 486). Кроме того из последних данных можно вывести заключение, что 2 *X*-хромосомы имеют приблизительно такую же

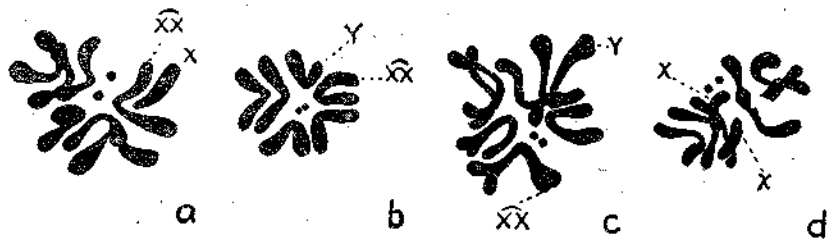


Рис. 486. Ненормальные наборы хромосом у Drosophila melanogaster. *a*—триплоидная самка с двумя сцепленными и одной свободной *X*-хромосомой; *b*—диплоидная самка с двумя сцепленными *X*- и одной *Y*-хромосомой; *c* и *d*—интерсексы с тремя автосомными наборами (за исключением маленькой IV) и двумя *X*-хромосомами. Последние сцеплены в *c*, и здесь же находится еще *Y* (по Л. В. Морган, 1925, из Витши).

силу, как три набора аутосом. Во всяком случае отдельные определяющие пол факторы оказывают различное действие и обладают различной валентностью.

Набор аутосом и число половых хромосом	Пол	Отношение *X*-хромосом к числу наборов аутосом
$2A+3X$	♀ сверхсамка	3 : 2 = 1,5
$4A+4X$	♀	4 : 4 = 1
$3A+3X$	♀	3 : 3 = 1
$3A+3X\,1Y$	♀	3 : 3 = 1
$2A+2X$	♀	2 : 2 = 1
$2A+2X\,1Y$	♀	2 : 2 = 1
$2A+2X\,2Y$	♀	2 : 2 = 1
$3A+2X\,1Y$	интерсексы	2 : 3 = 0,67
$3A+2Y$	интерсексы	2 : 3 = 0,67
$3A\ (-IV)+2X$	интерсексы	2 : 3 = 0,67
$2A+1X\,1Y$	♂	1 : 2 = 0,5
$2A+1X\,2Y$	♂	1 : 2 = 0,5
$2A+1X$	♂	1 : 2 = 0,5
$3A+1X$	♂ сверхсамец	1 : 3 = 0,33

На основании этих данных для распределения и определения пола у дрозофилы получается следующая формула, предложенная Морганом и совпадающая с формулой, впервые указанной Гольдшмидтом:

$$MM\ FF = ♀, MM\ Ff = ♂.$$

При этом определяющий самок реализатор *F* локализован в каждой *X*-хромосоме, а реализатор самцов—в аутосомах, и действие (валентность) *F* сильнее, чем действие *M*, а действие *MM* сильнее, чем *F*.

Так как *Y*-хромосома является безразличной, то фактор *f* равен 0, следовательно он совершенно отсутствует, что и не может быть иначе у половых хромосом типа *XO*. Но Витши на основании своих опытов гибридизации лягушек различных местных рас, отличающихся по характеру

своей сексуальности, совершенно правильно сделал заключение, что в этом случае и в *Y*-хромосомах имеется соответствующий реализатор женского пола—*f*, количественно менее сильный, чем фактор *F* в *X*-хромосомах. Мы не будем подробнее останавливаться на этих несколько сложных явлениях у лягушек и приведем лишь таблицу дифференциации полов, которую Витши составил для шести установленных им по количеству их половых факторов рас лягушек (рис. 487). И здесь факторы *F* лежат в половых хромосомах, а факторы *M*—в аутосомах, и внесенные в таблицу числовые значения отношения сил (валентностей) позволяют легко видеть результаты, полученные при различных комбинациях скрещиваний. Раса *V* дает у лягушек с нормальной сексуальностью крайне раздельнополых животных, раса *I*—гермафродитов или интерсексов.

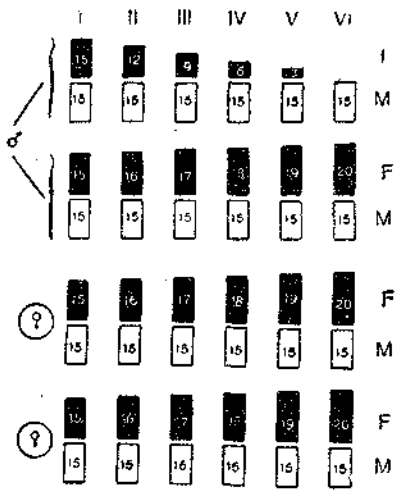


Рис. 487. Таблица дифференциации полов. Схематическое изображение различной силы половых валентностей у шести географических рас лягушек (по Витши, 1923).

Определение пола в диплофазе согласно теории и формулировке Гольдшмидта происходит, как это видно по описанным выше схемам (рис. 488), вследствие количественно разного действия мужских и женских реализаторов пола. Так как *F* сильнее *M*, то $2M$ и $2F$ дают женский пол, и обратно—$1F$ и $2M$ дают мужской пол. Следовательно здесь в отличие от гаплогенотипического определения пола происходит не простое распределение мужского и женского реализатора на оба пола, а в каждой особи имеются не только потенции, но и реализаторы обоих полов и количественный перевес (валентность) мужских реализаторов в мужском поле и женских—в женском определяет, будет ли пол мужским или женским, так же как это бывает при копуляции относительно сексуальных низших организмов.

Познакомившись с количественной теорией диплогенотипического определения пола на примере триплоидных интерсексов дрозофилы, обратимся к изложению явлений интерсексуальности при скрещивании географических разновидностей непарного шелкопряда Lymantria dispar. Анализируя их, Гольдшмидт впервые пришел к этому объяснению. В основу анализа положены следующие факты:

1. Европейские и японские расы каждая сама по себе дают нормальные отношения полов.

2. Японская ♀ × европейский ♂: нормальные отношения полов.

3. Европейская ♀ × японский ♂ (обратное скрещивание): все сыновья (♂) нормальны, все дочери (♀) интерсексуальны.

4. Второе поколение (F_2) из № 3 (европейская ♀ × японский ♂): все сыновья (♂) нормальны, дочерц (♀): половина нормальны, половина интерсексуальны и именно в той же степени интерсексуальны, как их матери.

5. Второе поколение (F_2) из № 2 (японская ♀ × европейский ♂): все дочери (♀) нормальны, сыновья (♂): половина нормальны, половина интерсексуальны.

Тщательное исследование скрещиваний многих европейских и японских рас привело к выводу, что гибриды одних рас обнаруживают *слабую*, а других—*бо́льшую* степень интерсексуальности, которая усиливается до того, что интерсексуальные самки или самцы становятся похожими во всех отношениях как по внешности, так и по внутренним признакам на особей противоположного пола (рис. 489 и 490). В следующей таблице приведены некоторые подобные гибриды и получающаяся при этом степень интерсексуальности:

Раса Кумамото	♀	×	раса Гифу	♂	— только слабо интерсексуальные		♀
» Хоккаида	♀	×	»	♂	» более резко	»	♀
» Шнейдемюль	♀	×	»	♂	» » »	»	♀
» Фиуме	♀	×	»	♂	в высокой степени	»	♀
» Фиуме	♀	×	» Оги	♂	совершенно превращенные в	♂	♀

Вместе с Гольдшмидтом можно различать разные расы по степени интерсексуальности, которую они обнаруживают при скрещивании, и разделить их на слабо- и сильномужские и женские расы. Генетический анализ этих рас показал, что степень интерсексуальности гибридов, получающихся при различных скрещиваниях, можно заранее предсказывать. Японские расы в различной степени «сильны», европейские «слабы».

Эти данные поразительно напоминают описанную выше относительную сексуальность низших организмов. Несмотря на различия, существующие вследствие различного способа диплогенотипического определения пола, объяснение в обоих случаях в принципе одинаково, а именно относительное различие в силе действия (валентности) реализаторов.

Результаты исследования повидимому ясно показывают, что действующие здесь факторы, определяющие пол, различаются количественно. Бабочки, как было указано, принадлежат к формам с женской гетеро-

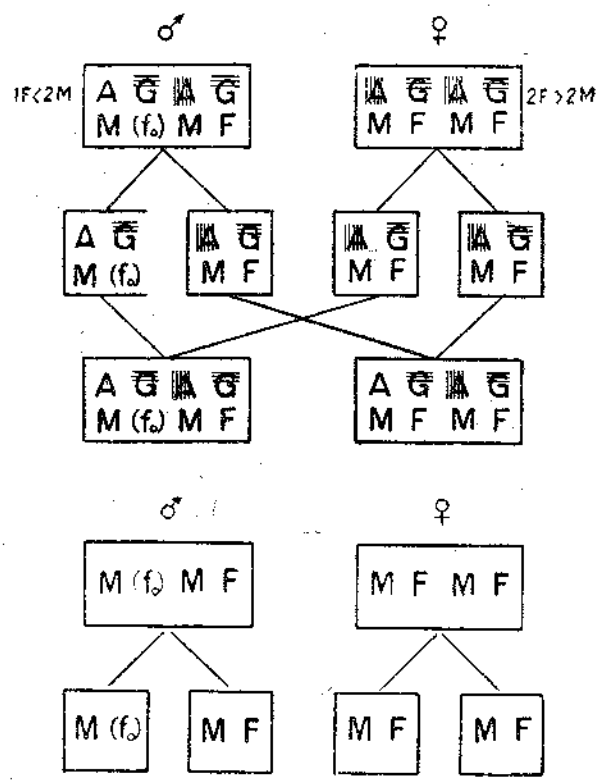


Рис. 488. Схема диплогенотипического определения и наследственности гетерезических животных с ♂ гетерогамией. В основу схемы положена формулировка Гольдшмидта, по которой и в гаплоидных гаметах есть один ♂ *M*- и один ♀ *F*-фактор (реализатор), у диплоидных же животных—соответственно по два. У гетерозиготного пола принят *XO*-тип половых хромосом, почему отсутствует аллеломорф ♀ реализатора *(f_0)*. Внизу формулы только с реализаторами, выше—с прибавлением потенций *A* и *G*, которые (как в схеме на рис. 467) действием сексуально противоположных реализаторов подавляются с разной силой (выражено разным числом горизонтальных и вертикальных штрихов) (по Гартману, 1929).

гаметностью. Так как при скрещивании «слабых» европейских ♀ с «сильными» японскими ♂ ожидаемые самки, получающие свою единственную *X*-хромосому постоянно от отца, всегда становятся интерсексами и следовательно более или менее сильно приближаются к самцам, то определяющий

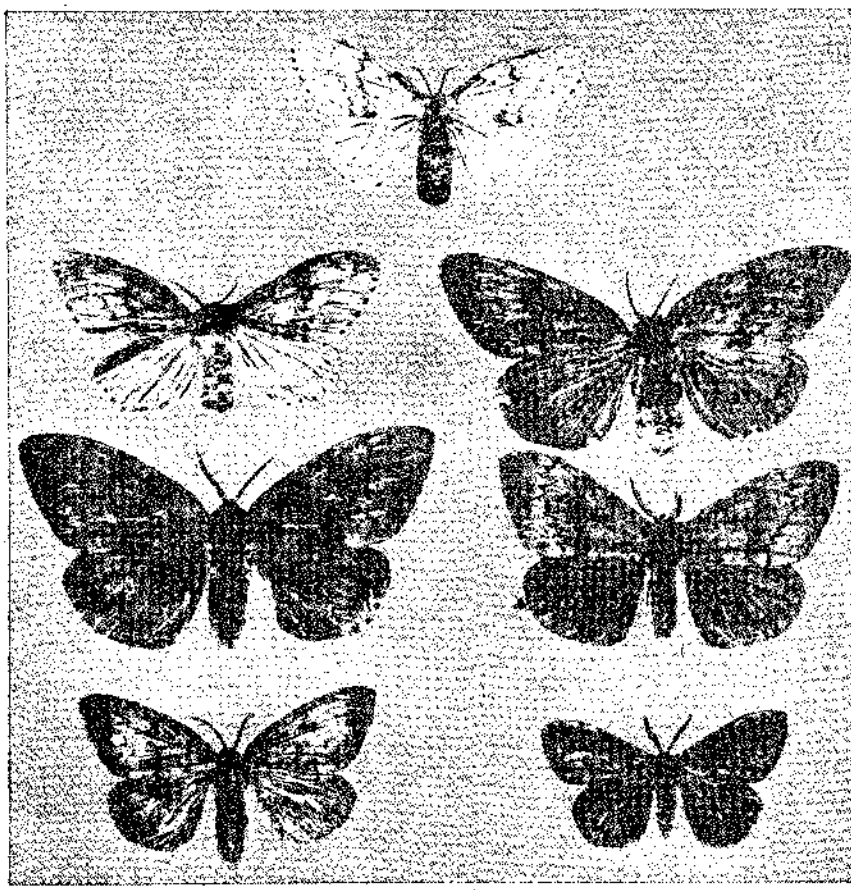


Рис. 489. Серия возрастания интерсексуальности у самок Lymantria dispar. Наверху в середине нормальная ♀; последнее насекомое имеет почти чисто мужские признаки (по Гольдшмидту, 1920).

мужской фактор должен находиться в *X*-хромосоме. Остальные опыты показывают, наоборот, что женские определяющие факторы наследуются исключительно от матери. Зависит ли это в данном случае от протоплазмы или, как недавно доказывал Гольдшмидт, от *Y*-хромосомы, остается пока под вопросом[1]. Во всяком случае эти опыты позволяют и локализовать механизм наследственности определения пола так же, как это мы видели выше у дрозофилы, но только обратно в соответствии с женской гетерогаметностью. Следовательно и здесь каждая особь содержит не только факторы, определяющие ее собственный пол, но также и факторы противопо-

[1] В последнее время (1934) Гольдшмидт утверждает, что вопрос этот окончательно решен в пользу плазматической материнской наследственности *F*-факторов. Ред.

ложного пола. Оба пола содержат женский реализатор $\overline{|F|}$ (заключение в рамку означает материнскую наследственность) и определитель мужского пола M, лежащий в X-хромосоме. Но последний у мужского пола гомогаметен — $\overline{|F|}$ MM, а у женского—гетерогаметен $\overline{|F|}$ Mm.

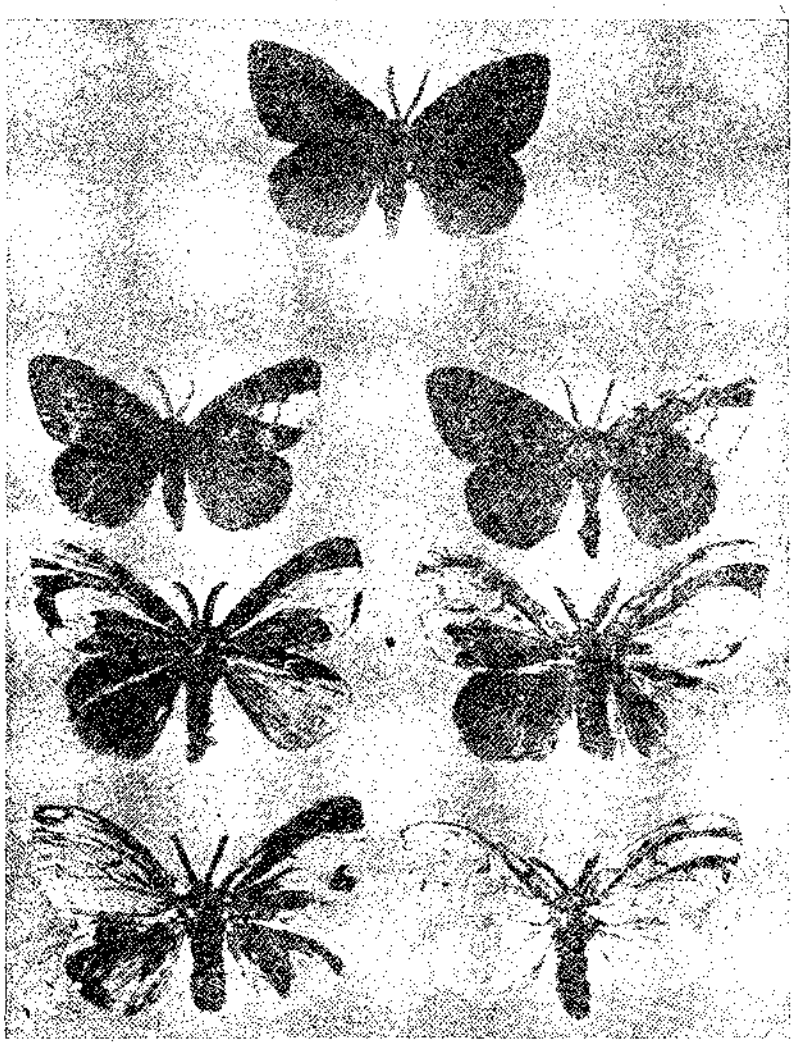


Рис. 490. Серия возрастания интерсексуальности у самцов Lymantria dispar. Наверху в середине нормальный ♂; последнее насекомое имеет почти женские признаки (по Гольдшмидту, 1927).

И здесь F и M действуют независимо друг от друга с количественно определенной силой, обозначаемой как разная валентность. «Решающее значение имеет бо́льшая валентность. Количества эти однако такого рода, что M слабее, чем F, и потому не проявляет своего действия у самки, MM однако сильнее, чем F, и потому сказывается в строении самца. Для пояснения этой схемы можно придать разным валентностям произволь-

ные числа. Допустим, что женский зачаток F выражается числом в 80 «единиц», а мужской зачаток—60 «единиц». В женской формуле $\overline{F}$ Mm F на 20 единиц больше, чем M, в мужской формуле $\overline{F}$ MM, напротив, $2M$ имеют значение 120 и на 40 единиц больше женской составной части». Если допустить далее, что необходим известный минимум (Гольдшмидт называет его эпистатическим минимумом) для того, чтобы один зачаток пола господствовал над другим (этот минимум пусть равняется 20 единицам), то «мы получаем самку, если $\overline{F}$ $-M=>20$, и самца, если $MM-\overline{F}=>20$. Иначе говоря, если разность обоих задатков обозначить через e, то предельные значения обоих полов составляют +20 и —20». На рис. 491 эта формула изображена графически, причем значения e располагаются на одной прямой; направо от +20 находятся самцы, налево от —20—самки, а между ними—интерсексуальные формы. Если последние гетерозиготны в отношении M, то они являются интерсексуальными самками, гомозиготные же в отношении M формы являются интерсексуальными самцами.

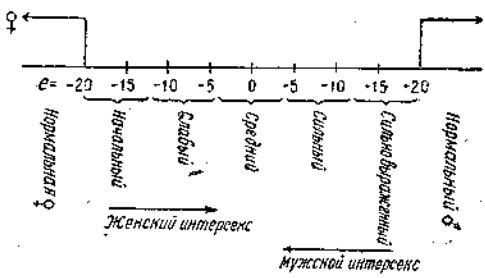
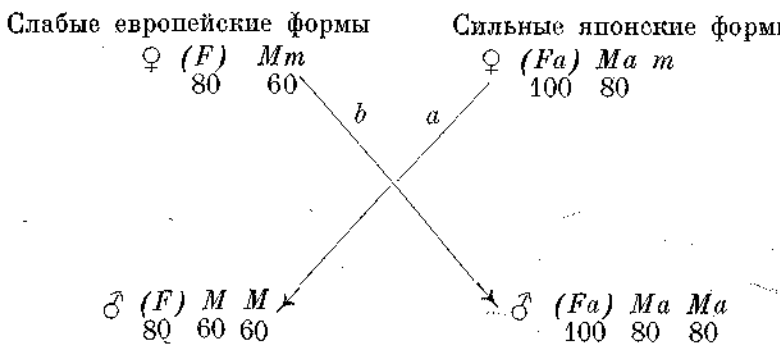


Рис. 491. Схема типов интерсексуальности, выраженной в разности валентностей F—M (по Гольдшмидту, 1920).

«Если принять эти допущения, то объясняются замечательные явления. Поясним это подробнее еще одним примером. Представим себе две расы, из которых обе нормальны в смысле количественного соотношения факторов пола, но отличаются друг от друга по абсолютной величине валентностей. Простоты ради мы говорим о сильных формах, если валентность M относительно высока, и соответственно о слабых формах. При этом можно наблюдать следующие отношения валентностей:



Очевидно, что обе расы, если разводить каждую отдельно, являются нормальными в отношении пола. Если скрестить японскую самку с европейским самцом (стрелка a), то F_1 представляется в следующем виде:

F_1 ♀ (Fa) Mm
100 60

F_1 ♂ (Fa) Ma M
100 80 60
140

Величина e достигает затем $+$ и -40, оба пола нормальны. Но обратное скрещивание (стрелка b) дает в F_1:

$$F_1\,♀\,(F)\;\underset{80}{Ma}\;\underset{80}{m} \qquad F_1\,♂\,(F)\;\underset{80}{M}\;\underset{60}{Ma}$$
$$\overline{140}$$

Здесь у самки $e = 80 - 80 = 0$. Самки следовательно интерсексуальны и стоят точно по середине между обоими полами. Этим самым получают полное объяснение результаты различных скрещиваний, приведенных выше».

Опыты Гольдшмидта дали еще один крайне важный результат. Интерсексуальность не заключается в том, что подобный индивид в к а ж д о й части своего тела обнаруживает признаки, занимающие определенное положение между обоими полами; напротив, отдельные органы носят целиком женский характер, другие обнаруживают промежуточные признаки, тогда как третьи являются вполне мужскими. История развития этих форм показывает, что отдельные органы становятся интерсексуальными в определенной последовательности и что эта последовательность как раз обратна эмбриональной дифференцировке. «Интерсекс есть индивид, который до определенного времени развивается как самка, а затем как самец, а начиная с этого „п о в о р о т н о г о п у н к т а" заканчивает свое развитие в виде самца, или в обратном случае самки. Все возрастающая степень интерсексуальности есть выражение усиливающегося обратного смещения поворотного пункта; интерсексуальное состояние отдельных органов определяется положением дифференцировки во времени до и после поворотного пункта» (з а к о н в р е м е н и в явлении интерсексуальности). Эти последние закономерности, установленные Гольдшмидтом, имеют огромное значение для будущих исследований над влиянием генов на развитие организма.

Можно с уверенностью принять, что результаты опытов Гольдшмидта покоятся на количественной разнице между факторами, обусловливающими тенденции к образованию того или другого пола. Предложенные им формулировки (положение соответствующих факторов в половых хромосомах, соответствующих плазме яйца, допущение разных валентностей и др.) несомненно могут объяснить замечательные явления, им открытые, и находятся в полном согласии с опытом. Они приложимы также для объяснения почти всех явлений развития пола у диплоидных животных, как отметил еще сам Гольдшмидт. Они вполне подтверждаются самым тщательным образом анализированными случаями генетического определения пола у животных (Drosophila, лягушки), и его теория оказалась столь же плодотворной в приложении к растениям, в частности к объяснению вторичных гермафродитов Melandrium. Однако большой вопрос, следует ли или нет допускать у других объектов иное разделение пола. Но и это нисколько не изменяет значения общих принципов и общей теории диплогенотипического определения пола. Ведь и в деталях локализации реализаторов существуют большие различия. Так, хотя у большинства раздельнополых цветковых растений и у большинства животных мужской пол является гетерозиготным, у других же гетерозиготным оказывается женский: у дрозофилы и амфибий ♀ реализаторы лежат в X-хромосомах, а ♂—в аутосомах; у Lymantria, наоборот, ♂ реализаторы (соответственно ♀ гетерогаметности) лежат в X-хромосомах, но ♀ реализаторы не в аутосомах, а в плазме или Y-хромосомах. Далее у дрозофилы Y-хромосома не содержит половых реализаторов, а у амфибий и меландрий, напротив, содер-

жит более слабые ♀ реализаторы. Поэтому теперь не может вызывать особого удивления, если будет доказан какой-нибудь иной способ локализации половых реализаторов у диплоидных организмов. Принцип и общая теория остаются однако те же самые.

В настоящее время не выяснен только один случай генотипического определения пола у многоклеточных (диплоидных) животных, а именно у Hymenoptera, Rotatoria и т. д. (см. стр. 462), у которых оплодотворенные и диплоидные яйца все становятся самками, а гаплоидно-партеногенетические—самцами. Первоначально в связи с первыми данными и формулировкой диплогенотипического определения пола у животных принималось, что в нормальных случаях 1 *X*-хромосома определяет самца, и 2 *X*-хромосомы—самку. Но после того как новые данные с дрозофилой показали, что пол зависит от отношения *X*-хромосом к аутосомам и потому 1 *X*-хромосома с одним набором аутосом дает нормальных самок, это объяснение отпало. Новейшие попытки Шрадера и Стертеванта объяснить это при помощи филогенетических построений на основе цитологических данных у партеногенетических животных являются чисто спекулятивными и искусственными. Эти случаи можно было бы объяснить, допустив, что женские половые реализаторы локализованы в *X*-хромосомах, а мужские—в плазме яйца и что мужские имеют бо́льшую валентность. Яйцо (плазма определяет самца) + 1 *X*-хромосома даст тогда самца, яйцо с 2 *X*-хромосомами—самку. Доказательств такого понимания нет, но их легко получить генетическим путем. Таким образом если этот случай еще не выяснен, то он все же нисколько не противоречит указанным выше принципам.

Эти общие принципы, намечающиеся в разных случаях диплогенотипического определения пола, опять-таки те же самые, с которыми мы познакомились при фенотипическом и гаплогенотипическом определении пола, а именно: 1) общая бисексуальная потенция у детерминированных уже половых особей и половых клеток и 2) суммирование определения пола действием мужских и женских половых реализаторов различной силы, вследствие чего образуются мужские и женские организмы определенной силы.

Таким образом мы приходим к общей теории сексуальности. Поэтому эти принципы приложимы не только к четырем главным типам определения пола: гапло- и диплофенотипическим и гаплоидиплогенотипическим, но лежат в основе и всех особых, выпадающих повидимому из рамок двуполости половых отношений, как относительная сексуальность водорослей и грибов и интерсексуальность высших животных. Бисексуальная потенция и относительная сила реализаторов и обусловленное ими определение пола представляют основы всех отношений между полами от простейших до человека. Различны только осуществление и распределение реализаторов в четырех главных типах и их модификациях. Как можно видеть, такое понимание согласно гольдшмидтовскому объяснению сексуальности и интерсексуальности у животных, если признавать его половые факторы *FF Mm* или *Ff MM* только за реализаторы, а не за потенции пола, и если в локализации и способе комбинаций его генов, определяющих пол, видеть только одну из возможностей развития генетических определителей пола у животных

и растений. Правда, вместе с Гольдшмидтом можно чисто формально прилагать его специальную схему факторов и к гаплогенотипическому и фенотипическому определению пола, но это будет перенесением более сложного объяснения на явления, которые этого не требуют. Ведь, с одной стороны, в гаплогенотипическом определении пола можно доказать наличие только одной, а не двух пар генов, а в фенотипическом вообще нельзя доказать никакого действия особых половых генов; с другой стороны, никак нельзя обойтись без допущения сексуальных потенций (Гольдшмидт говорит о переменной норме реакций, что очевидно является только другим выражением допускаемой нами бисексуальной потенции). Поэтому следует удовлетвориться изложенными выше общими принципами общей теории сексуальности и на основании этих принципов допустить для отдельных типов и их модификаций различные способы реализации. Это имеет и то преимущество, что позволит при таком понимании теории легче включать в нее дальнейшие уклоняющиеся сексуальные отношения.

4. Физиология и теория оплодотворения

Физиология и теория процессов оплодотворения относятся к той области биологии, о которой до сих пор известно лишь немного достоверного. И однако эти вопросы так привлекают мысль и чувство натуралистов, что еще до открытия цитологических процессов, сопровождающих оплодотворение (в 70-х годах XIX века), было создано свыше 400 разных гипотез оплодотворения, большинство которых отличалось чисто фантастическим характером. Даже такой выдающийся биолог как К. Бэр в 1835 г. принимал семенные тельца за церкарий, за случайно присутствующих паразитов. Это по его мнению—паразиты семени, подобные дистомам или церкариям, всюду встречающимся в местах скопления слизи и белка. Однако и после основного открытия процессов оплодотворения в семидесятых годах наши представления о сущности последнего претерпели еще значительные изменения и колебания; вполне естественно поэтому, что и в то время были предложены различного рода гипотезы оплодотворения. К счастью, число их значительно сократилось и свелось главным образом к трем, после того как выяснилось, что побуждение к развитию не принадлежит к существенным признакам оплодотворения. Эти три учения следующие: 1) *учение об амфимиксисе*, учение Вейсмана *о смешении зародышевых плазм*, 2) *гипотезы омоложения и регуляции* и 3) *гипотезы сексуальности*.

а) Амфимиксис

Классическими открытиями прошлого столетия установлено, что оплодотворение организмов состоит в слиянии двух клеток, и прежде всего их ядер. С этих пор существеннейшей чертой оплодотворения стали считать происходящее при нем смешение зародышевых плазм, представляющих два перед тем разделенных индивидуума, для построения новой особи. Сущность и значение оплодотворения лежит собственно в этом смешении задатков или зародышевых плазм—*в амфимиксисе*, как назвал это явление Вейсман. Оплодотворение здесь поставлено прежде всего *в связь с наследственностью и видообразованием*; такое воззрение и сейчас еще является самым распространенным среди биологов, как бы различно ни расценивалось ими значение амфимиксиса для видообразования. Мы не будем однако подробнее останавли-

ваться на теории амфимиксиса и на всем, что с ней связано. Несмотря на исключительное значение, которое имеет это учение в биологии, оно несомненно не разрешает вопроса о физиологии и причинах оплодотворения. Амфимиксис, или смешение зародышевых плазм, есть *следствие* процессов оплодотворения. Поэтому оно не позволяет судить вообще о *причинах* оплодотворения (а только одно каузальное объяснение есть естественно-научное объяснение). В лучшем случае амфимиксис можно рассматривать вместе с Вейсманом с точки зрения отбора как полезное явление, вызвавшее широкое распространение явлений оплодотворения. Но остается однако необъяснимым, как подчеркивал всегда и сам Вейсман, первое появление оплодотворения. Конечно это ничуть не умаляет большого значения амфимиксиса для явлений жизни. Нужно только твердо помнить, что амфимиксис не *есть учение об оплодотворении*, но *учение о наследственности и видообразовании, связанном с оплодотворением другой особью*.

Не говоря уже об этих логических соображениях, и цитологические данные развития низших организмов не согласуются с амфимиксисом, как учением об оплодотворении, ибо мы видели, как широко распространены аутомиктические процессы оплодотворения. Существование их лишает амфимиксис всякого значения как общей гипотезы оплодотворения. Амфимиксис можно считать явлением, связанным лишь с некоторыми *частными* формами процесса оплодотворения. При физиологическом объяснении процесса нельзя исходить из явления, которое свойственно лишь некоторым формам этого процесса.

б) Гипотеза омоложения

При каузальном анализе процессов оплодотворения возникает прежде всего вопрос, представляют ли эти процессы физиологическую необходимость или нет. Так, Бючли, впервые задавший этот вопрос, а после него в особенности Мопа старались разрешить эту проблему экспериментально на инфузориях. Они исследовали, наступает ли после более или менее долгого, чисто бесполого размножения инфузорий так называемая физиологическая дегенерация или депрессия. Опыты Мопа, равно как более поздние опыты Р. Гертвига и его учеников, а также Калкинса над инфузориями, как будто бы говорили за то, что оплодотворение физиологически необходимо если не для жизни индивидуума, то для жизни рода. По прошествии многих неполовых генераций, размножающихся просто делением, наступали явления дегенерации (*старческая дегенерация*), которые приводили в конце концов к вымиранию культур, если не происходило нового оплодотворения. Подобно тому как индивидуум многоклеточного животного стареет и умирает, подобно этому и в рядах неполовых генераций наступают явления старости. Оплодотворение должно было и здесь служить источником омоложения, который снова освежает поколения.

Это старое понимание гипотезы омоложения однако долго не удержалось, так как Р. Гертвиг уже раньше показал, что если при начале оплодотворения разделить искусственно инфузорий и воспитывать их отдельно, то они против ожидания не только быстрее размножаются, чем после конъюгации, но и обнаруживают вообще меньшую смертность. Эти опыты позднее подтвердил и дополнил Дженнингс.

Впоследствии Р. Гертвиг на место теории омоложения выдвинул гипотезу о *потребности в регуляции* и попытался обосновать

потребность оплодотворения с точки зрения клеточной физиологии, связав ее со своей теорией отношения величины ядра к величине плазмы. Он думал, что при продолжительной культуре инфузорий эти простейшие переходят в так называемое состояние депрессии, при котором ядро ненормально увеличивается за счет плазмы. Если клетке удастся выбросить часть ядерного материала, то восстанавливается нормальное состояние и депрессия исчезает. Р. Гертвиг видит поэтому в оплодотворении «реорганизацию живой субстанции, наиболее действительное приспособление, препятствующее физиологической смерти».

Но и против этого углубленного понимания гипотезы омоложения можно привести более старые исследования, с которыми мы познакоми-

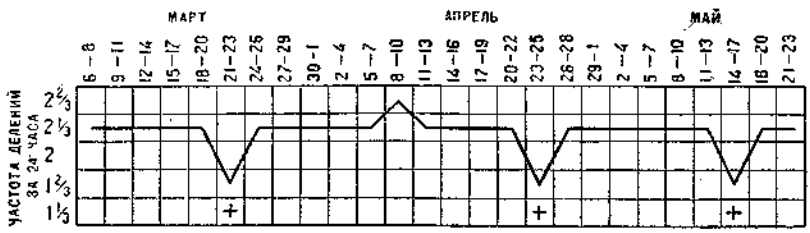


Рис. 492. Частота делений и ритмическое появление партеногенеза (+) Paramaecium caudatum в культурах на предметном стекле при питании Bacillus proteus (по Иолосу, 1916, из Гартмана).

лись раньше (см. стр. 377 и след.). Клебс культивировал в течение многих лет водоросль Vaucheria и гриб Saprolegnia, не наблюдая ни дегенерации, ни депрессии, хотя оплодотворения здесь не было, и размножение (здесь равнозначное росту, так как эти формы представляют собой многоклеточные колониальные соединения, которые посредством клеточного деления «растут») шло исключительно бесполым путем. Таким образом согласно Клебсу дегенерация и депрессия совсем не представляют собой физиологических явлений, но вызваны неблагоприятными условиями культур.

После того как Клебс и Энриквес в течение долгого времени воспитывали много поколений инфузории Paramaecium и пришли к выводу, что дегенерация и депрессия—явления, вызванные исключительно неблагоприятными условиями культивирования, Вудрёф своими точными опытами культур, поставленными прекрасно с технической стороны, окончательно разрушил как старую, так и новую гертвиговскую форму гипотезы омоложения на том же главном объекте, на котором вопрос до тех пор преимущественно разрабатывался. Вудрёфу удалось, улучшив технику культур, воспитать в течение многих лет 8 000 поколений Paramaecium без оплодотворения и без всяких вредных последствий.

Но те же исследования Вудрёфа, а также Вудрёфа и Эрдман привели к дальнейшему пересмотру проблемы, по крайней мере для инфузорий. В культурах Вудрёфа депрессии были вполне устранены, однако периодически наступало падение частоты деления—так называемые «ритмы», связанные, как показали Вудрёф и Эрдман, с уничтожением старого и образованием нового макронуклеуса за счет продуктов распада микронуклеуса (так называемый эндомиксис) (рис. 492 и 493). Эти процессы, уже раньше описанные Р. Гертвигом, были правильно названы им партеногенезом. Они совершаются при этом так же, как при конъюгации инфузорий, только с тем различием, что здесь подавляется последнее

деление микронуклеуса, так же как и обмен ядер и слияние их, т. е. собственно оплодотворение (развитие зачатковой клетки, предназначенной для оплодотворения, но развитие б е з оплодотворения называется партеногенезом).

Эти партеногенетические процессы и ими обусловленные колебания ритма деления не только наступают периодически и обусловлены не только

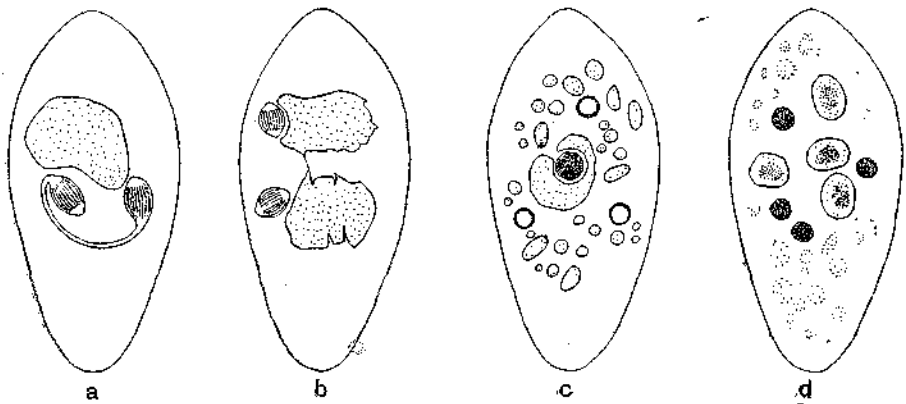


Рис. 493. Paramaecium caudatum. *a*—первое; *b*—второе деление созревания; *c*, *d*—дегенерация трех потомков второго деления созревания, четвертый (в середине—черный) образует, три раза последовательно делясь, четыре зачатка микронуклеуса и четыре—макронуклеуса *(d)* (по Эрдман и Вудрёфу, 1916, несколько схематизировано, из Гартмана).

внутренними причинами, как это предполагали Вудрёф и Эрдман. Наоборот, как показали разнообразные опыты Иоллоса, они могут быть вызваны каждый раз внешними факторами (рис. 494). Интервал между

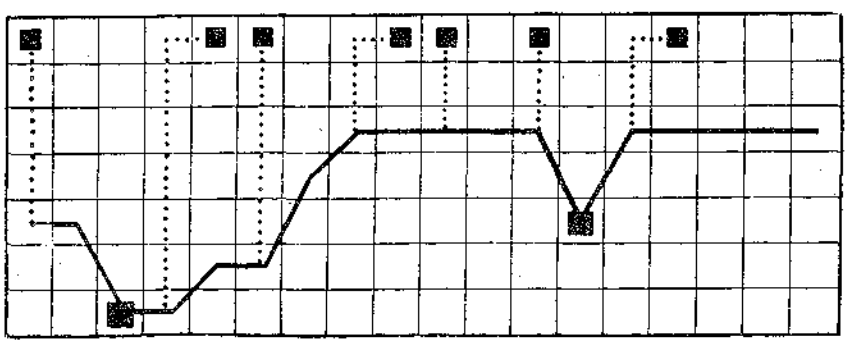


Рис. 494. Искусственно полученный партеногенез у Paramaecium aurelia.—нормальная культура ..... потомки нормальной культуры, деление которых прерывается партеногенезом, ■—партеногенез (по Иоллосу, 1916).

двумя друг за другом следующими партеногенезами, который в очень однообразно проведенных культурах Вудрёфа оставался почти один и тот же, может быть произвольно укорочен или заметно удлинен. Иоллосу однако не удалось совершенно устранить наступление партеногенеза. Вообще технически невозможно в контрольных культурах исключить все вредные внешние условия, которые, как показал Иоллос, и в культурах Вудрёфа суммируются мало-помалу и легко могут быть приняты

за внутренние условия, вызывающие партеногенез. Мы отсылаем читателя к главе, посвященной физиологии так называемых циклических процессов размножения (см. стр. 383), где уже было замечено, что при некоторых особых опытах с культурами удается и у парамеций вполне исключить партеногенез. Но даже если у инфузорий партеногенез и неизбежен, что далеко еще не доказано, то и в таком случае мы не получаем еще решительного ответа на поставленный вопрос. Это только доказывало бы, что макронуклеусы, т. е. соматические клеточные части в смысле Вейсмана, умирают и поэтому должны быть обновлены. Вопрос о том, связано ли омоложение какого-нибудь рода с оплодотворением или нет, вообще неразрешим для инфузорий вследствие усложнения процесса оплодотворения новообразованием соматического ядра.

Окончательное решение доставили опыты Гартмана на Volvocineae, Eudorina elegans. Eudorina—гаплоидный организм, образующий колонию из 32 клеток. Благодаря своему аутотрофному обмену веществ он может быть культивирован совершенно нормально в чистом солевом растворе при постоянном источнике света (искусственное солнце). При этих условиях опыта каждая клетка колонии делится каждую пятую ночь пять раз, вследствие чего образуется снова 32 молодых колонии Eudorina (рис. 288, стр. 310). С оплодотворением этого организма не связаны никакие особые процессы развития (новообразование соматических ядер и т. д.). Гаплоидная природа его исключает к тому же партеногенез, связанный с редукцией и следовательно с процессами реорганизации. С 1915 г. этот организм размножался чисто агамно (бесполым путем) без всякой депрессии или какой-нибудь клеточной или ядерной регуляции, делясь вполне однообразным способом. До февраля 1924 г. размножение контролировалось в точных культурах с точным счетом индивидуумов. Было выведено до 2 500 поколений. Далее культура была проведена лишь в массовом порядке. Но и здесь условия были те же, что и в культурах, где производился счет. Число генераций превысило 6 000. Эти культуры позволили таким образом определенно и вполне единообразно ответить на вопрос. Оплодотворение физиологически совсем не необходимо. Поэтому нельзя видеть значения его в омоложении или регуляции, но следует искать его где-то в другом месте.

Некоторые авторы пытались сузить значение этого вывода, указывая на чисто растительный обмен веществ объекта опыта и высказывая предположение, что у гетеротрофных простейших со временем может наступить потребность в регулировании. При таких процессах жизни, которые, как оплодотворение, единообразно выражаются у самых различных организмов, различие в обмене веществ не должно иметь большого значения. Если же для одного, хотя бы и растительного, организма неприменима гипотеза омоложения, то она теряет свое всеобщее значение. В этом случае следовало бы искать нового общего принципа для объяснения оплодотворения. К этому следует добавить еще, что Белар в многолетних опытах (10 лет) на Protozoa, солнечнике Actinophrys sol, получил такой же результат, как Бирс и др. на инфузориях, а Гартман и Гётч культивировали много лет подряд чисто бесполым путем без депрессии и многоклеточных животных с бесполым вегетативным размножением—турбеллярий (Stenostomum) и Coelenterata (Hydra). Все это доказывает, что оплодотворение и пол не представляют собой процесса, необходимого для жизни.

в) Гипотеза сексуальности

Единственная гипотеза, находящаяся в согласии со всеми до сих пор известными фактами и рассматривающая оплодотворение как элементар-

ный жизненный процесс,—это гипотеза, впервые высказанная 40 лет назад Бючли,—гипотеза сексуальности. При господстве учения об амфимиксисе и гипотезы омоложения замечания Бючли, что гипотеза омоложения, предложенная им для инфузорий, не имеет общего значения, были основательно забыты, пока Шаудин независимо от Бючли вновь не развил подобные же представления. По его мнению каждая клетка Protozoa, и вообще каждая клетка, до известной степени гермафродитна или двупола, т. е. она обладает полными задатками (потенциями) мужского и женского пола. Вследствие преобладания того или другого из этих задатков клетка становится или мужской или женской по отношению к другой клетке, у которой перевешивает противоположный задаток. Такое половое перемещение, сдвиг равновесия обоих задатков, может наступить во всякое время без предшествующих явлений старости, например вследствие деления клетки или ядра или благодаря различного рода внешним влияниям на два разделенных ядра или разные клетки. Таким образом просто объясняются и случаи аутогамного оплодотворения (Гартман).

Следует заметить, что эта гипотеза сексуальности, которая была предложена только для объяснения процессов оплодотворения у протистов, находится в полном согласии с разного рода выводами экспериментальных работ, посвященных наследственности и определению пола у животных и растений. Новые исследования явлений наследственности (Корренс, Гольдшмидт, Морган), подробно рассмотренные в предыдущей главе, приводят к совершенно таким же заключениям о сексуальности, распределении и наследовании пола, какие были развиты на основании цитологических исследований простейших и их циклов,—отрадное совпадение теоретических воззрений двух разных направлений исследования. Поэтому только что изложенную гипотезу сексуальности можно выразить на языке современного учения о наследственности, сказав вместе с Корренсом, что каждая клетка простейших, каждая половая клетка, даже всякая клетка вообще, гермафродитна или двупола и обладает полными задатками или потенциями мужского и женского пола. Вследствие преобладающего развития той или другой потенции клетка становится мужской или женской по отношению к другим клеткам, у которых развиваются противоположные потенции. Благодаря этому клетки получают мужскую или женскую тенденцию.

Как показано выше, такая половая тенденция может вызываться как фенотипически внешними факторами, так и генотипически особыми определяющими пол наследственными зачатками (генами).

Изложенные выше данные убедительно доказывают, что первое положение, лежащее в основе приведенной формулировки гипотезы сексуальности, а именно наличие у всех потенций того и другого пола, дающих различные возможности определения и наследования пола, теперь экспериментально доказано. Напомним только хотя бы опыты с партеногенетическими ♂ и ♀ гаметами Ectocarpus и Protosiphon, у которых растения, развивающиеся из одного сорта гамет, бывают обоих полов, и многие другие доказательства при генотипическом определении пола (Корренс, Гольдшмидт).

Второй предпосылкой правильности такой гипотезы сексуальности служит то, что при каждом оплодотворении даже там, где копулирующие гаметы морфологически совершенно одинаковы, т. е. изогамны, все же между

сливающимися половыми ядрами или клетками имеются половые различия. Новейшие исследования в значительной мере подтвердили это, как и было подробно изложено на предыдущих страницах.

Сравнительное рассмотрение процессов оплодотворения низших организмов привело однако еще к третьему выводу, а именно, что гипотеза сексуальности может только в том случае считаться правильной, если половое различие гамет будет не всюду абсолютным, но в некоторых случаях относительным. Так, есть случаи такого аутогамного оплодотворения у грибов и водорослей, сравнительное рассмотрение которых показывает, что копулирующие попарно внутри неразделенной клетки ядра гамет представляют ядра женской дифференцированной половой клетки—оогона. Такое слияние гамет или ядер гамет одинакового пола можно согласовать с гипотезой сексуальности только на основе относительной сексуальности. Приведенные нами выше данные показали, что такая относительная сексуальность широко распространена у низших организмов, и тем самым оправдывается и эта предпосылка. Мы видели даже, что принцип относительной сексуальности является просто интегральной частью и для теории определения пола у высших животных и поэтому представляет необходимый принцип для теории сексуальности.

Все предпосылки и положения теории сексуальности оплодотворения таким образом прочно обоснованы. В настоящее время она является единственной, которая не только учитывает столь многообразные явления сексуальности, но более того—может и физиологически объяснить основные явления оплодотворения. Приведенные выше данные показывают также, что эта гипотеза вполне согласуется с фактами распределения и наследования пола. Но фено- или генотипически полученная разница половой тенденции гамет может до известной степени объяснять также и необходимость оплодотворения, так как можно допустить, что с образованием сексуально дифференцированных клеток (гамет) или ядер в них одновременно образуется напряжение, побуждающее крайне дифференцированные клетки (гаметы) к соединению и выравниванию разницы и прекращению напряжения. Специфические половые вещества (описанные выше), вызывающие образование групп и соединение гамет, могут рассматриваться как физиологическое последствие обмена веществ вследствие этого напряжения.

Таким образом, по крайней мере в принципе, повидимому решены две крупных старых проблемы биологии—вопрос о механизме распределения и определения пола и проблема оплодотворения, и обе сведены к основному явлению—*всеобщей бисексуальной потенции*. Но, как это часто бывает при разрешении естественно-научных проблем, решение старой проблемы означает только постановку новой, более глубокой и трудной, здесь же именно—вопроса о загадочной способности каждого организма и каждой клетки развиваться или реагировать в половом отношении в двух противоположных направлениях—♂ и ♀. В чем кроется эта способность, обусловлена ли она, как и другие свойства организма, наследственными задатками или комплексами, мы не знаем. Многое говорит даже против этого понимания, и можно даже думать, что здесь в этом основная функция живой клетки и тем самым жизни—такая же основная функция, как ассимиляция и диссимиляция. Во всяком случае пока эта способность совершенно темна и загадочна, и пути к разрешению этой задачи еще не намечены.

Конечно этот взгляд не объясняет еще каждый отдельный этап, главным образом все отдельные случаи собственно половой реакции оплодо-

творения. Мы уже видели, что оплодотворение—не изолированное явление; каждый процесс оплодотворения может быть разложен на шесть отдельных этапов, в свою очередь слагающихся в три главные группы: пресексуальных, сексуальных и постсексуальных явлений. Ранее мы уже указывали на то, что у различных организмов более или менее отделены друг от друга не только три главные группы, которые могут быть связаны с другими процессами развития, но почти каждый из шести отдельных этапов. Другие процессы развития имеют поэтому иногда большое значение и стоят в причинной связи с некоторыми отдельными этапами, играя при этом бо́льшую роль, чем собственно половой момент. Первое же определяющее явление во всей цепи процессов оплодотворения всегда есть появление полового напряжения, и этот первый член, связанный часто причинно с другими факторами развития, рано или поздно вызывает последующий этап, наступающий всегда закономерно в ранее указанной последовательности. Такая непосредственная причинная связь была бы возможна только в самых простых случаях, как у однодомных видов спирогиры, т. е. у гаплонтов с фенотипическим дифференцированием пола, за которым следует половая реакция, или при гаплогенетическом определении пола многих одноклеточных гаплонтов (например Chlamydomonas eugametos, у которой гоны, образующиеся после редукционного деления, могут прямо копулировать как гаметы). Однако эту связь легко просмотреть вследствие вклинивания других процессов и соединения отдельных этапов друг с другом. Примером может служить широкое временное смещение у всех диплонтов постсексуальных явлений (синапсиса и редукции), становящихся позади предсексуальных явлений (разделения полов) ближайшего полового периода и сочетающихся непосредственно с первым этапом собственно половых явлений, сопровождающих оплодотворение. Да и отдельные этапы собственно половых явлений, прежде всего копуляция гамет и кариогамия, иногда довольно далеко отодвигаются друг от друга, и последняя (4-й этап) временно и каузально теснее связывается с синапсисом и редукцией (5-й и 6-й этапы), как например у Amoeba diploidea, Ascomycetae, Uredineae и в гономерных ядрах Copepoda.

Как ни многообразна и ни сложна причинная зависимость отдельных этапов половых явлений друг от друга, и прежде всего от первого решающего члена, закономерная последовательность их и ею обусловленная взаимная зависимость показывают, что причинная связь все же существует, хотя в большинстве сложных процессов оплодотворения при этом действуют и другие внутренние факторы развития, которые играют иногда главенствующую роль. Только в этом смысле следует понимать наше положение о причинной зависимости оплодотворения от половой дифференцировки, и только в этом смысле следует толковать самую глубокую причину и истинную сущность явлений оплодотворения с точки зрения нашей половой гипотезы.

В. НАСЛЕДСТВЕННОСТЬ

Наследственность, т. е. передача свойств родителей детям, представляла собой до конца прошлого века одно из наиболее загадочных явлений жизни, и в этой области господствовали более или менее рискованные гипотезы и туманные представления, заменявшие истинное знание.

Однако положение резко изменилось после того, как в 1900 г. Корренс вновь открыл менделевские законы, которые положили основание учению о наследственности, в настоящее время не только одной из наиболее интересных, но и наиболее точных областей научной биологии. К законам Менделя присоединили еще исследования изменчивости, проведенные на так называемых чистых линиях Иогансена; установленные экспериментальным путем общие закономерности удалось согласовать как теоретически, так и экспериментально с цитологическими данными, добытыми путем изучения процессов оплодотворения и редукции. Эти последние рассматриваются как механизм, лежащий в основе указанных законов и закономерностей. Особенно плодотворным оказалось соединение цитологии с экспериментальным изучением наследственности (генетикой) в вопросе о наследовании пола.

1. Изменчивость (модификации)

а) Модификации

Мы начнем с изложения явлений изменчивости. При сравнении отдельных индивидов данного вида или расы животных и растений удается установить между ними не только морфологические различия (например размеров и зубчатости листьев, величины семян и т. д.), но и различие в физиологических свойствах (например большей или меньшей стойкости к холоду, жару). Эти различия зависят отчасти от различий во внешней среде (получение пищи, света, воды и т. д.). В то время как особи одного вида (расы), живущие в одном и том же месте, большей частью связаны друг с другом разнообразнейшими переходами (так называемые флюктуирующие вариации), варианты другого рода, обитающие в разных местах или развившиеся при резко различных условиях, обнаруживают часто такие резкие различия, что систематики склонны принимать их за разные расы или виды. Нас более всего интересует здесь вопрос, передаются ли также потомкам эти изменения, наступающие под воздействием внешних условий.

При взгляде на различные типы какой-нибудь расы животных или растений обычно нельзя вообще сказать, является ли данное свойство наследственным или нет, а в случае раздельнополых форм даже опыты разведения не могут дать сразу ответа на этот вопрос. Точный ответ может быть получен (помимо опытов скрещивания, о которых будет речь ниже) лишь для таких форм, которые размножаются либо бесполым путем, либо при помощи одного пола (партеногенетически), или у таких, у которых благодаря самооплодотворению возможен инбридинг. Опыты такого рода с наследственно однородным материалом показали, что значительная часть признаков, даже таких, которые раньше считались безусловно наследственными, может вызываться более или менее резкими изменениями условий жизни и что даже значительные уклонения данного свойства от средней могут зависеть исключительно от внешних условий и не передаваться по наследству. Поясним сказанное на нескольких примерах.

В соленых озерах встречается рачок Artemia salina; описано из различных мест большое количество подвидов, видов и даже родов этого животного. В 80-х годах прошлого столетия зоолог Шманкевич указал на то, что, меняя концентрацию солей, удается вызвать переход типичной

Artemia salina в Artemia mühlhauseni, существенно отличную по своему строению; более того, ему удалось якобы превратить род Artemia в родственный род Branchipus, обитающий в пресных водоемах. Другими словами, он будто бы получил экспериментальное превращение видов. Данные Шманкевича, вызвавшие много разногласий, в новейшее время получили разъяснение благодаря исследованиям Абоньи (Abonyi), Гартмана

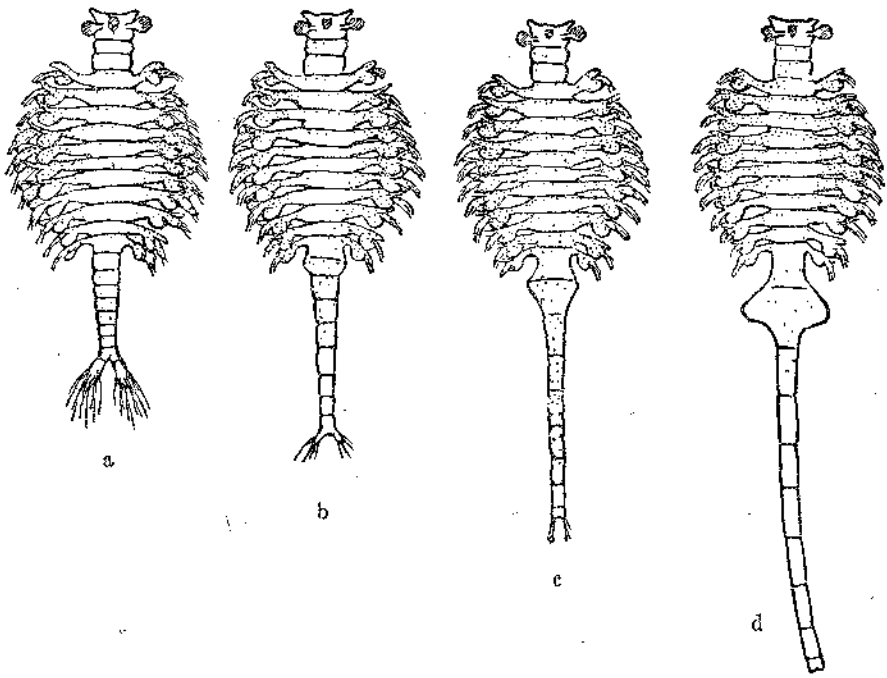


Рис. 495. Модификации Artemia salina в солевых растворах различной концентрации. *a*—из весьма разбавленного раствора (f. Jelskii, Branchipus-образное); *b*—из солевого раствора уд. в. 1 012 (f. arietina, typica); *c*—из солевого раствора уд. в. 1090 (f. mühlhausenii); *d*—из солевого раствора уд. в. 1 142 (f. köppeniana) (по Абоньи, 1915).

(неопубликованная работа) и Гросса. В описанных превращениях имеет место не образование новых рас, видов или даже родов, а просто-напросто один и тот же вид в зависимости от концентрации солей среды принимает различные формы. В бедных солями водоемах вилкообразные придатки последнего брюшного сегмента увеличиваются, и одновременно с этим значительно увеличивается число сидящих на них щетинок (приближение к роду Branchipus); наоборот, в концентрированных растворах солей щетинки, а за ними и придатки редуцируются, и все брюшко становится удлиненным по сравнению с верхней частью туловища (рис. 495). Если разводить эти измененные по строению и образу жизни формы дальше (исследованные особи размножаются чисто партеногенетически) снова в нормальной, первоначальной среде, то они вновь принимают типичные признаки исходной Artemia salina. Несмотря на такие глубокие изменения морфологические и физиологические признаки рачка не наследуются. Разумеется, указанные выводы ограничены тем, что общая изменчивость изучается не на наследственно однородном материале. А именно у Artemia salina появляются полиплоидные мутанты, и точный анализ показал, что отдельные полиплоидные расы в среде с разной концентрацией дают м е н ь ш у ю измен-

чивость. Так, диплоидные партеногенетические животные в низкой концентрации дают наибольшее образование щетинок и в высших концентрациях щетинки и вилообразные придатки никогда вполне не исчезают. Наоборот, у октоплоидных животных в низших концентрациях степень варирования этих признаков соответствует той, которую имеют диплоидные в растворах со средней концентрацией. Но кривая их вариаций в высоких концентрациях соответствующим образом превышает кривую диплоидных вплоть до полного исчезновения щетинок и дегенерации вилочек. Отношение передней части тела к брюшку у полиплоидных рачков такое же (рис. 496).

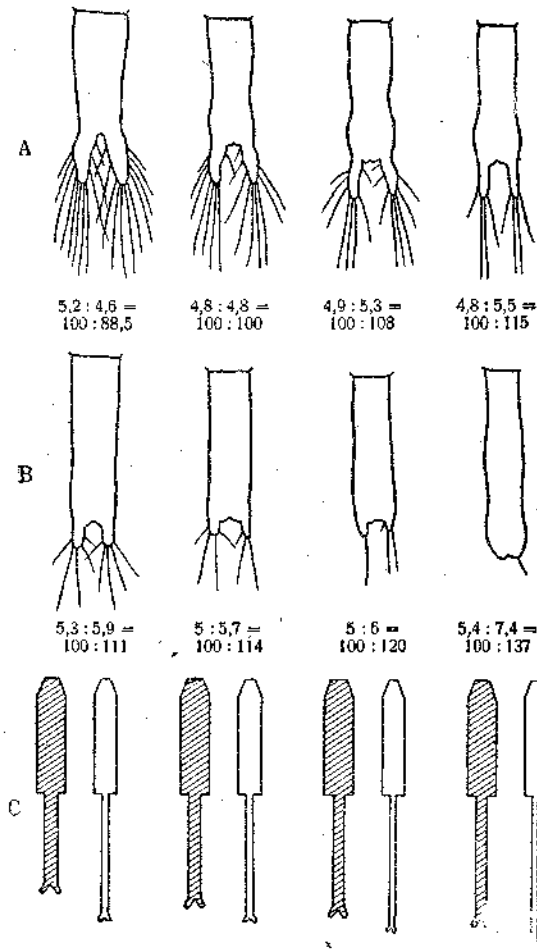


Рис. 496. Модификация полиплоидных рас Artemia salina. *A*—последний брюшной сегмент диплоидных, *B*—октоплоидных животных. Под ними отношения передней части тела к брюшку в миллиметрах, принимая за 100 переднюю часть тела; *C*—схема пропорций. Диплоидные животные *A* заштрихованы, октоплоидные животные *B*—белые. Над *A* цифры обозначают удельный вес. Увел. *A* и *B* 12,4 (по Гроссу, 1932).

Из этого следует, что наследуется не то или иное внешнее свойство, но способность производить данную форму при наличии данных условий, тогда как при других условиях развиваются другие формы. Наследуются не признаки готового индивида, совокупность которых мы вместе с Иогансеном обозначаем как ф е н о т и п, но определенная способность реагирования, н о р м а р е а к ц и и (Вольтерек), т. е. способность наследственного задатка при данных условиях внешней среды в широком смысле слова реагировать в данном направлении. При данном сочетании условий развитие задатка приводит следовательно к образованию данного свойства. Изменения фенотипа, не наследуемые потомками, носят название м о д и ф и к а ц и й. Внутренняя наследственная конституция, так называемый г е н о т и п (Иогансен), т. е. совокупность наследственных задатков, или генов, остается при этом вполне неизмененной.

Приведем еще один пример модификации, заимствованный из ботаники. Существуют красные, бледнокрасные и белые расы китайской примулы, Primula sinensis, отличающиеся своим постоянством, т. е. при измененных условиях среды всегда производящие одно и то же потомство.

Если же растение красной расы перенести в теплицу, температура которой доходит до 30—35°, другие же разводить при 15—20°, то типичные красные особи дадут белые цветы, тогда как те же растения, произраставшие при 15—20°, дадут кормальные красные цветы. Если теперь перенести белые примулы обратно в холодное помещение, то распустившиеся уже цветы остаются белыми, так же как и те, что распустятся в ближайшие дни; однако спустя несколько дней начинают развиваться снова «нормальные» красные цветы. Так же и здесь следовательно окраска цветов, по которой различают наследственно разные расы, в большой мере зависит от внешних условий. Наследуется не красный или белый цвет, но спо-

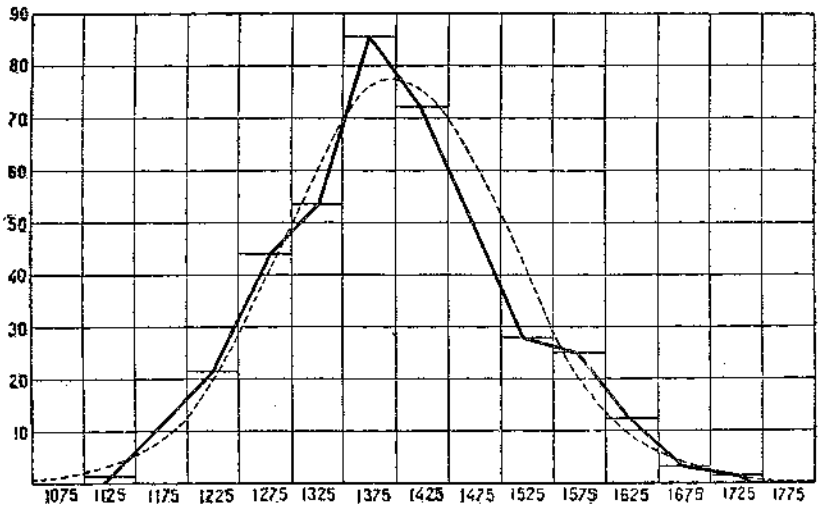


Рис. 497. Вариационный многоугольник веса мозга мужчин шведов; превращение лестничной кривой в биномиальную кривую; сравнить с идеальной кривой ошибок (пунктир) (по Перлю).

собность производить при низкой температуре красные, при высокой — белые цветы.

Незначительные модификации (непаследственные варнететы), появление которых вызвано более или менее слабыми изменениями условий среды, как правило встречаются у всех даже генотипически чистых представителей данного вида растений и животных даже и тогда, когда стараются сохранить условия среды возможно более однородными. Так как различные свойства как правило зависят от большого числа взаимодействующих факторов, то практически никогда не удается создать вполне однородную среду, и отдельные индивиды в большей или меньшей мере всегда отличаются друг от друга. Если обработать методами вариационной статистики большое число таких индивидов данной расы, то большей частью наблюдается известная закономерность частоты появления отдельных вариантов. Как правило чаще всего встречаются такие особи, которые в отношении данного признака стоят по середине между обоими крайними членами ряда; чем больше уклоняются особи от среднего члена ряда, тем реже они встречаются. На приведенных здесь рисунках изображены подобные вариационные ряды; числа показывают частоту появления отдельных членов ряда. Если нанести эти числа на диаграмму, то часто получается так называемая *кривая частоты*, или *вариацион-*

ная кривая; положительные и отрицательные уклонения от среднего значения более или менее закономерно располагаются вокруг некоторого среднего значения (рис. 497 и 498). Напротив, если изменить условия развития представителей данной расы, то вариационная кривая обнаруживает более или менее резкий сдвиг среднего значения в ту или иную сторону; последнее может даже перейти по ту сторону крайних членов ряда (рис. 499). При восстановлении первоначальных условий среды кривая также восстанавливает свою исходную форму.

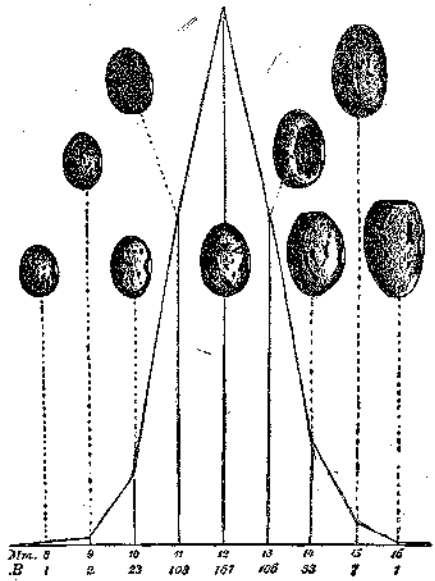


Рис. 498. Вариационная кривая размеров семян фасоли; над ординатами, представляющими число особей данного класса, изображены соответствующие варианты в натуральную величину (по де Фризу).

б) Чистые линии (клоны)

Наряду с указанными модификациями, зависящими от внешних условий, в пределах данной популяции с виду однородной расы существуют и такие варианты, которые, не отличаясь внешне от ненаследственных модификаций, на самом деле являются наследственными. Великая заслуга Иогансена заключается в том, что точными опытами разведения, а также путем теоретического исследования вопроса он раскрыл наблюдающиеся здесь закономерности. Если высеять продажные семена какого-нибудь сорта фасоли и обработать методами вариационной статистики полученное поколение, то оказывается, что в отношении своего размера или веса семена располагаются в нормальную вариационную кривую. Отсюда раньше заключали, что раса является однородной по своему со-

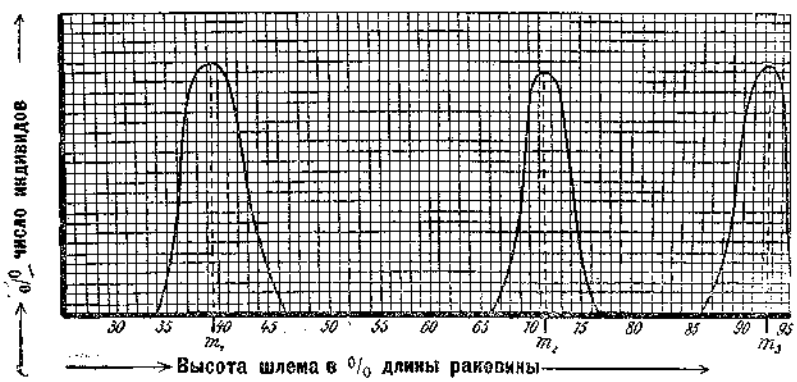


Рис. 499. Полный сдвиг кривой высоты головного шлема у Hyalodaphnia при усилении питания (по Вольтереку, 1909).

ставу. Иогансен высеял отдельные семена фасоли разного веса и путем инбридинга (самооплодотворения) получил дальнейшие поколения, причем оказалось, что потомки больших семян в среднем превосходили потомков

маленьких семян и что это перемещение вариационной кривой сохранялось у потомков и при дальнейшем их разведении при полном инбридинге. Внутри этой «чистой линии», разводимой далее исключительно путем самооплодотворения, отбор оказывается бессильным даже при изоляции крайних членов вариационного ряда; вариационная кривая

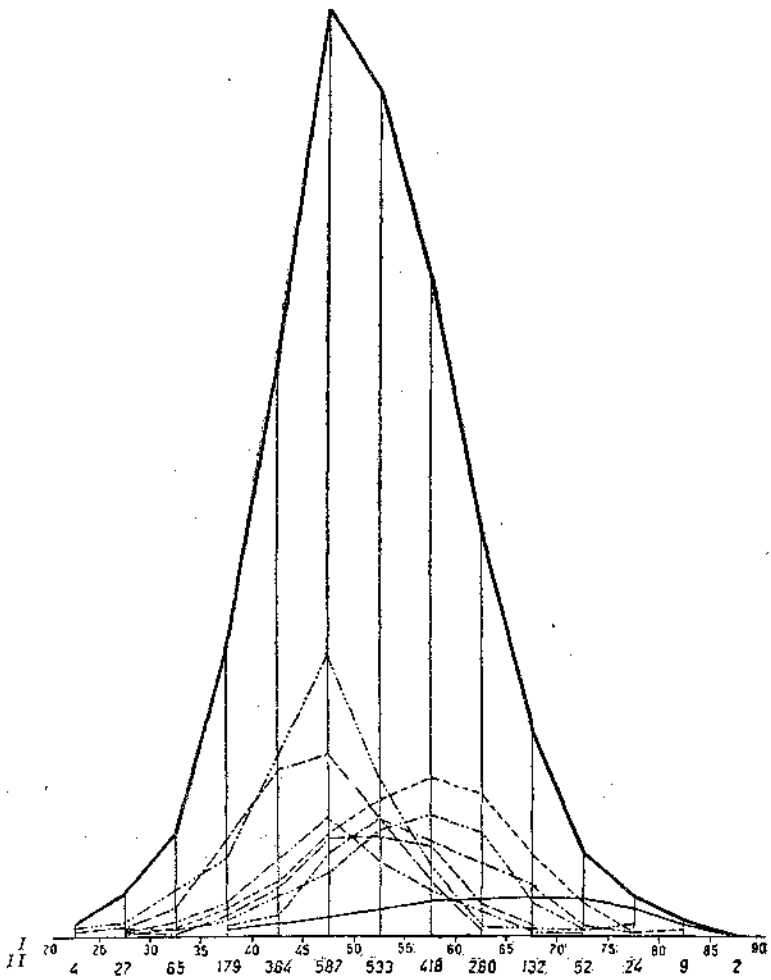


Рис. 500. Кривые веса 8 чистых линий фасоли *(A—H)* наряду со сборной кривой всего материала. *I*. Вес семян в цг. *II*. Количество семян (всего материала), принадлежащих к каждому данному классу. ——линия *A*; ····· линия *B*;—·—·линия *C*;—··—·· линия *D*; ——·—— линия *E*; ——···—— линия *F*;—·—·—·— линия *G*; ——·—·—·— линия *H*. Большая кривая относится ко всей совокупности материала (по Иогансену).

во всех поколениях остается постоянной при постоянстве внешних условий. Однородная, повидимому, исходная раса (в этом заключается важнейший вывод Иогансена) не являлась следовательно последней систематической единицей, но на самом деле представляла собой смесь, популяцию, состоящую из множества элементарных видов, вариационные кривые которых налагались друг на друга, образуя одну кривую. Эти элементарные виды, выделенные из популяции только при

помощи инбридинга или при бесполом или партеногенетическом размножении, Иогансен назвал чистыми линиями. Он выделил из продажных сортов фасоли большое число таких чистых линий и исследо-

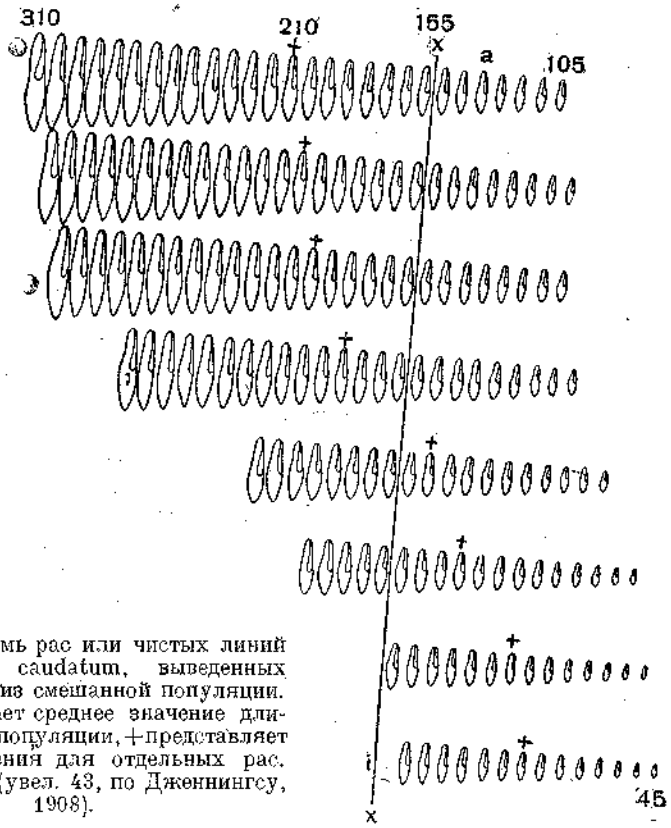


Рис. 501. Восемь рас или чистых линий Paramaecium caudatum, выведенных Дженнингсом из смешанной популяции. Линия ×× дает среднее значение длины для всей популяции, + представляет средние значения для отдельных рас. Величина в μ (увел. 43, по Дженнингсу, 1908).

вал их ближе. Чистые линии, каждая в отдельности, давали разные кривые, вершины которых (среднее значение) отчасти далеко отстояли друг

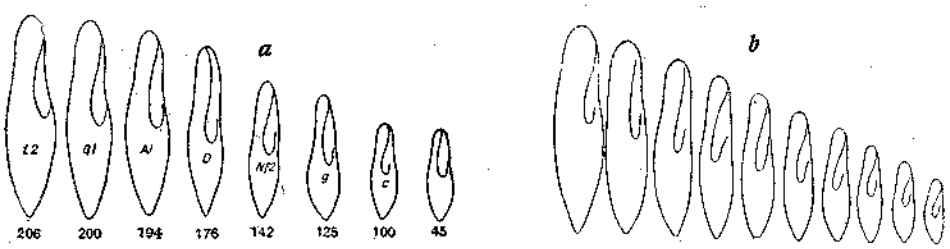


Рис. 502. *a*—контуры восьми рас Paramaecium caudatum. Под каждым контуром даны средние значения длины данной расы в μ (увел. 170); *b*—вариации одной из рас Paramaecium caudatum; длины тела отдельных индивидов колеблются от 80 до 250 μ (увел. 170, по Дженнингсу).

от друга, тогда как сумма их представляла собой одну единую вариационную кривую (рис. 500). Эти опыты ясно показывают, что внешний облик индивида, его фенотип, ничего еще не говорит об его наследственной конституции. Эта последняя, генотип, может быть установлена

лишь путем изоляции и последующего разведения отдельных индивидов (или при помощи скрещивания—см. ниже), так как почти все внешние признаки мельчайших элементарных систематических единиц образуют трансгрессивные ряды, т. е. ширина вариации признаков чистых линий, вызванная внешними условиями, заходит частью вверх и вниз на соседние линии, так что + и — варианты совпадают с + и — вариантами третьей линии.

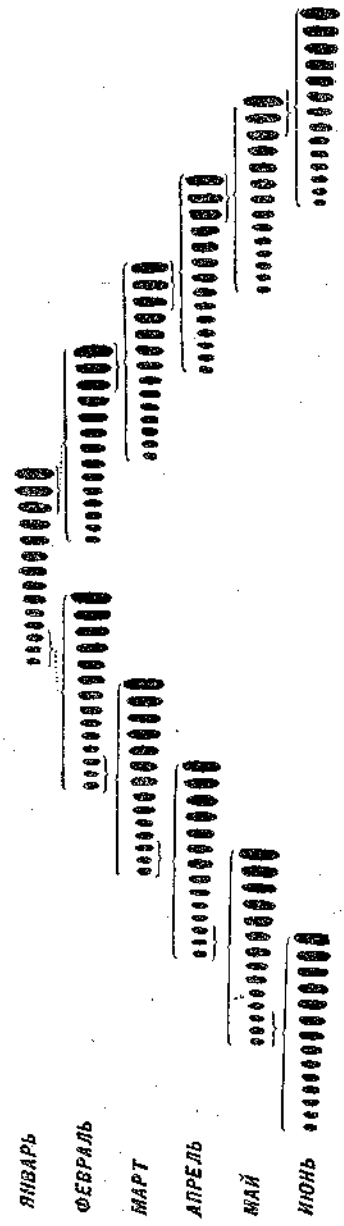


Рис. 503. Схема, показывающая безрезультатность отбора крайних членов вариационного ряда в пределах данного клона Paramaecium (по Иоллосу, 1921).

Результаты опытов Иогансена были в значительной мере подтверждены на партеногенетически размножающихся животных и растениях, а также на простейших. Особенно наглядны опыты Дженнингса и Иоллоса на инфузории Paramaecium. Инфузории размножаются бесполым путем при помощи простого деления. Всех потомков, полученных от одной прародительницы-инфузории, обычно объединяют в так называемый к л о н. На рисунках 501 и 502 изображено 8 клонов парамеции, резко отличающихся друг от друга своими размерами, отдельные вариационные кривые которых однако заходят друг за друга, так что при обработке всей популяции получается одна суммарная вариационная кривая. Отбор в пределах каждого клона и здесь также оказался бесплодным (рис. 503).

в) Длительные модификации

Опыты с модифицирующим действием различных температур, так же как и с привыканием к ядам, поставленные Иоллосом на парамециях, дали весьма интересные результаты, на основании которых казалось возможным допустить, что этого рода модификации являются наследственными. Наряду с обычными модификациями, которые при перенесении культуры в первоначальную среду в короткий срок исчезали, были найдены в других опытах такие изменения, которые даже при восстановлении первоначальных условий среды сохранялись долгое время, иногда целые месяцы, передаваясь по наследству через сотни поколений парамеций. Так например была получена линия парамеций, которая длительно выдерживала концентрацию мышьяковистой кислоты 5 : 100, тогда как исходные животные погибали при концентрации той же кислоты 1,1 : 100. В этой стойкости к яду, в привыкании животных к ядовитым дозам мышьяка мы видим пример так называемого п р и с п о с о б л е н и я. Стойкость к мышьяку сохранялась и в том случае, когда парамеции пере-

носились для размножения в среду, лишенную мышьяковистой кислоты. Первоначальная чувствительность н а ч и н а л а обнаруживаться лишь у культур, выращенных в течение семи месяцев в лишенной мышьяка среде, а о к о н ч а т е л ь н о е восстановление нестойкой к яду расы — спустя десять месяцев. В другом опыте парамеции потеряли свою стойкость к яду уже через четыре месяца, а в одной из ветвей культуры, в которой конъюгация наступила уже через месяц выращивания в лишенной яда среде, стойкость к мышьяку исчезла сразу после конъюгации. Несмотря на то что экспериментально вызванные изменения при некоторых условиях удерживались в сотнях поколений, здесь нет изменения генотипа, так как в противном случае не наступало бы постоянного «затухания» нового свойства. Генотип не подвергся здесь никаким изменениям, «ибо новое свойство утрачивается при вегетативном размножении медленно, при конъюгации—сразу. З д е с ь и м е е т м е с т о д л и т е л ь н а я м о д и ф и к а ц и я» (Иоллос).

В присутствии кальциевых солей удается вызвать в других клонах парамеции заметное замедление темпа делений, которое сохраняется на протяжении сотен поколений, даже при перенесении культуры в первоначальную нормальную среду. В этом случае можно было проверить природу длительной модификации путем партеногенеза (см. стр. 515); оказывается, что она сохраняется на протяжении многих партеногенетических поколений даже после конъюгации. Однако и при чисто вегетативном размножении в конце концов восстанавливается первоначальный темп делений. Как раз эти факты и указывают на то, что изменение, наступившее под влиянием кальциевых солей, заложено не в микро- или макронуклеусе, но скорее всего каким-то образом связано с протоплазмой. Так как во всех описанных случаях в результате ряда вегетативных делений восстанавливаются первоначальные свойства культуры, часто, правда спустя многие месяцы, мы должны заключить, что имеем здесь дело не с изменением генотипа, не с мутационными изменениями, а с д л и т е л ь н ы м и м о д и ф и к а ц и я м и.

Такую же кажущуюся наследственность модификации обнаруживает и ненормальное образование раковин у некоторых корненожек, так как, изолируя такие формы путем отбора, можно даже усилить и сохранить это свойство на протяжении многих поколений. Дженнингс и его ученики одно время даже утверждали, что путем отбора удается выделить в пределах данного клона новые наследственные свойства; однако более точные и длительные опыты Иоллоса показали, что и здесь имеется длительная модификация, «затухающая» спустя некоторое время.

Описанные выше длительные модификации и после действия модификаций наблюдаются не только у микроорганизмов, но и у высших растений и животных, правда, в меньшей степени. Но только в последнее время Кюн у Habrobracon и Иоллос у Drosophila установили при помощи опытов гибридного скрещивания, что эти варианты Metazoa имеют характер длительных вариаций. Эти опыты доказали особенно ясно, что и здесь длительные модификации, вызванные отчасти искусственно, сводятся к изменению протоплазмы; при скрещивании с нормальными расами оказалось, что наследственность вариаций проявляется только тогда, когда измененная раса используется как самка, так как при использовании самца измененной расы длительная модификация исчезает в ближайшем поколении. Способ переноса таким образом такой же, как при чисто плазматической наследственности (см. дальше, стр. 571). Что при этой плазматической передаче речь идет о длительной модификации

в приведенном выше смысле, следует из того, что в течение нескольких поколений изменение мало-помалу совершенно исчезает. В прежнее время (да и теперь иногда) экспериментально полученные длительные модификации давали повод к неправильным заключениям, сводящимся к тому, что подобные опыты будто бы подтверждают так называемое «наследование приобретенных признаков». Однако до сих пор не существует ни одного доказательства в пользу наследования модификации. Не удивительно, что такого рода последействия встречаются часто даже у многоклеточных животных—прежде всего потому, что одни и те же факторы, воздействовавшие на материнский организм, продолжают действовать не только на яйцо, но часто и на развивающийся зародыш. К этому присоединяется то, что вызванные этим плазматические изменения могут сохраняться долгое время. Другой источник ошибок лежит в том, что значительная часть опытов большей частью производится не на наследственно однородном, хорошо проанализированном материале. Наследственность модификаций ни в одном случае до сих пор не доказана. В тех же случаях, когда опыты поставлены безукоризненно чисто, они показывают, что простые модификации не наследуются.

2. Гибридизация

Наиболее плодотворным методом изучения наследственного строения растительной или животной расы оказалось скрещивание чистых рас, отличающихся друг от друга одним или немногими признаками. Первые опыты такого рода были произведены в 60-х годах прошлого столетия августинским монахом в Брюнне—Грегором Менделем; эти опыты позволили ему установить в высшей степени важные закономерности. Работы Менделя не оказали однако никакого влияния на последующие исследования, пока в 1900 г. Корренс, де Фриз и Чермак одновременно не обратили внимания на их первостепенное значение. Этим было положено начало экспериментального изучения наследственности, которое в настоящее время известно под именем м е н д е л и з м а.

а) Элементарная менделевская наследственность

1) Моногибриды

Если скрестить две расы садовой ночной красавицы Mirabilis jalapa, из которых одна дает красные цветы, а другая—белые (скрещиваемые особи называются р о д и т е л ь с к и м и или, кратко, *P*-п о к о л е н и е м), то все потомки первого п о к о л е н и я (F_1) имеют цветы розового цвета. Окраска цветов этих гибридов занимает следовательно п р о м е ж у т о ч н о е положение между окраской цветов обоих родителей (рис. 504). Если теперь опылить рыльце этих гибридов пыльцой их же братьев, то развивается новое, F_2-поколение, состоящее из троякого рода растений—розовоцветных, красноцветных и белоцветных, а при подсчете отдельных типов потомков оказывается, что ровно четверть растений носит красные цветы, другая четверть—белые и две четверти—розовые. При дальнейшем инбридинге красноцветные особи производят исключительно потомство с красными цветами, белоцветные—с белыми цветами. Иначе ведут себя розовоцветные особи: в последующих поколениях они снова расщепляются в отношении $^1/_4$ красного : $^2/_4$ розового : $^1/_4$ белого. Появляющиеся в F_1-поколении «розовые» гибриды не обладают следовательно расовой чистотой и расщепляются во всех поколениях: они «менделируют».

Точно такие же отношения были установлены и у животных. Так например давно известно, что так называемые голубые андалузские куры производят неоднородное потомство и среди их потомков наряду с голубыми особями постоянно встречаются черные и белые. Эти отношения были и здесь вскрыты при помощи эксперимента. Голубые андалузские куры являются продуктом скрещивания между чисто черной и белой расами. Голубая окраска оперения обусловлена распределением черных и белых участков в виде тончайшей мозаики. Андалузские куры, как

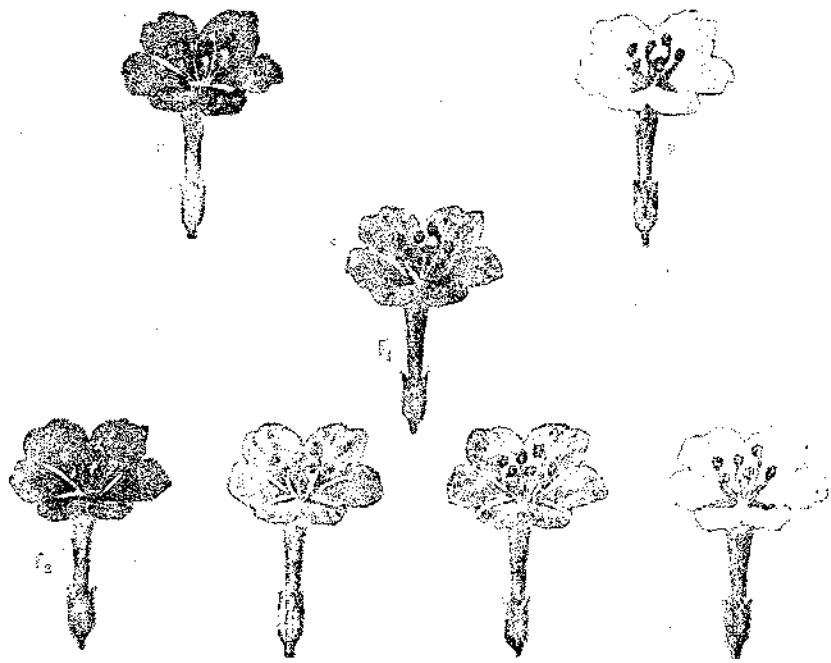


Рис. 504. Скрещивание Mirabilis jalapa alba × M. jalapa rosea и F_1- и F_2-поколения гибридов (по Корренсу, 1905, из Вейсмана).

и Mirabilis jalapa, расщепляются в F_2-поколении в отношении $^1/_4$ черных : $^2/_4$ голубых : $^1/_4$ белых (рис. 505).

Уже Грегор Мендель нашел правильное объяснение для этих своеобразных наследственных отношений. Он предположил, что красная или белая окраска обусловлена особыми задатками, получившими теперь название наследственных факторов, или генов. Растения чистой расы, потомки которого производят белые цветы, образуют двоякого рода половые клетки, или гаметы (пыльца и яйца), которые содержат каждая по одному задатку, а в особях, из них вырастающих, число задатков удваивается; то же самое относится и к растениям с красными цветами. В розовом же гибриде, напротив, задатки красных и белых цветов не соединяются в один новый (розовый) задаток: факт расщепления показывает, что оба задатка располагаются рядом друг с другом, не сливаясь, и случайно распределяются между гаметами гибридов. Сам же гибрид, хотя он и обнаруживает признаки смешанного характера, производит только чистые гаметы, т. е. одни, содержащие задаток красных цветов, и другие—с белым задатком. При инбридинге F_1-поколения возможны следующие отношения:

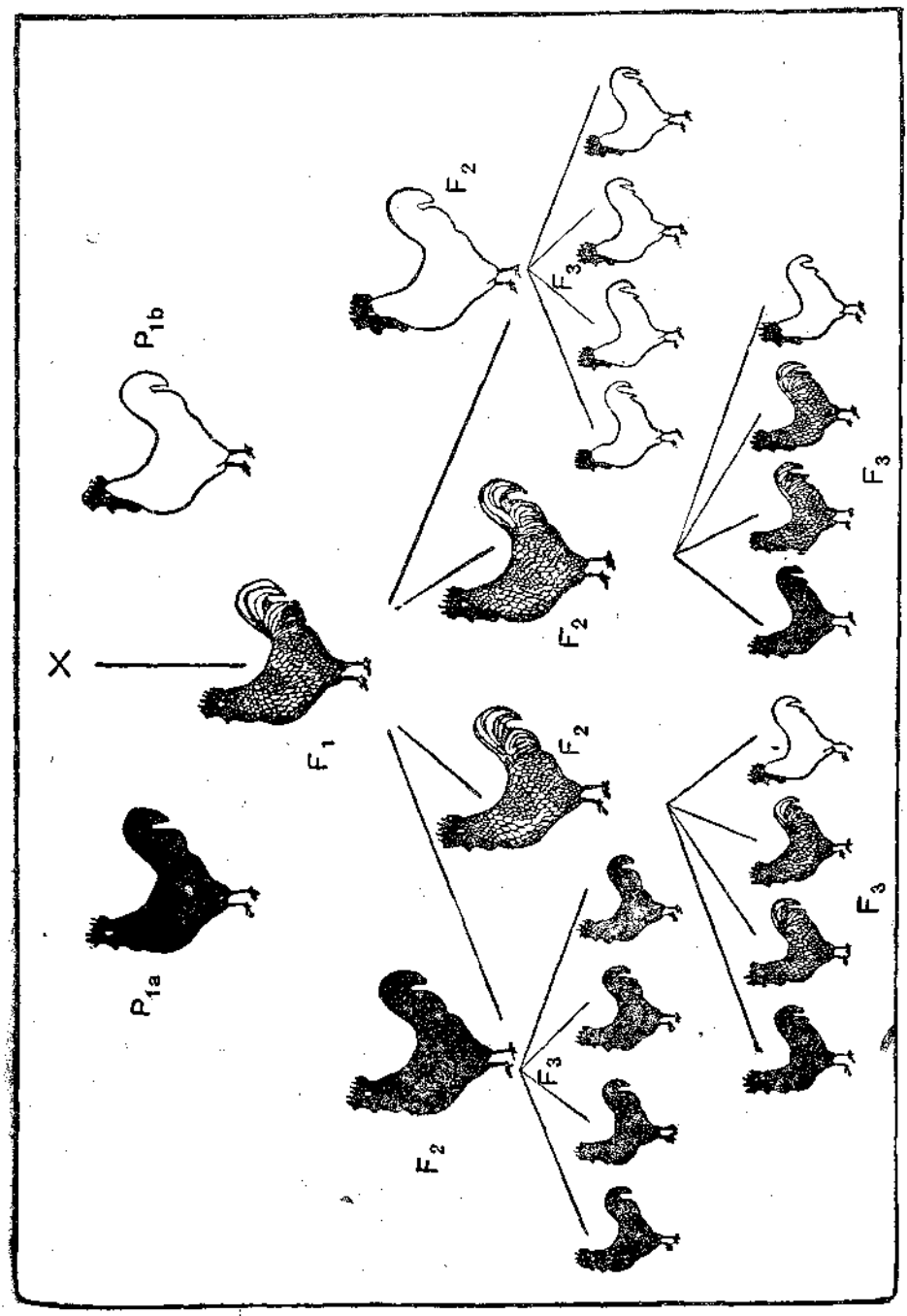


Рис. 505. Скрещивание черной и белой куриных рас, дающих в F_1-поколении андалузских кур. Пример менделирования признака в случае промежуточного наследования (по Кэстлю, из Дюркена).

1. Яйцо с задатком красных цветов (R) оплодотворяется пыльцой с таким же задатком (R), в результате чего образуется «красное» растение (RR) чистой расы.

2. Яйцо с «белым» задатком (r—не красное)[1] оплодотворяется пыльцой с задатком «белый» (r); все потомки (rr) также несут белые цветы.

3. Яйцо с «красным» задатком (R) оплодотворяется пыльцой с «белым» задатком (r); образуются следовательно потомки (Rr).

4. Яйцо с «белым» задатком (r) оплодотворяется пыльцой с «красным» задатком (R); потомство обозначим формулой (rR).

При достаточно большом числе потомков согласно закону больших чисел указанные 4 комбинации должны встречаться в приблизительно одинаковом числе случаев, т. е.

$$^1/_4\ RR,\ ^1/_4\ rr,\ ^1/_4\ Rr \text{ и } ^1/_4\ rR.$$

Так как однако гибриды от скрещивания «красных» и «белых» растений всегда дают потомков с розовыми цветами, независимо от того, привносятся ли эти задатки пыльцой или яйцом, то последние две комбинации можно считать тождественными. Выводы, сделанные сначала из этих чисто гипотетических построений, полностью совпадают с результатами эксперимента не только в описанных, но, как мы увидим ниже, и во всех других случаях.

	RR красный	rr белый	Родительское, или P-поколение
Зачатковые клетки P-растений:	мужские все R женские все R	мужские все r женские все r	

Rr розовый	Гибридное F_1-поколение	

Зачатковые клетки F_1-поколения: мужские 50% R, 50% r; женские 50% R, 50% r

Яйцеклетки:	R	r
Пыльца: R	I RR красный	III Rr розовый
r	II rR розовый	IV rr белый

Возможные комбинации зачатковых клеток F_1-поколения во 2-м поколении гибридов—F_2

[1] В учении о наследственности обычно принято обозначать задатки буквами алфавита. При этом доминирующий задаток (см. стр. 534) обозначается заглавной буквой, рецессивный же—малой буквой; в приведенном случае «белый» задаток обозначается следовательно не через W (weiss, белый), но через r—nicht rot (не красный). Этот способ начертания основан на отвергнутом в настоящее время положении, что один из задатков пары признаков просто-напросто отсутствует (теория присутствия-отсутствия). Такой способ начертания однако сохранился и сейчас ввиду его удобства.

В настоящее время общеприняты «наследственные формулы», подобные приведенным выше, в которых большие и малые буквы обозначают пары признаков или наследственных факторов. Та форма, которая является чистой в отношении данного наследственного фактора и следовательно производит только один сорт гамет, содержащих данный фактор, называется гомозиготной; те же формы, которые содержат разные факторы, отцовский и материнский, составляющие данный наследственный признак, называются гетерозиготными. Каждые два соответствующих признака подобно красной и белой окраске цветов называют аллеломорфами, или менделевскими парами признаков. Опыты скрещивания форм с одним или многими наследственными факторами нагляднее всего располагаются в табличках в виде шахматной доски. Разобранный нами случай Mirabilis можно представить в виде таблицы (стр. 533).

Прежде чем перейти к более сложным случаям скрещивания, опишем весьма важное для практического анализа опытов гибридизации возвратное скрещивание F_1-гибрида с одним из родителей, например нашего розового гибрида из F_1-поколения с красной родительской формой.

Родительское, или P-поколение:	Rr розовый	Rr розовый	RR красный
Зачатковые клетки P-поколения;		50% R, 50% r	все R

F_1-поколение		R	r
	R	I RR красный	II Rr розовый

Как видно из схемы, здесь также имеется расщепление, но не такое, как у нормального F_2-поколения в отношении $^1/_4 : {}^2/_4 : {}^1/_4$, а в отношении ${}^2/_4 = {}^1/_2$ красного и ${}^2/_4 = {}^1/_2$ розового. Розовые формы естественно являются снова гетерозиготными и при скрещивании между собой расщепляются описанным выше путем.

Установленные здесь теоретически численные соотношения в случае простых моногибридных скрещиваний и обратных скрещиваний прекрасно совпадают с численными данными, полученными из множества опытов, произведенных над растениями и животными.

2) Доминирование

В большинстве опытов скрещивания отношения не так просты, как в описанном выше случае промежуточного наследования. Напротив, гибриды F_1-поколения при простом моногибридном скрещивании часто все похожи на одного из родителей. В таком случае говорят, что признак этого родителя доминирует над соответствующим рецессивным признаком другого родителя. Случаи доминирования встречаются значительно чаще, чем промежуточное наследование, и неоднократно делались даже попытки установить правило доминирования в качестве особого второго закона Менделя наряду с законом расщепления. Как бы важно ни было явление доминирования как практически, так и теоретически, оно все же не может по своей закономер-

ности быть поставлено рядом с явлением расщепления. Познакомимся однако на конкретном примере с наблюдающимися здесь отношениями.

При скрещивании светлой, лишенной полос расы [AA, A—albus (белый)] виноградной улитки, Helix hortensis, с более темной полосатой (aa, a—не белый) расой все индивиды F_1-поколения обнаруживают признаки одного из родителей, а именно—родителя с формулой AA (рис. 506). Отсутствие полос доминирует, наличие же полос является признаком

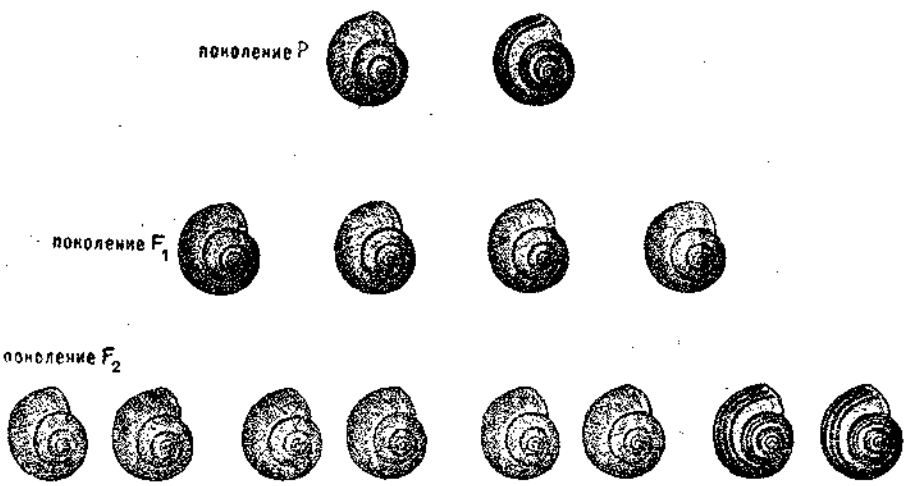


Рис. 506. Скрещивание полосатой и лишенной полос расы Helix и поведение гибридов F_1- и F_2-поколений (по Лангу, 1908, из Вейсмана).

рецессивным. В F_2-поколении наступает расщепление, но не в отношении $^1/_4 : {}^2/_4 : {}^1/_4$, как в случае промежуточного наследования: здесь на 1 полосатую форму приходится 3 лишенных полос. Объясняется это явление только при изучении F_3-поколения. Полосатые улитки (aa) при инбридинге сохраняют свой признак и дальше. Лишенные полос формы, напротив, ведут себя различно: $^1/_3$ ($=^1/_4$ общего числа гибридов F_2-поколения) дает только лишенных полос улиток, и следовательно их наследственная формула AA, как у родителей; остальные же $^2/_3$ ($=^2/_4$ общего числа гибридов F_2-поколения) дают расщепление, причем на 1 полосатую форму приходится 3 лишенных полос; их наследственная формула: Aa и aA. В F_2-поколении улиток, как и Mirabilis jalapa, $^1/_4$ и $^1/_4$, следовательно гомозиготны (AA) и (aa), а $^2/_4$—гетерозиготны (Aa) и (aA). Эти последние однако вследствие доминирования неотличимы от четверти гомозиготных форм (AA), и их генетическое строение удается открыть только в F_3-поколении. Генетическое строение, или г е н о т и п, и в этом случае различен у гетеро- и гомозигот несмотря на то, что первые по своему внешнему проявлению, ф е н о т и п у похожи на один из гомозиготных типов, а именно доминантный. В основе своей расщепление здесь происходит так же, как и у Mirabilis jalapa. Особого второго закона Менделя не существует, и все явление просто обусловлено тем, что оба наследственных фактора различно действуют на фенотип гибрида. Во многих случаях однако удается при более тщательном изучении формы непосредственно путем простого наблюдения отличить гетерозиготы от индивидов, гомозиготных в отношении доминирующего фактора.

3) *Дигибриды*

Установленные выше закономерности действительны и при скрещивании рас, отличающихся друг от друга не в одном, а в двух и многих наследственных признаках. Этого рода скрещивания представляют особенно большой интерес для животноводов и растениеводов, так как они позволяют выращивать совсем новые формы путем нового комбинирования отдельных факторов. Разберем один случай такого скрещивания, а именно—скрещивание черной, гладкошерстной и белой

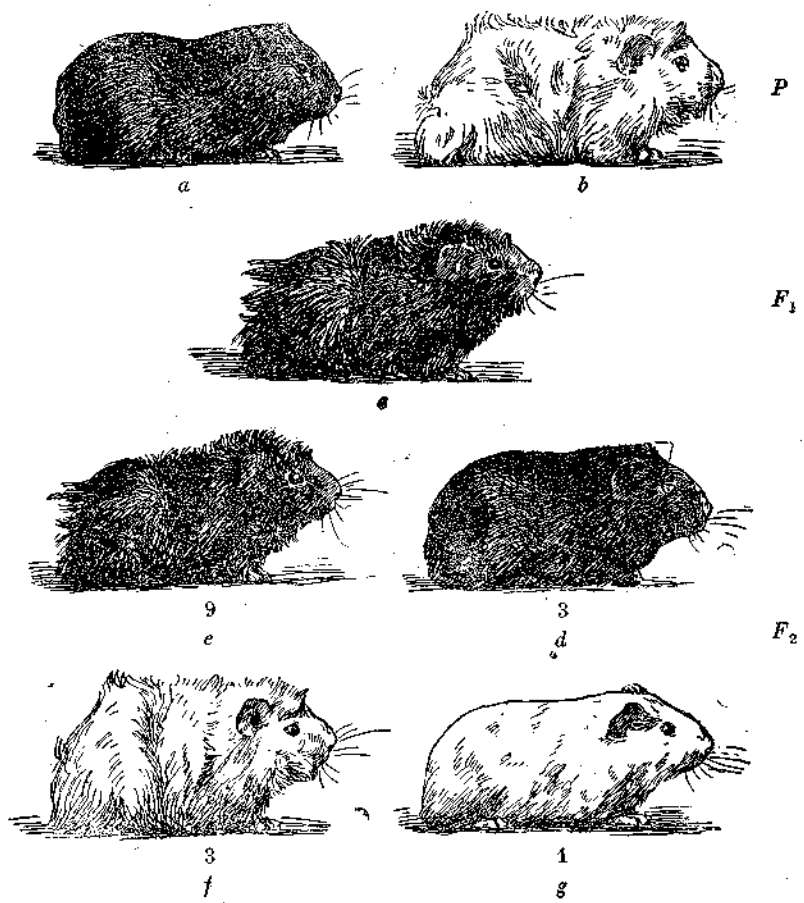
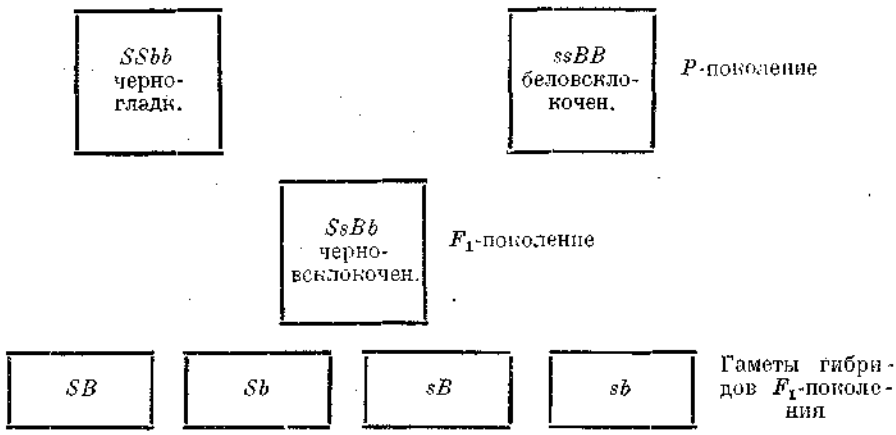


Рис. 507. Скрещивание черной гладкошерстной расы морских свинок *a* с белой всклокоченной *b*; *c*—гибрид; *d*—*g*—типы F_2-поколения (по Кэстлю, из Баура).

всклокоченной расы морских свинок. Формула первой из них—*SSbb* (черный цвет—*S*, гладкая, не всклокоченная шерсть—*b*), второй—*ssBB* (белый цвет—не черный *s*, всклокоченная шерсть—*B*). F_1-поколение состоит исключительно из черных и всклокоченных гибридов формулы *SsBb*. Черный цвет следовательно доминирует над белым, а всклокоченная шерсть—над гладкой. В F_2-поколении выступает 4 различных типа в следующих численных отношениях: 9 черновсклокоченных, 3 беловсклокоченных, 3 черногладких и 1 белогладкий (рис. 507).

Гладкошерстные белые животные, содержащие оба рецессивных признака (*ssbb*), так же, как и одно из 9 всклокоченных черных, а именно то, которое содержит оба доминирующих задатка, являются чистопородными, все же остальные—гетерозиготными. Приведенная ниже схема в наглядной форме поясняет происхождение наблюдаемых здесь численных отношений.



Живчики: / Яйца:	*SB*	*Sb*	*sB*	*sb*
SB	1 *SSBB* черновсклокочен.	2 *SSBb* черновсклокочен.	3 *SsBB* черновсклокочен.	4 *SsBb* черновсклокочен.
Sb	5 *SSBb* черновсклокочен.	6 *SSbb* черногладк.	7 *SsBb* черновсклокочен.	8 *Ssbb* черногладк.
sB	9 *SsBB* черновсклокочен.	10 *SsBb* черновсклокочен.	11 *ssBB* белосклокочен.	12 *ssBb* белосклокочен.
sb	13 *SsBb* черновсклокочен.	14 *Ssbb* черногладк.	15 *ssBb* белосклокочен.	16 *ssbb* белогладк.

Возможные комбинации зачатковых клеток гибридов F_1-поколения в F_2-поколении

Та же схема одновременно показывает, что четыре разных фенотипа, появляющихся в F_2-поколении, на самом деле содержат 9 разных генотипов; так, из 9 черновсклокоченных форм

№ 1 имеет формулу *SSBB*
№ 2 и № 5 » *SSBb*
№ 3 и № 9 » *SsBB*
№ 4 и № 7, № 10 и № 13 имеют формулу *SsBb*.

Из 3 гладкошерстных черных животных
№ 6 имеет формулу *SSbb*
№ 8 и № 14 » *Ssbb*

Из 3 беловсклокоченных животных
№ 11 имеет формулу *ssBB*
№ 12 и № 15 » *ssBb*

Белогладкая форма
№ 16 имеет формулу *ssbb*.

Теоретически и практически важным является тот вывод, что подобные скрещивания форм с двумя парами признаков могут дать так называемые новые комбинации, которые удается выделить из F_2-поколения в чистом виде. В нашем случае таковыми являются гладкошерстные белые формы с двумя рецессивными признаками (*ssbb*), а также всклокоченно-шерстные черные формы с двумя доминантами (*SSBB*).

Чем больше число самостоятельно менделирующих факторов, тем больше многообразие новых комбинаций, тем многочисленнее однако должны быть также и гибриды F_2-поколения для того, чтобы могли реализоваться все возможные, особенно же более редкие комбинации. В случае 4 разных признаков образуется уже 16 разных гамет, которым соответствует 256 разных комбинаций; из них, при условии полного доминирования всех признаков, можно выделить 16 фенотипов. Если поставить себе целью соединить в одну новую расу 4 рецессивных признака обеих исходных рас, то такого рода комбинацию можно встретить только один раз среди 256 индивидов F_2-поколения. При 10 парах признаков образуется уже 1 024 разных зародышевых клеток, что дает больше миллиона комбинаций; в случае полного доминирования эти последние образуют 1 000 разных фенотипов и свыше 60 000 генотипически различных потомков.

4) Новообразования как результат скрещивания

Путем новых сочетаний различных генов при многократной гибридизации удается не только выделить в новую чистую расу разбросанные до того признаки, т. е. выделить так называемую новую комбинацию, но, соединяя распределенные между разными расами гены, можно вызвать появление новых внешних признаков.

Это явление основано на том, что развитие данного «признака» зависит не только от наличия определенного гена, но в значительной мере и от других одновременно присутствующих генов. Так например при скрещивании цветной расы мышей с белыми альбиносами, у которых отсутствует фактор *P*, обусловливающий вообще образование пигмента, в F_2-поколении появляются мыши с окраской диких предков. Состав F_2-поколения зависит всецело от того, какие гены, обусловливающие ту или иную окраску, содержит помимо прочего данная мышь-альбинос. В случае например генов черной окраски, которая не проявляется только из-за отсутствия фактора цветности, гибриды F_2-поколения расщепляются в отношении 9 серых : 3 черных : 4 альбиноса. Эти отношения ясно показывают, что мы имеем здесь дело с дигибридами, у которых только последние две группы внешне неотличимы друг от друга. Черные мыши, заново появляющиеся, носят название новообразований, обусловленных измененным сочетанием генов.

Этот пример показывает, в какой мере один «признак» зависит от многих наследственных факторов; с другой стороны, весьма часто один

и тот же фактор обусловливает появление разных признаков. Так, один и тот же ген может одновременно определять как окраску цветов, так и бо́льшую или меньшую всхожесть семян и стойкость растения.

5) Полимерия (множественные факторы)

И более сложные случаи, которые с первого взгляда никак не укладываются в схему менделевской наследственности или дают совсем неожиданные отношения, при более тщательном анализе удается прекрасно согласовать с теорией и тем самым подтвердить справедливость правил Менделя. Мы опишем здесь только один случай, который привел к теоретически важным заключениям и открыл источник ошибок старых исследований. Случаи такого рода были впервые исследованы Нильссон-Эле; здесь один признак обусловлен многими, одинаково или сходно действующими генами, из которых каждый сам по себе может вызвать появление этого признака, правда, не в такой степени, как все вместе. На этом основаны замечательные явления наследственности, которые часто в прямом противоречии с правилами Менделя могут создать ложное впечатление «постоянно-промежуточной» наследственности. Так например, при скрещивании пшеницы с красным зерном с расой, дающей белые зерна, в F_1-поколении появляются индивиды с красным зерном, а в F_2-поколении на первый взгляд не наступает никакого расщепления. Все гибриды F_2-поколения производят красные зерна, правда, отличающиеся друг от друга в оттенках: наряду с «темнокрасными» формами, подобными исходной расе, наблюдаются в разной степени более светло окрашенные формы, однако нерезко отличающиеся друг от друга. Но в F_3-поколении и здесь наступает расщепление, причем наряду с большим числом зерен разной интенсивности красной окраски встречаются отдельные белые формы, которые при дальнейшем разведении сохраняют свой цвет, тогда как красные расщепляются дальше, как и в F_2-поколении. Впрочем уже в F_2-поколении случается иногда открыть белую форму. Как показал строгий анализ, на 63 «красные» формы в F_2- и F_3-поколении приходится только одна «белая», и это отношение показывает, что у пшеницы красная форма обусловлена не одним, а тремя друг от друга независящими менделирующими факторами, каждый из которых способен вызвать явственно красную окраску зерен. Гибрид, содержащий только один из этих трех генов, производит красные зерна, гибрид с двумя генами—точно так же красные зерна, несколько более темно окрашенные, и еще более темно окрашенные зерна производят формы, содержащие все три гена. Различия в окраске однако настолько незначительны, что их не всегда удается точно уловить при помощи глаза. Такого рода полимерные факторы, как их называют, встречаются довольно часто — особенно часто в случае таких пар признаков, которые отличаются друг от друга количественно, как размеры уха кроликов, величина початка кукурузы, но также и цвет кожи негров и т. д. При наличии четырех полимерных факторов на 255 гетерозиготных форм приходится только одна рецессивная гомозигота, при 8 факторах это отношение равно 1 048 475 : 1. В таких случаях естественно практически совсем или почти невозможно доказать наличие расщепления. Создается следовательно ложное впечатление, как если бы здесь имелся случай промежуточной наследственности, причем в F_2- и F_3-поколении данный признак чрезвычайно сильно варьирует, и колебания его могут быть уложены в вариационную кривую,

так как отдельные комбинации заходят друг за друга. Эта картина может быть еще усилена воздействием внешних условий. Однако отбор в пределах F_2-поколения вызывает сдвиг вариационной кривой и ведет таким образом к разделению различных полимерных групп факторов.

Вполне понятно, что подобного рода явления в прежнее время (отчасти и сейчас) вели к ложным заключениям, причем на основании возможности отбора разных групп с различными вариационными кривыми из исходного материала с единой вариационной кривой делали заключение о наследственности так называемых флюктуирующих вариаций, т. е. модификаций. На самом же деле все явление сводится к отбору из фенотипически однородной на вид смеси генотипически или наследственно различных форм.

6) Законы Менделя

Открытые Грегором Менделем закономерности, управляющие гибридизацией, как показали многочисленные исследования на многих тысячах объектов, распространяются на все организмы (цветковые и споровые растения, высшие и низшие животные) и управляют разнообразнейшими признаками как морфологическими, так и физиологическими. И как раз те осложнения, которые первоначально препятствовали обобщению указанных правил, как показали дальнейшие исследования, послужили только для дальнейшего их подкрепления.

Описанные выше закономерности могут быть сгруппированы в три закона, которые ввиду их общей значимости могут быть с полным правом названы законами Менделя [1].

1. Закон единообразия гибридов F_1-поколения, согласно которому гибриды, полученные при данном скрещивании, абсолютно сходны друг с другом, независимо от того, какой из родителей является отцом, какой—матерью.

2. Закон расщепления F_2-поколения, по которому в F_2-поколении постоянно наступает расщепление в известных соотношениях. И этот закон является общим; он справедлив, как мы видели, и в таких случаях, когда F_2-поколение создает впечатление наличия «постоянно-промежуточной» наследственности (цолимерии).

3. Закон независимости задатков и свободы их комбинирования. Этот закон был выведен из опытов ди- и полигибридного скрещивания и легче всего доказывается (если не считать расщепления) появлением в F_2-поколении ди- и полигибридов новых комбинаций, находящихся в определенных количественных отношениях друг к другу.

б) Хромосомная теория менделевской наследственности

Формулированные выше законы Менделя говорят только о закономерности явлений, наблюдаемых при гибридизации; это—статистические законы не каузального характера; они ровно ничего не говорят о

[1] Формулируя «закон единообразия» как особый закон Менделя, Гартман вступает в противоречие с тем, что он говорил выше (стр. 534-535). В настоящее время не принято упомянутый «закон» как относящийся к фенотипическим закономерностям ставить в один ряд с законом расщепления—основной генотипической закономерностью. Кроме того следует отметить, что формулировки «законов», даваемые ниже Гартманом, даны не в обобщенной форме и поэтому может получиться ошибочное впечатление, что они имеют силу лишь по отношению к определенным поколениям. Ред.

причине, механизме, лежащем в основе этих явлений. Уже вскоре после того, как эти законы были вновь открыты, Корренс, Сэттон и Бовери указали, что они могут быть полностью объяснены поведением хромосом при делении клетки, при оплодотворении и редукционных явлениях. Как бы соблазнительно ни было совпадение результатов гибридологического и цитологического анализа двух областей, первоначально не связанных друг с другом, связь их приходилось считать чисто гипотетической.

Однако новейшие исследования обнаружили настолько многостороннюю и глубокую связь между этими явлениями, что в настоящее время можно говорить о «хромосомной теории наследственности» как о доказанной[1] несмотря на возражения, исходящие от некоторых ее противников.

Мы видели, что диплоидные цветковые растения и многоклеточные животные содержат два набора часто и морфологически различных хромосом, которые при каждом делении клетки делятся пополам и распределяются между дочерними клетками. Один набор принадлежит отцу (сперматозоид), другой—матери (яйцо). Таким образом каждая клетка диплоидного организма содержит полный набор отцовских и материнских хромосом. Благодаря редукционному делению, как мы видели выше, происходит перераспределение полных наборов хромосом, в результате чего зрелые зачатковые клетки получают только один набор; при оплодотворении же соединяются вновь два гомологичных набора. Существуют факты, говорящие за то, что распределение наборов хромосом во время редукционного деления не приводит к полному разделению материнских и отцовских хромосом, но что отцовские и материнские хромосомы соединяются в о д и н гаплоидный набор совершенно случайно. Сочетание хромосом в данном наборе зависит следовательно от простой случайности. Если допустить, что гены, или наследственные факторы, связаны с отдельными хромосомами, «содержатся в них», то тем самым из данных цитологии выясняется и механизм менделевской наследственности. Рассмотрим это несколько подробнее на моно- и дигибридном скрещивании.

В гомозиготной в отношении данного наследственного признака (например красного пигмента цветов) расе Mirabilia jalapa ген красного цвета имеет двойное происхождение—отцовское и материнское, и обе хромосомы, в которых локализован этот ген, в этом отношении вполне одинаковы. То же самое верно и для расы с белыми цветами, с той только разницей, что в соответствующей хромосоме вместо «красного» задатка содержится «белый». В приведенной схеме (рис. 508) хромосомы, содержащие «красный» ген (R), изображены черными, хромосомы же, содержащие «белый» ген (r),—белыми. Все же остальные, нас сейчас не интересующие пары хромосом представлены пунктиром. Посредством редукционного деления полные н а б о р ы х р о м о с о м перераспределяются, и образуются зачатковые клетки, которые содержат только один задаток красного цвета (красная раса) и один—белого цвета (белая раса). При скрещивании образуется зигота, а из нее вырастает F_1-поколение, ядра которого снова содержат двойные задатки. Теперь однако это будет один зачаток красного цвета (R)■, а другой—белого цвета (r)|□|, т. е. одна красная и одна белая хромосома (розовый цвет). Когда такой F_1-гибрид снова производит зрелые зачатковые клетки, то при редукционном делении образуется не один сорт клеток, как у гомозиготных родителей, но два сорта клеток—один

[1] Это справедливо только для менделевской наследственности. Существует однако, как мы ниже узнаем, еще и н е м е н д е л е в с к а я наследственность.

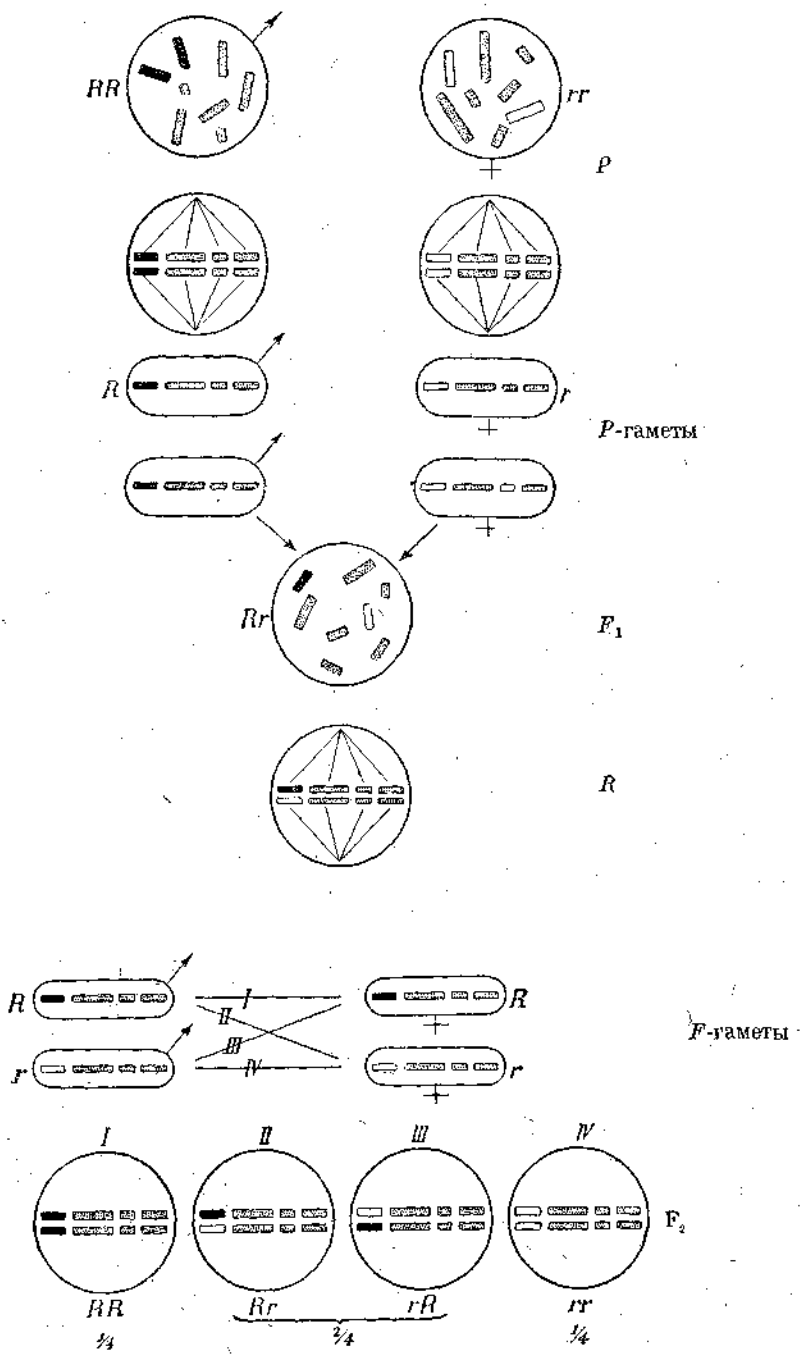


Рис. 508. Хромосомы скрещиваемых рас Mirabilis jalapa, отличающихся друг от друга одним признаком.

— хромосомы с «красным» задатком
— » » «белым» » = некрасный
— » не имеющие значения для окраски цветов

(по Армбрустеру, 1919, из Гартмана).

с «красной» хромосомой (R) —и другой с «белой» хромосомой (r). При достаточно большом числе зачатковых клеток и не преднамеренном, а с л у ч а й н о м их сочетании путем оплодотворения должны появиться, как это видно из схемы, 4 сорта индивидов F_2-поколения в том отношении, какое вытекает из правил Менделя.

Числовые отношения и сочетания генов у дигибридов могут быть точно так же полностью объяснены хромосомной теорией, как показывает приложенная здесь схема, в основу которой положен описанный выше случай наследования двух признаков у морской свинки (рис. 509). Оба родителя отличаются друг от друга не о д н о й, по двумя парами хромосом, с которыми связан признак черного SS — и белого ss — цвета и всклокоченной BB * или гладкой (= невсклокоченной) bb ● шерсти. Соответственно этому гибрид $SsBb$ производит не 2, а 4 разных сорта гамет, так как при редукционном делении распределение отдельных хромосом данного набора всецело зависит от случая. В пределах этих четырех сортов зачатковых клеток возможны 16 различных комбинаций, которые и дают в F_2-поколении описанных выше 4 фенотипа в отношении 9 : 3 : 3 : 1.

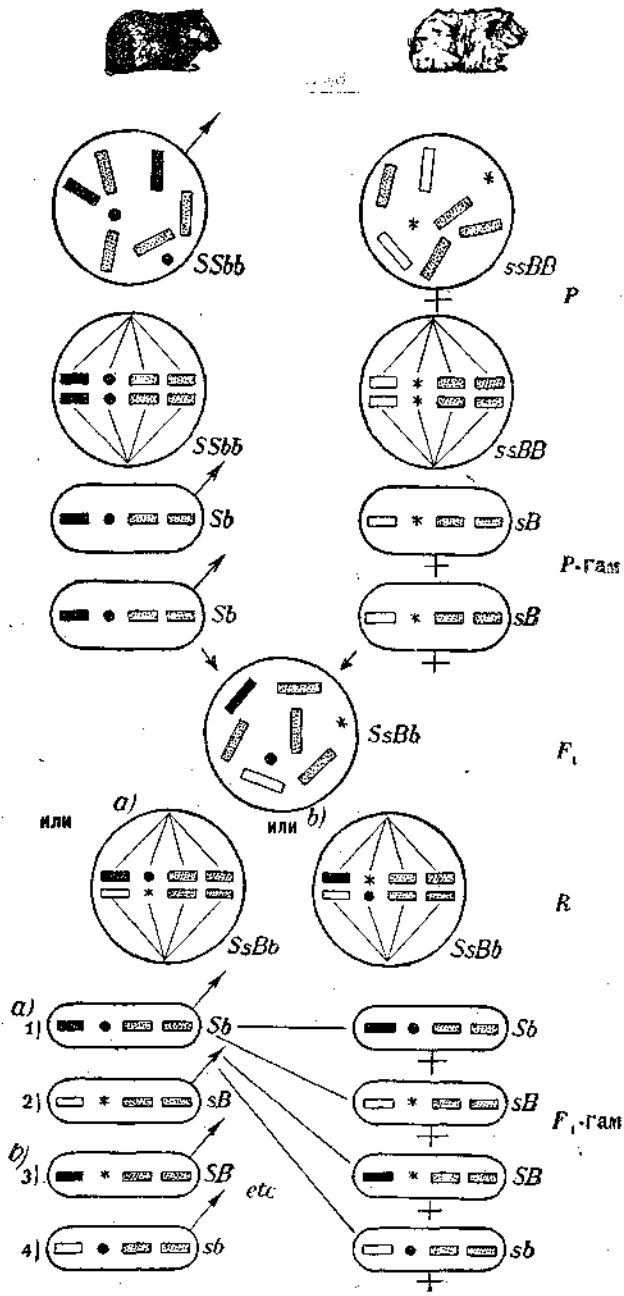


Рис. 509. Хромосомы двух рас морских свинок с двумя доминирующими признаками.

— хромосомы с задатком черного цвета
— » » » белого »
● — » » » гладкой шерсти
* — » » » всклокоченной »
— » не имеющ. значен. для указан. призн.

(по Армбрустеру, 1919, из Гартмана).

в) Экспериментальные подтверждения хромосомной теории

1) Наследственность у гаплонтов

Приведенное выше толкование менделевского расщепления на основании цитологических данных, как уже подчеркивалось раньше, являлось чисто гипотетическим. Но из этих гипотетических допущений можно было однако сделать ряд выводов, поддававшихся экспериментальной проверке. Так например, прежде всего можно было ожидать, что при скрещивании в гаплоидной фазе независимо от того, будут ли это чисто гаплоидные организмы или гаплоидная генерация диплогаплонтов, должны получиться совсем иные отношения в смысле локализации и числовых соотношений особей при расщеплении, чем те, которые можно было предсказать заранее на основании хромосомной теории. Эти предсказания полностью подтвердились экспериментально.

Так как редукционное деление всегда связано с переходом диплофазы в гаплофазу, то при скрещивании чистых гаплоидных форм нельзя было ожидать иной стадии кроме зиготы, которая обнаруживала бы признаки F_1-поколения. Гибриды, полученные при помощи такого скрещивания, должны однако быть не гетерозиготными, но давать чистое расщепление—такое же, какое теоретически допускается для зачатковых клеток при гибридизации диплоидных форм, т. е. моногибриды должны расщепляться в отношении 1 : 1, дигибриды—в отношении $^1/_4 : {}^2/_4 : {}^1/_4$, причем $^2/_4$ должны представлять новые комбинации генов. Эти расщепившиеся формы не следует однако обозначать как F_2-поколение; гаплоидные фазы F_1-поколения на языке генетики представляют собой в известной мере персонифицированные гаметы, или гоны. Признаки F_2-поколения могут в свою очередь наблюдаться только у зигот.

В самом деле гаплоидные F_1-формы ведут себя как персонифицированные гаметы не только в случае чистых гаплонтов, но и в случае диплогаплонтов (т. е. у полового поколения—гаметофитов). Некоторые примеры могут это пояснить.

Пашер скрещивал два вида Chlamydomonas, отличавшихся друг от друга многими признаками (формы, бугорки на оболочке, хроматофоры, оболочка зигот и т. д.). F_1-зиготы обнаруживали признаки обоих родителей, т. е. носили промежуточный характер. Зооспоры F_1-поколения, или их гаплоидные потомки, распадались на две группы, из которых одна содержала только обе родительских формы, причем последние были в одинаковом числе. Другая группа содержала формы, которые занимали промежуточное положение между обоими родителями (рис. 510).

В первой группе следовательно имело место чистое расщепление. Особенно большое значение имеет непосредственное наблюдение Пашера, что при прорастании из 4 гоноспор в зиготе две из них обнаруживали признаки одного родителя, а две других—признаки другого родителя. Таким образом постулированное нами расщепление F_1-гамет при скрещивании диплоидных организмов непосредственно обнаружено в гаплоидных клетках, образованных редукционным делением, в данном случае гаплоидных особях F_1; тем самым доказано, что менделевское расщепление осуществляется путем редукционного деления. В случае этого чисто гаплоидного организма никак нельзя допустить происхождения расщепления иным путем—например посредством подавления на какой-нибудь стадии до или после редукции, или посредством деления клетки до или после редукционного деления. Имеем ли мы дело с подлинными новыми

комбинациями в случае упомянутой выше второй группы F_1-гаплонтов, занимающих разные промежуточные положения между обоими родителями, или в передаче наследственных свойств играет роль и плазма (хроматофоры)—этот вопрос остается невыясненным.

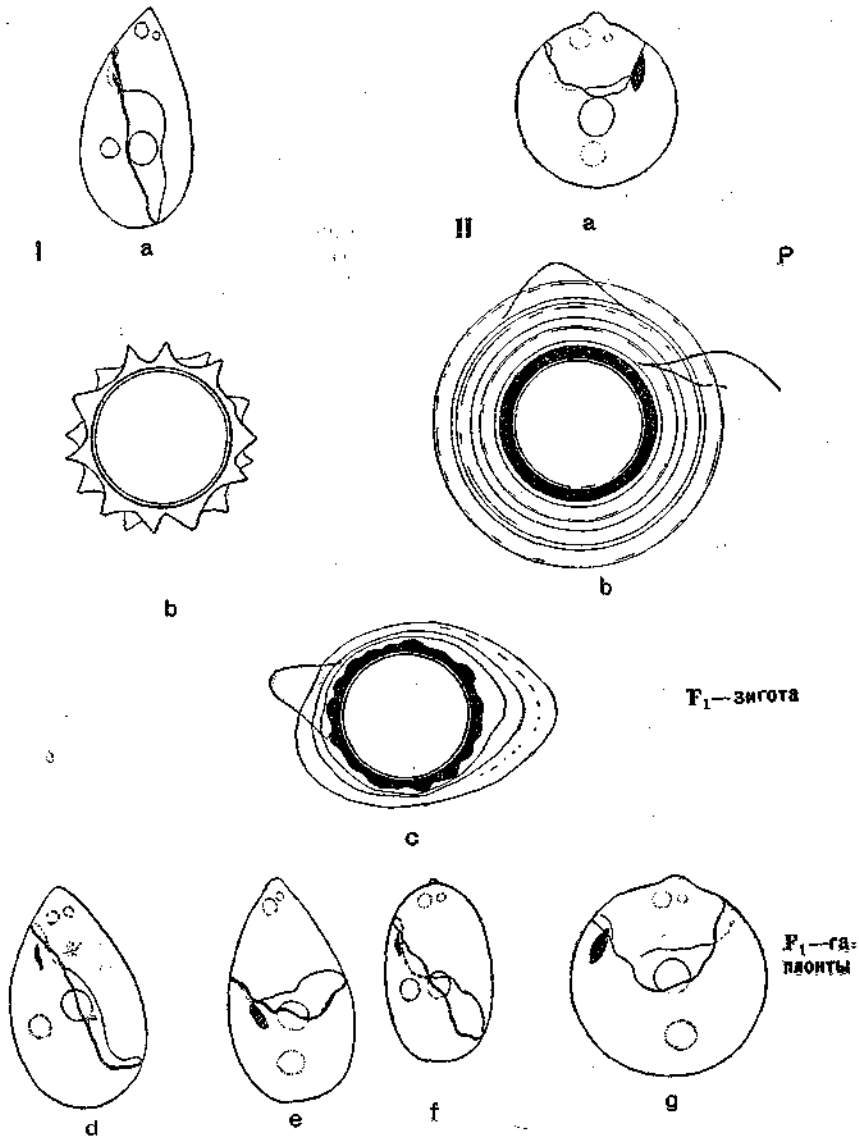


Рис. 510. Скрещивание двух видов Chlamydomonas. *Ia*—вегетативная форма Chlamydomonas *I*; *IIa*—вегетативная форма Chlamydomonas *II*; *Ib* и *IIb*—зиготы Chlamydomonas *I* и *II*; *c*—гибридная зигота Chlamydomonas *I*×*Chl. II*; *d*—*g*—четыре типа гаплокомбинаций, полученных из гетерозиготной культуры (по Пашеру, 1916).

Ф. Веттштейн нашел доказательство перегруппировки F_1-гаплонтов (F_1-гаметофитов) в своих обширных исследованиях над мхами, у которых гаплоидное наследование всего лучше изучено. Мхам, как известно, свойственна антитетичная смена поколений, причем диплоидный споро-

фит чередуется с гаплоидным гаметофитом. При переходе от диплофазы к гаплофазе (спорообразование) имеется редукционное деление. F_1-гаметофиты являются следовательно гаплонтами, и при их образовании должно наступать расщепление такого же рода, как у F_1-гамет. Многочисленные опыты скрещивания показывают, что при образовании спор F_1-гаметофитов различные наследственные задатки на самом деле расщепляются и перегруппировываются; следовательно и в этом случае можно с большой вероятностью допустить, что редукционное деление является причиной расщепления. Это заключение Веттштейну действительно удалось подтвердить путем анализа тетрад—непосредственных продуктов редукционного деления. Эти тетрады спор, принадлежащие гибриду, полученному от формы с большими спорами и большой скоростью деления (G) и формы с малыми спорами и меньшей скоростью деления (g), показывают, что в отношении величины спор 2 соответствуют одному родителю, 2—другому родителю (рис. 511, 513); при дальнейшем росте скоро обнаруживается и бóльшая скорость деления g-спор, клетки протонемы которых делятся быстро. Мы находим здесь 2 ростка, каждый с одной ростковой трубочкой (g), и 2 других, из которых каждый содержит по 2 выросших из споры протонемы (G) (рис. 512). Этим доказано, что посредством редукционного деления оба наследственных задатка, соответствующих данной паре признаков, распределяются таким образом, что из 4 клеток тетрады 2 содержат один задаток, 2 других—другой. Более того, подавляя последнее деление путем впрыскивания хлоралгидрата, Веттштейну удалось доказать, что у мхов первое деление является редукционным делением, вызывающим расщепление. Аллен подтвердил этот результат на тетрадах Sphaerocarpus (мох).

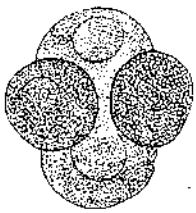


Рис. 511. Расщепление в тетраде F_1-гибрида Funaria hygrometrica univalens macrospora × microspora на две большие и две малые споры (увел. 800, по Веттштейну, 1924).

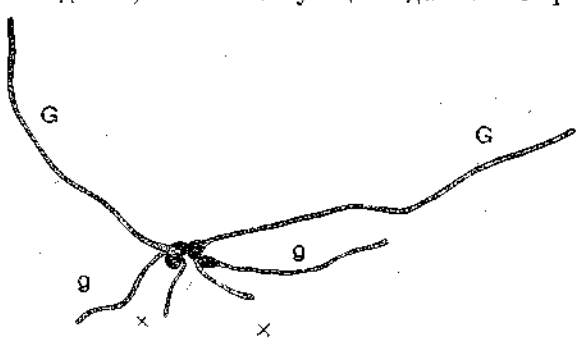


Рис. 512. Funaria hygrometrica univalens macrospora × microspora, прорастающие тетрады. Ростки обеих больших спор (G) обнаруживают бóльшую скорость деления, чем ростки меньших спор (g). Меньшие (×) веточки *принадлежат еще бóльшим росткам G* (увел. 40, по Веттштейну, 1924).

Выше мы познакомились с существованием гаплоидных форм и среди животных, обычно являющихся диплоидами, а именно у самцов пчел и коловраток, развивающихся партеногенетически. При скрещивании пчелиных рас трутни не обнаруживают в F_1-поколении никаких гибридных признаков, так как они по своей наследственной конституции являются только гаплоидной генерацией P-самок. Соответственно этому самцов F_2-поколения нельзя собственно причислять к F_2-поколению: они представляют собой F_1-гаплонтов. При моногибридном скрещивании они должны следовательно обнаруживать расщепление в отношении $^1/_2$:$^1/_2$ (а не $^1/_4$:$^2/_4$:$^1/_4$, как подлинные F_1-формы). Это подтверждается опытами Ньюэля над медоносной пчелой и Уайтинга—над Habrobracon.

Опыты скрещивания гаплоидных форм [чистые гаплонты, гаплофазы (гаметофиты), диплогаплонты и гаплоидно-партеногенетические самцы диплоидных животных] показывают, что расщепление и перегруппировка происходят как в тех же отношениях, какие принимаются для

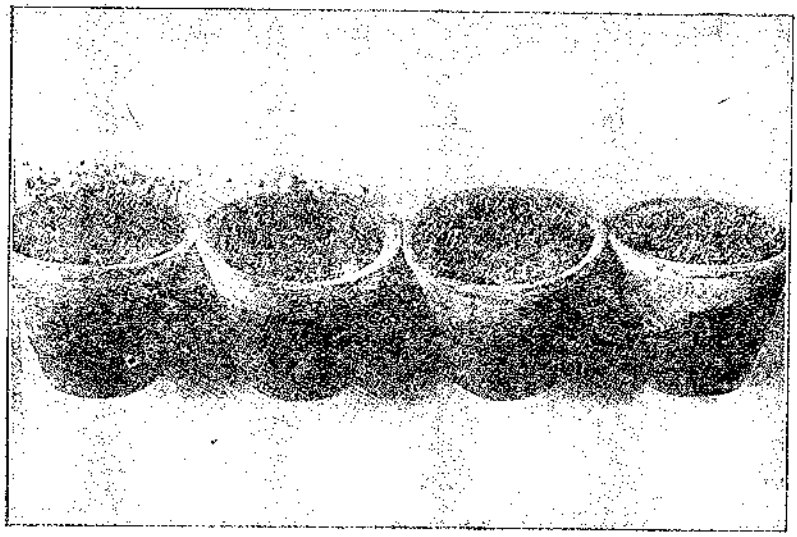


Рис. 513. Funaria hygrometrica univalens macrospora × microspora. 4 F_1-растения, полученные из одной гибридной тетрады. Слева—обе быстро растущие Microspora с развившимися спорогониями (увел. ½, по Веттштейну, 1924).

гамет или гонов, так и на той же стадии развития данного организма, на которой наступает редукционное деление: у чистых гаплонтов с зиготной редукцией—при прорастании зиготы, у диплогаплонтов—при спорообразовании, при переходе спорофита в гаметофит (промежуточная редукция), а у гаплоидно-партеногенетических животных с гаметической редукцией—при образовании яйца или же сперматозоида. Эти опыты доказывают следовательно, что редукционное деление обусловливает свойства гонов (гамет). Если однако в редукционном делении мы можем признать механизм расщепления, то вместе с тем мы получаем экспериментальное доказательство того, что хромосомы являются носителями менделирующих наследственных факторов. Из хромосомной теории следует, что там, где имеется редукция хроматина, но не с образованием гамет, наступает и расщепление. Опыты на гаплоидах подтверждают это заключение. Из теории следует далее, что расщепление у гаплоидов протекает совсем иначе, чем у диплоидов. Это также подтвердилось экспериментом.

2) Сцепленная с полом наследственность

Анализ совсем другой группы явлений наследственности, а именно—наследственности, связанной с полом, дал точное доказательство того, что по крайней мере о д н а хромосома, *X*, или половая хромосома, является носительницей менделирующих наследственных факторов. В качестве примера такого наследования опишем наследование цвета глаз у Drosophila.

Drosophila принадлежит к тем формам, у которых мужской пол гетерозиготен; самка содержит 2 *X*-хромосомы, а самец 1 *X*- и одну морфологически отличную от нее *Y*-хромосому (рис. 514, *A*—*D*, и рис. 484 и 485). При оплодотворении яйца *X*-сперматозоидом развивается самка (*XX*), при оплодотворении же *Y*-сперматозоидом—самец (*XY*).

Единственная *X*-хромосома, которой обладает самец, следовательно всегда происходит от матери. Если в *X*-хромосоме кроме определяющих пол факторов содержатся и другие наследственные факторы, то распределение последних при моногибридном скрещивании должно отличаться от типически менделевского расщепления. Это и наблюдается в действительности.

Благодаря именно связи с определяющими пол факторами удалось например показать, что рецессивный ген белой окраски глаз Drosophila

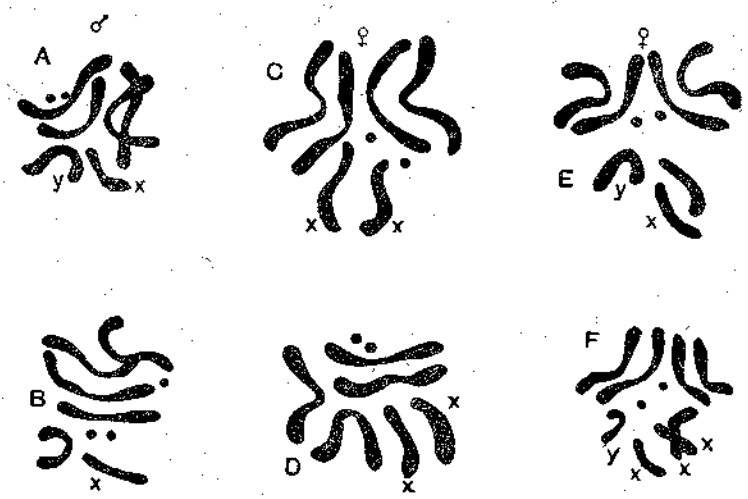


Рис. 514. Состав хромосом *XX*, *XY* и *XXY*-особей Drosophila. *A*—нормальные диплоидные хромосомы ♂ (сперматогонии XY); *B*—♂ с нормальными половыми хромосомами, но хромосомы IV; *C*, *D*—нормальные диплоидные хромосомы ♀ (*XX*); *E*—аномальные диплоидные хромосомы ♀ строения *XXY*; *F*—аномальные диплоидные хромосомы ♂ строения *XXYY* (по Бриджесу, 1916).

лежит в *X*-хромосоме. Если скрестить белоглазого самца с красноглазой самкой, то все F_1-гибриды, как самцы, так и самки, будут красноглазыми; белый цвет глаз является следовательно рецессивным признаком.

Дальнейшее разведение F_1-гибридов дает однако в F_2-поколении одних только самок с красными глазами, тогда как одна половина F_2-самцов имеет красные глаза, другая—белые.

При обратном скрещивании белоглазых ♀ с красноглазыми ♂ в F_1-поколении появляются 50% красноглазых самок и 50% белоглазых самцов. При инбридинге в F_2-поколении получается одна четверть красноглазых самцов и одна четверть красноглазых самок, одна четверть белоглазых самок и одна четверть белоглазых самцов. Эти замечательные отношения, уклоняющиеся от обычных менделевских чисел, могут быть объяснены при том предположении, что соответствующие задатки связаны с *X*-хромосомой, т. е. соединены с определяющими пол факторами. Приложенная здесь схема половых хромосом (рис. 515) поясняет эти отношения: при первом скрещивании красноглазой самки с белоглазым самцом оба пола получают в F_1-поколении доминантный фактор красного цвета глаз.

тогда как единственная X-хромосома P-самца содержит только один X с рецессивным фактором, и следовательно все F_1 самки являются гетерозиготными. Самки F_2-поколения получают от отца снова X-хромосому с доминантным геном и следовательно являются красноглазыми, тогда как X- хромосома, полученная F_2-самцами от матери, наполовину содержит доминантный, наполовину—рецессивный ген, в результате чего половина самцов имеет белые глаза. При обратном скрещивании белоглазой самки

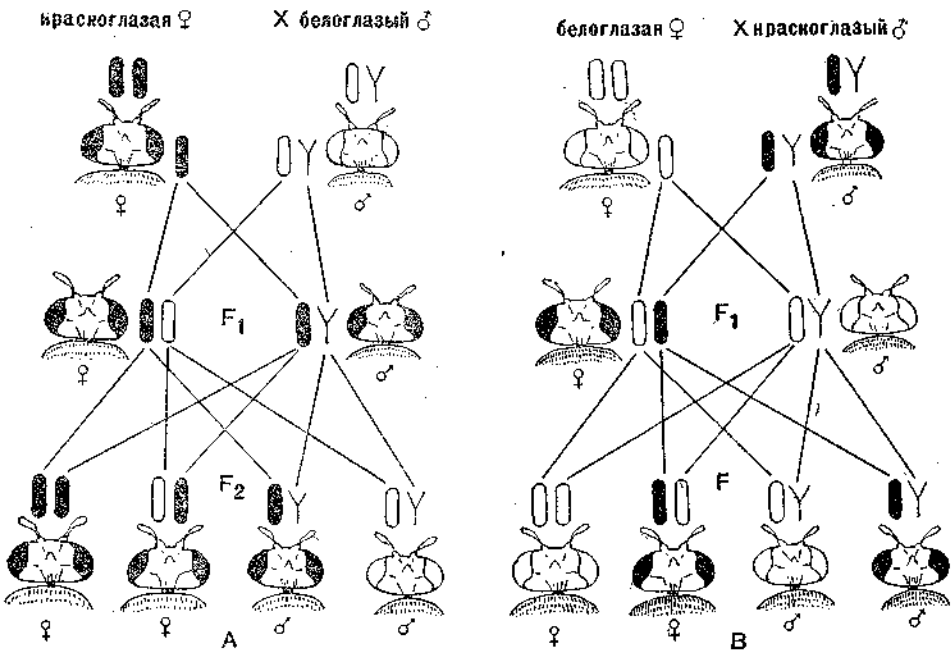


Рис. 515. Сцепленное с полом и перекрестное наследование пары сцепленных с полом признаков Drosophila с красными (доминанта) и белыми (рецессив) глазами; здесь же представлена и передача X- и Y-хромосом. Черная X-хромосома означает красноглазость, белая—белоглазость. A—результат скрещивания красноглазой самки с белоглазым самцом; B—обратное скрещивание, пример перекрестного наследования; F_1-самки—красноглазые, как и P-самцы, F_1-самцы—белоглазые, как P-самки (по данным Моргана, из Вильсона).

с красноглазым самцом, самцы F_1-поколения получают, напротив, X-хромосому матери с рецессивным геном и являются следовательно белоглазыми, тогда как самки в этом случае являются гетерозиготными и имеют красные глаза. Соответственно этому мы должны встретить в F_2-поколении описанные выше 4 разных типа.

В дальнейших опытах со сцепленными с полом факторами Drosophila были получены неожиданные, сначала необъяснимые комбинации: при первом скрещивании белоглазых самок с красноглазыми самцами среди тысяч особей встречаются также «красные» самцы и «белые» самки. Дальнейший анализ этих случаев, произведенный Бриджесом, привел к весьма важным выводам. Указанные исключения Бриджес объяснил гипотезой, по которой при редукционном делении яиц обе X-хромосомы ведут себя аномально: они не разделяются, но остаются обе в яйце или вместе попадают в направляющие тельца (non-disjunction). Соответственно этому среди развившихся из таких яиц мушек должны встречаться формы

с 2 *X*-хромосомами и 1 *Y*-хромосомой наряду с формами, которые содержат одну единственную *X*-хромосому и лишены *Y*-хромосомы; как раз эти формы и представляют собой указанных выше «белых» самок и «красных» самцов (рис. 516).

Дальнейший анализ этих случаев привел Бриджеса к указанному выше доказательству того, что сцепленные с полом наследственные факторы

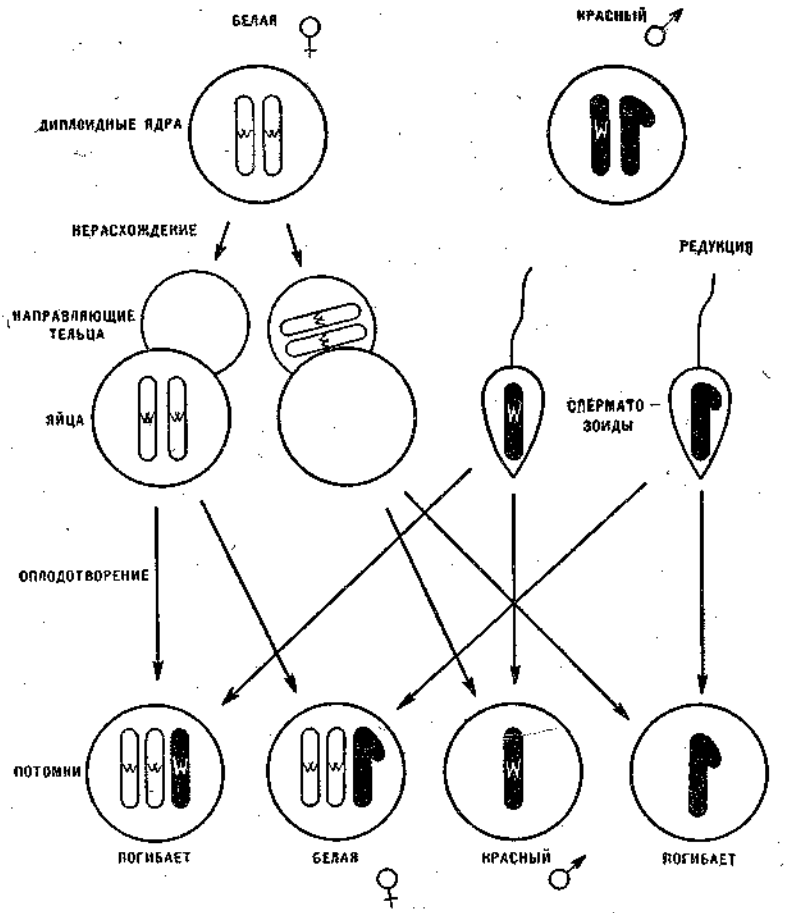


Рис. 516. Схема первичного нерасхождения *X*-хромосом Drosophila. Объяснение в тексте (по Бриджесу, 1916, из Гольдшмидта).

действительно связаны с *X*-хромосомой. С этими в виде исключения появившимися формами можно было предпринять дальнейшие опыты скрещивания, результаты которых можно было предсказать заранее на основании гипотезы Бриджеса и тем самым подвергнуть последнюю проверке. Факты подтвердили ее полностью. Более того, разные формы, встречающиеся в этих опытах, должны отличаться по своему хромосомному составу, а именно среди них должны находиться особи с двумя *X*-хромосомами и одной *Y*-хромосомой наряду с формами, содержащими одну только *X*-хромосому и лишенными *Y*-хромосомы. Цитологическое исследование в действительности показало, что самки, которым Бриджес приписывал

строение хромосом 2 *X*- и 1*Y*- или 1 *XO*-хромосому, на самом деле обладали таким строением (рис. 516 и рис. 514).

В связи с этим укажем, что среди Drosophila иногда встречаются особи, которые содержат малую IV-хромосому только один раз или, напротив, три раза; это так называемые гапло- IV- и триплоIV-формы, из которых первые внешне резко отличаются от нормальных. Опыты скрещивания с нормальными особями дают все ожидаемые генетические и цитологические результаты, уклоняющиеся от нормального менделирования.

3). Сцепление

Существует еще третья группа опытов гибридизации, которая с убедительностью показывает, что хромосомы являются носителями менделирующих наследственных факторов, генов; речь идет о сцеплении факторов и о тесно связанном с ним обмене факторами (crossing-over). Еще Бовери указал на те выводы, которые можно сделать на основании допущенной связи между хромосомами и генами. «Тот факт, что два признака при продолжительном разведении расы появляются всегда совместно и совместно же исчезают, позволяет допустить с большой вероятностью, что задатки обоих этих признаков локализованы в одной и той же хромосоме. И дальше—если гибридизация распространяется на многие признаки и при продолжительном разведении число комбинаций отдельных признаков больше, чем то, которое соответствует наличным хромосомам, то отсюда следует, что локализованные в данной хромосоме признаки могут при редукционном делении независимо друг от друга переходить в ту или иную дочернюю клетку; это указывает на обмен составными частями между гомологичными хромосомами» (Бовери, 1903).

а) Абсолютное сцепление

Первый вывод Бовери, что два признака, содержащиеся в одной и той же хромосоме, наследуются совместно, был подтвержден при изучении так называемых явлений сцепления. Отдельные случаи сцепления были известны еще ранее (Бэтсон), но главным образом благодаря работам Моргана и его учеников (Стертеванта, Бриджеса и Меллера) над плодовой мушкой Drosophila melanogaster были открыты многочисленные случаи этого рода и было показано, что чрезвычайно большое число наследственных факторов (свыше 500), изученных школой Моргана у Drosophila, укладывается в 4 группы сцепления. Drosophila melanogaster содержит как раз 4 пары хромосом, 3 пары аутосом и одну половую хромосому (см. рис. 484 и 485). Такие же результаты получил Баур в результате многолетних исследований львиного зева, Anthirrhinum, а также Пеннет и другие на Lathyrus и Эмерсон на кукурузе. На некоторых примерах мы познакомимся ближе с этим явлением.

Если скрестить Drosophila с черным цветом тела (*b*—черный) и зачаточными крыльями (*v*—зачаточные) с мушкой дикого типа с серым цветом тела и длинными крыльями (*BV*), то в первом поколении появляются исключительно особи дикого типа (рис. 517). При обратном скрещивании такого F_1-самца с черной самкой с зачаточными крыльями одна половина F_2-поколения состоит из черных мушек с зачаточными крыльями, а другая из особей дикого типа. Оба рецессивных гена, ген черного цвета и ген зачаточных крыльев, введенные в опыт совместно с одной стороной, сов-

местно же появляются у гибридов; так же ведут себя и доминирующие признаки, и в F_2-поколении отсутствуют новые комбинации, а именно черные длиннокрылые мушки и серые мушки с зачаточными крыльями, которые должны были бы нормально появиться при дигибридном скрещивании;

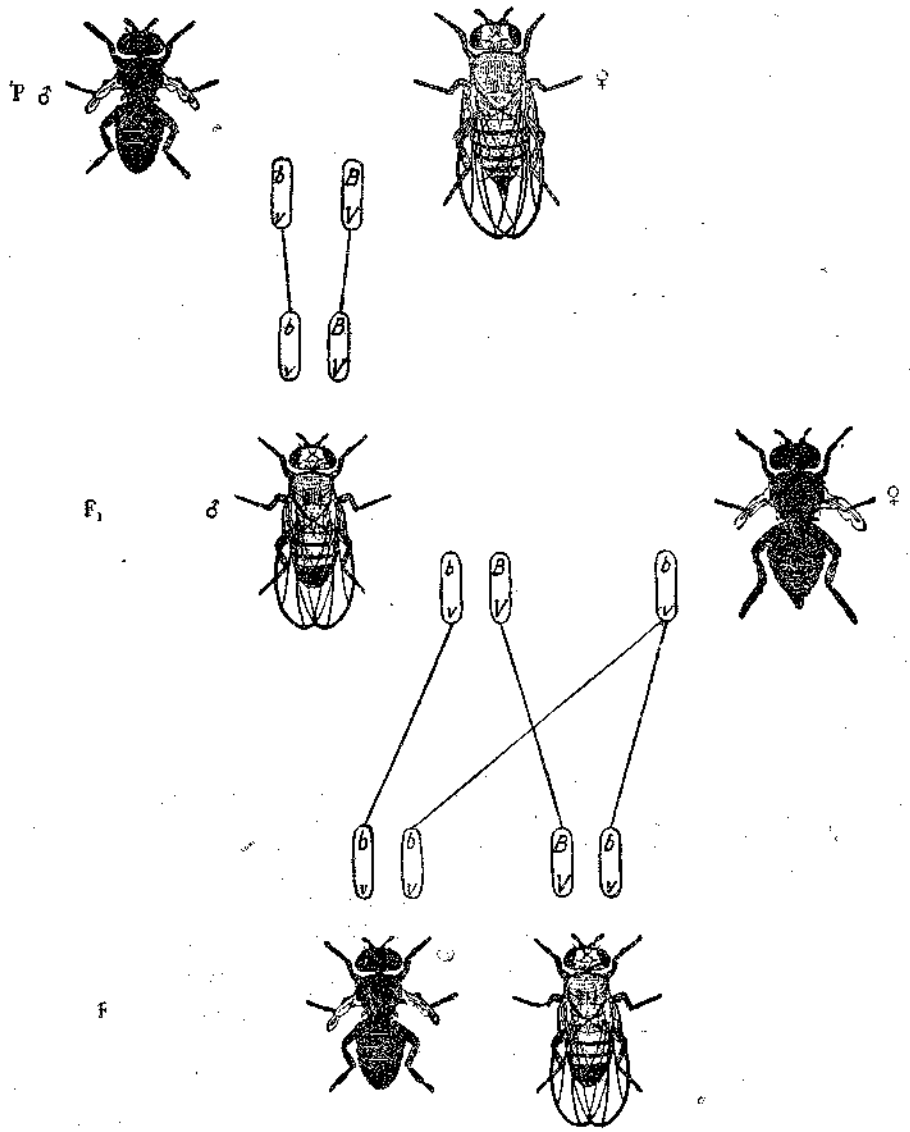


Рис. 517. Возвратное скрещивание F_1-самца (полученного при скрещивании черной короткокрылой расы с диким типом) с черной короткокрылой самкой (по Моргану).

в этом случае следовательно не наблюдается свободного сочетания отдельных генов. На основании хромосомной теории можно заключить, что оба рецессивных гена содержатся в одной и той же хромосоме, равно как и соответствующие нормальные аллеломорфы содержатся в одной и той же гомологичной хромосоме. Такой вывод естественно может быть оправдан только в том случае, если оба признака—черный цвет тела и за-

чаточные крылья—действительно являются разными признаками, а не обусловлены действием одного и того же гена, а это явствует уже из других опытов[1].

Сцепление может наступать не между двумя только, но между многими признаками. Как уже было указано выше, большое число открытых у Drosophila наследственных факторов удается сгруппировать в 4 группы.

β) Обмен факторами (кроссинговер)

Особое значение для хромосомной теории наследственности получило второе предположение Бовери, а именно взаимный обмен участками хромосом. Существование такого обмена было обнаружено школой Моргана у Drosophila, а изучение этого явления совершенно неожиданно привело к установлению некоторых представлений о расположении генов в отдельных хромосомах. Исследование явлений сцепления у Drosophila показало, что сцепления в большинстве случаев не являются абсолютными, но что они наступают в определенном, характерном для разных генов процентном числе случаев. Приведем пример.

Если скрестить черную мушку (b) с зачаточными крыльями (φ) с серой длиннокрылой дикой формой, то F_1-поколение будет состоять из серых длиннокрылых форм. При возвратном скрещивании F_1-самца с черной короткокрылой самкой оба фактора, как мы видели, оказываются абсолютно сцепленными. При возвратном же скрещивании F_1-самки с черным короткокрылым самцом в F_2-поколении наряду с первоначальными комбинациями, черными короткокрылыми и серыми длиннокрылыми мушками, появляется известный процент новых комбинаций, которые обозначаются как обменные формы, или кроссоверы (рис. 518). Этот процент кроссоверов является при сохранении внешних условий постоянным для данных генов; так, в предыдущем случае получаются следующие процентные соотношения:

Никакого обмена	
Серо-длиннокр.	Черно-короткокр.
41,5%	41,5%
83%	

Обмен	
Черно-длиннокр.	Серо-короткокр.
8,5%	8,5%
17%	

Обмен между одними и теми же генами наступает в одном и том же процентном числе случаев и тогда, когда эти гены вводятся в опыт совсем иным путем. Так например в случае черной длиннокрылой и серой короткокрылой мушки Drosophila после возвратного скрещивания полученной серой длиннокрылой самки с черным короткокрылым самцом точно так же снова появляются оба кроссоверных типа наряду с первоначальными комбинациями и в том же процентном соотношении, а именно 8,5% + 8,5% = 17% (рис. 519). Особенно следует отметить, что у Drosophila обмен

[1] Доказательством того, что здесь участвуют разные гены, служит тот факт, что указанные признаки появились в виде самостоятельных мутаций.

генами имеет место только при образовании гамет у с а м о к, тогда как в мужских гаметах гены постоянно сцеплены.

Обмен, подобный описанному выше, можно установить только в случае двух и более факторов. При трех парах признаков возможны разные

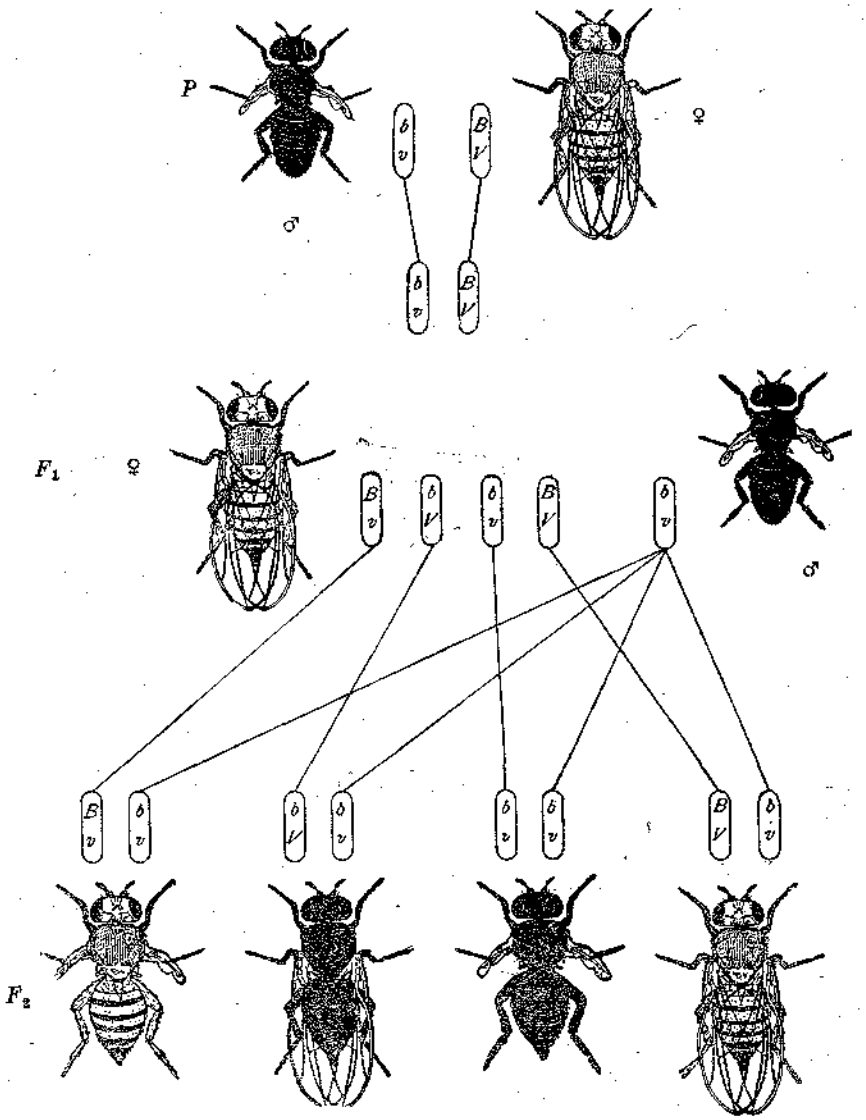


Рис. 518. Возвратное скрещивание F_1-самки (полученной из скрещивания черной короткокрылой расы с диким типом) с черным короткокрылым самцом (по Моргану).

результаты обмена. Так, при скрещивании белоглазой самки с миниатюрными крыльями и вильчатыми щетинками с диким самцом (красные глаза, длинные крылья, простые щетинки) в F_1-поколении появляются особи дикого типа. При возвратном скрещивании F_1-самки с белоглазым

самцом наступает обмен между генами белых глаз и миниатюрных крыльев у 33% гибридов; далее у 20% наступает обмен между генами миниатюр-

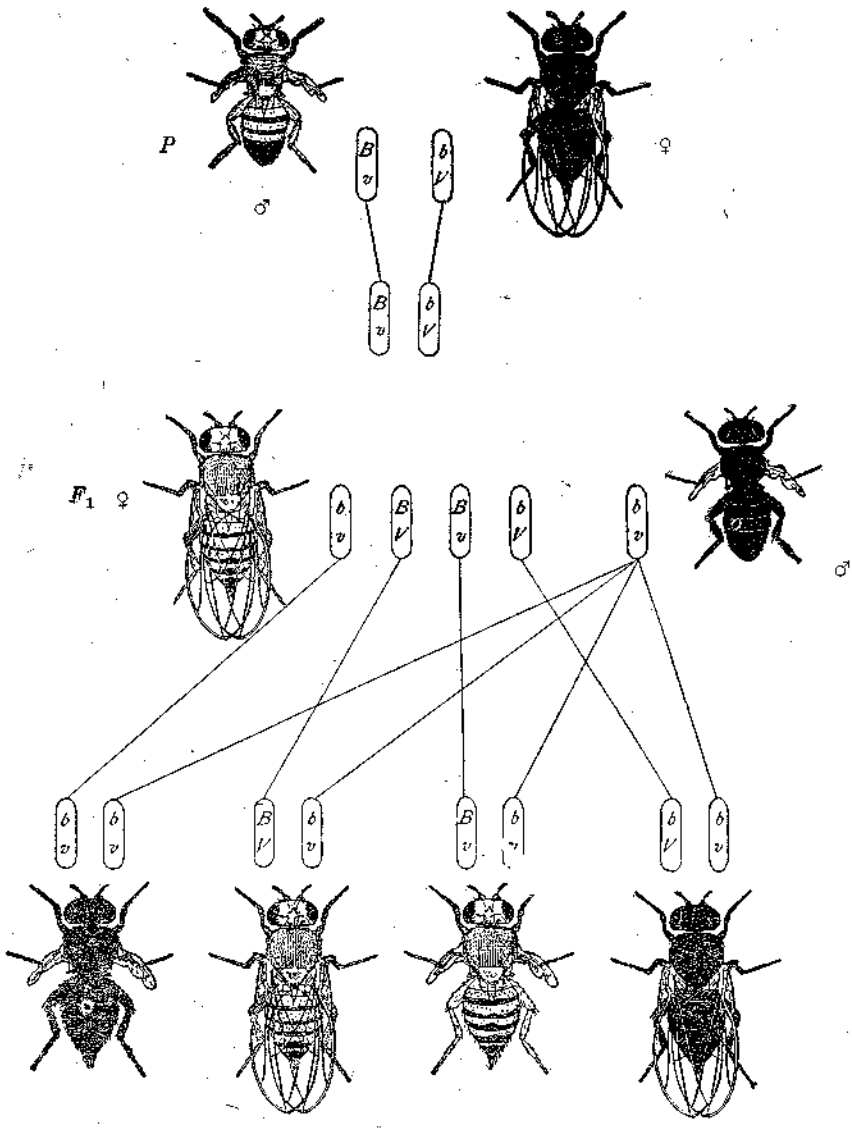


Рис. 519. Возвратное скрещивание F_1-самца (полученного при скрещивании серой короткокрылой мушки с черной с нормальными крыльями) с черным короткокрылым самцом (по Моргану).

ных крыльев и вильчатых щетинок, как показывает следующая таблица, в которой собраны результаты такого обратного скрещивания.

Никакого обмена:

белые глаза—миниатюрные крылья—вильчатые щетинки	23,2%
красные глаза—длинные крылья—простые щетинки	23,2%

Одинарный обмен:

белые глаза—длинные крылья—простые щетинки	13,2%
красные » —миниатюрные крылья—вильчатые щетинки	13,2%
белые » — » » —простые »	6,7%
красные » —длинные » —вильчатые »	6,7%

Двойной обмен:

белые глаза—длинные крылья—вильчатые щетинки	3,3%
красные » —миниатюрные » —простые »	3,3%

Из таблицы видно, что среди гибридов появляются мушки (3,3%) с белыми глазами, длинными крыльями (обмен с миниатюрными крыльями) и вильчатыми щетинками (обмен с простыми щетинками) наряду с мушками (3,3%) с красными глазами, миниатюрными крыльями (обмен с длинными крыльями) и простыми щетинками (обмен с вильчатыми). В этих

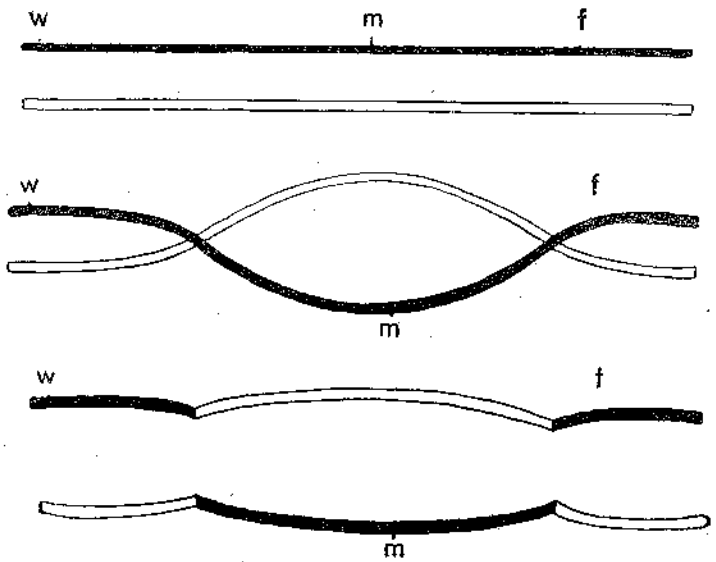


Рис. 520. Схема для объяснения двойного обмена факторами между белым (*w*—белый) и вильчатым (*f*—вильчатый). Посредине между обоими находится ген миниатюрных крыльев (*m*—миниатюрный) (по Моргану).

случаях следовательно имел место кроссинговер одновременно между обеими указанными комбинациями (рис. 520).

Описанные факты и закономерности по Моргану объясняются тем предположением, что гены расположены в хромосомах в линейном порядке и обмен происходит таким образом, что куски хромосом, которые, как известно, во время редукционного деления соединяются попарно, обоюдно обмениваются. Разрыв сцепления между факторами *A* и *B* получается, когда соответствующие факторы лежат в разных местах хромосом и место разрыва обменивающихся кусков находится между этими факторами. Чем дальше расположены факторы в хромосомах друг от друга, тем больше вероятности, что между ними произойдет разрыв (рис. 521, 522). Процент групп кроссинговера (обмена) может поэтому служить мерилом расстояния генов друг от друга. Стертевант развил эту мысль в том направлении, что расстояние генов друг от друга при одном проценте кроссинговера между ними он принимает за единицу расстояния. Таким образом

оказалось возможным построить так называемые карты хромосом, в которых на прямые линии нанесено местоположение генов одной группы сцепления (рис. 523), последовательность и расстояния между которыми выведены из процентов кроссинговера. Исследование большого числа генов, содержащихся в одних и тех же хромосомах и обнаруживающих следовательно сцепление, показало, что обмен всегда происходит между целыми группами генов, и Стертевант установил при этом важную закономерность, что процентные отношения кроссинговера, так называемые величины обмена различных пар генов, находятся в определенных числовых отношениях друг к другу, а именно процент кроссинговера двух генов A и C равен или сумме или разнице процентов обмена между A и третьим геном B и B и C ($AC = AB \pm BC$). Теоретически процент кроссинговера AC должен равняться сумме величин AB и BC, когда B лежит между A и C. Если же B лежит вне участка AC, то процент кроссинговера AC равен разности $AC - BC$ (рис. 524). Эти отношения верны только в том случае, если отношения кроссинговера невелики, т. е. если расстояние между данными генами так незначительно, что двойной кроссинговер невозможен. При больших величинах кроссинговера с двойным обменом положение усложняется, но и тут можно установить стойкие числовые отношения, на чем однако здесь невозможно остановиться подробнее.

Теория «линейного расположения генов» подтверждается тем, что, исходя из нее, можно предсказать величины кроссинговера для других генов данной группы сцепления. Как далеко может быть проведен таким образом анализ локализации генов, показывает приведенная здесь карта хромосом (рис. 523).

Теория линейного расположения генов, первоначально казавшаяся грубо «атомистической», была подтверждена всеми дальнейшими исследованиями. Прежде всего новые доказательства правильности теории были получены при анализе некоторых ненормальных явлений наследственности. Так, иногда при делении ядра выпадают целые участки хромосом или же, наоборот, они соединяются с другими участками. Наследственное поведение таких ненормальных форм показывает, что целые группы генов ведут себя особым образом: это как раз те гены, которые по Моргану расположены

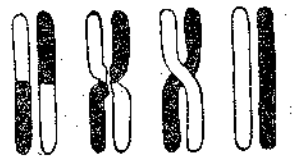


Рис. 521. Схематическое изображение кроссинговера. Две хромосомы, одна—черная, другая—белая, налагаются крестообразно одна на другую и затем расходятся таким образом, что новые хромосомы состоят наполовину из черного, наполовину из белого отрезка (из Бенеке-Иоста).

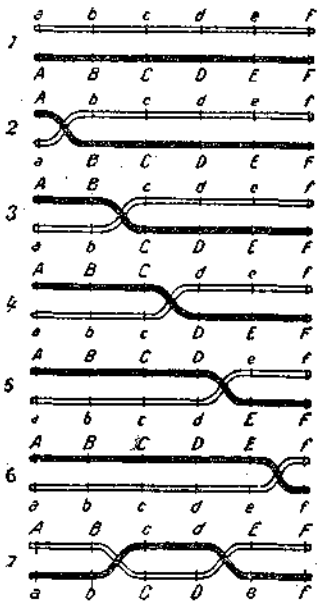


Рис. 522. Схема для объяснения частоты кроссинговера при линейном расположении генов в хромосоме. Две гомологичные хромосомы—одна обозначена одинарным, другая—белым. *1—6*—возможность обмена простым перекрещиванием ряда из шести пар генов. Гены A и F (или a и f) разделяются при всяких перекрестах. Следовательно величина кроссинговера A/F в общем у всех зачатковых клеток гибрида равняется сумме $A/B + B/C + C/D + D/E + E/F$. *7*—Величина кроссинговера $B/E = \%_{BC} + \%_{CD} + \%_{DE}$ и т. д. [из Кюна (Клаус-Гробben, 1932)].

рядом друг с другом в хромосоме. «На основании собранных в настоящее время фактов можно считать вполне справедливым допущение, что гены занимают в хромосоме определенное положение и что в этом смысле они находятся друг от друга на известном расстоянии» (Морган).

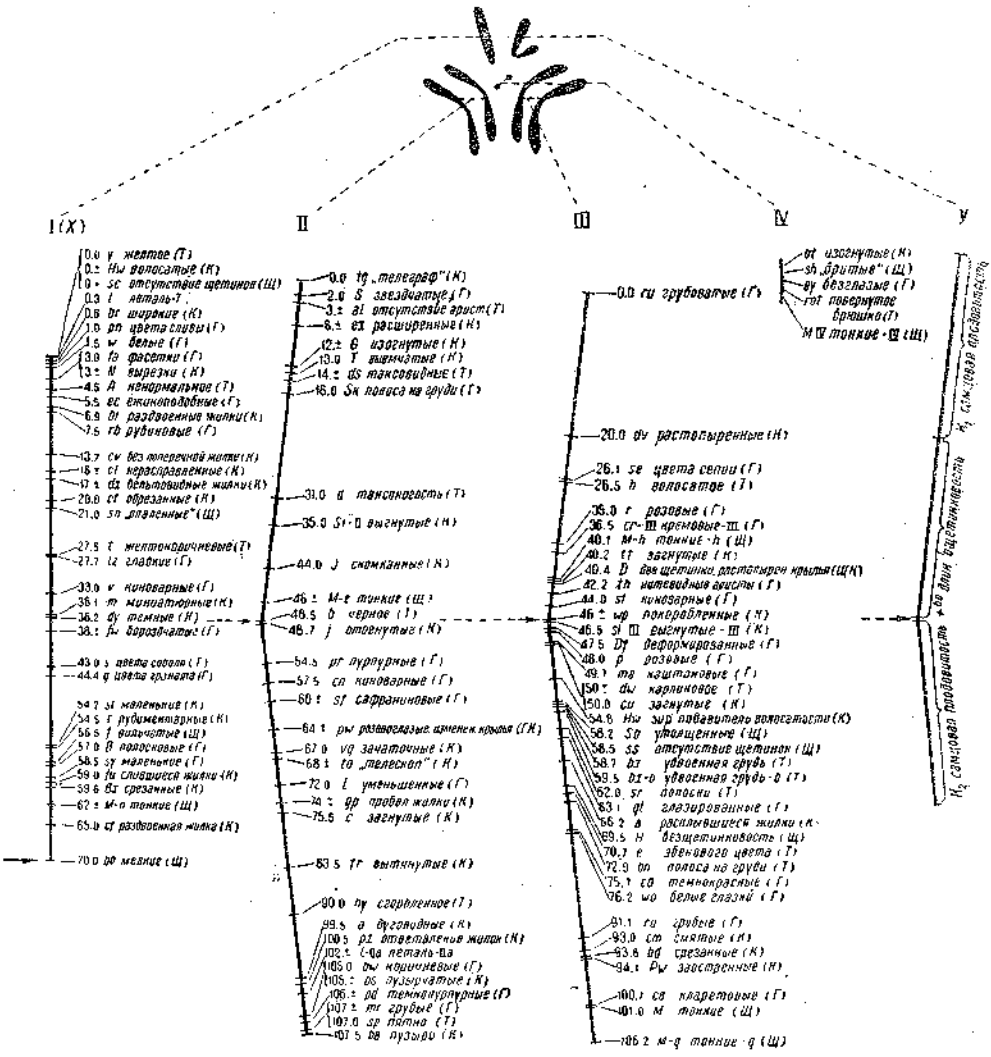


Рис. 523. Карта хромосом Drosophila melanogaster. *I*—группа важнейших наследственных факторов *X*-хромосомы; *II—IV*—то же аутосом. Y—Y-хромосомы. Расстояние факторов друг от друга показано в числах рядом с символами. Буквы, стоящие в скобках сзади обозначения факторов, означают ту часть тела мушки, на которой фактор отражается. *Г*—глаза; *Щ*—щетинки; *К*—крылья; *Т*—тело. Стрелки указывают генетически установленные места, в которых нити веретена прикрепляются к хромосомам (из Штерна, 1929).

Линейное расположение генов, впервые косвенно установленное Морганом и Стертевантом, позднее было подтверждено Штерном прямым путем посредством разрывов и перемещения отдельных кусков Y-хромосомы, а в настоящее время экспериментально полученные Меллером

другими транслокации дали еще большее количество прямых доказательств (см. ниже стр. 569).

Что разрыв сцепления действительно происходит посредством обмена участков хромосом, доказали планомерные опыты Штерна. Предпосылкой для этих опытов послужило получение животных, у которых естественным или искусственным путем обе гомологичные хромосомы одной пары морфологически отличались от нормальной пары хромосом. Искусственно такие хромосомы были получены посредством комбинации двух X-хромосом, из которых одну X-хромосому можно было узнать, потому что к ней прикреплялся длинный кусок Y-хромосомы (Штерн), а вторая X-хромосома была разорвана на два куска действием радия (Меллер), причем место разрыва приходилось вплотную с фактором «Bar» (рис. 525). Обе линии были затем скомбинированы, причем в разорванной X-хромосоме были ликвидированы факторы (B) и (Cr), а в гомологичной X-хромосоме с куском Y соответствующие аллеломорфы. Полученная таким образом P-самка была скрещена с нормальным самцом, который в своей единственной X-хромосоме обладал генами (Cr) и (B) (рис. 526). Генетически следовало здесь ожидать в поколении F_1 животных без кроссинговера и с кроссинговером, и если теория верна, следовало ожидать далее, что у животных с кроссинговером и без него в наборе хромосом микроскопически возможно будет установить соответствующее морфологическое различие. Схема на рис. 526 показывает, что это именно так и есть. Оба левых насекомых—животные без кроссинговера с соответствующими хромосомами, а правые представляют животных с кроссинговером. Цитологически особенно показательна правая группа с кроссинговером, в которой только на одной фрагментированной X-хромосоме обнаруживается кусок Y. Тем самым доказано, что «обмен факторами основан на обмене участков хромосом».

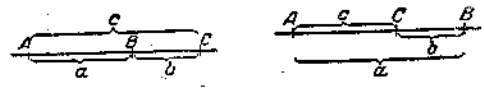


Рис. 524. Графическое изображение теоремы сложения процентов кроссинговера. Слева: B лежит между A и C; справа B лежит вне A и C. Для участков a, b и c ясно, что $a+b=c$ (налево) или $a-b=c$ (направо). Если в основе процентов кроссинговера лежат действительные расстояния, то должно быть также $AC\%=AB\%\pm BC\%$ (из Штерна, 1928).

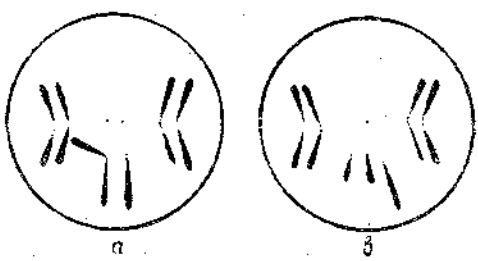


Рис. 525. Схема наборов хромосом обеих основных линий. a—женский набор с нормальной X- и одной XY^1-хромосомами; b—женский набор с одной нормальной X- и одной фрагментированной X-хромосомами (по Штерну, 1931).

Однако механизм и причины обмена генами в настоящее время совсем не выяснены. Единственно достоверным и экспериментально обоснованным является положение, что кроссинговер имеет место во время редукционного деления или во время стадии синапсиса. Известно также, что значение обмена зависит от внешних условий, больше всего от температуры. Плау показал многочисленными опытами, что температурные влияния могут вызвать изменения только у тех яиц, которые достигли стадии конъюгации хромосом.

До сих пор не выяснено однако, какие цитологические явления лежат в основе кроссинговера. Сам Морган пытается пока привлечь для объясне-

ния кроссинговера так называемую гипотезу хиазматипии Янссенса. Мы знаем, что в процессе параллельной конъюгации в разных пунктах имеется перекрещивание гомологических хромосом. Янссенс допускает, что в местах перекреста хромосомы склеиваются, в связи с чем и происходит обмен отдельными участками хромосом. Такое допу-

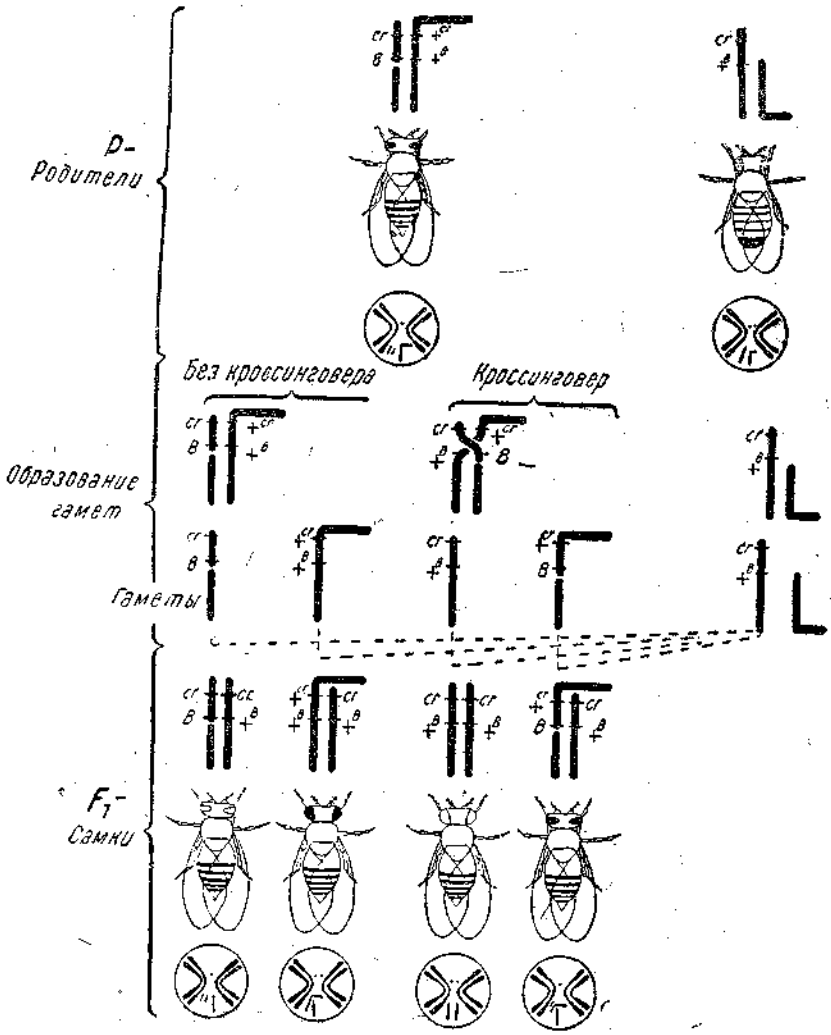


Рис. 526. Схема второго основного опыта: методика и результаты. *cr*—гвоздичнокрасная; +*cr*—негвоздичнокрасная; *B*—полоскоглазая; $+^{B}$—неполоскоглазая (из Штерна, 1931).

щение могло бы объяснить явления обмена, но оно является чисто гипотетическим, и микроскопические картины, представленные Янссенсом, Дарлингтоном и Беллингом для доказательства этой гипотезы, нельзя еще считать достаточно убедительными. Другая трудность заключается в том, что у Drosophila (и повидимому у других насекомых также) обмен факторами наступает только у самок, тогда как данные Янссенса отно-

сятся только к явлениям созревания мужских гамет насекомых, главным образом саранчевых. Для этих групп животных доказано однако, что здесь при образовании мужских гамет не наступает обмена факторами. С другой стороны, и для Drosophila не доказано наличия хиазматипии при созревании яйца, хотя Навилль недавно установил ее для других двукрылых. Собранный до сих пор материал не позволяет еще выяснить механизм обмена факторами. Приходится пожелать, чтобы параллельные цитологические и генетические исследования объекта, представляющего столько преимуществ для обоего ряда исследований, привели к разрешению и этого вопроса.

4) Множественный аллеломорфизм

В связи с обменом факторов и линейным расположением генов следует отметить еще одно явление, имеющее значение не только для нашего понимания локализации и природы генов, но и для понимания эволюции, именно множественный аллеломорфизм. При всех рас-

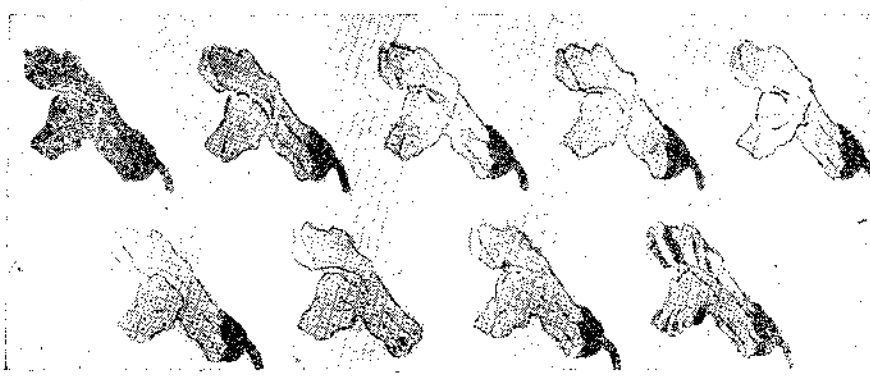


Рис. 527. Antirrhinum majus. Типы окраски, образующие серию множественных аллеломорфов. *1*—красная (Pal.); *2*—бледнокрасная ($pal_{rub.}$); *3*—мясокрасная, carneg (palcar); *4*—бледномясокрасная, rhodis (pal_{rod}); *5*—malacea (слабокрасная окраска губ) (palmal); *6*—пятнистая, maculosa (palmac); *7*—красные пятна на трубке, tubocolorata (paltub); *8*—общий бледный тон (paltin) (из Баура, 1930).

смотренных до сих пор монофакториальных менделирующих генах дело шло всегда только о двух менделирующих между собой свойствах. Их называют аллеломорфами и говорят, что два просто менделирующих фактора аллеломорфны друг к другу (красный, некрасный). Но за последние годы все больше выяснялось, что в очень многих (может быть всех?) случаях имеется несколько аллеломорфов на один ген, причем каждый аллеломорф менделирует с другим всегда монофакториально. На основании теории хромосом и их линейного расположения это объясняется следующим образом: осуществляется не только одно определенное изменение гена, локализованного в определенном месте, а ряд различных изменений одной и той же точки гомологичных хромосом. Эти унилокулярные (свойственные одному месту) гены можно по их действию расположить в количественный или качественный ряд, в котором каждый член по отношению к предыдущему обычно рецессивен. С серией таких множественных аллеломорфов для факторов пола (реализаторов) с различной валентностью мы уже познакомились (см. стр. 506 и сл.) На рис. 527 показаны восемь типов Pal-аллелей Antirrhinum, ко-

торые ясно показывают различное действие отдельных аллеломорфов этой множественной группы. Фенотип гомозиготной формы дает следующий ряд окраски цветков: 1—красную, 2—бледнокрасную, 3—мясокрасную, 4—бледномясокрасную, 5—слегка красную окраску губ, 6—цвет слоновой кости с пятнами, 7—красную у основания трубки, остальную—бледномясокрасного цвета, 8—общий бледный тон слоновой кости. И у дрозофилы и других объектов множественные аллеломорфы доказаны для многих генов. При рассмотрении мутаций мы еще вернемся к этому.

3. Мутации

До сих пор мы познакомились с тремя видами изменчивости потомков и родителей: 1) модификациями, которые не вызывают никаких наследственных изменений в строении организма, 2) длительными модификациями, основанными на наследственных изменениях плазмы, которые рано или поздно затухают, и 3) новыми комбинациями, появляющимися при гибридизации, причем наступающие изменения наследственны. По внешнему виду, как это мы узнали выше, все три указанных вида изменчивости не отличимы друг от друга. Только генетический эксперимент может решить, наследственно ли данное изменение или нет,—тогда как модификации, поскольку мы знаем, не играют никакой роли при образовании новых рас и видов, а о значении длительных модификаций еще нельзя верно судить,—путем гибридизации могут быть получены многочисленные новые расы, которые удается выделить в чистом виде. Но действительно нового однако и здесь не создается. Это ясно из того простого факта, что при гибридизации имеется только комбинирование, перераспределение заранее существовавших задатков, но новые задатки не появляются. Если бы при этом создавалось что-нибудь новое, то должны были бы измениться свойства самих генов.

Однако и наследственные изменения, так называемые мутации, как их теперь принято называть согласно де Фризу, по виду нельзя отличить от модификаций и вариаций, образующихся при новых комбинациях генов. Раньше мутациями называли, правда, такие изменения, которые обнаруживали относительно значительные отличия от исходной расы. Новые исследования показали однако, что размеры наступающих при мутации изменений не имеют никакого значения. Большинство вновь образующихся мутантов отличается от исходных форм не в большей мере, чем простые модификации. Правда, известны и резкие скачкообразные мутации («скачки»—«sports» Дарвина), однако они довольно редки. Основное отличие мутаций может быть установлено только при помощи опытов, которые показывают, наследственны ли данные изменения или нет.

Есть несколько видов мутаций, но мы рассмотрим здесь подробно только два из них: 1) наследственные изменения, вызванные какими-то изменениями в строении гена, фактора, благодаря которым у данного индивида появляется новый менделирующий признак: это—так называемые геномутации, мутации генов; 2) изменения, связанные с изменением числа хромосом, большей частью с умножением последнего: это хромосомные мутации или изменения генома.

а) Геномутации

Многие расы, служившие для опытов гибридизации, большей частью произошли в результате геномутаций. Так, Баур в своих опытах с Antirrhinum нашел до сих пор около 100 геномутаций, а Морган и его сотруд-

ники—еще больше (около 500) мутантов Drosophila, появившихся в разводимых ими культурах. Происхождение этих геномутаций основано на изменениях, наступающих в каком-нибудь гене, т. е. в определенном участке хромосомы; этим однако еще не сказано, что ген идентичен с определенным участком хромосомы. Сущность этих изменений однако до сих пор ускользает от нашего анализа. Некоторые допускают, что у рецессивных мутантов просто-напросто выпадает какой-нибудь ген. Такое явление действительно имеет место если не для отдельных генов, то для групп генов, как показали некоторые наблюдения над Drosophila (Бриджес, Мор). Но как раз эти же наблюдения показывают, что здесь дело идет о существенно ином явлении, чем геномутации, в том смысле, в каком мы их определяли выше. Следует полагать, что мутирующий ген, или задаток, присутствует и в рецессивном состоянии, претерпев однако какие-то изменения, характер которых остается для нас неизвестным.

Геномутации могут наступать как вегетативно в соматических клетках, так и в зачатковых. Как правило у диплоидных организмов геномутация имеется только в одном наборе хромосом. Если затронут рецессивный фактор, то мутация может сначала оставаться не обнаруженной, и только если новый признак является доминирующим или если случайно мутация имеет место в особи, которая в отношении того же самого наследственного фактора является уже заранее гетерозиготной, то такая мутация может быть непосредственно открыта. В противном случае рецессивная мутация может быть найдена только при анализе F_1-поколения. Так, Бэтсон нашел одну форму с красными цветами строения *bb* у одного вида Lathyrus, который давал фиолетовые цветы, но был гетерозиготен в отношении фактора *B*, превращавшего красный цвет в фиолетовый (*Bb*). Такого рода «вегетативные» мутации весьма часты у растений. Напротив, гомозиготные мутанты встречаются гораздо реже. По Бауру из 1 000 семян Antirrhinum гетерозиготно мутирует не меньше 2, а гомозиготно—только 0,05. Факт, что при появлении мутации в диплоидной клетке, вообще, мутирует только один из гомологических партнеров, показывает, что оба аллеломорфа в этом отношении в значительной мере независимы друг от друга.

Долгое время думали, что посредством мутации возникают только рецессивные признаки (отсюда и теория мутаций, сопровождающихся утратой гена). Однако это неверно: в настоящее время как среди Antirrhinum, так и Drosophila известно очень много доминантных мутаций.

Довольно часто распространено мнение, особенно между негенетиками, что мутации представляют собой патологически измененные существа и потому мутации не играют никакой роли в видообразовании. Безусловно среди мутаций встречается много уродств, и это понятно, потому что каждое слишком сильное или одностороннее изменение гена легко может нарушить гармоническое взаимодействие генов при развитии. Поэтому возможно (и за это говорят генетические опыты Кюна), что одновременное изменение нескольких генов при известных обстоятельствах может оказать более благоприятное действие, чем мутация одного единственного гена. В последнее время наблюдалось однако очень много мутантов без всякого вредного действия, приведенное выше мнение не имеет общего значения. К значению мелких мутаций для изменения вида мы еще вернемся.

Теоретически интересно еще то обстоятельство, что как у растений, так и у животных наблюдается появление так называемых гомологических рядов мутаций. Одни и те же виды мутаций, которые возникают например у одного вида грызуна, наблюдаются по-

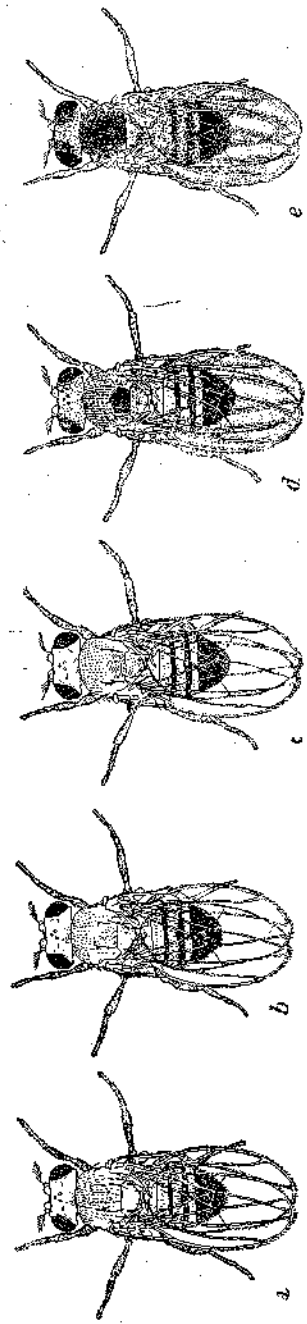


Рис. 528. Drosophila melanogaster. «Направленные мутации» (ряд sooty-ebony). *a*—исходная форма (дикая линия из Флориды); *b*—«sooty 1»; *c*—«sooty 2»; *d*—«sooty 3»; *e*—«ebony» (по Иоллосу, 1931).

чти у всех других родственных грызунов. Это справедливо для самых разнообразных признаков, как например цвета шерсти, различия в величине отдельных органов (ушей и т. д.), различных форм роста лиственных деревьев (пирамидальная форма, плакучая и др.), формы листьев, альбинизма и меланизма и многих других. Скрещиванием различных видов удалось доказать аллеломорфный характер многих гомологических мутантов и следовательно подлинную их гомологичность. Хотя мы и не знаем причины этого замечательного гомологического мутирования, но самый факт такой мутации в значительной мере говорит за то, что строение соответствующих генов более или менее обширной группы растений и животных допускает только определенно «направленные», смотря по обстоятельствам, мутации.

Еще несколько лет назад о причинах возникновения геномутаций ничего не было известно. Полагали, что они возникают по внутренним причинам. Меллер первый доказал, что внешними факторами, именно рентгеновскими лучами и лучами радия, можно вызвать экспериментальным путем мутации у Drosophila. Он установил, что таким образом можно повысить способность к мутациям в 150 раз. Приблизительно три четверти половых клеток насекомых, подвергнутых такому воздействию, могут мутировать в том или другом направлении. Полученные мутации по большей части такие же, которые появлялись у рас, разводимых Морганом и другими, но кроме того получился еще целый ряд неизвестных до сих пор мутантов. Применявшиеся лучи радия и рентгеновские являются средством, которое в естественных условиях не встречается в такой интенсивной форме. Гольдшмидт получал подобные мутации посредством высокой температуры (37°), которая однако может естественно встречаться и в природе. Иоллос продолжил эти опыты, подвергая мутантов, полученных при повышенной температуре, действию такой же крайне высокой температуры. Интересно при этом, что во многих случаях снова получились мутанты, пошедшие дальше в том же направлении. Благодаря этому можно было повторением воздействия получить целый ряд множественных аллеломорфов. Покажем это подробнее на одном примере. Действием высокой температуры на нормальную дикую форму были получены мутанты с совер-

шенно слабой пигментацией scutum и scutellum (рис. 528, *b*). При дальнейшей обработке таких слабых sooty-рас между потомками появлялись насекомые с более выраженными признаками sooty (sooty 2) и в разных генерациях также sooty 3 и наконец крайняя ступень серии аллеломорфов, обозначаемая ebony (рис. 528, *e*). Таким образом доказано, что глубоко действующие изменения окружающей среды могут вызвать определенную настоящую мутацию гена. При дальнейшем воздействии на первично измененные формы или их потомство это может вызвать постепенно усиление направленного дальнейшего мутирования. Доказательство такого направляющего влияния окружающей среды на генотипические изменения безусловно имеет огромное значение для понимания эволюционного процесса, к чему мы в дальнейшем вернемся в связи с другим вопросом [1].

б) Хромосомные мутации

Гораздо меньшее распространение (по крайней мере среди животных форм) и естественно меньшее значение имеют хромосомные мутации. Они

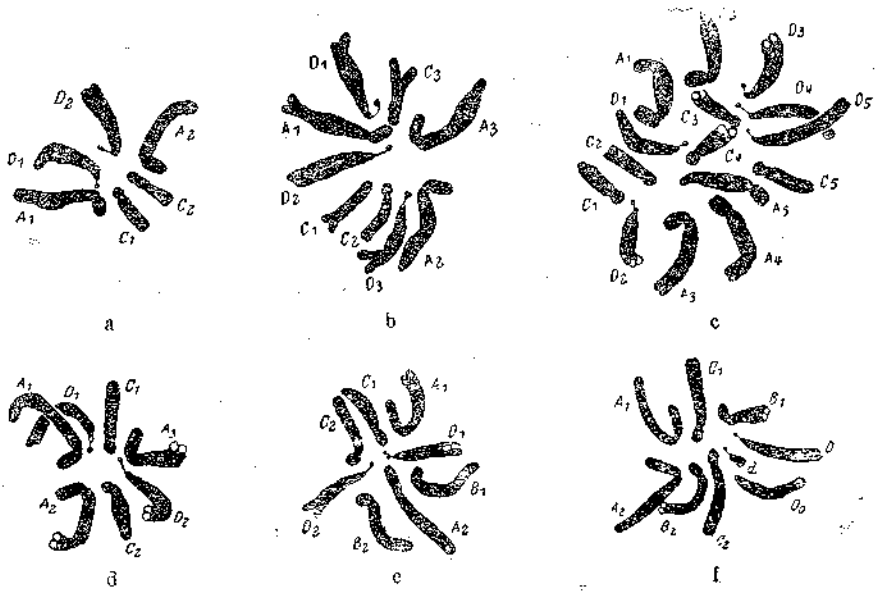


Рис. 529. *a*—*d*—Crepis capillaris (сложноцветное). Примеры частичной и полной полиплоидии. Все фигуры представляют экваториальные пластинки из клеток корневой меристемы. *a*—диплоидный, *b*—триплоидный, *c*—пентаплоидный, *d*—простой трисомический (лишняя *A*-хромосома) наборы хромосом. Гомологичные хромосомы всюду обозначены той же самой большой буквой. Концы хромосом, обращенные к зрителю, представлены белыми кружками. *e*—*f*—Crepis tectorum. Фрагментация хромосом; *e*—нормальная диплоидная экваториальная пластинка; *f*—экваториальная пластинка из корневой меристемы того же растения. Одна из *D*-хромосом распалась на куски (D_0 и *d*) (увел. около 2 500, по М. Навашину, 1926, из Белара).

заключаются в том, что возникают особи, у которых число хромосом иное, чем у исходных форм. В то время как при геномутации наступают изменения отдельных генов, здесь гены остаются неизменными, изменяется

[1] Результаты работ Иоллоса подвергаются сомнению многими генетиками. Ред.

же только состав хромосомного набора, или генома. Исходный диплоидный набор становится полиплоидным или гаплоидным; иногда к нему прибавляется или же, наоборот, от него отнимается одна или несколько хромосом или часть хромосомы; возможно и сочетание этих явлений. Подобные изменения хромосомного состава могут иметь следующее происхождение: 1) увеличение числа хромосом при их расщеплении, за которым не следует распределения между дочерними клетками, или слияние дочерних ядер (полиплоидность); 2) нерасхождение (non-disjunction) двух гомологичных хромосом при делении созревания (стр. 549); 3) элиминирование отдельных хромосом или их частей при делении ядра и переход их в цитоплазму и 4) неправильное редукционное деление после гибридизации (полное или частичное отсутствие конъюгации гомологичных хромосом).

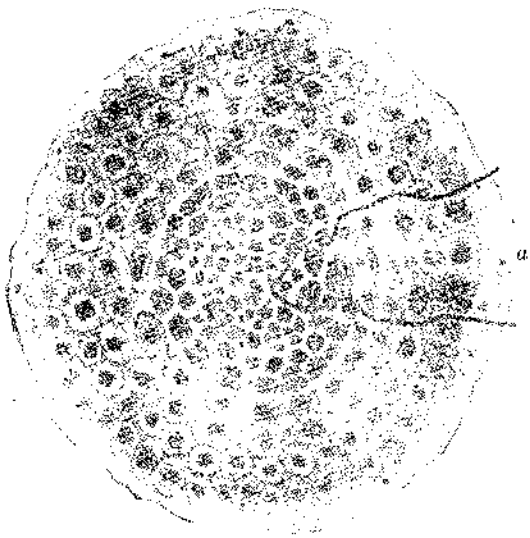


Рис. 530. Crepis dioscoridis. Поперечный разрез через корень с тетраплоидным сектором (*a*) (по Навашину, 1926, из Баура).

Раньше других стали известны гигантские формы Oenothera lamarckiana, отличающиеся от основной формы бо́льшим числом хромосом; так, Oe. gigas является тетраплоидной (гаплоидное число—14 хромосом против 7 у Oe. lamarckiana) и Oe. semigigas—триплоидной (диплоидная—21 хромосома).

Тот факт, что умножение набора хромосом действительно вызывает гигантский рост, подтверждают ранее упомянутые опыты Е. М. и Е. Л. Маршаля и Ф. Веттштейна, которые вызывали экспериментальным путем появление полиплоидных форм лиственных мхов (см. стр. 344). Опыты Веттштейна показали также, что полиплоидные формы *не всегда* являются гигантскими: триплоидные и тетраплоидные мхи обнаруживают гигантский рост, а октоплоидные — нормальны.

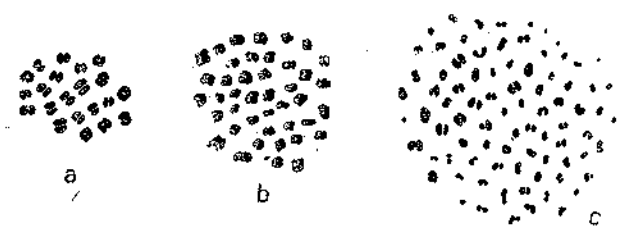


Рис. 531. Artemia salina. Партеногенетические расы. Метафаза I. Вид с полюса диплоидной (*a*), тетраплоидной (*b*) и октоплоидной (*c*) форм (увел. 1 800 : 1 по Гроссу, 1932).

В опытах Винклера точно так же появлялись тетраплоидные формы паслена (Solanum nigrum) и томата (Solanum persicum), которые вырастали из каллюса на месте прививки; эти формы обнаруживали гигантский рост наряду с целым рядом более мелких изменений формы. Скрещивая тетраплоидную форму Solanum nigrum с нормальной диплоидной, Винклер получил также триплоидную расу. Выращенные при

помощи полового размножения потомки этого гигантского паслена обнаруживали тенденцию все больше и больше приблизиться к исходной диплоидной форме путем утраты отдельных хромосом (механизм этого явления неизвестен). Эти особи с измененным составом хромосом, который колебался между диплоидным и тетраплоидным числом, обнаруживали чрезвычайное разнообразие формы, величины и т. д., что обусловлено повидимому только отсутствием отдельных хромосом. Это ясно показывает, что для образования признаков организма решающее значение могут

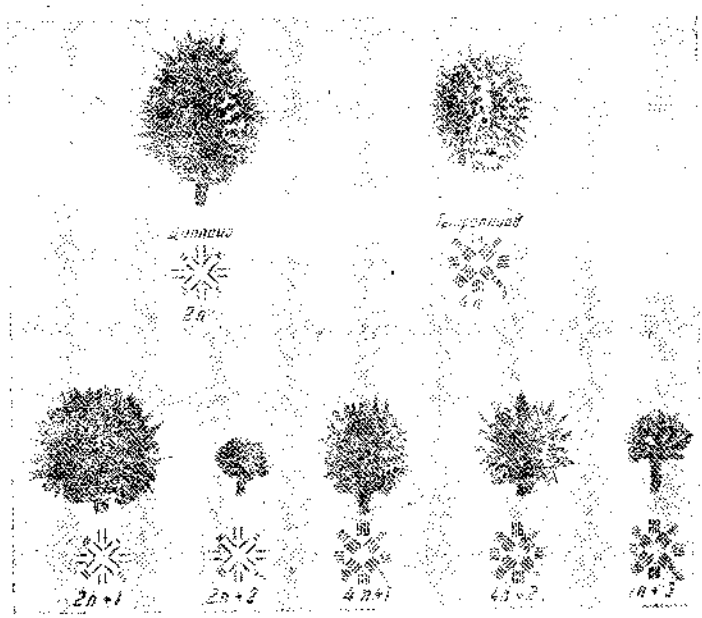


Рис. 532. Datura stramonium. Семенные коробочки $2n$- и $4n$- расы (верхний ряд) и $2n+1$, $2n+2$, $4n+1$, $4n+2$, $4n+3$—расы (нижний ряд) (по Блэкели, из Ф. Веттштейна).

иметь и количественные различия отдельных групп генов (одно- или многократное содержание отдельных хромосом).

У видов Crepis, хромосомы которых, как мы уже видели, ясно различаются между собой (рис. 258), полиплоидность и гетероплоидность, часто встречающиеся в природе, могут быть ясно показаны цитологически (рис. 529). На этом объекте видно, что полиплоидное состояние может быть вызвано изменением набора хромосом соматических (меристемных) клеток (вероятно вследствие подавления ядерного и клеточного деления после деления хромосом), так как например разрез на рис. 530 показывает тетраплоидные клетки только в одном секторе.

Полиплоидность, как уже показали приведенные выше примеры, может вызываться у растений экспериментально самыми разнообразными способами. Так, воздействием очень высокой или очень низкой температуры вызываются нарушения редукционного деления, ведущие к образованию полиплоидных клеток (Datura, тюльпаны, гиацинты). Единственный известный пример экспериментально полученной полиплоидности у животных дал Гросс (рис. 531), получивший ее у партеногенетических рас Artemia salina, подвергая влиянию холодной температуры яйца их, находившиеся в метафазе первого деления созревания. Полиплоидность

этих животных в природе, впервые установленная Артомом, возникает повидимому таким же образом. Отшнурования первого направляющего тельца не происходит, и ядро первого направляющего тельца сливается с ядром яйца. И у Artemia полиплоидные расы отличаются большим ростом (Артом и Гросс) и кроме этого различной изменчивостью (рис. 496 стр.).

Особенно интересны случаи поли- и гетероплоидности, полученные Блэкели и Беллингом на расах Datura. У этого растения геномутации чрезвычайно редки, однако Блэкели и Беллинг нашли среди них много мутантов, появление которых вызвано либо умножением числа хромосомных наборов (три- и тетраплоидные формы), либо умножением одной из 12 хромосом гаплоидного набора (трисомные расы). Такого рода прибавление одной хромосомы известно как у диплоидной, так и у три- и тетраплоидной рас. У первых (24 + 1 хромосома) по Блэкели встречаются все 12 возможных мутационных типов (рис. 532 и 533).

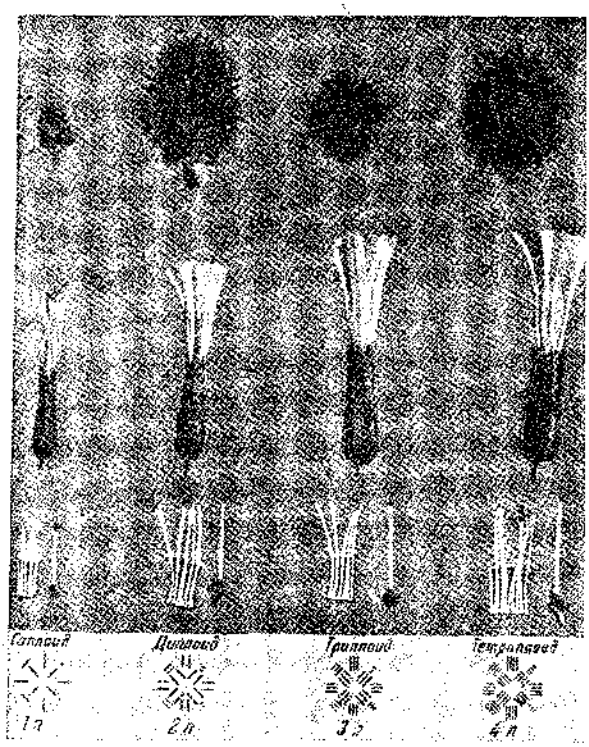


Рис. 533. Datura stramonium. Полиплоидные расы (n, $2n$, $3n$, $4n$); наверху—коробочки, в середине—цветы, внизу—пыльники и плодовые завязи (по Блэкели, из Ф. Веттштейна).

Дальнейшее изучение этих отчасти природных (Crepis, Datura), отчасти искусственно полученных (мхи, паслен) мутантов обещает привести к интересным данным относительно действия разных количеств отдельных генов и их отношения друг к другу. Практически полиплоидные мутанты растений имеют большое значение: крупноцветные варьететы многих садовых растений (гиацинтов, роз, тюльпанов, нарциссов), а также многие сорта овощей полиплоидны (Кобель, Небель). У других культурных растений, различных видов злаков и капусты, поли- и гетероплоидность очень распространены и вероятно играют большую роль при получении культурных сортов. Разумеется, здесь обычно происходит не просто мутационное появление полиплоидных рас, но самая полиплоидность вероятно появляется вследствие неправильности редукционных делений при скрещивании видов.

Меллер при своих вышеупомянутых опытах с облучением дрозофилы получил не только мутации факторов, но и мутации генома. При этом получается не столько полиплоидность, сколько отделение отдельных кусков от первоначальной хромосомы и их перемещение в другие хромосомы

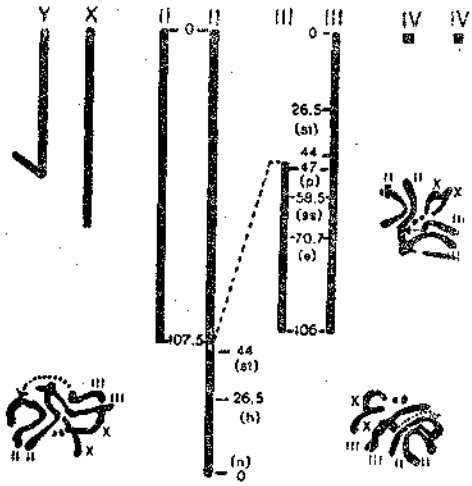


Рис. 534. Drosophila melanogaster. Транслокация, вызванная рентгенизацией. Генетическое исследование показало, что недоставало большого куска одной из хромосом III. Разрыв произошел между scarlet (*st*) и pink (*p*) и отделившийся кусок хромосомы прикрепился к правому нижнему концу одной из хромосом II и таким образом образовал новую группу сцепления. Цитологическое исследование подтвердило это. Недоставало почти целого колена одной из хромосом III, а одна из хромосом II была гораздо длиннее нормального (по Пайнтеру и Мёллеру, 1929, из Херста).

(рис. 534). Подобные мутации генома называются транслокациями. Такие случаи встречались уже и раньше при разведении дрозофилы и сыграли большую роль в хромосомной теории (Бриджес, Штерн). Они часто наблюдались и на других объектах, например на Crepis (рис. 529, *f*).

В мире животных подобные изменения числа хромосом (особенно полиплоидность) весьма редки; лишь в немногих случаях удается доказать или сделать вероятным, что таким путем возникают новые расы. Укажем однако на внешне неотличимые тетраплоидные, облигаторно партеногенетические расы некоторых беспозвоночных (психиды, Artemia salina), а также на упомянутые выше формы Drosophila с измененным числом хромосом, как например самки *XXY* (стр. 549), гапло- и триплоIV-формы (стр. 551) и другие триплоидные формы (рис. 536). Гапло-IV и нормальные триплоидные мушки обнаруживают также и фенотипические различия. Нормальные триплоидные формы представляют собой нормаль-

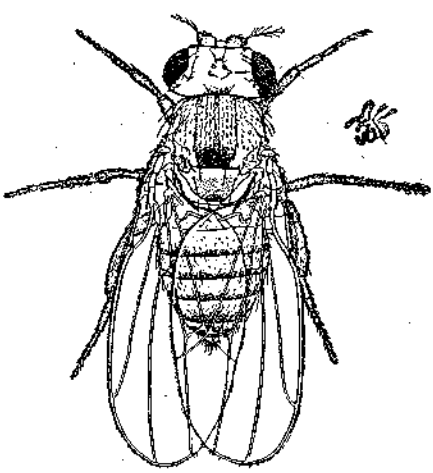


Рис. 535. Гапло-IV самка Drosophila. Наверху справа—ее хромосомы (по Бриджесу, из Баура).

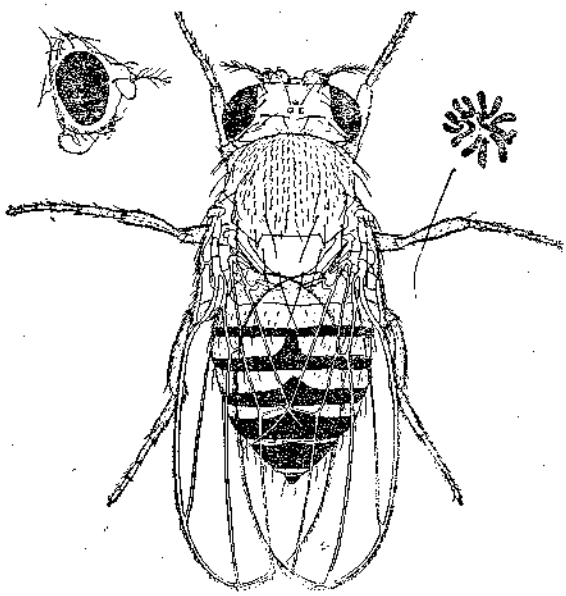


Рис. 536. Триплоидная форма Drosophila с 3 *X*-хромосомами. Наверху справа—ее хромосомы (по Бриджесу, из Баура).

ных, только несколько увеличенных самок с относительно увеличенными глазами и фасетками (рис. 536).

Гапло-IV-формы отличаются от нормальных несколько меньшей величиной, менее яркой окраской, более четким рисунком на груди и меньшими щетинками (рис. 535). При скрещивании с нормальной расой наступает расщепление на нормальные и гапло-IV-формы в отношении 1:1.

4. Неменделевская наследственность

В предыдущем изложении мы видели, что менделизм и поведение хромосом при редукции и оплодотворении определяют почти все явления наследственности. Даже в тех случаях, когда скрещивание далеких форм дает результаты, совсем не соответствующие менделевской схеме, в свете хромосомной теории последние получают полное объяснение. Здесь различия в свойствах и числе хромосом настолько велики, что механизм редукционного деления либо совсем не функционирует, либо претерпевает бо́льшие или меньшие нарушения. Так, при возвратном скрещивании видовых гибридов с одним из родителей у многих бабочек появляются триплоидные формы вследствие выпадения редукционного деления и конъюгации хромосом при образовании F_1-гамет. Потомки этих форм размножаются дальше, причем один набор хромосом остается постоянно непарным. Таким образом и здесь хромосомная теория наследственности вполне приложима. Мы не задержимся однако на таких примерах; напротив, мы займемся вопросом о том, нет ли таких расовых гибридов, свойства которых не обусловлены заложенными в хромосомах генами.

Для животных такие случаи до сих пор не установлены с достаточной достоверностью. Некоторые случаи, приводимые как доказательство плазматической материнской наследственности, еще недостаточно исследованы и допускают другое толкование (см. стр. 573-574). Напротив, у растений подробно изучены различные признаки, которые передаются по наследству плазмой и в значительной мере принадлежат одному только материнскому организму. Дело идет главным образом о наследовании у растений с пестрыми листьями. Так, у Mirabilis jalapa известна раса albomaculata, которая вместо зеленых листьев несет желтовато-белые и пестро-зеленые листья (рис. 537). Распределение этих белых пятен чрезвычайно разнообразно, и наблюдается появление чисто зеленых, равно как и чисто желтовато-белых листьев. Зеленые формы, размножающиеся вегетативным путем, сохраняют свою зеленую окраску, так же как и желтовато-белые; такое же поведение обнаруживают и потомки зеленых и белых в отношении своих наследственных свойств. Зеленые потомки остаются зелеными, пестрые как правило—пестрыми, а белые—белыми (ростки последних скоро однако погибают, будучи лишены хлорофилла). Таким образом здесь в значительной мере имеет место вегетативное расщепление.

Корренс, тщательно изучивший это явление, показал при помощи опытов гибридизации, что наследственность носит здесь чисто материнский характер. При опылении цветка белой ветки или в белом участке пестрой ветки пыльцой нормального зеленого растения получаются исключительно белые, скоро отмирающие ростки. Обратное скрещивание зеленого растения или зеленой ветки пестрого растения с белой формой дает чисто зеленые растения, которые и в дальнейшем сохраняют свою зеленую окраску. При самооплодотворении цветы пестрой ветки дают зеленые, пестрые и белые формы, и тот же результат получается при скрещивании соответствующих цветов белой формы, опыленных пыльцой белой или зеленой

формы. Все эти факты показывают, что указанный признак переносится только через яйцевую клетку и не подвергается расщеплению.

Наряду с таким способом наследования через яйцевую клетку, при котором вместе с пестрыми развиваются белые и зеленые формы, у других растений наблюдается передача признаков через яйцевую клетку, при

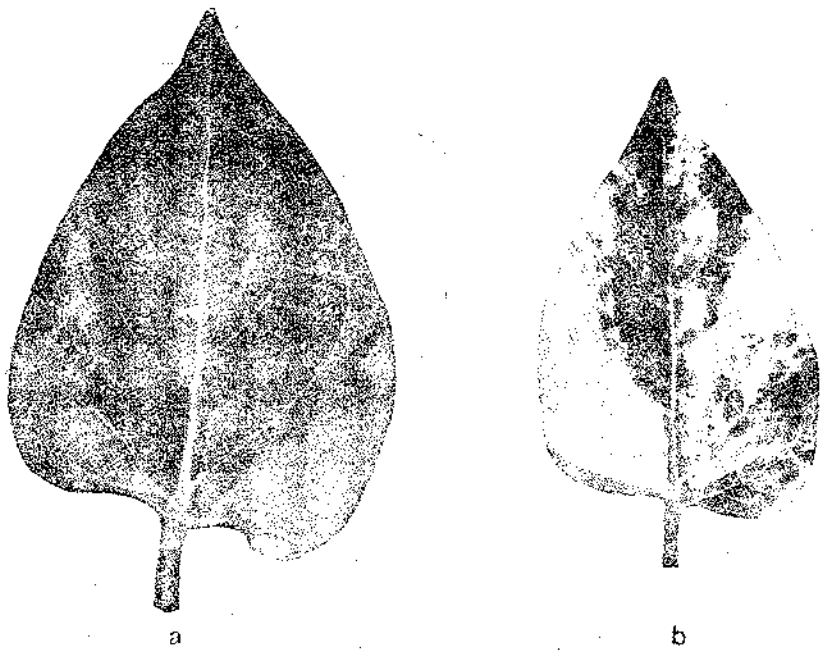


Рис. 537. Листья Mirabilis jalapa (*a*) и Mirabilis jalapa albomaculata (*b*) (по Корренсу, 1909).

которой образуются одни только пестрые формы. Известны также случаи пестролистности с образованием одних только пестрых форм, причем этот признак передается обоими родителями; известны далее случаи, когда пестролистность передается обоими родителями, а среди потомков встречаются наряду с пестрыми белые и зеленые формы.

Случаи пестролистности объясняются повидимому тем, что наряду с собственно наследственными факторами в появлении зеленых хроматофоров участвует еще какой-то плазматический фактор. Если этот плазматический фактор заложен в самом хроматофоре, то наступает вегетативное расщепление, как у Mirabilis, тогда как локализацией этого фактора в протоплазме можно объяснить отсутствие расщепления. Если участие цитоплазмы, или хроматофоров, в этой неменделевской наследственности и не вызывает больших сомнений, то многое в этом явлении все же остается еще не выясненным и требует дальнейшего изучения.

Кроме этих явлений неменделевской наследственности у пестролистных растений в последние годы стали известны многие опыты, говорящие в пользу влияния плазмы на наследственность. Эти явления наблюдаются главным образом при реципрокном скрещивании рас и видов. Так например по Гольдшмидту при скрещивании ♀ шелкопряда светлой японской расы с ♂ темной немецкой расы расщепление поколения F_2

сдвигается в материнскую сторону и в фенотипе выступает действие женской плазмы. За последнее время подобные случаи известны у многих растений, как Oenothera, Epilobium и у разных мхов и грибов. Всего подробнее они изучены Веттштейном на видовых и родовых гибридах мхов. Влияние плазмы на развитие гибридов (рис. 538) особенно ясно видно при исследовании реципрокных гибридов Funaria mediterranea (*Me*) ♀ с Funaria hygrometrica (*Hy*) ♂, с одной стороны, и Funaria hygrometrica ♀ с Funaria mediterranea ♂ с другой. И у F_1-гаплонтов несмотря на расщепление сказывается последующее действие плазмы. Еще более очевидно последующее действие материнской плазмы на фенотип потомков при родовых скрещиваниях, например при скрещивании Funaria hygrometrica с Physcomytrium piriforme. Здесь была сделана попытка значительно усилить действие отцовского генома посредством 7—8-кратного скрещивания с отцом *P*. Тем не менее влияние материнской плазмы P_1 на фенотип не ослабло. Для обозначения наследственного характера этого специфического состава плазмы какой-либо формы в противоположность геному Веттштейн ввел выражение п л а з м о н. И хотя в опытах Веттштейна можно было установить сохранение различной дифференцировки плазмы или плазмона до генерации F_8, причем влияние собственного генома оттеснялось посредством постоянного скрещивания чужих геномов (возвратное скрещивание с P_1-отцом), то все же нельзя совершенно исключить влияние первоначального собственного женского генома; поэтому окончательное суждение об этих интересных явлениях наследственности и их значении для образования вида пока еще невозможно. Дальнейшее исследование подобных явлений обещает во всяком случае интересные данные для генетики и физиологии развития.

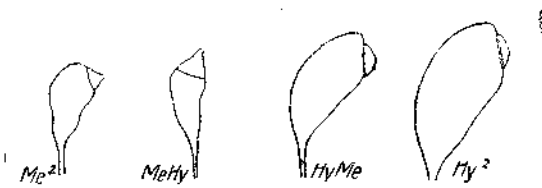


Рис. 538. Спорогоны чистых видов Funaria mediterranea налево (*Me* ♀) и Funaria hygrometrica направо (*Hy* ♀). Между ними спорогоны обоих реципрокных гибридов (*MeHy* и *HyMe*), которые обнаруживают влияние материнской плазмы (по Веттштейну, 1926).

Г. ФИЗИОЛОГИЯ РАЗВИТИЯ

Из клеток недифференцированных или со слабой дифференцировкой (однородный состав плазмы или незначительные различия в ее строении) в процессе развития образуются характерные для каждого вида, часто весьма сложные, формы. «Развитие есть образование доступного для восприятия многообразия» (Ру). Эта смена форм длится в продолжение всей жизни особи до самой ее смерти. Развитие, образование доступного для восприятия многообразия мы находим у всех организмов—как одноклеточных, так и многоклеточных. У первых все многообразие формы сосредоточено в пределах одной единственной клетки, у многоклеточных же оно появляется благодаря дифференцировке отдельных групп клеток в органы и ткани. В прежнее время большинство исследователей полагало, что происхождение этого многообразия форм может быть только описано, но не объяснено. В ботанике пути физиологии развития были проложены сравнительно давно (Сакс), но заслуга Ру в том, что он со всей категоричностью подчеркнул возможность каузального анализа явлений образования и развития формы у животных; он показал, что возможна

подлинная физиология развития, которая может быть разработана при помощи точной индукции введением аналитического эксперимента. Ему принадлежит честь основания новой биологической дисциплины, которую он назвал механикой развития, причем понятие механики им взято в широком кантовском смысле физико-химического, а не более узкого физического объяснения. Мы однако предпочтем здесь термин «физиология развития».

Экспериментальное учение о наследственности вместе с цитологией показало, что свойства, признаки организмов имеют в основе своей задатки, факторы, которые мы должны рассматривать как корпускулярные образования, локализованные в хромосомах. Неизвестно, справедливы ли эти воззрения только для расовых и видовых признаков, которые до сих пор только и доказаны менделизмом, или же они приложимы также к родовым признакам и признакам стоящих выше групп (семейств, порядков, классов и т. д.). Многие биологи вместе с Бовери и др. придерживаются того взгляда, что эти последние признаки определяются плазмой яйца. Эта мысль основана на том, что при скрещивании представителей разных родов или порядков иглокожих развивающиеся личинки обнаруживают прежде всего материнские признаки. Однако подобного рода опыты ни в какой мере не могут оправдать такое заключение, так как вследствие преждевременного прекращения развития более точный генетический анализ здесь невозможен; кроме того развитие яиц животных начинается не с оплодотворения, но первые этапы его протекают еще до этого момента, иногда даже в незрелом неоплодотворенном яйце, благодаря чему могут появляться известные плазматические дифференцировки, обусловленные генами. Таким образом ничто не мешает нам предположить, что в хромосомах содержатся задатки, определяющие развитие признаков высших систематических групп; известны даже гены, обусловливающие определенные свойства яиц (например у шелкопрядов).

Каким образом задатки, гены, реализуются в процессе развития,— об этом мы пока ничего не знаем. Правда Гольдшмидт сделал попытку на основании своих опытов с интерсексами разработать гипотезу наследования и действия генов в процессе развития. Как ни важны и ни значительны указания Гольдшмидта на количественные действия генов, а также приводимые им доказательства их временной последовательности в процессе развития; как ни ценна и ни плодотворна попытка объединения результатов генетического исследования с данными физиологии развития,— приходится тем не менее считать, что важнейшие основанные на этом выводы являются пока только гипотезой. Только будущие исследования в области физиологии развития над генетически тщательно проанализированным материалом покажут, возможно ли на них прочно обосновать теорию. Другие так называемые теории развития, как теория зародышевой плазмы Вейсмана, теория биогенеза О. Гертвига и др., покоятся на еще более шатком фундаменте, и многие из них даже не заслуживают названия плодотворной рабочей гипотезы. Что касается гипотезы Вейсмана, являющейся продуктом строгой продуманности и тщательного изучения фактического материала, известного в его время, то она собственно относится не к развитию, а к явлениям наследственности; его «зародышевая плазма» нашла экспериментальное подтверждение в генах. Представление же Вейсмана о неравнонаследственном делении ядра и чисто преформационном характере развития было экспериментально опровергнуто. Прочие так называемые теории развития относятся к категории чисто спекулятивных построений, заменяющих объяснения установлением

новых терминов. Упомянутая выше теория Гольдшмидта представляет собой некоторый прогресс в том смысле, что она является хорошо обоснованной гипотезой; она показала, что может быть плодотворной для будущих исследований. Но несмотря на то, что теория Гольдшмидта является в настоящее время единственной, заслуживающей серьезного внимания, мы воздерживаемся от более подробного изложения ее здесь, так как полученные до сих пор данные по генетике и физиологии развития еще слишком разрозненны и отрывочны.

При таком состоянии исследования мы естественно не можем ставить своей задачей дать хотя бы сжатый обзор результатов работ в области физиологии развития. Поэтому мы ограничимся здесь несколько более подробным изложением одной из главных проблем физиологии развития—проблемы *детерминирования* эмбрионального развития многоклеточных, и на ней попытаемся иллюстрировать основные вопросы физиологии развития, а также те методы и средства, при помощи которых эти вопросы могут быть разрешены. При изложении этой проблемы мы ограничимся исключительно отношениями, изученными при исследовании многоклеточных животных (и именно только ранними стадиями развития), которые в качестве так называемых «*замкнутых систем*» представляют более удобный объект для постановки проблемы и экспериментальной обработки несмотря, а может быть как раз вследствие большей сложности своего строения, чем «*открытые системы*» растительных организмов.

Проблемы эти однако у растений принципиально одинаковы с теми, которые мы встретим в последующем изложении раннего эмбрионального развития животных. У большинства растений главнейшие формообразовательные процессы повторяются непрерывно в течение жизни (часто периодически, как например ежегодный рост и цветение наших многолетних растений), что обеспечивается длительным сохранением указанных выше меристематических комплексов клеток, обладающих всеми потенциями. Однако подобного рода явления не ограничиваются одними только растениями; напротив, при вегетативном размножении (см. стр. 331) и при явлениях регенерации животных мы встречаемся с таким же свойством организма, поскольку и здесь на более поздней и дифференцированной стадии развития наступают новые формообразовательные процессы, для которых затрачивается материал, ранее использованный для других целей. А так как явления регенерации не представляют принципиально новых проблем по сравнению с эмбриональным развитием животных, а последнее лучше изучено, то мы можем ограничиться здесь изложением результатов исследования физиологии развития многоклеточных животных. В дальнейшем же на основании некоторых характерных примеров мы попытаемся определить роль внешних и внутренних факторов в процессах развития.

1. Проблема детерминирования

а) Основные процессы эмбрионального развития многоклеточных

Прежде чем приступить к изложению проблемы детерминирования, необходимо дать краткий очерк явлений раннего эмбрионального развития многоклеточных, чтобы таким образом получить представление о тех формообразовательных процессах, которые имеются здесь. Мы опустим при этом многочисленные модификации развития, наблюдаемые у разных групп животных, и ограничимся изложением главного тип

гаструляции и образования зародышевых листков в том виде, как это имеет место у иглокожих, среди беспозвоночных, а среди позвоночных — у амфибий.

Оплодотворенное яйцо распадается на большое число меньших клеток в результате быстро следующих друг за другом клеточных делений,

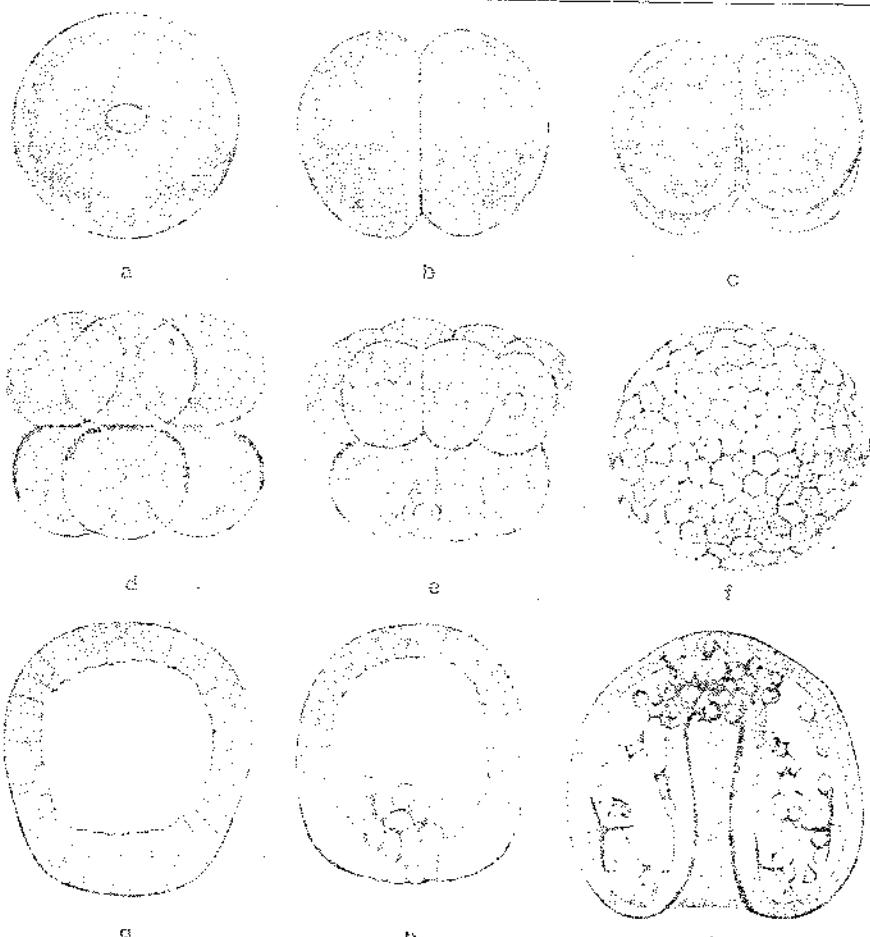


Рис. 539. Дробление с последующей гаструляцией яйца Strongylocentrotus. *a*—нераздробившееся яйцо; *b*—стадия двух клеток; *c*—четырехклеточная стадия; *d*—восьмиклеточная стадия; *e*—стадия 16 клеток; *f*—бластула; *g*—разрез через бластулу; *h*—миграция мезенхимных клеток внутрь бластулы; *i*—конец гаструляции. Образование вторичной мезенхимы из основания первичной кишки. Прижизненная картина (по Бовери, 1901).

причем вновь образованные клетки отчасти отличаются друг от друга своими размерами. У морского ежа (Strongylocentrotus lividus) этот процесс происходит следующим образом (рис. 539). Уже в неоплодотворенном, но зрелом яйце можно заметить определенную полярность, которая выражается в появлении кольца красного пигмента; последний располагается перпендикулярно к первичной оси яйца и распространяется книзу от экватора по направлению к одному из полюсов яйца. Этот в е г е т а т и в н ы й п о л ю с остается лишенным пигмента в виде светлой шапочки.

Первые две борозды дробления проходят через первичную ось яйца и делят последнее на четыре равных бластомера (рис. 539, *b*, *c*). Третья борозда дробления делит эти 4 клетки на 4 лишенных пигмента клетки и на 4, содержащие пигментное кольцо. Лишенные пигмента клетки образуют далее 8 равных клеток (это так называемая а н и м а л ь н а я половина зародыша), тогда как каждая из четырех пигментированных клеток отшнуровывает на вегетативном полюсе по одной маленькой лишенной пигмента клетке; так, образуются четыре макромера и четыре микромера (*d*, *e*). Пользуясь красным пигментом как меткой, Бовери проследил судьбу трех разных поясов клеток 16-клеточной стадии, наблюдая все последующие стадии развития яйца вплоть до образования органов [1].

После ряда дальнейших клеточных делений в центре кучки клеток образуется полость (бластоцель), и все клетки располагаются в виде однослойного эпителия. Таким путем образуется полый шар, б л а с т у л а; эту стадию развития мы находим у большинства многоклеточных, и здесь-то намечаются те образования, которые впоследствии развиваются. Начиная с первых стадий дробления, можно различить верхний—а н и м а л ь н ы й п о л ю с (он назван так потому, что из этого клеточного материала развиваются так называемые анимальные органы—нервная система и т. д.) от нижнего—в е г е т а т и в н о г о п о л ю с а, дающего материал для образования вегетативных органов (кишечник и др.).

Из бластулы образуется г а с т р у л а, развитие которой у различных животных бывает различным. В случае однослойной бластулы морских ежей процесс этот происходит таким образом, что производные четырех пигментированных макромеров впячиваются от вегетативного полюса внутрь бластулы (рис. 539, *i*). Пространство, окруженное впятившимся слоем клеток, называют п е р в и ч н о й к и ш к о й, отверстие же этой полости— п е р в и ч н ы м р т о м (у одних животных он впоследствии развивается в анальное отверстие, у других—в рот). Снаружи располагается наружный з а р о д ы ш е в ы й л и с т о к, или э к т о д е р м а, происходящая из анимальной половины бластулы первого квадранта (veg_1) макромеров 32-клеточной стадии, внутри—в н у т р е н н и й з а р о д ы ш е в ы й л и с т о к, или э н т о д е р м а (рис. 545) из второго квадранта (veg_2) макромеров той же стадии. Еще до начала собственно гаструляции производные микромеров вегетативного полюса мигрируют в бластоцель (*h*); они составляют первичную м е з е н х и м у, которая очень рано приводит к образованию известкового скелета личинок иглокожих. Несколько позже от основания первичного рта мигрируют другие мезенхимные клетки внутрь бластоцеля, и с обеих сторон отшнуровываются две складки или два мешочка, которые образуют т р е т и й з а р о д ы ш е в ы й л и с т о к, м е з о д е р м у. Полость мезодермальных мешочков образует ц е л ь о м, или п о л о с т ь т е л а.

У многих групп животных первичный рот смещается вперед или назад в медиональной плоскости, и таким образом уже очень рано намечается будущая билатеральная симметрия тела. Так, у амфибий поверхностный слой бластулы впячивается на месте будущего заднего конца тела, т. е. смещается внутрь и обрастает эктодермой (рис. 540). Бластула амфибий отличается от однослойной бластулы иглокожих своей многослойностью. На анимальном полюсе находятся меньшие клетки, на вегетативном—большие, располагающиеся несколькими слоями один над другим и зап[illegible]

[1] Гёрстадиус сделал это точнее, отмечая красной отдельные пояса клеток их части (рис. 545, стр. 584).

няющие большую часть бластоцеля (рис. 540, *a*). Оба сорта клеток в экваториальной зоне, так называемой краевой зоне, переходят друг в друга. В этой же зоне происходит и впячивание. Первичный рот имеет здесь форму щели.

Из дальнейшего развития зародыша тритона кратко опишем первые стадии закладки главных органов позвоночных. Мезодерма обра-

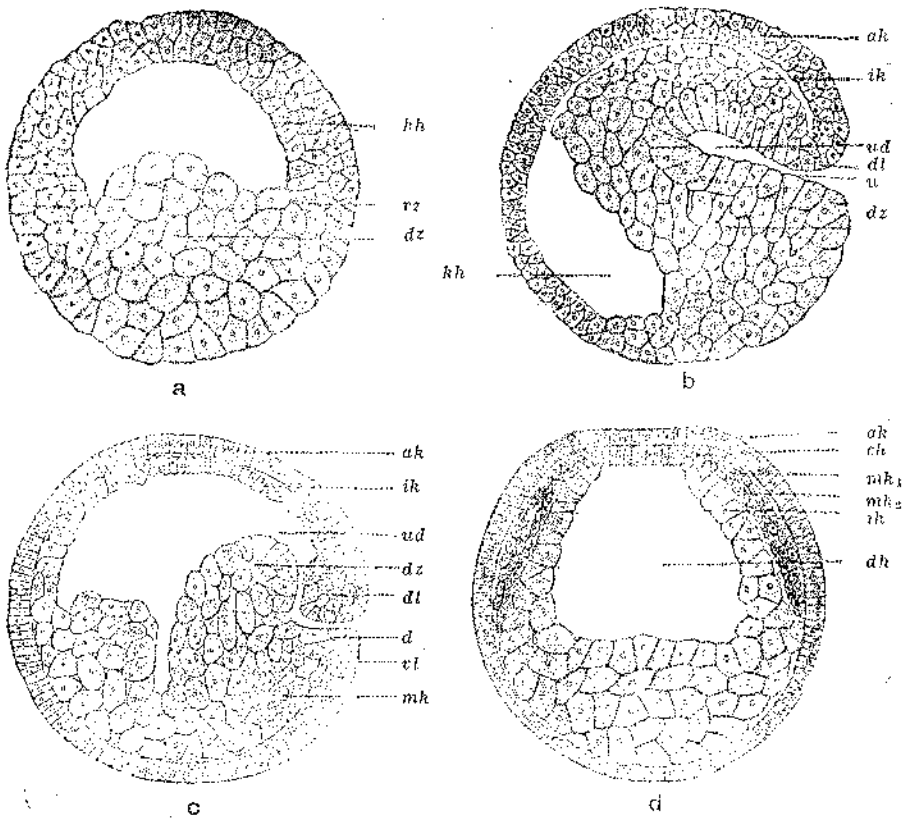


Рис. 540. Бластула и гаструляция яйца тритона. *a*—бластула (*kh*—полость зародышевого пузыря; *dz*—богатые желтком клетки вегетативного полюса; *rz*—краевая зона); *b*—начало, *c*—дальнейшие стадии гаструляции, продольный разрез (*ak*, *ik*—наружный и внутренний зародышевые листки; *mk*—средний зародышевый листок; *ud*—первичная кишка; *u*—первичный рот; *d*—желточная пробка; *dz*—желточные клетки; *dl* и *vl*—дорзальные и вентральные губы первичного рта); *d*—поперечный разрез зародыша с образовавшейся мезодермой;—mk_1 и mk_2—париетальная и висцеральная пластинки среднего зародышевого листка; *dh*—полость кишки; *ch*—зачаток хорды (крыша первичной кишки) (по О. Гертвигу).

зуется по обеим сторонам верхней однослойной стенки первичного рта в виде боковых складок (целомных складок по О. Гертвигу) или по современным представлениям Фогта—из верхней стенки первичной кишки, которая в свою очередь происходит от впятившейся краевой зоны. Эта мезодерма очень рано делится на внешний—соматический—и внутренний—висцеральный—листки, которые выстилают целом, вторичную полость тела (рис. 540, *d*; 541). Дорзальная часть расчленяется еще раньше на парные мешочки, расположенные один позади другого; это—первичные позвонки, или мышечные сег-

менты, из которых позднее образуется мускулатура тела и т. д. (рис. 541). Почти одновременно с этим от верхней стенки первичной кишки отделяется утолщенная полоска клеток, проходящая через всю ось зародыша,— хорда, основа осевого скелета позвоночных. От вышележащей эктодермы после уплотнения клеточного слоя отшнуровывается внутрь так называемая медуллярная пластинка; это—зачаток центральной нервной системы, который в конце концов превращается в нервную трубку (рис. 541). Планомерными опытами с местной прижизненной окраской В. Фогт установил все презумптивные зачатки органов при начале гаструляции у тритона. Результаты даны на схемах рис. 542 (*a* и *b*), представляющих ту же стадию начала гаструляции сбоку и снизу. Материал для зачатка мозга и эктодермы кожи дает главным образом анимальная половина. Сильно выгнутая линия (граница впячивания) схематически отграничивает ее от кольцеобразной области хордомезодермы. Вторая сильно выгнутая ли-

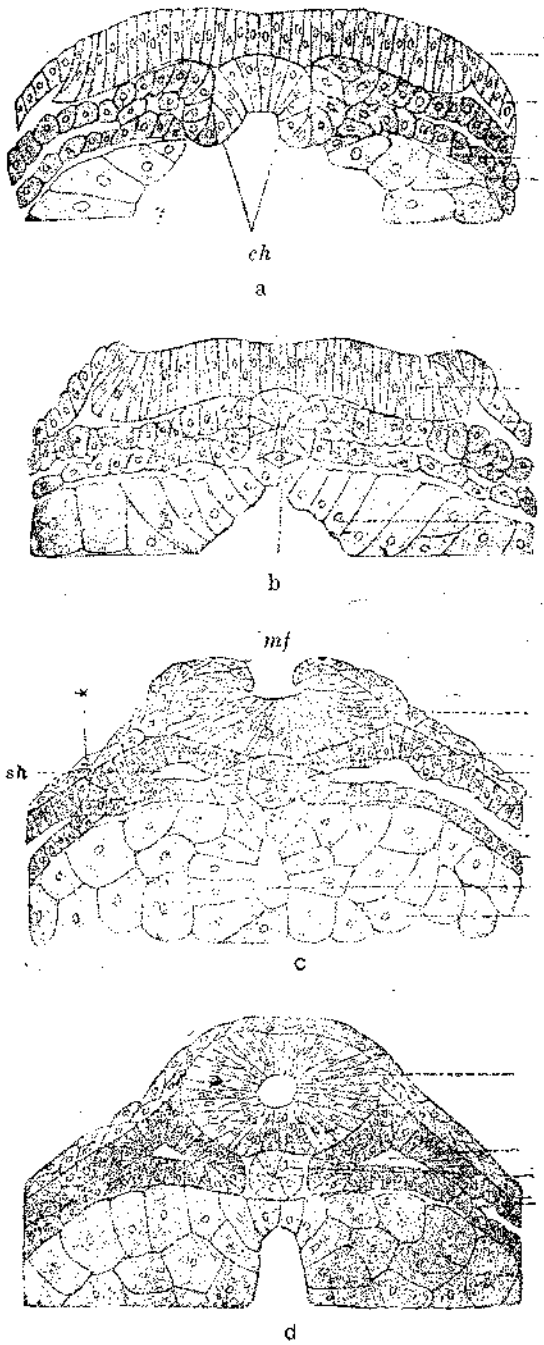


Рис. 541. *a*—*d*—поперечные разрезы через спинную часть четырех последовательных стадий развития зародыша Triton. *a*—медуллярная пластинка дифференцируется, хорда начинает отшнуровываться; *b*—образование медуллярной пластинки и хорды продвинулось дальше; *c*—медуллярная борозда перед самым превращением в нервную трубку. Обособление мезодермы в первичные позвонки (*sh*); *d*—нервная трубка закрылась; *ak*—наружный, *ik*—внутренний зародышевый листок; mk_1 и mk_2—париетальная и висцеральная пластинки среднего зародышевого листка; *mp*—медуллярная пластинка; *mf*—медуллярная складка; *ch*—хорда; *lh*—полость тела; *n*—нервная трубка; *ep*—эпидермис; *sh*—полость спинного сегмента (по О. Гертвигу).

ния обозначает щель первичного рта, появляющуюся в дальнейшем процессе гаструляции и окружающую поле эндодермы. Происхождение хорды, мезодермы, первичной ротовой щели и первичных позвонков поясняется подписью под рисунком.

Из этого краткого очерка мы видим, как благодаря движениям клеток, неравномерному росту, выпячиваниям и образованию складок из первоначально более или менее однородного материала клеток развиваются три зародышевых листка, а в конечном счете—главные органы будущего зародыша. Параллельно с этим наступают изменения в строении отдельных групп клеток (они могут начаться еще в определенных участках нераздробившегося яйца), которые в конце концов приводят к дифференцировке отдельных тканей, составляющих органы животного.

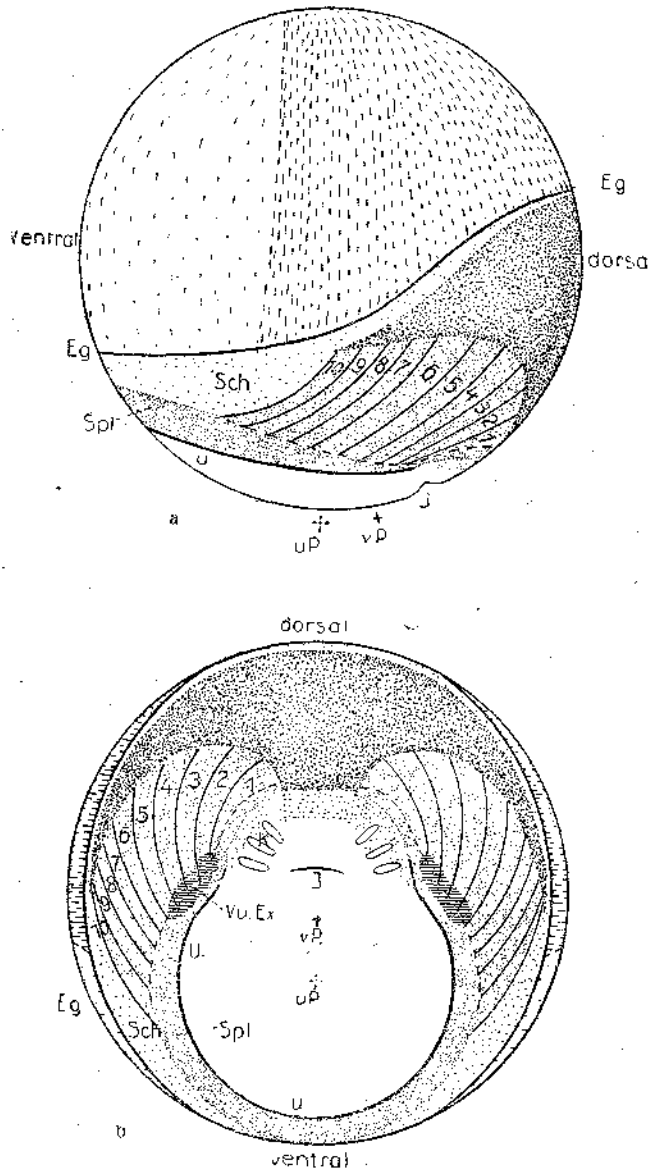


Рис. 542. Схема топографии презумптивных зачатков органов Urodela (Triton alp. и Pleurodeles) при начале гаструляции (*a*—сбоку, *b*—с вентральной стороны). *J*—ямка впячивания; *U*—позднейшая щель первичного рта; *Eg*—граница впячивания; *vP*—вегетативный полюс; *uP*—нижний полюс этой стадии. Зачаток мозга сильно заштрихован, кожная эктодерма заштрихована редко, хорда покрыта частым пунктиром, мезодерма—редким. Материал, впячивающийся только после замыкания бластопора, покрыт светлым пунктиром; *Sch*—главная масса материала хвостовой почки; *K*—жаберная эндо- и мезодерма. Цифры *1—10*—первичные сегменты; *Spl*—боковая пластинка. Заштрихованный участок от второго до пятого первичного сегмента—материал для предпочки и мезодермы передней конечности (*V* и *Ex*) (по Фогту, 1926).

б) Постановка проблемы и основные понятия

Выше, при описании процесса эмбрионального развития, было указано, что происхождение многих органов может быть сведено к отдельным частям дробящегося зародыша или даже нераздробившегося яйца. Возникает вопрос о том, насколько это явление имеет общее значение, связано ли оно с конечным детерминированием судьбы отдельных участков зародыша, а если так, то к о г д а наступает это детерминирование и какие явления развития оно охватывает. Короче говоря, проблема д е т е р м и н и р о в а н и я охватывает ряд вопросов относительно времени наступления, локализации и природы органообразующих факторов. Если эти вопросы до сих пор не получили еще разрешения, то успехи механики развития за последние десятилетия все же привели к очень важным и интересным результатам.

Подобного рода опыты могут проводиться систематически и с надеждой на успех только в том случае, если на основании существующего сравнительноморфологического материала удастся построить гипотезу, выводы которой были бы доступны экспериментальной проверке. Ни в одной другой области биологических исследований пожалуй не ощущается в такой мере необходимость гипотезы, нет такой тесной зависимости каузально-аналитического метода точной индукции от обобщающей индукции. Необходимо поэтому перед тем, как описать результаты экспериментального изучения проблемы развития и детерминирования, поставить определенные вопросы и установить некоторые понятия.

Первый вопрос, возникающий при систематическом изучении причин развития,—это вопрос о в р е м е н и в о з н и к н о в е н и я и л о к а л и з а ц и и зачатков, проявляющих свое действие в процессе развития. Понятие «з а ч а т к а» здесь не идентично понятию наследственного задатка или гена; под зачатком мы понимаем в этом случае обособленную (может быть воображаемую) систему частиц, которая благодаря своим структурным или энергетическим особенностям способна вызвать образование определенной части взрослого организма. В этом смысле зачатки можно противопоставить генам как в н у т р е н н и е у с л о в и я (Клебс). Так как оплодотворенное яйцо является исходным пунктом формообразования, то каждая отдельная система взрослого организма должна быть естественно отнесена к какому-нибудь фактору, заложенному в оплодотворенном яйце (в конечном счете к гену), действие которого обнаруживается в появлении «зачатка». Следующий вопрос гласит: содержится ли уже в оплодотворенном яйце зачаток—обособленная система, покоящаяся на определенных структурных или энергетических отношениях,—соответствующий каждому данному образованию взрослого организма, или же этот зачаток образуется в процессе дальнейшего развития? В последнем случае мы имели бы дело с «подлинным о б р а з о в а н и е м многообразия», в первом—с «р е а л и з а ц и е й» заранее существующего, но не поддающегося обнаружению многообразия.

На этот вопрос еще в XVIII столетии было дано два ответа, резко отличающихся друг от друга; их можно охарактеризовать понятиями: п р е ф о р м а ц и и, или э в о л ю ц и и, и э п и г е н е з а. П р е ф о р м а ц и о н н а я, или э в о л ю ц и о н н а я, теория стояла на той точке зрения, что развитие является не чем иным, как развертыванием заранее существующих зачатков, содержащихся в яйце или в сперматозоиде, и благодаря своим малым размерам и непрозрачности не поддающихся обнаружению (Галлер, Бонне и др.). «Не существует никаких

становления (Werden), все части уже заранее содержатся в яйце». Однако Каспар Фридрих Вольф (1759) на основании тщательного изучения развития куриного зародыша показал, что эта старая форма эволюционной теории не выдерживает критики. Вольф является творцом теории эпигенеза; по этой теории зародыш с самого начала является в известной мере неорганизованным веществом, из которого постепенно, один за другим, вновь образуются, а не «развиваются», органы зародыша.

Теория эпигенеза господствовала до последних десятилетий прошлого века; однако с открытием так называемых «органообразующих зародышевых участков» (Гис) на ранних стадиях развития, главным же образом на основании теоретических представлений относительно явлений наследственности (Вейсман), была воскрешена в новом виде эволюционная теория, которая получила название неоэволюционной.

Естественно, ни один защитник этой теории не полагает в настоящее время, что будущие органы в их специфической форме заложены в миниатюре уже в яйце и что все развитие зародыша сводится лишь к увеличению размеров этих образований, становящихся видимыми. С другой стороны, не может быть сомнений в том, что зачатки, потенции будущих образований взрослого организма, заложены каким-то образом уже в оплодотворенном яйце. Если зародыш заранее содержит в себе специфические причины позднейшего многообразия формы, то приложенные извне силы не оказывают никакого влияния на результат; эти силы служат лишь как средство (Дриш) или как индифферентные причины, предварительные условия (Ру).

Такую точку зрения признают также и защитники эпигенетической теории развития, и потому это более четкое воззрение было названо неоэпигенезом.

Под преформацией следовательно нужно понимать главным образом закономерное распределение и активирование исходного материала — содержащихся первоначально в оплодотворенном яйце факторов. Согласно такому допущению отдельные части и частичные системы с самого начала обладают в большой мере самостоятельностью. Развитие в главном представляет собой самодифференцирование (Ру), т. е. изменение в пределах ограниченной системы (или частичной системы), специфический характер которого заложен в самой системе. «Зародыш в целом состоит из отдельных частей, которые развиваются независимо друг от друга. Развитие есть мозаичная работа» (Гейдер).

С точки зрения эпигенетической развитие новых зачатков и структур обусловлено главным образом взаимодействием отдельных частей яйца или отдельных клеток и органов на разных стадиях развития. Воздействие отдельных частей зародыша друг на друга имеет следовательно первостепенное значение для формообразования. Развитие частных систем есть зависимая дифференцировка (Ру).

В связи с этим приведем еще некоторые определения, введенные Дришем, а именно: понятие проспективного значения и проспективной потенции. Под проспективным значением данной части зародыша понимают как ее собственную действительную судьбу, так и судьбу ее производных; проспективная потенция, напротив, есть возможная судьба частей зародыша и их производных, т. е. то, что может образоваться при некоторых условиях. Оба понятия в известной мере совпадают со знакомыми нам понятиями генотипа и фенотипа. Для проблемы детерминирования естественно имеет первостепенное значение взаимо-

отношение проспективного значения данного бластомера (или участка яйца) и его проспективной потенции: они могут *совпадать* или потенция может быть *шире* значения. Оба случая мыслимы заранее. В первом случае мы имеем дело преимущественно с эволюционным развитием, которое носит мозаичный характер; во втором случае, когда с изменением условий меняется и судьба отдельных частей зародыша, т. е. из данных его участков развиваются совсем другие зачатки органов, чем нормально,—развитие носит эпигенетический характер. Определенные части зародыша получают в последнем случае другое применение; они следовательно должны были быть или раньше индифферентными или под влиянием измененных условий развития претерпеть *передифференцировку*. Здесь сказывается влияние измененной среды, т. е. измененных соотношений между отдельными частями зародыша, а также между целым зародышем и его частями, так что в конце концов развивается нормальный организм; эти явления получили название *регуляций*.

в) Каузальный анализ проблемы детерминирования

Весь этот комплекс проблем не может быть разрешен простым описанием явлений развития; здесь необходимы планомерно поставленные опыты, которые, как мы узнаем ниже, могут быть поставлены в разных направлениях. Такого рода опыты показали, что существует два типа зародышей, которые первоначально казались строго различными; однако дальнейшим исследованием удалось установить между ними всевозможные переходы. Согласно меткому определению Гейдера различают *регуляционные* и *мозаичные* яйца.

1. Регуляционные яйца

Мы познакомимся с этим типом яиц на примере хорошо изученных зародышей морского ежа и тритона. Начнем с первых.

Выше было указано,что в нераздробившемся яйце морского ежа заметны определенные участки, из которых впоследствии развиваются определенные органы. Несмотря на такое бесспорно видимое мозаичное распределение бластомеров зародыша морского ежа, как показали главным образом опыты Дриша, обнаруживают значительную регуляционную способность. Отдельные бластомеры зародыша морского ежа удается изолировать на разных стадиях развития, причем получаются следующие результаты. Половинные и четвертные бластомеры в своем развитии дают нормальные, но уменьшенных размеров гаструлы. Бластомеры 8—16-клеточной стадии ведут себя различно в зависимости от того, принадлежат ли они к анимальному или к вегетативному полюсу; все последние образуют гаструлу, первые же почти не могут этого сделать. Новые опыты Убиша на бластулах морского ежа Echinocyanus pusillus подтверждают прежние исследования Дриша и Бовери. Если разрезать бластулу в экваториальной плоскости, то только вегетативная половина развивается в гаструлу, анимальная же дает только бластулу, так называемую стереобластулу (рис. 543, *b*). Энтодерма вегетативной части может следовательно еще превратиться в эктодерму, но обратное превращение эктодермы анимальной части в энтодерму не наступает. Значительно расширив старые данные опытами систематического изолирования и главным образом трансплантации, Гёрстадиус углубил понимание причин формообразования в яйце морского ежа. На рис. 545 и 546 схематически представлены важнейшие полученные им результаты. Как видно на рис. 545, *a*, зародыш морского

ежа в 32- или 64-клеточной стадии можно разделить на пять зон. Анимальная половина состоит из зон an_1 и an_2, макромеры образуют две зоны veg_1 и veg_2, затем идет пятая зона—микромеры (*mikr*). Одна анимальная половина (an_1+an_2) дает, как уже сказано, только стереобластулу. Ани-

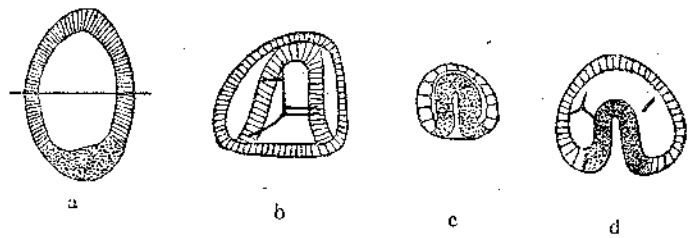


Рис. 543. Echinocyanus pusillus. *a*—бластула; поперечная черта показывает способ разрезания; *b*—нормальная гаструла, образовавшаяся после перерезания из вегетативной половины бластулы; *c* и *d*—гаструла из анимальной половины зародыша после обработки литиевыми солями (по Убишу, 1925).

мальная половина (an_1an_2) $+veg_1$ вызывает начало гаструляции вегетативного материала, которая однако не доводится до конца. Анимальная половина (an_1an_2)$+veg_2$ дает нормальную личинку, причем первичный рот образуется частично из анимального материала, а кишка и скелет из мате-

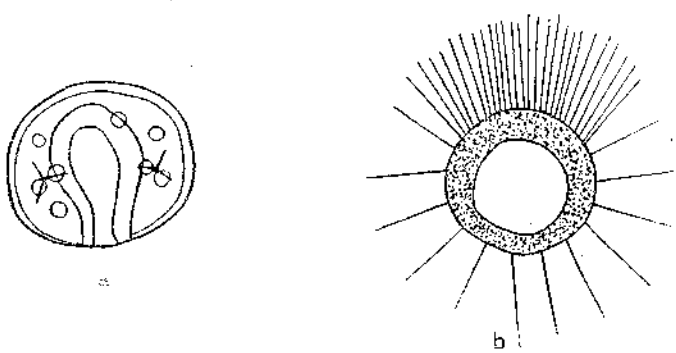


Рис. 544. *a*—гаструла Echinus, образовавшаяся из одного макромера 16-клеточной стадии; *b*—покоящаяся долгоживущая бластула с очень длинными неподвижными ресничками, образовавшаяся из одного мезомера 16-клеточной стадии Echinus (по Дришу, из Гербста).

риала клеточной зоны veg_2. Сходный, но еще более полный результат дает (an_1an_2)$+veg_2+mikr.$, причем первичный рот образуется из анимального материала, кишка—из вегетативного, а скелет—из микромеров. Но и при комбинации только an_1an_2+mikr также получается нормальный плютеус, у которого однако микромеры дают только скелет, а первичный рот и кишка образуются целиком из анимального клеточного материала. Сравнивая результаты этих пяти серий опытов, видно, что вегетативный полюс, микромеры, представляют о р г а н и з а ц и о н н ы й ц е н т р (об организационных центрах см. дальше), обусловливающий гаструляцию, и что их организующее действие уменьшается по направлению к анимальному полюсу. Микромеры действуют сильнее, чем veg_2, а veg_2 сильнее, чем veg_1. Организующее влияние одних микромеров настолько сильно, что они могут превратить в энтодерму значительную часть зародыша, состоящего кроме микромеров только из анимального материала

и таким способом образовать нормальную личинку. Как Гёрстадиус и Руннстрём, можно говорить о падении организующего действия от вегетативного полюса к анимальному.

Эти опыты наглядно дополняются комбинациями отдельных зон клеток с 1, 2 и 4 микромерами (рис. 546). an_1+1 микромер дают стереобластулу, которая развивается до образования и вхождения клеток мезенхимы. При комбинации $an+2$ *mikr.* образование клеток мезодермы идет дальше, доходя даже до образования элементов скелета. Наконец 4 микромера могут настолько сильно энтодермировать самую близкую к анимальному полюсу зону—an_1, что получается нормальная личинка. При комбинации an_2+1 *mikr.* образование мезодермы идет уже дальше, чем у an_1, и получается не только скелет, но и начало гаструляции. an_2+2 микромера образуют уже нормального плютеуса, точно так же как и an_2 с 4 микромерами. Одна veg_1 дает или слабую стереобластулу или начинающуюся гаструляцию, не доходящую до конца. Комбинация veg_1 с 1 микромером уже дает плютеуса, так же как и комбинация veg_1+2 *mikr.*, но veg_1+4 *mikr.* уже не дает нормальной личинки. Одна зона макромеров veg_2 дает такие же результаты, как комбинация veg_1+1 *mikr.* Комбинации veg_2+1 или 2 или 4 микромера, напротив, никогда не дают нормальной гаструляции, а только так называемую экзогаструлу (подробнее это будет рассмотрено дальше), потому что и здесь энтодерми-

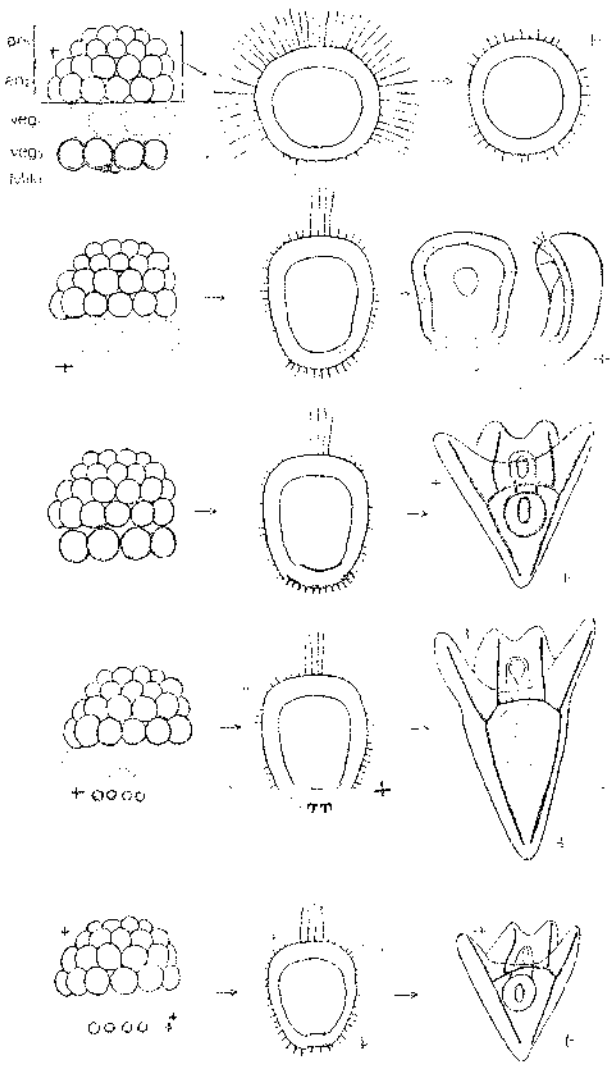


Рис. 545. Схема опытов пересадок зародышей морского ежа. an_1—самая близкая к анимальному полюсу первая зона мезомеров; an_2—вторая зона мезомеров; veg_1 (зеленая)—экваториальная зона макромеров; veg_2 (красная)—лежащая ближе к полюсу зона мезомеров; *mikr*—микромеры. Первый ряд развития обеих анимальных зон, второй ряд—$an_1an_2+veg_1$; третий ряд—$an_1an_2+veg_2$; четвертый ряд—$an_1an_2+veg_1+mikr.$; пятый ряд—$an_1an_2+mikr.$ (не опубл., по ориг. Гёрстадиуса).

руется весь материал. Эти четыре серии опытов показывают: 1) что энтодермизирующее и ведущее к гаструляции действие микромеров количественно зависит от числа микромеров, взятых для пересадки, 2) что на анимальном полюсе находится еще второй организационный центр, влияющий на образование эктодермических органов. На этих четырех сериях опытов, особенно на первой, явно видно взаимодействие этих двух организующих центров.

С этими опытными данными Гёрстадиуса вполне согласуются старые опыты Дриша. Удаление микромеров 16-клеточной стадии, из которых нормально образуется скелет, не препятствует образованию последнего. Следовательно макромеры обладают еще потенцией микромеров. Это становится еще более очевидным из того, что отдельные изолированные макромеры 16-клеточной стадии способны дать нормальные, правда, уменьшенные гаструлы (рис. 544, *a*). Этот опыт не удается ни с микромерами, ни с анимальными клетками (рис. 544, *b*). Опыты Гербста и Убиша также вполне согласуются с новыми данными Гёрстадиуса. Они также показали возможность образования энтодермы из анимальных клеток. Гербст нашел, что при прибавлении солей лития к морской воде энтодермальная область зародыша морского ежа увеличивается за счет эктодермальной (см. дальше, стр. 614), иначе говоря, участки эктодермы превращаются в энтодерму. Убиш обрабатывал зародыши морских ежей солями лития и затем на стадии бластулы разлагал их на анимальную и вегетативную половины. Без обработки литием, как сказано выше, образовали гаструлу только вегетативные половины (рис. 543, *b*), но в половинах зародышей, обработанных литием, были получены все переходы от так называемых мезенхимных бластул до нормальных гаструл (рис. 543, *c*). Таким образом посредством обработки солями лития можно получить «энтодермирование» эктодермальных участков анимальной половины зародыша и такой «энтодермированный» участок способен принять энтодермический характер и даже провести энтомезодермальные формообразовательные процессы, сопровождающиеся рядом преобразований и приводящие к образованию гаструлы.

Итак, несмотря на мозаичное распределение участков яйца и на различия в способности к впячиванию, наблюдающиеся вдоль оси, яйца морских ежей обладают высокой регуляционной способностью, как это видно из приведенных выше фактов.

Опыты Шпемана и его учеников показывают, что яйца тритонов точно так же являются регуляционными; правда, здесь детерминирование определенных участков зародыша наступает на весьма разных стадиях развития. Если на стадии двух клеток отделить оба бластомера друг от друга, то развиваются либо два полных, вдвое меньших размеров, зародыша, либо один нормальный зародыш и брюшная часть другого зародыша без осевых органов (рис. 547). Такие же результаты получаются и в опытах с бластулами. Различие полученных результатов объясняется тем, что в первом случае яйцо перешнуровывается приблизительно медианно, на две равные половины, во втором же случае фронтально — на дорзальную и вентральную половины, из которых одна только дорзальная половина содержит все потенции. Здесь следовательно один (вентральный) из бластомеров, или одна половина бластулы, содержит не все потенции: отсутствуют факторы, необходимые для образования осевых органов. Ввиду того однако, что один бластомер, или одна половина бластулы, дает нормального зародыша, а в первом случае нормально развиваются даже оба бластомера, в яйце тритона потенции участков зародыша

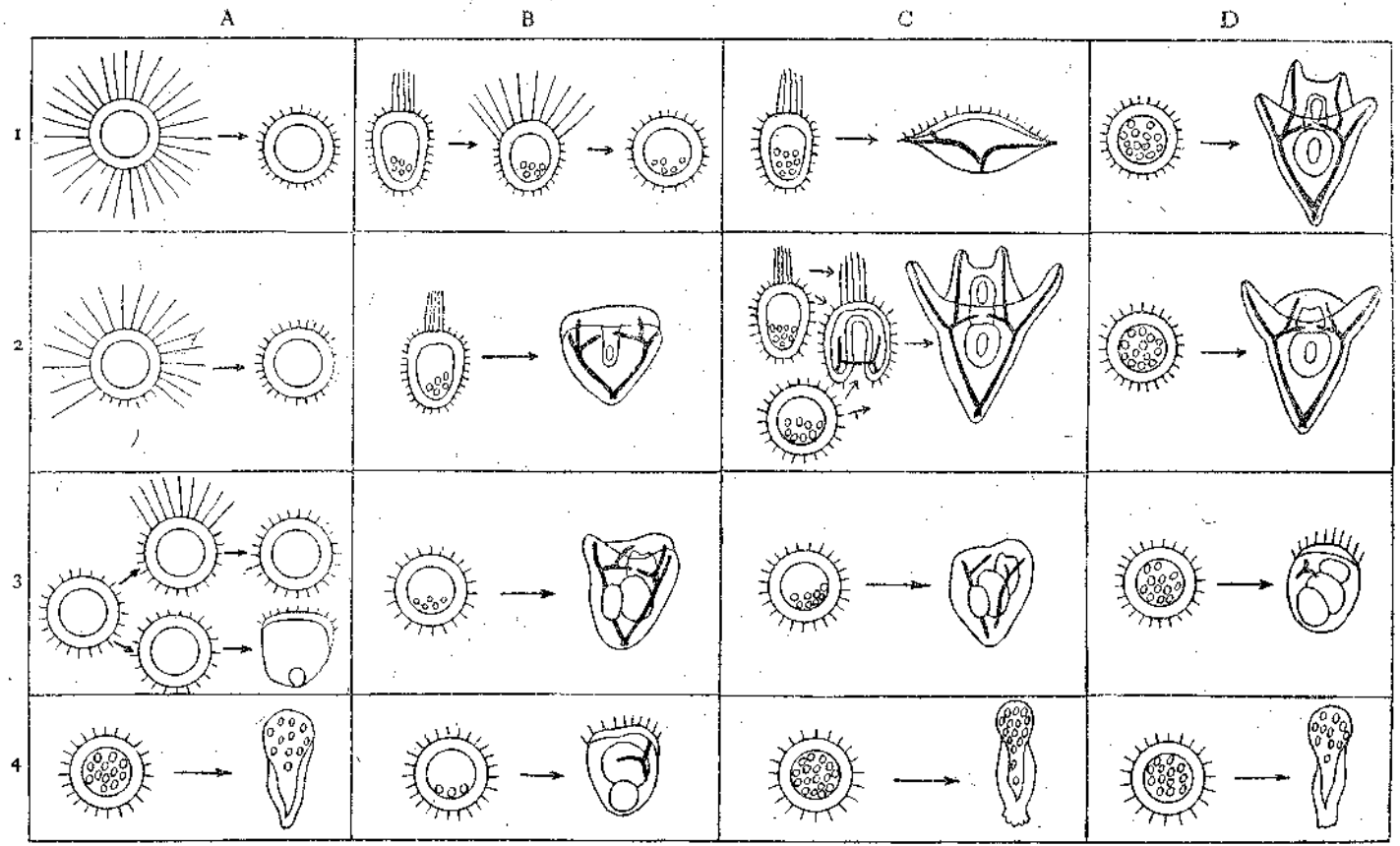


Рис. 546. Схема результатов опытов комбинаций зон анимальных мезомерных клеток и зон вегетативных микромеров. Столбец *A*—развитие изолированных частей: 1—диск *an.* 1; 2—диск *an.* 2; 3—диск *veg.* 1; 4—диск *veg.* 2; столбец B—результат добавления 1 микромера к различным участкам; столбец C—добавление двух микромеров; столбец D—добавление четырех микромеров (ориг. рис. Гёрстадиуса).

более многообразны, так как клеточный материал получает здесь совсем другое применение, чем при нормальном развитии.

При помощи очень остроумной методики, а именно путем пересадки небольших кусочков зародыша в разные его участки, Шпеману и его ученикам удалось более точно определить потенции яйца. Участок эктодермы,

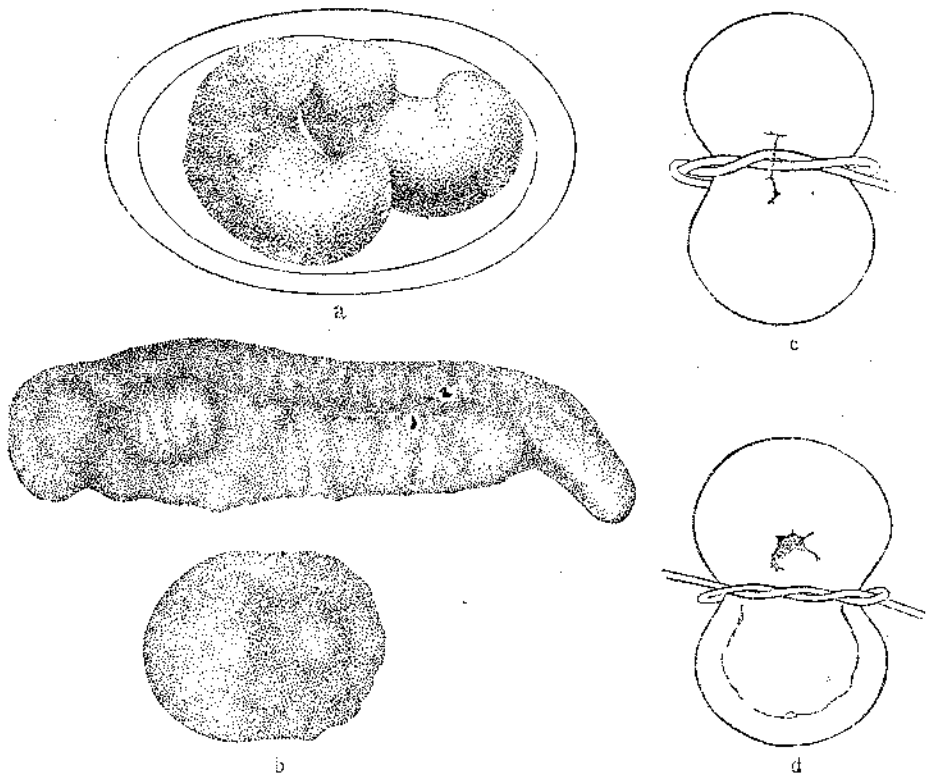


Рис. 547. *a*—близнецы внутри оболочки яйца, образовавшиеся из перешнурованного в медианной плоскости яйца тритона; *c* и *d*—схемы, поясняющие фронтальное (*c*) и медианное (*d*) перешнуровывание зародыша тритона в начале гаструляции; *b*—зародыш и брюшная часть, развившиеся после глубокого фронтального перешнуровывания вскоре после оплодотворения (по Шпеману).

находящийся в начале гаструляции на некотором расстоянии над первичным ртом, в процессе нормального развития становится составной частью медуллярной пластинки (позднее—мозга, отсюда и название «презумптивный мозг». Другой участок эктодермы, лежащий далее кпереди, образует, напротив, известную часть эпидермиса (презумптивный эпидермис). Однако если пересадить в начале гаструляции от одного зародыша к другому презумптивную медуллярную пластинку на место презумптивного эпидермиса и обратно, то после окончания гаструляции оказывается, что оба трансплантата развились соответственно тому месту, на которое они пересажены (рис. 548 и 549). Презумптивная медуллярная пластинка развивается в эпидермис, а презумптивный эпидермис—в медуллярную пластинку. Эктодермальный материал в начале гаструляции является следовательно еще индифферентным. У него, так сказать, есть еще выбор между образованием медуллярной пластинки

и эпидермиса. Действительная его судьба определяется каким-нибудь местным влиянием. Такой обмен может быть произведен между материалами различных зародышевых листков (Мангольд). Если пересадить презумптивную эктодерму (или презумптивную медуллярную пластинку или презумптивный эпидермис головы) в желточную пробку гаструлы на ранней стадии, то они мигрируют во время движения гаструляции внутрь, в области предпочки развиваются в предпочку, в области первичного позвонка—в первичный позвонок; но при этих пересадках поразительно, что презумптивная эктодерма ранней гаструлы ведет себя иначе, чем эктодерма гаструлы с закрытым первичным ртом, хотя та и другая образуют органы соответственно месту, куда они пересажены. Первая никогда не принимает никакого участия во вносимых формообразовательных процессах, вторая же—гармонически связывается с ними. Этот факт получает вполне удовлетворительное объяснение, если допустить, что трансплантированный материал ранней гаструлы проделывает свои передвижения, которые он должен был проделать независимо от новой среды, потому что процессы гаструляции детерминированы. Этим однако не нарушается способность материала проходить этапы позднее наступающего развития, например образования сомитов или предпочки.

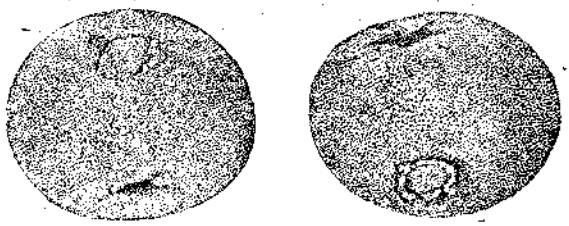


Рис. 548. *a* и *b*—два зародыша Triton taeniatus в начале гаструляции, рассматриваемые в плоскости симметрии. *a* повернуто кверху по отношению к *b*. Небольшие участки эктодермы (презумптивная медуллярная пластинка) и презумптивная мезодерма пересажены от одного зародыша к другому (по Шпеману, 1919).

Если описанный выше опыт произвести на более поздней стадии, например после того, как станет заметна медуллярная пластинка, то результаты получаются другие. Участок презумптивного эпидермиса, пересаженный в область медуллярной пластинки, развивается и здесь в виде эпидермиса; участок медуллярной пластинки, пересаженный в эпидермис, и на новом месте образует мозг, вернее часть мозга, которая соответствует пересаженному участку—например образуется часть переднего мозга и глазной бокал (рис. 550 и 551). Материал, из которого развиваются мозг и эпидермис, на этой стадии развития следовательно окончательно детерминирован и способен к дальнейшему самостоятельному развитию (самодифференцированию).

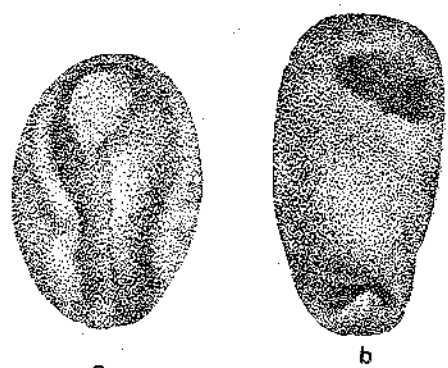


Рис. 549. Два зародыша после пересадки эктодермы от одного к другому; позднейшая нейральная стадия. Один из зародышей (*a*) показывает в передней части светлый участок презумптивного эпидермиса, другой (*b*)—темную презумптивную медуллярную пластинку; оба трансплантата развиваются дальше соответственно месту пересадки; презумптивный эпидермис—в медуллярную пластинку, презумптивная медуллярная пластинка—в эпидермис (по Шпеману, 1919).

Но некоторые участки зародыша могут быть детерминированы и на более ранних стадиях, как например в самом начале гаструляции; пересаженные в другие места зародыша, они развиваются независимо от места, куда пересажены, но соответственно своему происхождению. Так, кусочек эктодермы, вырезанный на некотором расстоянии от первичного рта и пересаженный в презумптивный брюшной эпидермис

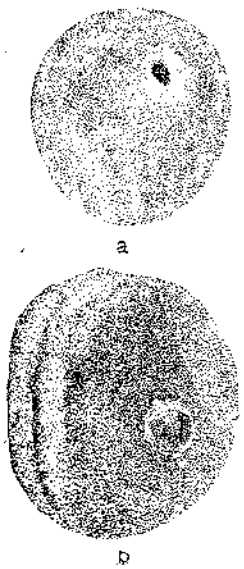


Рис. 550. Два зародыша жерлянки (Bombinator pachypus). Взятый впереди справа из медуллярной пластинки кусочек презумптивного мозга и глаза (*a*) пересажен с правой стороны под кожу другого зародыша того же возраста (*b*) (по Шпеману, 1919).

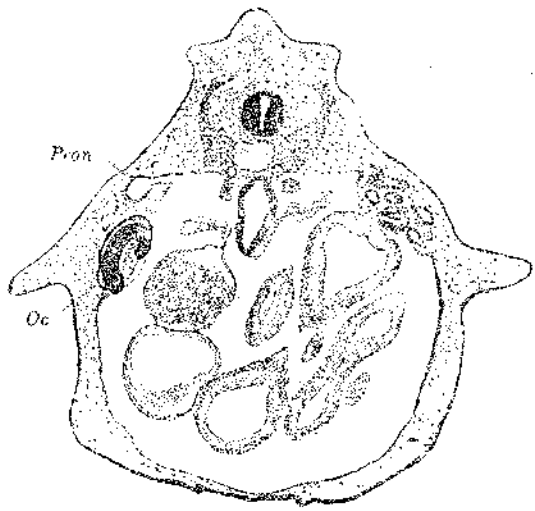


Рис. 551. Поперечный разрез головастика, развившегося из зародыша (рис. 549, *b*). На высоте предпочки (*Pron*) в стенке тела лежит глазной бокал с ретиной и tapetum nigrum (*Oc*); лишенный линзы хрусталик обращен к полости тела. Он образовался наряду с участком мозга из пересаженного участка медуллярной пластинки (по Шпеману, 1919).

другого зародыша, развивается не в эпидермис, но образует вторую медуллярную пластинку (рис. 552). В непосредственной близости от первичного рта эктодерма следовательно зашла в своем развитии дальше, чем эктодерма, более удаленная от первичного рта (ср. рис. 549). Создается такое впечатление, как если бы детерминирование исходило от первичного рта; «детерминирующий поток» как бы распространяется от известных, расположенных в этом месте участков зародыша, которые Шпеман называет организационными центрами, или организаторами.

Указанное представление получило прекрасное подтверждение в дальнейших опытах пересадки. Наряду с так называемой гомопластической пересадкой (между зародышами одного и того же вида тритонов) гетеропластическая пересадка (между зародышами разных видов) оказалась особенно плодотворной в смысле полученных результатов. Судьба и влияние трансплантатов могут быть особенно точно прослежены в организме хозяина благодаря развитию свойств клеток, которые несмотря на полное приживление в теле хозяина сохраняют свою специфичность (образование химер).

Планомерно поставленные этим методом опыты показали, что организационные центры, организаторы, действительно существуют; это—участки зародыша, способные вызывать определенные процессы развития даже в таких местах, в которых эти процессы без пересадки организатора нормально не наступают. Благодаря дальнейшим исследованиям были получены важные данные относительно пространственного расположения и локализации, а отчасти относительно времени и способа действия «о р г а н и з а т о р о в». Так, гетеропластическая пересадка между Triton cristatus и taeniatus показала, что при пересадке верхней губы первичного рта в презумптивную кожу брюшка наступает развитие второй осевой системы, состоящей из медуллярной пластинки, хорды, первичного позвоночника и верхней стенки кишки, в образовании которых принимает участие главным образом хозяин и только в ничтожной мере — имплантат (рис. 553 и 554). Удается обнаружить организующие действия материала, взятого из верхней губы первичного рта, не только при пересадке от одних к другим видам тритона, но и от бесхвостых к тритонам (к с е н о п л а с т и ч е с к а я т р а н с п л а н т а ц и я) (Гейнитц). Другие опыты показали, что индукцию вызывает верхняя стенка первичной кишки. В самом деле, если пересадить двум разным зародышам оба слоя, расположенных один над другим близко к первичному рту,—верхнюю стенку первичной кишки и презумптивную медуллярную пластинку,—то индуцирует один только внутренний слой—верхняя стенка первичной кишки (Маркс).

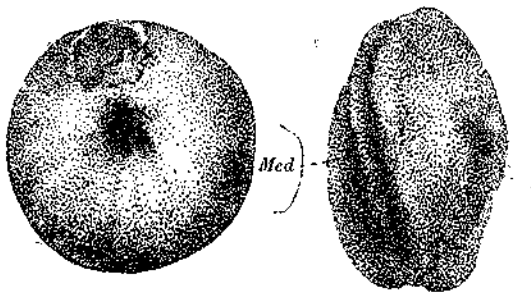


Рис. 552. На более близком расстоянии от первичного рта—ближе, чем у зародыша (рис. 548, *a*) вырезан участок и пересажен другому зародышу того же возраста в область будущего эпидермиса. Трансплантат (*b*) образует вторую медуллярную пластинку (*Med*$_1$) наряду с нормальной (*Med*) (по Шпеману, 1919).

Что касается пространственного расположения способных к индукции участков в начальной стадии гаструляции, то систематические опыты Баутцмана показали, что весь расположенный над бластопором квадрант является организационным центром при перенесении его на другое место зародыша (в бластоцель более поздних стадий гаструлы, откуда организаторы попадают между экто- и мезодермой) и что он способен вызвать образование вторичных осевых органов (медуллярной пластинки и др.). Это тот участок зародыша, который, как показали опыты Фогта с метками при помощи витальной окраски, совпадает с более поздними границами впячивания и становится верхней стенкой первичной кишечника. Этот материал обладает однако способностью к индукции еще до того, как он подвергся впячиванию. Так, Баутцман показал, что еще на стадии бластулы часть материала краевой зоны способна индуцировать образование медуллярной пластинки (рис. 555 и 556).

Тот факт, что при перешнуровании яйца тритона на двуклеточной стадии образуется либо д в а ц е л ы х нормальных зародыша, либо о д и н из анимальных бластомеров) (см. стр. 587, рис. 547), приводит к заключению, что организаторный участок существует уже в нераздробившемся яйце.

всяком случае на двуклеточной стадии. К такому же заключению приводят и опыты Мангольда, в которых два зародыша тритона на стадии двух клеток были сращены накрест друг с другом. Слившиеся таким путем зародыши дали частью нормальных гигантских зародышей, частью таких же зародышей с двумя или тремя медуллярными пластинками (рис. 557—560). Разница в результатах зависит повидимому от ориентировки осей слитых зародышей по отношению к первой борозде дробления. В случае приблизительно фронтального положения первой борозды дробления у обоих зародышей обе оси направлены приблизительно одинаково и при слиянии одинаково ориентированы. Это 1-й тип (рис. 557). Так как в этом случае организаторный участок попадает в дорзальные бластомеры, то оба одинаково ориентированных организатора могут образовать один гигантский зародыш: два разных зачатка действуют согласно (рис. 560, *b*). Указанные цельные яйца в этом случае реализуют меньше, чем они могли бы реализовать при нормальном развитии. Если же у обоих исходных зародышей первая борозда проходит медиально, то организаторы делятся на две части, и после пере-

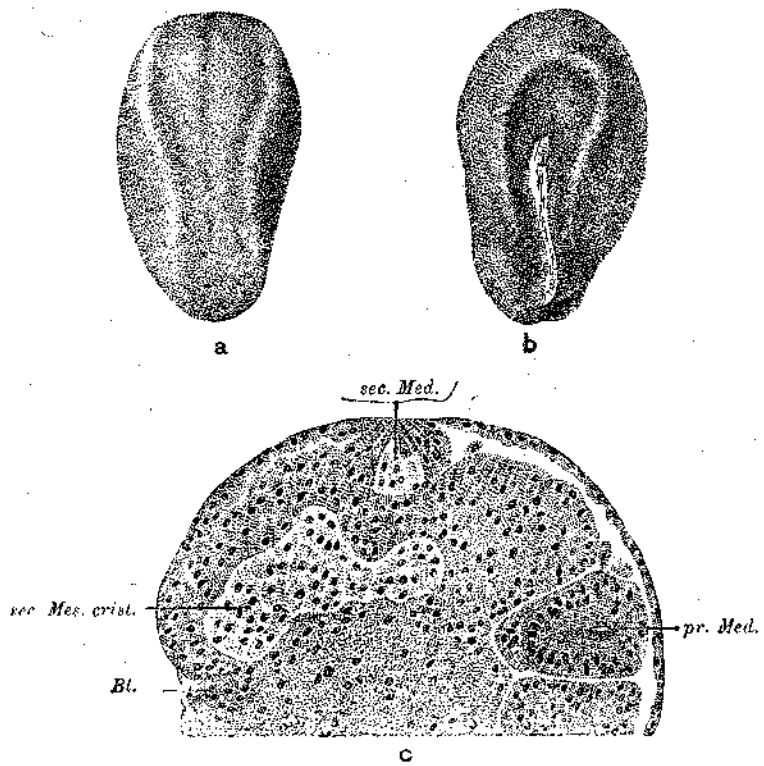


Рис. 553. *a* и *b*—зародыш Triton taeniatus в стадии нервной трубки с первичной и вторичной медуллярной пластинкой, которому эксплантат Tr. cristatus (презумптивная медуллярная пластинка) пересажен на правую сторону. В середине вторичной медуллярной пластинки виден удлиненный светлый имплантат cristatus (*b*) (увел. 20); *c*—поперечный разрез того же зародыша в области первичного рта (*Bl*); *pr. Med.*—первичная медуллярная трубка; *sec. Med.*—вторичная медуллярная трубка. Имплантат (светлый) с несколькими клетками во вторичной медуллярной трубке, с главной массой в мезодерме (*sec. Mes. crist.*) (увел. 100, по Шпеману и Мангольд, 1924).

креста образуются зародыши с тремя раздельными организаторными участками, как показывает схема рис. 558 (тип II). Но так как и ч а с т и организаторного участка способны образовать также медуллярные и осевые пластинки, то должны развиться зародыши с тремя

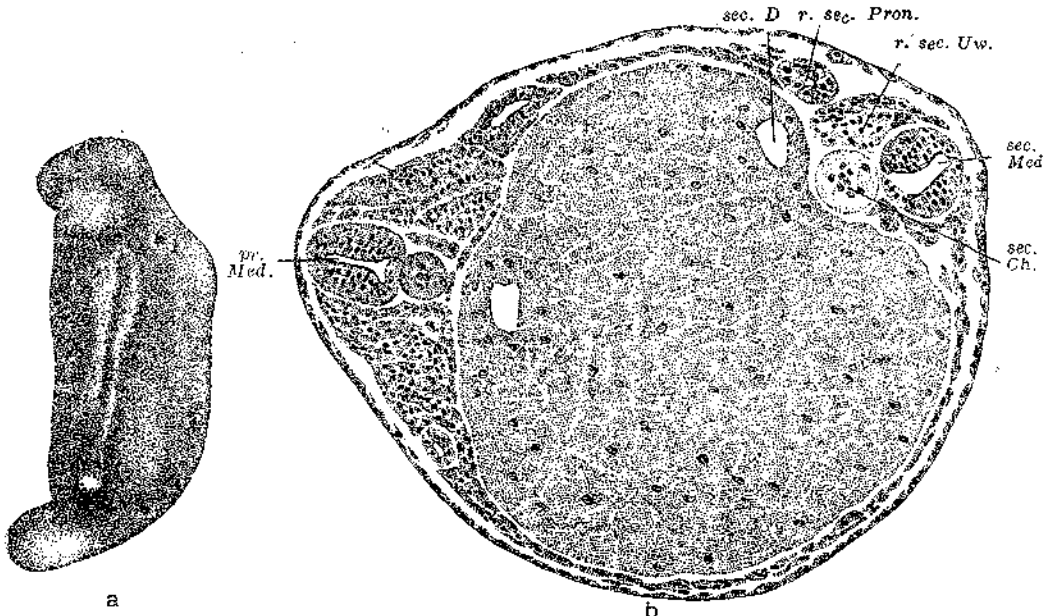


Рис. 554. *a*—зародыш Triton taeniatus, которому пересажен организатор Tr. cristatus (на поздней стадии гаструляции); вид слева. Видны вторичные зачатки хвоста, медуллярной трубки, первичных позвонков и слуховых пузырьков (увел. 20); *b*—поперечный разрез зародыша на высоте предпочки. Налево—первичные, направо—вторичные осевые органы. *r. sec. Pron.*—правая вторичная предпочка; *sec. D*—вторичный кишечник; *r. sec. Uw.*—правый имплантированный первичный позвонок; имплантат обозначен светлым, как и хорда (*sec. Ch.*) и в правом вторичном сомите (увел. 100, по Шпеману и Мангольд, 1924).

медуллярными пластинками (рис. 560, *d*, 561). Если же у одного зародыша первая борозда проходит приблизительно фронтально, а вторая—приблизительно медиально, то тем самым даны обе возможности, представленные схематически на рис. 559: либо образуется один зародыш, происходящий от слияния одного целого и двух частей организаторного центра, либо образуется три отдельных организаторных участка—один целый и две части, причем у зародыша появляется три осевых органа. Конечно не исключена возможность того, что там, где сходятся приблизительно одинаково направленные части организаторных участков, наряду с едиными образованиями появляются и множественные зачатки медуллярных пластинок благодаря участию индифферентного материала яйца; следовательно тип I образует 2 зачатка (рис. 560, *c*), тип III—2 или 3, а тип II—даже 4. Все эти комбинации найдены Мангольдом и Зейделем; они наблюдались в равной мере как при гомопластических сращиваниях (taeniatus + taeniatus), так и при гетеропластических (alpestris + taeniatus). Так как в этих опытах наряду с едиными нормальными гигантскими зародышами появляются и такие, которые содержат 2, 3 и 4 медуллярных пластинки, то можно заключить, что в нераздробившемся яйце, или в двуклеточном зародыше, заранее заложены организаторные участки и что два до того раздельных

целых организационных участка могут сливаться воедино, так же как и отдельные части их могут перерегулироваться в цельные зачатки.

Указанный выше метод ксенопластической пересадки позволил проверить важный вопрос: каким образом происходит индукция при обмене кусков зародышей, принадлежащих к разным родам (порядкам), у которых в данном месте развиваются совершенно различные органы. Так, личинки Urodela (Triton) имеют на голове так называемые опорные нити

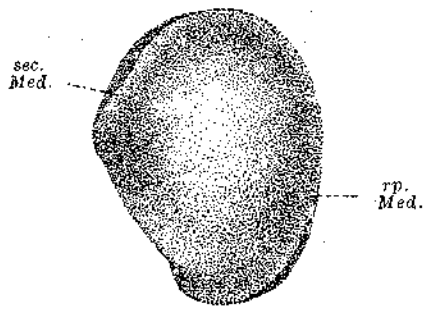


Рис. 555. Зародыш Triton taeniatus с вторичным эмбриональным зачатком, индуцированным материалом краевой зоны бластулы. Вид слева. Вторичные медуллярные валики (*sec. Med.*) впереди переходят в первичные (*pr. Med.*) (увел. 20, по Баутцману, 1926).

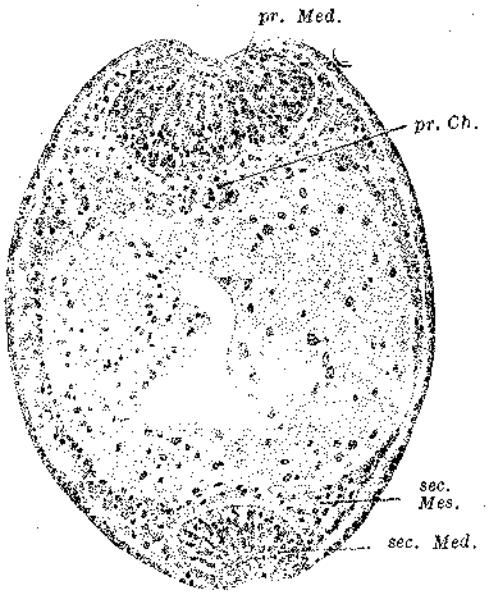


Рис. 556. Поперечный разрез через переднюю треть зародыша тритона рис. 550. *pr. Ch.*—первичная хорда; *pr. Med.*—первичная, *sec. Med.*—вторичная медуллярная пластинка; *sec. Mes.*—вторичная мезодерма (увел. 65, по Баутцману, 1926).

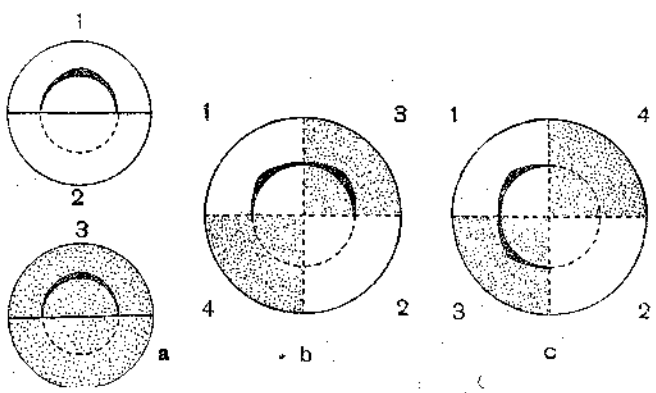


Рис. 557. Схематическое изображение двух слившихся зародышей тритона на стадии двух клеток. *a*—два нормальных зародыша, первая борозда—фронтальная; *b* и *c*—два двойных зародыша типа I. Порядок бластомеров 1, 3, 2, 4 и 1, 4, 2, 3 дает одинаковое положение слившихся зародышей (по Мангольду, 1920).

(балансеры) и обладают зубами, а у Anura (Rana) вовсе нет нитей, а вместо них на этом месте имеются присоски, вместо же зубов роговые челюсти—орган, совершенно иной по строению и происхождению. Получит ли

тритон, которому в область презумптивной ротовой впадины пересажена индифферентная эктодерма, балансеры и зубы, как реципиент (хозяин—тритон), или присоски и роговые челюсти, как тот, от кого пересажены зачатки (Rana, Hyla)? Опыты, поставленные Шпеманом, показали, что

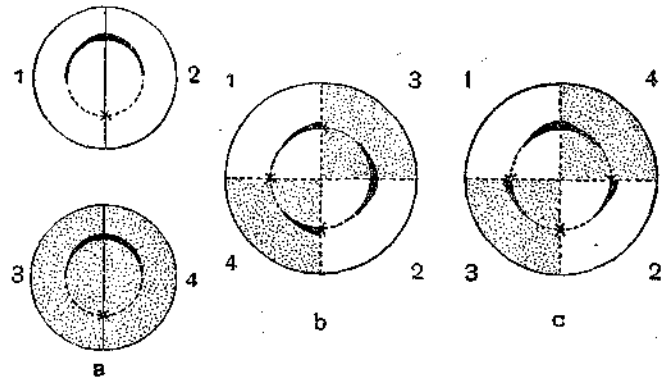


Рис. 558. Схематическое изображение двух слившихся зародышей тритона на стадии двух клеток. *a*—два нормальных зародыша, первая борозда у обоих—медиальная; *b* и *c*—двойные зародыши типа II, происшедшие путем слияния двух медиально раздробившихся яиц на стадии двух клеток. Порядки бластомеров 1, 3, 2, 4 (*b*), но 1, 4, 2, 3 (*c*) дают одинаковый результат (по Мангольду, 1920).

брюшной эпидермис Rana и Hyla в новой среде тритона действительно настолько превратился в головной эпидермис, что образовал органы головы, но только не тритона (балансеры и зубы), а присоски и роговые челюсти Rana. Так, рис. 562 и 563, представляющие область головы тритона,

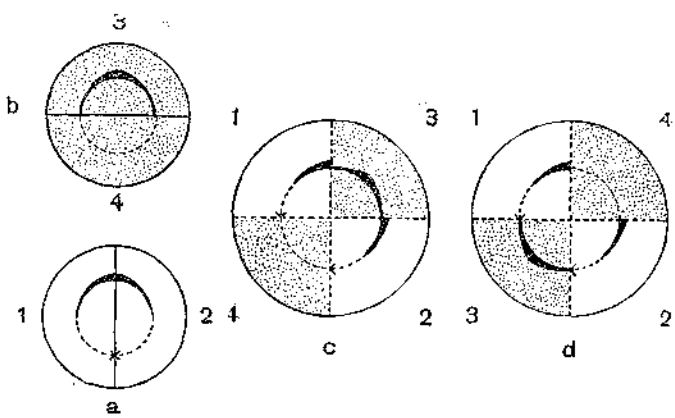


Рис. 559. Схематическое изображение двух слившихся зародышей тритона на стадии двух клеток. *a* и *b*—двуклеточные стадии: *a*—с медиальной, *b*—с фронтальной первой бороздой; *c*—тип III и *d*—тип IV. Слияние медиально и фронтально раздробленных яиц на стадии двух клеток; *c*—тип III, порядок бластомеров 1, 3, 2, 4; *d*—тип IV, порядок бластомеров 1, 4, 2, 3 (по Мангольду, 1920).

которому в ротовую впадину был пересажен брюшной эпидермис Rana, показывает присоску (клейкие органы) вместо балансера (опыт Шотте). Еще показательнее опыт Гольтфретера (рис. 564 и 565), где на личинке тритона, которой в ранней стадии гаструляции в ротовую область был пересажен презумптивный эпидермис Hyla, на левой стороне развился нор-

мальный балансер, а справа внизу—роговые челюсти. Этот последний опыт представляет особенный интерес, потому что оба рода вооружения рта совершенно разного происхождения и по строению и происхождению ничего общего между собой не имеют. Эпидермис Anura таким образом также

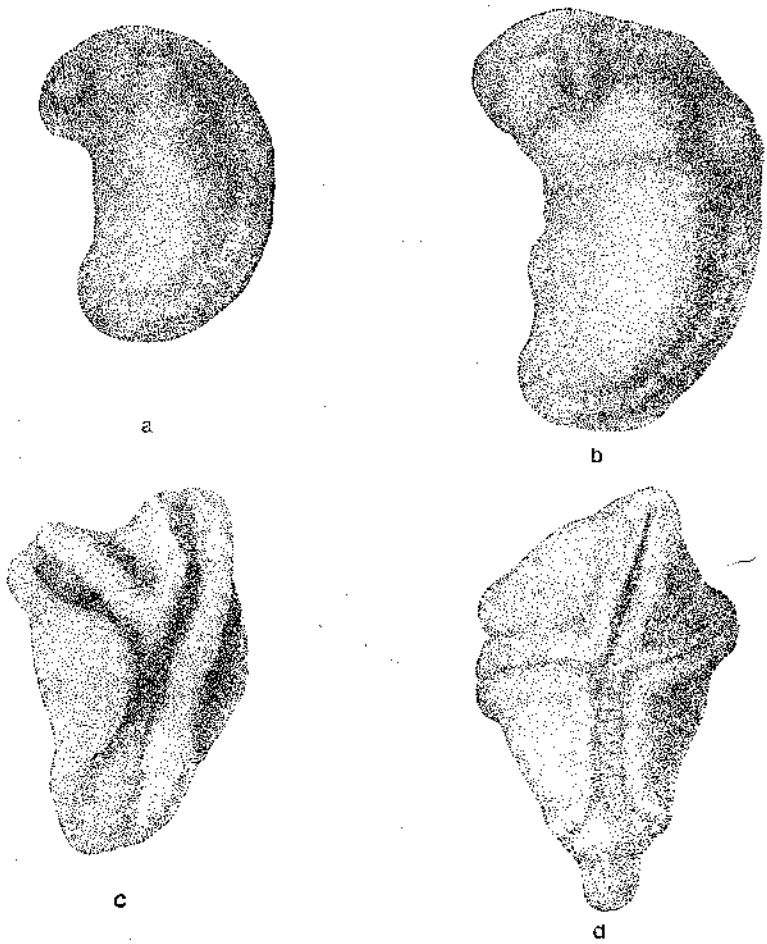


Рис. 560. Triton taeniatus. *a*—нормальный зародыш; *b*—гигантский зародыш того же возраста с единой осевой системой, образованный путем перекрестного слияния на стадии двух клеток (тип I и III). Возраст—3½ дня. Глазные пузыри, первичный позвоночник, жаберные валики и валики предпочек соответствуют нормально размерам зародыша; *c*—гигантский зародыш с двумя соприкасающимися осевыми системами—результат перекрестного слияния на стадии двух клеток (измененный тип I). Наружные валики образуются из обеих медуллярных пластинок в задней части зародыша. Анальное отверстие едино. (Зародыш образовал duplicatas anterior, хорды все время оставались двойными, просвет медуллярных трубок в задней части зародыша единый. Задний единый просвет кишечника ветвится.) Возраст 2½ дня; *d*—гигантский зародыш с тремя осевыми системами, из которых в средней части зародыша обе наружных отклоняются в сторону под углом 90°—результат перекрестного слияния на стадии двух клеток (тип II и IV). На заднем конце зародыша заметен небольшой вырост. Налево от выроста проходит желобок левой медуллярной трубки, направо—средней и правой трубки, направляющиеся к общему анальному отверстию на спинной стороне зародыша. Возраст—3 дня (увел. 30, по Мангольду и Зейделю, 1927).

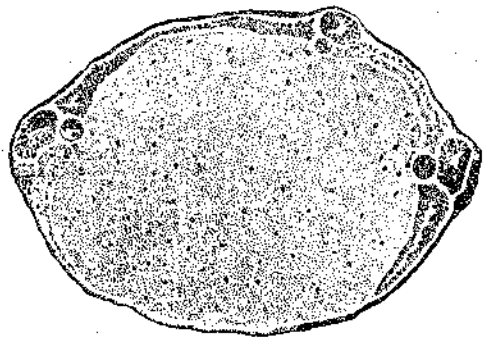


Рис. 561. Tr. taeniatus и Tr. alpestris. Поперечный разрез через тройное образование, которое появилось в результате гетеропластического перекрестного слияния двуклеточных зародышей (тип IV). Вещества alpestris темного цвета, taeniatus—светлого. По распределению этих веществ (на 4 сектора) можно еще распознать первоначальное их распределение во время слияния. В энтодерме распределение веществ не обозначено. Возраст зародыша $3^1/_4$ дня. Все три оси развиты полностью (увел. 50, по Мангольду и Зейделю, 1927).

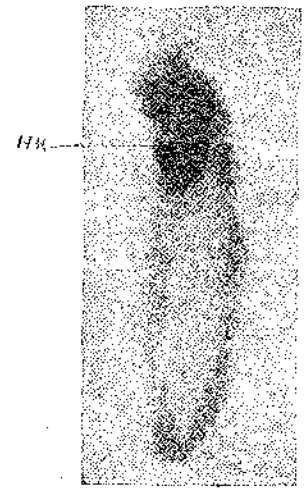


Рис. 562. Зародыш Triton taeniatus. Вентрально спереди кусок эпидермиса Rana esculenta несколько наискось покрывает кроме ротовой впадины часть левого глаза. Поперечная полоса в ротовой впадине сильнее пигментирована и выделяет секрет. *Hn*—присоска (увел. 20, по Шпеману и Шотте, 1932).

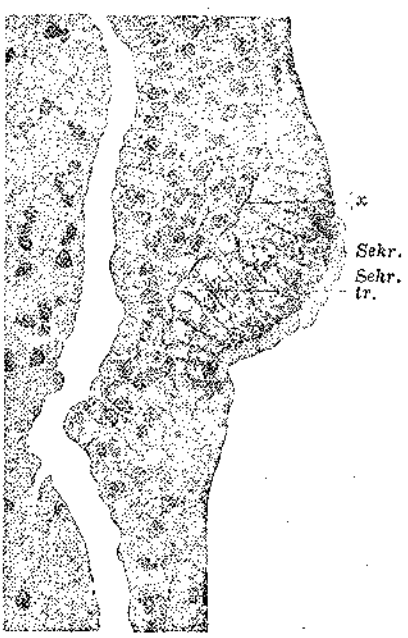


Рис. 563. Присоска (рис. 557). *x*—граница наружного эктодермального слоя с капельками секрета (*Sekr. tr.*) внутри клеток и связанного с ним слоя тягучего при жизни секрета (*Sekr.*) на поверхности (увел. 250, по Шпеману и Шотте, 1932).



Рис. 564. Голова личинки Triton taeniatus, которому на ранней стадии гаструляции был пересажен в область головы брюшной эктодермис Hyla. Спереди слева балансер тритона, спереди в середине роговая челюсть, образованная имплантантом Hyla (увел. 2 оригинал по Гольтфретеру).

развивается сообразно месту пересадки в области головы тритона и дает органы ротовой области, но эти индуцированные новым положением органы являются органами не тритона, а органами Anura, т. е. это значит, что имплантированный клеточный материал может вызвать развитие только таких органов, которые соответствуют его генетической конституции, его норме реакции.

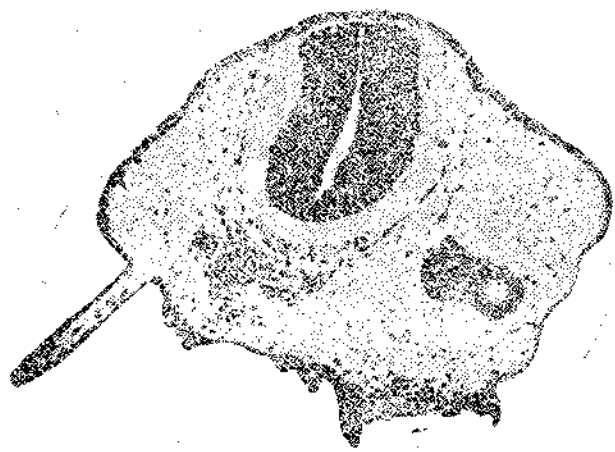


Рис. 565. Поперечный разрез личинки, подобной той, которая представлена на рис. 559. Налево—балансер, справа внизу—роговая челюсть (увел. 75, оригинал по Гольтфретеру).

Совершенно совпадающие результаты получил Мангольд при пересадке брюшного эпидермиса тритона в область головы аксолотля (рис. 566). Как мы уже видели, личинки тритона образуют в этом месте балансеры, которых нет у аксолотля. У последнего образуется только незначительное утолщение. Пересаженный в головную область аксолотля брюшной эпидермис тритона развивается в личинке аксолотля в балансеры, т. е. и здесь происходит опять превращение эпидермиса тритона соответственно местоположению в органы головы, но согласно генотипической конституции клеток тритона — в опорные нити (рис. 567).

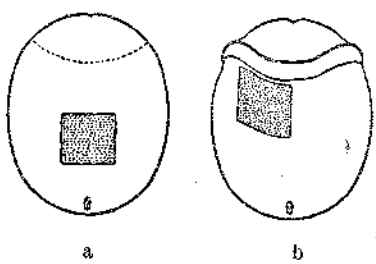


Рис. 566. Схема операции рис. 562: пересадка презумптивного брюшного эпидермиса начинающей образовываться нейрулы Triton taeniatus (*a*) в правую лицевую область нейрулы аксолотля. Оба зародыша с вентральной стороны. Трансплантат помечен пунктиром (по Мангольду, 1931).

Исследования Шпемана и его учеников дали таким образом много ценных указаний относительно организационных центров, их распределения и продолжительности действия в зародышах тритона, однако на вопрос о том, к а к происходит индукция, эти опыты не могут пока дать удовлетворительного ответа. Из опытов ксенопластической трансплантации (от одного рода к другому) можно только сделать тот вывод, что действие, исходящее от организатора, не специфично. Распределение организаторов наводит на мысль, что здесь образуется какое-то вещество, которое передается дальше и действует индуцирующе на остальной материал зародыша. Что это действительно так, недавно доказал своими интересными опытами Гольтфретер. Он убивал кипячением материал зародыша, способный индуцировать, и, накладывая эпидермис на такой материал (в тканевой культуре), побуждал первый к образованию органов. Так, рис. 568 представляет пузырек клеток с нервной трубкой и окружающей мезенхимой

и зачатками органов, образовавшихся из презумптивного эпидермиса через несколько дней после 48-часового накладывания на него мате-



Рис. 567. Головной конец личинки аксолотля (с вентральной стороны), на которую пересажен в одну сторону головной области брюшной эпидермис Triton taeniatus (см. рис. 566). Через 9 дней после операции в эпидермисе taeniatus развился балансер, отсутствующий справа в эпидермисе аксолотля (увел. 220, по Мангольду, 1931).

риала медуллярной пластинки, высушенного при 60°. При помощи такого отмершего субстрата Гольтфретер посредством имплантации



Рис. 568. Triton taeniatus. Кожный пузырек с нервной трубкой и мезенхимой. Последняя развилась из чисто презумптивного эпидермиса после 48-часового контакта с веществом медуллярной пластинки Triton alpestris, высушенной при 60° (увел. 85, оригинал по Гольтфретеру).

добился индукции во второй раз в новом хозяине и, повторяя превращение, даже в третий и четвертый раз.

2. *Мозаичные яйца*

Уже простое наблюдение нормального развития в некоторых случаях дает возможность проследить развитие из отдельных бластомеров не только отдельных зародышевых листков, но и целых органов. Путем многократных делений при дроблении наступает распределение заранее заложенной в яйце мозаики зачатков,—отсюда и предложенное Гейдером для такого рода яиц название м о з а и ч н ы х. Экспериментальное исследование, с извест-

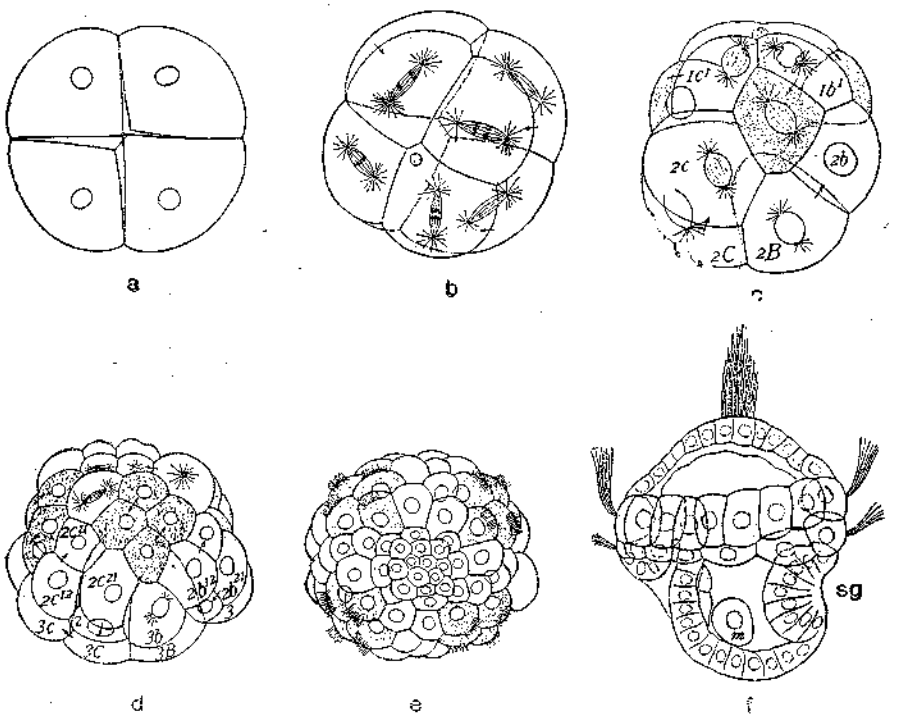


Рис. 569. Дробление яйца Patella (по Вильсону, 1904).

ными ограничениями, подтвердило мозаичный характер дробления этого типа яиц. На некоторых характерных примерах мы с ним и познакомимся.

К указанному типу относятся прежде всего яйца аннелид и моллюсков.

Опыты Вильсона на яйцах улитки Patella coerulea ясно указывают на мозаичный характер дробления этих форм. Patella дает типичный пример так называемого спирального дробления [1]; в противоположность Dentalium здесь отсутствует только так называемый желточный мешок (рис. 569). На стадии восьми клеток (*b*) появляются четыре микро- и четыре макромера; на 16-клеточной стадии (*c*)—четыре больших базальных клетки ($2A, 2B, 2C, 2D$), четыре более узких клетки на верхнем полюсе ($1\,a^1$—$1\,d^1$) и четыре меньших клетки в области экватора, из которых четыре равной величины образуют второй «квартет» ($2\,a$—$2\,d$), а четыре остальных, несколько меньших и поочередно под ними расположенных, образуют

[1] Это название происходит оттого, что медиальные плоскости дробления отдельных поясов клеток не совпадают друг с другом вследствие наклонной установки осей деления ядра.

первичные трохобласты (1 a^2—1 d^2) (на рисунке они обозначены не буквами, а пунктиром). Путем последовательного равномерного дробления последние образуют 16 клеток (по 4 в каждой из 4 групп) первичного прототроха[1]. Дальнейшее развитие, которое точно так же протекает строго мозаично, представлено на рис. 569. Для наших целей достаточно указать, что в 8—10-часовом зародыше (*e*) 16 первичных трохобластов первыми образуют реснички (так называемая стадия трохофоры).

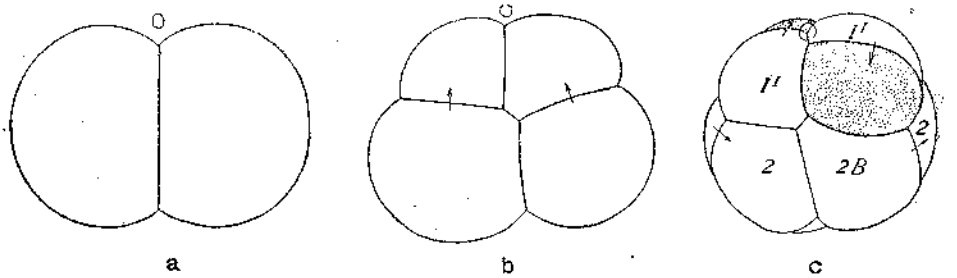


Рис. 570. Развитие полубластомера Patella (по Вильсону, 1904).

Из изолированных на разных стадиях развития бластомеров или групп бластомеров развиваются только части зародыша. Недостающие части не восстанавливаются, регуляция не наступает. Так, из изолированного полубластомера развивается 8-клеточная стадия ($^{16}/_{2}$) с трохобластами, число которых равно только д в у м (рис. 570). И другие клетки точно так же соответствуют половине нормальной 16-клеточной стадии.

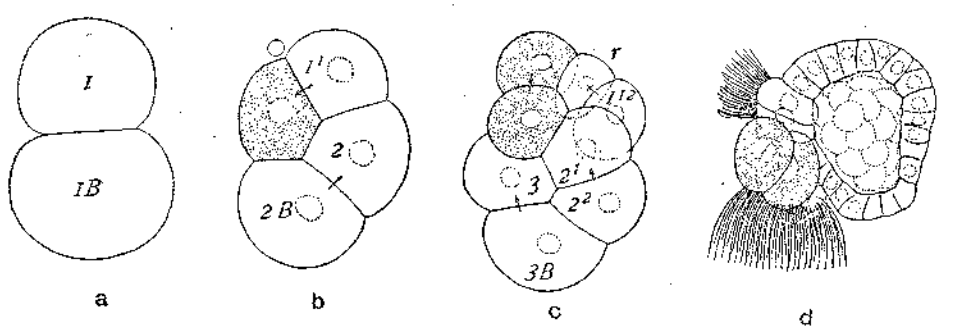


Рис. 571. Образование четвертной личинки из четвертного бластомера Patella (по Вильсону, 1904).

$^1/_4$-бластомер на 4-клеточной стадии дает картину дробления, соответствующую $^1/_4$ нормальной 16-клеточной стадии и развивается дальше в $^1/_4$-трохофорную личинки (рис. 571). Изолированный $^1/_8$-микромер образует уже на стадии 4 клеток ($^{32}/_{8}$) два первичных, лежащих однако рядом трохобласта и тем самым соответствует $^1/_8$ части 32-клеточной стадии. Наконец изолированные трохобласты ($^1/_{16}$-бластомер) дают при втором дроблении 4 первичных трохобласта с ресничками—этот результат особенно наглядно показывает мозаичный характер дробления у Patella (рис. 572).

[1] Прототрох представляет собой верхний поясок ресничек, которые характеризуют трохофорную личинку аннелид и моллюсков.

Эти результаты были дополнены другой серией опытов, поставленных Вильсоном. В яйце моллюска Dentalium еще до его созревания заметны различные зоны: на обоих полюсах—по одному лишенному пигмента участку, а между ними—красновато-коричневая экваториальная зона. При первом делении верхний анимальный лишенный пигмента участок, так же как и пигментная зона, делятся на две равные части (клетки AB и CD), а вещество непигментированного участка вегетативного полюса одновременно отшнуровывается при этом в виде шара, с виду напоминающего клетку,—

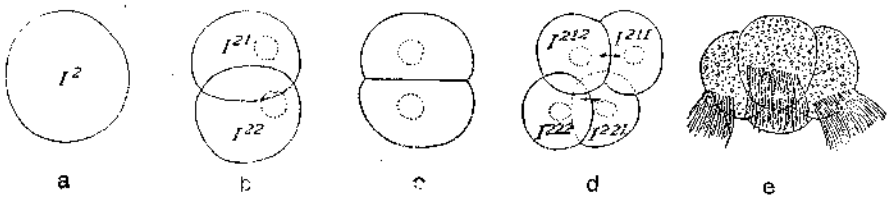


Рис. 572. Развитие $^1/_8$-бластомера (трохобласт) с образованием четырех снабженных ресничками первичных трохобластов (по Вильсону, 1904).

это так называемый первичный желточный мешок (рис. 573). Однако этот шар не является третьей клеткой; желточный мешок связан с клеткой CD тонким шнурочком и скоро вновь сливается с этой клеткой. В результате первого дробления появляется маленькая клетка AB и большая CD, содержащая весь материал лишенного пигмента вегетативного полюса. При последующем делении желточный мешок образуется снова и сли-

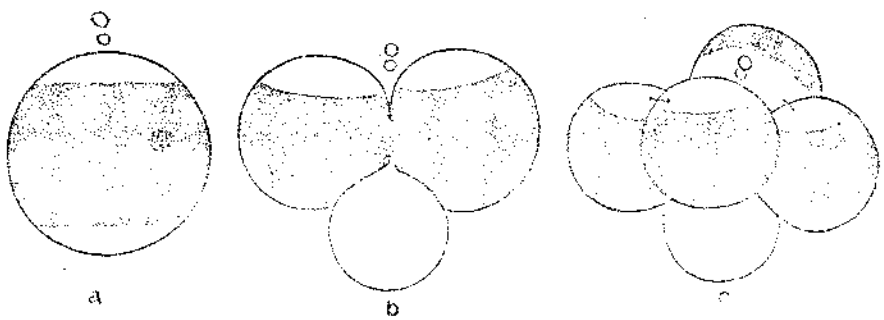


Рис. 573. Дробление яйца Dentalium с различными зонами плазмы. *a*—яйцо после деления созревания; *b*—двуклеточная стадия с первичным желточным мешком (s_1) *c*—четырехклеточная стадия с вторичным желточным мешком (s_2) (по Вильсону, 1904, из Бухнера).

вается с клеткой D (рис. 573, *c*). То же самое происходит и при третьем дроблении, так что на стадии 8 клеток (зародыш состоит из четырех макро- и четырех микромеров) клетка D содержит вещество так называемого желточного мешка, который больше не появляется. На 16-клеточной стадии большая часть вещества так называемого желточного мешка попадает в клетку DII—так называемый соматобласт. Производные клетки D при третьем и четвертом делении образуют средний зародышевый листок—мезодерму.

Если удалить первичный желточный мешок двуклеточной стадии, то развивается трохофорная личинка, лишенная так называемого апикального органа и посттрохальной области (рис. 574, *b*, 575). Следовательно

плазма этого желточного мешка должна содержать «зачатки» указанного теменного органа и посттрохальной области. Если же удалить желточный мешок на стадии 4 клеток, то отсутствует только посттрохальная область, апикальный же орган развивается (рис. 574, *c*). Следовательно между первым и вторым дроблением один или больше факторов, необходимых для развития апикального органа, должны перейти из вегетативной части клетки *CD*, содержащей вещество желточного мешка, в анимальную. Точно

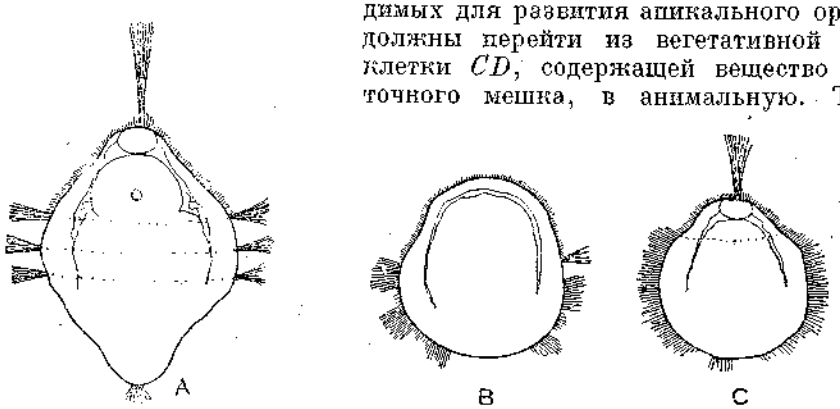


Рис. 574. *A*—нормальная трохофорная личинка Dentalium; *b*—личинка после удаления первичного и *c*—после удаления вторичного желточного мешка (по Вильсону, 1904).

так же и изолированные клетки *A*, *B*, *C* дают сходные с указанной дефективные личинки; напротив, клетка *D* дает нормальную трохофорную личинку. В неоплодотворенном яйце следовательно уже заранее должны содержаться «органообразующие вещества», которые по мере дробления яйца попадают в определенные клетки.

Другим наглядным примером мозаичного дробления служат яйца нематод. Лучше всего описано и экспериментально исследовано развитие Ascaris megalocephala (Бовери). Первая борозда дробления делит оплодотворенное яйцо на две неравных по величине клетки, из которых одна (*AB*) как правило беднее желтком и больше, чем P_1. Дорзальная клетка *AB* является первичной соматической клеткой, вентральная же—P_1—клетка зачаткового пути. P_1 делится при втором дроблении в направлении предыдущей оси дробления на *EMSt* и P_2, тогда как *AB* делится в перпендикулярном направлении к предыдущей оси на *A* и *B*. При этом образуется Т-образная фигура, которая благодаря перемещению бластомеров принимает форму ромба. Таким образом уже на этой ранней стадии можно установить билатеральную симметрию и оси будущего червя (рис. 576). Ближайшее

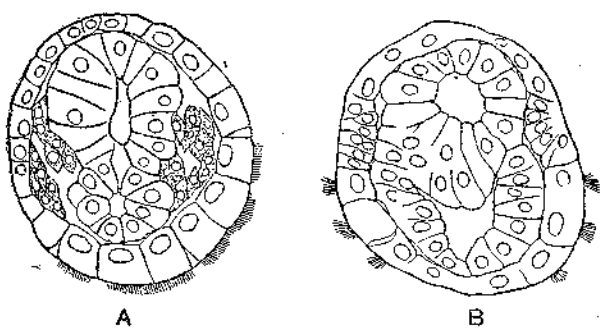


Рис. 575. *A*—разрез через нормальную трохофорную личинку Dentalium; *B*—разрез через личинку, развивающуюся из яйца, лишенного желточного мешка. В *A* между кишечником и стенкой тела видны клетки целомического мезобласта (пунктир), в *B* они отсутствуют (по Вильсону, 1904).

дробление делит клетки A и B каждую на две одинаковых клетки A и α и B и β, из которых впоследствии образуется эктодерма; $EMSt$ таким же образом делится на MSt и E; P_2—на P_3 и C. Из клеток MSt и E образуется впоследствии мезо- и эндодерма и кроме того стомодеум. P_2 образует спустя два дробления первичные половые клетки P_4. Мы видели выше, что P-клетки отличаются от остальных клеток дробления яйца Ascaris по числу содержащихся в них хромосом; являясь клетками зачаткового пути, они содержат полный набор хро-

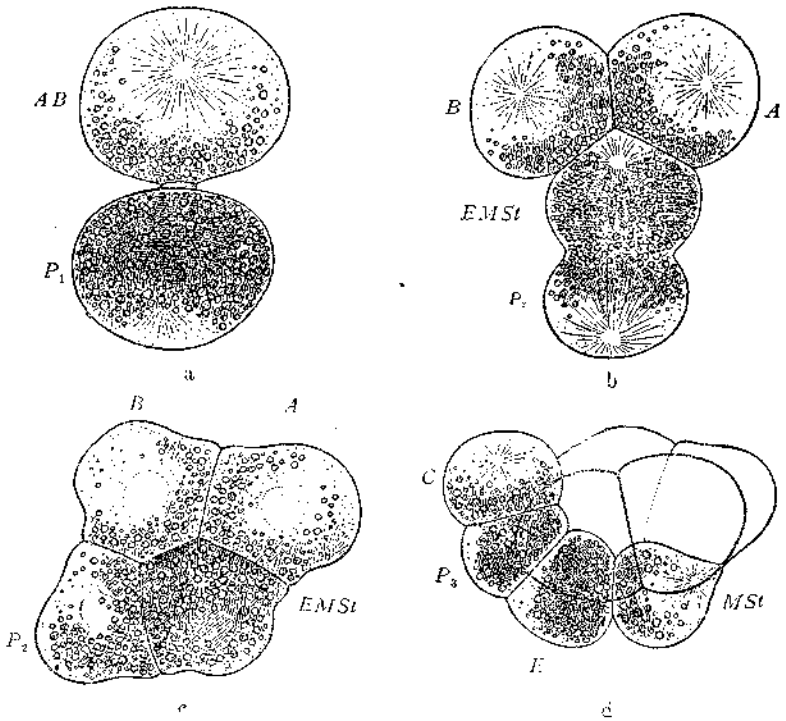


Рис. 576. Дробление яйца Ascaris megalocephala до 8-клеточной стадии. A, B—дорзальные клетки, будущая эктодерма; P_1, P_2, P_3—первая, вторая и третья клетки зачаткового пути; E и MSt—первичные клетки энтодермы (из них же образуется стомодеум и большая часть мезодермы); C—первичная соматическая клетка 3, из которой развивается так называемая хвостовая часть зародыша, т. е. часть экто- и мезодермы (по Бовери, 1910).

мосом, тогда как в соматических клетках часть хромосом из ядра удалена (см. стр. 326, рис. 306). Можно было бы поэтому предположить, что разное содержание хроматина определяет судьбу бластомеров; однако Бовери показал, что это не так, но что, наоборот, в зависимости от свойств плазмы число хромосом может уменьшаться или оставаться постоянным. *Обратимся однако к потенции отдельных бластомеров.*

Опыты с умерщвлением отдельных бластомеров аскариды при помощи ультрафиолетовых лучей устанавливают мозаичный характер дробления яйца Ascaris (Стевенс). Остающиеся в живых клетки дают именно то, что они дали бы, оставаясь соединенными с другими клетками. Другими словами, зачатки органов, которые могли бы развиться из умерщвленных клеток, выпадают, и в результате развиваются характерные уродливые личинки.

Тем не менее в нераздробившемся яйце Ascaris будущее развитие зародыша не окончательно детерминировано. Как показали Бовери и Хог, путем центрифугирования можно удалить из яйца отдельные крупные части протоплазмы, и несмотря на это остаток яйца развивается в виде целого, только несколько уменьшенного зародыша.

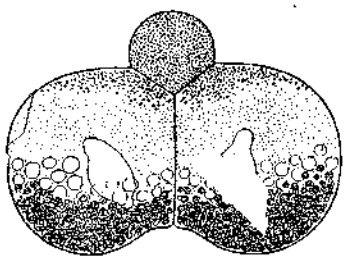


Рис. 577. Так называемое шариковое яйцо Ascaris megalocephala в двуклеточной стадии (по Бовери, 1910).

Опыты Бовери с центрифугированием яиц дали еще и другие результаты, которые во многих отношениях представляют большой интерес. Если долгое время подвергать энергичному центрифугированию яйца Ascaris, а затем, не прекращая центрифугирования, дать им развиваться, то во многих случаях (до 36%) после деления появляется маленький плазматический шарик, состоящий из более тяжелых гранул плазмы и расположенный в первой борозде дробления (рис. 577). Такие «шариковые яйца» (Balfeier) отличаются тем, что оба первых бластомера всегда имеют равную величину и что плоскость дробления точно перпендикулярна к той слоистости, которая образована центрифугированием. Аномалии возникают тогда, когда центробежная сила действует в направлении оси яйца; в этом случае ядерное веретено располагается перпендикулярно к оси яйца, тогда как нормально первая борозда дробления проходит поперечно к оси яйца, т. е. первое веретено дробления совпадает с осью яйца. Если представить себе структуру, на которой основана полярность, а следовательно и существование оси яйца, в виде параллельной слоистости, то изменение положения веретена должно привести к тому, что каждый бластомер содержит половину всех слоев яйца. Этим и объясняется полная эквивалентность обеих клеток (рис. 578). Укажем еще только, что характерное для «шариковых яиц» развитие может наступать и у таких яиц, которые делятся во время энергичного центрифугирования, не сопровождаемого однако отшнуровыванием шарика.

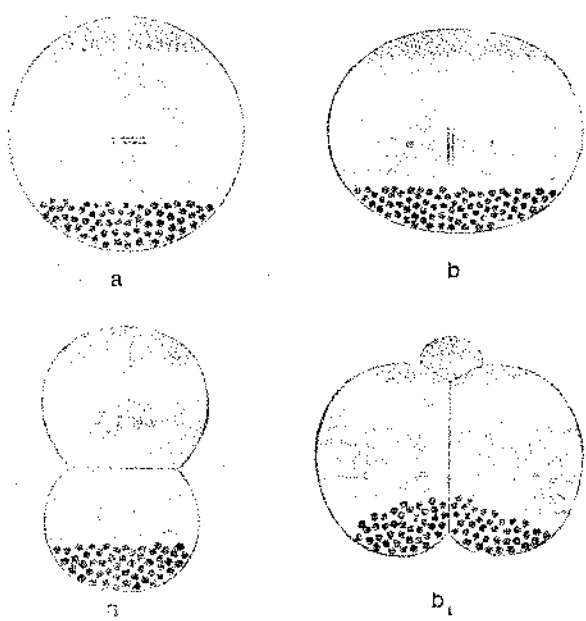


Рис. 578. Схема первого дробления и распределения различных зон плазмы яйца Ascaris при фронтальном (a, a_1) и медиальном (b, b_1) дроблении так называемого шарикового яйца (по Бовери, 1910).

Каждый бластомер такого «шарикового яйца», как показывает последующее его развитие, обладает всеми свойствами нормального бластомера

P_1, тогда как свойства нормального бластомера AB в нем совершенно исчезли. Иначе говоря, здесь наступает развитие двойных зародышей, которые лишены производных клеток AB (рис. 580, *a*). Этот факт подтверждается еще тем, что при умерщвлении полубластомера «шарикового яйца» остающаяся половина продолжает дробиться так же, как и изолированно развивающаяся клетка P_1 нормального зародыша. Каждый самостоятельно развивающийся полубластомер «шарикового яйца» ведет себя следовательно во всех частях так же, как нормальный полубластомер P_1.

Тот же результат, так называемое «шариковое» дробление, получается, как указано выше, и с целыми яйцами; мы сталкиваемся здесь следова-

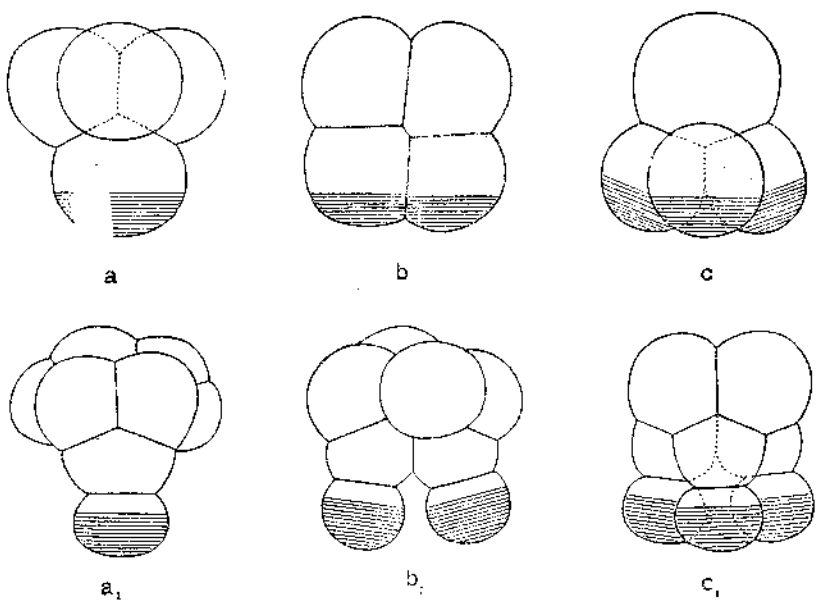


Рис. 579. Схема, поясняющая образование трех типов из одновременно дробящегося на 4 части диспермичного яйца Ascaris. *a*, a_1—тип I с тремя клетками AB и одной клеткой P_1; *b*, b_1—тип II с двумя клетками AB и двумя клетками P_1; *c*, c_1—тип III с одной клеткой AB и тремя клетками P_1 (по Бовери, 1910).

тельно с замечательным фактом: целое яйцо, не лишенное ни одной из своих частей, не в состоянии дать полного зародыша. У него нехватает клетки AB и ее производных, т. е. большей части эктодермы; образуется только брюшная часть зародыша. Эти отношения можно вместе с Бовери выразить в несколько парадоксальной форме: так, целое регулирует свое развитие, превращаясь в составную свою часть, но только бóльших размеров.

Дальнейший анализ «шариковых яиц» приводит к тому важному выводу, что характер и судьба бластомеров определяются не свойствами ядра, но что, наоборот, уменьшение величин ядер определяется свойствами клеточной плазмы, в которую попадает соответствующее ядро (ср. рис. 578). В «шариковых яйцах» изменилась только плазматическая дифференцировка, и первая плоскость дробления совпадает с осью яйца, вследствие чего полярно ориентированная клеточная плазма распределяется на две равные части, тогда как при нормальном дроблении первая плоскость дробления располагается перпендикулярно к оси яйца и делит слоистую прото-

плазму на две неравные части. Это различие свойств обоих первых бластомеров является в последнем случае причиной последующего различного поведения обоих клеточных ядер; при этом уменьшение хроматина

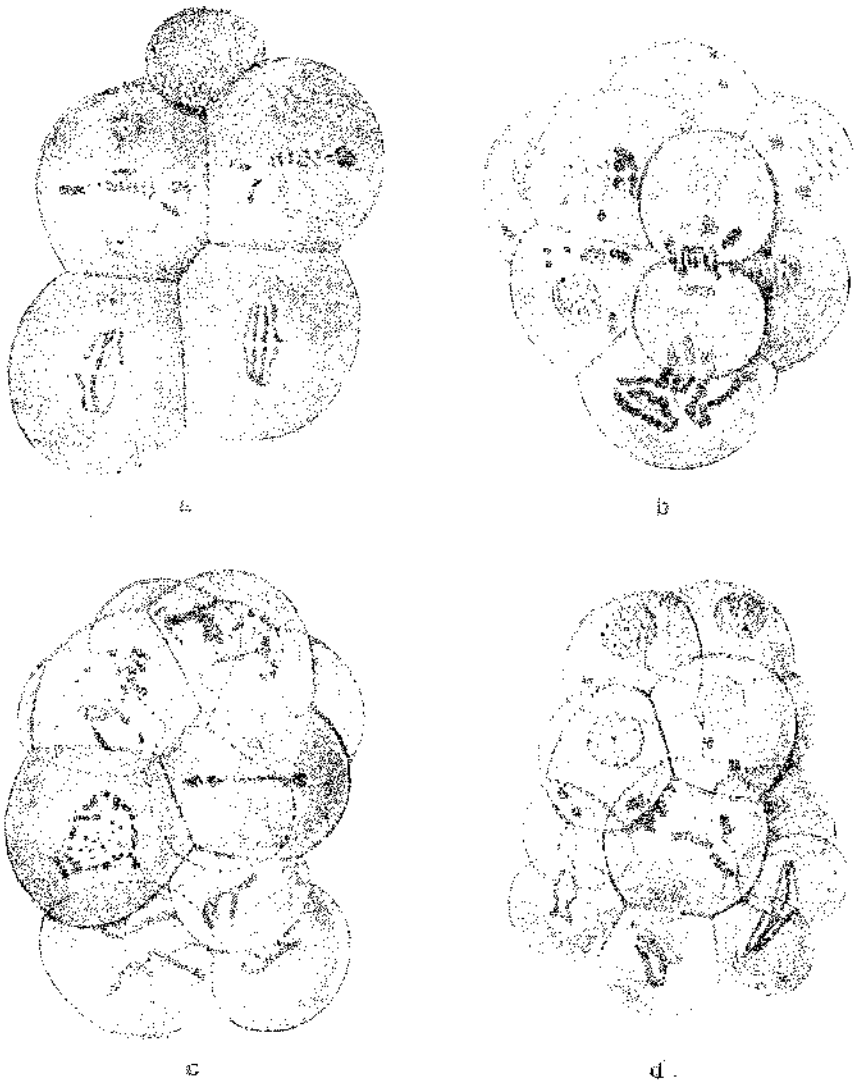


Рис. 580. *a*—шариковый зародыш Ascaris megalocephala при переходе от 4-клеточной стадии к 8-клеточной; *b*—*d*—диспермичные зародыши A. megalocephala bivalens: *b*—диспермичный тип I с брюшной стороны; *c*—диспермичный тип II; *d*—диспермичный тип III. Желтым обозначены клетки *AB*, синим—первичные соматические клетки *EMSt*, красным—первичные соматические клетки *C* и белым—клетки с половым зачатком (по Бовери, 1910).

нормально не наступает только в вентральной P_1-клетке, из которой образуются половые клетки, а при измененном направлении (оси) оба бластомера ведут себя подобно P_1-клетке.

Анализируя диспермичные яйца, сразу дробящиеся на 4 части, Бовери далее показал, что при таком делении плазматический материал яйца

аскариды распадается либо на три клетки AB и одну P_1, либо на две клетки AB и две P_1, либо наконец на одну клетку AB и три P_1 (рис. 579). В первом случае образуется всего один эмбриональный зачаток, однако с большим числом эктодермальных клеток (рис. 580, *b*), во втором случае—два параллельно расположенных нормальных зародыша (рис. 580, *c*), а в третьем—три эмбриональных зачатка с уменьшенным числом эктодермальных клеток (рис. 580, *d*). Эти опыты показывают, что характер клеток зачаткового пути (P_1) определяется не неравнонаследственным делением ядра, но что, наоборот, уменьшение количества хроматина вызывается определенными свойствами клеточной плазмы.

Поведение бластомеров аскариды при ненормальном дроблении (диспермия) показывает, что отдельные части зрелого яйца могут обладать потенциями целого. Таким образом из диспермичного яйца типа II образуется два связанных друг с другом комплекса клеток, из которых каждый ведет себя как нормальный зародыш. Яйцо аскариды ведет себя следовательно в этом случае как типичное регуляционное яйцо. В резком противоречии с этой совершенной регуляционной способностью стоит неизменная детерминированность каждого бластомера, наступающая немедленно после 1-го дробления. Эти бластомеры представляют собой либо AB, либо P_1, и каждый из них в отсутствии другого (при образовании «шариковых яиц») дает только те образования, которые он дал бы нормально в соединении с отсутствующей частью. Здесь следовательно нет и следа регуляции, но наблюдается строжайшая мозаичность.

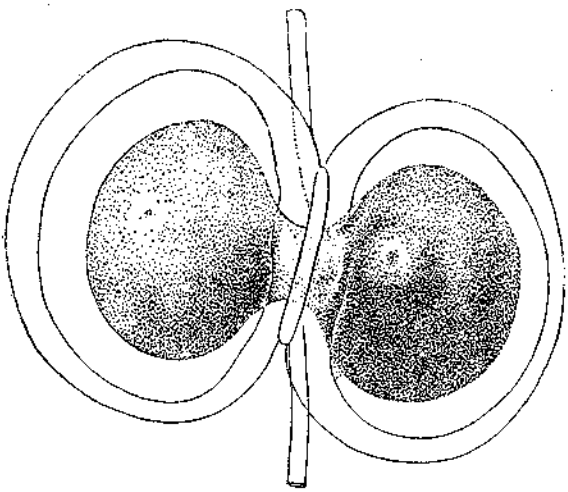
Такого рода факты стирают грань между регуляционными и мозаичными яйцами; различие между ними сводится просто-напросто к различию во времени наступления детерминирования. Можно в известной мере поспорить вместе с Бовери, что у морского ежа развитие начинается только после образования бластулы, у аскариды же—с первым дроблением.

3) Что является причиной детерминирования—неравнонаследственное деление ядра или дифференцировка плазмы?

Опыты над яйцами Dentalium и Ascaris с достаточной убедительностью показали, что различие проспективных потенций зависит не от различий в ядрах бластомеров, но от каких-то особенностей протоплазмы этих клеток. Однако так как старые теоретические воззрения Вейсмана и Ру переносили центр тяжести детерминирования на различие свойств ядер и в неравнонаследственном делении ядра видели важнейший источник детерминирования, то нам кажется необходимым несколько подробнее остановиться на тех опытах, которые прямо опровергают гипотезу неравнонаследственного деления.

Сдавливая между двумя стеклянными пластинками различные яйца (морского ежа—Дриш, Nereis—Вильсон, лягушки—О. Гертвиг), как это показал впервые Дриш, можно добиться того, чтобы первые 8—16 бластомеров расположились в одной плоскости рядом друг с другом; при этом деления ядер происходят совсем в других направлениях, и ядра попадают в совсем другие участки плазмы, чем при нормальном дроблении. При удалении пластинок дальнейшее развитие протекает при совсем ином расположении бластомеров, и несмотря на это из последних развиваются нормальные личинки. Измененное распределение ядер не оказывает следовательно никакого влияния на результат развития, а из этого можно заключить, что гипотеза неравнонаследственного деления ядра не может претендовать на правильность.

Точно так же и для яйца аскариды, у которого различный состав хроматина соматических клеток и клеток зачаткового пути наводит на мысль о существовании неравнонаследственного деления, уже Бовери путем анализа развития диспермичного яйца показал, что неравнонаследственное деление здесь исключается. Так как доказательства, приводимые Бовери, не поддаются краткому изложению вследствие сложности наблюдаемой здесь картины, мы остановимся подробнее на одном новом опыте Шпемана с яйцом тритона, который в очень наглядной форме опровергает гипотезу неравнонаследственного деления.



а

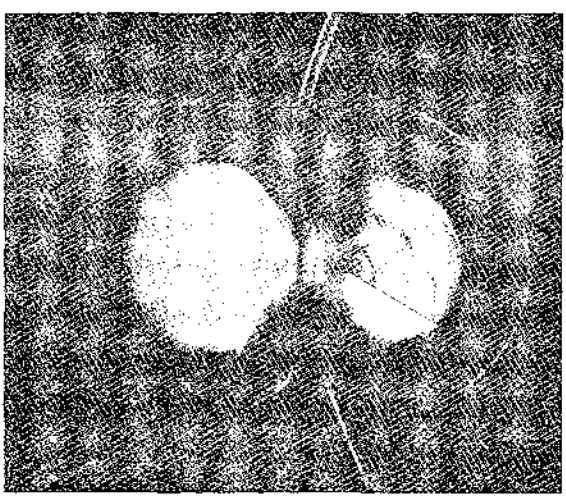


Рис. 581. *a*—яйцо Triton taeniatus, спустя некоторое время после оплодотворения внутри своей капсулы туго перетянутое волосяной петлей. Яйцевое ядро находится в правой половине; *b*—стадии дробления такого зародыша (10½ часов после искусственного оплодотворения). Правая часть состоит вероятно из 31 клетки, левая—содержит ядро (по Шпеману, 1914).

Оплодотворенные, но не дробившиеся яйца тритона можно перешнуровать таким образом, чтобы одна половина яйца содержала материнское и отцовское ядра, а другая, соединенная с ней тонким плазматическим мостиком, была совсем лишена ядра (рис. 581, *a*). Лишенная ядра половина яйца первое время не дробится, тогда как другая половина, содержащая оба копулировавших ядра, нормально дробится до 8-клеточной стадии. При следующем, четвертом, дроблении, при котором из восьми бластомеров образуется 16, одно из дочерних ядер ($^1/_{16}$ ядра), лежащее ближе всего к месту перешнуровки, проходит через плазматическую перемычку на другую сторону, после чего этот мостик прерывается (рис. 581, *b*). Теперь развитие наступает и в той части яйца, которая раньше оставалась безъядерной; при этом может развиться нормальный зародыш, который уступает другому только в темпе развития. В этом случае $^1/_{16}$ ядра и половина протоплазмы содержат следовательно еще все зачатки, необходимые для развития нормального зародыша.

Мы знаем из изложенных выше опытов Шпемана с перешнуровыванием зародыша на стадии двух клеток или на стадии бластулы, что результат опыта бывает различен в зависимости от того, проходит ли перешнуровывание приблизительно медиально или фронтально (см. рис. 547, стр. 587). То же самое верно и для этого опыта. При приблизительно фронтальном перешнуровывании та половина, которая лишь позднее получает ядро, может дать как спинную, так и брюшную половину зародыша, т. е. развитие может протекать нормально или привести к образованию индифферентной структуры, имеющей форму шара. В спинной половине яйца для нормального развития осевых органов может быть достаточно присутствия одной части ядра, тогда как в брюшной половине несмотря на наличие почти всех производных сегментационного ядра развивается только одна часть зародыша. Развитие нормального зародыша или одной только его части зависит следовательно не от различия сегментационных ядер, но от каких-то особенностей участков протоплазмы, в которых ядра расположены.

Все эти опыты приводят к тому выводу, что различия потенций отдельных бластомеров могут объясняться только различием свойств плазматических участков яйца. За это говорят те многочисленные примеры мозаичных и регуляционных яиц, с которыми мы познакомились выше. Так, разная судьба обоих первых бластомеров яйца тритона при медиальной и фронтальной перешнуровке может зависеть только от различного распределения плазматических участков, а если у Dentalium отделение первичного желточного мешка влечет за собой выпадение определенного числа органов, то потенции, необходимые для развития этих органов, должны быть обусловлены только особыми свойствами плазмы желточного мешка, который совсем не содержит ядра. Наконец укажем еще раз на опыты Бовери с Ascaris, в которых зависимость потенций бластомеров от свойств плазмы наглядно выступает как в случае «шариковых», так и диспермичных яиц.

Возни[illegible]ет вопрос о том, идентичны ли эти «органообразующие» вещества с [illegible] веществами, которые можно в и д е т ь у мозаичных яиц. Во многих случаях это безусловно не так. У морских ежей например красный пигмент яйца характеризует те бластомеры, которые образуют энтодерму. Однако этот пигмент может занимать и другое положение, что не отражается на образовании энтодермы (Гарбовский); далее путем центрифугирования яиц Arbacia удается переместить пигмент в различнейшие участки яйца, соответственно чему на позднейших стадиях развития пигмент содержится в разных органах. Эти факты говорят за то, что красному пигменту как таковому нельзя приписывать органообразующие функции. Сами потенции повидимому связаны с невидимой структурой протоплазмы яйца. Можно только полагать, что красный пигмент и невидимые организаторные свойства плазмы нормально локализованы в одной и той же зоне яйца.

К такому же выводу приводят и опыты центрифугирования яиц аннелид и моллюсков. Остановимся еще на одном наглядном случае, описанном Конклином. Путем энергичного центрифугирования яиц улиток Limnaea Конклин добился резкого расслоения веществ яйца на светлое, серое и желтое вещества; положение этих веществ в яйце не оказало однако ни малейшего влияния на судьбу клеток, содержащих эти вещества. Изображенные на рис. 582 яйца Limnaea на стадии двух клеток при одинаковой ориентировке (вид с анимального полюса) обнаруживают совсем иное положение слоев по отношению к яйцевой оси, и несмотря на это развитие

происходит в связи с первичной осью яйца; развившиеся же из этих яиц зародыши, так же как и молодые животные, сохраняют все ту же аномальную слоистую пигментацию. Даже полное удаление серого вещества яйца, однажды наступившее при центрифугировании (рис. 582, *D*), не повлекло за собой образования дефективного зародыша. Следовательно так называемые органообразующие вещества яиц моллюсков невидимы и не могут претерпеть перемещения при центрифугировании.

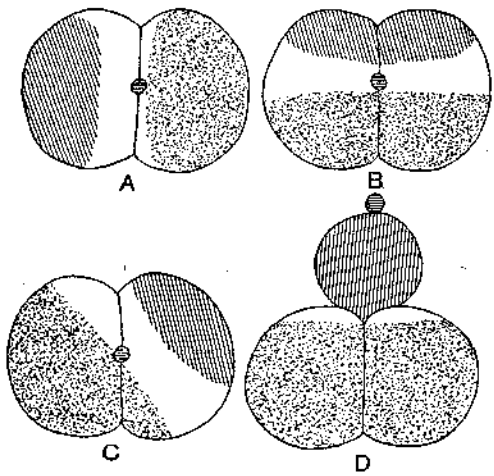


Рис. 582. Энергично центрифугированные яйца Limnaea columnella на стадии двух клеток. Различное положение серого вещества (заштриховано), светлого (белым) и желтого (пунктир). *A*, *B* и *C*—центрифугированы после созревания; *D*—центрифугировано во время второго деления созревания. В *D* серое вещество попало во второе направляющее тельце, которое здесь достигло больших размеров; *A*—*C*—вид с анимального полюса (направляющее тельце заштриховано); *D*—вид сбоку (по Конклину, 1910, из Гербста).

4) Выводы

Оплодотворенная яйцеклетка содержит все зачатки, необходимые для образования типичных форм в процессе развития. В этом отношении всякое развитие есть эволюция. Ее не следует однако понимать так, как это делали эволюционисты XVIII столетия, которые полагали, что в яйце заранее содержатся все органы в виде неразвитых зачатков; напротив, детерминирование развития наступает в результате явлений дифференциации в строении протоплазмы яйца и распределения различных плазматических участков, переходящих в дочерние клетки. По мере развития зародыша потенции постепенно уменьшаются. Появляющиеся в результате этого различия между отдельными участками зародыша становятся в свою очередь факторами дальнейшей дифференцировки. В этом смысле каждое развитие есть также и эпигенез. Старое противоположение эволюции эпигенезу при такой формулировке исчезает. Развитие есть в равной мере эволюция и эпигенез, самодифференцирование и независимое дифференцирование, причем первое предшествует второму.

Если мы теперь на основании цитологических и генетических исследований склонимся к тому, чтобы в ядре оплодотворенного яйца локализовать все те потенции, которые обнаруживаются в процессе развития, то такому воззрению противоречит экспериментально найденный факт, согласно которому оплодотворенная яйцеклетка при известных условиях может дать образование меньшее, чем целое. Так, если из недробившихся яиц некоторых животных (например гребневиков) удалить отдельные части протоплазмы, то развиваются дефективные зародыши (ср. «шариковые яйца» аскариды, стр. 604). Это противоречие получает объяснение в свете экспериментально и путем наблюдения установленного факта, что развитие начинается не с дробления оплодотворенного яйца, но наступает еще в недробившемся и даже в растущем незрелом яйце. Развитие и детерминирование начинаются с появлением определенных органообра-

зующих веществ или органообразующих физических состояний протоплазмы яйца с образованием в яйце полярных различий и вообще анизотропности. Эти явления могут наступать уже на ранних стадиях развития яйца, во время или после процесса созревания или после оплодотворения или же после одного или многих делений дробления. Детерминирование и дифференцирование могут кроме того поддаваться перерегулировке, или же они с самого начала могут быть прочно фиксированы. Отличие регуляционных яиц от мозаичных основано на различии во времени появления детерминирования и степени его фиксированности. Это различие следовательно является не принципиальным, но постепенным, изменяющимся, что явствует из соответственных опытов. Типичное регуляционное яйцо тритона еще до дробления или на стадии двух клеток содержит детерминированные участки (организаторы), а типичное мозаичное яйцо аскариды обнаруживает еще регуляционную способность.

Описанные выше опыты не оставляют никакого сомнения в том, что первая видимая ступень развития состоит в дифференцировке различных участков яйца и что в этом заключается первооснова многообразия формы зачатков органов. В чем заключается эта дифференцировка и как она происходит—об этом мы пока еще ничего не знаем. Выводы Гольтфретера, что индукционная способность организационных центров зависит от присутствия веществ, поступающих изнутри в индуцированную ткань, являются первым шагом к выяснению этих вопросов, но мы не знаем, имеются ли здесь чисто химические различия, или различия в физических состояниях, или и то и другое; мы не знаем также, является ли источником этих развитий ядро (гены), или протоплазма, или они совершенно извне действуют на яйцеклетку; наконец они могут быть обусловлены и соединенным действием ядра, плазмы и внешних факторов. Эксперименты (особенно новые результаты ксенопластических трансплантаций) всего скорее говорят за последнее предположение.

Сейчас нельзя еще предсказать, удастся ли будущим исследованиям когда-нибудь дать удовлетворительный ответ на эти вопросы. Поспешный ответ в духе механистического воззрения был бы так же не обоснован, как и виталистическое разрешение вопроса. Методологически ошибочной является позиция Дриша, который ввиду недостаточности механистического объяснения явлений развития приходит к выводу, что такое объяснение вообще невозможно, и на этом основании строит свою систему витализма. Не виталистическая или механистическая метафизика, пытающаяся дать полную систематическую картину явлений развития, исходя из одной смелой концепции, может привести нас к разрешению этих проблем, но только планомерно поставленные опыты, основанные на осторожных рабочих гипотезах, могут медленно, шаг за шагом приблизить нас к разрешению загадки развития.

2. Внешние факторы развития

Несмотря на то что факторы, управляющие развитием яйца, заложены в нем самом и что развитие яйца как целого бесспорно является самодифференцированием, можно все же ожидать, что и внешние воздействия (количественные и качественные изменения нормальных условий среды, как свет, сила тяжести и т. д.) могут оказать некоторое, иногда очень значительное, влияние на развитие зародыша. С такого рода воздействиями мы познакомились, когда речь шла о модификациях (см. отдел о наследствен-

ности). Однако как бы значительны ни были формообразовательные изменения, вызванные внешними факторами, потенции, лежащие в самой органической системе, не могут быть оттеснены ими на задний план. Многочисленные разнообразные изменения, вызванные внешней средой, до сих пор не дали ничего для более глубокого анализа формообразовательных процессов и не привели к установлению каких бы то ни было общих закономерностей, управляющих явлениями развития. Мы опускаем поэтому многочисленные, большей частью не связанные друг с другом опыты, в которых исследовалось воздействие силы тяжести, света, температуры, электричества, механических сил, измененного газообмена и пр., и ограничимся изложением некоторых характерных примеров воздействия на формообразовательные процессы при помощи изменения химического состава и осмотических свойств среды. Мы остановим-

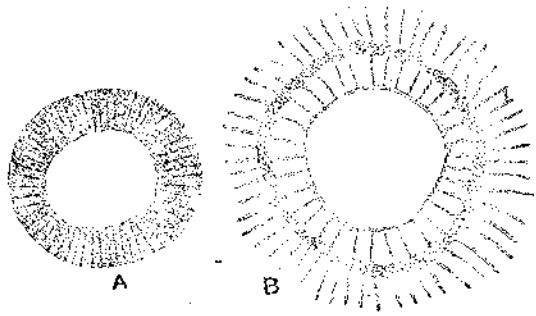


Рис. 583. *A*—маленькая толстостенная непрозрачная бластула Echinus, выращенная в лишенной калия среде; *B*—нормальная бластула, развившаяся в той же среде, содержащей К. Личинки в последней среде нормально развивались и достигли стадии плютеуса, тогда как в лишенной К среде они погибли на стадии бластулы, сохраняя болезненный и мутный вид (по Гербсту, 1897).

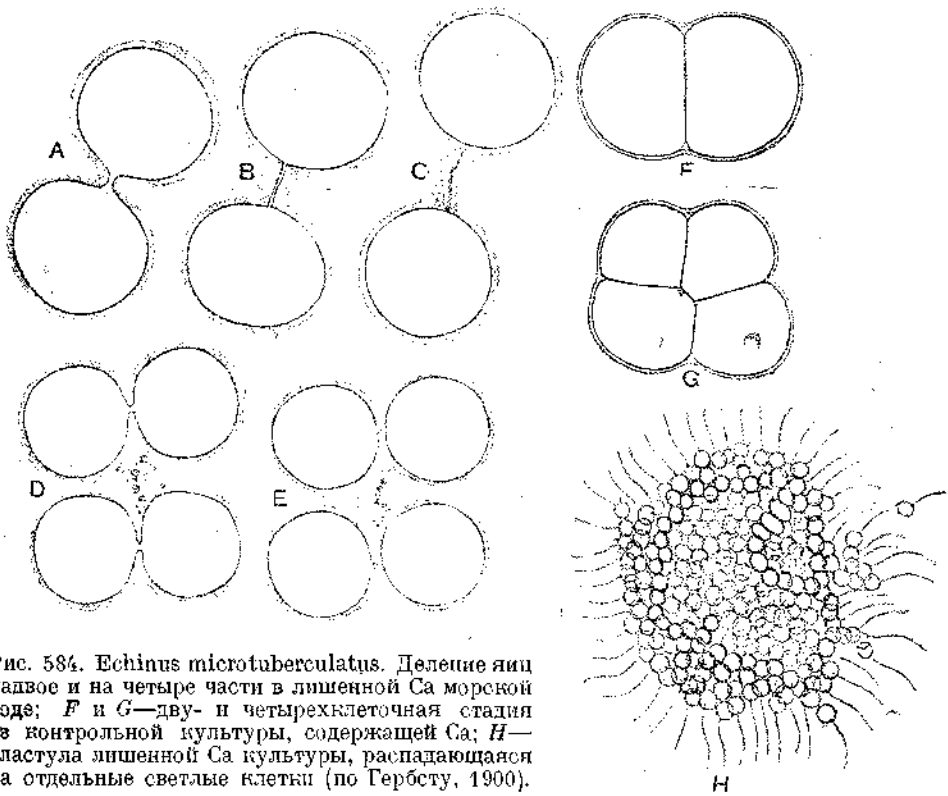


Рис. 584. Echinus microtuberculatus. Деление яиц надвое и на четыре части в лишенной Са морской воде; *F* и *G*—дву- и четырехклеточная стадия из контрольной культуры, содержащей Са; *H*—бластула лишенной Са культуры, распадающаяся на отдельные светлые клетки (по Гербсту, 1900).

лись на этих фактах прежде всего потому, что они представляют собой пример воздействия внешних факторов на развитие; далее, в этих фактах, как нам кажется, можно найти также отправной пункт для более глубокого анализа происхождения по крайней мере некоторых органических форм.

Действие неорганических веществ среды на развитие прослежено Гербстом систематически и подробно на зародышах морского ежа. Выше было указано (стр. 212 и сл.), что для обмена веществ безусловно необходим ряд солей. Эти же ионы абсолютно необходимы для развития зародыша морского ежа. К ним присоединяются еще Cl'-, $Na^{\cdot}$- и $Ca^{\cdot\cdot}$- ионы. Опыты Гербста показали, что для нормального развития морского ежа необходимы катио-

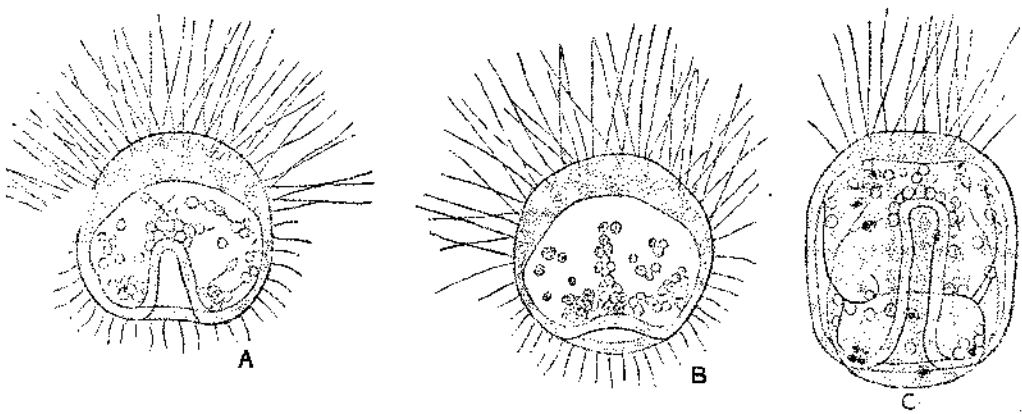


Рис. 585. Личинки E. microtuberculatus. *A* и *B*—две личинки с увеличенным ресничным покровом из лишенной SO_4 морской воды с увеличенным содержанием Ca; *C* —из той же среды, к которой прибавлено 0,25% $MgSO_4$. Все три личинки одного возраста (по Гербсту).

ны $Na^{\cdot}$, $K^{\cdot}$, $Mg^{\cdot\cdot}$ и $Ca^{\cdot\cdot}$, а из анионов—Cl', SO_4'', KCO_3', а также небольшой избыток OH'-ионов сравнительно с H-ионами. Так, в лишенной K морской воде развиваются маленькие толстостенные бластулы без ресничек, которые на этой стадии погибают (рис. 583). В лишенных $Ca^{\cdot\cdot}$ растворах развиваются личинки, у которых отдельные бластомеры имеют тенденцию отделяться друг от друга. Выращивание личинок в лишенной $Ca^{\cdot\cdot}$ морской воде оказалось поэтому прекрасным методом для изолирования отдельных бластомеров друг от друга (рис. 584).

Особый интерес представляет удаление из раствора SO_4''-иона при одновременном повышении концентрации $Ca^{\cdot\cdot}$-ионов. Образующийся нормально на анимальном полюсе ресничный покров становится при этом гораздо больше и захватывает бо́льшую площадь. Параллельно с этим наступает уменьшение площади, занятой первичной кишкой. На рис. 585 последняя представлена в виде маленького плоского углубления и значительно уступает в размерах нормальному кишечнику личинки того же возраста. Такого рода личинки в некоторых отношениях напоминают зародыши, развивающиеся из изолированных бластомеров 8-клеточной стадии (см. стр. 582). Здесь следовательно изменения ионного состава среды вызывают превращение энтодермальных бластомеров в эктодермальные. Этот случай как раз показывает, что и внешние условия могут обладать детерминирующим влиянием; будучи тесно связано с самой системой, последнее в других случаях повидимому зависит от внутренних факторов.

Другой пример специфического формообразовательного влияния внеш-

них факторов представляет действие нормально не встречающегося в морской воде щелочного металла—лития на направление роста первичной кишки и величину эндодермальной зоны личинок морского ежа. При

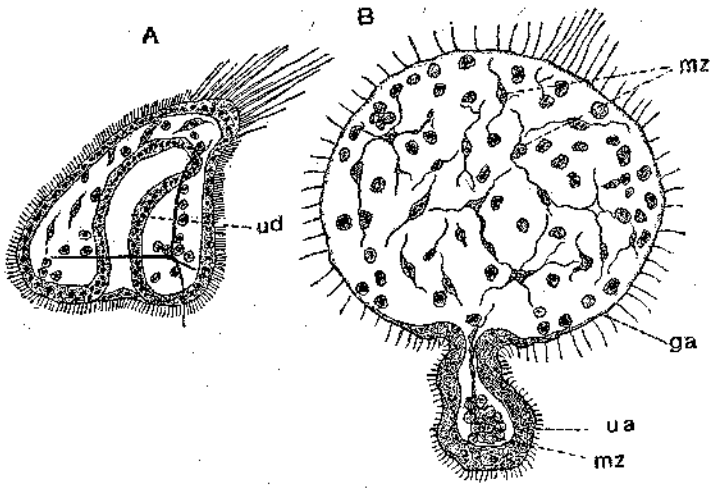


Рис. 586. *A*—нормальная гаструла Echinus microtuberculatus; *B*—экзогаструла Sphaerechinus granularis из литиевой культуры; *ga*—стенка гаструлы; *mz*—мезенхимные клетки; *ua*—отдел первичной кишки; *ud*—первичная кишка (по Гербсту, 1893).

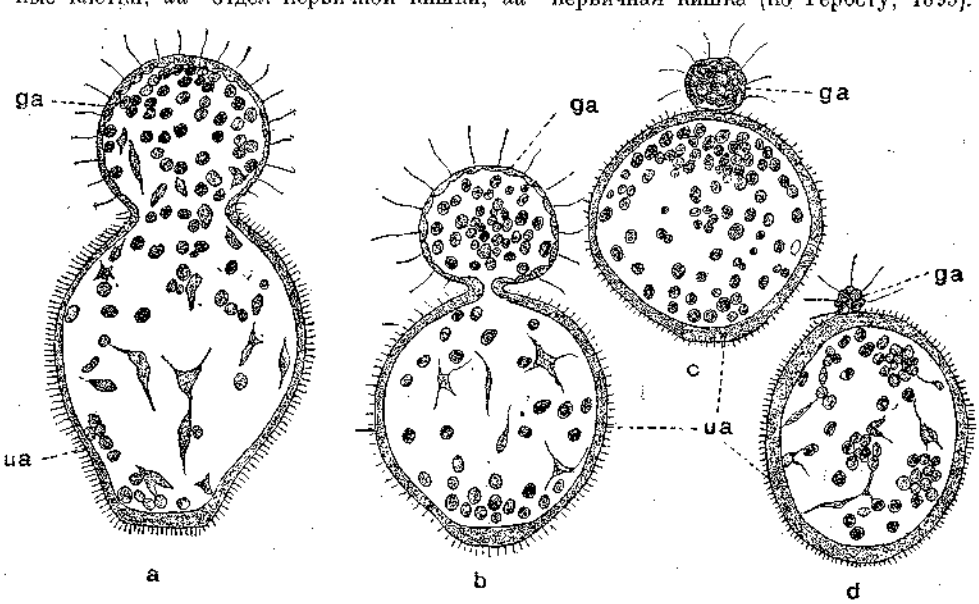


Рис. 587. Серия литиевых зародышей Sphaerechinus granularis, у которых величина эктодермального участка уменьшается; зародыши выращены в смеси 1 950 см³ морской воды+50 см³ 3,7% LiCl; *ga*—стенка гаструлы; *ua*—отдел первичной кишки (по Гербсту, 1893).

слабых дозах лития первичная кишка выпячивается наружу вместо того, чтобы расти внутрь, и таким путем образуется так называемая экзогаструла (рис. 586). Это действие лития не является однако специфичным—оно может быть вызвано и другими агентами, например теплом. Напротив, действие лития характеризуется увеличением энтодермальной зоны; при

этом эктодермальная часть уменьшается, вследствие чего гаструляция становится невозможной (см. рис. 587). В противоположность действию среды, лишенной SO_4''-иона, при одновременном повышении содержания Ca^{++}-ионов, действие лития сводится к превращению презумптивной эктодермы в энтодерму.

В связи с этими фактами следует вспомнить тот резкий эффект, который соли разной концентрации вызывают в строении Artemia salina (стр. 522, рис. 495). Точно так же и описанные выше опыты Клебса, в которых половое размножение даже у цветковых растений вызывается внешними факторами, показывают, что такие специфические формообразовательные процессы, как образование цветов, зависят не от одних только внутренних условий системы, но и от внешних факторов. Опыты, подобные только что изложенным, позволяют надеяться, что изучение действия внешних факторов в известной мере будет способствовать более глубокому пониманию явлений развития.

3. Внутренние факторы развития

Мы приходим к выводу, что несмотря на то, что развитие зародыша как целого представляет собой самодифференцирование, по мере хода процессов развития на сцену выступают все новые сочетания условий, которые начинают действовать *изнутри* и определяют (одни или совместно с первоначальными потенциями) место и качество развивающихся органов. В качестве детерминирующих внутренних условий мы определили выше в первую очередь различия в структуре яйца (анизотропия и полярность). При этом оказалось, что развитие органов обусловлено свойствами плазмы лишь относительно; оно в значительной мере зависит от одновременного наличия других частей протоплазмы яйца. Аналогично этому на более поздних стадиях развития отдельные клетки или группы клеток (особенно же определенные зачатки органов или участки зародыша) начинают действовать как внутренние факторы, определяя развитие других органов; развитие в значительной мере является *зависимым дифференцированием*, и части зародыша вызывают «*формативные раздражения*» в смысле Гербста, т. е. они каким-то образом вызывают развитие органов и направляют их дальнейшее формирование.

а) «Формативные раздражения» как факторы развития

Говоря о «формативных раздражениях», мы подчеркиваем одну только отрицательную сторону этого понятия. Как и в явлениях раздражения, мы ничего не знаем о тех превращениях системы, которые в конечном результате выявляются в формообразовательном процессе. Мы знаем только, что известная часть системы вызывает формообразовательный процесс в другой части той же системы; в этом случае наши знания еще более ограничены, чем в случае явлений раздражения в тесном смысле этого слова, так как мы ровно ничего не знаем о том, какого рода энергия здесь действует. Можно думать, что формативное действие различных участков зародыша друг на друга должно носить большей частью химический характер. Только там, где действие наступает в результате непосредственного контакта, может итти речь о механическом «раздражении». Однако и здесь не исключена возможность участия некоторых химических веществ, и такого рода действие даже весьма вероятно. На более поздних стадиях развития наряду с химическими и механическими факторами некоторые формообразовательные процессы находятся под влиянием еще и нервной

системы. Одним из наиболее известных и изученных примеров формативного раздражения, вызывающего развитие органа, является образование хрусталика глаза амфибий. Как показали опыты Шпемана, Льюиса и др., у некоторых амфибий хрусталик образуется только тогда, когда глазной бокал непосредственно соприкасается с эпидермисом (см. также стр. 589—организаторы).

Другим очень наглядным примером зависимости образования одного органа от присутствия другого является регенерация глаз некоторых ракообразных (Гербст). У Palinurus, Palaemon и других форм глаза сидят на коротком стебельке, в котором проходит также иннервирующий глаза ganglion opticum. После удаления глаза путем регенерации образуется

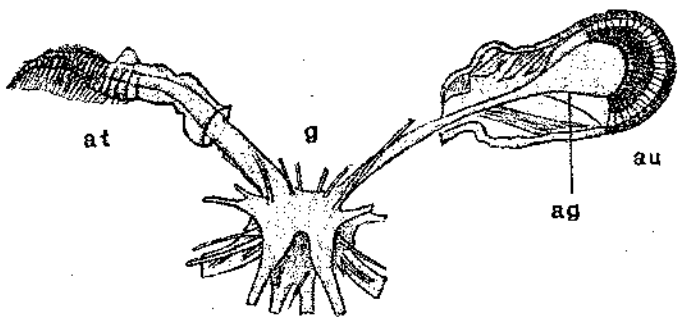


Рис. 588. Palinurus vulgaris. Мозг (*g*), от которого к глазу (*au*) отходит зрительный нерв; *ag*—глазной ганглий; на левой стороне вместо вырезанного вместе с ганглием глаза выросла антеннула (*at*) (по Гербсту, 1899, из Коршельта).

новый глаз. Если однако одновременно удалить и весь стебелек вместе с ganglion opticum, то регенерации глаза не наступает, а вместо него вырастает щупальцеобразный орган—антеннула (рис. 588). От ganglion opticum исходят следовательно «формообразующие раздражения», которые определяют качество регенерирующего органа (глаза).

Наличие нервной системы для полного завершения многих формообразовательных процессов оказалось необходимым прежде всего при явлениях регенерации. Так, у амфибий конечности не регенерируют при нарушении нервной связи между регенерирующим бугорком и центральной нервной системой; как показал Шотте, в этом случае формообразовательное влияние принадлежит только симпатической нервной системе. Аналогичное влияние нервной системы выступает в опытах Дюркена и Гамбургера: при предварительной экстирпации глаза или среднего мозга развитие передних конечностей обнаруживает ряд дефектов. Однако, за исключением описанных выше опытов Гербста, до сих пор не удалось еще доказать, что нервная система обусловливает качество формообразовательного процесса.

б) Гормоны как факторы развития

Гормонам следует повидимому приписать еще более важное значение для формообразовательных процессов, чем нервной корреляции. Гормонами называют циркулирующие в крови продукты деятельности желез внутренней секреции, которые оказывают известное действие на некоторые процессы обмена и формообразования.

Железами внутренней секреции являются щитовидная железа, гипофиз, зобная железа, надпочечники, половые железы и др. Химическое строение гормонов мало известно. Одно время специфическое действие гор-

мона щитовидной железы приписывали содержащемуся в нем иоду, однако скоро было доказано, что такое же действие оказывают лишенные белка и иода экстракты щитовидной железы; тем не менее прибавление иода усиливает это действие. Гораздо лучше, чем химическое строение гормонов, изучено действие их в теле животных. Оно проявляется как в функциональном отношении, главным образом в регулировании процессов обмена, так и в отношении формообразовательных процессов. Нас естественно интересует здесь последнее. Формообразовательное действие гормонов является главным образом количественным в том смысле, что развитие одних органов усиливается, других—замедляется, причем отношения между отдельными частями организма в большей или меньшей мере претерпевают изменения, которые проявляются в общем габитусе организма. Наряду с этим наблюдается однако и качественное действие некоторых гормонов, что особенно важно для интересующей нас проблемы.

Железы внутренней секреции и вырабатываемые ими гормоны до сих пор известны главным образом у позвоночных. У беспозвоночных и растений их существование доказано только в некоторых случаях. Конечно этим именем не называют каждое вещество неизвестной химической природы, действующее в теле как «формативный раздражитель». Мы остановимся подробно на двух примерах: на действии гормона щитовидной железы на метаморфоз амфибий и на влиянии половых гормонов на образование вторичных половых признаков. Гормоны, действующие морфогенетически в период развития и дифференцировки формы, носят название гармозонов.

1) Гармозоны

Метаморфоз амфибий, сопровождаемый переходом от водного к наземному образу жизни, связан с глубокими морфологическими и физиологическими изменениями личинок. Жабры и хвост редуцируются, изменяется и весь габитус животного (особенно форма головы); глубокие изменения происходят и во внутренних органах. Гудернатч нашел, что эти изменения головастиков можно вызвать уже на ранних стадиях развития, если кормить животных щитовидной железой. Этот факт получил блестящее подтверждение, и мы остановимся на нем подробнее, воспользовавшись для этого сводкой Мангольда, посвященной действию гормона на разные органы.

Иллюстрацией нам послужат кривые, построенные на основании опытов Шульце над Rana fusca и Bombinator pachypus.

«Рассмотрим раньше всего результаты опытов с полной экстирпацией щитовидной железы (рис. 589). В начале опыта подопытные и контрольные животные обладали одинаково дифференцированными органами (кривые *Ia*, *Ib*). Контрольные животные прошли метаморфоз спустя 5 недель после начала опыта, причем степень дифференцировки выражалась кривой *II*, и через 14,5 месяца после начала опыта достигли степени дифференцировки, выражаемой кривой *IIIa*. Периферические нервы, симпатический нерв, сетчатка и хрусталик нормально остаются позади других. Тиреоидектомированные животные не вышли на сушу; они достигли гигантских размеров, и через 14,5 месяца подробное исследование показало (кривая *IIIa*), что кишечный эпителий, внутренние жабры, легкие, печень, поджелудочная железа, головной и спинной мозг, роговая оболочка, чувствительный эпителий, кожные железы, эпидермис, личиночный жевательный аппарат и хвост—все они сохранили зародышевый характер, тогда как

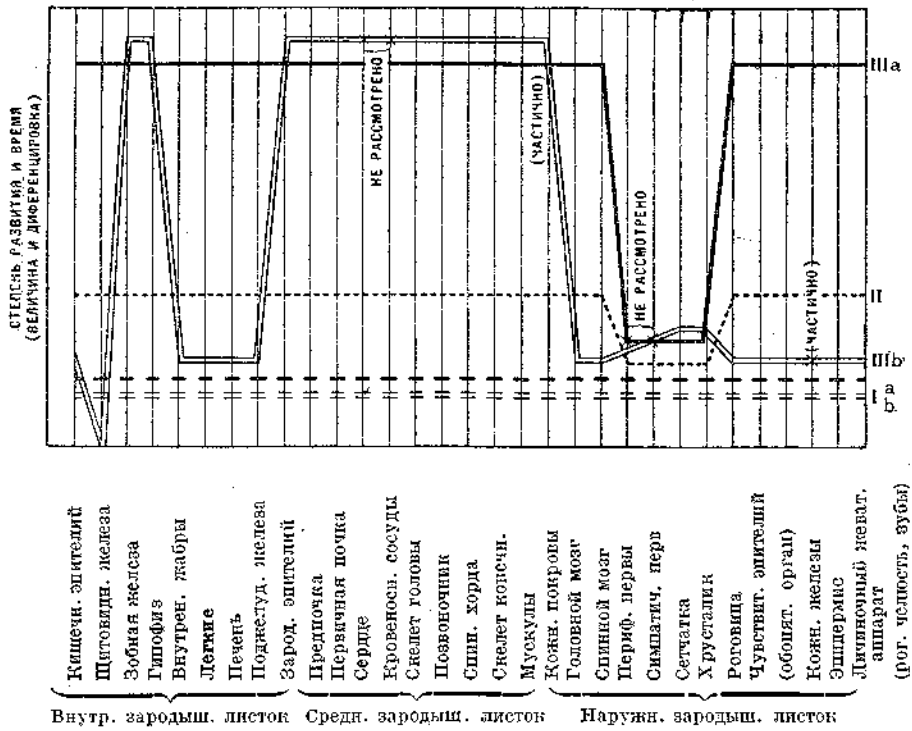


Рис. 589. Кривая, иллюстрирующая метаморфоз амфибий при атиреозе (по Шульце, из Мангольда).

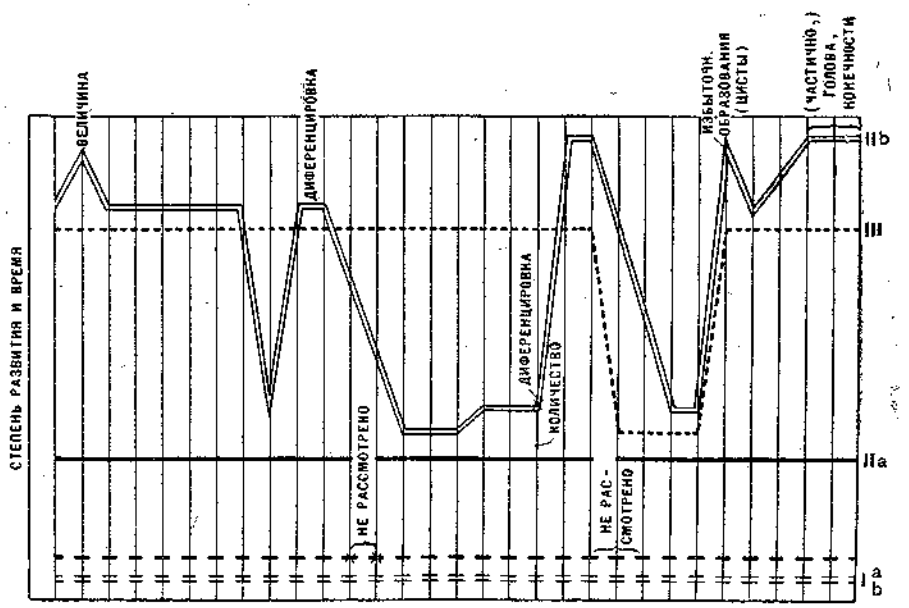
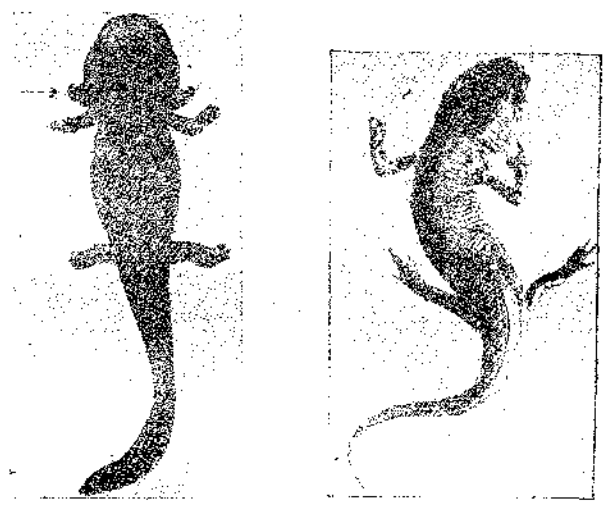


Рис. 590. Кривая, иллюстрирующая метаморфоз амфибий при гипертиреозе (по Шульце, из Мангольда).

остальные органы развились нормально. Обратный результат получился с животными, которым помимо их собственной была сделана пересадка щитовидной железы взрослых животных того же вида (рис. 590). Контрольные животные до конца опыта не закончили еще метаморфоза, степень их дифференцировки выражена кривой *IIa*. Подопытные животные все перешли на сушу и достигли степени развития, выраженной кривой *IIb*. Эта кривая не покрывается однако кривой нормально превратившегося контрольного животного (*III*). Значительно стимулировано развитие следующих частей организма: кишечного эпителия, щитовидной железы, зобной железы, гипофиза, внутренних жабер, легких, печени, поджелудочной железы, предпочки, первичной почки, головного и спинного мозга, роговой оболочки, чувствительного эпителия, кожных желез, эпидермиса, жевательного аппарата; другие части приблизительно нормальны, т. е. они соответствуют степени развития контрольных личинок, не прошедших метаморфоза. Те самые органы, состав тканей которых при атиреозе задержался в развитии, при гипертиреозе развиваются усиленным темпом. Приблизительно можно установить, что влияние щитовидной железы распространяется на экто- и энтодермальные ткани. Органы, подверженные влиянию этой железы, относятся как раз к тем, которые больше всего подвержены влиянию среды: это—органы, поверхностно лежащие, органы восприятия пищи и пищеварения. Щитовидная железа следовательно действует селективно».



a *b*

Рис. 591. Молодой аксолотль Amblystoma tigrinum. *a*—нормальный неотенический аксолотль с жабрами; *b*—животное того же возраста после кормления щитовидной железой (метаморфоз) (ориг. Поллоса).

Весьма наглядно проявляется действие гормона щитовидной железы на мексиканском аксолотле Amblystoma. Аксолотль, как известно, представляет собой неотеническое хвостатое земноводное, нормально не превращающееся и остающееся всю жизнь в воде; органы его сохраняются в личиночном состоянии, и в таком виде животное достигает половой зрелости. Это явление очевидно вызвано недоразвитием щитовидной железы. Если кормить молодых аксолотлей (или несколько более взрослых животных) щитовидной железой, то они очень скоро превращаются подобно другим амфибиям в наземных «саламандр». На рис. 591 изображены два аксолотля одного и того же возраста; один из них сохраняет длительно неотеническую форму водного обитателя, другой же представляет собой наземную форму, образовавшуюся после кормления щитовидной железой.

Известный интерес представляет тот факт, что гормон щитовидной железы действует не через нервную систему, а непосредственно; это видно из того, что денервированные зачатки конечностей, пересаженные на

личинок, проходят ускоренный метаморфоз при кормлении последних щитовидной железой несмотря на отсутствие иннервации (Ромейс).

2) Половые гормоны

Специфическое воздействие половых гормонов (наряду с общим действием на рост и т. д.) выступает гораздо нагляднее, чем действие гармозонов, так как во многих случаях образование вторичных половых признаков не только зависит от этих гормонов, но прямо ими вызывается. Применение обоих экспериментальных методов, кастрации и пересадки половых желез, за два последних десятилетия позволило собрать

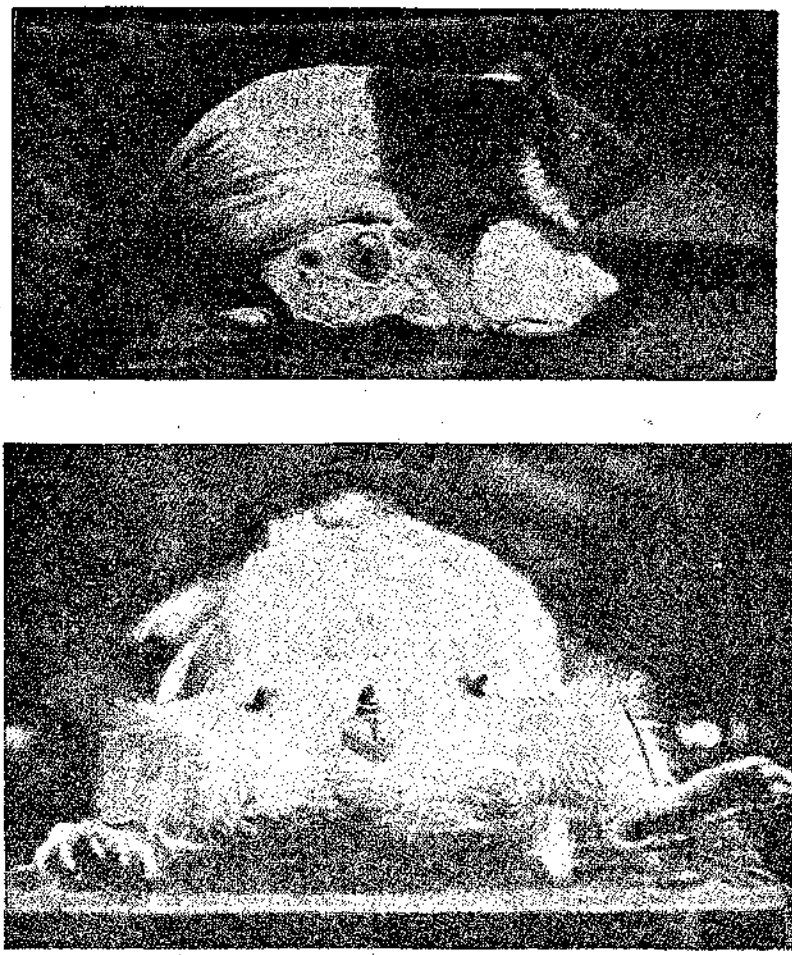


Рис. 592. Феминизированный самец морской свинки: наверху—во время кормления; внизу—ясно видны его соски (по Штейнаху, 1916, из Гольдшмидта).

большое количество фактов, иллюстрирующих действие половых гормонов. Вследствие сложности наблюдающихся здесь явлений результаты отдельных опытов не всегда получали правильную оценку, и часто им нельзя давать какое-либо одно объяснение. Некоторые опыты дали однако ясные,

смысленные результаты, и описанием некоторых таких опытов мы попытаемся иллюстрировать действие половых гормонов.

Давно было известно, что у кастрированных млекопитающих животных развитие вторичных половых признаков останавливается на той стадии развития, на которой животные были кастрированы. Следовательно специфическое действие гормонов половых желез необходимо для полного развития половых признаков. Вопрос о том, какие гистологические элементы половых желез (зачатковые или интерстициальные клетки) вырабатывают половые гормоны, до сих пор вызывает разногласие. Однако это частный вопрос, который нисколько не изменяет основного

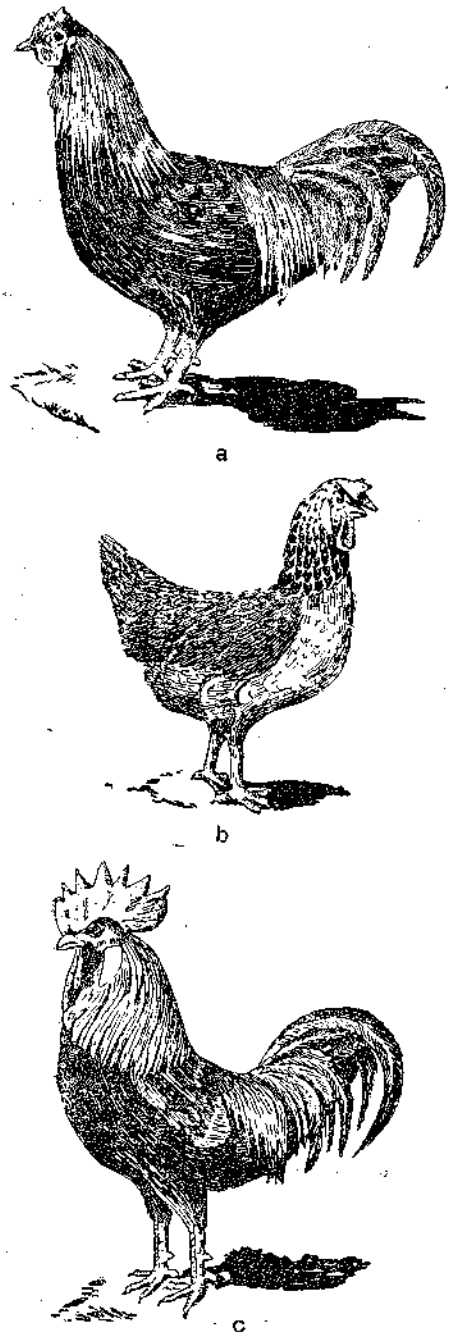


Рис. 593. *a*—кастрированный ♂ леггорн (или ♀) с полным петушиным оперением (каплун); *b*—нормальная ♀ леггорн; *c*—нормальный ♂ леггорн (по Пезару).

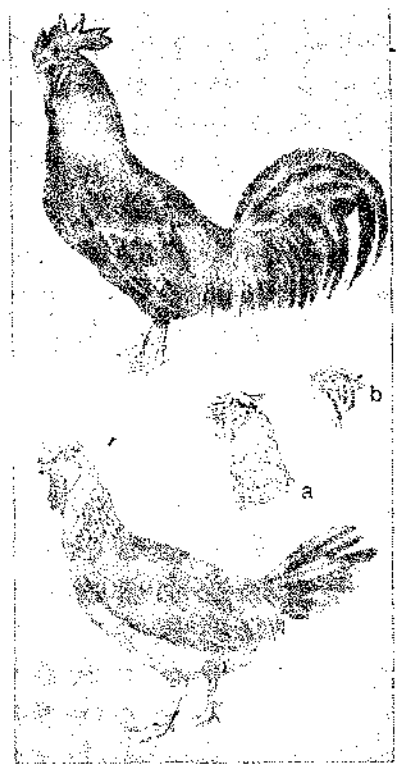


Рис. 594. Феминизация взрослого петуха (леггорн). Внизу—феминизированный взрослый петух, брат нормального петуха (наверху) после окончания феминизации. Для сравнения служат головы нормальной курицы *a* и *b* (по Пезару, Занду и Карндруа, 1926).

факта зависимости образования вторичных половых признаков от половых гормонов.

Еще нагляднее действие половых гормонов выступает в опытах с пересадкой половых желез. Если пересадить яичники молодым крысам или морским свинкам (Штейнах и др.) после кастрации, то можно ясно наблюдать специфическое действие этих желез. Раньше всего развитие наружных половых признаков останавливается (некоторые из них даже

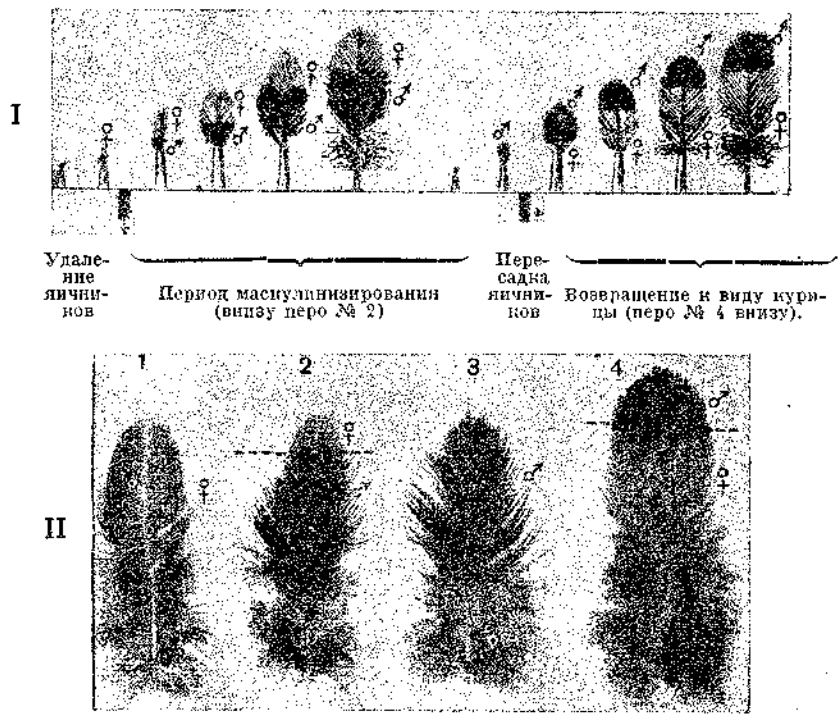


Рис. 595. I. Частичная двусторонняя гормональная интерсексуальность. Явление, которое удается вызвать на бледножелтой груди курицы золотистой породы леггорнов. Соответствующие перья петуха черного цвета. Если удалить курам яичник во время линьки, то заложенные уже перья остаются бледножелтыми. Перья, появляющиеся после операции, приобретают черный цвет (№ 2); перья, развивающиеся после овариектомии, черного цвета (№ 3). Если впоследствии снова пересадить яичник, то оперение снова становится куриным (№ 4). Все это происходит благодаря действию гормонов. II. Грудные перья (♀ золотистой расы леггорнов). Четыре пера того же животного после быстро следующих друг за другом операций. *1*—нормальная курица; *2*—обоеполое перо; *3*—маскулинизированное перо; *4*—возвращение к исходной форме (по Пезару, Занду и Каридруа, 1926).

редуцируются). Далее у самцов не только наступает развитие женских половых признаков, но образуются и те женские органы, которые ко времени операции еще способны развиваться. Таким путем удается получить «феминизированных» самцов, которые подобны самкам не только по форме тела, строению костей, волосяному покрову и т. д., но образуют типичные органы самки, как молочные железы и соски, и даже отделяют молоко (рис. 592). Одновременно с этими морфологическими и физиологическими признаками противоположного пола у феминизированных самцов появляются и инстинкты самки. Эти опыты можно поставить

и в обратном направлении, превращая в самцов кастрированных самок с имплантированными семенниками.

Очень резко действие половых гормонов проявляется у птиц, особенно у кур. Кастрированные петухи и куры надевают петушиное оперение. Петух следовательно сохраняет после кастрации свой наряд, тогда как кастрированная курица после линьки приобретает мужское оперение.

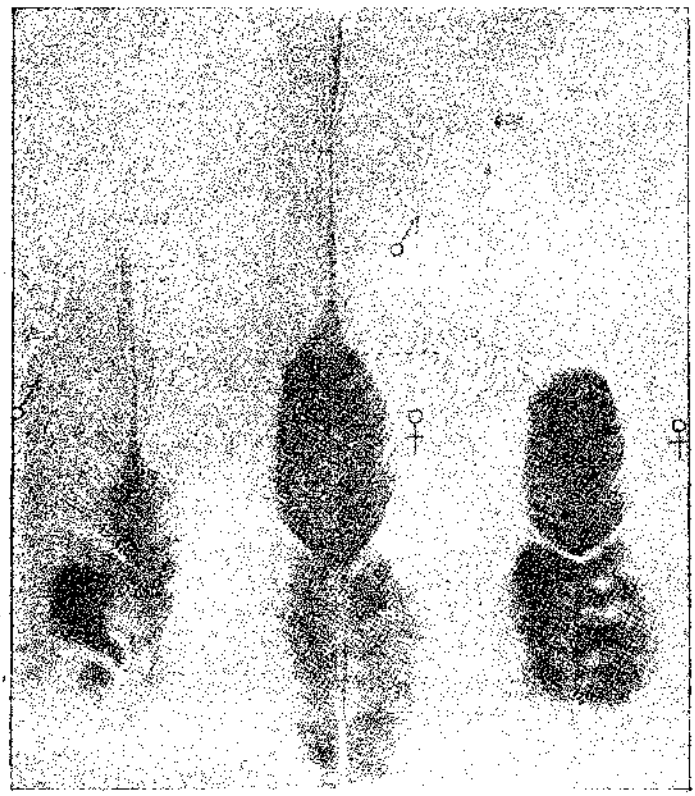


Рис. 596. Частичная гормональная интерсексуальность. Слева—ланцетовидное перо петуха, заостренное, оранжевого цвета. Справа—соответствующее перо курицы, закругленное, серо-черного цвета с маленькими желтыми точками. По середине—интерсексуальное ланцетовидное перо петуха, которое после кастрации с последующей имплантацией яичника продолжает расти уже как куриное по форме и цвету, т. е. наружная первоначальная половина пера, заостренная и оранжевого цвета (♂), резко переходит (с момента операции), почти сливаясь, в женскую часть, имеющую желтые точки, как и перо справа (по Пезару, Занду и Каридруа, 1926).

У кастрированного петуха редуцируются гребешок и шпоры, и в этом отношении последний походит на кур (рис. 593). Кастрированные петухи и куры похожи друг на друга. Но, пересаживая семенники или яичники, можно в любое время вызвать развитие вторичных половых признаков, так что например первоначальный петух может в конце концов вполне получить вид курицы (рис. 594).

Экспериментатор может по своему усмотрению при помощи гормонов вызывать развитие тех или других признаков. Особенно интересны опыты Пезара, Занда и Каридруа с превращением отдельных перьев, которые в зависимости от постановки опыта приобретали то мужской, то женский, то интерсексуальный характер, как показывают рис. 595 и 596.

Д. ВИДООБРАЗОВАНИЕ И ЭВОЛЮЦИЯ

Даже при поверхностном обзоре становится очевидным, что известное количество индивидуумов (само собой разумеется, при сравнении соответствующих стадий развития при одних и тех же внешних условиях) более или менее идентично друг с другом. Их называют *видами* (и далее *подвидами*, *расами* и *чистыми линиями*). Легко установить, что потомки, происшедшие от них половым или неполовым путем, также идентичны по своим признакам с родительскими организмами. Сравнение различных видов показывает далее, что некоторые группы видов по известным признакам сходны между собой и заметно отличаются от других групп, с которыми у них также имеются общие признаки. Такие группы называют *родами*. Сходные роды при таком же сравнительном анализе объединяют в *семейства*, сходные семейства—в *порядки*, порядки—в *классы*, классы—в *типы* и наконец разные типы—в *царства* животных, растений и протистов. Таким образом при помощи метода сравнительной морфологии развилась научная *систематика* животных и растений, приводящая огромное разнообразие отдельных живых существ в порядок и систему.

Применяющийся здесь метод сравнительной морфологии заключается в том, что путем изучения и сравнения органов или групп органов того же «*плана строения*» или «*типа*» устанавливают отношение *постепенного сходства* («*родство типа*»). Органы и части органов, которые несмотря на все различия в деталях принадлежат, как это доказано, к тому же типу или *родственны по типу*, называются *гомологичными* органами. Так, сравнительная морфология находит жаберные дуги рыб в определенных частях черепа других групп позвоночных или устанавливает для всех хордовых от Amphioxus до человека как признак «типа» существование осевых органов (осевого скелета и центральной нервной системы). Но в то время как для большинства форм при развитии этих органов с трудом можно узнать, что они относятся к тому же типу (простая клеточная хорда и над ней лежащая простая спинномозговая трубка у Amphioxus, костяной расчлененный позвоночник с охваченным им спинным мозгом, сложный головной мозг и череп у человека), промежуточные группы позвоночных обнаруживают разные степени развития этих осевых органов, составляющие постепенный переход от низших форм к высшим; и таким образом родство типов и гомология крайних членов подтверждается [1].

Полученная при помощи этого метода система имеет ценность и значение не только хорошего каталога, который упорядочивает и каталогизирует по каким-либо внешним признакам сумму разнообразных свойств, но и сводит все разнообразие живых существ к логическому порядку, лежащему в нем самом. Это не *искусственная*, но *естественная система*, и это справедливо не только для новейших естественных систем животного и растительного царства, которые со времени господства эволюционной теории неоднократно называли *филогенетическими*, но в равной мере и для более старых, менее совершенных систем (как линнеевская), которые новыми филогенетиками по большей части называются *искусственными системами*. Однако и так называемая искусственная система Линнея согласно лежащему

[1] Органы, сходные по своей функции, морфологически подобные, но разного происхождения (по типу не родственные) называются *аналогичными* (крыло птицы, крыло насекомых).

в основе ее методу есть естественная система, но только соответственно меньшим познаниям того времени—менее совершенная. Современные естественные системы во всяком случае построены тем же путем и тем же методом и несмотря на всю свою «естественность» так же несовершенны и имеют свои недостатки. Во всех так называемых искусственных системах можно найти, правда, неполную, не разработанную в деталях, однако несомненную закономерность, указывающую на возможность логической «естественной» системы.

Известно, что отдельные индивидуумы всегда возникают половым или неполовым путем от индивидуумов того же или очень сходного вида (подвида или расы), а между индивидуумами разных (по крайней мере как правило) родов не наблюдается генетической связи. Поэтому уже давно вопрос о происхождении различий у видов и высших единиц системы стали кратко называть вопросом о возникновении видов. Согласно вере в творение считалось, что разные виды даны во всем их многообразии непоколебимо неизменными с начала сотворения. Здесь таким образом отрицалось заранее всякое естественнонаучное объяснение. В XVIII и в начале XIX века философы и натуралисты (упомянем здесь только Канта, Ляйелля, Ламарка, Жоффруа Ст. Илера) высказывали идею, что виды не представляют чего-либо неизменного и следовательно необъяснимого естественнонаучно, но что они развивались друг от друга путем преобразования: в ходе истории земли более сложные организмы развились из более простых. Эта идея сделалась общепризнанной, когда Чарльз Дарвин представил огромный материал в доказательство этой мысли. Это имело тем большее значение, что Дарвин одновременно дал чрезвычайно убедительную гипотезу о причинах преобразования видов—гипотезу, которую он пытался обосновать также богатейшим материалом.

Учение о происхождении видов, или эволюционная теория, рассматривает живущие сейчас виды как результат исторического развития, имевшего место преимущественно в ранние геологические эпохи. Многие биологи думали, что с помощью этой теории легко удастся установить естественную систему и объяснить закономерность этой системы. Однако с точки зрения научного метода дело обстоит как раз обратно, как указал Нэф. Логическая связь между закономерностями систематической морфологии и учением о происхождении видов лежит в том, что постепенное усложнение плана строения животных и растительных групп представляет собой одно из важнейших доказательств в пользу эволюционного учения. Если бы эту гипотезу можно было доказать или по крайней мере сделать ее вероятной, то она помогла хотя бы отчасти понять и объяснить сперва непонятную закономерность естественной системы: твердо установленное «родство форм» (сходство естественных групп) она считает выражением реального исторического родства по происхождению, т. е. сходство родственных по форме видов объясняет тем, что они происходят от общих первичных форм. Несмотря на это учение о происхождении видов не дает еще каузального объяснения закономерности, как это часто наивно думают. Доказательство исторической (генетической) связи не есть еще причинное объяснение. Только физиологическое, т. е. в конце концов экспериментальное, исследование превращения современных видов может дать каузальное объяснение. Такая истинная физиология видообразования не должна ограничиваться одним только анализом причин и методов, которые действуют при превращении близких видов, но она должна также разрешить еще более трудную и темную проблему—каким образом филогенетическое развитие приводит

в своем ходе ко все более и более сложным и специализированным формам, т. е. каким образом происходит собственно эволюция.

Проблема видообразования и эволюции распадается таким образом на два разных круга проблем: 1) вопрос о верности теории эволюции, вопрос о доказательствах, говорящих за ее правильность или вероятность, 2) вопрос о физиологии видообразования и эволюции. Последний в свою очередь расчленяется на вопрос о причинах и средствах, которые вызывают преобразование отдельных видов, и на вопрос о причинах собственно эволюции, вопрос о закономерности, наблюдаемой в естественной системе и систематической морфологии со всеми с ней связанными морфологическими и физиологическими приспособлениями, в которых проявляется целесообразность.

1. Теория эволюции

Теория эволюции видов, или учение о происхождении, есть историческая теория, которая принимает наблюдаемое в настоящее время разнообразие форм живых существ за результат исторического развития, благодаря которому из многих просто организованных живых существ возникли более сложные. Ход этого развития не раз представляли в форме сложного, сильно разветвленного генеалогического дерева, отдельные ветви которого дошли до нового времени из старых геологических эпох неразветвленными, тогда как большинство конечных членов произошло впервые из многочисленных разветвлений в более поздние эпохи. Если бы существовало достаточное количество «первичных форм» в виде остатков вымерших видов животных и растений в следовавшие друг за другом геологические периоды, на основании которых хотя бы приблизительно удалось проследить во времени развитие сложного генеалогического дерева, то можно было бы установить более или менее полную историю происхождения видов, или филогению. Учение о происхождении видов могло бы быть доказано тогда с достаточной достоверностью без непосредственных доказательств или данных об историческом преобразовании. К сожалению, как известно, исторические первоисточники имеют слишком много пробелов: между отдельными типами и часто между классами и порядками почти нет совершенно промежуточных форм. Все же известно (в особенности для развития позвоночных животных) много ископаемых находок, которые в значительной мере подтверждают и дополняют обоснованные сравнительной морфологией взгляды на родство форм как родство по происхождению; для некоторых же меньших групп—некоторых видов улиток, семейства слонов, китов и семейства лошадей—генеалогия установлена почти без пробелов (рис. 597). Однако в нашу задачу не входит описание деталей палеонтологических находок, и мы удовольствуемся кратким указанием на фактическое существование таких рядов во времени. Такие доказательства конечно являются сильнейшими доказательствами в пользу теории происхождения, даже если пробелы в первоисточниках делают невозможным восстановление полного генеалогического дерева животного и растительного царства.

При недостаточности исторических первоисточников сравнительная морфология доставляет убедительные доказательства в пользу теории эволюции, которые можно однако считать лишь косвенными. Самый факт возможности естественной системы, т. е. расположения всей совокупности разнообразных животных и растительных живых существ в виде системы постепенного сходства и различия, можно считать одним

из сильнейших доказательств в пользу справедливости учения о происхождении видов. Сравнительная морфология самым определенным образом указывает, что в различных меньших или больших группах сходных по форме животных и растений строение отдельных соответствующих друг другу гомологических органов изменяется и дифференцируется самым различным образом и что все эти изменения и дифференцировки можно понимать как преобразование и дальнейшее развитие одного основного типа. Благодаря

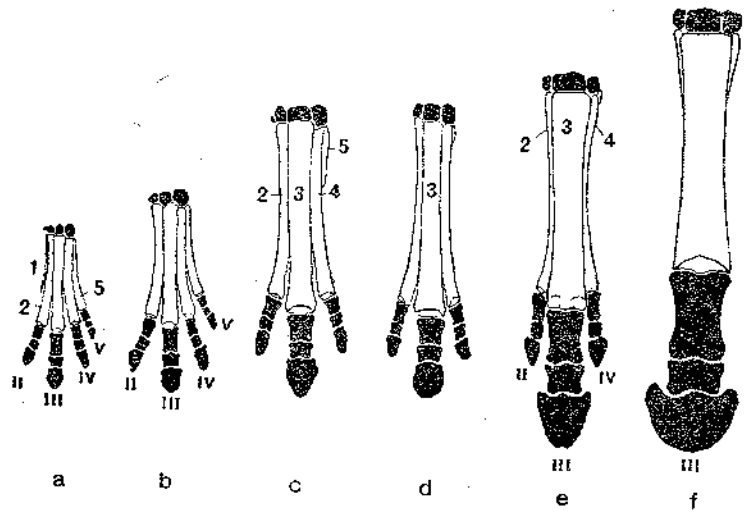


Рис. 597. История развития конечности лошади в третичную эпоху. *a*—Eohippus (нижний эоцен); *b*—Orohippus (средний эоцен); *c*—Mesohippus (нижний олигоцен); *d*—Miohippus (верхний олигоцен); *e*—Hipparion (плиоцен); *f*—Equus от плиоцена до настоящего времени; *a*—*d*—в Северной Америке; *e*—переселились оттуда через Азию в Европу (отчасти по Абелю, из Кюна).

тому что систематика рассматривает совокупность признаков организации (включая онтогенетическое развитие) отдельных видов, родов, порядков и т. д., она может их расположить в целую лестницу групп и подгрупп разной степени, причем внутри отдельных подгрупп нередко можно заметить постепенное развитие определенных органов или групп органов в определенном направлении.

Этот метод сравнительной морфологии вводит таким образом в свой обзор и ископаемых представителей разных групп, причем естественно, что последовательность форм во времени, как уже упомянуто, в высокой степени подтверждает толкование сходства форм в смысле их родства по происхождению. Несмотря на это родство форм ныне живущих организмов остается на первом плане и дает важнейший научный материал, доказывающий вероятность учения о происхождении видов.

Мы не будем здесь подробно приводить подобного рода доказательства систематической морфологии. Их можно найти в каждом учебнике морфологии животных и растений. Следует только еще подчеркнуть, что среди многих косвенных доказательств сравнительной морфологии особенное значение имеют *рудиментарные органы* и некоторые эмбриологические факты, которые не раз объединялись под не очень удачным названием «*биогенетического основного закона*» (об общем законе здесь нет и речи). Рудиментарные органы—это органы, более не функционирующие и носящие признаки дегенерации. Несмотря на то

что они не необходимы для соответствующих видов, они развиваются в том же типичном (хотя и редуцированном) виде, в каком они встречаются у родственных по форме видов, у которых они развиты хорошо и нормально работают. Развитие нефункционирующих органов само по себе было бы совершенно непонятно, но с точки зрения учения о происхождении видов они являются памятниками происхождения животных с рудиментарными органами от соответствующих близких форм. Подобным же филогенетическим памятником служит появление в онтогенетическом развитии (иногда во время целых стадий развития) органов, которые позднее дегенерируют и совершенно не нужны для выработки конечных стадий (например жаберные щели у эмбрионов млекопитающих). Здесь таким образом организация филогенетически более древних типов животных и растений повторяется в онтогенезе более молодых типов—явление, которое можно объяснить лишь на основе учения о происхождении видов.

Наконец *распространение животных и растений* доставляет множество в высокой степени удивительных фактов, которые были бы для нас вполне загадочными, даже бессмысленными, если бы они не легко объяснялись учением о происхождении видов в связи с данными географии и геологии. Напомним только о резкой разнице фауны и флоры в Северной и Южной Америке и о чрезвычайном сходстве фауны Азии и Европы с фауной и флорой Северной Америки. Геология учит, что Южная и Северная Америка были разделены морем до конца миоцена, в то время как Северная Америки и Азия еще во всю новейшую третичную эпоху (плиоцен) были связаны между собой сушей.

Весь материал доказательств, даваемых сравнительной морфологией, палеонтологией, зоо- и фитогеографией, так велик и убедителен, что теории эволюции можно приписать вероятность, граничащую с достоверностью.

2. Физиология видообразования

Относительно физиологии возникновения и преобразования видов и способа осуществления эволюции имеются главным образом две теории (в разных вариациях), называющиеся по именам их основателей *ламаркизмом и дарвинизмом* (*селекционная теория* или *теория отбора*). Вокруг этих теорий в течение последних 50 лет ведется горячая борьба, которая не прекращается до сих пор. В течение десятилетий старались разрешить спор лишь на основании сравнительных гипотетических соображений, почти не прибегая к применению экспериментальных методов. Естественно, что этим путем нельзя было решить этой запутанной проблемы. Впервые экспериментальное учение о наследственности дало верную, доступную для экспериментальной проверки основу для критического суждения об этих гипотезах, которая, казалось, лишала обе гипотезы их оснований. Обе гипотезы стали просто отрицаться критикой генетиков, и возникало известное сомнение относительно возможности разрешения эволюционной проблемы. Однако в последнее время общее мнение склоняется в пользу теории естественного отбора Дарвина. Естественный отбор признан *одним* из важных факторов видообразования. Остается однако весьма сомнительным, в какой мере он в состоянии служить для объяснения собственно эволюции.

а) Ламаркизм

Ламарк сводил превращение видов и целесообразность в развитии организмов (эволюция в собственном смысле) к тем преобразованиям,

которые возникают у отдельных индивидуумов в течение их жизни при приспособлении к разным внешним условиям. Мы уже на разных примерах видели (см. отдел о размножении, стр. 358 и сл., 376 и сл., и отдел о наследственности, стр. 521 и сл.), как различные внешние влияния могут изменять строение и функции живых существ. Целый ряд этих видоизменений носит характер функциональных приспособлений, т. е. органы, которые под влиянием внешних условий сильнее функционируют, изменяются соответственно усилению их деятельности. Опыт показывает, что усиленное упражнение стимулирует, а неупражнение ослабляет развитие органа. Однако многие органы, как известно, приспособлены к окружающему их миру совершенно исключительным образом, так как они могут существовать только при совершенно определенных условиях жизни, подобно тому как например многие паразиты приспособлены к образу жизни своих хозяев, — факт, который требует объяснения с точки зрения эволюционного учения.

Исходя из этих фактов, Ламарк предположил, приняв наследственность функциональных приспособлений, что при продолжительном употреблении, на протяжении ряда поколений, можно достигнуть значительного развития строения и функции органов и что таким образом может возникнуть крайняя степень их приспособления. Основным условием для справедливости ламарковских воззрений является наследственность свойств, приобретенных телом в индивидуальной жизни вследствие функционального приспособления.

Если мы обратимся к критике этих взглядов, то следует признать, что ламарковские воззрения, даже если бы принятое им предположение и было верно, никоим образом не в состоянии объяснить всю эволюцию, так как к очень многим приспособлениям это объяснение неприложимо. Например тело и сложные инстинкты рабочих пчел обнаруживают высокую степень специализации и самые тонкие приспособления в разном отношении. Все эти образования никоим образом не могут наследоваться от тех индивидуумов, у которых они впервые появились, так как рабочие пчелы нормально не размножаются. Подобных примеров можно было бы привести много.

С другой стороны, следует заметить, что многие явления приспособления, в особенности появление рудиментарных органов в животном и растительном царстве, находят в ламаркизме простое объяснение, если мы примем наследственность приобретенных свойств. Здесь возникает однако новая трудная проблема: каким образом приспособления, появляющиеся в органах (модификации), могут передаться зачатковым клеткам; вопрос этот настолько сложен, что простота ламарковского объяснения снова становится сомнительной.

Важнее всего однако то, что экспериментальное учение о наследственности до сих пор еще не дало ни одного доказательства в пользу наследственности функциональных приспособлений. Наоборот, огромный фактический материал говорит скорее против этого предположения. Следует вспомнить например постоянство чистых линий Иогансена (см. стр. 526), опыты с наследованием модификаций (см. стр. 529) и прежде всего открытие менделизма в узком смысле слова, в особенности независимости локализованных в хромосомах генов от влияния внешних факторов. Такое простое объяснение превращения видов, какое было предложено до сих пор ламаркизмом, во всяком случае невозможно, и воззрения ламаркистов, по крайней мере в имеющейся сейчас форме, следует отвергнуть.

Будущее исследование должно решить, как и в какой мере воздей-

ствия внешнего мира на протоплазму зачатковых клеток могут преобразовывать и гены; это решение естественно может быть получено только экспериментальным путем.

б) Дарвинизм (теория отбора)

Дарвин при своем объяснении образования видов исходил из опыта животноводов и растениеводов. Особи всех видов (рас) варируют конечно в разных направлениях. Животноводы и растениеводы выбирают на племя среди этих варирующих особей особь с желательными им свойствами, другим же не дают размножаться. Это называется искусственным отбором, или *селекцией*. Из потомков этих избранных особей животновод или растениевод снова выбирает для дальнейшего разведения только тех, которые обнаруживают желательные свойства, и старается таким образом путем продолжительной селекции достичь из поколения в поколение усиления этих свойств, что ему действительно часто удается. Исходя из хорошо известного явления, что каждое живое существо производит больше потомков, чем может сохраниться, Дарвин предположил, что в природе место отбирающего человека занимает «*борьба за существование*», *естественный отбор* или просто *отбор* (selection), так как при перепроизводстве потомков она выбирает тех, которые лучше всего приспособлены к условиям жизни (*переживание наиболее приспособленных*). Так как обычно условия жизни в определенных областях в течение долгих периодов сохраняются неизмененными, то отбор имеет возможность итти в определенном направлении в течение долгого времени и таким образом по Дарвину постоянно улучшать приспособление путем усиления соответствующих вариаций в ряде поколений.

Дарвиновская теория отбора основывается следовательно на двух предположениях: 1) на перепроизводстве потомков и 2) на существовании наследственных вариаций, не имеющих определенного направления. Первое предположение разумеется правильно. Но как обстоит дело со вторым?

Дарвин принял без дальнейшего исследования, что среди многих, постоянно встречающихся вариаций всегда находятся такие, которые закрепляются наследственно. Он вообще не поставил вопроса о том, как возникают наследственные вариации. Поэтому против селекционной теории Дарвина с известным правом возражали, что она не в состоянии объяснить собственно настоящую проблему видообразования, возникновения новых вариаций (признаков) и что таким образом отбор объясняет лишь вторичные этапы развития. Это возражение действительно верно, но разрешение и этого вторичного вопроса представляло бы значительный шаг вперед. Однако выводы экспериментального учения о наследственности опровергли и эту сторону теории отбора. Иогансеновские опыты на чистых линиях показали, что при отборе вариантов из видимо однородной расы из популяции выделяются лишь чистые линии и что следовательно отбор внутри чистых линий бессилен (см. стр. 525 и сл.). Исследование гибридов показало также, что наследование повидимому вновь возникших вариаций основано только на расщеплении гетерозиготных форм или на появлении новых комбинаций.

Но если благодаря *новым комбинациям* внутри известных границ и может возникнуть большое разнообразие новых видов, то комбинации не представляют все же исходного и достаточного материала для действия естественного отбора и не могут вызвать эволюции. Таким

путем, как мы уже выше видели (см. стр. 562), не создается ничего действительно нового, и только то, что уже существует, подвергается различным перегруппировкам.

Так как в первое же десятилетие экспериментального учения о наследственности отдельные наблюдаемые резкие мутации (единственные действительно наследственные вариации) появлялись лишь случайно и, казалось, не могли служить первичным материалом для отбора, скептицизм экспериментальных генетиков был вполне понятен.

Однако более точные исследования наследственности отдельных видов и рас в последние десятилетия показали, что небольшие, хотя и трудно устанавливаемые мутации генов наблюдаются весьма часто (см. стр. 562) и что они могут представить вполне достаточный исходный материал для действия отбора. Многие исследователи, работающие экспериментально, недавно стали решительно на сторону теории отбора (Баур, Иоллос, Гольдшмидт, Таммес и др.)[1].

Другие, напротив, возражают, что незначительные, едва заметные мутации не обладают какой-нибудь ценностью для отбора, так как для обладающих ими организмов они безразличны. Если это и верно, то все же легко видеть, что при комбинации с другими, самими по себе мало значащими генами внезапно могут появиться свойства, которые будут иметь ценность для отбора (ср. стр 538.).

Но даже такие малейшие мутации, которые по человеческому суждению феноменологически не могут иметь никакого значения для отбора, с физиологической точки зрения могут иметь сейчас же большое селекционное значение. Так, проведенные в крупном масштабе селекционные опыты Корренса показали, что из двух видов нашей обыкновенной крапивы, которые разводились в течение многих лет на том же самом опытном поле при тех же самых условиях, один из них, Urtica typica, вероятно вследствие лучшего роста имеет значительные преимущества перед другой (Urtica percancea). Подобный же результат получил Иоллос с «белоглазой» мутацией дрозофилы, полученной им посредством действия высокой температуры, которая оказалась гораздо более стойкой к высокой температуре, чем исходная раса.

В других случаях незначительные изменения внешних условий могут привести к тому, что мутация, ранее не имевшая значения, получит большую ценность для отбора. Процессы отбора таким образом могут действовать вследствие частого появления мелких мутаций. Этим указан путь, по которому может итти преобразование видов и по которому оно очевидно часто и идет. Спрашивается только: достаточно ли этих факторов для объяснения разных сложных приспособлений и рядов развития, направленных в определенную сторону (ортогенетических)?

На этот вопрос нужно ответить отрицательно. Сравнительное исследование показывает, что в различных группах животных и растений встречаются «гомологичные» мутации (см. стр. 564). Определенно направленные ряды развития наводят на мысль, что в строении генов этих рядов создаются такие внутренние условия, при которых могут появиться только определенные мутации; эти условия способствуют появлению мутаций, идущих в одном и том же направлении. О внутреннем строении генов мы до сих пор ничего не знаем. Но упомянутые выше мутации Иоллоса показали, что ряд мутаций в одном направлении под влиянием одинаковых крайних внешних условий (например очень высокая температура) может

[1] Кроме мутаций факторов или генов можно лишь в ограниченной мере приписать известное значение для возникновения видов хромосомным мутациям (ср. стр. 565).

вызвать определенно направленное дальнейшее развитие. Но могут ли все направленные ортогенетические ряды развития в животном и растительном мире объясняться таким образом мутациями, направленными под влиянием крайних внешних условий, покажут только дальнейшие исследования. Во всяком случае опытами Иоллоса положено многообещающее начало в этом направлении[1], и много зоогеографических и экологических наблюдений говорит в пользу такого понимания. Однако при возникновении и дальнейшем развитии отдельных филогенетических рядов животного и растительного мира безусловно имел и продолжает иметь значение не только один этот принцип. Хотя во многих семействах может быть прежде всего и действовали направленные мутации, но в других могли сильнее влиять простые мелкие мутации с последующим сильным действием отбора, иногда в сопровождении изменения внешних условий. В других случаях, в особенности у многих растений, могли играть важную и даже решающую роль прежде всего комбинации скрещивания разновидностей и видов и появление следующих за ними полиплоидных мутаций. За это пожалуй больше всего говорят новейшие исследования о возникновении культурных растений. В этой области генетические исследования в связи с фитогеографическими, экологическими, историческими и доисторическими исследованиями многих форм (разных видов зерновых, плодовых и овощных культур) широко раскрыли их филогению и эволюцию.

[1] Утверждения Иоллоса об искусственном вызывании ортогенетических рядов мутаций подвергается сомнению большинством генетиков. Ред.

ГЛАВА VI

ЯВЛЕНИЯ РАЗДРАЖЕНИЯ

А. Явления раздражения у растений и простейших.
В. Явления раздражения у животных.

Если одно из общих внешних условий, постоянно действующих на животный организм, претерпевает некоторые изменения, если следовательно организму сообщается (или отнимается от него) энергия в виде света, тепла, давления (звук), химической энергии, электричества и т. д., то это изменение энергии воспринимается организмом, и в результате ряда внутренних процессов, протекающих у высших животных в нервной системе, наступает видимая конечная реакция, так называемая реакция раздражения, в форме определенных движений или секреции желез. Изменения внешних условий, вызывающие такого рода реакции, называются раздражениями (оптические, тепловые, химические и т. д.). Как известно, эти раздражения у человека часто, но не всегда, сопровождаются психическими процессами. Раздражимость и способность отвечать на раздражения приписывали раньше только одним животным. Со времени работ Сакса (1882), а еще более под влиянием исследований Пфеффера над раздражимостью растений и простейших среди биологов утвердилось мнение, что такого рода явления движения у растений принципиально идентичны с явлениями раздражения снабженных нервной системой животных; некоторые пытались даже установить у растений наличие восприятия раздражения, органов чувств, ощущений и т. д. Нам кажется однако, что под влиянием внешнего сходства этих явлений у животных и растений биологи зашли слишком далеко, обращая мало внимания на существующее здесь принципиальное различие. Сходство заключается главным образом в том, что в обоих организмах как животных, так и растений происходят одинаковые изменения энергии в виде «раздражений», за которыми следуют внешне сходные конечные реакции, и что по крайней мере в отдельных случаях (также и у растений) восприятие и эффект раздражения раздельны, т. е. здесь имеет место проведение раздражения.

Лежащее в основе этих явлений свойство «раздражимости», общее животным и растениям, строго говоря, может быть охарактеризовано и определено только совершенно поверхностно как физиологическое явление, отдельные звенья которого, заложенные в самом организме, большей частью неизвестны и об идентичности которых можно судить только на основании внешнего сходства конечных реакций, вызываемых одними и теми же изменениями энергии («раздражениями»).

Отсюда следует, что все новейшие определения явлений раздражения и раздражимости настолько общи и расплывчаты, что они в большей или

меньшей мере охватывают все жизненные процессы и с таким же основанием могут пожалуй быть применены и для описания неживого мира. Экспериментальное же исследование последних десятилетий ясно доказывает, что явления раздражения у снабженных нервной системой животных, с одной стороны, и у растений и одноклеточных—с другой, принципиально различны. Явления раздражения у многоклеточных, начиная кишечнополостными и кончая человеком, тесно связаны с процессами электропроводности и обнаруживают некоторые общие закономерности. С другой стороны, явления раздражения у растений и простейших согласно современным данным по существу отличаются от явлений у животных. Они управляются другими закономерностями, отличающимися повидимому и между собой.

Большая заслуга Блааy заключается в том, что своими исследованиями над так называемой световой реакцией роста он освободил явления раздражения растений от грубых внешних аналогий с нервной деятельностью животных и первый подверг их здравому каузальному анализу. Глава физиологии растений, посвященная явлениям раздражения, может таким образом слиться с различными отделами физиологии роста и движения, а понятие раздражения будет тогда совсем изгнано из этой области исследования. Такая радикальная мера является пока еще преждевременной, особенно в учебнике; тем не менее мы считаем целесообразным отделить явления раздражения у растений и *свободноживущих* протистов от явлений раздражения у снабженных нервной системой животных. Этим самым мы не только стремимся избежать всех психологически окрашенных понятий, но по возможности и понятий, заимствованных из нервной физиологии и физиологии органов чувств животных.

А. ЯВЛЕНИЯ РАЗДРАЖЕНИЯ У РАСТЕНИЙ И ПРОСТЕЙШИХ

Изменение некоторых внешних факторов, т. е. сообщение или отнятие определенного количества некоторого вида энергии (света, тепла и т. д.), вызывает в растительном организме явления движения или изгибания—так называемые реакции раздражения, наступающие в результате ряда внутренних процессов. Так как очень часто конечная реакция сопровождается затратой гораздо большего количества энергии, чем то, которое было сообщено «раздражением», то последнее носит характер *разряда*, и именно этот характер разряда Пфеффер считает наиболее типичным моментом раздражения и как таковое выставляет его на передний план. Мы увидим однако ниже, что существуют явления, которые не характеризуются указанным признаком. В зависимости от того, вызывается ли движение внешними факторами или внутренними изменениями системы, различают *индуцированные*, или *паратонические*, *движения от автономных движений*.

Часто при классификации движения раздражений кладут в основу *источник раздражения*—свет, силу тяжести, тепло, электричество и т. д. Тенденция многих ботаников переносить центр тяжести на характер реакции с нашей точки зрения заслуживает предпочтения, по крайней мере постольку, поскольку отсутствует возможность классифицировать явления по единственно существенному признаку: различию во внутренних физиологических процессах, их сопровождающих.

Мы различаем поэтому реакции раздражения подвижных организмов-протистов, свободно живущих низших растений и спор растений,—обозначаемые как *таксисы*, от реакций раздражения прикрепленных

растений—тропизмов и настий. Под тропизмами понимают те движения прикрепленных растений или их частей, при которых новое положение стоит в известном отношении к направлению действия источника раздражения (свет, сила тяжести и т. д.). Если же искривление или движение зависит только от организации самого растения и не обнаруживает никакого отношения к направлению действия источника раздражения, тогда речь идет о настиях.

1. Тропизмы

Двумя наиболее широко распространенными видами движений тропизма являются движения фототропические и геотропические. Первые вызываются различием в интенсивности света, в результате чего наступает односторонний рост растения, последние — силой тяжести, действующей всегда в одну сторону. Кроме того известны еще хемотропические, тигмотропические (соприкосновение), травматотропические (ранение и др.) движения и искривления, которые однако менее распространены и обладают соответственно меньшим экологическим значением. Так как геотропические и фототропические движения кроме того лучше всего исследованы, то мы и остановимся в нашем изложении исключительно на них.

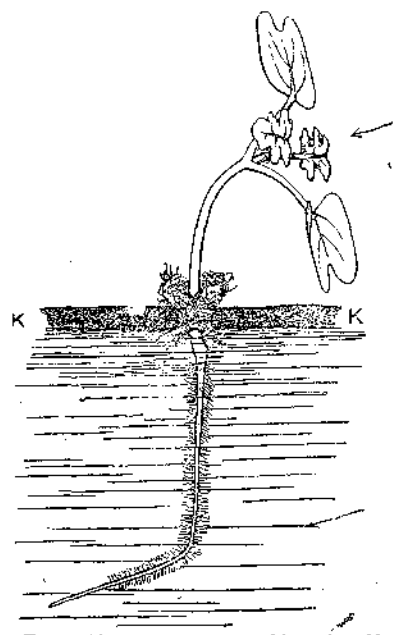


Рис. 598. Проросток Sinapis alba в водной культуре; *K*—пробка, служащая поплавком; стрелки указывают направление падения света. Стебелек положительно фототропичен, корешок отрицательно фототропичен (из Бенеке-Иоста).

а) Феноменология фото- и геотропизма

Фототропизм. Если держать проросток в водной культуре вблизи окна, то стебелек и листья скоро изогнутся к свету, корни же напротив—в обратную сторону (рис. 598). Листья и стебель положительно фототропичны, корешок отрицательно фототропичен. Если укрепить росток в клиностате (рис. 599) (диске, приводимом в круговое движение часовым механизмом), так чтобы падение света на растение постоянно менялось, то искривления не наступит совершенно; тот же результат можно получить, если освещать росток с обеих сторон двумя одинаковой силы источниками света. Фототропические искривления, наступающие при одностороннем освещении, большей частью обусловлены неравномерным ростом, причем при положительном фототропизме затененная сторона растет интенсивнее, при отрицательном же фототропизме более энергичный рост обнаруживает сторона, обращенная к свету. Фототропические искривления роста наблюдаются также у так называемых плагиотропных органов, преимущественно у листьев, причем здесь явление несколько усложняется; фототропические влияния могут иногда вызывать даже скручивание. Мы ограничимся здесь изложением простейших явлений, наблюдаемых у ортотропных органов.

Соответствующие опыты показали, что степень искривления в значительной мере зависит от интенсивности и от количества света; при увеличении количества односторонне падающего света усиливается и степень искривления органа.

Это отношение сохраняет силу только внутри определенных пределов. Когда интенсивность света переходит за верхний предел, то соответствующее искривление больше не наступает, а при дальнейшем повышении

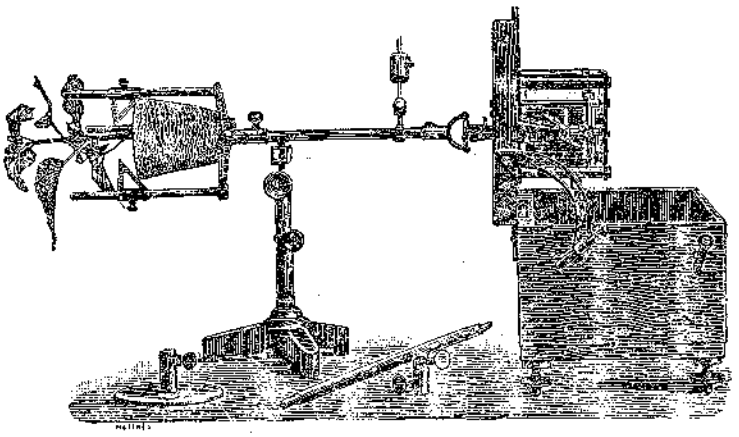


Рис. 599. Клиностат (по Пфефферу, из Бенеке-Иоста).

интенсивности света положительное искривление выражено очень слабо и может даже стать отрицательным. Один и тот же орган может следовательно в зависимости от условий реагировать положительно или отрицательно фототропически, и, как показал впервые Ольтманс, можно найти такую степень действия света, при которой реакции не наступает совсем и органы следовательно остаются прямыми. Этот вопрос особенно тщательно исследован Аришем, принявшим за единицу измерения реакции максимальное уклонение верхушки калеоптилы овса. Результаты исследований показаны в следующей таблице:

Количество света	Максимальное отклонение верхушки (в мм)	Количество света	Максимальное отклонение верхушки (в мм)
7,6 MKS	0,7	100 MKS	5
12,4 »	1	140 »	4.7
18,1 »	1,6	237 »	5,4
26,4 »	2,3	560 »	4
45 »	3	1 500 »	3
65 »	3,3	2 800 »	1,2
75 »	4		

Как видно, при 100—237 MKS (метр-свеча-секунда) получается максимальное отклонение, при бо́льших и меньших количествах света искривление меньше. При количестве света почти в 4 000 MKS реакция дает отрицательное искривление. При количествах света более 100 000 MKS наступает второе положительное искривление.

Различные фототропические реакции могут наступать не только под влиянием изменяющейся интенсивности и количества света, но и сам орган путем предварительной обработки может получить способность на одно и то же раздражение давать разные реакции. Так, спорангиеносец гриба Phycomyces, предварительно содержавшийся в темноте, при известной интенсивности света изгибается от источника света (отрицательный фототропизм), тогда как другой экземпляр, предварительно выдержанный на свету, положительно фототропичен. Раньше говорили о различной «настроенности», или о «градациях» светочувствительности; однако нам кажется благоразумнее отказаться от такого рода психологических понятий, так как они не объясняют явления, а отодвигают объяснение, которое приходится искать в области совсем иных понятий. На характер реакции может влиять также возраст органа и другие внутренние и внешние факторы. Такого рода влияния мы встречаем и при других физиологических явлениях, например в явлениях размножения.

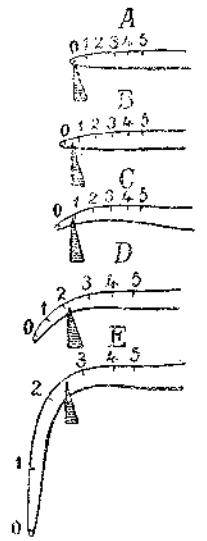


Рис. 600. Геотропическое искривление корня. *A* — непосредственно вслед за перемещением в горизонтальное положение: *B*—спустя 1 час; *C*—спустя 2 часа; *D*—спустя 7 часов; *E*—спустя 23 часа (по Саксу).

Геотропизм. Подобно фототропизму геотропизм представляет собой широко распространенное явление. Стебель растения обычно растет вертикально вверх, корни—вертикально вниз. Если поместить росток в горизонтальном положении, то корень изгибается книзу, а стебель—кверху. Уже простое наблюдение показывает, что повсюду на земной поверхности, как на равнине, так и на отвесных горах, главные оси и главные корни растений ориентированы в направлении земного радиуса, т. е. что эта ориентировка обусловлена силой тяжести; знаменитые опыты Найта (1806) подтвердили это воззрение. Если ориентировка обусловлена силой тяжести, то по Найту следовало ожидать, что «это явление можно элиминировать путем постоянной смены положения ростка и что при помощи центробежной силы можно вызвать противоположный эффект». Опыты Найта подтвердили его предположение: он укреплял прорастающие семена на быстро вращающемся диске в разных положениях, причем кончики корней росли кнаружи, а стебли—радиально к оси диска. Опыты Найта показали только, что сила тяжести может быть заменена центробежной силой. Сакс выключил также и центробежную силу, поместив ростки на диске, медленно (1 оборот в 10—20 минут) вращавшемся вокруг горизонтальной оси; этим он дал окончательное и точное доказательство действия силы тяжести (рис. 599). На таком горизонтально вращавшемся клиностате ростки не меняли первоначального направления роста.

Итак, корни положительно геотропичны, стебли—отрицательно геотропичны; геотропические искривления могут быть объяснены односторонним ростом на выпуклой стороне. Приведенная здесь схема Сакса дает представление о ходе реакции (рис. 600). Тогда как способная к росту зона корня невелика и ограничена его верхушкой, у (отрицательно геотропических) стеблей она значительно больше и по мере распространения геотропического искривления все дальше смещается от верхушки к растущей зоне основания. При этом может иногда наступать обратное искри-

вление верхушечной части, которое однако скоро прекращается (рис. 601). Если внимательнее исследовать процесс искривления, то можно видеть, что на вогнутой стороне рост продолжается с прежней скоростью, тогда как на выпуклой стороне при отрицательно геотропическом раздражении наступает ускорение роста.

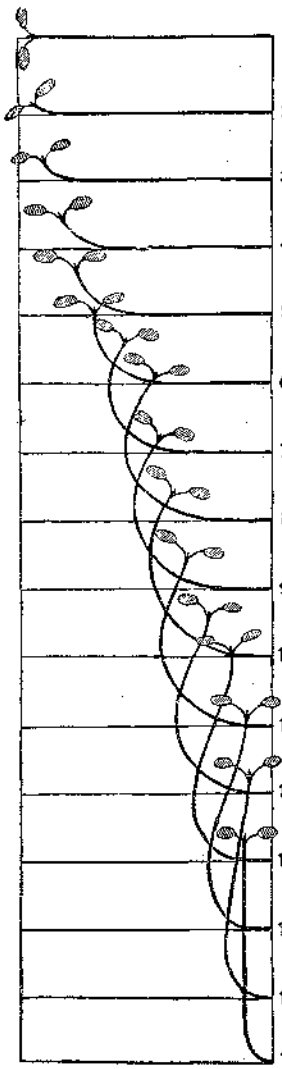


Рис. 601. Ход геотропического движения. Фигуры 1—16 обозначают следующие друг за другом стадии искривления ростков, выращиваемых в полутьме. При 1 росток переведен в горизонтальное положение, при 16—снова в вертикальное (по Ноллю).

б) Закон количества раздражения

Время, необходимое для того, чтобы определенной интенсивности свет вызвал едва заметное искривление растения, называют временем восприятия. Оно значительно меньше времени реакции, т. е. того количества времени, которое необходимо для того, чтобы реакция искривления стала видимой. Если перенести в темноту достаточно долго освещавшееся растение, то по истечении времени реакции искривление все же наступает. Можно следовательно, варируя опыты, точно определить минимальную длительность освещения, а также время восприятия.

Систематические опыты Блаау и Фрэшеля, посвященные определению отношения между временем восприятия и интенсивностью освещения, привели к выводу, что одна и та же реакция может быть вызвана длительным действием слабого источника света, так же как и кратковременным действием сильного источника; реакция следовательно определяется произведением интенсивности света на время, иначе говоря, она зависит от общего количества света. Произведение интенсивности света на продолжительность освещения дает следовательно постоянно один и тот же эффект, и поэтому говорят о законе количества раздражения, или о правиле произведения[1]. Приведенная ниже таблица Блаау, заимствованная из опытов с Avena, иллюстрирует сказанное.

Закон количества раздражения в широких пределах справедлив также и для геотропизма. Так как величина силы тяжести не может быть изменена, то вместо нее берется центробежная сила. И здесь также одна и та же нормальная реакция наступает при равенстве количества раздражения, будь это высокая интенсивность при кратковременном раздражении или слабая интенсивность при соответственно длительном раздражении, как это показывает таблица, в которой собраны результаты опытов Руттен-Пекльгаринга над ростками овса.

[1] Относительно совпадения правила произведения с фотохимическим законом Бунзена-Роско см. ниже (стр. 672).

Продолжительность освещения	Интенсивность в метро-свечах	Произведение—количество раздражения в метро-свечах-секундах
43 часа	0,00017	26,3
6 часов	0,00085	18,6
1 час	0,00477	17,2
4 мин.	0,0898	21,6
4 сек.	5,456	21,8
1/100 сек.	1,902	19,0
1/1000 сек.	15,520	26,5

Величина центробежной силы (в граммах)	Время восприятия (в секундах)	Время × сила
46	7	322
24	12	288
4,84	60	290
0,76	415	315
0,25	1 300	325
0,14	2 230	312
0,08	3 900	312
0,04	7 800	312

При дальнейшем уменьшении количества света наступает такой момент, когда количества света как раз достаточно для появления видимого искривления; это так называемый п о р о г р а з д р а ж е н и я. Исследование показало (Натансон, Прингсгейм), что еще меньшие, т. е. сублиминальные, количества света также обнаруживают некоторый эффект, если свет действует часто и с небольшими перерывами. Здесь мы встречаемся с с у м м и р о в а н и е м количества света; закон количества раздражения сохраняет и здесь свою силу. Этот закон называют законом Тальбота.

В этой форме закон количества раздражения остается справедливым, даже когда при равной интенсивности света длительность пауз в 16 раз больше отдельных сублиминальных периодов освещения. Закон Тальбота согласно исследованиям Фиттинга справедлив и для геотропических реакций; при бо́льших паузах отдельные раздражения суммируются не полностью, и когда отношение длительности пауз к длительности раздражения становится равным 12 : 1, эффект прекращается.

в) Источник и восприятие раздражения

При геотропизме сила тяжести действует на все части растения с одинаковой силой, и, как показали опыты с центробежной силой, геотропическая реакция определяется не различным воздействием энергии на разные части растения, но направлением силы тяжести. Как проявляется действие силы тяжести внутри клеток растительного органа? Все новые воззрения сходятся на том, что это явление основано на смещении составных частей клетки. Но вопрос о том, какие части клетки играют здесь решающую роль, до сих пор не выяснен. Наибольшим признанием пользуется

по праву теория крахмальных статолитов, предложенная Немецом и Габерландтом. Подобно тому как в статоцистах беспозвоночных так называемые статолиты путем давления раздражают чувствительные клетки, подобно этому согласно указанной выше теории тяжелые составные части клеток, в первую очередь зерна крахмала, вызывают первичную геотропическую реакцию, перемещаясь и оказывая давление на нижнюю сторону прилегающей к стенкам протоплазмы; таким образом каждая клетка в известной степени играет роль статоциста. В пользу этой теории говорит тот факт, что способность к геотропической реакции сопровождается наличием в клетке крахмальных статолитов (рис. 602); в первую очередь следует отметить опыты Клары Цолликофер, которой удалось экспериментально вызвать исчезновение крахмальных статолитов. Лишен-

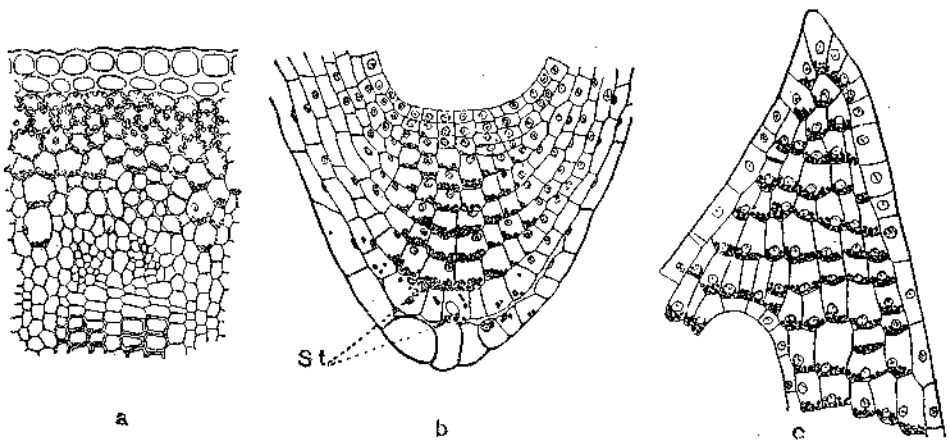


Рис. 602. Крахмальные статолиты, отлагающиеся иногда на нижних стенках клеток. *a*—побег, поперечный разрез (Linum perenne); *b*—кончики корня (Roripa amphibia); *c*—кончики колеоптилей—продольный разрез (Panicum milliadeum). (*a*—по Габерландту, 1924, *b* и *c*—по Немецу из Циммермана).

ные крахмала ростки не обнаруживали геотропической реакции, которая появлялась вновь после того, как под влиянием освещения образовались новые крахмальные статолиты.

Тем не менее теория крахмальных статолитов не может считаться всеобъемлющей, так как у многих растений встречаются органы, обладающие геотропической чувствительностью, но не содержащие крахмальных зерен. Однако справедливость этой теории в ее расширенном виде не связана с наличием крахмальных зерен, так как можно с полным правом допустить, что и другие тяжелые составные части клетки подобно крахмалу могут вызывать геотропический эффект при помощи давления на нижнюю сторону клеток.

Каким однако образом статолиты вызывают в протоплазме перемещение стимулирующих рост веществ, которые, как мы увидим ниже, приводят к геотропическому искривлению? В настоящее время мы об этом ничего не знаем, хотя и существуют отдельные рабочие гипотезы, которые пытаются разрешить этот вопрос. На основании приведенных ниже данных можно утверждать только одно: одностороннее скопление «веществ, направляющих геотропический рост», зависит также от организации органов растения, точнее от некоторой невидимой радиальной полярности клеток. Образование этих веществ наступает только тогда, когда сила тяжести

действует на органы или клетки радиально изнутри наружу, но не снаружи внутрь.

Сакс высказал предположение, что и для фототропического искривления подобно геотропическому решающее значение имеет ход лучей внутри органа, а не простое различие интенсивности освещения (на освещенной передней стороне и неосвещенной задней). Это предположение повидимому подтверждается интересными опытами Фиттинга. Однако в настоящее время собрано много фактов, говорящих сильнее в пользу теории интенсивности освещения.

Так, Будер показал, что спорангиеносцы Phycomyces меняют обычный для них положительный фототропизм на отрицательный, если их освещать не в воздухе, а через жидкий парафин. При погружении в парафин, коэффициент преломления которого равен 1,47, цилиндрическая линза спорангиеносца (см. стр. 648) из выпуклой становится вогнутой, вследствие чего большее освещение получает не задняя, а передняя сторона (рис. 603). Несмотря на постоянство направления света обращение интенсивности освещения вызывает следовательно изменение знака фототропического искривления.

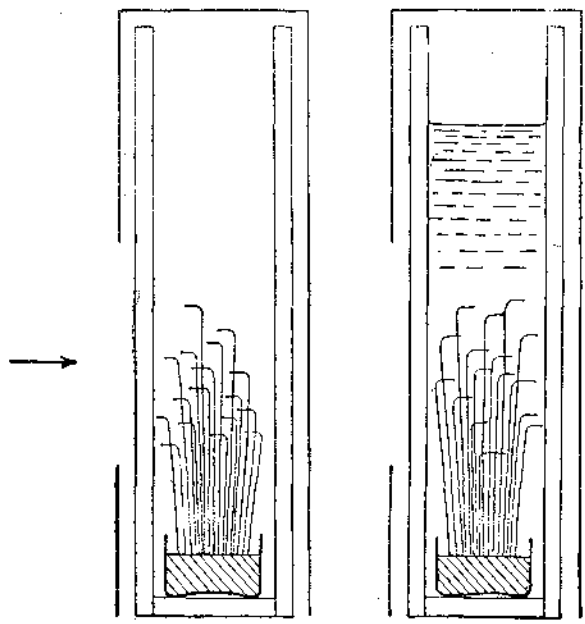


Рис. 603. Обращение знака положительного фототропизма спорангиеносца Phycomyces при перемещении из воздуха (слева) в жидкий парафин (справа) (по Будеру, 1916).

Будер освещал верхушки колеоптиля Avena вертикально падающим сверху пучком света таким образом, чтобы была освещена одна только продольная половина (рис. 604); при этом наступало точно такое же искривление, как при боковом освещении. Следующий опыт Будера с полной убедительностью доказывает справедливость световой теории. Он освещал односторонне ростки овса изнутри и таким образом добивался различия в интенсивности освещения. Для этой цели Будер сконструировал «световой зонд»—стеклянный конус, вытянутый в трубку, на свободном конце слегка изогнутую. Этот зонд покрыт снаружи серебром, и если ввести его снизу в росток овса, то через него можно пропустить боковой пучок света (рис. 605). Верхушка изгибалась согласно теории и так же, как если бы она освещалась не изнутри, а снаружи, т. е. обратно тому, что следовало ожидать, если бы решающим фактором являлось направление пучка света. После этих опытов вряд ли можно сомневаться в том, что источником раздражения служит только различие в интенсивности света. Однако рассматриваемые далее новые данные относительно проведения раздражения и образования искривления вследствие одностороннего

отложения материалов для роста допускают одновременное влияние направления света в смысле поляризации клеток по направлению к источнику света (дифференциальная полярность по Циммерману).

Экспериментально еще не доказано, но весьма вероятно, что первичное действие света в воспринимающих клетках представляет собой фотохимический процесс[1]. В настоящее время однако доказано, что здесь происходит воздействие на образование стимулирующих рост веществ (подробнее см. стр. 648 и сл.).

г) Проведение раздражения

Одним из важнейших оснований, послуживших для отождествления явлений искривления растений с явлениями раздражения у животных, можно считать сделанное впервые Дарвином, а за ним и Ротертом наблюдение, что фототропический эффект одностороннего освещения может наступить не в освещенной части, а совсем в другом месте. Так, у некоторых злаков при одностороннем освещении верхушки семядоли появляется сперва небольшое искривление на верхушке, которое однако постепенно распространяется книзу и в конце концов ведет к сильному искривлению нижней части ростка (рис. 606). Одностороннее освещение этой нижней части ростка, гипокотиля, не дает однако никакого эффекта. Как показал Ротерт, раздражение, воспринимаемое в верхушке ростка, проводится далее книзу, где и наступает главная реакция. Новые точные исследования Зирпа и Зейбольда показали, что уже на 2 мм ниже верхушки чувствительность равняется только 1/361000 чувствительности верхушки. Особенно «чувствительный» участок верхушки ростка Avena простирается не более чем на 0,25 мм.

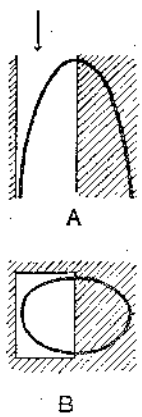


Рис. 604. Схема опыта Будера. Пучок света падает перпендикулярно сверху, освещая продольную половину колеоптиля Avena. *A* — продольный разрез; *B*—поперечный разрез (по Будеру, 1920, из Бенеке-Иоста).

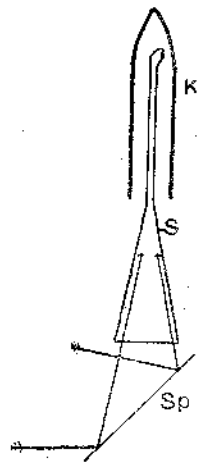


Рис. 605. Схема опыта со световым зондом. *K*—конец полого колеоптиля; *S*—зонд; *Sp*—зеркало. Стрелки показывают ход лучей (по Будеру, 1920, из Бенеке-Иоста).

Ч. Дарвин, срезая верхушку, а за ним Пиккард при помощи специально для этой цели сконструированной установки с точностью показали, что при геотропическом искривлении корней восприятие раздражения происходит преимущественно на верхушке, реакция же—на расстоянии 3—4 мм, т. е. здесь имеет место «проведение раздражения». То же самое было показано в случае ростков многих трав.

Новые опыты Бойссен-Иенсена, Пааля, Штарка и др. с достоверностью показали, что в фототропическом, геотропическом и травматотропическом

[1] В пользу этого говорит совпадение явлений, находящих свое выражение в законе количества раздражения, с теми отношениями, которые установлены Гехтом при анализе восприятия света животными (см. ниже, стр. 672).

проведении раздражения участвуют вещества, которые стимулируют или задерживают рост. Эти вещества образуются в верхушке колеоптиля ростков Avena, которые обнаруживают резкую фототропическую реакцию и четкую картину проведения раздражения и распространяются дальше вниз. Если срезать верхушку колеоптиля, а затем снова приклеить ее при помощи желатины, то реакция раздражения протекает нормально. Между верхушкой и обрубком (Stumpf) можно поместить пропитанную желатиной пластинку, вырезанную из тростника, не нарушая при этом проведения раздражения. Следовательно для проведения раздражения, по крайней мере на короткие расстояния, участие живых клеток не обязательно. Напротив, реакция не наступает, если между верхушкой и обрубком поместить тонкую платиновую пластинку. Следовательно при проведении раздражения происходит распространение некоторого вещества.

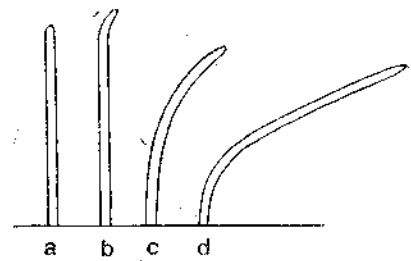


Рис. 606. Фототропическое искривление у Avena (половина натуральной величины). *a*—в начале опыта; *b*—через 1½ часа; *c*—через 3½ часа; *d*—через 9½ часов (по Ротерту, из Бенеке-Иоста).

По Штарку проведение раздражения происходит и в том случае, если приклеить верхушку другой особи, другого вида и даже другого рода. Если тропическое искривление в последнем случае, вообще говоря, менее резко и с уменьшением степени родства становится все меньшим, то

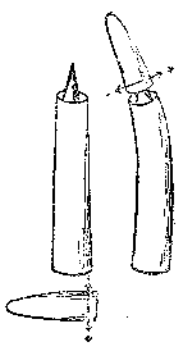


Рис. 607. Опыт удаления верхушки. *a* — схема установки, геотропически раздражается одна только верхушка; *b*—схема полученного результата (по Штарку, 1924, из Циммермана).

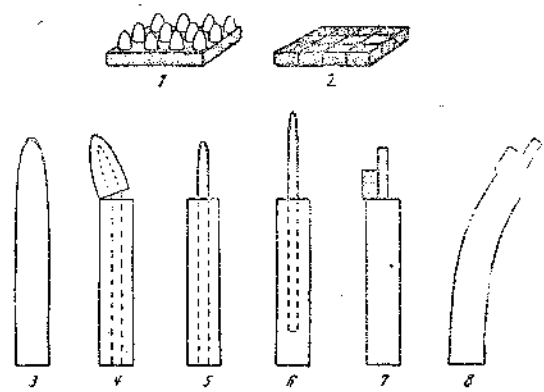


Рис. 608. Метод получения и дозировки вещества роста. *1*—агаровая пластинка с 12 верхушками колеоптилей; *2*—верхушки удалены, агар разделен на 12 кубиков; *4*—колеоптиль с надрезом, при помощи которого (*5*) удаляется верхушка; *6*—первый лист частично вытягивается; *7*—кубик агара приставлен сбоку к обрезу, вследствие чего получается искривление—*8* (по Ф. В. Венту, 1927).

иногда наблюдается и обратное явление. Так, обрубок Hordeum с верхушкой Avena искривляется сильнее, чем со своей собственной верхушкой. Объясняется это тем, что реакция раздражения и образования раздражающих веществ происходит у Avena гораздо более интенсивно.

Особенно важен открытый Штарком факт, что при насадке фототропи-

чески (или геотропически) раздраженной верхушки на нераздраженный обрубок у последнего наступает тропическое искривление (рис. 607).

Еще более глубокое проникновение в явления проведения раздражения, а вместе с тем и в сущность фототропической реакции вообще дают новейшие опыты Вента. Эти опыты показывают, что проведение раздражения и фототропическое искривление вызываются односторонним скоплением некоторого вещества на теневой стороне. Это то же самое вещество, которое вызывает нормальный рост ростка вверх и биологическое значение и химический состав которого теперь хорошо выяснены благодаря исследованиям, проведенным в Ботаническом и Химическом институте в Утрехте. Это вещество роста, названное а у к с и н о м, образуется на верхушке колеоптиля злаков и оттуда переправляется к основанию. При удалении верхушки рост прекращается, и новое вещество роста образуется на верхушке только через два часа. Если срезанную верхушку приставить к обрезу, то наступает нормальный рост. Если же срезанную верхушку приставить на одну сторону, то получается искривление, как при фототропизме. Ф. В. Вент-младший выделял это вещество из срезанных верхушек колеоптиля на агаровые пластинки, оставляя верхушки на них в течение часа. После этого агаровые пластинки делились на маленькие кубики, которые производили такое же действие на обрезанную базальную часть ростков, как при насадке на них живых верхушек, т. е. вызывали равномерный рост вверх при правильной насадке и искривленный рост при насадке на одну сторону (рис. 608). Таким образом был выработан количественный метод, причем определенная степень искривления ростка определенного возраста посредством определенного количества вещества роста была установлена как а в е н о - е д и н и ц а.

Здесь следует также упомянуть, что это вещество роста, ауксин, не является специфичным для ростков Avena и в гораздо большем количестве встречается в ростках кукурузы. Вещество роста в колеоптилях овса влияет также и на рост цветочных стеблей маргариток (Уилдерт). Далее было найдено, что вещество роста имеет всеобщее распространение. Оно в изобилии встречается в грибах, бактериях, а также в слюне и моче животных и человека. Кёгль получил его из мочи в кристаллизованном состоянии и выяснил его химическую природу. Это вещество содержит только углерод, водород и кислород в следующем составе: $C_{18}H_{32}O_5$.

В животных организмах ауксин встречается только как вещество отброса. По исследованиям ван Обербека он образуется в ростках под влиянием света. Вещество роста проходит от верхушки к основанию через клетки паренхимы со скоростью 10 мм в час при 23° (ван дер Вей); поэтому перенос его не может происходить только вследствие диффузии, но должна играть роль также и живая клетка. За это говорит и то, что перенос этого вещества происходит всегда полярно, т. е. происходит всегда в направлении от верхушки к основанию, но никогда не происходит обратно.

Это вещество вызывает также и геотропические искривления—как положительные, так и отрицательные. Еще раньше было установлено, что положительно геотропические отрезки корней Zea, соединенные отрицательно с геотропическими верхушками колеоптиля, дают более сильное положительное искривление, чем искривление при насадке соответствующих положительных геотропических верхушек корней (Холодный). Это показывает, что то же самое вещество, которое в стебле стимулирует рост (отрицательная геотропическая реакция), вызывает в корне задержку роста (положительный геотропизм). Как показали опыты Градмана

и др., проведение геотропически раздражающих веществ происходит на так называемой нижней поверхности.

Для этих опытов он применял четырехгранные междоузлия губоцветных, причем к горизонтально лежащему неповрежденному междоузлию слева прикладывалась верхняя часть другого междоузлия, а справа нижняя его часть, после чего все эти части связывались друг с другом (рис. 609). Наряду с неизменно наступающим искривлением кверху, обусловленным геотропическим раздражением неповрежденного междоузлия (на рисунке не показано), наступало еще боковое отклонение в сторону верхней половины. Тот факт, что при этом наступают травматотропические реакции,

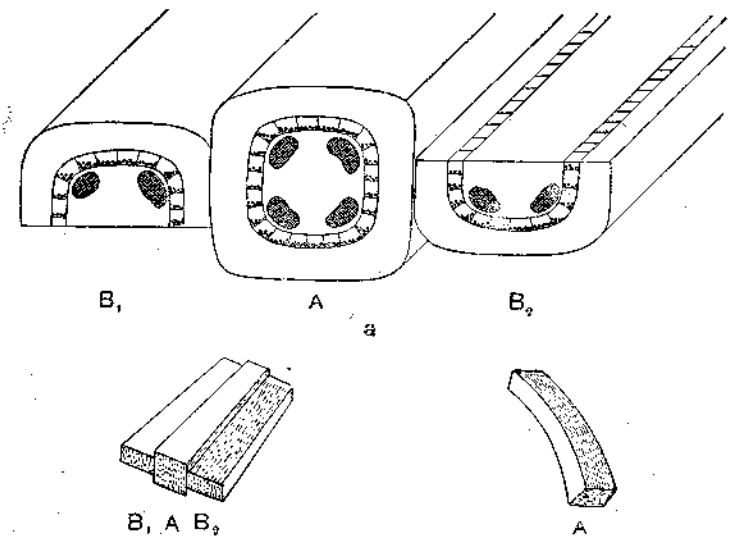


Рис. 609. Доказательство существования раздражающих веществ при геотропизме междоузлий губоцветных. *a*—основная схема постановки опыта; *b*—отдельный опыт: слева—постановка опыта, справа—результат. *A*—неповрежденное междоузлие; B_1—верхняя, B_2—нижняя продольная половина (по Градману из Циммермана).

не меняет значения полученного результата, так как эти реакции могут быть учтены путем варьирования постановки опыта. Такого рода опыты с несомненностью показывают, что нижняя поверхность вырабатывает стимулирующие рост вещества, которые диффундируют в правую стенку междоузлия; вследствие этого указанная сторона растет интенсивнее, и наступает левостороннее искривление. Следовательно и здесь, как и при фототропизме, имеет место одностороннее распространение стимулирующих рост веществ, образующихся на одной только стороне.

Эти данные делаются совершенно понятными благодаря исследованиям Ф. В. Вента и Долька. Первый нашел сначала, что овсяному ростку со срезанной верхушкой можно вернуть чувствительность к силе тяжести, если заменить срезанную верхушку агаровой пластинкой с обыкновенным веществом роста (ауксином). Затем Дольк показал, что количество вещества роста в верхушках колеоптилей одинаково независимо от нормального вертикального или горизонтального положения колеоптиля.

Штарку удалось на основании многочисленных опытов установить проведение раздражающих веществ также и при травматотропических искрив-

лениях. Появляющиеся в этом случае вещества (раневые гормоны) относятся к группе веществ, задерживающих рост; проведение их происходит только на той стороне, на которой они образуются.

д) Теория тропизмов. Теория Блаау и теория Вента

Лет двадцать назад господствующее воззрение на сущность тропизмов сводилось к тому, что одностороннее освещение вызывает якобы в каждой клетке некоторое фототропическое «состояние раздражения». Это воззрение, восходящее к Саксу, находило видимое подтверждение в опытах Фиттинга, а старые данные относительно проведения раздражения и представление о направлении света как об источнике раздражения находились с ним в полном согласии. Такая позиция еще более укреплялась тем, что благодаря Пфефферу понятие раздражения было перенесено из зоологии в ботанику и здесь также получило право гражданства. В 1914 г. Блаау, опираясь на свои опыты, сделал попытку перенести объяснение этих явлений на значительно более простую основу, рассматривая фототропическое искривление как световую реакцию роста. Такое представление оказалось чрезвычайно плодотворным. Хотя в свете новейших исследований школы Вента теория Блаау утратила свое прежнее значение, но в связи с этими исследованиями она углубила понимание явлений тропизма. Разумеется, данные, полученные школой Вента, потребовали существенного изменения первоначальных взглядов Блаау.

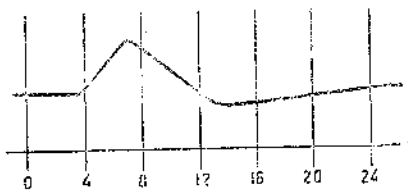


Рис. 610. Phycomyces. Рост после раздражения источником света в 30 MKS. На абсциссе отложено время в секундах (по Блаау, из Бенеке-Иоста).

Блаау исследовал раньше всего зависимость нормального роста от света. При равномерном, всестороннем освещении весьма чувствительных к свету спорангиеносцев гриба Phycomyces было точно установлено значительное усиление роста при слабой интенсивности света. За усиленным ростом через некоторое время следует известное ослабление, которое однако в конце концов преодолевается, так что спустя 25 минут снова устанавливается первоначальный (рост в темноте) темп роста (рис. 610). Применение больших количеств света неизменно сопровождается усилением реакции роста. Однако наряду с этим усиливается и последующая задержка роста, так что в конце концов последняя превосходит первое. Этим результатам соответствуют опыты с односторонним освещением. При малых количествах света за ускорением роста на обращенной от света стороне следует положительно фототропическое искривление, которое после 20-минутного периода покоя постепенно переходит на другую сторону.

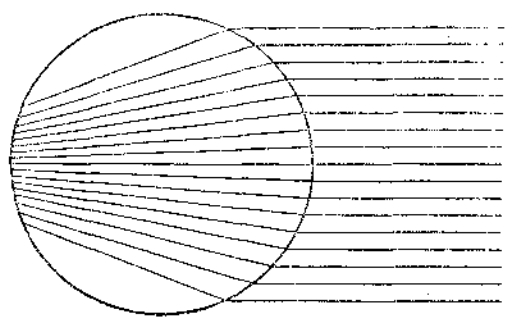


Рис. 611. Схема преломления лучей света в спорангиеносце Phycomyces (по Блаау, из Браунера).

Напротив, при очень сильных источниках света (свыше двух миллионов MKS[1]) наступает отрицательно фототропическое искривление, тогда как при средних источниках света (около 900 MKS) реакции вообще не наступает.

Эти результаты могут быть объяснены следующим образом. Цилиндрический, прозрачный, как стекло, спорангиеносец действует как цилиндрическая линза, собирающая параллельный пучок света, и потому вызывает появление сильно освещенной зоны на теневой стороне (рис. 611). В определенном интервале энергии, в пределах которого увеличение количества

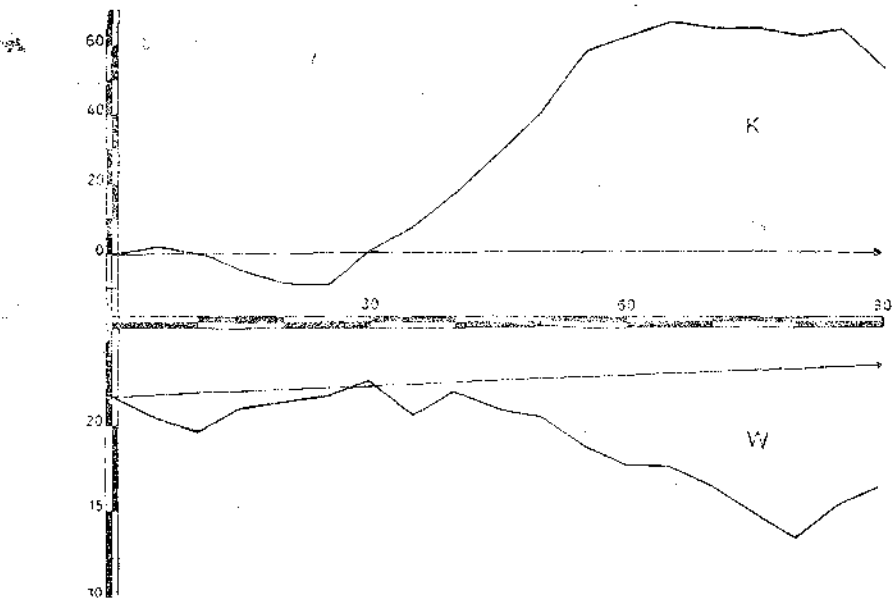


Рис. 612. Рост и фототропическое искривление у Avena. На абсциссе отложено время в минутах; ординаты указывают движение в микронах, причем в кривой наклона (*K*)—отклонение верхушки от вертикальной прямой, а в кривой роста (*W*)—прирост. 200 MKS (по Браунеру, из Поста).

света вызывает усиление роста, эта теневая сторона будет расти интенсивнее, что и вызывает положительное фототропическое искривление; напротив, при больших количествах света на этой стороне наступает задержка роста, вследствие чего реакция обращается в отрицательную. Остается еще сделать одно допущение, которое для многочисленных растений действительно доказано (стр. 643), а именно то, что передняя и задняя поверхности реагируют независимо друг от друга и проводят раздражающие вещества также независимо. Изложенная здесь теория применима также для многоклеточных органов, как показал Блаау для ростков Helianthus, а Браунер—для ростков Avena. У Helianthus освещение источниками от 4×4 MKS до $4 \times 1\,650\,000$ MKS по мере усиления интенсивности света вызывает задержку роста. Только спустя один час наступает ускорение и возвращение к величине роста в темноте (Dunkelwert). При освещении многоклеточного стебля обращенная к свету сторона естественно освещается сильнее, чем сторона, обращенная от света (обратно тому, что мы видели у Phycomyces), и при одностороннем освещении соответственно этому на первой насту-

[1] MKS—метр-свеча-секунда.

пает менее энергичный рост, чем на второй, что приводит к положительно фототропическому искривлению. Для Avena опыты Браунера и Лундегарда устанавливают значительный параллелизм между усилением освещения и фототропическим искривлением (рис. 612).

Блаау удалось доказать справедливость своей теории также и для отрицательно фототропических корней Sinapis. Эти корни обнаруживают явную световую реакцию роста, выражающуюся в задержке роста. Так как эти многоклеточные органы отрицательно фототропичны и задержка роста наступает следовательно на стороне, обращенной от света (обратно тому, что наблюдается у Helianthus и Avena), следует допустить, что, как и в случае спорангиеносцев Phycomyces, более сильное освещение происходит именно на этой стороне. И действительно несмотря на многоклеточное строение этих весьма прозрачных органов распределение света здесь происходит так же, как у Phycomyces. В разных органах образуются следовательно одни и те же стимулирующие рост вещества, но в стебле—на обращенной от света стороне, в корне—на стороне, обращенной к свету.

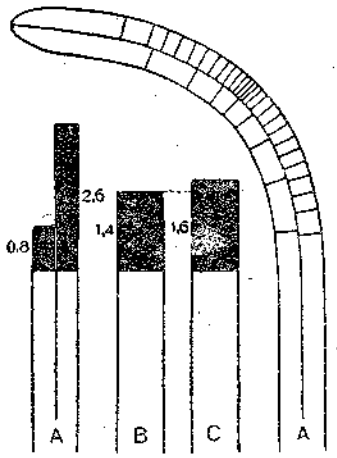


Рис. 613. Сравнение общего прироста в течение 1½ часов (черные колонки.) *A*—сравнение разницы роста светлой и темной стороны при фототропическом искривлении; *B* и *C*—сравнение реакции роста на свет при антагонистическом освещении (*B* — освещенные, *C*—содержимые в темноте растения) (схематическое изображение по Бюннингу, 1929, из Циммермана).

В качественном отношении между односторонней реакцией роста и фототропизмом был установлен большой параллелизм, но дальнейшее исследование показало, что при более точном количественном измерении здесь имеются большие различия, так как укорочение светлой стороны обычно гораздо интенсивнее, чем укорочение роста при освещении со всех сторон (рис. 613). Упомянутые выше опыты Ф. В. Вента над влиянием и проведением вещества роста в колеоптиле овса помогли выяснить и это положение. Он произвел исследование количества вещества роста на верхушках ростков овса при освещении со всех сторон, затем при освещении с одной стороны, причем вещество роста улавливалось на агар отдельно с передней и задней стороны (рис. 614). При этом оказалось, что при освещении со всех сторон 20% вещества роста уничтожаются. То же самое происходит и при одностороннем освещении, но остальные 80% делятся неравномерно, причем на светлой стороне например обнаружены только 27%, а на теневой—57% (см. таблицу по Венту).

	Половины	Сумма в единицах вещества роста
Неосвещенная	50 + 50	100
Освещенная со всех сторон	41 + 41	82
Освещенная с одной стороны	25 + 57 (свет) (тень)	84

После сказанного раньше ясно, что при освещении с одной стороны теневая сторона растет сильнее, чем передняя (освещенная). Таким образом совершенно согласно с теорией Блааy фототропическое искривление получается вследствие того, что на теневой стороне под действием света находится большее количество вещества роста, чем на освещенной стороне. Но это происходит не потому, что, как принимал Блааy, на сильно освещенной стороне непосредственно усиливается или при большей интен-

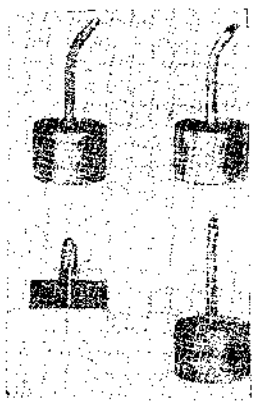


Рис. 614. Фототропизм. Свет падает справа. Вверху слева росток с положительным фототропическим искривлением. Внизу односторонне освещенная верхушка, поставленная на агар, чтобы вещество роста могло уловляться отдельно с передней и задней стороны. Направо определение количества ауксина в двух растениях посредством угла искривления: наверху—задняя, внизу—передняя половина (по Ф. А. Ф. Ц. Венту, 1933).

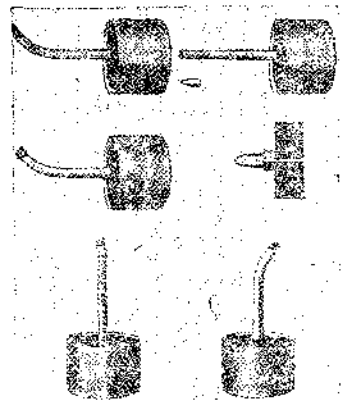


Рис. 615. Геотропизм. Наверху слева геотропически искривленный росток. Справа он же со срезанной верхушкой не искривляется. В середине слева срезанный росток с веществом роста, наложенным на него, искривляется. В середине справа вещество роста извлекается из срезанной верхушки, росшей горизонтально, отдельно с верхней и нижней стороны. Внизу измерение обоих количеств ауксина: слева полученного из верхней, справа—из нижней стороны (по Ф. А. Ф. Ц. Венту, 1933).

сивности света уменьшается рост (вещество роста), но вследствие того, что наличное вещество роста под влиянием одностороннего света переходит на теневую сторону. Но каким образом свет вызывает эту поляризацию вещества роста, пока еще совершенно не выяснено.

Явления геотропизма также были выяснены исследованиями Института Вента. Как мы уже видели, Ф. В. Вент и Дольк доказали, что проведение раздражения при геотропизме и геотропическое искривление вызываются нормальным веществом роста—ауксином. Затем Дольк нашел, что общее количество вещества роста в верхушках колеоптилей одинаково как при вертикальной, так и при горизонтальной ориентировке. Далее Дольк выделил из горизонтально ориентированных колеоптилей вещество роста отдельно из верхней и нижней части верхушки точно таким же образом, как было описано при фототропизме. При этом оказалось, что через 15—30 минут количество вещества роста на нижней стороне значительно больше, чем на верхней. Большое скопление вещества роста на нижней стороне естественно вызывает у надземных органов соответствующий рост вверх и соответственно этому и отрицательное геотропическое искривление (рис. 615). Но в корнях то же самое вещество вызывает, как мы уже видели

(Холодный), задержку роста, т. е. положительное геотропическое искривление.

Наконец следует рассмотреть еще, каким образом вещество роста действует на растяжение клеток. Опыты Утрехтского института (Гейн) показали, что вещество роста вызывает растяжимость клеточной оболочки, прежде всего именно пластическую растяжимость и в гораздо меньшей степени эластическую. Так как клетки обладают известным тургором, то это должно вести к повышенному росту и вытягиванию. Что это происходит именно так, доказывает то, что вытягивания не происходит, если срезанным колеоптилям не дают поглощать воду. Но так как клеточная оболочка несмотря на это пластически изменилась, то наступает сильное удлинение потом, когда эти колеоптили помещают в воду, предварительно заменив их верхушки агаровой пластинкой с веществом роста. Каким образом ауксин вызывает эту растяжимость клеточной оболочки, неизвестно. Следует полагать, что это происходит не прямо, но путем изменения проницаемости протоплазмы.

Эти исследования школы Вента, сильно видоизменяющие теорию Блаау, в значительной степени объясняют явления фото- и геотропизма. Во всяком случае можно сказать, что эти явления раздражения у растений сведены к обыкновенным процессам роста растений, вызываемым веществом, химическая природа которого выяснена одновременными исследованиями Кёгля. Разумеется, нельзя считать, что этим объяснены до конца эти явления: осталось еще много загадочного, но это касается не только тропических движений, но также и нормальных явлений роста. При этом самое важное — организация клетки, вызывающая поляризацию, причем вещество роста при вертикальном положении ростка переходит только от вершины к основанию и никогда обратно, а при горизонтальном — изнутри наружу, а не снаружи внутрь. Далее свет, как и сила тяжести, одинаково вызывает односторонний перенос ауксина в поперечном направлении органов. Каким образом это происходит, пока еще не ясно[1]. Существенный вывод тот, что движения раздражения, вызываемые тропизмом, сводимы к нормальным процессам роста, связанным с процессом ассимиляции, и что в этом случае явления раздражения фактически представляют только физиологические колебания стационарных процессов нормального обмена веществ и энергий.

2. Настии

Согласно приведенному выше определению под н а с т и я м и понимают искривления, направление которых определяется не внешними раздражениями, но исключительно организацией самого растения. Также и здесь «раздражением» могут служить различные виды энергии, как теплота (термонастии), химическая энергия (хемонастии), толчок (сейсмонастии), ранение (травматонастии), прикосновение (тигмонастии) и т. д. Сюда относятся периодически наступающие (никтинастические) движения многих цветов и листьев, сейсмонастия мимоз, тигмонастия волосков Drosera и др. Мы ограничимся здесь изложением настических движений листьев «чувствительной» мимозы, которая около ста лет стоит в центре исследования. Листья мимозы двоякоперисты, от главного черешка отходят

[1] Кёгль недавно показал, что перенос физиологически активного аниона ауксина ускоряется при разности потенциалов (свыше 120 миллиардов АЕ на грамм при разности потенциалов в 80 м V/см). При перемене полюса перенос, наоборот, задерживается (до 10 миллиардов АЕ на грамм). Это открытие вероятно поможет выяснить еще не ясные стороны проблемы тропизма.

два вторичных черешка, которые несут на себе большое число расположенных под прямым углом к черешку пар листочков. У основания листочков, равно как на главном и вторичном черешке, находятся сочленения, в которых путем выделения воды (в главном черешке—на нижней стороне, в листочках—на верхней поверхности) происходят хорошо известные быстрые движения (рис. 616). Характер реакции обусловлен исключительно внут-

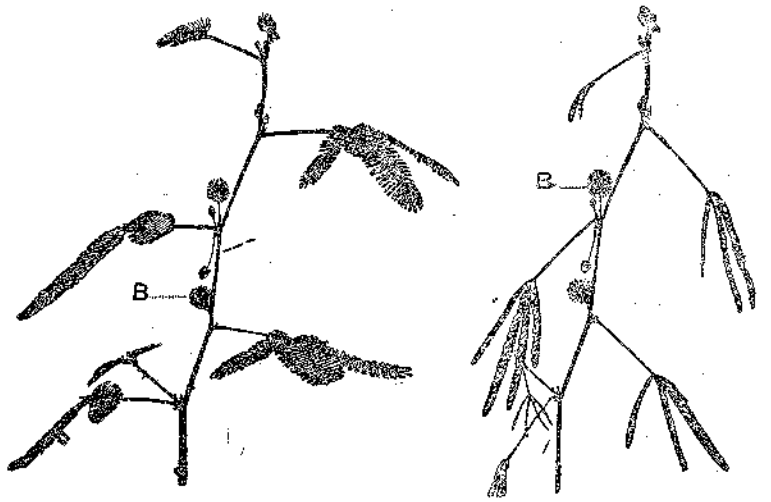


Рис. 616. Mimosa pudica. Слева—в дневном положении (не раздражено), справа—раздражено путем сотрясения (уменьшено, из Бенеке-Иоста).

ренним строением органов, причем направление реакции не зависит от раздражения: на основании этого её можно причислить к настиям.

Движение чувствительного растения может быть вызвано как при помощи толчка (сейсмонастия), так и при ранении (травматонастия); при этом в значительной мере наблюдается проведение раздражения.

Выше мы указали, что движение наступает вследствие понижения тургора на нижней стороне сочленения. Спустя некоторое время листок возвращается в первоначальное положение и снова становится способным отвечать на раздражения. В связи с этим получает первостепенное значение вопрос об источнике и проведении раздражения. Как показал еще Пфеффер, реакции мимозы не наступает совсем, если на листок действует давление, даже если постепенно довести последнее до 30 г. Однако мимоза реагирует на каждый достаточно сильный толчок. Еще более энергичное действие вызывает уже травматонастическое раздражение, например надрез листьев или стебля, ожог и т. д.

В этом явлении больше всего поражает характер проведения раздражения, особенно его распространение и большая скорость последнего. Так, при благоприятных условиях раздражение может распространяться по участку протяжением до 0,5 м, достигая при этом скорости до 100 мм в секунду (Линсбауер). Такое быстрое и далекое распространение раздражения заранее исключает возможность диффузионного тока веществ. Однако уже ранние исследования Габерландта и Фиттинга показали, что для проведения раздражения у мимозы участие плазмы необязательно, а соответствующие опыты приводят к заключению, что в проведении раздражения участвуют сосудистые пучки. В самом деле только при ранении цент-

рального цилиндра, в котором расположены сосудистые пучки, наступает нарушение в проведении раздражения.

Благодаря недавним исследованиям Рикки, в значительной мере подтвержденным и расширенным работами Сноу, вопрос о пути проведения раздражения у мимозы, а вместе с тем и о сущности процессов раздражения получил новое освещение. Доказательство, что проведение раздражения не связано с живой тканью, явствует из того, что даже при полном отделении побега реакция наступает, если разделенные части соединить посредством наполненной водой трубки. Этими опытами опровергается старая теория Габерландта, согласно которой передача раздражения подчиняется простым физическим законам гидростатики. В самом деле, с одной стороны, манометр не обнаруживает колебания давления, с другой стороны—при удлинении промежуточного водяного столба реакция ослабевает. Наряду с этим установленные Риккой факты становятся понятными, если допустить, что при ранении появляются вещества, которые проводятся вместе с растительным соком.

Далее Сноу показал, что скорость поднятия растительных соков и скорость проведения раздражения у мимозы одинаковы. В вырезанных стеблях, погруженных в раствор краски, скорость распространения краски составляет 18,5 см в минуту, а скорость проведения раздражения в среднем равна 10—15 см в минуту. У мимозы наблюдается однако проведение раздражения и в базипетальном направлении, что повидимому противоречит теории. Однако Сноу удалось показать, что при особых условиях красящие вещества могут распространяться в этом направлении, причем полученные величины скорости также совпадают со скоростью базипетального проведения раздражения.

Рикка показал далее, что вещества, передача которых здесь происходит, на самом деле являются раневыми веществами. Он приготовил вытяжку из тканей мимозы и помещал вырезанные стебли (после того как они оправлялись) в воду, к которой прибавлялись экстрагированные вещества. Спустя короткое время наступало движение листьев. Этот факт был впоследствии подтвержден Зейделем. Таким образом можно считать доказанным, что настические движения мимозы вызываются раневыми веществами, которые распространяются в теле растения. Однако природа этих веществ до сих пор еще не исследована. Известно только, что они не обладают видовой специфичностью, так как они способны действовать на представителей других видов мимозы.

Изложенные выше данные, проливающие столько света на проведение и природу раздражения у мимозы, относятся однако только к проведению раздражения в побеге, но не в самих листовых черешках. Здесь отношения иные. Так например здесь не удается доказать участия растительного сока. Проведение раздражения в этом случае повидимому связано с лептомой. Во всяком случае отношения здесь сложнее и до сих пор недостаточно выяснены.

3. Таксисы

Под таксисами, вообще говоря, понимают ориентированные движения свободно живущих организмов, следовательно не одних только подвижных одноклеточных организмов (простейшие животные и растения, зооспоры растений), но и подвижных многоклеточных животных. Так как «ориентированные движения» многоклеточных являются очень сложными, ибо они осуществляются движением мышц при участии органов чувств и нервной системы, то мы ограничим понятие «таксисами» ориентированными дви-

жениями одних только одноклеточных организмов. В зависимости от причины раздражения и здесь говорят о фото-,хемо-,гео-, гальванотаксисе и т. д.; основой классификации таксисов служит причина раздражения. Нам кажется однако, что специфический характер реакции, обнаруживаемый различными клетками и обусловленный их собственной организацией, имеет гораздо большее физиологическое значение и потому может послужить лучшим критерием для классификации. В связи с этим различают фоботактическую и топотактическую реакции. В первом случае источником раздражения служит временное изменение силы раздражения, и реакция состоит в изменении движения, зависящем от организации организма (двигательный рефлекс). Топотактическая реакция наступает путем установки тела в определенном положении и вызывается разностью в интенсивности раздражений, действующих на разные части тела, т. е. местными различиями в интенсивности раздражения.

а) Феноменология тактических реакций

1) Фоботаксис

Фоботаксис широко распространен среди просто устроенных организмов; так, бактерии, слизистые грибы, жгутиковые и зооспоры водорослей реагируют только таким образом; однако и более сложно устроенные одноклеточные, как инфузории, реагируют преимущественно или почти исключительно фоботактически на различные раздражения (свет, соприкосновение, химические вещества и т. д.). Особенно подробно изучены фототактические и хемотактические реакции.

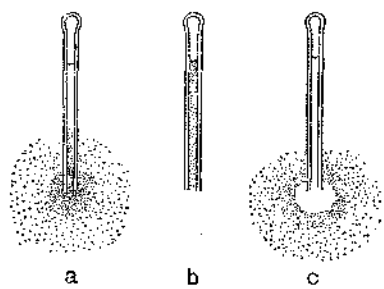


Рис. 617. Хемотаксис у бактерий. *a*—в капилляре содержится 1% мясной экстракт; бактерии собираются у отверстия в течение нескольких минут; *b*—содержит пузырек воздуха, который точно так же вызывает положительно хемотактическую реакцию; *c*—содержит подкисленный мясной экстракт. Отталкивающее действие кислоты вызывает скопление бактерий на известном расстоянии от отверстия капилляра (по Пфефферу, из Бенеке-Иоста).

Если осветить небольшим пучком света находящийся в темноте препарат, который содержит положительно фототактические организмы, например пурпурные бактерии, то спустя некоторое время почти все бактерии соберутся в освещенном кружке, из которого они уже более не выходят. Они следовательно как бы улавливаются светом. Это явление обусловлено фоботактической реакцией бактерий, наступающей при переходе от света к темноте. Бактерии не прямо ищут освещенное место, но случайно попадают в него во время своего беспорядочного движения. Когда же они из освещенного участка попадают на границу темноты, то каждый раз благодаря переключению механизма жгута происходит движение в обратную сторону, вследствие чего бактерия снова попадает в светлую зону. Равномерное освещение или затемнение данного участка вызывает немедленно соответствующий эффект, и организмы снова распределяются равномерно.

Такую же картину можно наблюдать и при хемотактической реакции: организмы скопляются густыми кучками вблизи или на известном расстоянии от диффузионного центра, располагаясь кольцом вокруг капилляра, наполненного хемотактически действующим веществом (рис. 617, 618).

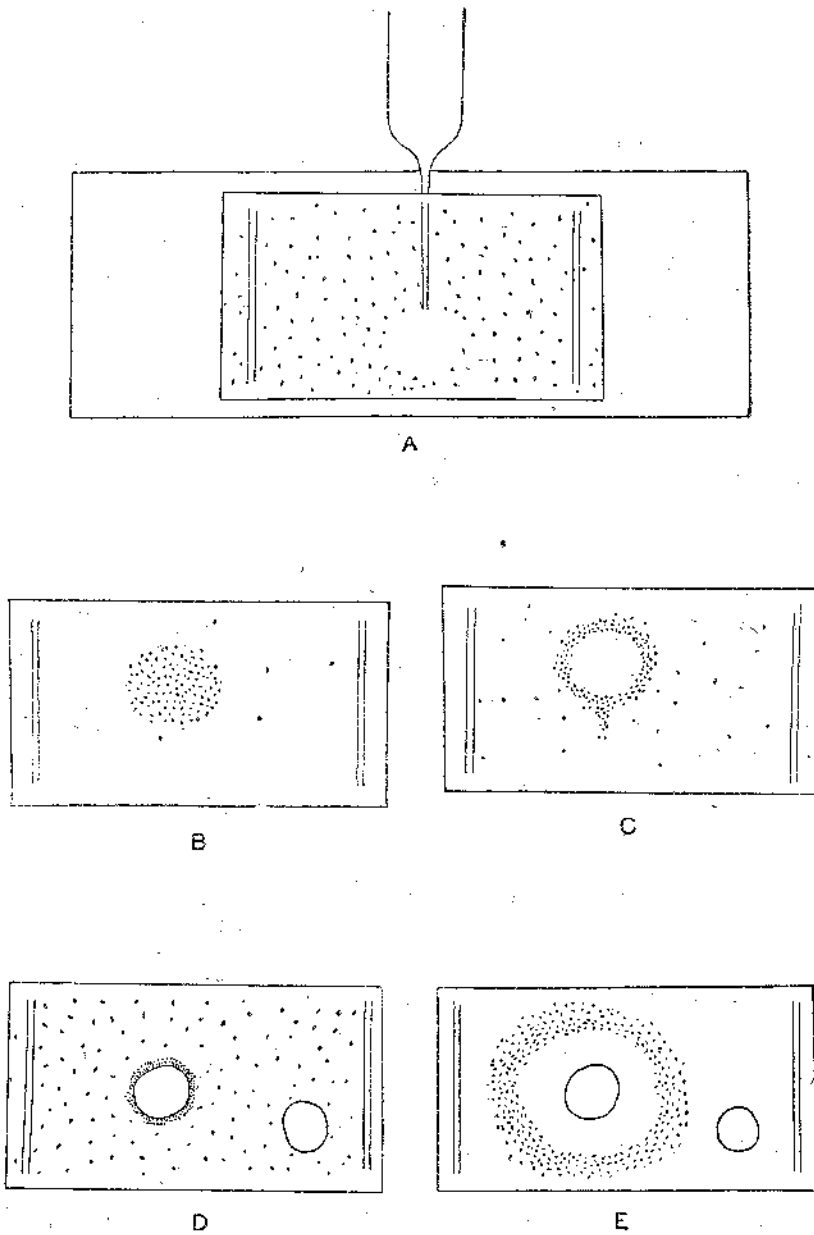


Рис. 618. Хемотаксис у Paramaecium. *A*—хемотактический препарат на покровном стеклышке; при помощи капиллярной пипетки под покровное стеклышко введена капелька жидкости, действующей отрицательно хемотактически; *B*—положительно хемотактический эффект; *C*—то же в жидкости, доведенной до чрезмерно большой концентрации. Парамеции расположились кольцом в зоне оптимальной концентрации; *D*—под покровное стеклышко введен пузырек углекислоты и пузырек воздуха. Первый (слева) действует положительно хемотактически, последний (справа)—индифферентно; *E*—тот же препарат несколько минут спустя; углекислота частично диффундировала в окружающую среду (вода) и благодаря своей слишком высокой концентрации загнала парамеции в такое место, где концентрация углекислоты для них оптимальна (по Дженнингсу, из Ланга).

В последнем случае переход из зоны средней концентрации как в зону с большей, так и в зону с меньшей концентрацией вызывает фоботактическое движение (рис. 620).

Описанное движение вследствие стремления организма в обратную сторону называют также «реакцией испуга», однако это психологически окрашенное понятие целесообразно заменить другим термином—реакцией различения.

У бактерий, снабженных на обоих полюсах жгутами, фобическая реакция осуществляется просто-напросто при помощи обратных ударов жгутов, но у большинства жгутиковых и инфузорий эта реакция протекает в несколько более сложном виде, как показали особенно тщательные работы Дженнингса. Попав в зону определенной концентрации, инфузории скоро останавливаются и при помощи ударов ресничками, направленными в противоположную сторону (сзади наперед, вместо прежнего направления спереди назад), отплывают назад на небольшое расстояние (двигательный рефлекс). После этого они останавливаются, меняют положение тела и снова движутся вперед в другом направлении. Сколько бы раз животное ни попадало в зону концентрации, вызывающей реакцию, то же поведение повторяется снова (рис. 619). Инфузории следовательно в известной мере «пробуют» разные зоны концентрации, непрестанно меняя направление до тех пор, пока они не найдут оптимального направления, в котором реакция прекращается. Поэтому такого рода поведение обозначают как ориентировку при помощи «пробы и ошибки».

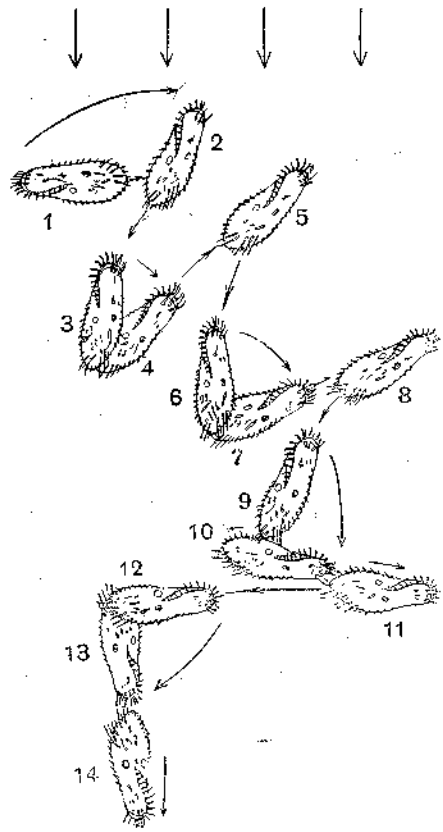


Рис. 619. Реакция убегания одной инфузории (Oxytricha fallax). В положении (*1*) животное подвергается одностороннему тепловому раздражению в направлении параллельных стрелок, поворачивается аборальным концом (*2*); направляется назад (*3*) и еще более оборачивается в аборальную сторону (*4*). Затем оно снова направляется вперед (*5*), затем назад (*6*) и снова поворачивается в аборальную сторону (*7*). Та же реакция повторяется еще два раза (*8—13*), пока животное не найдет направления, ведущего прочь от источника раздражения, в котором оно и продолжает двигаться (*14*) (по Дженнингсу, из Ланга).

Фототактические движения жгутиковых и зооспор водорослей Дженнингс сводит к фоботактическим реакциям, осуществляемым, как и у парамеции, при помощи двигательного рефлекса. Видимое ориентированное движение, направленное к источнику света или от него, согласно Дженнингсу наступает путем «пробы» различных направлений и установки в каком-нибудь одном благоприятном направлении. По Будеру однако ориентированное движение у Euglena наступает быстрее и увереннее, причем при определенном положении источ-

ника раздражения (вероятно тогда, когда глазное пятнышко затеняет основание жгута) происходит вместо вращения жгута определенно направленный удар жгутом, благодаря чему тело устанавливается в направлении лучей света. Образование физиологической асимметрии на переднем конце тела способствует следовательно при помощи характер-

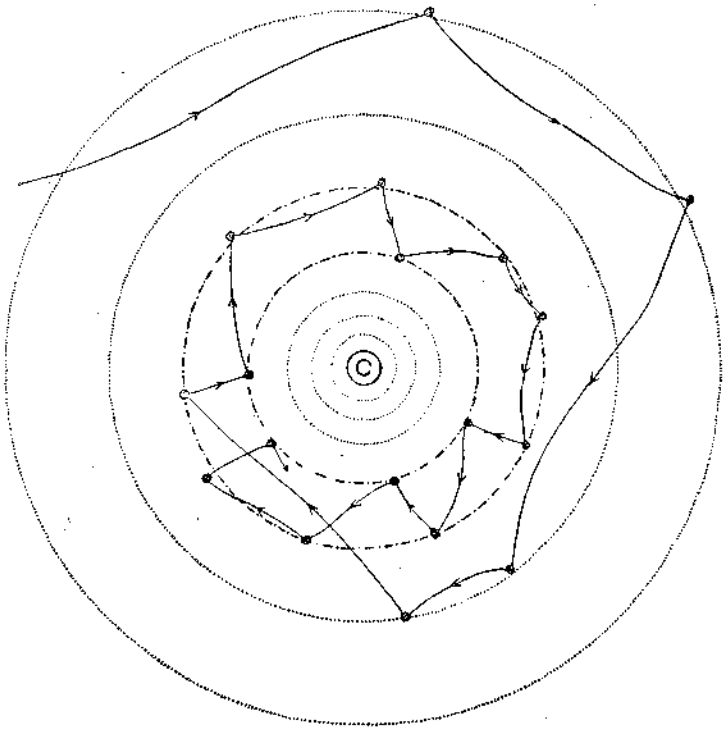


Рис. 620. Путь инфузории к реагирующей на различия в диффузионном поле. Круги соединяют точки одинаковой концентрации. *C*—центр диффузии; — · — · верхняя и нижняя граница оптимума; ● — реакция испуга (из Кюна).

ного для фототактической реакции двигательного рефлекса большей, чем обычно, направленности движения. Вместе с Метцнером последнее можно назвать псевдотопотактическим.

2) *Топотаксис*

Согласно нашему определению топотактические реакции представляют собой движения, которые вызываются местными различиями в силе раздражения в разных участках организма и ведут к направленным движениям. Типичным примером такого рода реакции может служить гальванотаксис у инфузорий. Если через каплю, содержащую парамеций, пропустить электрический ток, то животные соберутся на отрицательном полюсе (катоде, рис. 621). Немедленно после замыкания тока животные устанавливаются в направлении тока и устремляются прямо к катоду. Движение осуществляется таким образом, что на катодной стороне реснички движутся сзади наперед, тогда как на стороне, обращенной к аноду, направление удара ресничек остается нормальным (спереди назад, рис. 622, *2*). Благодаря этому инфузории в известной степени «вовлекаются» в направление движения тока (рис. 622, *2—5*). После того как длинная ось тела совпадет с направлением тока, обе

стороны тела животного испытывают одинаково сильные раздражения, и только реснички на передней стороне тела движутся в обратном направлении, тогда как бо́льшая их часть ударяет спереди назад; в результате животное движется прямо к катоду (рис. 622, *5*, 623).

Чисто топотактически происходит и тщательно изученный О. Кёлером отрицательный геотаксис парамеции в воде с высоким содержанием

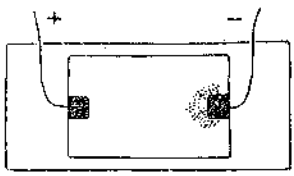


Рис. 621. Гальванотаксис у парамеции; животные собираются на катоде (из Кюна).

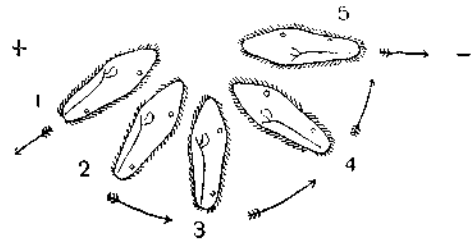


Рис. 622. Установка парамеции в поле действия электрического тока (по Дженнингсу, из Кюна).

углекислоты. Под влиянием силы тяжести животные в этом случае движутся вертикально кверху. По Боцлеру ясно выраженное геотактическое движение, не только отрицательное, но и положительное, может наступить и под влиянием других условий (например при перенесении животных из нормальной среды в прудовую или отстоявшуюся водопроводную воду). При этом повидимому большую роль играет температура. Если трубку,

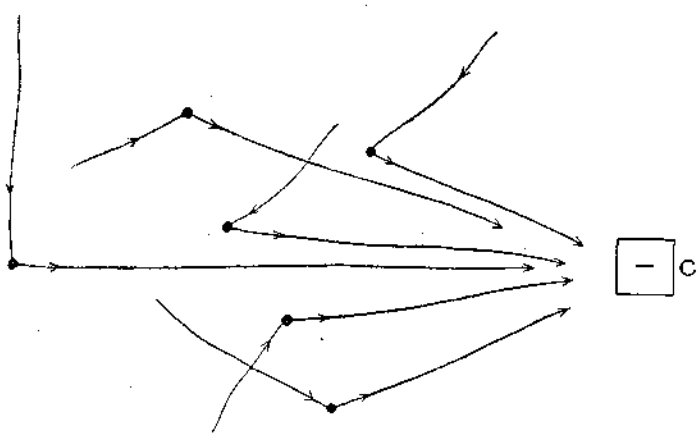


Рис. 623. Направления движения парамеции при гальванотактической реакции. Область катода (*C*); ● — установка при замыкании тока (из Кюна).

в которой инфузории движутся вверх и вниз, поместить в горизонтальное положение, то животные описывают красивую дугу, направленную вверх или вниз. Ориентированное движение парамеций по Боцлеру осуществляется таким образом, что в горизонтальном или наклонном положении (при отрицательном геотаксисе) реснички нижней половины ударяют сильнее, чем на верхней стороне. «Это неравенство ударов ресничек в верхней и нижней половине тела длится до тех пор, пока животное не направится передним концом кверху». После этого наступает движение по прямой линии.

Случай истинного топотаксиса, давно установленный Пфеффером и в недавнее время более подробно исследованный Метцнером, представляет

привлечение сперматозоидов папоротника (см. рис. 131, стр. 148) яблочной кислотой. Раздражение воспринимается ресничками, и реакция состоит либо в ускорении, либо в замедлении движения ресничек. Время реакции составляет около 0,1 секунды. Так как сперматозоид папоротника при поступательном движении 4—5 раз в секунду вращается вокруг своей продольной оси, то за период реакции раздраженная сторона поворачивается на 180°, и реакция раньше всего наступает на стороне, обращенной от источника раздражения. Благодаря более энергичному движению ресничек на этой стороне сперматозоид устремляется к источнику раздражения. Метцнер указал далее на тот факт, что метахронизм ресничек сперматозоида папоротника не нарушает, как это думали раньше, направления движения, но, наоборот, деятельно ему способствует, что видно из сопоставления времени реакции и проведения раздражения. На рис. 624 изображен путь, по которому движутся некоторые сперматозоиды папоротника при топотактической реакции.

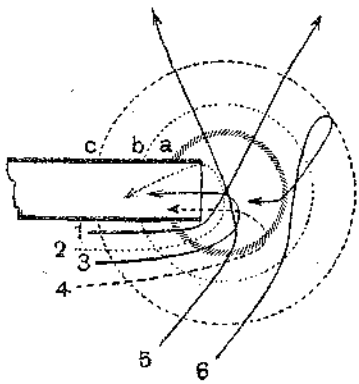


Рис. 624. Схема топотактических реакций сперматозоидов папоротника. *a*, *b* и *c*—зоны равной концентрации. Пути *2*, *3* и *4* указывают на топотаксис. При *1* и *5* отклонение слишком слабо, вследствие чего сперматозоиды проплывают мимо отверстия капилляра; *b*—псевдофоботактическая реакция (по Метцнеру).

б) Физиология и теория таксисов

1) Закон Вебера

Минимальную концентрацию вещества, способную еще вызвать хемотактическую реакцию, называют «порогом раздражения». Для разных веществ порог лежит естественно при разных концентрациях. Как видно из изложенного выше, хемотактическая реакция наступает только при неравномерном распределении действующих веществ. Для ее наступления необходимо диффузионное поле. Следует однако ожидать, что и гомогенное распределение хемотактически действующего вещества для организма не безразлично. В такой среде часто наблюдается усиленное беспокойное движение, но как правило при этом наступает привыкание к измененной среде. При этих условиях понижается однако чувствительность к одностороннему изменению концентрации того же вещества. С увеличением концентрации питательной среды при одностороннем раздражении необходимо увеличить в такой же степени и концентрацию действующего раствора. Так, по Пфефферу у Bacterium termo пороги раздражения (мясной экстракт) имеют следующие величины:

В воде	при 0,01%
» мясном 0,01% бульоне	» 0,05%
» » 0,1% »	» 0,5%
» » 1% »	» 5,0%

Такая же закономерность наблюдается до известного предела и во многих явлениях раздражения—не только тактических и тропических, но и в случае ориентировочных движений животных. Так как подобная закономерность справедлива и для ощущений человека (она была открыта Фехнером и носит название закона Фехнера—Вебера), то ей приписывают большое значение, усматривая в ней специфический признак, свойственный одним только явлениям раздражения. Не говоря уже о том, что так назы-

ваемый закон Вебера в той области, в которой он был впервые открыт (ощущения человека), в настоящее время опровергается или по крайней мере с полным правом оспаривается «возможность облечения его в общую математическую форму и придания ему психофизического значения» (Вайцзеккер), такого рода численное соотношение между начальным и конечным членом реакционной цепи может быть установлено и для совсем других явлений (даже неорганических), так что установление подобной закономерности ничего не говорит нам о действительной природе или об идентичности указанных реакционных цепей.

2) Источник раздражения, его восприятие и проведение

Из нашего изложения с несомненностью вытекает, что и с т о ч н и к о м раздражения при хемотактической реакции служит только в р е м е н н о е или м е с т н о е р а з л и ч и е потенциала диффузии. То же самое справедливо и для фототаксиса несмотря на видимо направляющее влияние световых лучей, с которым мы познакомились на примере Euglena.

Напротив, для геотактического и гальванотактического движения, как и для геотропизма у растений, источником раздражения следует признать н а п р а в л е н и е действия силы тяжести или электрического тока.

В о с п р и я т и е раздражения, вызываемого силой тяжести, в случае геотаксиса у парамеции происходит точно так же, как у геотропических растений. Также и здесь может быть применена теория статолитов. Кёлер даже непосредственно доказал для этого случая справедливость теории (см. выше). Он показал, что при повышении силы тяжести скорость движения возрастает. Парамеции, проглотившие частицы железа, передвигались с нормальной скоростью в 0,08 см/сек., а в поле сильного электромагнита, напротив, со средней скоростью в 0,12 см/сек. «Если следовательно к давлению самого веса включенных в тело частиц в силовом поле земного тяготения присоединяется давление, наступающее благодаря притяжению частиц железа магнитом, то скорость движения животных увеличивается наполовину». Еще большее ускорение движения наблюдается после энергичного центрифугирования.

П р о в е д е н и е р а з д р а ж е н и я. В новейшее время удалось установить, что у различных протистов существуют пункты повышенной или исключительно высокой чувствительности к раздражению. Так, Альвердес показал, что у парамеций только передний конец тела обладает хемо- и термотактической раздражимостью и что отсюда раздражение распространяется дальше на другие части тела и на реснички. То же самое установил Будер для Euglena, а Метцнер показал, что у сперматозоидов папоротника реснички следует считать единственно чувствительным участком при раздражении светом или химическими веществами. В последнем случае происходит также проведение раздражения на другие реснички ресничного покрова.

Проведение раздражения следует допустить и для спирилл. Когда последние своим передним пучком жгутиков попадают в силовое поле, они реагируют на раздражение поворотом направления удара, который немедленно сообщается пучку жгутиков, находящемуся на заднем конце тела. В последнем случае проведение раздражения может итти только через протоплазму от одного полюса к другому. У инфузорий при раздражении метахронически ударяющих ресничек в проведении раздражения (как мы видели выше) может участвовать только эктоплазма.

В новейшее время американские исследователи (а за ними и другие авторы) открыли у разных инфузорий и флагеллят существование особых фибриллярных структур (аналогичных нервам многоклеточных животных), которым эти авторы и приписывают функцию проведения раздражения; более того, некоторые местные уплотнения протоплазмы рассматриваются ими как центральные органы, а вся система структур — как нервнодвигательный аппарат. Однако в действительности не существует и тени доказательства в пользу функции проведения раздражения или вообще нервной природы этих структур. Такого рода представление есть не что иное, как туманная аналогия со строением высших животных. Единственная попытка доказать нервную природу указанных фибрилл была предпринята Тэйлором, который перерезал фибриллы микроиглой. Такая операция влекла за собой нарушение движения, что дало этому автору повод заключить о нервной функции фибриллы. Однако этот опыт далеко не убедителен, так как само собой разумеется, что при повреждении статических органелл точно так же можно ожидать нарушения движения.

3) Теория таксисов

Теория таксисов в настоящее время еще не разработана. Однако в новейшее время Браунер правильно указал на возможность перенесения теории Блааy на локомоторные движения одноклеточных, если исходить из описанных выше опытов Метцнера над сперматозоидами папоротников.

В самом деле Метцнер показал, что притягивающие сперматозоид раздражения ускоряют также движение ресничек, если раздражение действует на сперматозоид спереди или со всех сторон. При этом не наступает никакого уклонения от пути, не заметно также одностороннего движения, но просто-напросто происходит ускорение поступательного движения. Этот факт можно сопоставить с тропическими реакциями роста. Действия раздражения на организм со всех сторон вызывают усиление движения, тогда как одностороннее раздражение вызывает эффект только на одной стороне тела и соответственно этому поворот к источнику раздражения.

Еще лучше укладываются в теорию Блааy геотропические движения парамеции, как показали исследования О. Кёлера и Боцлера. Мы уже знаем, что и здесь повышение действия силы тяжести при помощи магнита, действующего притягивающе в том же направлении на включенные в плазму частицу железа (или при помощи центробежной силы), в значительной мере ускоряет движение ресничек. Одностороннее воздействие силы тяжести в горизонтальном положении вызывает однако ускорение движения ресничек одной только нижней стороны, вследствие чего наступает поворот животного в направлении действия силы тяжести. Ввиду глубокого совпадения геотропической и геотактической реакций в отношении источника раздражения, его восприятия и действия мы вправе допустить, что в обоих случаях на нижней стороне (или же в заднем конце) появляются вещества, ускоряющие геотактическое движение. Однако такая точка зрения еще не нашла себе применения в производившихся до сих пор опытах, так что в настоящее время нет еще никаких указаний на существование такого рода веществ, которые ускоряли бы или замедляли геотактические и другие движения. Ввиду незначительности размеров исследуемых объектов доказательство существования подобных веществ встречает большие затруднения. По этой причине приходится оставить открытым вопрос о том.

участвуют ли в тактических движениях особые химические вещества, или в основе их лежат другие, чисто физические явления [1].

Б. ЯВЛЕНИЯ РАЗДРАЖЕНИЯ У ЖИВОТНЫХ

Явления раздражения у животных, обладающих нервно-мышечной системой, протекают совсем иначе в том смысле, что раздражения раньше всего воспринимаются специально для этого предназначенными клетками и органами—чувствительными клетками или органами чувств. Как бы ни были различны источники раздражения, как бы специфично приспособлены ни были воспринимающие органы к отдельным видам раздражений, после преобразования раздражения (энергии) в воспринимающих органах энергия всегда одинаково проводится дальше особыми составными частями клетки, нервными волокнами, либо непосредственно к исполнительному органу, либо проходя сперва через более или менее сложно устроенный центральный орган.

Наступающие под влиянием раздражения реакции характеризуют «*поведение*» животного, которое в противоположность растениям и простейшим обнаруживает поразительное многообразие. Наряду с простыми машинообразными ориентировочными движениями низших беспозвоночных, которые внешне сильно напоминают тропизмы и таксисы (их часто обозначают этим именем), мы встречаем разнообразнейшие простые и сложные рефлексы у беспозвоночных и позвоночных, включая сюда и целеустремленное поведение высших позвоночных. Такое многообразие поведения животных обусловлено различной степенью развития нервной системы, особенно воспринимающих и центральных органов. В противоположность этому самый процесс проведения раздражения в нервной системе повидимому одинаков во всей системе животных от кишечнополостных до млекопитающих. Этот процесс проведения связан с появлением тока действия, который подчиняется так называемому закону «все или ничего»; следовательно по сравнению с растениями, у которых процессы проведения очень различны, здесь господствует большое единообразие.

Мы займемся раньше всего рассмотрением строения и функции воспринимающих органов, а затем явлениями проведения в нервных волокнах и в центральных органах и наконец рефлексами.

1. Рецепторы (органы чувств)

По мере развития животных у них вырабатывались все более разнообразные и все тоньше сконструированные механизмы, посредством которых воспринимаются, «рецепируются», изменения различных условий среды (энергий). Это—рецепторы, чувствительные клетки и органы чувств. Благодаря этим механизмам животные получают возможность регистрировать те изменения энергии (не только в непосредственной близости, но и на далеком расстоянии), которые наступают в результате различнейших реакций и которые со своей стороны обнаруживают часто поразительную целесообразность. Экологическое значение рецепторов, определяющих отношение животного к среде, чрезвычайно высоко, и этим объясняется тот большой интерес, который постоянно уделяется изучению этих структур. Особенно большой интерес представляет однако физиология «чувств»

[1] Автор не упоминает совсем о теории тропизмов Ж. Лёба, представляющей большой интерес, но повидимому совершенно им отвергаемой. См. литературный указатель. Перев.

благодаря тем психическим явлениям, которыми сопровождаются «чувства» человека, а именно благодаря восприятию ощущений. Этот интерес не ограничивается одной только психической стороной ощущений, но распространяется и на ту роль, которую последним приписывают в возникновении человеческого опыта; здесь следовательно лежит источник нашего познания.

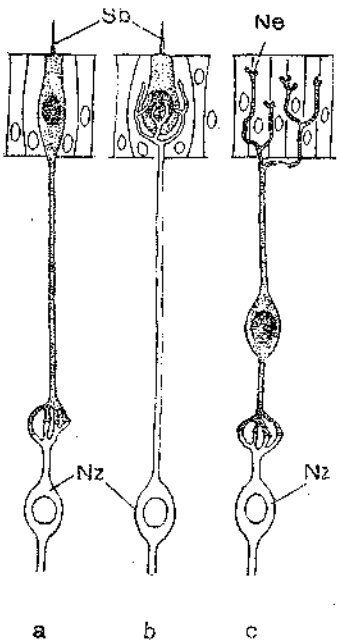


Рис. 625. Схема различных видов чувствительных клеток и их соединений с нервными клетками. *a*—первичная чувствительная клетка; *b*—вторичная чувствительная клетка; *c*—нервночувствительная клетка; *Ne*—свободное окончание нерва; *Nz*—нервная клетка; *Sb*—чувствительная щетинка (из Кюна).

Нервные волокна, как мы узнаем ниже, могут приходить в состояние возбуждения и при непосредственном воздействии различных раздражителей (химических, электрических, механических), однако эти раздражения должны быть достаточно сильными. С другой стороны, рецепторы гораздо «чувствительнее», и для наступления реакции достаточно гораздо более слабого раздражения: «порог раздражения» лежит здесь ниже. Рецепторы играют роль механизмов разряда, посредством которых минимальные изменения энергии могут вызвать в органической системе значительный эффект. Характер разряда, который имеют явления раздражения, свойственный животным в отличие от растений, обязан своим происхождением в первую очередь деятельности рецепторов. Последнее становится возможным очевидно благодаря тому, что различные чувствительные клетки в значительной степени адекватно приспособлены для восприятия и преобразования определенных видов энергии (раздражений); например клетки сетчатой оболочки глаза—к лучистой энергии, клетки кортиева органа—к звуку и т. д.

В рамках курса общей биологии невозможно дать хотя бы краткий обзор различных видов рецепторов и их функций; мы ограничимся только описанием некоторых наиболее важных общих точек зрения.

а) Строение рецепторов

Собственно воспринимающими раздражение элементами рецепторов, или органов чувств, являются чувствительные клетки. В простейшем случае рецепторы состоят из разрозненных чувствительных клеток или небольших групп клеток, разбросанных по поверхности тела или отдельных органов. Более сложные рецепторы состоят из большого числа чувствительных клеток вместе с различнейшими вспомогательными структурами.

По своему строению чувствительные клетки распадаются на три группы.

1. Первичные чувствительные клетки. Эти клетки служат для восприятия раздражения и для проведения его прямо к исполнительному органу через нервный отросток (рис. 625, *a*).

2. Вторичные чувствительные клетки лишены нерв-

ного отростка; возбуждение проводится чувствительной веточкой другой нервной клетки (нейрон), которая на конце расщепляется в виде сети волокон, окружающих чувствительную клетку (рис. 625, *b*).

3. Нервночувствительные клетки. Они удалены от воспринимающих участков, и раздражение воспринимается свободными окончаниями нервов, отростком более или менее удлиненного периферического нервного волокна клетки (рис. 625, *c*). Клеточное тело может лежать далеко от поверхности, например у позвоночных ганглии чувствительных нервов расположены около спинного мозга.

Как правило рецепторы обозначаются в зависимости от связанных с нервным возбуждением в центральном органе человека разных родов ощущений, как-то: зрение, слух, обоняние, вкус, осязание, ощущение тепла и боли; к ним присоединяются еще так называемые внутренние ощущения, которые в смутной и неопределенной форме доводят до сознания положение и движение тела. Однако человеческие ощущения ни в коем случае не могут дать объективную точку зрения для действительно физиологического изучения и объективной классификации органов восприятия. Для этого лучше всего вместе с Бэте, Беером и Икскюллем отвлечься от понятия «орган чувств» и установить понятие рецептора или рецепторного органа. Как уже указывалось выше, различные рецепторы адекватно приспособлены к различным видам энергии (раздражений): глаз—к свету (глаз только видит, но не слышит), ухо—к звуковым волнам и т. д. Лучше всего поэтому классифицировать рецепторы, положив в основу род адекватного раздражения. Таким образом различают:

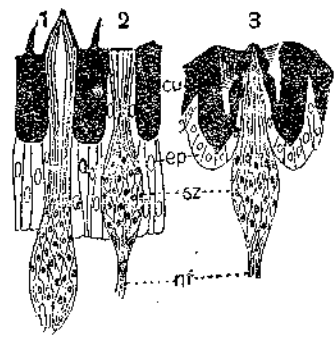


Рис. 626. Химический орган чувств членистоногих. *1*—обонятельный конус и *2*—поровая пластинка усика осы; *3*—вкусовой конус кончика язычка жука-плавунца Dytiscus; *cu*—кутикула; *ep*—эпидермис; *sz*—чувствительные клетки; *nf*—нервные волокна (по Крепелину и Нагелю из Гессе).

1. Хеморецепторы (чувство обоняния и вкуса).
2. Фоторецепторы (чувство зрения).
3. Терморецепторы (ощущение температуры).
4. Тангорецепторы (механические ощущения—осязания, поворота, силы тяжести, чувство слуха).

Хеморецепторы состоят большей частью из простых групп первичных чувствительных клеток (рис. 626), и только редко встречаются органы, содержащие вспомогательные структуры, как например органы обоняния у позвоночных. Для восприятия силы тяжести служат часто особые органы, называемые статоцистами. Это бокало- или пузыреобразные органы, выстланные изнутри чувствительными клетками, окончания которых покрыты волосками. Над ними расположены один или много так называемых статолитов; это твердые тельца, которые благодаря давлению на чувствительные волоски раздражают чувствительные клетки (рис. 627). Так как это давление достигает различной силы и передается различным чувствительным клеткам в зависимости от положения животного в пространстве, то и чувствительные волоски испытывают различное давление в разных направлениях, благодаря чему и определяется ориентировка животного под влиянием силы тяжести. Статолиты представляют собой

либо вырабатываемые самим организмом образования, либо привнесенные извне чужеродные тельца, склеенные друг с другом. Состав статолитов, образующихся в самом организме, весьма различен, однако в нем всегда преобладает углекислый кальций с примесью органических веществ.

Наибольшего развития достигают органы слуха и зрения, которые очень часто снабжены разнообразными вспомогательными аппаратами. На органах зрения мы остановимся несколько подробнее. Воспринимающие клетки фоторецепторов представляют собой исключительно первичные чувствительные клетки, которые в простейшем случае рассеяны в коже или соединены в группы. Для клеток, воспринимающих свет, характерно образование особых структур (концевые образования), которые служат для восприятия и называются палочками, колбочками и рабдомами. Во многих случаях в этих клетках встречаются щетковидные каемки,—это расположенные рядом друг с другом тонкие нити, перпендикулярные к поверхности, анастомозирующие или сливающиеся друг с другом и переходящие в нервный отросток.

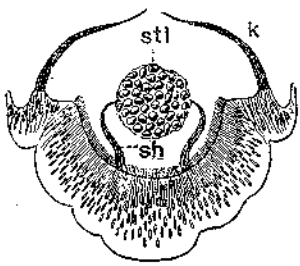


Рис. 627. Статоцисты гребневика (Calliianira). Статолит *stl* опирается на пучки чувствительных волосков *sh* и замкнут крышечкой *k*, образовавшейся из слившихся волосков (по Р. Гертвигу).

Путем уменьшения числа фибрилл и их утолщенных концов создаются всевозможные переходы вплоть до того, что в рецепирующей клетке появляется всего-на всего одна утолщенная фибрилла. На рис. 628 представлены разные типы такого рода образований у моллюсков.

У низших животных наблюдается диффузное распределение «зрительных клеток» на поверхности тела; однако как правило эти клетки соединяются в большие группы, обладают определенной локализацией и снабжены вспомогательными аппаратами. У различных групп животных зрительные аппараты достигают самых разнообразных степеней развития, начиная от простых механизмов, способных воспринимать только различия в яркости, переходя через структуры, приспособленные для различения направления, и кончая аппаратами, которые подобно фотографической камере способны дать то неясное, то четкое изображение среды.

На рис. 629 изображен простейший зрительный орган турбеллярии. Он состоит из одной единственной зрительной клетки с щетковидной каемкой, ограниченной с одной стороны бокаловидной пигментной клеткой, а на другом конце продолжающейся в виде нервного волокна. Такого рода зрительный орган называют инвертированной бокаловидной пигментной клеткой; естественно она способна воспринимать только различие в яркости, а благодаря определенному расположению пигментной и щетковидной каемки—только те различия в яркости, которые попадают в глаз в определенном направлении (простейшее «различение направления»). Более сложный аппарат того же рода, составленный из многих чувствительных клеток, встречается у другой турбеллярии, Planaria gonocephala (рис. 630); число чувствительных клеток здесь превосходит 150, и соответственно этому увеличено и число пигментных клеток.

Точно так же и простые ямкообразные глаза, встречающиеся например у многих аннелид и некоторых моллюсков, приспособлены только для простого различения направления. Однако сравнительный анализ показывает, как у разных групп аннелид и моллюсков из ямкообразного

глаза развивается глаз типа камеры, приспособленный для образного видения. Благодаря замыканию ямки и заполнению ее преломляющим свет веществом образуется простой оптический аппарат (камера), который совершенствуется дальше путем образования преломляющих свет органов (линз, рис. 631, 632). Параллельно с этим наступает умножение чувствительных клеток на дне ямки, благодаря чему все большее число изображений внешнего мира может быть воспринято глазом.

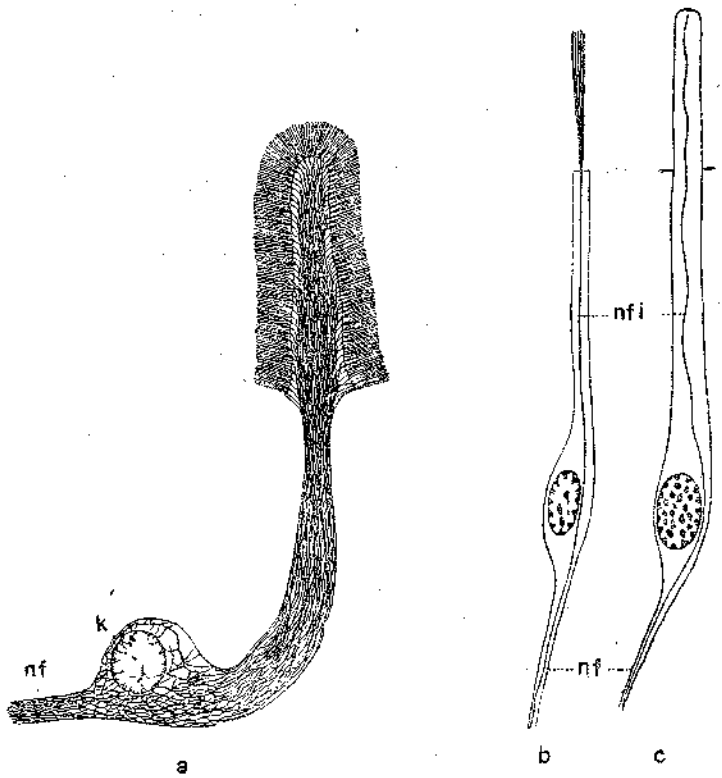


Рис. 628. Зрительные клетки Limax (*a*) жаберной улитки (*b*) и Pecten (*c*). *nf*—нервный отросток; *nfi*—нейрофибрилла; *k*—ядро (по Гессе).

В то время как у более примитивных форм вследствие незначительности числа воспринимающих клеток (палочек) изображения получаются расплывчатыми, с увеличением числа клеток они естественно становятся все более четкими и совершенными.

Глаз позвоночных представляет собой также камеру (рис. 633), которая однако благодаря своему совершенно иному происхождению (отчасти из мозга, отчасти из эпидермиса) организована иначе несмотря на большое внешнее сходство с камерным глазом многих из беспозвоночных, например каракатицы. Здесь перед нами пример далеко зашедшей конвергенции в образовании органов с одинаковой функцией у мало родственных животных, т. е. морфологически негомологичных органов.

У позвоночных ретина глаза (рис. 634, 635) снаружи ограничена слоем пигментных клеток и состоит из многих слоев. Слой зрительных клеток лежит ближе всего к поверхности, прямо соприкасаясь с пигментным эпителием, и состоит из палочек и колбочек. За ним следует слой

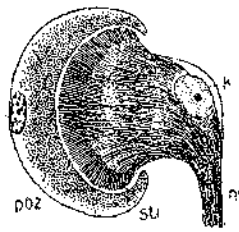


Рис. 629. Инвертированная бокаловидная пигментная клетка Polycelis. Схематическое изображение. *k*—ядро зрительной клетки; *nf*—нервный отросток последней; *stl*—щетковидная каемка; *pbz*—пигментная бокаловидная клетка (по Гессе).

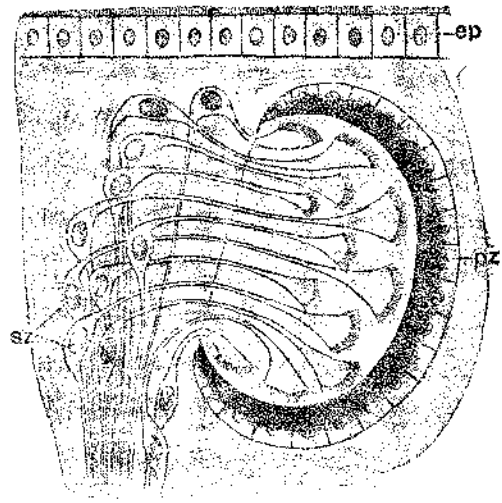


Рис. 630. Инвертированная бокаловидная пигментная клетка Planaria gonocephala. Схематическое изображение. *ep*—эпидермис; *pz*—пигментная клетка; *sz*—зрительная клетка, от которой в пигментный бокал отходит колбочка, снабженная щетковидной каемкой (по Гессе).

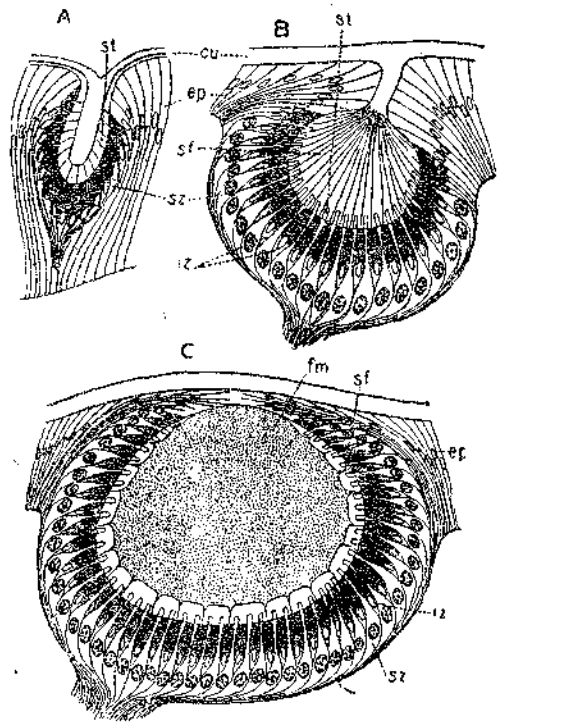


Рис. 631. Развитие глаза у аннелид: глаз Ranzania *(A)*, Syllis *(B)* и Nereis *(C)*. *cu*—кутикула; *ep*—эпидермис; *sz*—чувствительные клетки с палочками *st*; *iz*—индифферентные эпителиальные клетки, вырабатывающие секрет в виде нитей *sf*, которые образуют заполняющую массу *fm* (по Гессе).

биполярных соединительных клеток, а далее—клетки зрительного нерва, от которых отходят нервные волокна, выстилающие внутреннюю стенку ретины (до определенного пункта—fovea centralis) и соединяющиеся в зрительный нерв (рис. 633), который в определенном месте пересекает ретину. В камерном глазе моллюсков чувствительные клетки, напротив, лежат на внутренней стороне ретины, а нервные волокна прямо отходят кнаружи, к центральному органу. Световые лучи должны поэтому у позвоночных сперва пересечь слой нервных волокон и зрительные нервы, прежде чем они попадут на собственно воспринимающие клетки. Мы не будем здесь останавливаться подробнее на устройстве сложных вспомогательных образований (роговица, хрусталик) глаза позвоночных, равно как и на тех приспособлениях, которые служат для установки «камеры» на разные расстояния. Ограничимся этими немногими данными относительно устройства воспринимающих органов и перейдем к физиологии рецепторов.

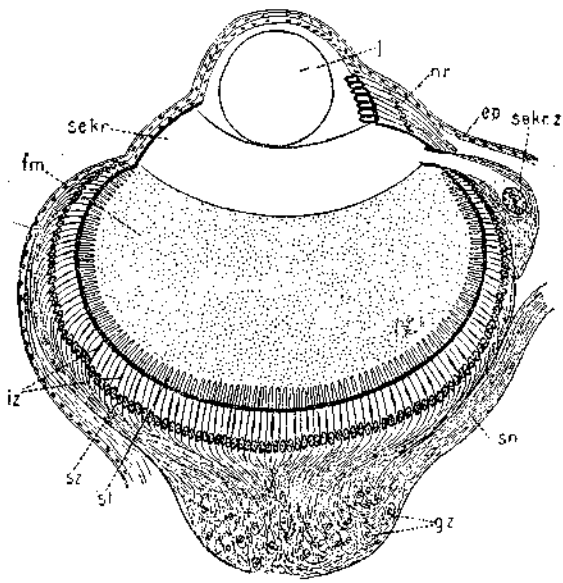


Рис. 632. Глаз кольчатого червя Alciope. Обозначения, как на рис. 631; кроме того *l*—линза; *nr* — добавочная сетчатка; *secr. z* — секреторная клетка, доставляющая секреторную массу; *gz*—ганглиозные клетки; *sn* — зрительный нерв (по Гессе).

б) Физиология рецепторов

Сравнительная физиология органов чувств за последние десятилетия пережила эпоху необычайного расцвета; можно даже сказать, что она является излюбленной областью современного зоологического исследования (по крайней мере в Германии). Однако то, что в настоящее время находится в центре внимания зоологов и что обозначается ими как физиология органов чувств, лишь в ничтожно малой степени составляет физиологию органов чувств или рецепторов. Напротив, здесь занимаются почти исключительно «поведением» целого животного, т. е. реакциями всего организма на определенные раздражения (изменения энергии), причем физиология рецепторов учитывается и разрабатывается лишь постольку, поскольку исследуется степень реакции различных животных на различные раздражения (соответственно интенсивность и качество раздражения). Собственно физиологические проблемы (функция воспринимающих органов) здесь почти не затрагиваются[1]. К тому же и многочисленные исследования, посвященные физиологии органов чувств человека, преимущественно или почти исключительно касаются функции различных вспомогательных аппаратов рецепторов (как например диоптрики и аккомодации зрительных органов)

[1] Изучение так называемого «поведения» животных под влиянием различных раздражений представляет собой естественно необходимую предварительную работу, за которой должен последовать более глубокий физиологический анализ функций органов чувств.

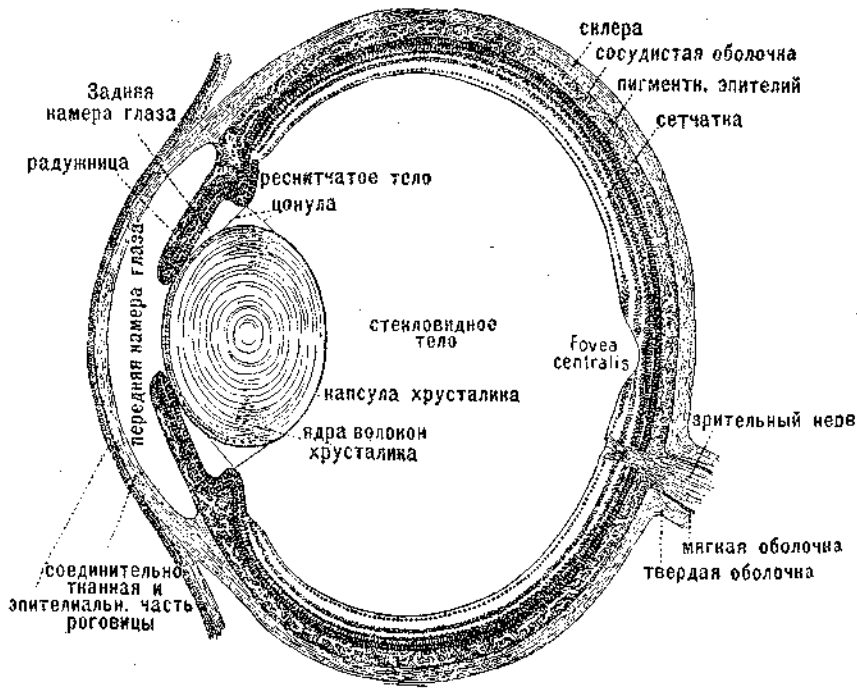


Рис. 633. Схема глаза позвоночных. Сравнительный масштаб клеток дан неправильно (по Гессе).

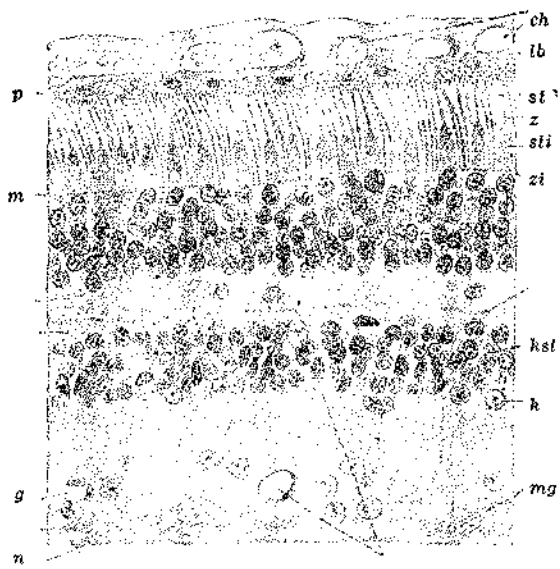


Рис. 634. Разрез через ретину человеческого глаза. *am*—амакринные клетки; *bi*—биполярные ганглиозные клетки; *ch*—сосудистая оболочка с сосудами; *g*—слой ганглиозных клеток; *ksl*—ядра опорных клеток; *lb*—lamina basalis; *m*—membrana limitans externa; *mg*—мультиполярные ганглиозные клетки; *n*—слой нервных волокон; *st*—палочки; *z*—колбочки; *sti* и *si*—внутренние членики палочек и колбочек (по Штёру).

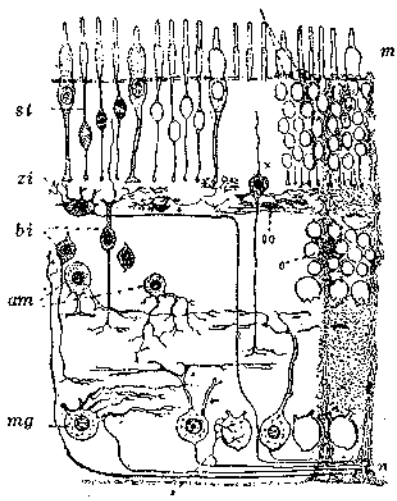


Рис. 635. Схема строения ретины человеческого глаза. Опорное вещество (глия) обозначено красным. *O*—ядро опорной пластинки; *OO* — концентрические опорные клетки; *x*—отросток биполярных клеток. Дальнейшие обозначения, как на рис. 634 (по Штёру).

или природы, качества и количества раздражений и их связи с появляющимися в центральных органах ощущениями (цветовое зрение, зрение оттенков и т. д.). Общефизиологически важнейшая функция воспринимающих органов, собственно восприятие и превращение энергии в чувствительных клетках, а также способ проведения возбуждения к центральным органам в настоящее время совсем неизвестны; существует лишь немного экспериментальных и теоретических исследований, посвященных разрешению этих интереснейших проблем физиологии органов чувств[1]. Лучше всего изучено восприятие световых раздражений, так как их исследование привело по крайней мере к некоторым заключениям и несколько осветило темные проблемы. Однако последнему необходимо предпослать некоторые общие замечания, касающиеся восприятия раздражения.

1) Общие замечания относительно раздражений и ощущений

Как уже указывалось выше, различные рецепторные органы адекватно приспособлены к различным раздражениям (энергиям), как свет, звук, химическая энергия и т. д. Иначе говоря, каждый воспринимающий орган способен воспринять только определенный вид энергии. У человека с восприятием «раздражений» в центральном органе связаны явления, которые нам знакомы в виде о щ у щ е н и й. Раздражения вызывают различного рода ощущения в зависимости от того, какой орган чувств участвует в этом процессе. Так, через рецепторы света передаются ощущения яркости и цвета, т. е. разные ощущения, которые мы считаем однако в сущности родственными. Напротив, ощущения, возникающие посредством разных рецепторных органов, кажутся нам по существу различными. Совершенно невозможно сравнивать степень теплового ощущения (температурное чувство) с интенсивностью ощущения красного цвета (глаз). Так же мало сравнимы друг с другом звуки и цвета. Ощущения, различные по существу, обозначают как р о д ы о щ у щ е н и й (Empfindungsmodalität) (например зрение, слух, вкус), а сходные по существу ощущения— как к а ч е с т в а о щ у щ е н и й (Empfindungsqualität) (например светлый, темный, зеленый, синий или кислый, сладкий и т. д.). Адекватное приспособление воспринимающих органов человека заключается в том, что р а з д р а ж е н и е о п р е д е л е н н о г о о р г а н а ч у в с т в в ы з ы в а е т о п р е д е л е н н ы й р о д о щ у щ е н и й.

Итак, для каждого органа чувств существуют а д е к в а т н ы е р а з д р а ж е н и я, т. е. в качестве раздражений как правило служат только определенные виды энергии. Другие виды энергии либо вообще не достигают воспринимающих клеток, как в случае глубоко лежащего глаза позвоночных или внутреннего уха, либо воспринимающие клетки обладают особенно высокой чувствительностью к адекватным раздражениям и совсем нечувствительны или мало чувствительны к другим раздражениям. Эти факты, известные каждому из собственного опыта, могут быть также установлены экспериментально. Существует следовательно с п е ц и ф и ч е с к о е п р е д р а с п о л о ж е н и е о т д е л ь н ы х р е ц е п т о р н ы х о р г а н о в к о п р е д е л е н н ы м ф о р м а м р а з д р а ж е н и я (э н е р г и и).

Тем не менее и н е а д е к в а т н ы е раздражения способны вызывать эффект в органах чувств, и самонаблюдение показывает, что в этих случаях

[1] Слабое развитие физиологии органов восприятия становится понятным, если вспомнить о больших трудностях, стоящих на пути объективного разрешения указанных проблем.

каждый орган отвечает также на неадекватное раздражение свойственным ему одному способом. Так, давление на глаз или прохождение гальванического тока через голову воспринимается и ощущается как свет, тогда как в носу гальванический ток вызывает обонятельное ощущение, а во внутреннем ухе—звуковое. На основании этих фактов Иоганн Мюллер установил свой знаменитый *закон специфичности органов чувств*; этот закон гласит, что, каким бы способом ни раздражался данный орган чувства (адекватным или неадекватным раздражением или прямым раз ражением чувствительных нервов), он всегда реагирует одинаково, вызывая один и тот же род ощущения.

В такой крайней форме этот закон в настоящее время больше не приемлем. Против него говорит прежде всего тот факт, что полнота различных качеств ощущения не обусловлена одним лишь раздражением нервов. Так, гальванический ток в зависимости от своего направления вызывает в глазу разное световое ощущение, а в органе вкуса—ощущение то щелочного, то кислого вкуса. Рецепторные органы в своей совокупности (от периферических органов до центра) являются следовательно приспособленными к внешнему раздражению, и для качества ощущения не безразличны форма и способ воздействия внешнего раздражения.

Несмотря на то, что между функцией рецепторных органов и некоторыми ощущениями существуют известные соотношения, которые можно установить главным образом на основании качества ощущений, все же познание, основанное на функции органов чувств, весьма относительно и субъективно: естественнонаучное (объективное) исследование последних встречает значительные затруднения или совсем становится невозможным благодаря тому, что ощущения (как индикатор реакции) не только субъективны, но и относительны. Это видно из того, что не существует способа, который позволил бы сравнить интенсивность ощущений с внешней энергией, действующей возбуждающе,—иными словами, нет возможности *измерять* ощущения. Эту мысль можно выразить и в такой парадоксальной форме: физиология органов чувств должна стремиться как можно полнее выключить собственно чувственное—ощущения, возникающие при помощи органов чувств, и на место субъективных психологических понятий ставить понятия объективные, объективные методы измерения. Только таким путем очевидно и можно проникнуть в сущность наблюдаемых здесь физиологических явлений.

В противоречии с защищаемой нами точкой зрения стоит повидимому тот факт, что как раз в области ощущений, т. е. в чисто психологической, субъективной области, была установлена количественная закономерность, которая скоро нашла себе приложение и в других объективно наблюдаемых явлениях раздражения и которой склонны были приписать универсальное значение для всех явлений раздражения. Речь идет об упомянутом выше законе Вебера, впервые (1831) установленном для чувства давления. Вебер определял различия в давлении, воспринимаемые субъектом при наложении различных грузов на одну и ту же поверхность кожи. При этом оказалось, что минимальная воспринимаемая разница в давлении при увеличении груза не остается постоянной, но что пропорционально приросту веса чувствительность к различию в весе уменьшается. Если например при грузе в 14 г следующее ощущение наступает при грузе в 15 г (следовательно разница составляет 1 г), то при грузе в 28 г следующее ощущение наступает уже при 30 г, а при грузе в 56 г—при 60 г и т. д.

Эти отношения получили название закона Фехнера—Вебера; их часто выражают в следующей математической форме: при усилении раздра-

жения ощущение растет пропорционально логарифму раздражения ($F=\log R$).

Однако существует ряд принципиальных возражений против допущения подобной математической формулировки психофизических отношений. Уравнение математических и психических величин покоится на полном игнорировании математического понятия равенства, так как психические явления не только не поддаются измерению, но недоступны и математической обработке. Легко можно показать (на этом мы не можем здесь ближе остановиться), что точные определения величины вообще неприменимы к ощущениям, а потому математическая формулировка психофизических отношений с научной точки зрения неправильна. «Оспаривается отнюдь не эмпирическая правильность фехнеровского закона, но попытка придать ему математическую форму и психофизический смысл» (Вайцзеккер). Если даже отвлечься от этих принципиальных возражений, то отношения, подобные тем, которые установил Вебер для рецепторов давления, не могут быть названы законом и при чисто физиологическом толковании их в применении к чисто физиологическим явлениям раздражения, «так как они справедливы только в весьма узких границах (средние значения), а при весьма высоких и низких интенсивностях раздражения наступают совсем иные отношения».

2) Анализ восприятия света

После этих предварительных замечаний мы обратимся к рассмотрению некоторых общих данных, полученных при изучении восприятия света при помощи объективного метода. Основным в восприятии света является превращение лучистой энергии, наступающее в сетчатой оболочке глаза, которое путем возбуждения нервов переводится далее к центральному органу, где оно воспринимается в виде ощущения яркости, цвета или образа (у человека). Вид зрительных восприятий, т. е. психологическая сторона явления, подвергался подробному исследованию, и неоднократно делались попытки установить связь между различными зрительными ощущениями и физиологическими процессами, наступающими в глазу (или ретине). Несмотря на многочисленные весьма интересные факты и некоторые остроумные гипотезы, касающиеся этих отношений, мы все же еще очень далеки от создания всеобъемлющей теории зрения, которая объясняла бы все экспериментально установленные факты. Можно сомневаться в том, удастся ли вообще на этом пути создать такую теорию. Ведь все попытки создания теории исходят из одной и той же предпосылки, что каждому определенному ощущению соответствует некоторый физиологический процесс (психофизический параллелизм). Не говоря уже о том, что при рассмотрении алогического соотношения между физическим и психическим эта предпосылка не находит себе доказательства, и участие центрального органа в возникновении различных оптических ощущений до сих пор еще не установлено (то же самое справедливо и для других органов чувств, как например для органа слуха). То, что до сих пор подвергалось экспериментальной проверке, это—почти исключительно отношения между зрительными раздражениями разной интенсивности и качества, действующими при различнейших внешних и внутренних условиях, и ощущениями, наступающими в результате их действия. Явления же, протекающие между восприятием раздражения и возникновением ощущения в центральном органе, большей частью неизвестны.

В настоящее время считается общепринятым, что возбуждение, наступающее в ретине при действии света, есть результат фотохимической реакции.

И действительно, в глазу позвоночных имеет место фотохимическая реакция, в которой участвует так называемый зрительный пурпур, о котором будет речь ниже. В последнее время благодаря подробным исследованиям Гехта установлена первичная фотохимическая реакция у моллюска Муа arenaria и асцидии Ciona intestinalis, которые реагируют на изменения светового раздражения путем сокращений (эти животные не содержат типичных зрительных органов, им свойственна только общая чувствительность кожи). Установленные Гехтом факты могут быть частично перенесены и на восприятие света камерным глазом позвоночных.

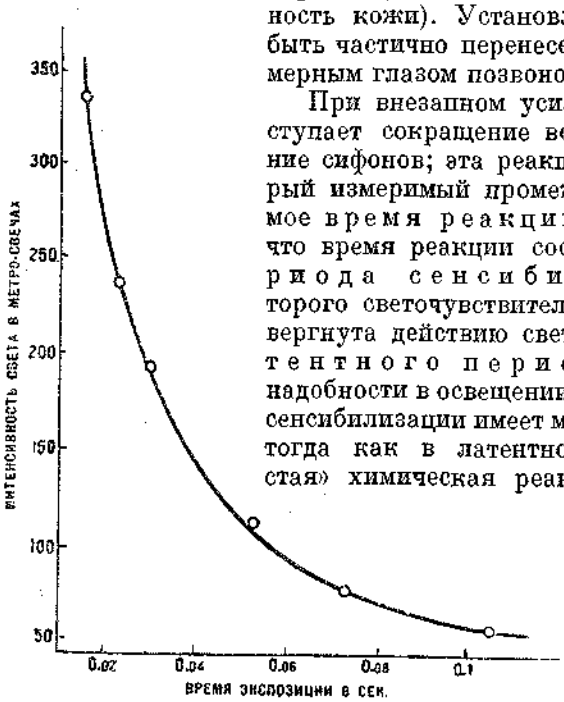


Рис. 636. Соотношение между временем экспозиции и минимальной интенсивностью света, необходимой для наступления реакции. Муа arenaria (по Гехту из Будденброка).

При внезапном усилении освещения у Ciona наступает сокращение всего тела, а у Муа—сокращение сифонов; эта реакция наступает спустя некоторый измеримый промежуток времени,—так называемое время реакции. Гехту удалось установить, что время реакции состоит из двух периодов—периода сенсибилизации, в течение которого светочувствительная кожа должна быть подвергнута действию света, и следующего за ним латентного периода, в течение которого нет надобности в освещении. Гехт допускает, что во время сенсибилизации имеет место фотохимический процесс, тогда как в латентном периоде происходит «простая» химическая реакция. Основанием для этого допущения служат следующие факты.

1. Все фотохимические процессы подчиняются закону Бунзена-Роско, согласно которому фотохимический эффект остается постоянным, независимо от того, достигается ли он путем непродолжительного действия света высокой интенсивности или путем длительного воздействия света слабой интенсивности ($E=I\times t$). Фотохимическая реакция у Ciona и Муа подчиняется этому закону. Произведение $I\times t$ в обоих случаях постоянно: у Муа $I\times t=62$ MKS, у Ciona $I\times t=74\times10^{-3}$ MKS, т. е. у Муа для появления реакции необходимо воздействие энергии в 62 MKS, а у Ciona—74×10^{-3} MKS, все равно, будет ли это длительное действие света слабой интенсивности или кратковременное действие света высокой интенсивности (рис. 636) [1].

2. Другая особенность фотохимической реакции заключается в том, что ее температурный коэффициент (для 10°) приблизительно равен 1; реакция протекает следовательно почти независимо от температуры. Первичная реакция у Муа имеет температурный коэффициент, при 10° равный 1,06. Этим повидимому доказано, что начальный процесс восприятия света представляет собой фотохимическую реакцию и что для появления минимального раздражения необходимо, чтобы известное количество светочувстви-

[1] Обратить внимание на далеко идущее совпадение с законом количества раздражения (см. стр. 638).

тельного вещества (S) подверглось разложению в рецепторном органе под влиянием света. На основании других опытов и соображений можно считать вероятным, что здесь имеет место бимолекулярная реакция, при которой светочувствительное вещество S разлагается на два вещества P и A.

3. Во время латентного периода происходят два явления: сначала наступает реакция в чувствительных клетках, которая длится относительно долго; за ней следует относительно быстрое проведение раздражения, которого мы не станем здесь рассматривать. Если удлинить время экспозиции (не меняя интенсивности), то латентный период уменьшается; латентный период следовательно обратно пропорционален времени экспозиции. Так как эффект разложения светочувствительного вещества S прямо пропорционален времени экспозиции, то следует допустить, что длительность латентного периода зависит от концентрации продуктов P и A, которые образуются в течение фотохимического периода сенсибилизации. Далее латентный период при повышении температуры уменьшается, т. е. скорость реакции, протекающей в этот период, растет, причем температурный коэффициент ее равен 2,7. Это—температурный коэффициент простой химической реакции. Так как она кроме того зависит еще от концентрации продуктов P и A, то можно допустить, что она является простой химической реакцией.

Как и все фоторецепторы, воспринимающие свет органы Муа и Ciona обладают способностью адаптации (приспособления) к свету и темноте. Если подвергнуть их более интенсивному освещению, то чувствительность их к свету быстро понизится, так что для наступления реакции потребуется гораздо большее время экспозиции (или бо́льшая интенсивность света). Обратно, при перенесении животных в темноту первоначальная чувствительность к свету постепенно восстанавливается. Если в момент перенесения животных в темноту время выдержки составляло 2 секунды, то спустя 30 минут оно составит около 0,2 секунды, причем адаптация к темноте на этом заканчивается. Если перенести на адаптацию в темноте приведенное выше представление, согласно которому в период первичного действия света происходит разложение некоторого чувствительного к свету вещества S, то разность времени экспозиции, необходимой для раздражения, должна будет означать разность во времени, необходимом для разложения вещества S. Иными словами, скорость, зависящая от экспозиции на свету, во время адаптации к темноте постепенно увеличивается. Все явление становится понятным, если допустить, что образующиеся на свету при распаде светочувствительного вещества S продукты P и A в темноте обратно превращаются в вещество S [1].

Адаптацию можно представить себе следовательно в виде стационарного состояния, при котором согласно обратимой реакции $S \rightleftarrows P + A$ концентрации S, P и A на свету остаются постоянными. Для того чтобы после установления стационарного состояния вновь вызвать раздражение, необходимо разложение новой порции вещества S, что осуществимо только путем добавления к системе некоторого количества света. Измерения интенсивности света, необходимой для реакции при разных состояниях адаптации, и вычисления, построенные на этих определениях, показали, что для наступления раздражения необходимо разложение вполне определенного количества S, как бы велика ни была первоначальная интенсивность адап-

[1] Опыты с влиянием температуры показывают, что температурный коэффициент для 10° составляет 2,85, из чего следует, что восстановление светочувствительного вещества во время адаптации к темноте представляет собой простой химический процесс.

тации. При адаптации к темноте (большие количества S) к системе необходимо добавить лишь незначительное количество энергии, наоборот, при адаптации к свету (малые количества S)—большое.

Для явления адаптации к свету характерны два момента: 1) животное под действием света определенной интенсивности приходит в состояние равновесия; 2) вместе с этой адаптацией наступает соответствующее изменение «чувствительности» животного. Если учесть, что согласно развитым выше взглядам в адаптированном к темноте животном содержится много S и мало P и A, а в адаптированном к свету—мало S и много P и A, и далее, что разложение определенного количества S требует большей затраты энергии, когда количество S меньше, и наоборот, то сразу становится понятной малая чувствительность глаза животного, адаптированного к свету, и высокая чувствительность глаза животного, адаптированного к темноте. Для каждой интенсивности существует стационарное состояние обратимых реакций $S \rightleftarrows P + A$, а следовательно и адаптация к свету воспринимающего свет органа; чувствительность стоит в прямом отношении к концентрации чувствительного вещества S. Вместе с тем «чувствительность» определяется автоматически, как только дана интенсивность I. «Адаптация к свету и родственные ей свойства представляют собой следовательно явления, которые зависят не от чувствительного органа, но от действующего извне света. До сих пор всегда говорили, что животные адаптируются к свету,—следовало бы говорить, что при данном органе чувств у животных наступает адаптация при помощи света» (Гехт).

Развитые здесь представления могут быть перенесены также на явления адаптации и в человеческом глазу, а вместе с тем повидимому и на другие фоторецепторы. Во всяком случае отношения здесь постольку сложнее, поскольку палочки и колбочки ведут себя в этих явлениях различно. На периферии глаза находятся почти исключительно палочки, а fovea centralis, как известно, содержит только колбочки. Благодаря этому существует возможность отдельно изучить физиологическое поведение обоих рецепторных элементов. Измерения Пипера, произведенные при адаптации к темноте образованной из палочек периферии глаза, показали, что во время пребывания в темноте порог раздражения значительно уменьшается и по истечении одного часа адаптация достигает высшей точки. Чувствительность к свету при этом в 1 400—8 000 раз больше, чем на свету. Соответствующие опыты Гехта над (значительно более слабой) адаптацией к темноте колбочек показали, что последняя протекает очень быстро, не охватывая однако такой большой шкалы интенсивностей, как в случае палочек. Оба ряда опытов позволяют распространить и на человеческий глаз изложенный выше взгляд на происхождение адаптации. Адаптация к темноте по всей вероятности означает накопление в палочках (или в колбочках) светочувствительного вещества. Так как адаптация к свету и темноте для палочек и колбочек вполне обратима, то для начального механизма зрения можно и здесь допустить обратимость реакции:

$$S \underset{\text{темнота}}{\overset{\text{свет}}{\rightleftarrows}} P - A$$

В глазу человека (и вообще позвоночных) действительно обнаружено светочувствительное вещество, удовлетворяющее этим требованиям. Это так называемый зрительный пурпур, разлагающийся на свету пигмент розовато-красного цвета, содержащийся в наружной части палочек;

он содержится вероятно и в колбочках, однако вследствие сильного разбавления здесь он не виден. Как показали опыты Кюне, это вещество можно искусственно вводить в ретину, добывая его из свежего пигментного эпителия трупов. На свету зрительный пурпур превращается в бесцветное тело. В темноте же он восстанавливает свой первоначальный вид. Если например выставить на 1—1,5 минуты на свет глаз кролика, выдержанный в темноте, то на сетчатой оболочке, так же как на фотографической пластинке,

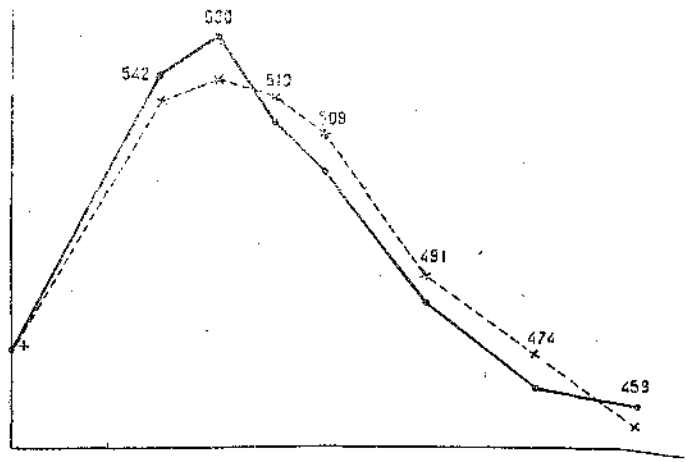


Рис. 637. Физиологическое действие зрительного пурпура. Пунктирная линия—выцветание зрительного пурпура лягушки под действием света разной длины волны. Сплошная линия—значение яркости света разной длины волны при сумеречном зрении человека (по Тренделенбургу, из Будденброка).

появляется изображение, которое удается фиксировать при помощи 4% раствора квасцов (оптограмма Кюне).

Выцветание зрительного пурпура при действии лучей разной длины волны происходит с разной скоростью (в желто-зеленой части спектра при длине волны в 530 μ быстрее всего, медленнее—в зеленой и синей и еще медленнее—в красной). Выцветание пурпура приблизительно соответствует его абсорбционному спектру. Кривая абсорбции для света различной длины волны соответствует кривой чувствительности адаптированного к темноте глаза (рис. 637) (Тренделенбург). Так как далее по Гехту скорость выцветания пурпура зависит от концентрации при почти полной независимости от температуры, константа же скорости реакции выцветания есть линейная функция интенсивности света (Гехт), то приведенные выше данные прекрасно согласуются с развитым Гехтом взглядом на происхождение адаптации как результата обратимой реакции:

$$S \underset{\text{темнота}}{\overset{\text{свет}}{\rightleftarrows}} P + A$$

Изложенные выше исследования и воззрения представляются мне наиболее глубоким проникновением в природу рецепторного механизма, какое только было осуществлено до сих пор. Этот успех, как мне кажется, был достигнут главным образом благодаря тому, что при анализе явления были выключены субъективные ощущения, его сопровождающие. В других явлениях восприятия света, как например при цветном зрении,

пропасть между ощущениями и рецепторным механизмом еще так велика, что все существующие теории ее не в состоянии заполнить, и приближенное разрешение этой проблемы кажется тем более затруднительным, что до сих пор не открыт еще путь, который позволил бы, по крайней мере частично, заменить ощущения объективным измерением. Мы не задержимся поэтому на рассмотрении этих теорий, как например на теории Юнга и Гельмгольца о трех компонентах цветного зрения или на теории Геринга о противоположных цветах; мы ограничимся изложением *теории двойственности*, которая в значительной мере объясняет переход от простого восприятия яркости света к цветному зрению.

Наличие в глазу позвоночных двух разных рецепторных элементов, палочек и колбочек уже давно привело к установлению так называемой *теории двойственности*, согласно которой указанным элементам приписывалась и разная функция в восприятии света. Толчком для создания этой теории послужил факт, что у ночных животных (летучая мышь, геккон и др.) в глазу содержатся преимущественно или исключительно палочки, тогда как у дневных животных (дневные птицы и др.) преобладают колбочки (иногда присутствуют только они одни); эта теория была впервые формулирована Максом Шульце, а затем разработана главным образом Крисом и его учениками. Согласно этой теории *колбочки* специально предназначены для цветного зрения; адаптационная способность их невелика, и они обладают относительно высокой чувствительностью к длинным световым волнам. *Палочки* же, напротив, приспособлены только для восприятия *яркости* света (полная цветная слепота), адаптационная способность их очень велика, и они относительно более чувствительны к свету с короткой волной. С этим согласуется указанное выше преобладание зрительного пурпура в палочках. Однако существует и ряд возражений против теории. Так например черепахи несмотря на отсутствие у них палочек являются ночными животными, а куры, у которых в сетчатой оболочке содержатся только колбочки, обнаруживают явления адаптации к темноте, так же как и лишенная палочек fovea centralis у человека. Несмотря на то, что противоположение функций обоих рецепторных элементов не является абсолютным, теория все же в значительной мере сохраняет свое значение; в ее пользу говорят раньше всего изменения положения палочек и колбочек при видении на свету и в темноте, наступающие у многих животных, особенно у рыб (Гартен, Экснер и Янушке). При видении на свету у рыб наблюдается сокращение так называемых внутренних члеников колбочек, тогда как палочки удлиняются и передвигаются к пигментному эпителиальному слою. Так как одновременно с этим происходит передвижение пигмента между палочками по направлению к внутренней части глаза, то участие палочек сводится к нулю, и восприятие на дневном свету происходит исключительно при помощи колбочек (рис. 638). В темноте обратное явление: внутренние членики колбочек вытягиваются и передвигаются назад, тогда как палочки сокращаются, приближаясь к limitans externa, так что восприятие света осуществляется главным образом при помощи палочек (рис. 638). С этим согласуются результаты, полученные при дрессировке рыб, кормленных из чашечек различной яркости и цвета (Фриш). При этом оказалось, что «дрессированные» на «красное» пискари, начиная с известной яркости, не замечают красной чашечки, но безразлично направляются то к одной, то к другой (также и к серой) чашечке. Микроскопическое исследование показало, что границы способности различения света различной длины волны изменяются приблизительно параллельно пере-

движению колбочек в заднюю часть глаза. При небольшой яркости света (но не при абсолютной темноте), поле зрения освобождается от колбочек,

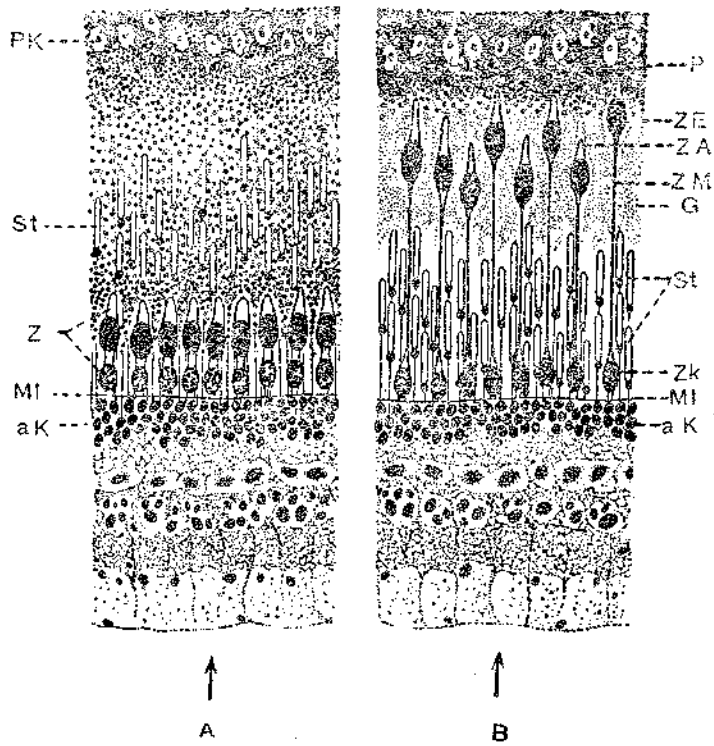


Рис. 638. Сетчатая оболочка Abramis brama. *A*—глаз на свету; *B*—глаз в темноте; *Z*—колбочки; *ZE*—эллипсоид колбочки; *ZM*—миоид колбочки; *ZK*—ядро колбочки; *aK*—внешний зернистый слой (ядра палочек); *St*—палочки; *Ml*—membrana limitans externa; *PK*—ядра пигментного эпителия: *P*—черный пигмент; *G*—гуанин (tapetum); в *A* пигмент (нарисован грубозернистым) и гуанин (тонкозернистый) тесно смешаны. Стрелки указывают направление падающего света (по рисункам Экснера и Янушке и Гартена, из Фриша).

на их место появляются палочки, и глаз, до того обладавший «цветным зрением», становится «слепым» в отношении цветов [1].

2. Нервная система

Воспринятые рецепторами раздражения проводятся далее через нервные клетки (нервные волокна) к исполнительным органам—мышцам или железам. Ответ на раздражение может часто наступать на далеком расстоянии от места раздражения. Этот перенос осуществляется либо непосредственно путем раздражения нервного волокна, либо путем включения других нервных клеток (нейронов), которые часто принадлежат особым центральным органам (более или менее удаленным как от рецептора, так и от эффектора). В зависимости от степени сложности строения центральных органов происходит большее или меньшее преобразование возбуждения и слияние его с другими возбуждениями. Тем самым ответ на раздражение

[1] Автор не упоминает о работах П. П. Лазарева по физиологии зрения и проведения возбуждения по нерву. См. литературный указатель. Перев.

становится еще более независимым от интенсивности, чем в случае одних только рецепторов. Для проведения и преобразования раздражения служит нервная система, строение и функцию которой мы изложим подробнее.

а) Строение

1. Элементы нервной системы (нейроны)

Нервная система, как и другие органы, состоит из клеток, обладающих определенными свойствами, из нервных клеток, или нейронов, которые соединяются друг с другом при помощи отростков (одного или многих). Клеточные тела с более короткими отростками раньше называли ганглиозными клетками, а более длинные отростки, способные простираться через все тело и достигать значительной длины

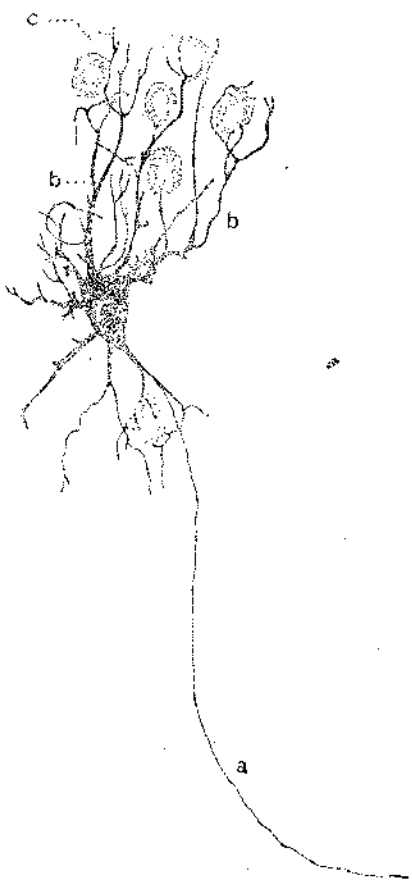


Рис. 639. Морская свинка. Симпатические клетки ауэрбахова сплетения. Окраска метиленблау. *a*—длинный отросток (нейрит); *b*—короткие отростки (дендриты) (по Догелю, 1895, из Гейденгайна.)

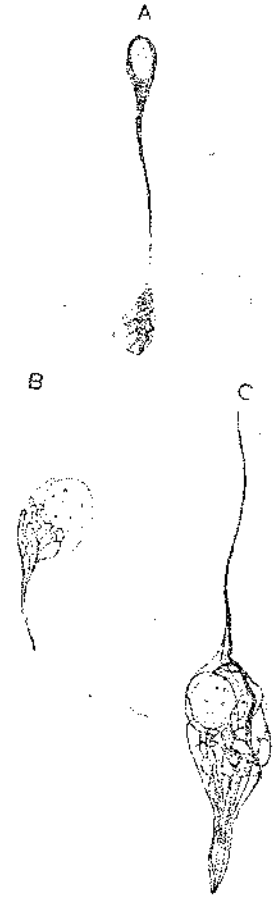


Рис. 640. *A*—выросший нейробласт с конусом нарастания из спинного мозга цыпленка; *B*—униполярный и *C*—биполярный нейробласт с сетью нейрофибрилл трехдневного зародыша утки (*A*—по Рамон-и-Кахаль, 1906, *B* и *C*—по Гельду, 1909, из Гессе).

(одного метра и более), называли нервными волокнами, или нервами. Благодаря такой, часто необыкновенно большой, длине нервные волокна могут значительно превосходить объем самой клетки.

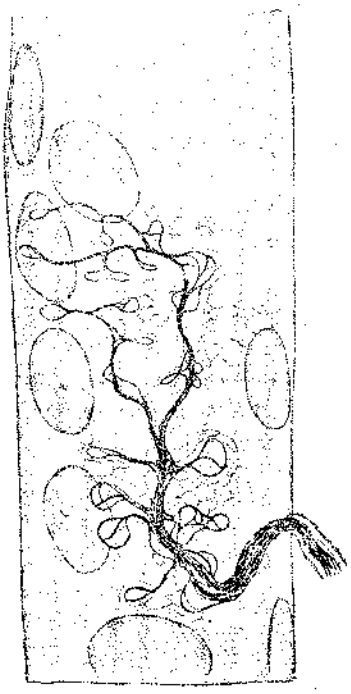


Рис. 641. Двигательная пластинка из языка летучей мыши. Оболочки на поверхности волокон исчезают. Осевой цилиндр расщепляется на концевую сеть, фибриллы образуют замкнутые петли; овальные контуры представляют собой ядра (по Бэкке, 1909, из Гурвича).

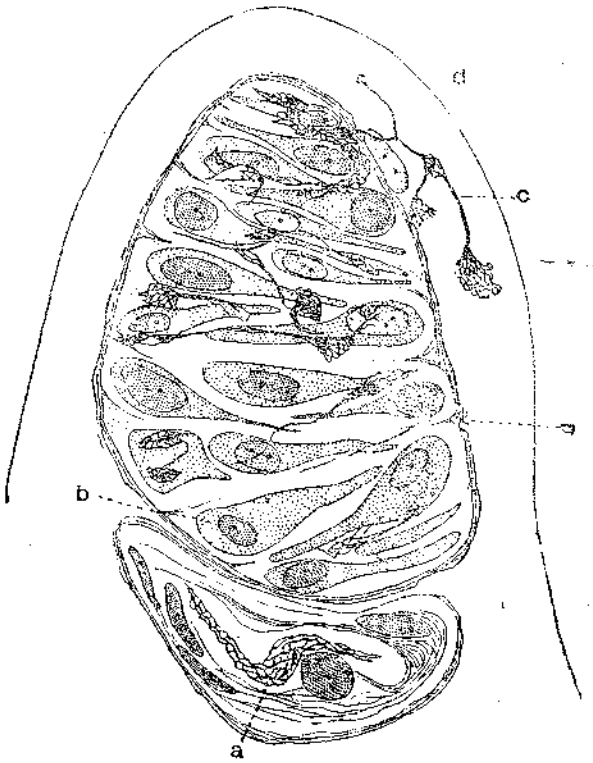


Рис. 642. Мейсснерово тельце из кожи пальца человека. Препарат обработан серебром. *a*—пентообразное расширение осевого цилиндра; *b*—осязательные клетки; *c*—конечные разветвления вне капсулы; *d*—эпидермис; *e*—капсула (по ван де Вельде, 1907, из Гурвича).

Объем нервных волокон ганглиозной клетки спинного мозга человека превосходит объем клеточного тела приблизительно в 125 раз.

По числу отростков различают уни-, би- и мультиполярные ганглиозные клетки (нейроны). У низших беспозвоночных животных все отростки как правило обладают одинаковыми свойствами, у высших же животных дело обстоит иначе. Один-два отростка здесь отличаются гладкой структурой, параллельным, тонковолокнистым строением, ровной толщиной и значительной длиной,—эти признаки совпадают с признаками свойственными низшим беспозвоночным. Такие отростки называют осевоцилиндрическими отростками—аксонами (или нейритами) в отличие от остальных мультиполярных нейронов, сильно ветвящихся и называемых дендритами (рис. 639).

Онтогенетическое развитие и процесс регенерации нервных волокон одинаково показывают, что последние образуются исключительно посредством вырастания из ганглиозных клеток.

Как в нервных волокнах, так и в собственно клеточном теле (нейронах) содержатся тонкие нейрофибриллы, расположенные в известном порядке. Их рассматривают как характерные и функционально наиболее важные элементы нервных клеток. В молодых эмбриональных нейробластах содержится решетчатая сеть фибрилл, которые вырастают прямо в уни- или биполярные нервные волокна (рис. 640). В аксонах проходит

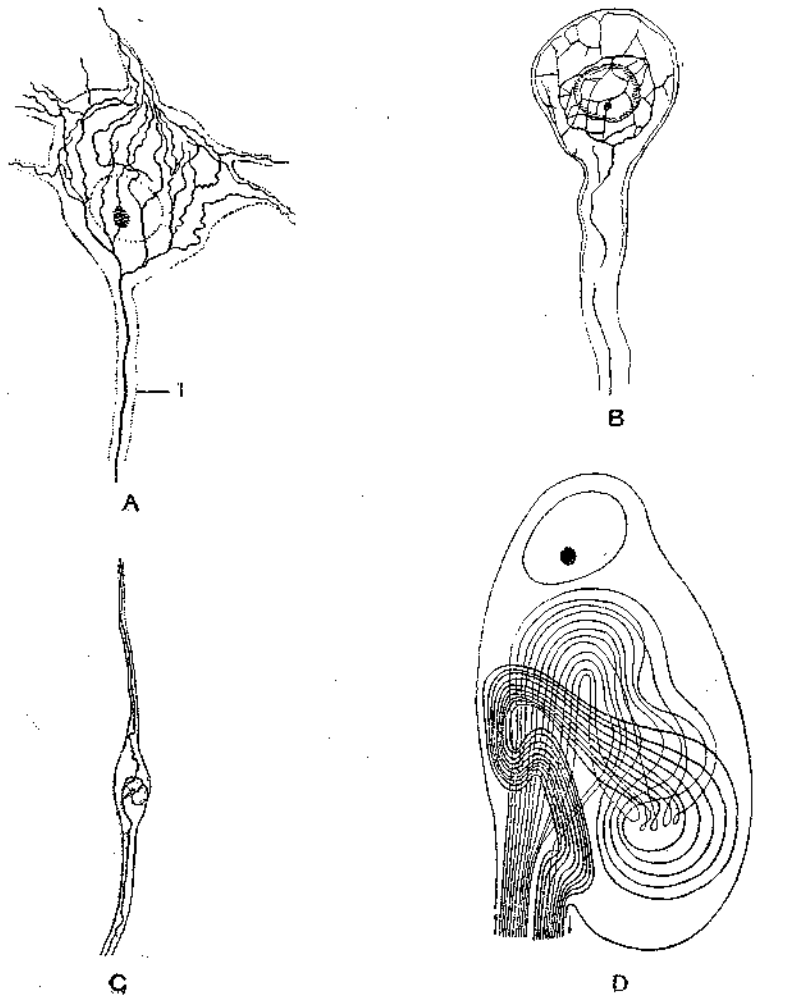


Рис. 643. Клеточное тело нейронов; видно прохождение нейрофибрилл. *A*, *B* и *C*—нервяки (по Апати, 1897), *D*—ганглиозная клетка спинного мозга лягушки (схема по Гайденгайну, 1911, из Гессе).

одна единственная или ряд параллельных нейрофибрилл, которые как в рецепторе, так и в эффекторе часто расщепляются, образуя тонкую сеть (рис. 641—642). Внутри ганглиозной клетки или клеточного тела расположение фибрилл различно; чаще всего они имеют вид решетчатой сети, проходящей вокруг ядра; часто наблюдаются две решетки, соединенные друг с другом радиальными фибриллами и вплетающиеся одна в другую. В других случаях фибриллы проходят внутри клеточного тела в виде более простых завитых тяжей (рис. 643). Эти различные картины привели

к различным представлениям относительно прохождения фибрилл в теле клетки. Согласно одним авторам (Бэте) фибриллы проходят прямо через клеточное тело, согласно другим—они расщепляются в теле клетки, образуя сетчатую или решетчатую структуру. Вследствие прихотливости и трудности окраски, а также ненадежности микроскопических картин, которые представляют собой только фиксированные и окрашенные препараты, окончательное решение этого вопроса в настоящее время еще

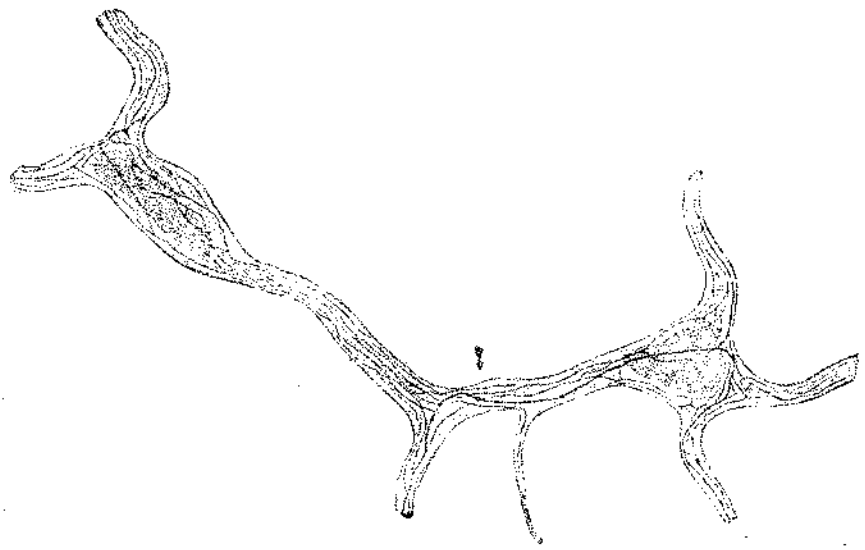


Рис. 644. Две нервных клетки лягушки с анастомозами (сильное увеличение) (по Бэте, из Гурвича).

невозможно. Можно допустить, что прохождение фибрилл внутри клеточного тела у разных форм различно.

Еще больше споров вызывает вопрос о связи отдельных нейронов друг с другом. Ряд исследователей (Апати, Бэте, Гольджи) полагает, что отростки нейронов непрерывно переходят друг в друга, прежде всего—фибриллы (рис. 644). Для непрерывной связи между конечными ответвлениями различных нейронов здесь служит составная экстрацеллюлярная сеть нейрофибрилл (теория непрерывности). Другие авторы (Рамон-и-Кахаль, Ретциус) отстаивают самостоятельность отдельных нейронов. Согласно их взглядам соединение нейронов происходит таким образом, что аксоны образуют концевые веточки, которые окружают концевые веточки других аксонов или непосредственно другие нервные волокна (или клеточное тело) (контактная теория).

Однако в этом споре пока еще трудно решить, какая из обеих теорий верна. Картина сплетения фибрилл у позвоночных животных большей частью до того сложна, что ее можно толковать как угодно. У беспозвоночных же, особенно у пиявки, Ascaris, дождевого червя и других, как утверждают Апати, Бэте и др., бесспорно наблюдается непрерывная связь между различными нейронами и непрерывное прохождение нейрофибрилл отдельных нейронов друг через друга (рис. 644). В противовес этому Боцлер показал недавно, что у кишечнополостных (медузы), у которых было раньше установлено такого рода соединение, на самом деле наблюдается обратная картина: здесь справедлива контактная теория. Там, где согласно преж-

ним данным происходит слияние более толстых нервных волокон биполярных нейронов, наблюдение над живым объектом обнаружило только тесное соприкосновение, но не слияние волокон (рис. 645). То же самое справедливо и для таких концевых фибрилл би- и мультиполярных ганглиозных клеток, которые тесно соприкасаются с более толстыми нейритами

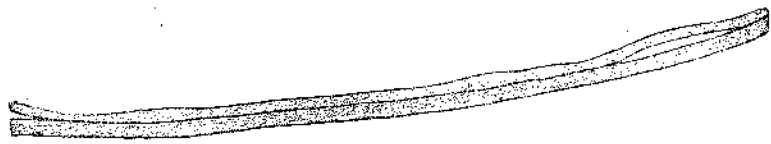


Рис. 645. Rhizostoma. Два отростка биполярных клеток, соприкасающиеся друг с другом, не сливаясь однако воедино; с живого объекта (по Боцлеру).

других биполярных нейронов (рис. 646). На основании этих данных Боцлер оспаривает наличие подлинной непрерывности также и у других объектов. Пока еще сомнительно, можно ли переносить такое толкование на те отношения, которые наблюдаются у Ascaris, дождевого червя и других животных. Если даже эти спорные вопросы будут разрешены в пользу

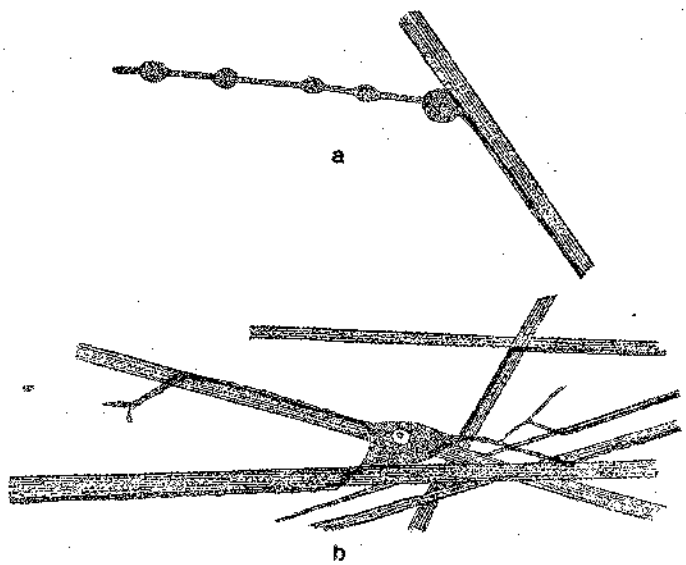


Рис. 646. Rhizostoma. *a*—концевая часть волокна биполярной клетки с концевым волокном (синим), прилегающим к нейритам другой биполярной клетки; *b*—мультиполярная клетка со своими отростками, находящимися в тесном соприкосновении с волокнами биполярных клеток. Окраска ронгалитовой белой (по Боцлеру, 1927).

теории непрерывности (что ввиду данных, полученных Боцлером, мало вероятно), то учение о нейронах ни в коей мере от этого не изменится, так как, с одной стороны, указанные связи могут образоваться только путем последующего слияния отростков первоначально разделенных нейронов, а с другой—существование отделенных друг от друга нейронов видно из чисто физиологических данных, поскольку переход от одного нейрона к другому связан с изменением в проведении раздражения, тогда как в пределах одного нейрона раздражение остается постоянным.

Кроме нейрофибрилл в собственно ганглиозных клетках, а отчасти и дендритах содержится вещество большей частью в виде глыбок или маленьких зерен; оно хорошо окрашивается хроматиновыми красками и носит название тигроидного вещества или телец Ниссля (рис. 647). Связь тигроидного вещества с хроматином ядра, на которую часто указывали, вызывает пока сомнения. Для него справедливо то, что уже раньше говорилось о так называемых хромидиях. Многие наблюдения говорят за то, что здесь дело идет об особого рода запасных веществах, так как при сильном раздражении нейрона наступает растворение тигроидного вещества, которое можно рассматривать как процесс его потребления.

Нервные волокна у многих животных часто содержат еще жироподобное вещество миелин. В больших нервных волокнах кольчатых червей

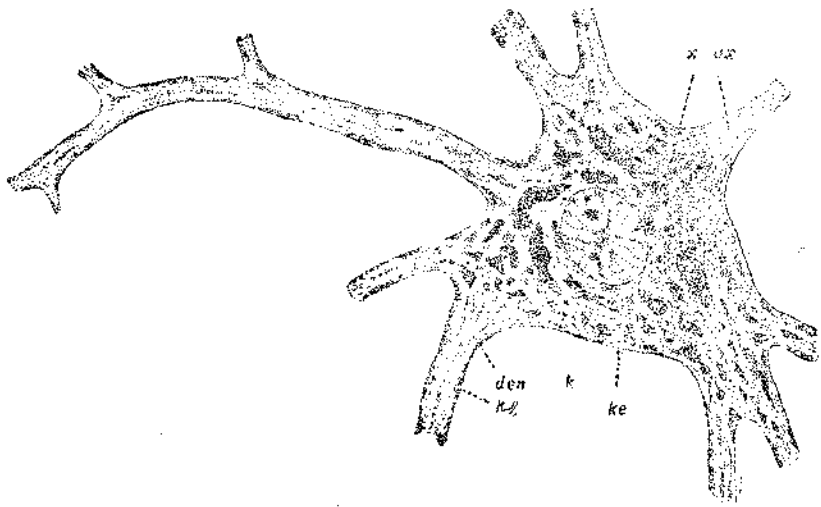


Рис. 647. Lepus cuniculus, двигательная нервная клетка спинного мозга. *ke*—ядро; *den*—дендрит; *ax*—аксон; *x*—место отхождения последнего от клетки; *k*—тельца Ниссля; *kl*—они же веретенообразные (по Шпейдеру, из Гурвича).

оно принимает форму трубкообразной оболочки, в которую включен аксон; то же самое наблюдается и у позвоночных. Это так называемая мякотная оболочка. Мы не останавливаемся подробнее на другом вторичном структурном элементе нервов позвоночных животных, на так называемой шванновской оболочке, так как она ничего общего не имеет с нейронами, но образуется другими клетками.

2. Типы нервной системы

Как уже указывалось выше, известны случаи, когда раздражение проводится от рецептора к эффектору через один единственный нейрон. Как правило однако между воспринимающим и исполнительным органом включено большее или меньшее число нейронов. Известны две формы этой системы, включения: 1) так называемая диффузная нервная система, или нервная сеть, 2) центральная нервная система.

В случае диффузной нервной системы нейроны более или менее равномерно распределены по всей поверхности или по всему телу в виде сети. На приблизительно равном расстоянии друг от друга располо-

жены ганглиозные клетки в большем или меньшем числе, мульти- или биполярные отростки которых соединены с таковыми соседних нейронов (рис. 648). Нервные отростки, как уже сказано выше, более или менее одинаковы у всех форм; длинные нервные волокна здесь отсутствуют. Проведение раздражения внутри такой нервной сети как правило связано с быстрым

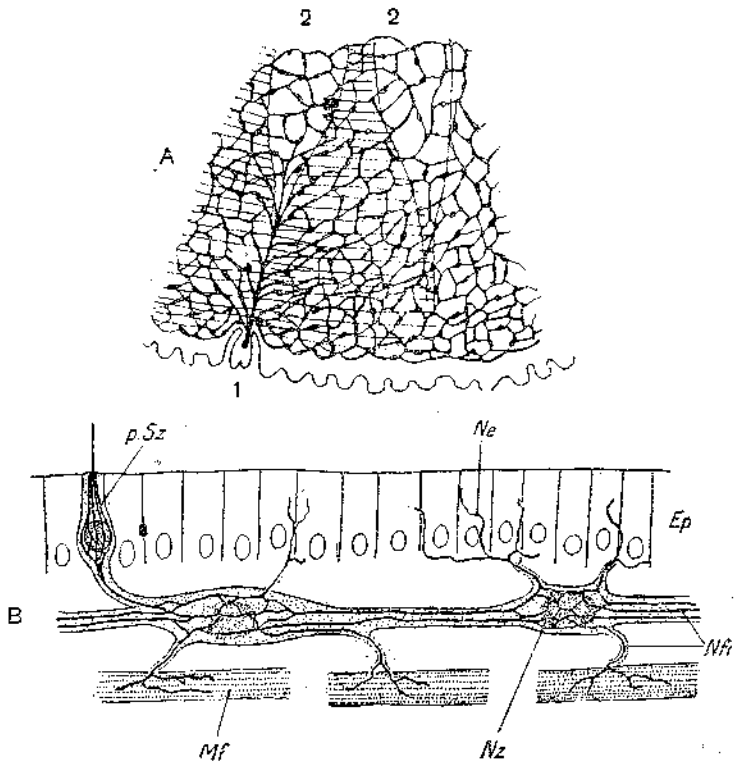


Рис. 648. *A*—несколько схематическое изображение поверхности одной части субумбреллы Rhizostoma. *1*—краевое тело; *2*—мышечные волокна. Плотное сплетение нервов (по Бэте, из Гурвича); *B*—схема нервной сети кишечнополостных (медузы); *Ep*—эпителий; *Mf*—мышечное волокно; *Ne*—свободное окончание нерва; *Nfi*—нейрофибриллы; *Nz*—нервная клетка; *p.Sz*—первичная чувствительная клетка (схематично по Бэте, из Кюна).

уменьшением силы раздражения или, как говорят, с большим д е к р е м е н т о м.

Такое представление в связи с новейшими данными Боцлера подлежит большому сомнению, так как по Боцлеру нервные отростки не непосредственно соединены друг с другом, но проходят мимо друг друга и только тесно соприкасаются. Согласно этому взгляду возможно существование длинных нервных путей (нервных отростков) и длинных путей раздражения и без декремента. Это доказано также физиологически, так что существенной разницы между диффузной и центральной нервной системой, как это принималось раньше, пожалуй и не существует.

Ц е н т р а л ь н а я н е р в н а я с и с т е м а отличается тем, что здесь на небольшом пространстве сосредоточены клеточные тела большого числа нейронов, образующие так называемые г а н г л и о з н ы е у з л ы, или г а н г л и и. Последние как правило удалены на значительное рас-

стояние от воспринимающих и исполнительных органов, ввиду чего появляется необходимость в длинных нервных отростках. Связь отдельных нейронов друг с другом обеспечивается исключительно этими центральными органами, ганглиями. Дендриты, концевые разветвления и т. д., служащие для этой связи, часто переплетаются друг с другом в виде густого спутанного клубка, называемого серым веществом, или нейропилем.

Внутри центральной нервной системы можно различить двоякого рода нервные волокна и ганглиозные клетки: центростремительные или чувствительные волокна, которые ведут от воспринимаю-

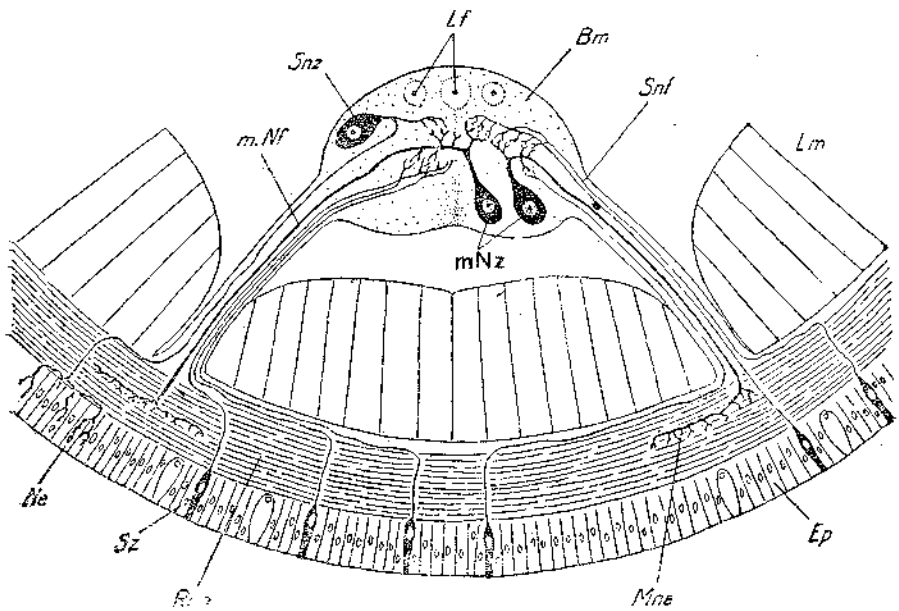


Рис. 649. Схема кратчайшего рефлекторного аппарата кольчатого червя (дождевой червь). *Bm*—брюшной мозг; *Ep*—эпидермис; *Lf*—проводящие продольные волокна в брюшном мозгу; *Lm*—продольная мускулатура; *Mne*—двигательное окончание нерва в мускулатуре; *m. Nf*—двигательные нервные волокна; *m.Nz*—двигательные нервные клетки; *Ne*—воспринимающее чувствительное окончание нерва; *Rim*—круговая мускулатура; *Snf*—чувствительные нервные волокна, вступающие в брюшной мозг; *Snz*—чувствительная нервная клетка; *Sz*—первичная чувствительная клетка (из Кюна).

щего органа к чувствительным ганглиозным клеткам, и двигательные ганглиозные клетки, которые посредством центробежных волокон или двигательных волокон[1] проводят раздражение к исполнительному органу.

Сюда как правило присоединяются еще связующие клетки, которые самыми разнообразными способами соединяют друг с другом раздражения, идущие от разных рецепторов, прежде чем они достигают исполнительных органов.

Совокупность рецептора, нервной системы и эффектора называют рефлекторной дугой. В простейшем случае последняя состоит из

[1] Правильнее было бы сказать эффекторные, так как исполнительными органами являются не только мышцы, но и железы и другие органы, возбуждаемые посредством центробежных волокон.

одной чувствительной клетки, волокна которой проводят раздражение к чувствительной ганглиозной клетке; отсюда раздражение передается третьему нейрону, двигательной ганглиозной клетке, и направляется далее через двигательный нерв к исполнительному органу (мышце или железе) (рис. 649). Как правило в центральном органе содержатся однако еще и другие нейроны—так называемые а с с о ц и а т и в н ы е, которые включены между чувствительными и двигательными ганглиозными клетками. Такое строение наблюдается уже в относительно простом центральном органе. Так, в центральном органе дождевого червя наряду с простой рефлекторной дугой содержатся рефлекторные дуги с ассоциативными нейронами (рис. 649). Отдельные, следующие по длинной оси тела животного друг за другом ганглии образуют так называемую б р ю ш н у ю н е р в н у ю ц е п о ч к у, или б р ю ш н о й м о з г, самая передняя часть которого, г о л о в н о й г а н г л и й, развита больше других и следовательно представляет собой некоторое подобие г о л о в н о г о м о з г а (рис. 650). Простые рефлекторные дуги встречаются и в спинном мозгу позвоночных животных, хотя здесь благодаря наличию других нейронов

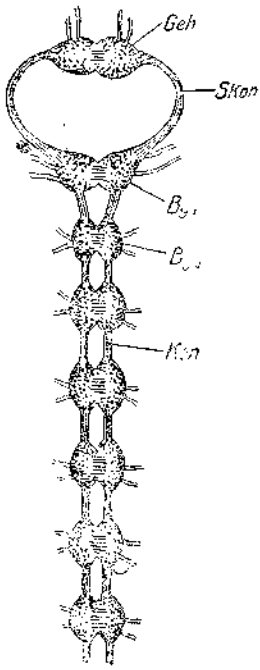


Рис. 649. Брюшная нервная цепочка кольчатого червя (схематично). Bg_1, Bg_2—первый и второй брюшные ганглии; *Geh*—головной мозг (надглоточный ганглий); *Kon*—коннектива; *Skon*—окологлоточное кольцо (из Кюна).

дана возможность дальнейшего промежуточного включения. Здесь раздражение, исходящее от свободного окончания нерва в коже, переходит в чувствительную ганглиозную клетку (находящуюся в ганглии спин-

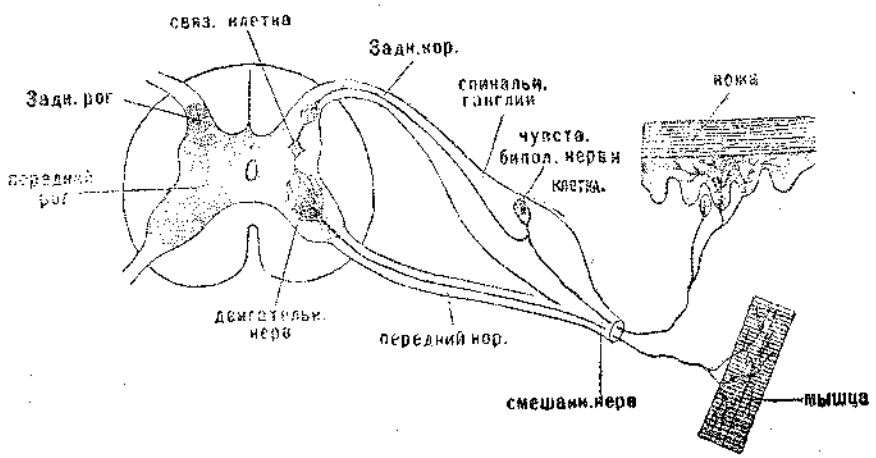


Рис. 651. Схема простой рефлекторной дуги в спинном мозгу млекопитающего. Дорзальный задний рог; дорзальный корешок; соединение нервов—ganglion spinale; мышца; связующая клетка; вентральный передний рог; вентральный корешок; чувствительная би- или униполярная нервная клетка (из Плате).

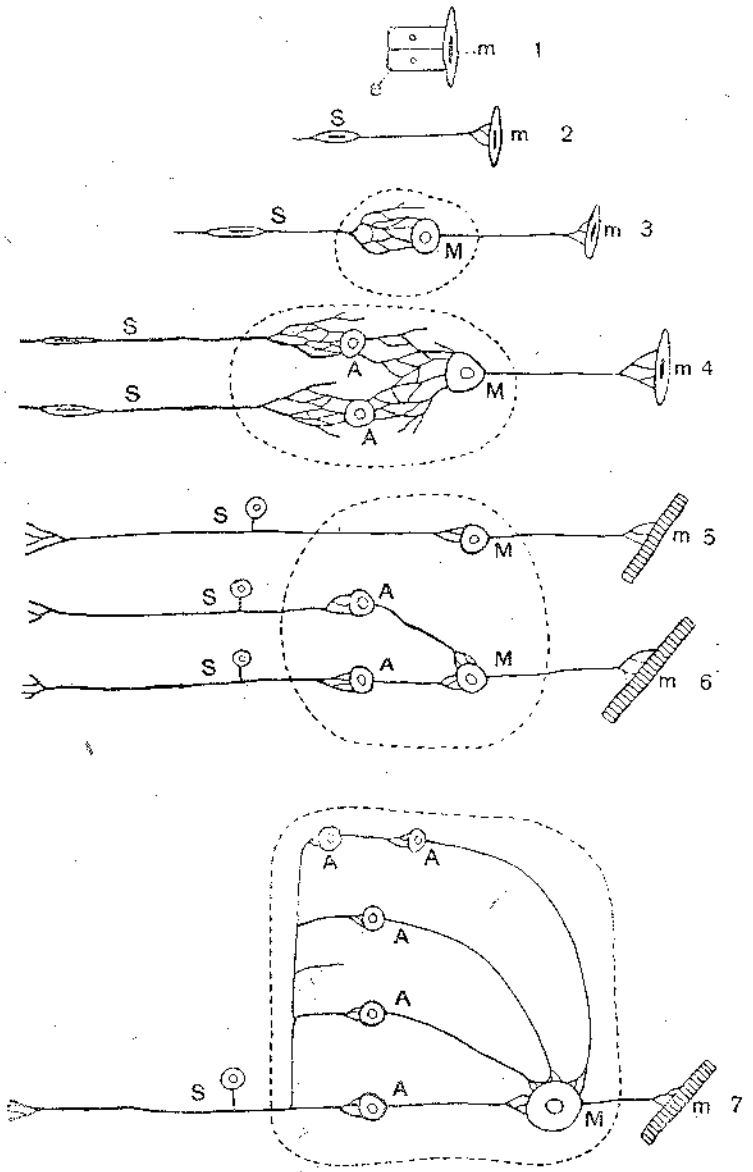


Рис. 652. Схема развития центральной нервной системы. *S*—чувствительный нейрон; *A*—ассоциативный нейрон; *M*—двигательный нейрон; *e*—эпителиальная клетка; *m*—мышечная клетка. Пунктирные линии обозначают границы нервных центров. *1*—губка; *2*—актиния; *3*—простейшая форма у дождевого червя; *4*—включение ассоциативных нейронов у дождевого червя; *5*—упрощенные рефлекторные дуги позвоночных. Нечто подобное наблюдается вероятно в коленном рефлексе; *6* — обычный тип дуги у позвоночных. Клеточные тела чувствительных нейронов лежат в ганглиях дорзального корешка вместо того, чтобы расположиться в рецепторном органе; исключение составляет орган обоняния; *7*—присоединяющиеся сюда высшие центры, состоящие из одних только ассоциативных нейронов, из которых некоторые действуют тормозяще. Они точно так же образуют все более длинные параллельные или чередующиеся пути между рецептором и эффектором. Последние—см. рис. 645 (из Бейлиса).

ного мозга) через так называемые дорзальные (чувствительные) корешки (после включения другой, связующей, клетки) и попадает в двигательный ганглий спинного мозга, центробежные (двигательные) волокна которого отходят к мышце от вентрального (двигательного) корешка (рис. 651).

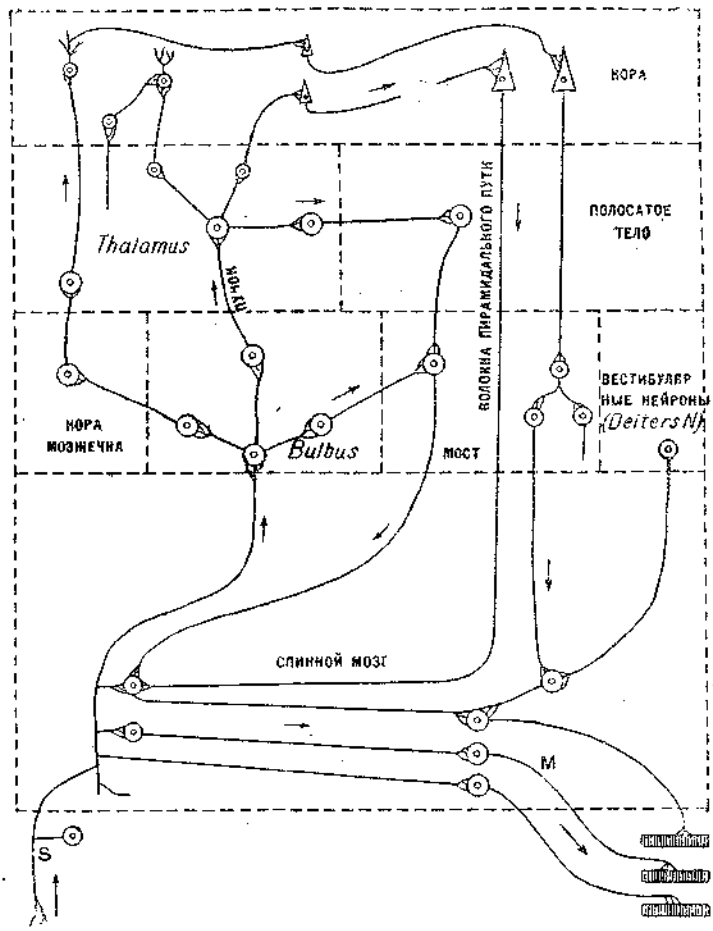


Рис. 653. Схема центральной нервной системы млекопитающих, показывающая обширную систему ассоциативных нейронов в виде параллельных или чередующихся путей между первым чувствительным нейроном *(S)* и общим конечным путем *(M)* (по Монакову и Мотту, из Бейлиса).

Мы не можем останавливаться здесь подробнее на сравнительно морфологическом и физиологическом развитии центрального органа животных; укажем только на приложенные здесь схемы, по которым можно судить, на основе каких принципов наступает усложнение нервной системы по мере развития животных групп (рис. 652 и 653).

б) Физиология нервной системы

Некоторые отправления совокупности нервной системы и ее отдельных частей (рефлекторные дуги) сравнительно хорошо известны. Одни части центральной нервной системы считаются ц е н т р а м и восприятия

определенных родов раздражений (Reizmodalität) (чувствительные центры), другие—центрами, служащими для связи с исполнительными органами (двигательные центры) или для связи отдельных центров друг с другом (ассоциативные центры). Тем самым подчеркивается то большое значение, которое принадлежит этим системам в координировании движений животного и вообще всех видов координированной деятельности организмов. Тем не менее сущность проведения возбуждения до сих пор неизвестна. Нам известны пока только некоторые явления, сопровождающие проведение возбуждения через отдельные нервы, которые могли бы служить базой для плодотворных рабочих гипотез; однако до подлинной теории, которая объясняла бы природу проведения, еще очень далеко. Относительно центрального органа известно только, что протекающие в возбужденном нерве явления здесь претерпевают некоторые изменения; отсюда и вытекает роль центрального органа как рефлекторного центра. Этой деятельности центрального органа посвящен особый отдел (см. ниже—рефлексы). Теперь же обратимся к учению о возбуждении и проведении возбуждения по нерву, а также к тому немногому, что в настоящее время известно относительно явлений возбуждения в нервных центрах.

1) Возбуждение и проведение возбуждения в нервных волокнах

В качестве элементов, проводящих раздражение по нервному волокну, в настоящее время почти всеми признаются нейрофибриллы, которые содержатся в нервных волокнах почти всех животных. Морфологическим доказательством может служить по Бэте тот факт, что в мякотных нервах позвоночных фибриллы являются единственными элементами, которые тянутся непрерывно через все волокно: в так называемых ранвьеровских перехватах наблюдается разрыв не только мякотной оболочки, но перешнуровывается весь нерв и даже перифибриллярное вещество, т. е. недифференцированная, текучая цитоплазма прерывается посредством ситовидной пластинки, через которую проходят одни лишь нейрофибриллы (рис. 654).

Гораздо важнее однако те физиологические основания, которые говорят в пользу проведения по фибриллам или внутри них. Наложением лигатуры на нерв можно задержать раздражение; однако как только лигатура будет удалена, проводимость нерва восстановится. По Бэте в месте наложения лигатуры можно выжать столько перифибриллярного вещества, не нарушая однако проводимости нерва, что количество этого вещества будет относиться к нормальному количеству как 1 : 654. Проводимость нерва утрачивается окончательно только при более тугой лигатуре, а вместе с тем происходит изменение в нейрофибриллах, которые теряют способность окрашиваться. Отсюда можно заключить, что для проведения раздражения прежде всего нужны нейрофибриллы. Происходит ли этот процесс внутри фибрилл или на их поверхности—об этом приведенные опыты ничего не говорят. Многое говорит повидимому за второе предположение, однако достоверно мы об этом не знаем.

Характерной чертой проведения возбуждения в нервных волокнах является тот факт, что оно может протекать в обоих направлениях, хотя нормально возбуждение распространяется только в одном направлении; это—способность двусторонней проводимости. Этот факт можно установить разными методами. У многих раков различные мышцы, расположенные на одной конечности, иннервируются одним един-

ственным нервным волокном. Если раздражать такое волокно в каком-нибудь месте между двумя члениками (в *A*, рис. 655), то сокращение мышцы наступает как в проксимальном, так и в дистальном направлении, т. е. раздражение распространяется в обе стороны. В других случаях нервное волокно до вхождения в исполнительный орган ветвится, и каждая веточка иннервирует только одну какую-нибудь часть органа. Если раздражать одну веточку, то реакция наступает тем не менее во всех частях органа, т. е. раздражение должно частично распространиться и в противоположном направлении. Из этого факта можно далее заключить, что нейрофибриллы

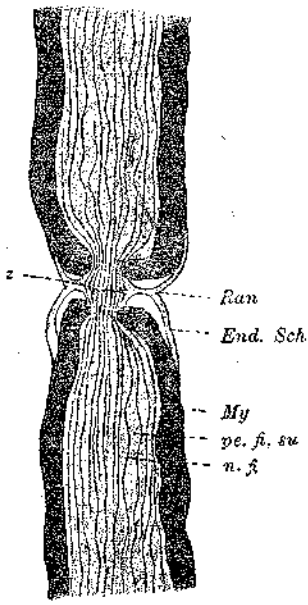


Рис. 654. Rana esculenta. Ранвьеровский перехват нервного волокна с миелиновой оболочкой. *Ran*—ранвьеровский перехват; *End. Sch.*—шванновская оболочка; *My*—миелиновая оболочка; *n.fi*—нейрофибриллы; *pe. fi. su*—перифибриллярное вещество; *x*—интерсегментальная пластинка (по Бэте и Меникбергу, 1899, из Гурвича).

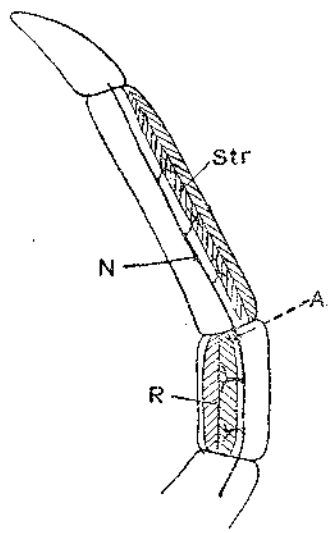


Рис. 655. Конечность лангуста. При раздражении в пункте *A* наступает сокращение разгибателя *(Str.)* и сгибателя *(R.)*, лежащих на двух разных члениках (комбинировано по Икекюлю и Тирала, 1914, из Будденброка).

волокна не изолированы друг от друга и что раздражение с одной фибриллы (веточки волокна) переходит на другую.

Различные нервы обладают разной с к о р о с т ь ю р а с п р о с т р а н е н и я в о з б у ж д е н и я, которая была впервые определена Гельмгольцем на нервно-мышечном препарате лягушки. Скорость распространения возбуждения может сильно варьировать не только у разных животных, но отдельные нервы одного и того же животного могут обладать разной скоростью распространения. У некоторых беспозвоночных она равна нескольким сантиметрам в секунду, для человека же в последнее время определена скорость в 120 м в секунду (Пипер).

Приводимая ниже таблица показывает, насколько различна скорость распространения в разных нервах.

Anadonta (беззубка)	1 см
Ariolimax (голый слизень)	40 »
Каракатица	2 »

Омар	6 — 12 см
Сурок (в зимней спячке)	1 м
Лягушка (Sartorius)	3,3—5,4 м
Лягушка (Ischiadicus)	16,3—28,6 »
Человек	70—120 »

Скорость распространения возбуждения зависит также от температуры, уменьшаясь с понижением последней.

Природа возбуждения нерва и проведения возбуждения пока еще неизвестна. До последнего времени считалось твердо установленным, что проведение возбуждения сопровождается определенными электрическими явлениями, которые легко поддаются измерению. В самом деле установлено появление т о к а д е й с т в и я, постоянно сопровождающего проведение возбуждения по нерву и возникающего благодаря отрицательному заряду на раздраженном месте. Каждое раздраженное место становится электроотрицательным по отношению к соседнему, покоящемуся участку. Измерение тока действия является следовательно наиболее надежным и удобным методом определения силы раздражения в нерве. Эти измерения привели к установлению в высшей степени важных закономерностей, з а к о н а «в с е и л и н и ч е г о», справедливого для всех нервов как чувствительных, так и двигательных.

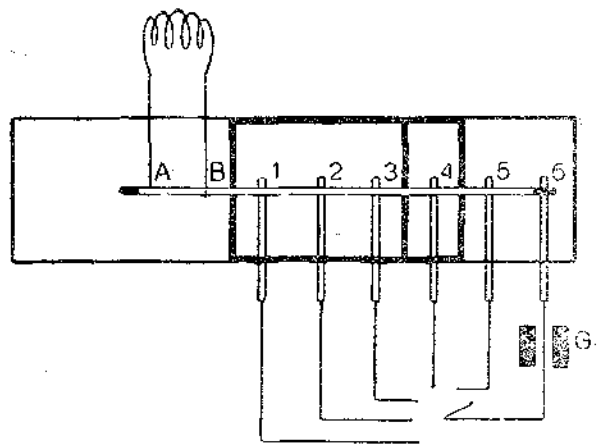


Рис. 656. Схема наркотической камеры. Нерв изображен в виде простой полоски, начинающейся слева в *A* и кончающейся при *6*. В *A* и *B* находятся раздражающие платиновые петли, при *1—6*—серебряные отводящие электроды. Зачерненные места нерва отмечают те пункты, в которых нерв зажимается. В наружных камерах, содержащих участки *A—B* и *5—6*, циркулирует чистый влажный воздух. Камера *4* не вентилируется. Через среднюю камеру, содержащую электроды *1*, *2*, *3*, можно по желанию провести алкогольные пары или чистый воздух; *G*—гальванометр (по Дэвису, Форбсту, Брунсвику и Гопкинсу, 1926).

Этот закон гласит, что каждый нерв,—безразлично, раздражается ли он сильно или слабо, всегда одинаково сильно возбуждается, т. е. сразу достигает максимальной степени возбуждения. Справедливость этого закона впервые была доказана опытами Эдриана. Эти опыты однако страдали некоторой неясностью вследствие ошибочного допущения, господствовавшего в прежнее время, согласно которому в наркотизированном участке возбуждение будто бы связано с декрементом (см. ниже стр. 692). Ввиду этого мы приведем здесь более поздние исследования Дэвиса, Форбса Брунсвика и Гопкинса, которые удовлетворяют современным требованиям. Эти авторы наркотизировали в камере, наполненной парами алкоголя, n. peronеus (14 см длины) кошки и измеряли ток действия в трех разных пунктах камеры (1, 2, 3), а также в двух пунктах, расположенных вне камеры (5, 6) (рис. 656). При этом выясняется, что внутри камеры интенсивность возбуждения падает по мере усиления наркоза, однако в

пунктах 5 и 6, напротив, снова достигается нормальная величина тока действия. Следовательно в наркотизированном участке нерва нет декремента, и возбуждение в зависимости от степени наркоза равномерно ослабевает. Как только возбуждение касается нормального участка нервного волокна, оно вновь достигает первоначальной силы (рис. 656). Этот опыт с полной убедительностью показывает, что возбуждение, ослабленное при прохождении через наркотизированный участок нерва, вновь достигает нормальной величины при вступлении в нормальный участок нерва.

Закон, установленный первоначально только для двигательных нервов, в последнее время был подтвержден и для чувствительных нервов. Усиление раздражения не вызывает увеличения электродвижущей силы тока действия в чувствительном нерве (Эдриан и Цоттерман). Этим авторам однако удалось показать, что при более энергичном раздражении наступает изменение ч а с т о т ы притекающих к центру волн возбуждения. Изменение центрального возбуждения при изменении силы раздражения (ощущения?) зависит следовательно только от этого изменения частоты, а не от усиления тока действия, сопровождающего возбуждение. Варьирование частоты колебания тока действия могло бы в известной мере объяснить качественное (психическое) различие в действии в центральном органе (ощущения) раздражений разной силы при постоянстве силы тока действия (закон «все или ничего»)[1].

Приведенным данным, подтверждающим справедливость закона «все или ничего» противоречит повидимому тот факт, что при раздражении нерва разными источниками раздражения могут наступать мышечные сокращения разной силы. Это противоречие однако только кажущееся, так как здесь в пределах данного нерва имеется возбуждение различных нервных волокон, отвечающих на раздражения разной силы, т. е. обладающих разной «чувствительностью»; при более энергичном раздражении в действие приходит следовательно больше волокон, вследствие чего наступает и больший двигательный эффект. То же самое по Эдриану и Цоттерману наблюдается и в чувствительных нервах.

Прекрасно согласуется с законом «все или ничего» тот факт, что прохождение раздражения через нерв н е с о п р о в о ж д а е т с я д е к р е м е н т о м, т. е. что сила раздражения не уменьшается пропорционально длине пути. Раньше же, основываясь на том, что время воздействия наркотика, необходимое для подавления проведения, зависит от длины наркотизированного участка, заключали, что при наркотизировании участка нерва сила возбуждения постоянно убывает, и что внутри нервного волокна возбуждение также связано с декрементом (Лукас, Ферворн, Фрелих и др.). Такое заключение однако неправильно. В самом деле, распространяя наркоз на более длинные отрезки нерва, Като многочисленными опытами показал, что сила возбуждения (измеряемая силой тока действия) постепенно убывает не с длиной наркотизированного участка: напротив, возбуждение постепенно ослабевает только в самом первом участке нерва. Это однако по Като объясняется тем, что здесь, с одной стороны, благодаря диффузии наркотика за пределы камеры соседние участки нерва слабее наркотизируются, а, с другой стороны, раздражающее действие способно еще вызвать возбуждение в полностью наркотизированном нерве на небольшом расстоянии от места раздражения (30 мм), так что

[1] В последнее время исследования Боцлера над медузами показали, что некоторые явления проведения также и здесь подчиняются закону «все или ничего»; это в большой мере говорит в пользу существования более длинных рефлекторных дуг и против прямого соединения отдельных ганглиев по типу примитивной нервной сети.

несмотря на раздражение внутри камеры возбуждение наступает только за пределами последней.

Другой физиологически чрезвычайно важный факт был недавно установлен Доунингом, Хиллом и Жераром. Эти авторы показали, что возбуждение сопровождается минимальным тепловым эффектом, а следовательно оно связано с обменом веществ. Прежние исследования оставляли сомнения в том, действительно ли подобно мышечным сокращениям нервная деятельность связана с особым обменом веществ. Напротив, факты ясно указывали, что нервы почти не утомляются. При помощи кураре можно полностью парализовать мышцу[1], сохраняя при этом возбудимость нервов. Если теперь в течение нескольких часов раздражать двигательный нерв, то оказывается, что по удалении кураре возбудимость нерва не меняется несмотря на длительное раздражение: здесь совсем не наступает утомления. Факт, что в атмосфере азота возбудимость нерва постепенно ослабевает и что сокращение наступает только после многократного раздражения, позволяет заключить, что здесь имеется незначительное утомление, а следовательно и некоторый процесс обмена веществ.

После того как при помощи чувствительных приборов было установлено слабое потребление кислорода и выделение углекислоты (Тунберг, Паркер и др.) Хилл, как сказано выше, при помощи необыкновенно остроумной измерительной техники нашел доказательство изменения температуры нерва. Продукция тепла на 1 г нерва за 1 секунду раздражения составляет в среднем $7{,}6 \times 10^{-6}$ кал. Жерар и Мейергоф исследовали манометрически и химически лежащие в основе этого явления процессы обмена веществ и установили, что при раздражении происходит поглощение добавочного количества кислорода, которое при непродолжительном раздражении составляет в среднем 61 см³ O_2 на 1 г в час (наряду с обменом в состоянии покоя, измеряемом 16 см³ O_2 на 1 г в час). Так как, исходя из приведенной выше продукции тепла, при сжигании углеводов должно быть потреблено 48 см³ O_2, то процессы обмена веществ, лежащие в основе явления возбуждения, по всей вероятности состоят в окислении углеводов, в пользу чего говорит также дыхательный коэффициент потребления добавочного количества кислорода.

В заключение остановимся еще на теории возбуждения, впервые развитой Нернстом. Непосредственной причиной возбуждения Нернст считает изменение концентрации ионов, образующихся на пограничных поверхностях (поверхностный слой плазмы, фибриллы). Эти пограничные поверхности можно рассматривать как вторую среду для ионов, в которой скорость передвижения ионов иная, чем в жидкой плазме клетки, благодаря чему наступает изменение в концентрации ионов. Местные изменения, наступающие в мембране, влекут за собой появление разности потенциалов между мембраной и соседним участком. В пользу того, что нервы снабжены мембранами, проницаемыми только для одного какого-нибудь вида ионов, говорят различные экспериментально установленные факты. Мы не станем рассматривать те видоизменения, которые теория Нернста впоследствии претерпела; укажем только, что эта теория, не удовлетворяя всем фактам и не будучи следовательно общепризнанной, тем не менее представляет собой весьма плодотворную рабочую гипотезу, находящую широкое применение.

[1] Таким образом устраняется утомление мышцы и удается исследовать утомляемость одного только нерва путем раздражения мышцы.

2) Возбуждение и его проведение в центральном органе (рефлекторная дуга)

Обратившись теперь к рассмотрению физиологических процессов, наступающих при возбуждении (и проведении его) в центральном органе, т. е. в рефлекторной дуге, мы и здесь раньше всего исследуем, с какими элементами нейронов связаны эти физиологические процессы, протекающие в центральных органах. Так как ганглиозные клетки, т. е. клеточные тела нейронов, сосредоточены преимущественно в центральных органах, то легко допустить, что отличительные черты нервного проведения в центральных органах по сравнению с нервными волокнами обусловлены специфической функцией ганглиозных клеток. Однако такое допущение повидимому не отвечает действительности, так как Бэте показал, что по крайней мере у краба Carcinus maenas рефлекс может происходить, не проходя через клеточное тело. Ганглии этого животного содержат клубок

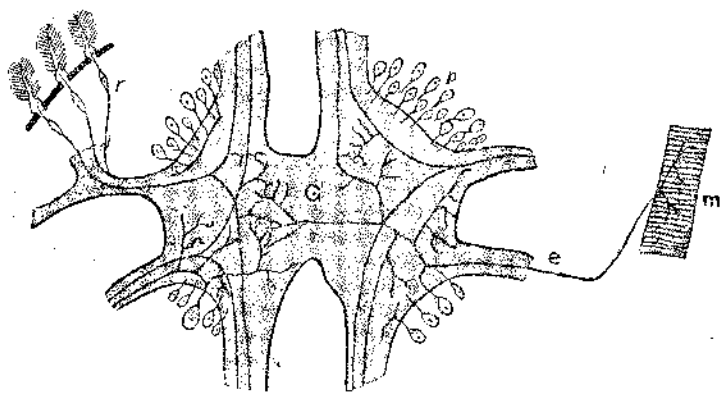


Рис. 657. Схема рефлекторной дуги у Carcinus maenas. *G*—ганглий; *r*—рецепторные нервные волокна, оканчивающиеся в чувствительных волосках; *e*—эффекторные нервные волокна; *m*—мышца; *p*—подушечка из ганглиозных клеток (по Бэте, из Гёбера).

соединенных друг с другом концевых волокон—нейропиль; относящиеся к ним клеточные тела образуют однако на концах небольших боковых ветвей подушечки, расположенные на периферии ганглия (рис. 657). Эта анатомическая особенность позволяет устранить ганглиозные клетки, не нарушая их взаимной связи друг с другом. Вторая антенна, с ганглием которой экспериментировал Бэте, спустя некоторое время после операции обнаруживала те же рефлекторные движения, как и до того. Они прекратились только на четвертый день. Этот опыт показывает, что клеточное тело ганглиозной клетки само по себе не необходимо для рефлекторной деятельности и что и здесь проведение предположительно осуществляется при помощи одних только фибрилл. Значение ганглиозных клеток сводится повидимому к их трофической функции. Различия между нервными волокнами, о которых речь будет ниже, обусловлены повидимому не прохождением их через клеточное тело ганглиозных клеток, но зависят повидимому от наличия мембран, находящихся в месте перехода возбуждения от одного нейрона к другому (теория синапсиса, предложенная Шеррингтоном).

Первое отличие проведения возбуждения в центральном органе по сравнению с нервами заключается в необратимости проведения.

В противоположность периферическим нервам возбуждение в центральном органе может протекать только в одну сторону, а именно от чувствительного нерва через центральный орган к двигательным нервам и мышце, но не обратно. Это легко показать на спинном мозге позвоночных животных. Если раздражать рецепторные (центростремительные) волокна задних корешков спинного мозга, то в эффекторных волокнах, проходящих через нервные корешки мозга, удается при помощи гальванометра обнаружить наличие тока действия. Если же раздражать передние корешки, т. е. эффекторные (центробежные) нервы, и измерять ток в задних корешках, то гальванометр не показывает отклонения стрелки. Центральный орган действует следовательно как особого рода клапан, пропускающий раздражения в одном только направлении.

Точно так же и с к о р о с т ь проведения в центральном органе иная, чем в приводящих и отводящих нервах: она значительно меньше. Сама собой напрашивается мысль, что значительное уменьшение скорости распространения возбуждения стоит в связи с переходом возбуждения от одного нейрона к другому.

Дальнейшее различие между периферическим нервом и центральным органом заключается в следующем. Если раздражать двигательный нерв при помощи одного удара индукционной катушки, то связанная с нервом мышца сокращается. Напротив, если раздражать чувствительный нерв, т. е. если пропустить возбуждение через центральный орган, то наступает не одиночное, а т е т а н и ч е с к о е сокращение, которое обычно наблюдается только при ритмическом возбуждении. Это явление называют ц е н т р а л ь н о й р и т м и к о й.

Характерной чертой возбуждения, наступающего в центральной нервной системе, является далее высокая ч у в с т в и т е л ь н о с т ь к различным внешним воздействиям, которые обусловливают резкую с м е н у в о з б у д и м о с т и. Так например в отсутствие кислорода полностью парализуется рефлекторная деятельность теплокровного животного, тогда как в периферических нервах такого явления не наступает. Известна также высокая чувствительность центральных органов к наркотикам, ничтожной дозы которых достаточно, чтобы выключить функцию центральной нервной системы.

Особенно важным признаком деятельности центральных органов является с у м м и р о в а н и е возбуждений. Если посылать в рецепторный нерв много раз подряд слабые раздражения, каждого из которых недостаточно, чтобы вызвать рефлекторный эффект, то в центральной нервной системе наступает суммирование возбуждений, лежащих ниже порога («сублиминальных»), в результате чего в исполнительном органе наступает реакция. Известным примером рефлекторной реакции, обусловленной суммированием, служит эйякуляция семени у млекопитающих, наступающая в результате многократных механических раздражений пениса.

Сходное с суммированием явление представляет собой так называемое п р о к л а д ы в а н и е п у т и. Под этим понимают эффект самого по себе не действующего раздражения головного мозга или отдельных частей спинного мозга, предшествующего рефлекторному движению и облегчающего наступление последнего. Так, по Шеррингтону, при помощи сублиминального раздражения (т. е. не дающего самого по себе эффекта) центростремительного корешка можно вызвать сокращение, если п е р е д э т и м раздражать соседние центростремительные корешки. У кролика можно вызвать определенный двигательный эффект посредством лег-

кого сублиминального раздражения кожи, если предварительно посредством электрического тока послать в обнаженную кору головного мозга раздражение сублиминального порядка, но способное при большей силе самостоятельно вызвать тот же эффект. Что касается явлений, разыгрывающихся в центральном органе и способствующих наступлению возбуждения в других участках, то о них до сих пор ничего неизвестно, и понятие прокладывания пути должно в известной мере служить лишь образным выражением того, что благодаря предварительному раздражению соседних участков центрального органа облегчается наступление возбуждения, т. е. для него как бы «прокладывается» путь.

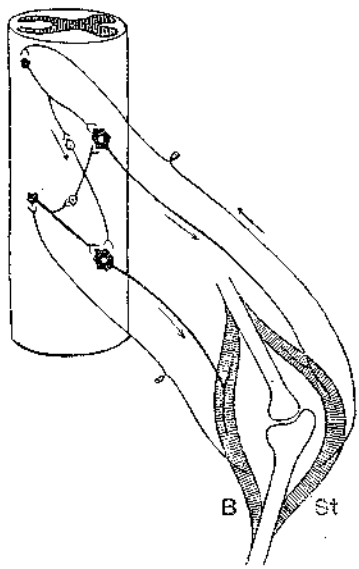


Рис. 658. Схема связи иннерваций антагонистических мышц; *B* — сгибатель, *St* — разгибатель (по Фрелиху).

Возбуждение может вызывать не только сокращение мышцы, но и противоположный эффект, называемый торможением. При всех естественных движениях, совершаемых животным, оба рода эффектов непрерывно гармонически сочетаются друг с другом, чем и определяется координированный характер движения. Здесь имеют место главным образом так называемые антагонистические торможения, т. е. одно и то же раздражение, вызывая сокращение одной мышцы, одновременно подавляет (прямо или косвенно) сокращение другой мышцы. Так например раздражение двуглавой мышцы вызывает ее сокращение, но одновременно с этим подавляется тонус разгибателя. Это происходит таким образом, что благодаря сокращению мышцы рецепторные (чувствительные) окончания нервов в мышце приходят в состояние возбуждения и рефлекторно подавляют действие противоположных мышц (рис. 658). В других случаях однако подобный эффект наступает в результате явлений, разыгрывающихся в головном мозгу. Действительно головному мозгу наряду с ассоциационной функцией можно приписать роль центра торможения. Лишенные головного мозга насекомые беспрестанно движутся и даже после того, как они на минуту остановились, достаточно ничтожного раздражения, чтобы снова привести их в движение. Лишенная головного мозга лягушка обнаруживает отсутствие торможения рефлексов тем, что на каждое прикосновение к коже спины она отвечает кваканием. Потеря торможения рефлексов наблюдается также у млекопитающих и у человека при повреждении больших полушарий головного мозга.

В определенных участках высоко развитой центральной нервной системы позвоночных (также у многих беспозвоночных), преимущественно в головном мозгу, заложена одна особенность, очень важная для этих животных, а именно: возбуждения вызывают здесь долгое время сохраняющиеся изменения. Сходное явление мы уже встречали выше, когда речь шла о прокладывании пути. Говорят, что возбуждение оставляет после себя следы или энграммы. Эти последние способны при последующих возбуждениях заметно влиять на рефлекторный процесс.

будь это возбуждение или торможение. Говоря языком психологии, мы имеем здесь дело с явлениями памяти или воспоминания (мнемонические явления). Мы еще вернемся к ним, когда речь будет итти о так называемых условных рефлексах.

3. Рефлексы

а) Безусловные рефлексы

Восприятие раздражения часто вызывает чисто автоматически определенную реакцию исполнительного органа, которую мы вместе с Павловым назовем безусловным рефлексом. Все поведение низших животных (не только таких, которые обладают диффузной нервной системой, но и животных с центральной нервной системой) носит чисто рефлекторный характер; это—рефлекторные машины. К этой категории явлений относятся ориентированные движения большинства беспозвоночных животных (например полет мотыльков к свету), представляющие собой лишь определенный результат действия безусловных рефлексов[1]. Этого рода движения обнаруживают безусловно рефлекторный характер и тогда, когда они сопровождаются мнемоническими процессами.

Поведение высших животных, включая и человека, большей частью также является безусловно рефлекторным. Так, сохранение равновесия тела, как и процессы обмена и функции размножения, управляются безусловными рефлексами.

С другой стороны, у многих беспозвоночных животных, а больше всего у позвоночных, наблюдаются сложные реакции, которые кажутся поразительно целесообразными для данного организма и производят впечатление «сознательного» поведения. Однако и здесь все дело заключается в большей или меньшей сложности рефлекторных механизмов, которые приходят в действие под влиянием внешних и внутренних раздражений. Такого рода поведение животных называется инстинктивным; следует однако иметь в виду, что этим понятием не подчеркивается наличие какого-нибудь принципиального различия по сравнению с безусловно рефлекторным поведением, но что оно является кратким выражением совокупности совместно наступающих, большей частью недостаточно еще исследованных единичных рефлексов.

Сюда относится раньше всего поведение животных при добывании пищи (инстинкт добывания пищи), при постройке жилища (строительный инстинкт), при спаривании и уходе за потомством (инстинкт спаривания и ухода за потомством). Для инстинктов характерным является тот факт,

[1] Ориентированные движения этих животных, закономерно следующие за определенными раздражениями, обозначают (так же, как и в случае простейших и растений) именем таксисов или тропизмов; в соответствии с этим и в случае животных, снабженных нервно-мышечной системой, говорят о фототаксисе, хемотаксисе, фототропизме и т. д. Такого рода номенклатура явлений нам кажется однако неправильной: после того, что мы узнали из предыдущего изложения, здесь дело идет о явлениях совсем другого порядка. Так, фототропизм растений представляет собой простую реакцию роста на свет, у животных же, снабженных нервно-мышечной системой, направленные движения, возникающие в ответ на определенные раздражения, представляют собой в большей или меньшей мере сложную сумму рефлексов. Вот почему безусловно следует вообще избегать применения понятия тропизмов и таксисов к ориентированным движениям животных; здесь следует говорить только лишь о рефлекторной ориентировке по отношению к свету, химическим раздражителям и т. д.

что как бы сложны они ни были, они наследственно связаны с определенной стадией развития данного животного. Это одно уже говорит об их чисто рефлекторном характере; сюда присоединяется еще и то обстоятельство, что некоторые животные лишь один раз в жизни производят некоторые часто очень сложные инстинктивные действия.

Многочисленные примеры инстинктивного поведения можно почерпнуть из наблюдений над образом жизни многих насекомых; больше всего известно поведение общественных перепончатокрылых насекомых (муравьев, пчел и т. д.). Ввиду того что большинство сложных инстинктивных действий этих животных до сих пор не исследовано подробно, ничего нет удивительного в том, что телеологически настроенные биологи часто опираются на поведение подобных животных как на доказательство целесообразности поведения и существования в самом организме заложенного телеологического принципа. Мы попытаемся показать на примере, каким образом кажущееся целесообразным поведение разлагается на отдельные рефлексы. У виноградной улитки Helix pomatia спариванию предшествует любовная игра, которая длится от получаса до часа и состоит из характерного ряда следующих друг за другом движений, которые весьма подробно описаны Мейзенгеймером. Во всем явлении можно различить две стадии.

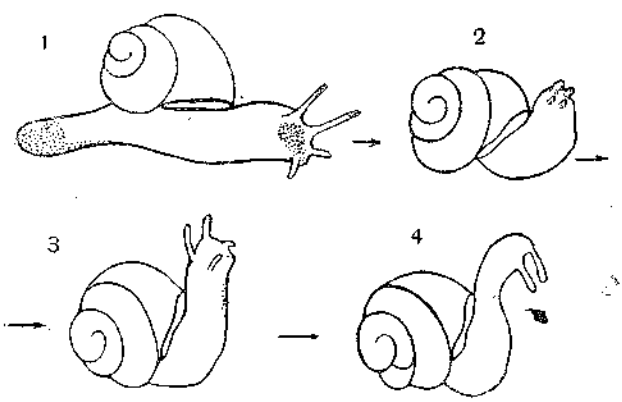


Рис. 659. Эта схема показывает происхождение характерных для любовной игры Helix pomatia поз; пунктиром обозначены те части тела, раздражение которых является необходимым условием для появления следующей стадии (по Шиманскому).

1. Активная стадия: улитки упираются задним отделом ноги в землю, опираются на завитки раковины, поднимают вверх переднюю часть тела, прижимаются нижней стороной ноги друг к другу, совершают колебательные движения передним концом тела и ощупывающие движения задними щупальцами, сгибая их сверху вниз по направлению к середине.

2. Пассивная стадия: они втягивают передний конец тела и щупальцы, после того как голова прикоснется к партнеру; после этого улитка застывает неподвижно с опущенной вниз передней частью тела и наполовину втянутыми щупальцами (рис. 659).

Шиманский подверг эти инстинктивные движения улиток тщательному анализу; ему удалось установить, что каждое из указанных движений наступает у улиток в виде отдельного безусловного рефлекса также и вне брачного периода и является таким образом компонентом нормального поведения животного. После долгих опытов ему удалось даже произвольно вызвать обе стадии любовной игры, со всеми характерными позами и движениями, пользуясь для этого тактильным раздражением различных частей тела (рис. 659). Отдельные группы рефлексов при этом следовали друг за другом, так быстро чередуясь, что одна из них отчасти еще продолжалась тогда, когда появлялась другая. Этим самым было показано, что инстинктивное врожденное поведение может быть разложено на ряд рефлексов.

б) Условные рефлексы

У млекопитающих животных, которые как по своей организации, так и по поведению ближе всего стоят к нам, мы встречаемся с такими поступками, которые во многих отношениях сходны с нашими собственными и при описании которых мы применяем психологические понятия, заимствованные из нашего поведения. Характерная черта животных заключается в том, что они приспособляют свое поведение применительно к постоянно меняющимся воздействиям внешнего мира, реагируя на них не автоматически раз навсегда установившимися рефлексами; напротив, животные непрерывно изменяют свое поведение сообразно с внешней средой при помощи ассоциативных связей. По этой причине до сих пор не прекращаются попытки интерпретировать так называемую душевную деятельность высших животных при помощи психологических понятий. Такого рода интерпретация по тем же основаниям, какие мы указали выше, когда речь шла о физиологии органов чувств, не может привести к объективным естественнонаучным результатам; точно так же невозможна и настоящая психология животных ввиду чисто субъективного характера всех психологических понятий и представлений. Вот почему большим шагом вперед является метод русского физиолога Павлова, позволяющий избежать психологических понятий при изучении деятельности больших полушарий головного мозга и таким образом создать подлинную физиологию головного мозга. Это—метод искусственно устанавливаемых условных рефлексов, который Павлов и его ученики за два последних десятилетия разработали и применяют с большим успехом. Исследования показали, что в основе изменчивого появления временных ассоциаций лежат связи с безусловными рефлексами.

Русские исследователи в качестве подопытных животных применяли исключительно собак, а показателем рефлекторного действия им служило очень простое явление—секреция слюнных желез. Исследование этого явления по сравнению с мышечными сокращениями, наступающими под влиянием рефлекса, имеет то преимущество, что оно значительно проще и легко поддается количественному учету. Для этого служит фистула железы, и счетом капель слюны легко определяется количественный эффект. Секреция слюнной железы есть рефлекторный процесс, который наступает автоматически, как только пища попадает в полость рта. Этот примитивный безусловный рефлекс не исчезает и после удаления головного мозга. С другой стороны, хорошо известен тот факт, что этот рефлекс может быть вызван и «психологическими» факторами: один вид пищи или даже мысль о ней может вызвать отделение слюны. Это последнее явление может конечно наступать только при участии больших полушарий головного мозга, и этот факт показывает, что такое явление наступает не всегда: оно носит не безусловный характер, но условный и временный.

Опыты Павлова и его сотрудников показали, что такие условные рефлексы наступают не только при сочетании раздражений, в той или иной форме связанных с пищей (как например вид пищи), но и под влиянием совершенно индифферентных раздражителей. Так например условно рефлекторное отделение слюны устанавливается после того, как с кормлением многократно сочетается какой-нибудь звуковой тон. Если через некоторое время воздействовать на собаку этим тоном, не сопровождая его кормлением, то отделение слюны все же наступает. Здесь установился условный рефлекс на данный тон. Сочетание условных рефлексов с звуковыми то-

нами показало, что звуковой анализатор[1] собаки очень чувствителен. Собаке можно пожалуй приписать абсолютный слух. Так например можно установить условный рефлекс слюноотделения на тон в 100 колебаний в секунду, и тогда собака различает между этим тоном и тоном в 104 или 106 колебаний: последние не вызывают отделения слюны. Собака различает даже полтона и четверть тона, точно так же она хорошо различает электрические раздражения отдельных участков кожи. Условный рефлекс, наступающий при раздражении определенного участка кожи, исчезает, если сдвинуть электроды всего лишь на 1 см.

Для выработки условных рефлексов может служить и с у м м а раздражений, как например гармонический аккорд из трех тонов. После того как установился такой рефлекс, эффект может быть вызван и двумя тонами аккорда и даже одним каким-нибудь из них, однако два тона действуют слабее, чем весь аккорд, а один тон—слабее, чем два.

Особенный интерес представляет собой следующий опыт. Электрический ток известной силы вызывает в коже собаки сильное болевое ощущение, на которое животное реагирует разными защитными движениями. Путем многократного сочетания с кормлением это болевое раздражение устанавливается в виде условного рефлекса слюноотделения; говоря психологическим языком, «боль» превращена в «а п п е т и т».

Эти опыты показывают также, что временные ассоциации могут действовать как т о р м о ж е н и я. Если например звуковой тон или световой луч (каждое раздражение отдельно) путем сочетания с кормлением сделать условным раздражителем, а вслед за тем воздействовать на животное обоими раздражителями сразу, не подкрепляя их кормлением, то последние остаются недеятельными. Они подавляют действие один другого. Старое условное раздражение может быть подавлено также путем присоединения к нему нового раздражения. Так, новый индифферентный запах подавляет действие другого запаха, уже успевшего стать условным раздражителем, равно как «новый» тон подавляет действие «старого» тона.

Опыты старых исследователей Гитцинга, Флексига и Гольца как и опыты Павлова и его школы с полным или частичным удалением больших полушарий головного мозга, показали, что последние являются органами анализа, равно как и образования новых рефлексов, новых связей. «Они представляют собой орган животного организма, который предназначен специально для того, чтобы постоянно восстанавливать равновесие между органами и внешней средой, т. е. орган, служащий для соответствующих непосредственных реакций на различнейшие сочетания и изменения, наступающие во внешнем мире» (Павлов).

Соглашаясь с Павловым в том, что успешное изучение физиологии центрального органа высших животных возможно только в указанном Павловым направлении, исключающем все психические понятия и психологические толкования, прежде всего психофизические связи, мы не склонны однако утверждать, что животные совершенно лишены психических свойств.

Следует только подчеркнуть, что при помощи психических интерпретаций невозможно никакое физиологическое (т. е. естественно-научное познание, но что вместе с тем изучение физиологии органов чувств и центральной нервной системы в такой же малой мере способно дать нам доступ к познанию мира психического.

[1] А н а л и з а т о р а м и Павлов называет рецепторные органы с относящимися к ним центрами головного мозга.

в) Восприятие образа

В предыдущем изложении явлений раздражения и физиологии чувств и поведения многоклеточных животных (безусловные и условные рефлексы) мы совершенно не касались того, каким образом отдельные раздражения, действующие на чувствительную поверхность, встречаются и соединяются, вызывая специфическое поведение данного животного. Старая теория проводящих путей и ассоциаций считала, что отдельные раздражения проводятся по отдельным путям к центральным органам и там, суммируясь, связываются ассоциациями. Таким образом теория восприятия образа, так же как и поведения животного, переносилась в область психологии. Но именно новейшая психология доказала, что старая психология восприятия, учение об ассоциации, неверна. Восприятие сложной структуры раздражения, например в оптической или акустической области, происходит не вследствие изолированного проведения и суммирующего слияния отдельных раздражений, но по существу уже с самого начала обусловливается расчленением или структурой самого сочетания раздражения. Мы запоминаем мелодию не как отдельные тона, разделенные между собой большими промежутками времени; но только определенное сочетание тонов в определенном ритмическом следовании создает структуру раздражения, которое мы воспринимаем как мелодию. В такой мелодии мы можем изменять отдельные тона не нарушая ее характера, мы можем транспонировать ее в другую тональность и высоту тона, причем наше восприятие сохраняет ее характер как той же самой мелодии. Как в области акустики существенным является *целое, образ во времени* и этот образ для нашего восприятия не представляет сумму отдельных раздражений, так то же самое происходит и в области оптики. Оптические картины представляют *пространственные образы, расчлененное целое*. Мы не будем останавливаться на дальнейшей разработке, которую получила психология образа (Gestaltpsychologie), исходя из этого основного положения в работах В. Кёлера, В. Вертгеймера и К. Коффки. Безусловно, что теория прокладывания пути и старое учение об ассоциациях совершенно непригодны для объяснения новых понятий, раскрытых психологией образа.

Новая психология образа оказалась очень плодотворной в применении и к явлениям физиологии чувств у низших и высших животных. Направление исследованиям дали в особенности работы М. Гертца. Поясним это результатами опытов дрессировки пчел, произведенных Гертцем. Если дрессировать пчел на шахматной доске с 64 попеременно белыми и черными квадратами и одновременно с этим на доске с 16 квадратами и затем предложить им в опыте без корма кроме доски с 64 квадратами доску с 256 квадратами, то пчелы летят на доску с большим количеством квадратов (256) и не обращают внимания на доску с 64 квадратами, на которую их дрессировали. Если опыт изменить и снова дать, как в первом случае, доски с 64 и 16 квадратами, то они снова летят на доску в 64 квадрата. Это показывает, что они знают и сохраняют в памяти доску с 64 квадратами, но они выбирают из двух разных шахматных досок ту, которая более расчленена, чем другая. Решающее значение имеет не *абсолютный*, но *относительный* признак. Очень убедителен еще следующий опыт: сначала пчелам раскладывают большое количество темносерых бумажных отрезков одинаковой величины в виде круга (диска), а затем складывают их же радиально на светлосером фоне в виде цветка (рис. 660, *а*). В опыте без корма пчелы посещают сначала группу обрезков, расположен-

ных в виде цветка и только потом через бо́льший или меньший промежуток времени обращаются к группе обрезков, расположенных в виде круга. Если затем вырезать фигуру круга и цветка сплошными из черной бумаги и предложить их пчелам, то они летят только к цветку (рис. 660, *в*.) Эти опыты показывают, что пчелы, как люди, обладают способностью воспринимать отдельные элементы остановок как ц е л ь н у ю ф и г у р у. Они видят о б р а з ы, представляющие единство высшего порядка сравнительно с элементарной структурой.

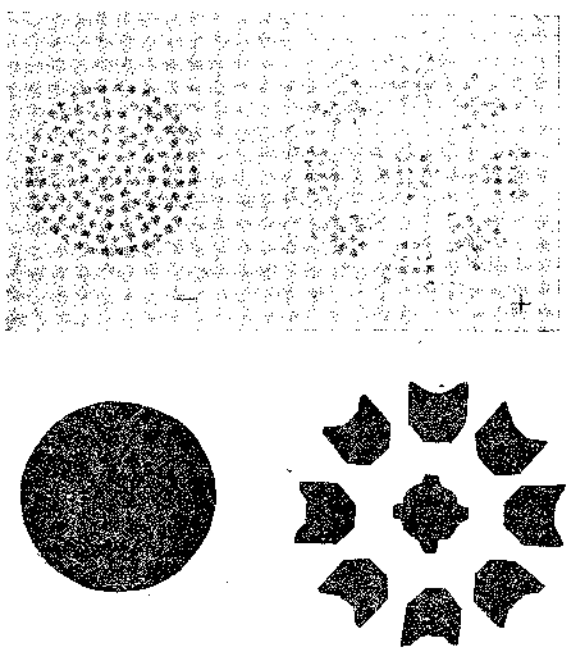


Рис. 660. Узор в виде круга и цветка для доказательства восприятия образа пчел. Объяснение в тексте (по М. Гертцу, 1931).

Новое учение о восприятии образа оказалось, как и в указанных выше опытах с пчелами, приложимо также и к позвоночным, в особенности к птицам и млекопитающим. Поэтому можно считать установленным в значительной степени, что и чувственные впечатления многих животных представляют цельные образы и поведение животных определяется не суммированным соединением отдельных раздражений, но непосредственно всей общей структурой раздражения—образом. Это дает совершенно новое содержание учению о восприятии и поведении и ставит новые проблемы.

Многие психологи, изучающие психологию образа, полагают, что указание нового содержания и новое направление в постановке проблемы дают в то же время и новое физиологическое учение о восприятии на основании той предпосылки, что физиологические процессы в нервной системе, соответствующие психическому содержанию переживания, совершенно аналогичны психическим данным. Так как согласно Вольфгангу Кёлеру и в физико-химических процессах имеются целостные системы, представляющие собой более чем сумму отдельных процессов,—транспонируемые формы (например некоторые электростатические и электродинамические системы), то такие физические состояния понимаются как явления, коррелятивные содержанию наших организованных восприятий. Полагают, что характер образа наших физиологических процессов объясняет восприятие образа.

Следует допустить, что реакция зависит от общего физического состояния оптического сектора, специфический характер которого зависит непосредственно от количественных и качественных пространственных взаимоотношений раздражений друг к другу, и потому делается м ы с л и м ы м перенесение возникновения образа согласно Кёлеру в чисто физиологическую периферию и даже в периферию физиологии органов чувств. Но этим еще не сказано, что такое объяснение вероятно и тем более

что оно уже доказано. Где возникает характер образа, в ретине или только в центральном органе, об этом мы ничего не знаем. Мы не имеем ни малейших данных говорить о том, существует ли вообще в организме какой-нибудь образ физиологического характера, аналогичный психически данному. Однако мы знаем например из учения о наследственности, что одинаковое фенотипическое явление обусловливается совершенно различной генотипической конституцией и обратно. Для физического познания характер образа системы более или менее безразличен: это познание вырастает только из каузального анализа закономерностей. Как это часто бывает в истории естествознания, может случиться и здесь, что отдельное исследование каузальной закономерности может привести к существенно иной физиологической теории, чем теория, которую дает аналогия с характером образа.

УКАЗАТЕЛЬ ЛИТЕРАТУРЫ[1]

Общие руководства и сочинения

Allgemeine Biologie (1915) in Kultur der Gegenwart, Bd. 1, 4. Abteil., Leipzig.

Bayliss, B. M. (1926), Grundriss der allgemeinen Physiologie. Deutsche Übersetzung nach der 3. engl. Aufl., Berlin.

Belar, K. (1928), Die cytologischen Grundlagen der Vererbung. Handbuch der Vererbungswissenschaften, Bd. I, B. [есть русский перевод].

Benecke-Jost (1924), Pflanzenphysiologie, 4. Aufl., Jena.

Doflein, F. und Reichenow, E. (1927), Lehrbuch der Protozoenkunde I. Allgemeine Naturgeschichte der Protozoen, 5. Aufl., Jena, G. Fischer.

Gellhorn, E. (1931), Lehrbuch der Allgemeinen Physiologie. Leipzig, Thieme.

Hertwig, O. (1923), Allgemeine Biologie, 6. u. 7. Aufl., Jena [есть русский перевод].

Pfeffer, W. (1897), Pflanzenphysiologie, 2. Aufl., Leipzig.

Sharp-Jaretzky (1931), Einführung in die Zytologie. Berlin, Bornträger.

Verworn, E. (1922), Allgemeine Physiologie, 7. Aufl., Jena [есть русский перевод].

Wilson, E. B. (1928), The Cell in development, New York. [печ. русский перевод].

Бейлисс (1927), Введение в общую физиологию, Гиз.

Бляхер (1935), Общая биология, Биомедгиз.

Каммерер (1925), Общая биология, Гиз.

Леб (1926), Организм как целое, Гиз.

Шелл (1933), Общая биология, в 2 томах, Медгиз.

Шимкевич (1923), Биологические основы зоологии, в 2 томах, 2-е изд., Гиз.

Методология естествознания

Bauch, Br. (1911), Studien zur Philosophie der exakten Wissenschaften. Heidelberg.

— (1917), Immanuel Kant. Berlin u. Leipzig, G. J. Göschen.

Bergson, H. (1907), L'évolution créatrice. Paris, F. Alcan [есть русский перевод].

Driesch, H. (1911), Die Biologie als selbständige Grundwissenschaft und das System der Biologie. Leipzig, W. Engelmann.

— (1912), Ordnungslehre, ein System des nichtmetaphysischen Teiles der Philosophie. Jena, E. Diederichs.

— (1928), Philosophie des Organischen, 4. Aufl., Leipzig.

Hartmann, Max (1925), Biologie und Philosophie. Berlin, G. Springer.

— (1931), Die Welt des Organischen. «Das Weltbild der Naturwissenschaften», S. 24.

Hartmann, Nik. (1912), Philosophische Grundfragen der Biologie. Göttingen, Vandenhoek u. Ruprecht.

— (1921), Grundzüge einer Metaphysik der Erkenntnis. Berlin u. Leipzig, W. de Gruyter & Co.

Kant, Imm. (1787), Kritik der reinen Vernunft. Ausg. d. philos. Bibliothek, Leipzig [есть русский перевод].

— (1799), Kritik der Urteilskraft [есть русский перевод].

Köhler, W., (1920), Die physischen Gestalten in Ruhe und im stationären Zustand. Braunschweig.

v. Kries, Joh. (1924), Immanuel Kant und seine Bedeutung für die Naturforschung der Gegenwart. Berlin, J. Springer.

Mach, E. (1906), Die Analyse der Empfindungen, 5. Aufl., Jena [есть русский перевод].

Planck, M. (1923), Kausalgesetz und Willensfreiheit. Berlin.

[1] Приведенная в конце каждого раздела, русская литература подобрана редакцией. В ней упомянуты лишь важнейшие из новейших изданий, не вошедших в список Гартмана. Ред.

Rickert, H. (1913), Die Grenzen der naturwissenschaftlichen Begriffsbildung, 2. Aufl. Tübingen, J. C. B. Mohr. [есть русский перевод].
— (1920), Die Philosophie des Lebens. Tübingen [есть русский перевод].
Riehl, A l. (1908), Logik u. Erkenntnistheorie. Kultur d. Gegenwart, Syst. Philosophie, 2. Aufl., Berlin u. Leipzig.
Tschulok, S. (1910), Das System der Biologie in Forschung und Lehre. Jena, G. Fischer.
Ungerer, E. (1922), Die Teleologie Kants und ihre Bedeutung für die Logik der Biologie. Schaxels Abh. z. theor. Biol. Berlin, Gebr. Borntträger.
— (1930), Der Aufbau des Naturwissens. «Die pädagogische Hochschule», Jahrg. 2.
Windelband, W. (1894), Geschichte und Naturwissenschaft. Strassburg, K. J. Trübner.
Агол (1927), Диалектический метод и эволюционная теория, Гиз.
Агол (1928), Витализм, механистический материализм и марксизм, Московский рабочий.
Деборин (1930), Диалектика и естествознание, Гиз.
Маркс, Энгельс, Ленин. (1933) О биологии, Партиздат.
Тымянский (1930), Введение в диалектический материализм, Гиз.
Финкельштейн (1928). Жизнь как диалектический процесс. Научная мысль, Харьков.
Энгельс (1934). Анти-Дюринг, Партиздат.
Энгельс (1932), Диалектика природы, 6-е издание, Партиздат.

I. Клетка

Altmann, R. (1890/94), Die Elementarorganismen und ihre Beziehungen zu den Zellen. Leipzig.
Arnold, J. (1913), Das Plasma der somatischen Zellen im Lichte der Plasmosomen-Granulalehre und der Mitochondrienforschung. Anat. Anz., Bd. 43.
Baumgärtel, O. (1920), Das Problem der Cyanophyceenzelle. Arch. f. Protistenk., Bd. 41, S. 50.
Bauer, H. (1932), Die Feulgensche Nuklealfärbung in ihrer Anwendung auf cytologische Untersuchungen. Ztschr. f. Zellforschg. u. mikr. Anatomie, Bd. 15, H. 2, S. 225.
Bechold, H. (1912), Die Kolloide in der Biologie und Medizin. Dresden [есть русский перевод].
Belar, K. (1926), Formwechsel der Protistenkerne. Erg. Fortschr. Zool., Bd. 6.
Benda, C. (1903), Die Mitochondria. Ergeb. d. Anatomie u. Entwicklungsgesch., Bd. 12.
Bresslau, E. (1913), Über das spezifische Gewicht des Protoplasmas und die Wimperkraft der Turbellarien und Infusorien. Verhlg. d. Deutsch. Zool. Ges., 23. Versammlung, S. 226.
Bruel, L. (1913), Zelle und Zellteilung. Handwörterb. d. Naturw., Bd. 10, S. 807. Jena, G. Fischer.
Brunswick, H. (1923), Die Grenzen der mikrochemischen Methodik in der Biologie. Naturwissenschaften, Bd. 11, S. 881.
Bütschli, O. (1892), Untersuchungen über mikroskopische Schäume und das Protoplasma. Leipzig.
— (1898), Untersuchungen über Strukturen. Leipzig.
— (1907), Meine Ansichten über die Struktur des Plasmas und einige ihrer Gegner. Arch. Entwicklungsmech., Bd. 11, S. 499.
Cohnheim, O. (1911), Chemie der Eiweisskörper, 3. Aufl., Braunschweig.
Cowdry, E. V. (1918), The mitochondrial constituents of protoplasm. Publ. of the Carnegie Inst., Washington, 274.
Czapek, F. (1911), Über eine Methode zur direkten Bestimmung der Oberflächenspannung der Protoplasmahaut. Jena.
Dobell, C l. (1911), Principles of Protistology. Arch. f. Protistenk., Bd. 23.
Duesberg, J. (1912), Plastosomes, «Apparato reticulare interno», und Chromidialapparat. Erg. d. Anat. u. Entwicklungsgesch., Bd. 20.
Fischer, A. (1899), Fixierung, Färbung und Bau des Protoplasmas. Jena, G. Fischer.
— (1905), Die Zelle der Cyanophyceen. Bot. Ztg., Bd. 63.
Flemming, W. (1882), Zellsubstanz, Kern- und Zellteilung. Leipzig.
Freundlich, H. (1923), Kapillarchemie, 3. Aufl., Leipzig.
— (1924), Grundzüge der Kolloidlehre. Leipzig.
Giersberg, H. (1922), Untersuchungen zum Plasmabau der Amöben im Hinblick auf die Wabentheorie. 18 Abb. Arch. f. Entwicklungsmech., Bd. 51, S. 150.

Goldschmidt, R. (1904), Der Chromidialapparat lebhaft funktionierender Gewebszellen. Biol. Centralbl., Bd. 24, S. 241.
Guilliermond, M. A. (1914), Etat actuel de la question de l'évolution, et du rôle physiologique des mitochondries. Rev. gén. Bot., T. 26.
— (1906), Contribution à l'étude cytologique des Cyanophycées. Rev. gén. Bot., T. 5.
Gurwitsch, A. (1904), Morphologie und Biologie der Zelle. Jena.
— (1913), Vorlesungen über allgemeine Histologie. Jena, G. Fischer [есть русское издание].
Hartmann, M. (1908), Eine neue Dysenterieamöbe, Entamoeba tetragena (Viereck), syn. E. africana (Hartmann). Arch. f. Schiffs- u. Tropenkrankh., Bd. 12.
— (1909), Polyenergide Kerne. Studien über multiple Kernteilungen und generative Chromidien bei Protozoen. Biol. Centralbl., Bd. 29, S. 481 u. 491.
— (1911), Die Konstitution der Protistenkerne und ihre Bedeutung für die Zellenlehre. Jena.
— (1913), Morphologie und Systematik der Amöben. Handb. pathog. Mikrorg., Bd. 7, S. 607.
Hertwig, R. (1902), Die Protozoen und die Zelltheorie. Arch. f. Protistenk., Bd. 1, S. 1.
— (1907), Über den Chromidialapparat und den Dualismus der Kernsubstanzen. Sitz.-Ber. Ges. Morph. Phys. München, 1907.
Hirsch, G. Ch. (1931), Die Restitution des Sekretmaterials im Pankreas (9 Abb.). Verhlg. d. Deutsch. Zool. Ges., Zool. Anz., 5. Suppl.-Bd.
Höber, R. (1926), Physikalische Chemie der Zelle und der Gewebe, 6. Aufl. Leipzig, Engelmann.
Jensen, P. (1893), Die absolute Kraft einer Flimmerzelle. Pflüg. Arch. ges. Physiol., Bd. 54, S. 537.
Keysselitz, G. (1908), Die Entwicklung von Myxobolus pfeifferi Th. I. u. II. Arch. f. Protistenk., Bd. 11, S. 252 u. 276.
Kossel, H. (1891), Über die chemische Zusammensetzung der Zelle. Dubois Reymonds Arch. f. Anat. u. Physiol. Abt.
Lewitzky, G. (1910), Über die Chondriosomen in pflanzlichen Zellen. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., Bd. 28, S. 538.
Lidfors, B. (1915), Protoplasma. Zellulärer Bau. In: Kultur d. Gegenw., Allg. Biologie, Leipzig u. Berlin.
Macallum, J. B. (1908), Methoden und Ergebnisse der Mikrochemie in der biologischen Forschung, Ergeb. Phys., Bd. 7, S. 552.
Meves, Fr. (1917), Historisch-kritische Untersuchungen die Plastosomen der Pflanzenzellen. Arch. i. mikrosk. Anat., Bd. 89, S. 1.
Meyer, A. (1920), Morphologische und physiologische Analyse der Zelle. Jena.
Molisch, H. (1902), Über vorübergehende Rotfärbung der Chlorophyllkörner in Laubblättern, Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., Bd. 20, S. 442.
Ostwald, W. (1909), Die wichtigsten Eigenschaften des kolloiden Zustandes der Stoffe. Hanbd. d. Biochemie, Bd. 1.
Pfeffer, W. (1877), Osmotische Untersuchungen. Leipzig, Neudruck 1921.
Pratje, A. (1920), Die Chemie des Zellkerns. Biol. Centralbl., Bd. 40.
Preiss, H. (1904), Studien über Morphologie und Biologie des Milzbrandbazillus. Centralbl. f. Bakt., I. Abt., Bd. 35.
Rhumbler, L. (1914), Das Protoplasma als physikalisches System. Erg. d. Phys., Bd. 14.
Sachs, J. (1892), Beiträge zur Zelltheorie, Allg. bot. Zeitg.
Schaudinn, F. (1902), Beiträge zur Kenntnis der Bakterien und verwandter Organismen, I. Bac. Bütschli. Arch. f. Protistenk., Bd. 1, S. 306.
Schimper, A. F. W. (1885), Untersuchungen über die Chlorophyllkörner und die ihnen homologen Gebilde. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 16, S. 1.
Schmidt, W. J. (1928), Der submikroskopische Bau der tierischen Gewebe erschlossen aus der Polarisationsoptik. Arch. f. exper. Zellforschung, Bd. 6, S. 350.
— (1928), Die Ergebnisse der Naegelischen Micellarlehre bei der Erforschung des Organismus. Naturwissenschaften, Jahrg. 16, H. 45/46/47, S. 900.
— (1928), Der submikroskopische Bau des Chromatins. I. Mitteilung: Über die Doppelbrechung des Spermienkopfes. Zool. Jahrb. (Allg. Zool.), Bd. 45, S. 177.
— (1932), Der submikroskopische Bau des Chromatins. II. Mitteilung: Über die Doppelbrechung der Isosporenkerne von Sphaerozoen. Arch. f. Protistenk., Bd. 77.
Schmitz, F. (1882), Die Chromatophoren der Algen. Verh. Naturhist. Vereins d. Rheinl., Bd. 40.
Schröder, O. (1907), Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Myxosporidien. Sphaeromyxa sabrazesi. Arch. f. Protistenk., Bd. 9.

Swarcewsky, B. (1914), Über den Lebenszyklus einiger Haplosporidien. Arch. f. Protistenk., Bd. 33.
Vries, H. de (1885), Plasmatische Studien über die Wand der Vakuolen. Pringsheims Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 16.
Whitman, C. O. (1893), The inadaequacy of the cell-theory of development. Journ. Morphol., Vol. 8.
Бейлисс (1923), Коллоидальное состояние в медицине и физиологии.
Заварзин (1933), Курс гистологии, ч. I, Медгиз.
Кольцов (1929), Физико-химические основы морфологии, Гиз.
Рубашкин (1934), Основы гистологии и гистогенеза человека, ч. I, Медгиз.
Рубинштейн (1932), Основы физико-химической биологии, Медгиз.
Румянцев (1933), Тканевые культуры и их значение в биологии, Медгиз.
Хрущев (1930), Физические свойства живой клетки и методы их исследования, Гиз.

II. Статика

Bethe, A. (1911), Zellgestalt, Plateausche Flüssigkeitsfigur und Neurofibrille. Anat. Anz., Bd. 40.
Doflein-Reichenow (1929), Lehrbuch der Protozoenkunde, 5. Aufl. Jena, G. Fischer.
Gurwitsch, A. (1913), Vorlesungen über Allgemeine Histologie. Jena [есть русское издание].
Haberlandt, G. (1918), Physiologische Pflanzenanatomie, 4. Aufl.
Hartmann, M., und Chagas, C. (1910), Flagellatenstudien. Mem. Inst. Os. Cruz, Vol. 2, p. 64.
Klug, G. (1923), Zur Frage der Stachelbildung an Desmidiaceenzygoten. Arch. f. Protistenk., Bd. 46, S. 264.
Koltzoff, N. K. (1903), Über formbestimmende elastische Gebilde in Zellen. Biol. Centralbl., Bd. 23, S. 680.
— (1906), Studien über die Gestalt der Zelle. I. Untersuchungen über die Spermien der Dekapoden, als Einleitung in das Problem der Zellengestalt. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 67, S. 364.
— (1908), Studien über die Gestalt der Zelle. II. Untersuchungen über das Kopfskelett des tierischen Spermiums. Arch. f. Zellforsch., Bd. 2, S. 1.
— (1912), Zur Frage der Zellgestalt. Anat. Anz., Bd. 41, S. 183.
Lang-Lühe (1913/14), Protozoen, 1. u. 2. Lief. Lang, Handb. d. Morphologie, Bd. 7. Jena.
Rhumbler, L. (1891), Beiträge zur Kenntnis der Rhizopoden. I. Über Entstehung und sekundäres Wachstum der Gehäuse einiger Süsswasserrhisopoden. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 52, S. 515.
— (1902), Der Aggregatzustand und die physikalischen Besonderheiten des lebenden Zellinhalts. Zeitschr. f. allg. Phys., Bd. 1, S. 279 u. Bd. 2, S. 183.
— (1911), Die Foraminiferen (Thalamophoren). Kiel und Leipzig.
Rothert, W. (1913), Gewebe der Pflanzen. Handw. d. Naturw., Bd. 4, S. 1144.
Schwendener, S. (1874), Das mechanische „Prinzip im anatomischen Bau der Monokotylen. Leipzig.
— (1882), Die Schutzscheiden und ihre Verstärkungen. Abhandlg. Berliner Akad.
Verworn, M. (1922), Allgemeine Physiologie. 7. Aufl. Jena, G. Fischer.
Vries, H. de (1877), Die mechanischen Ursachen der Zellstreckung. Leipzig.
Кольцов (1936), Организация клетки, Биомедгиз.

III. Динамика

Allen, Ch. E. (1912), Cell-structure, growth, and division in the antheridia of Polytrichum juniperinum Willd. Arch. f. Zellforsch., Bd. 8, S. 121.
— (1917) The spermatogenesis of Polytrichum juniperinum. II. Ann. of Bot. Vol. 31, p. 269.
Ballowitz, E. (1889), Fibrilläre Struktur und Kontraktilität. Arch. d. ges. Phys., Bd. 46, S. 433.
— (1890), Untersuchungen über die Struktur der Spermatozoen. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 50, S. 317.
Benda, C. (1901), Über neue Darstellungsmethoden der Zentralkörperchen und die Verwandtschaft der Basalkörper der Zelle und Zentralkörperchen. Verh. d. phys. Ges., Berlin. Jg. 1900/01.
Berthold, F. G. (1886), Studien über Protoplasmamechanik, Leipzig.
Bozler, E. (1928), Weitere Untersuchungen zur Frage des Tonussubstrates. Zeitschr. f. vergl. Phys., Bd. 8, H. 3/4, S. 271.

— (1928), Über die Frage des Tonussubstrates. Zeitschr. f. vergl. Phys., Bd. 7.
Brandt, K. (1885), Die koloniebildenden Radiolarien des Golfes von Neapel. Fauna u. Flora von Neapel.
Braune u. Fischer (1889), Über den Schwerpunkt des menschlichen Körpers. Abhandlg. Sächs. Ges. Wiss., Math. phys. Kl., Bd. 15.
— — (1895), Der Gang des Menschen. Abhandlg. d. Sächs. Ges. Wiss., Math. phys. Kl., Bd. 21.
Buder, J. (1915), Zur Kenntnis des Thiospirillum jenense. Jahrb. wiss. Bot., Bd. 56, S. 529.
— (1919), Zur Kenntnis der photaktischen Richtungsbewegungen. Jahrb. wiss. Bot., Bd. 58, S. 105.
Bütschli, O. (1892), Untersuchungen über mikroskopische Schäume und das Protoplasma. Leipzig.
Chamberlain, Ch. J. (1916), Stangeria paradoxa. Bot. Gaz., Vol. 61, p. 353.
Chatton, E., Lwoff, A., u. Lwoff, M. (1931), L'origine infraciliaire et la genèse des trichocystes et des trichites chez les Ciliés Foettingeriidae. Compt. rend. d. l'acad. d. Sc., T. 193, p. 670.
Crawley, H. (1905), The movements of Gregarines. Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia, Vol. 57, p. 89.
Doflein-Reichenow (1929), Lehrbuch der Protozoenkunde, 5. Aufl. Jena, G. Fischer.
du Bois Reymond, R. (1931), Bewegungsphysiologie. Handw. d Naturw. 2. Aufl., Bd. 1.
Erhard, H. (1910), Studien über Flimmerzellen. Arch. f. Zellforsch., Bd. 5, S. 310.
Entz, G. jun. (1909), Studien über Organisation und Biologie der Tintinniden. Arch. f. Protistenk., Bd. 15, S. 93.
Fick, R. (1882), Mechanische Arbeit und Wärmeentwicklung bei der Muskeltätigkeit. Leipzig.
Fischer, O. (1904), Physiologische Mechanik. Enzyklop. d. math. Wiss., Bd. 4, S. 8, Leipzig.
Fletcher and Hopkins (1907), Lactic acid in amphibian muscle. Journ. of Physiol., Vol. 35, p. 247.
Fröhlich, F. W. (1932), Allgemeine Physiologie der Muskeln. Handwörterb. d. Naturw., 2. Aufl., Bd. 7, S. 56.
Giersberg, H. (1922), Untersuchungen zum Plasmabau der Amöben im Hinblick auf die Wabentheorie. Arch. f. Entwicklugsmech., Bd. 51, S. 150.
Goldschmidt, R. (1907), Lebensgeschichte der Mastigamöben Mastigella vitrea n. sp. und Mastigina setosa n. sp. Arch. f. Protistenk., Supl. 1, S. 83.
Gray, J. (1931), A Text-Book of Experimental Cytology. Cambridge, University Press.
Gross, J. (1904), Die Spermatogenese von Syromastes marginatus L. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat., Bd. 20, S. 439.
Gurwitsch, A. (1900), Studien über Flimmerzellen. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 57.
— (1904), Morphologie und Biologie der Zelle. Jena, G. Fischer.
— (1913), Vorlesungen über allgemeine Histologie. Jena, G. Fischer [есть русское издание).
Häggquist, G. (1931), Gewebe und Systeme der Muskulatur. Handb. d. mikrosk. Anat. d. Menschen, 2. Bd., III. Teil.
Hartmann, M. (1908), Eine neue Dysenterieamöbe. Entamoeba tetragena (Viereck) syn. E. africana (Hartmann). Arch. f. Schiffs- u. Tropenkrankh., Bd. 12.
— u. Chagas, C. (1910), Flagellatenstudien. Mem. Inst. Os. Cruz, Vol. 2, p. 64.
Heidenhain, M. (1899, 1901), Über die Struktur der kontraktilen Materie. I. II. Erg. Merkel u. Bonnet., Bd. 8, 10.
— (1911), Plasma und Zelle. 2. Teil. Jena, G. Fischer.
Henneguy (1898), Sur les rapports des cils vibratils avec les centrosomes. Arch. d'Anat., microsc. Bd. 1.
Hill, A. V. (1916), Die Beziehungen zwischen der Wärmebildung und den im Muskel stattfindenden chemischen Prozessen. Ergeb. d. Phys., Bd. 15, S. 340.
— u. Hartree (1920), The four phases of heat-production of muscle. Journ. of Phys., Vol. 84.
— — (1920), The thermo-elastic properties of muscle. Phil. Transact. R. Soc. London, Ser. B., Vol. 210, p. 153
Hofer, B. (1889), Exper. Untersuchungen über den Einfluß des Kernes auf das Protoplasma. Jenaische Zeitschr., Bd. 24.
Holmgren, E. (1907), Über die Trophospongien der quergestreiften Muskelfasern nebst Bemerkungen über den allgemeinen Bau dieser Fasern. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 71.

— (1908), Studien über die stofflichen Veränderungen der quergestreiften Muskelfasern. Skand. Arch. f. Phys., Bd. 21.
Hürthle, K. (1927), Über die Struktur des quergestreiften Muskels im ruhenden und tätigen Zustand und über seinen Aggregatzustand. Biol. Centralbl., Bd. 27, S. 112.
Jennings, H. S. (1910), Das Verhalten der niederen Organismen. (Übersetzt von Mangold), Leipzig.
Jensen, P. (1902), Die Protoplasmabewegung. Ergeb. Phys., Bd. 1.
— (1931), Allgemeine Physiologie der Bewegung. Handw. d. Naturw., 2. Aufl., Bd. 1.
Joseph, H. (1901), Beiträge zur Centrosomen- und Flimmerzellenfrage. Arb. Wiener Zool. Inst., Bd. 14.
Koltzoff, N. K. (1911), Studien über die Gestalt der Zelle. III. Untersuchungen über die Kontraktilität des Vorticellinenstiels. Arch. f. Zellforsch., Bd. 7, S. 344.
Krijgsman, B. J. (1925), Beiträge zum Problem der Geißelbewegung. Arch. f. Protistenk., Bd. 52, S. 478.
Kühne, W. (1864), Untersuchungen über das Protoplasma und die Kontraktilität. Leipzig.
Lauterborn, R. (1896), Untersuchungen über Bau, Kernteilung und Bewegung der Diatomeen. Leipzig.
Lenhossek, M. v. (1898), Über Flimmerzellen. Verhandlg. Anat. Ges. Kiel, 1898.
Lucas, M. S. (1932), The cytoplasmatic phases of rejuvenescence and fission in Cyothodinium piriforme. II. Arch. f. Protistenk., Bd. 77.
Ludwig, W. (1930), Zur Theorie der Flimmerbewegung (Dynamik, Nutzeffekt, Energiebilanz). Zeitschr. f. vergl. Physiol., Bd. 13, H. 3, S. 398.
Maier, H. N. (1902), Über den feineren Bau der Wimperapparate der Infusorien. Arch. f. Protistenk., Bd. 2, S. 73.
Mast, S. O. (1931), Movement and response in Difflugia with special reference to the nature of cytoplasmic contraction. Biol. Bulletin, Bd. 61, p. 223.
Merkel, F. (1872), Der quergestreifte Muskel. I. Das primitive Muskelelement der Arthropoden. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 8.
— (1881), Über die Kontraktion der gestreiften Muskelfasern. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 19.
Metzner, F. (1923), Studien über die Bewegungsphysiologie der niederen Organismen. Naturwissenschaften, Bd. 11, S. 365, 395.
Meves, F. (1896), Über die Entwicklung der männlichen Geschlechtszellen bei Salamandra. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 48.
— (1897), Über Struktur und Histogenese der Samenfäden von Salamandra. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 50.
— (1918), Zur Kenntnis des Baues pflanzlicher Spermien. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 91.
Meyerhof, O. (1920), Über die Rolle der Milchsäure in der Energetik des Muskels. Naturwissenschaften, Bd. 8, S. 696.
— (1921), Neue Versuche zur Thermodynamik der Muskelkontraktion. Naturwissenschaften, Bd. 9, S. 194.
— (1931), Neuere Versuche zur Energetik der Muskelkontraktion. Naturwissenschaften, Jahrg. 19, H. 46, S. 921.
— u. Lohmann, K. (1932), Über energetische Wechselbeziehungen zwischen dem Umsatz der Phosphorsäureester im Muskelextrakt. Biochem. Zeitschr., Bd. 253, H. 4—6, S. 431.
Muralt, A. von (1932), Über das Verhalten der Doppelbrechung des quergestreiften Muskels während der Kontraktion. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. d. Menschen u. d. Tiere, Bd. 230, H. 3, S. 299.
Müller, O. (1893—97), Die Ortsbewegung der Bacillariaceen, I—V. Ber. Deutsch. Bot. Ges., Bd. 11, S. 571 (I.); Bd. 12, S. 136 (II.); Bd. 14, S. 54 (III.); Bd. 14, S. 111 (IV.); Bd. 15, S. 70 (V.).
Oltmanns, F. (1922), Morphologie und Biologie der Algen, 2. Aufl., Jena.
Pantin, C. F. A. (1923), On the physiology of amoeboid movement. I. Journ. Mar. Biol. Assoc., T. 13, p. 24.
— (1924 u. 1926), On the physiology of amoeboid movement. II—IV. Brit. Journ. Exp. Biol., T. 1 u. 3, p. 519, 275 u. 297.
— (1930), On the physiology of amoeboid movement. V—VII. Proc. Roy. Soc. Biol., Vol. 105, p. 538, 555 u. 565.
Peter, K. (1899), Das Zentrum der Flimmer- und Geißelbewegung. Anat. Anz., Bd. 15, S. 271.
Plenge, H. (1896), Über die Verbindungen zwischen Geißel und Kern etc. Verhandlg. naturh. Ver. Heidelberg, N. F., Bd. 6.
Prell, H. (1921), Zur Theorie der sekretorischen Ortsbewegung. I. Die Bewegung der Cyanophyceen. Arch. f. Protistenk., Bd. 42, S. 157.

— (1921), Zur Theorie der sekretorischen Ortsbewegung. II. Die Bewegung der Gregarinen. Arch. f. Protistenk., Bd. 42, S. 157.
Prowazek, S. v. (1903), Flagellatenstudien. Arch. f. Protistenk., Bd. 2, S. 195.
— (1910), Physiologie der Einzelligen. Leipzig.
Pütter, A. (1903), Die Flimmerzellen. Ergeb. d. Phys., Bd. 2, S. 1.
Quincke, G. (1888), Die periodische Ausbreitung von Flüssigkeitsoberflächen und dadurch hervorgerufene Bewegungserscheinungen. Sitz.-Ber. d. Akad. Berlin, Bd. 34, S. 791.
Reichert, K. (1909), Centralbl. f. Bakt., Abt. I, Bd. 51, S. 14.
Rhumbler, L. (1898), Physikalische Analyse von Lebenserscheinungen der Zelle. I. Bewegung, Nahrungsaufnahme usw. bei lobosen Rhizopoden. Arch. f. Entwicklungsmech., Bd. 7, S. 103.
— (1911), Die Foraminiferen (Thalamophoren). Kiel und Leipzig.
— (1914), Das Protoplasma als physikalisches System. Ergeb. d. Phys., Bd. 14, S. 474.
Robertson, M., and Minchin, E. A. (1910), The division of the collar-cells of Clathrina coriacea (Montagu); a contribution to the theory of the centrosome and blepharoplast. Quarterly J. microsc. Sc., N. S., Vol. 55, p. 611.
Rollet, A. (1891), Über die Endstreifen des Sarkoplasmas und die Kontraktion der quergestreiften Muskelfasern. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 37.
Roskin, G. (1918), Sur la structure de certains éléments contractiles de la cellule. Arch. Russes d'Anat., Hist., Embr., T. 2, p. 33.
— (1923), Die Cytologie der Kontraktion der glatten Muskelzellen. Arch. f. Zellforsch., Bd. 17, S. 368.
— (1923), Über den feineren Bau der Epithelmuskelzellen von Hydra grisea und fusca. Anat. Anz., Bd. 56, S. 158.
— (1925), Beiträge zur Kenntnis der glatten Muskelzellen. I. Zeitschr. f. Zellforsehg., Bd. 2, S. 766.
Rumjantzew, A. und Wermel, E. (1925), Untersuchungen über den Protoplasmabau von Actinosphaerium Eichhornii. Arch. f. Protistenk., Bd. 52, S. 217.
Schaudinn, Fr. (1904), Generations- und Wirtswechsel bei Trypanosomen und Spirochaeta. Arb. a. d. Kaiserl. Ges.-Amt, Bd. 20.
Schewiakoff, W. (1894), Über die Ursache der fortschreitenden Bewegung der Gregarinen. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 58, S. 340.
Schmidt, W. J. (1929), Rheoplasma und Stereoplasma nach Beobachtungen an einer neuen monothalamen Foraminifere, Rhumblerinella bacillifera n. g. n. sp. Protoplasma, Bd. 7, H. 3, S. 353.
Sharp-Jaretzky (1931), Einführung in die Zytologie. Berlin, Bornträger.
Sokolow, B. (1912), Studien über die Physiologie der Gregarinen. Arch. f. Protistenk., Bd. 27, S. 260.
Spek, J., (1925), Die Protoplasmabewegung, ihre Haupttypen, ihre experimentelle Beeinflussung und ihre theoretische Erklärung. Handb. d. norm. u. pathol. Physiol., Bd. 8, H. 1.
Stempell u. Koch (1923), Elemente der Tierphysiologie, 2. Aufl., Jena.
Strasburger, E. (1892), Schwärmsporen, Gameten, pflanzliche Spermatozoiden. Histologische Beiträge, Bd. 4.
Ulehla, V. (1911), Ultramikroskopische Studien über Geißelbewegung. Biol. Centralbl., Bd. 31, S. 645, 657, 689, 721.
Verworn, M. (1890), Studien zur Physiologie der Flimmerbewegung. Pflügers Arch. f. Physiol., Bd. 48.
— (1892), Über die Fähigkeit der Zelle aktiv ihr spezifisches Gewicht zu verändern. Pflügers Arch. f. Physiol., Bd. 53.
— (1922), Allgemeine Physiologie. 7. Aufl. Jena, G. Fischer [есть русский перевод].
Weiszäcker, V. (1912), Arbeit und Gaswechsel am Froschherzen. II. Pflügers Arch. f. Physiol., Bd. 147, S. 135.
— (1914), Journ. Physiol., Vol. 48, p. 396.
Бейнбридж (1927), Физиология мышечной детельности, Гиз.
Гилл (1929), Работа мышц, Гиз.
Гилл (1935), Эпизоды из области биофизики, Биомедгиз.
Конради, Слоним, Фарфель (1934), Общие основы физиологии труда, Биомедгиз
Мейергоф (1928), Термодинамика жизненных процессов, Гиз.
Мейергоф (1926), Химическая динамика жизненных явлений, Гиз.

IV. Обмен веществ

Abderhalden, E. (1923), Lehrbuch der physiologischen Chemie. I. u. II. Teil. Berlin, Wien [есть русский перевод].

Bayer, A. (1870), Ber. Chem. Ges., Bd. 3, S. 68.
Beijerinck (1888), Bot. Zeitg., Bd. 46, S. 725.
Benecke-Jost (1924), Pflanzenphysiologie, Bd. 1. Jena, G. Fischer.
Blackman u. Matthaei (1905), Proc. R. Soc., Vol. 76, p. 402.
— and Smith (1911), New method for estimating the gaseous exchanges of submerged plants. Proc. R. Soc., Vol. 83.
— — (1911), On Assimilation of submerged waterplants. Proc. R. Soc., Vol. 83.
Boresch, A. (1922), Die komplementäre chromatische Adaptation. Arch. f. Protistenk., Bd. 44, S. 1.
Boussingault (1860), Chimie agricole. 2. éd.
— (1860/61), Agronomie. Paris.
Brown and Escomb (1905), Proc. R. Soc., Vol. 76, p. 29.
Buder, J. (1920), Aus der Biologie der Purpurbakterien. Naturwissenschaften, Bd. 8, S. 261.
Engelmann (1884), Bot. Zeitg., Bd. 72, S. 81.
Euler (1920/22), Chemie der Enzyme, I. u. II. München, Wiesbaden.
Euler u. Lindner, Chemie der Hefe. Leipzig.
Fischer, A. (1902), Vorlesungen über Bakterien, 2. Aufl., Jena.
Fitting, H. (1920), Untersuchungen über die Aufnahme und über anomale osmotische Koeffizienten von Glyzerin und Harnstoff. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 59.
Godlewski, E. (1903), Bull. l'Acad. Krakau, p. 313.
Harder, R. (1923), Über die Bedeutung von Lichtintensität und Wellenlänge für die Assimilation farbiger Algen. Zeitschr. f. Bot., Bd. 15.
Heliriegel u. Willfahrt (1888), Untersuchungen über die Stickstoffnahrung der Gramineen und Leguminosen. Beitr. f. Zeitschr. f. Rübenindustr., Berlin.
Höber, R. (1931), Lehrbuch der Physiologie des Menschen. Berlin [есть русский перевод].
Ivanič, M. (1933), Über die bei der Nahrungsaufnahme einiger Süsswasseramöben vorkommende Bildung cytostomähnlicher Gebilde. Arch. f. Protistenk., Bd. 79, S. 200.
Kaserer (1906), Centralbl. f. Bakt., Abt. II, Bd. 16, S. 681 u. 769.
Klebs, G. (1888), Botanische Untersuchungen. Tübingen, Bd. 2, S. 489.
Kniep u. Minder (1909), Über den Einfluss verschiedenfarbigen Lichtes auf die Kohlensäureassimilation. Zeitschr. f. Bot., Bd. 1.
Kniep, H. (1912), Photosynthese. Handw. d. Naturw., Bd. 7.
Knop (1868), Kreislauf des Stoffes. Leipzig.
Lieske, R. (1911), Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 49, S. 91; Bd. 50, S. 328.
— (1914), Naturwissenschaften, Bd. 40, S. 214.
Matthaei (1914), Phil. Transact., Vol. 197, p. 47.
Mayer, A. (1885), Bot. Zeitg., Bd. 43, S. 417.
Molisch, H. (1910), Die Eisenbakterien. Jena.
Molisch, H. (1907), Purpurbakterien. Jena.
Meyerhof, O. (1916—1917), Pflügers Arch., Bd. 164, S. 353; Bd. 165, S. 229; Bd. 166, S. 240.
Neuberg, C. (1921), Über den Zusammenhang der Gärungserscheinungen in der Natur. Festschr. d. Kaiser-Wilhelm-Gesellschaft. Berlin, J. Springer.
— (1921), Gärung und Synthese. Naturwissenschaften, Bd. 9, S. 334.
Noack, K. (1932), Photosynthese. Handw. d. Naturw., 2. Aufl., Bd. 7, S. 965.
Omeliansky (1912), Handw. d. Naturw., Bd. 1, S. 806.
Overton (1895), Jahresschr. f. Naturf. Ges. Zürich.
Pasteur (1858/60). Compt. Rend. Paris, T. 46, p. 617; T. 51, p. 298.
Prazmowski (1890/91), Versuchsstat., Bd. 37, S. 161; Bd. 38, S. 5.
Pringsheim, H. (1920—22), Abderhaldens Handb. d. biol. Arbeitsmethod., Bd. 11, 2.
Ruhland, W. (1909), Zeitschr. f. Bot., Bd. 1.
— (1912), Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 51.
— Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., Bd. 40, S. 108.
— (1914), Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 54.
Sachs (1862), Bot. Zeitg., Bd. 5, S. 63.
— (1882), Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. Leipzig [есть русский перевод].
— (1884), Arbeiten Würzburg, Bd. 31.
Salm-Horstmar (1856), Versuche und Resultate über die Nahrung der Pflanze. Braunschweig.
Schimper A. F. W. (1885), Bot. Zeitg., Bd. 43, S. 737.
— (1888), Bot. Zeitg., Bd. 46, S. 65.
Schlössing (1874), Compt. Rend. de la Soc., T. 87, p. 700.
Stoklasa (1922), Verbreitung des Aluminiums in der Natur. Jena.

Troendle, A. (1910), Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 48.
Ursprung, A. (1917), Über die Stärkebildung im Spektrum. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., Bd. 35, S. 44.
— (1918), Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., Bd. 36, S. 97.
Warburg, O. (1921), Physikalische Chemie der Zellatmung. (Zus. Bericht.) Festschr. d. Kaiser-Wilhelm-Gesellschaft. Berlin.
— (1921), Theorie der Kohlensäureassimilation. Naturwissenschaften, Bd. 9, S. 354.
— (1924), Bemerkung über das Kohlemodell. Biochem. Zeitschr. Bd. 152.
— (1928), Photochemie der Eisenkarbonylverbindungen und das absolute Absorptionsspektrum des Atmungsfermentes. Naturwissenschaften, Jahrg. 16, H. 45/46/47, S. 856.
— (1928), Über die chemische Konstitution des Atmungsfermentes. Naturwissenschaften, Jahrg. 16, H. 20, S. 345.
— (1932), Das sauerstoffübertragende Ferment der Atmung. Angewandte Chemie, Jahrg. 45, S. 1.
— u. Christian, W. (1931), Über Aktivierung der Robinsonschen Hexose-Mono-Phosphorsäure in roten Blutzellen und die Gewinnung aktivierender Fermentlösungen. Biochem. Zeitschr., Bd. 242, H. 1—3, S. 206.
— — (1932), Über das neue Oxydationsferment. Naturwissenschaften, 20. Jahrg., H. 51, S. 980.
— u. Negelein, E., Über den Einfluß der Wellenlänge auf den Energieumsatz bei der Kohlensäureassimilation. Zeitschr. f. phys. Chemie, Bd. 106.
— u. Sakuma, Über die sogenannte Autooxydation des Cysteins. Pflügers Acrhiv, Bd. 200.
Wiegmann u. Poltsdorf (1842), Über die anorganischen Bestandteile der Pflanze. Braunschweig.
Wieland, H. (1922), Erg. d. Physiol., Bd. 20, S. 502.
— (1913), Untersuchungen über Chlorophyll. Berlin.
— (1922), Ber. d. Deutsch. Chem. Ges., Bd. 55, S. 3601.
Willstätter u. Stoll (1918), Untersuchungen über die Assimilation der Kohlensäure. Berlin.
Willstätter u. Chun (1923), Ber. d. Deutsch. Chem. Ges., Bd. 56, S. 109.
— u. Waldschmidt-Leitz (1923), Zeitschr. f. phys. Chemie, Bd. 125, 132, 136, 143.
Winogratzky (1887), Bot. Zeitg., Bd. 45, S. 493.
— (1888), Bot. Zeitg., Bd. 66, S. 261.
— (1890/91), Recherches sur l'organisme de la nutrification. Ann. Inst. Pasteur, T. 4, p. 213, 257, 760; T. 5, p. 92, 277.
— (1922), Centralbl. f. Bakt., Abt. II, Bd. 57, S. 1.
Бейлисс (1927), Природа действия энзимов, Гиз.
Вальдшмидт-Лейтц (1929), Ферменты, Химиздат.
Костычев (1933), Физиология растений, Сельхозгиз.
Любименко (1935), Фотосинтез и хемосинтез растений, Сельхозгиз.
Омелянский (1926), Основы микробиологии, изд. 6-е, Гиз.
Оппенгеймер и Кун (1932), Ферменты, Сельхозгиз.
Оппенгеймер (1934), Химические основы жизненных процессов, Биомедгиз.
Парсонс (1928), Основы биохимии, Гиз.
Холден (1934), Энзимы, Госхимтехиздат.

V. Смена формы

A. Размножение

Aragão, Henr. de Beaurepaire (1910), Untersuchungen über Polytomella agilis n. g. n. sp. Mem. Inst. Oswaldo Cruz, Vol. 2, p. 42.
Arndt, A. (1914), Über generative Vorgänge bei Amoeba chondrophora n. sp. Arch. f. Protistenk., Bd. 34, S. 39.
Baltzer, F. (1910), Über die Beziehung zwischen dem Chromatin und der Entwicklung und Vererbungsrichtung bei Echinodermenbastarden. Arch. f. Zellforsrh., Bd. 5, S. 497.
Bataillon, E. (1912), La parthénogénèse des Amphibiens et la fécondation chimique de Loeb. Ann. d. Sci. Nat. Paris, T. 9.
Belar, K. (1921), Untersuchungen über Thecamöben der Chlamydophrys-Gruppe. Arch. f. Protistenk., Bd. 43, S. 287.
— (1923), Untersuchungen an Actinophrys sol Ehrenberg. I. Die Morphologie des Formwechsels. Arch. f. Protistenk., Bd. 46, S. 1.
— (1924), Untersuchungen an Actinophrys sol Ehrenberg. II. Beiträge zur Physiologie des Formwechsels, Arch. f. Protistenk., Bd. 48, S. 371.

— (1926), Formwechsel der Protistenkerne. Erg. u. Fortschr. d. Zool., Bd. 6.
— (1927), Beiträge zur Kenntnis des Mechanismus der indirekten Kernteilung. Naturwissenschaften, 15. Jahrg., H. 36, S. 725.
— (1928). Die cytologischen Grundlagen der Vererbung. Handb. d. Vererbungswiss., Bd. I B. [есть русский перевод].
— (1929), Beiträge zur Kausalanalyse der Mitose. II. Untersuchungen an den Spermatocyten von Chorthippus (Stenobothrus) lineatus Panz. Roux, Arch. f. Entwicklungsmech. d. Organismen, Bd. 118, S. 359.
— (1929), Beiträge zur Kausalanalyse der Mitose. III. Untersuchungen an den Staubfadenhaarzellen und Blattmeristemzellen von Tradescantia virginica. Zeitschr. f. Zellforsch. u. mikr. Anat., Bd. 10, H. 1, S. 73.
— u. Huth, W. (1933), Zur Teilungsautonomie der Chromosomen. Zeitschr. f. Zellforsch. u. mikr. Anat., Bd. 17, H. 1, S. 51.
Beneden, E. van (1883), Recherches sur la maturation de l'oeuf, la fécondation et la division cellulaire. Arch. d. Biol., T. 4, p. 265.
Berlin, H. (1924), Untersuchungen über Monocystideen in den Vesiculae seminales der schwedischen Oligochäten. Arch. f. Protistenk., Bd. 48, S. 1.
Bonnet, J. (1914), Reproduction sexuée et alternance des générations chez les algues. Progr. Rei Bot., T. 1, p. 5.
Boveri, Th. (1899), Die Entwicklung von Ascaris megalocephala mit besonderer Rücksicht auf die Kernverhältnisse. Festschr. f. C. von Kupffer.
— (1887—1907), Zellenstudien, I—V. Jena.
— (1904), Ergebnisse über die Konstitution der chromatischen Kernsubstanz. Jena.
Bower, F. O. (1889—91), On antithetic as distinguished from homologous alternation of generations in plants. Ann. Bot., Vol. 4, p. 347.
— (1913), Fortpflanzung der Archegoniaten. Handw. d. Naturw., Bd. 4, S. 186.
Buchner, P. (1915), Praktikum der Zellenlehre. Berlin, Borntträger.
— (1910), Das Schicksal des Keimplasmas der Sagitta. Festschr. f. R. von Hertwig, I. Bd. Jena.
— (1911), Die Reifeteilung des Seesterneies bei experimenteller Parthenogenese. Arch. f. Zellforsch., Bd. 6, S. 577.
Bütschli, O. (1882), Gedanken über Leben und Tod. Zool. Anz., Bd. 5, S. 64.
Carothers, E. E. (1917), The segregation and recombination of homologous chromosomes. Journ. Morphol., Vol. 28, p. 445.
Chambers, R. (1919), Changes in protoplasmic consistency and their ralation to cell-division. Journ. of gen. Physiol., Vol. 2.
Church, A. H. (1898), The polymorphy of Cutleria multifida. Grev. Ann. of Bot., Vol. 12, p. 75.
Coulter, I. M. and Chamberlain, J. (1903), Morphology of Angiosperms. New York and London.
Delage et Goldsmith (1913), La parthénogénèse naturelle et expérimentale. Paris, Flammarion.
Elpatiewsky, W. (1909), Die Urgeschlechtszellenbildung bei Sagitta. Anat. Anz. (19 Fig.), Bd. 35, S. 226.
— (1910), Die Entwicklungsgeschichte der Genitalprodukte bei Sagitta. Biol. Zeitschr. (3 Fig.), Bd. 1, S. 333.
Ernst, A. (1913), Fortpflanzung der Gewächse. (Samenpflanzen.) Handw. d. Naturw., Bd. 4, S. 227.
Farmer and Digby (1907), Studies in apospory and apogamy in ferms. Ann. Bot., Vol. 21, p. 161.
Fischer, E. (1913), Fortpflanzung der Pilze. Handw. d. Naturw., Bd. 4, S. 178.
Gallardo, A. (1909), La division de la cellule phénomène bipolare de charactère électrocolloidal. Arch. f. Entwicklungsmech., Bd. 28, S. 125.
Gerassimoff, J. (1901), Über den Einfluß des Kerns auf das Wachstum der Zelle. Bull. de la Soc. des Natur. Moskau.
— (1902), Die Abhängigkeit der Größe der Zelle von der Menge ihrer Kernmasse. Zeitschr. f. allg. Physiol., Bd. 1, S. 220.
Godlewsky, E. jun., (1914), Physiologie der Zeugung. Handb. d. vergl. Physiol., herausgegeben von Winterstein. Bd. 3, 2. Hälfte. Jena.
Goetsch, W. (1921/22), Beiträge zum Unsterblichkeitsproblem der Metazoen. I.—III. Biol. Centralbl., Bd. 41 u. 42.
Granata, L. (1914), Ricerche sul ciclo evolutivo di Haplosporidium limnodrili Granata. Arch. f. Protistenk., Bd. 37, S. 47.
Gurwitsch, A. (1926), Das Problem der Zellteilung, physiologisch betrachtet. Monogr. Gesamtgeb. d. Phys. d. Pflanzen u. Tiere, Bd. 11. Berlin, Springer.

Haberlandt, G. (1919—1920), Zur Physiologie der Zellteilung. III.—V. Mitteilung. Sitzber. Akad. d. Wiss. Berlin.
— (1923), Wundhormone als Erreger von Zellteilungen. Beiträge z. allg. Bot., Bd. 2, S. 1.
Hämmerling, J. (1924), Die ungeschlechtliche Fortpflanzung und Regeneration bei Aeolosoma hemprichi. Zool. Jahrb., Abt. allg. Zool., Bd. 41, S. 581.
Hartmann, M. (1904), Die Fortpflanzungsweisen der Organismen, Neubenennung und Einteilung derselben, erläutert an Protozoen, Volvocineen und Dicyemiden. Biol. Centralbl., Bd. 24, S. 18 u. 35.
— (1906), Tod und Fortpflanzung. München.
— (1914), Der Generationswechsel der Protisten und sein Zusammenhang mit Reduktions- und Befruchtungsproblem. Verh. d. Deutsch. Zool. Ges., Bd. 24, S. 15.
— (1915), Mikrobiologie, Allg. Biologie der Protisten. Kultur d. Gegenwart, Abt. Biologie. Leipzig.
— (1919), Über die Kern- und Zellteilung von Chlotogonium elongatum. Arch. f. Protistenk., Bd. 39, S. 1.
— (1921), Die dauernd agame Zucht von Eudorina elegans. Arch. f. Protistenk., Bd. 43, S. 223.
— (1922), Über den dauernden Ersatz der ungeschlechtlichen Fortpflanzung durch fortgesetzte Regeneration. Biol. Centralbl., Bd. 42, S. 364.
— (1926), Über experimentelle Unsterblichkeit von Protozoen-Individuen. Naturwissenschaften, Bd. 14, S. 483.
— (1928), Praktikum der Protozoologie, 5. Aufl. Jena, G. Fischer.
— (1929), Fortpflanzung und Befruchtung als Grundlage der Vererbung. Handb. d. Vererbungswiss., Bd. I A.
— u. Chagas (1910), Flagellatenstudien. Mem. Inst. Osw. Cruz, Rio de Janeiro, Vol. 2, p. 64.
— — (1910), Über die Kernteilung von Amoeba hyalina Dang. Ibid., Vol. 2, p. 159.
— u. Schilling (1917), Die pathogenen Protozoen. Berlin.
Heberer, G. (1925), Die Idiomerie in den Furchungsmitosen von Cyclops viridis Jurine. Zeitschr. f. mikr.-anat. Forschg., Bd. 10.
Hegner, R. W. (1914), The germ cell cycle in animals. New York.
Heidenhain, M. (1896), Ein neues Modell zum Spannungsgesetz der zentrierten Systeme. Verh. d. Anat. Ges. Berlin, 1896.
— (1911), Plasma und Zelle. 2. Lief. Jena.
Heilbronn, A. (1922), Eine neue Methode zur Bestimmung der Viskosität lebender Protoplasten. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 61, S. 284.
Hertwig, R. (1908), Über neue Probleme der Zellenlehre. Arch. f. Zellforsch., Bd. 1, S. 1.
Hoyt, W. (1910), Alternation of generation and physiology of sexuality in Dictyota dichotoma. Bot. Gaz., Vol. 50, p. 55—57.
Huth, W. (1913), Zur Entwicklungsgeschichte der Thalassicolien. Arch. f. Protistenk., Bd. 30, S. 1.
Jollos, V. (1916), Die Fortpflanzung der Infusorien und die potentielle Unsterblichkeit der Einzelligen. Biol. Centralbl., Bd. 36, S. 497.
— (1921), Experimentelle Protistenstudien. I. Untersuchungen über Variabilität und Vererbung bei Infusorien. Arch. f. Protistenk., Bd. 43, S. 1.
Klebs, G. (1896), Die Bedingungen der Fortpflanzung bei einigen Algen und Pilzen. Jena, G. Fischer.
— (1899), Über den Generationswechsel der Tallophyten. Biol. Centralbl., Bd. 19, S. 209.
— (1913), Fortpflanzung der Gewächse (Physiologie). Handw. d. Naturw., Bd. 4, S. 276.
— (1917), Über das Verhältnis von Wachstum und Ruhe bei den Pflanzen. Biol. Centralbl., Bd. 37, S. 373.
Korschelt, E. (1924), Lebensdauer, Altern und Tod., 3. Aufl., Jena.
— (1913), Ei und Eibildung. Handw. d. Naturw., Bd. 3, S. 1.
— u. Heider (1903), Eireifung, Samenreifung und Befruchtung. Lehrb. d. vergl. Entwicklungsgesch., Allg. Teil, Lief. 2.
Kühn, A. (1921), Untersuchungen zur kausalen Analyse der Zellteilung, I. Arch. f. Entwicklungsmech., Bd. 46, S. 2.
Küster, E. (1915), Zelle und Zellteilung. Handw. d. Naturw., Bd. 10, S. 748.
Langhans, V. H. (1909), Experimentelle Untersuchungen zu Fragen der Fortpflanzung, Variation und Vererbung bei Daphniden. Verhandlg. d. Deutsch. Zool. Ges.
Lauterborn (1896), Untersuchungen über Bau, Kernteilung und Bewegung der Diatomeen. Leipzig.
Loeb, J. (1913), Artficial parthenogenesis and fertilization. Univ. Chicago Press.
Lillie, R. S. (1910/11), The physiology of cell-divisions. 2, 3. Amer. Journ. Physiol., Vol. 26, 27. 4. Journ. of. Morph., Vol. 22.

Luntz, A. (1926), Untersuchungen über den Generationswechsel der Rotatorien, I. Biol. Centralbl., Bd. 46, S. 233 u. 257.
— (1929), Untersuchungen über den Generationswechsel der Rädertiere. II. Der zyklische Generationswechsel von Brachionus bakeri. Biol. Centralbl., Bd. 49, H. 4, S. 193.
Marchal, P. (1904), Recherches sur la biologie et le développement des Hyménoptères parasites, I. Arch. Zool. exp. gén., Sér. 4, T. 2, p. 257.
Marchal, El. et Em. (1906—1909), Aposporie et sexualité chez les mousses. Bull. Ac. Roy. Belg.
Moenkaus, W. J. (1904), The development of hybrids between Fundulus heteroclitus and Menidia notata. Amer. Journ. Anat., Vol. 3, p. 29.
Morgan, T. H. (1896), The production of artificial astrospheres. Arch. f. Entwicklungsmech., Bd. 3, S. 339.
Müller-Calé, C. (1913), Über die Entwicklung von Cypris incongruens. Zool. Jahrb., Abt. Anat., Bd. 36, S. 113.
Oltmanns, F. (1913), Fortpflanzung der Algen. Handw. d. Naturw., Bd. 4, S. 171.
— (1922/23), Morphologie und Biologie der Algen. I—III. 2. Aufl. Jena, G. Fischer.
Osterhout, W. I. V. (1897), Über die Entstehung der karyokinetischen Spindel bei Equisetum. Pringsheim Jahrb. f. Bot., Bd. 30, S. 159.
Popoff, M. (1908/09), Experimentelle Zellstudien, 1—3. Arch. f. Zellforsch., Bp. 1, 3, 4.
— (1931), Die Zellstimulation. Berlin.
Prowazek, S. v. (1910), Physiologie der Einzelligen. Leipzig.
Rhumbler, L. (1903), Mechanische Erklärung der Ähnlichkeit zwischen magnetischen Kraftliniensystemen und Zellteilungsfiguren. Arch. f. Entwicklungsmech., Bd. 16, S. 476.
Rosenberg, O. (1904), Über die Indivdiualität der Chromosomen im Pflanzenreich. Flora, Bd. 93, S. 251.
Sakamura, T. (1927a), Chromosomenforschung an frischem Material. Protoplasma, Bd. 1, S. 537.
— (1927 b), Fixierung von Chromosomen mit siedendem Wasser. Bot. Papers, Bd. 41.
Sauvageau, C. (1908), Sur la germination parthénogénétique du Cutleria adspersa. III. u. V. Compt. Rend. Soc. Biol., III, T. 64, p. 698; V, T. 65, p. 165.
— (1908), Sur la germination des zoospores de l'Aglozonia melanoidea. Compt. Rend. Soc. Biol., T. 64, p. 697.
Scharffenberg, U. v. (1910), Studien und Experimente über die Eibildung und den Generationszyklus von Daphnia magna. Int. Rev. Hydrobiol., Hydrogr., T. 3, Suppl. 1.
— (1914), Weitere Untersuchungen an Cladoceren über die experimentelle Beeinflussung des Geschlechts und der Dauereibildung. Rev. Hydrobiol. Hydrogr., Suppl. 6/7.
Schleip, W. (1915), Lebenslauf, Alter und Tod des Individuums. Kultur d. Gegenwart, Allg. Biologie, III, Teil. IV, Bd. 1.
Schreiber, E. (1925), Zur Kenntnis der Physiologie und Sexualität höherer Volvocales. Zeitschr. f. Bot., Bd. 17, S. 337.
Schulze, P. (1918), Die Bedeutung der interstitiellen Zellen für die Lebensvorgänge bei Hydra. Sitzber. d. Ges. naturf. Freunde.
Shearer, C. and Lloyd, D. J. (1913), On methods of producing artificial parthenogenesis in Echinus esculentus and the rearing of the parthenogenetic plutei through metamorphosis. Quart. Journ. Micr. Sc., Vol. 58, p. 523.
Shull, A. F. (1910), Studies in the life cycle of Hyd. senta. I—III. Journ. exp. Zool., Vol. 8, 10, 12.
— (1910), The artificial production of the parthenog. and sexual phases of the life cycle of Hydatina senta. Amer. Nat., Vol. 44.
— (1925), Sex and parthenogenetic-bisexual cycle. Am. Nat., Vol. 59, p. 138.
Spek, J. (1918), Oberflächenspannungsdifferenzen als eine Ursache der Zellteilung. Arch. f. Entwicklungsmech., Bd. 54, S. 5.
Storch, O. (1924), Die Eier der heterogonen Rädertiere. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat., Bd. 45, S. 309.
Täckholm, G. (1922), Zytologische Studien über die Gattung Rosa. Acta Bergiani, Bd. 7, S. 3.
Tauson, A. (1924), Die Reifungsprozesse der parthenogenetischen Eier von Asplanchna intermedia Huds. Zeitschr. f. Zellen- und Gewebelehre, Bd. 1, S. 57.
— (1925), Wirkung des Mediums auf das Geschlecht des Rotators Asplanchna intermedia Huds. Int. Rev. Hydrobiol., Hydrogr., Bd. 13, S. 130 u. 282.
— (1926), Über die Wirkung des Mediums auf das Geschlecht des Rotators Asplanchna intermedia Huds. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 107, S. 355.

Tischler, G. (1915), Chromosomenzahl, Form und Individualität im Pflanzenreiche. Progr. Rei, Bot., Vol. 5, p. 5.
Vejdovsky, F., und Mrazek, A. (1903), Umbildung des Cytoplasmas während der Befruchtung und Zellteilung. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 62, S. 431.
Warburg, O. (1908), Beobachtungen über Oxydationsprozesse im Seeigelei. Hoppe-Seilers Zeitschr., Bd. 57, S. 1.
— (1910), Über Oxydationen in lebenden Zellen nach Versuchen am Seeigelei. Hoppe-Seilers Zeitschr. f. physiol. Chemie, Bd. 66, S. 305.
Wassilieff, A. (1902), Über künstliche Parthenogenese des Seeigeleies. Biol. Centralbl., Bd. 22, S. 758.
Weismann, A. (1882), Über die Dauer des Lebens. Jena.
Wettstein, F. v. (1924), Morphologie und Physiologie des Formwechsels der Moose auf genetischer Grundlage. Zeitschr. ind. Abst., Bd. 33, S. 1.
— R. v. (1933), Handb. d. system. Botanik, 4. Aufl. Wien, F. Deuticke.
Whitney, D. D. (1914), The influence of food in controlling sex in Hydatina senta. Journ. exp. Zool., Vol. 17, p. 545.
— (1916), The control of sex by food in five species of rotifers. Journ. exp. Zool., Vol. 20, p. 263.
Wilson, E. B. (1925), The cell in development and heredity, 3. Aufl. New York.
Winkler H. (1908), Parthenogenesis und Apogamie im Pflanzenreiche. Progr. Rei Bot., Vol. 2, p. 3.
— (1920), Verbreitung und Ursache der Parthenogenesis im Pflanzen- und Tierreiche. Jena.
Woltereck, W. (1911), Über Veränderung der Sexualität bei Daphniden. Int. Rev. Hydrobiol., Hydrogr., Bd. 4, S. 91.
Woodruff, L. L., u. Erdmann, Rh. (1914), A normal periodic reorganization process without cell-fusion in Paramaecium. Journ. exp. Zool., Vol. 17, p. 425.
— (1921), The present status of the long-continued pedigree culture of Paramaecium. Proc. Nat. Acad., Vol. 7, p. 1.
Yamanouchi, S. (1912), The life history of Cutleria. Bot. Gaz., Vol. 54, p. 442.
Гурвич (1934), Митогенетическое излучение, ВИЭМ.
Залкинд и Франк (1930), Митогенетические лучи и деление клетки, Гиз.
Курсанов, Комарницкий и Флеров (1933), Курс низших растений, Медгиз.
Мясоедов (1935), Явления размножения и пола в органическом мире, Томск.
Франк (1935), Митогенетические лучи, Изд. Ак. наук.

В. Оплодотворение и пол

Allen, Ch. E. (1919), The basis of sex inheritance in Sphaerocarpus. Proc. Am. phil. Soc., Vol. 58, p. 289.
Alverdes, F. (1921), Das Verhalten des Kernes der mit Radium behandelten Spermatozoen von Cyclops nach der Befruchtung. Arch. f. Entwicklungsmech., Bd. 47, S. 375.
Ankel, W. E. (1929), Gerichtete und willkürliche Geschlechtsbestimmung. Natur und Museum, Bd. 11, H. 6, S. 273.
— (1930), Über das Vorkommen und die Bedeutung zwittriger Geschlechtszellen bei Prosobranchiern. Biol. Centralbl., Bd. 50, H. 8. 513.
v. Baehr, W. (1909), Die Oogenese bei einigen viviparen Aphididen und die Spermatogenese von Aphis saliceti, mit besonderer Berücksichtigung der Chromatinverhältnisse. Arch. f. Zellforsch., Bd. 3, S. 269.
Belař, K. (1923), Untersuchungen an Actinophrys sol Ehrenberg I. Arch. f. Protistenk., Bd. 46, S. 1.
— (1924), Untersuchungen an Actinophrys sol Ehrenberg II. Arch. f. Protistenk., Bd. 48 S. 371.
— (1924), Die Cytologie der Merogonie bei freilebenden Rhabditis-Arten. Zeitschr. f. Zellen- und Gewebelehre Bd. 1, S. 1.
— (1925), Der Chromosomenbestand der Melandriumzwitter. Zeitschr. f. ind. Abst. Bd. 39, S. 184.
— (1931), Befruchtung. Handw. d. Naturw., II. Aufl., I. Bd., S. 760.
Berthold (1881), Geschlechtliche Fortpflanzung der eigentlichen Phäosporeen. Mittlg. Zool. Station Neapel, Bd. 2, S. 401.
Blackman, V. H. (1904), On the fertilization, alternation of generations and general cytology of the Uredineae. Ann. Bot., Vol. 18, p. 323.
— and Fraser, C. I. (1906), Further studies on the sexuality of the Uredineae. Ann. Bot., Vol. 20, p. 35.

Blakeslee, A. F. (1904), Sexual reproduction in the Mucorineae. Proc. Am. Ac. Arts a. Sc., Vol. 40, p. 205—319 (4 Taf.).
— (1920), Sexuality in mucors. Science. Vol. 51, p. 403.
— Welch, D. S. und Bergner, A. D. (1927), Sexual dimorphism in mucorales I., Bot. Gaz. 54.
— und Cartledge, J. L. (1927), Sexual dimorphism in Mucorales II. Bot. Gaz., 54.
Bonnevie, K. (1908). Chromosomenstudien I. Chromosomen von Ascaris, Allium und Amphiuma. Ein Beitrag zur Lehre der Chromosomenindividualität. Arch. f. Zellforsch., Bd. 1, S. 450.
Boveri, Th. (1895), Über das Verhalten der Centrosomen bei der Befruchtung des Seeigeleies, nebst allgemeinen Bemerkungen über Centrosomen und Verwandtes. Verhandlg d. Phys.-med. Ges. Würzburg, N. F., Bd. 29, S. 1.
— (1911), Über das Verhalten des Geschlechtschromosoms bei Hermaphroditismus. Beobachtungen an Rhabditis nicrovenosa. Verhandlg. d. Phys.-med. Ges. Würzburg, N. F. Bd. 41.
Brauer, A. (1893), Zur Kenntnis der Reifung des parthonogenetisch sich entwickelnden Eies von Artemia salina. Arch. f. mikr., Anat., Bd. 43, S. 161.
Bridges, C. B. (1925), Sex in relation to chromosomes and genes. Amer. Naturalist. Bd. 59.
Buchner, P. (1915), Praktikum der Zellenlehre. Berlin.
Burgeff, H. (1915), Untersuchungen über Sexualität, Variabilität und Vererbung bei Phycomyces nitens. Flora, Bd. 108, S. 353.
Bütschli, O. (1876), Studien über die ersten Entwicklungsvorgänge der Eizelle, die Zellteilung und die Konjugation der Infusorien. Abh. Senck. Nat. Ges. Frankfurt, Bd. 10.
— (1888—89), Protozoen, Bd. 3, Infusoria, S. 1642, Bronns Klassen u. Ordnungen.
Carothers, E. E. (1913), The mendelian ratio in relation to certain orthopteran chromosomes. Journ. Morph., Vol. 24.
— (1917), The segregation and recombination of homologous chromosomes found in two genera of Acrididae (Orthoptera). Journ. Morph., Vol. 28.
— (1931), The Maturation Divisions and Segregation of Heteromorphic Homologous Chromosomes in Acrididae (Orthoptera). The Biol. Bulletin, Vol. 61.
Christman, A. H. (1905), Sexual reproduction in the rusts. Bot. Gaz., Vol. 44, p. 267.
— (1907), The alternation of generations etc. in the rusts. Bot. Gaz., Vol. 39.
Claussen, B. (1912), Zur Entwicklungsgeschichte der Ascomyceten Pyronema confluens. Zeitschr. f. Bot., Bd. 4.
Correns, C. (1928), Bestimmung, Vererbung und Verteilung des Geschlechts bei den höheren Pflanzen. Handb. d. Vererbungswiss., Bd. II C.
Dobell, C. C. (1915), The life history and chromosome cycle of Aggregata eberthi. Parasitology, Vol. 17, p. 1.
— and Jameson, A. P. (1915), The chromosome cycle in Coccidia and Gregarines. Proc. Roy. Soc., Ser. B, Vol. 89, p. 83.
Dodge, B. O. (1930), Breding Albinistic Strains of the Monilia Bread Mold. Mycologia. Bd. 22, No. 1, p. 9.
Dogiel, V. (1925), Die Geschlechtsprozesse bei Infusorien, speziell den Ophryoscoleciden. Arch. f. Protistenk., Bd. 50, S. 283.
Enriques, P. (1907), La coniugazione negli Infusori, I. Arch. f. Protistenk., Bd. 9.
Ernst, A (1913), Fortpflanzung der Gewächse. 4. Samenpflanzen. Handw. d. Naturw., Bd. 4, S. 227.
Fraser, H. C. J. (1908), Contributions to the cytology of Humaria rutilans. Ann. Bot., Vol. 22.
Gäumann, E. (1926), Vergleichende Morphologie der Pilze. Jena.
Gelei, J. v. (1922), Weitere Studien über die Oogenese des Dendrocoelum, II. III. Arch. f. Zellforsch., Bd. 16.
Godlewski, jun., E. (1906), Untersuchung über die Bastardierung der Echiniden- und Crinoidenfamilie. Arch. f. Entwicklungsmech. d. Organism., Bd. 20, S. 579.
Goldschmidt, R. (1920), Mechanismus und Physiologie der Geschlechtsbestimmung. Berlin. [есть русский перевод].
— (1931), Die sexuellen Zwischenstufen. Springer, Berlin. Monogr. a. d. Ges.-Gebiet d. Physiol. d. Pfl. u. Tiere, Bd. 23.
— (1932), Prä- oder Postreduktion der Chromosomen? Naturwissenschaften, 20. Jahrg., H. 21, S. 359.
Goroschankin (1890/91), Beiträge zur Kenntnis der Morphologie und Systematik der Chlamydomonaden, I. und II. Bull. d. Soc. Nat. Moskau.
Grégoire, V. (1905/10), Les résultats acquis sur les cinèses de maturation dans les deux règnes. La Cellule, II, T. 22, p. 220; T. 26, p. 223.

Gross, F. (1932), Untersuchungen über die Polyploidie und die Variabilität bei Artemia salina. Naturwiss., Bd. 20.
Guignard, L. (1898), Sur les anthérozoïdes et la double copulation chez les végétaux angiospermes. Rev. gén. de Bot., T. 2.
Guilliermond, A. (1909), Recherches cytologiques et taxonomiques sur les Endomycètes. Rev. gén. Bot., T. 21.
— (1910), La sexualité chez les champignons. Bull. Scient. France et Belg., T. 44, p. 109.
Haecker, V. (1895), Über die Selbständigkeit der väterlichen und mütterlichen Kernbestandteile. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 46.
— (1902), Die Autonomie der väterlichen und mütterlichen Kernsubstanz vom Ei bis zu den Fortpflanzungszellen. Anat. Anz., Bd. 20.
Harper (1900), Sexual reproduction in Pyronema confluens. Ann. of Bot., Vol., 14, p. 321.
Hartmann, M. (1909), Autogamie bei Protisten und ihre Bedeutung für das Befruchtungsproblem. Arch. f. Protistenk., Bd. 14, S. 264.
— (1918), Ergebnisse und Probleme der Befruchtungslehre im Lichte der Protistenforschung. Naturwissensch., Bd. 6, S. 349 u. 368.
— (1925), Untersuchungen über relative Sexualität. Biol. Centralbl., Bd. 45, S. 449.
— (1925), Über relative Sexualität bei Ectocarpus siliculosus. Naturwissensch., Bd. 13, S. 975.
— (1928), Praktikum der Protozoologie. 5. Aufl., Jena.
— (1929), Verteilung, Bestimmung und Vererbung des Geschlechts bei den Protisten und Thallophyten. Hand. d. Vererbungswissenschaft, E. Bd. II.
— (1930) Die Sexualität der Protisten und Thallophyten und ihre Bedeutung für eine allgemeine Sexualitätstheorie. Zeitschr. f. ind Abst.- und Vererbungslehre, Bd. 54, H ½, S. 76.
— (1932) Neue Ergebnisse zum Befruchtungs- und Sexualtiätsproblem (Nach Untersuchungen von M. Hartmann, J. Hämmerling und F. Moewus.) Naturwissenschaften, 20. Jahrg., H. 31, S. 567.
— u. Nägler (1908), Copulation bei Amoeba diploidea mit Selbständigbleiben der Gametenkerne während des ganzen Lebenszyklus. Sitz.-Ber. d. Ges. naturf. Freunde Berlin. Jahrgang 1908, Nr. 4.
Hemleben, H. (1922), Über den Kopulationsakt und die Geschlechtsverhältnisse der Zygnemales. Bot. Arch., Bd. 2, S. 249, 261.
Herbst, C. (1906, 07, 09, 12), Vererbungsstudien I—II. Arch. f. Entwicklungsmech., Bd. 21, 22, 24, 27, 34.
Hertwig, G. (1911 a), Parthenogenesis bei Wirbeltieren, hervorgerufen durch artfremden, radiumbestrahlten Samen. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 81, S. 87.
— (1911 b), Radiumbestrahlung unbefruchteter Froscheier und ihre Entwicklung nach Befruchtung mit normalem Samen. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 77, S. 165.
— (1921), Das Sexualitätsproblem. Biol. Zentralbl., Bd. 41, S. 49.
— O. (1875—78), Beiträge zur Kenntnis der Bildung, Befruchtung und Teilung des tierischen Eies. I—VI. Morph. Jahrb., Bd. 1, 3 u. 4.
— P. (1920), Abweichende Form der Parthenogenese bei einer Mutation von Rhabditis pellio. Arch. f. mikr. Anat., Festschr. f. O. Hertwig, Bd. 34.
— R. (1889), Über die Konjugation der Infusorien. Abh. d. Akad. Wiss. München, Bd. 17, S. 1.
— (1902), Über Wesen und Bedeutung der Befruchtung. Sitz.-Ber. Akad. Wiss. München, Bd. 32, S. 57.
— (1904), Über Parthenogenesis der Infusorien und die Depressionszustände der Protozoen. Biol. Zentralbl., Bd. 34, S. 557.
— (1906), Eireife und Befruchtung. Handb. vergl. exp. Entwicklungsl., Bd. 1, Jena.
— (1912), Über den derzeitigen Stand des Sexualitätsproblems. Biol. Zentralbl., Bd. 32, S. 1, 65, 129.
Hüttig, W. (1931), Über den Einfluss der Temperatur auf die Keimung und Geschlechtsverteilung bei Brandpilzen. Zeitschr. f. Bot., Bd. 24, S. 529.
Jennings, H. S. (1912), Age, death and conjugation in the light of work on lower organisms. Harvey Lecturers, 1911—12, Pop. Sci, Mo., Vol. 80.
— (1920), Life and death, heredity and evolution in unicellular organisms. Badger, Boston.
Jollos, V. (1916), Die Fortpflanzung der Infusorien und die potentielle Unsterblichkeit der Einzelligen. Biol. Zentralbl., Bd. 36, S. 497.
Kauffmann, H. (1914), Über den Entwicklungsgang der Cylindrocystis. Zeitschr. f. Bot., Bd. 6, S. 721.
Keuneke, W. (1924), Über die Spermatogenese einiger Dipteren. Zeitschr. f. Zellen- und Gewebelehre, Bd. 1, S. 357.

Klebs, G. (1896), Die Bedingungen der Fortpflanzung bei einigen Algen und Pilzen, Iena, 543 S.
— (1899), Generationswechsel der Thallophyten. Biol. Zentralbl., Bd. 19, S. 209—226.
Klein, L. (1889), Morphologische und biologische Studien über die Gattung Volvox. Pringsheims Jahrb., Bd. 20, S. 133.
Kniep, H. (1913), Beiträge zur Kenntnis der Hymenomyceten. I u. II. Zeitschr. f. Bot., Bd. 5, S. 593.
— (1915), Ibidem, III. Bd. 7, S. 369.
— (1919), Über morphologische und physiologische Geschlechtsdifferenzierung. Verh. Phys-med. Ges. Würzburg, N. F., Bd. 46, S. 1.
— (1922), Über Geschlechtsbestimmung und Reduktionsteilung. Verhandlg. Phys.-med. Ges. Würzburg, N. F., Bd. 47, S. 1.
— (1928), Die Sexualität der niederen Pflanzen. Differenzierung, Verteilung, Bestimmung und Vererbung des Geschlechts bei den Thallophyten. Fischer, Jena.
Krüger, E. (1912), Die phylogenetische Entwicklung der Keimzellenbildung einer freilebenden Rhabditis. Zool. Anz., Bd. 40, S. 233.
Kupelwieser, H. (1912), Weitere Untersuchungen über die Befruchtung des Seeigeleies durch Wurmsperma. Arch. f. Zellforsch., Bd. 8, S. 352.
Léger, L. (1904), La reproduction sexuée chez le Stylorhynchus. Arch. f. Protistenk., Bd. 3, S. 303.
Loeb, J. (1912), Über den Mechanismus der heterogenen Befruchtung. Arch. f. Entwicklungsmech., Bd. 40, S. 310.
Macfarland, F. M. (1897), Zelluläre Studien an Molluskeneiern. Zool. Jahrb., Anat. Abt., Bd. 10.
Maupas, E. (1888), Recherches expérimentales sur la multiplication des infusoires ciliés. Arch. Zool. Exp., 2. Sér., T. 6, p. 165.
— (1889), Sur le rajeunissement karyogamique chez les cillés. Arch. Zool. gén., Sér. 2, T. 7, p. 149.
Meves, Fr. (1907), Spermiocytententeilungen bei der Honigbiene (Apis mellifica), nebst Bemerkungen über Chromatinreduktion. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 70, S. 414.
Moreau, R. (1914), Recherches sur la reproduction des Mucorineae. La Bot., T. 13, p. 1.
Morgan, Th. H. (1909), A biological and cytological study of sex determination in Phylloxerans and Aphids. Journ. of exp. Zool., Vol. 7, p. 239.
Mulsow, K. (1913), Der Chromosomencyklus bei Ancyracantus cystidicola Rud. Arch. f. Zellforsch., Bd. 9, S. 63.
Nachtsheim, H. (1913), Cytologische Studien über die Geschlechtsbestimmung bei der Honigbiene (Apis mellifica L.), Arch. f. Zellforsch., Bd. 11, S. 169.
Nawaschin, S. (1898), Resultate einer Revision der Befruchtungsvorgänge bei Lilium martagon und Fritillaria tenella. Bull. Ac. Petersburg, 5. Ser., Bd. 9, S. 377.
Oltmanns, Fr. (1899), Über die Sexualität der Ectocarpeen. Flora, Bd. 86, S. 86.
— (1922), Morphologie und Biologie der Algen. 2. Aufl., Jena.
Prandtl, H. (1906), Die Konjugation von Didinium nasutum. Arch. f. Protistenk., Bd. 7, S. 229.
Reichenow, E. (1921), Die Hämococcidien der Eidechsen. Vorbemerkungen und I. Teil. Die Entwicklungsgeschichte von Karyolysus. Arch. f. Protistenk., Bd. 42, S. 179.
Rückert, J. (1894), Zur Eireifung der Copepoden. Anat. Hefte, Bd. 4.
— (1895), Über das Selbständigbleiben väterlicher und mütterlicher Kernsubstanzen usw. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 45.
Schaudinn, F. (1900), Untersuchungen über den Generationswechsel bei Coccidien. Zool. Jahrb., Abt., Anat., Bd. 13, S. 197.
— (1905), Neuere Forschungen über die Befruchtung bei Protozoen. Verh. Deutsch. Zool. Ges., 1905.
Schleip, W. (1912), Das Verhalten des Chromatins bei Angiostomum nigrovenosum. Arch. f. Zellforsch., Bd. 7, S. 87.
— (1913), Geschlechtsbestimmende Ursachen im Tierreich. Ergeb. Fortschr. Zool., Bd. 3, S. 165.
Schrader, F. (1923), Haploidie bei einer Spinnmilbe. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 97.
— (1928), The Sex Chromosomes. Borntträger, Berlin.
Schreiner, A., und K. E. (1906), Neue Studien über die Chromatinreifung der Geschlechtszellen. I. Die Reifung der männlichen Geschlechtszellen von Tomopteris onisciformis. Arch. f. Biol., Bd. 22, S. 419.
Schulze, B. (1927), Zur Kenntnis einiger Volvocales. Arch. f. Protistenk., Bd. 58, S. 508.

Schwartz, H. (1932), Der Chromosomenzyklus von Tetraneura ulmi de Geer. Zeitschr. f. Zellforsch., Bd. 15, H. 4, S. 645.
Seiler, J. (1917), Geschlechtschromosomenuntersuchungen an Psychiden. Zeitschr. ind. Abstl., Bd. 18, S. 81.
— (1920), Geschlechtschromosomenuntersuchungen an Psychiden I. Arch. f. Zellforsch., Bd. 15, S. 249.
— (1921, 1922), Geschlechtschromosomenuntersuchungen an Psychiden. II, III. Arch. f. Zellforsch., Bd. 16, S. 19 u. 171.
— (1925), Ergebnisse aus Kreuzungen von Schmetterlingsrassen mit verschiedener Chromosomenzahl. Arch. d. Julius Klaus-Stiftung, Bd. 1.
Smith, G. (1906), Rhizocephala. Fauna und Flora d. Golfs von Neapel, Monographie, Bd. 29.
— (1910), Studies in the experimental analysis of sex. I—VII. Quart. Journ. micr. Sc., Vol. 54, 55, 56, 57.
Stow, I. (1930), Experimental Studies on the Formation of the Embryosac-like Giant Pollen Grain in the Anther of Hyacinthus orientalis. Cytologia, Bd. 1, No. 4, p. 417.
Strasburger, E. (1892), Schwärmsporen, Gameten, pflanzliche Spermatozoiden und das Wesen der Befruchtung. Histol. Beiträge, Bd. 4.
— (1909), Zeitpunkt der Bestimmung des Geschlechts, Apogamie, Parthenogenesis. Histol. Beiträge, Bd. 7.
Swarczewsky, B. (1914), Über den Lebenscyklus einiger Haplosporidien. Arch. f. Protistenk., Bd. 33, S. 49.
Tischler, G. (1921), Allgemeine Pflanzenkaryologie. Berlin.
Tröndle, A. (1911), Über die Reduktionsteilung in den Zygoten von Spirogyra und über die Bedeutung der Synapsis. Zeitschr. f. Bot., Bd. 3, S. 593.
Webber, H. I. (1901), Spermatogenesis and fecondation of Zamia. Bull. Dept. Agric. Washington. Nr. 2.
Wenrich, D. H. (1916), The spermatogenesis of Phrynotettix magnus with special reference to synapsis and the individuality of the chromosomes. Bull. Mus. Comp. Zool., Harvard Coll., Vol. 60.
— (1917), Synapsis and chromosome organization in Chorthippus (Stenobothrus) curtipennis and Trimerotropis suffusa (Orthoptera). Journ. Morphol., Vol. 29, S. 471.
Wettstein, F. v. (1920), Künstliche haploide Parthenogenese bei Vaucheria und die geschlechtliche Tendenz ihrer Keimzellen. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., Bd. 38, S. 260.
— R. v. (1933), Handbuch der systematischen Botanik. 4. Aufl., Wien. 2. Teil im Erscheinen.
Wilson, E. B. (1905), The behavior of the idiochromosomes in Hemiptera. Journ. exp. Zool., Vol. 2, p. 371.
— (1905), The paired microchromosomes, idiochromosomes and hetrotropic chromosomes in Hemiptera. Journ. exp. Zool., Vol. 2, p. 507.
— (1905), The hromosomes in relation to the determination of sex in insects. Science, Vol. 22, p. 500.
— (1906), The sexual differences of the chromosomes in Hemiptera etc. Journ. exp. Zool., Vol. 3, p. 1.
— (1909), The «accessory» chromosome in Syromastes and Pyrrhocoris etc. Journ. exp. Zool., Vol. 6, p. 69.
— (1909), The chromosomes of Metapodius etc. Journ. exp. Zool., Vol. 6, p. 147.
Wilson, E. B. (1910), A new type of chromosome-combination in Metapodius. Journ. exp. Zool., Vol. 9, p. 53.
— (1911), A review of the chromosomes of Nezara with some more general considerations. Journ. Morphol., Vol. 22, p. 71.
— (1911), The sex-chromosomes. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 77, S. 249.
— (1912), Observations on the maturation-phenomena in certain Hemiptera and other forms. Journ. exp. Zool., Vol. 13, p. 345.
— (1925), The cell in development and heredity. 3. Aufl. New York.
Witschi, E. (1929), Bestimmung und Vererbung des Geschlechts bei Tieren. Handb. p. Vererbungswissenschaft, Bd. II D.
Лилли (1925), Проблемы оплодотворения, Гиз.
Некрасов (1930), Оплодотворение в животном царстве (там же библиография), Гиз.

С. Наследственность

Abonyi, A. (1915), Experimentelle Daten zum Erkennen der Artemia-Gattung. Zeitschrift wiss. Zool., Bd. 114, S. 95.

Allen, Ch. (1924—26), Gametophytic inheritance in Sphaerocarpus. I—III. Genetics, Vol. 9, 10, 11.
Baur, E. (1930), Einführung in die experimentelle Vererbungslehre. 7./11. Aufl., Berlin, Bornträger.
Belar, K., (1928), Die cytologischen Grundlagen der Vererbung. Handb. d. Vererbungswissensch., Bd. I B. [есть русский перевод].
Blakeslee, A. F. (1921), Types of mutations and their possible significance in evolution. Amer. Naturalist, Vol. 55, p. 254.
— (1922), Variations in Datura due to changes in chromosome number. Amer. Natur., Vol. 56, p. 16.
Bridges, C. B. (1913), Non-disjunction of the sex-chromosomes of Drosophila. Journ. exp. Zoool., Vol. 15, p. 587.
— (1916), Non-disjunction as a proof of the chromosome theory of heredity. Genetics, Vol. 1, p. 1.
— (1917), Deficiency. Genetics, Vol. 2, p. 445.
— (1922), The origin of variation in sexual and sex-limited characters. Amer. Natur., Vol. 56.
— (1925), Sex in relation to chromosomes and genes. Amer. Natur., Vol. 59, p. 127.
Boveri, Th. (1902), Die Konstitution der chromatischen Substanz. Jena.
Burgeff, H. (1914—15), Untersuchungen über Variabilität, Sexualität und Erblichkeit bei Phycomyces nitens Kunze. I und II. Flora 107, p. 258; 108, p. 353.
Claus, C., Grobben, K., und Kühn, A. (1932), Lehrbuch der Zoologie. 10. neubearbeitete Auflage des Lehrbuchs von C. Claus. Berlin, Springer.
Correns, C. (1900), G. Mendels Regel über das Verhalten der Nachkommenschaft der Rassenbastarde. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., Bd. 18, S. 158.
— (1902), Über den Modus und den Zeitpunkt der Spaltung der Anlagen bei den Bastarden vom Erbsentypus. Bot. Zeitg., Abt. II, Bd. 60, S. 65.
— (1906), Die Vererbung der Geschlechtsformen bei den gynodiöcischen Pflanzen. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., Bd. 24, S. 459.
— (1909), Vererbungsversuche mit blaß-gelbgrünen und buntblätterigen Sippen bei Mirabilis jalapa, Urtica pilulifera und Lunaria annua. Zeitschr. ind. Abst.- und Vererbungsl., Bd. 1, S. 291.
— (1909), Zur Kenntnis der Rolle von Kern und Plasma bei der Vererbung. Zeitschr. ind. Abst.- und Vererbungsl., Bd. 2, S. 331.
— (1913), Geschlechterverteilung und Geschlechtsbestimmung bei Pflanzen. Handw. d. Naturw., Bd. 4, S. 975.
— (1928), Bestimmung, Vererbung und Verteilung des Geschlechts bei den höheren Pflanzen. Handb. d. Vererbungswiss., Bd. II C.
— u. Goldschmidt, R. (1913), Die Vererbung und Bestimmung des Geschlechts Berlin.
Crew, F. A. E. (1923), Studies in intersexuality. I. Proc. of the Roy. Soc. London (A u. B), 95.
Goldschmidt, R. (1928), Einführung in die Vererbungswissenschaft. 5. Aufl. Berlin.
— (1920), Die quantitative Grundlage von Vererbung u. Artbildung. Berlin, Springer.
— (1920), Mechanismus und Physiologie der Geschlechtsbestimmung. Berlin, Bornträger. [есть русский перевод].
— (1920), Untersuchungen über Intersexualität. Zeitschr. f. ind. Abstl., Bd. 23, S. 1.
Gross, F. (1932), Untersuchungen über die Polyploidie und die Variabilität bei Artemia salina. Naturwissenschaften, 20. Jahrg., H. 51, S. 962.
Hartmann, M. (1918), Theoretische Bedeutung und Terminologie der Vererbungserscheinungen bei haploiden Organismen (Chlamydomonas, Phycomyces, Honigbiene). Zeitschr. f. ind. Abst.- und Vererbungsl., Bd. 20, S. 1.
Hurst, C. C. (1932), The Mechanism of Creative Evolution. Cambridge, The University Press.
Janssens, F. (1909), La théorie de la chiasmatypie. La Cellule, T. 25, p. 386.
— (1924), La chiasmatypie dans les insectes. La Cellule, T. 34, p. 135.
Jennings, H. S. (1908 u. 1909), Heredity, variation and evolution in Protozoa. I. Journ. exp. Zool., Vol. 6; II. Proc. Am. Phil. Soc., Vol. 47.
— (1909), Heredity and variation in the simplest organisms. Am. Nat., Vol. 43.
— and Lashley, K. G. (1913), Biparental inheritance and the question of sexuality in Paramaecium. Journ. exp. Zool., Vol. 14.
Johannsen, W. (1903), Über Erblichkeit in Populationen und in reinen Linien. Jena. [есть русский перевод].
— (1915), Experimentelle Grundlagen der Deszendenzlehre; Variabilität, Vererbung, Kreuzung, Mutation. Kultur d. Gegenwart, Allg. Biologie, Leipzig.

Jollos, V. (1913), Experimentelle Untersuchungen an Infusorien. Biol. Zentralbl., Bd. 12.
— (1914), Variabilität und Vererbung bei den Mikroorganismen. Zeitschr. ind. Abst.- u. Vererbungsl., Bd. 12.
— (1921), Experimentelle Protistenstudien. I. Untersuchungen über Variabilität und Vererbung bei Infusorien. Arch. Protistenk., Bd. 43, S. 1.
— (1924), Untersuchungen über Variabilität und Vererbung bei Arcellen. Arch. f. Protistenk., Bd. 49, S. 307.
— (1930), Studien zum Evolutionsproblem. I. Biol. Zentralbl., Bd. 50.
— (1931), Die experimentelle Auslösung von Mutationen und ihre Bedeutung für das Evolutionsproblem. Naturwissenschaften, Bd. 19.
— (1932), Weitere Untersuchungen über die experimentelle Auslösung erblicher Veränderungen bei Drosophila melanogaster. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbungsl., Bd. 62, S. 15.
Lang, A. (1914), Die experimentelle Vererbungslehre in der Zoologie seit 1900. Jena.
Marchal, El. et Em. (1907), Aposporie et sexualité chez les mousses. Bull. d. l'Acad. Roy. d. Belg., T. 7.
— — (1906), Recherches expérimentales sur la sexualité des spores chez les mousses dioiques. Mém. couronné par la Cl. d. Sc.
Mendel, G. (1865), Versuche über Pflanzenhybriden. Verhandlg. Naturf. Ver. Brünn, Bd. VI. [есть русский перевод].
Morgan, Th. H. (1913), Heredity and sex. Columbia Univ. Press., New York.
— Bridges and Sturtevant (1919), Contributions to the genetics of Drosophila melanogaster. Publ. Carneg. Inst., 278.
— (1921), Die stoffliche Grundlage der Vererbung. (Deutsche Ausgabe von A. Nachtsheim.). Berlin. [есть русский перевод].
— (1922), On the mechanism of heredity. Croonian Lecture Prov. Roy. Soc., Vol. 94.
— Sturtevant, Bridges and Muller (1923), The mechanism of mendelian heredity. Rev. Ed. New York.
Nawaschin, M. (1925), Morphologische Kernstudien der Crepis-Arten in bezug auf die Artbildung. Zeitschr. f. Zellforschung, Bd. 2, S. 98.
— (1926), Variabilität des Zellkerns bei Crepis-Arten in bezug auf die Artbildung. Zeitschr. f. Zellforschung, Bd. 4, S. 171.
— (1927 a), Ein Fall von Merogonie infolge Artkreuzung bei Compositen. (Vorl. Mitt.) Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., Bd. 45, S. 115.
— (1927 b), Über die Veränderung von Zahl und Form der Chromosomen infolge der Hybridisation. Zeitschr. f. Zellforschung, Bd. 6, S. 195.
Newell, W. (1915), Inheritance in the honey bee. Science, N. S. Vol. 5, p. 41.
Nilsson-Ehle, H. (1909), Kreuzungsuntersuchungen an Hafer und Weizen. Lund.
Pascher, A. (1916), Über die Kreuzung einzelliger, haploider Organismen, Chlamydomonas. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., Bd. 34, S. 228.
Plough, H. H. (1917), The effect of temperature on crossing-over in Drosophila. Journ. exp. Zool., Vol. 24, p. 147.
Schmankewitsch, W. (1875), Über das Verhältnis der Artemia salina M. Edw. zur Artemia Mühlhausenii M. Edw. und Genus Branchipus Schaeff. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 25, S. 103, Suppl.-Heft.
— (1877), Zur Kenntnis des Einflusses der äusseren Lebensbedigungen auf die Organisation der Tiere. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 29, S. 429.
Stern, C. (1928), Fortschritte der Chromosomentheorie der Vererbung. Ergebn. d. Biol., Bd. 4, S. 205.
— (1929), Die Bedeutung von Drosophila melanogaster für die genetische Forschung. «Der Züchter», 1. Jahrg., H. 8, S. 237.
Stern, (1930), Multiple Allelie. Handb. d. Vererbungswissensch., Bd. I G.
— (1931), Zytologisch-genetische Untersuchungen als Beweise für die Morgansche Theorie des Faktorenaustauschs. Biol. Centralbl., Bd. 51, H. 10, S. 547.
Sutton, W. S. (1903), The chromosomes in heredity. Biol. Bull., Vol. 4, p. 231.
Tschermak, E. v. (1900), Über künstliche Kreuzung bei Pisum sativum. Zeitschr. landw. Versuchsw. i. Österreich, Bd. 3.
Vries, H. de (1900), Das Spaltungsgesetz der Bastarde. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., Bd. 18, S. 83.
Weismann, A. (1915), Vorträge über Descendenztheorie. 3. Aufl., Jena, Fischer. [есть русский перевод 1-й части]
Wettstein, F. v. (1924), Morphologie und Physiologie des Formwechsels der Moose auf genetischer Grundlage. I. Zeitschr. ind. Abst.- u. Vererbungsl., Bd. 33, S. 1.
— (1928), Über plasmatische Vererbung und über das Zusammenwirken von Genen und Plasma. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., Bd. 46, 1. Gen.-Vers.-H., S. 32.

— (1930), Über plasmatische Vererbung, sowie Plasma- und Genwirkung. II. Nachr. d. Ges. d. Wiss. zu Göttingen, Fachgruppe VI (Biol.), Nr. 2, S. 109.
Whiting, P. W. (1926), Heredity of two variable characters in habrobracon. Genetics, Vol. 11, p. 305.
— (1926), Two wing mutations in habrobracon and their method of inheritance. Am. Nat., Vol. 60, p. 443.
Winkler, H. (1916), Über die experimentelle Erzeugung von Pflanzen mit abweichenden Chromosomenzahlen. Zeitschr. f. Bot., Bd. 8, S. 417.
Woltereck, R. (1909), Über natürliche und künstliche Varietätenbildung bei Daphniden. Verhandlg. d. Deutsch. Zool. Ges., S. 234.
— (1911), Beitrag zur Analyse der «Vererbung erworbener Eigenschaften». Transmutation und Präinduktion bei Daphnia. Verhandlg. d. Deutsch. Zool. Ges., S. 142.
Иогансен (1933), Элементы точного учения об изменчивости и наследственности, Сельхозгиз.
Морган (1927), Теория гена, Сеятель.
Пеннет (1930), Менделизм, Гиз.
Сиинот и Дэнн (1934), Курс генетики, Биомедгиз (там же библиография).
Филипченко (1929), Генетика, Гиз.

D. Физиология развития

Bautzmann, H. (1926), Experimentelle Untersuchungen zur Abgrenzung des Organisationszentrums bei Triton taeniatus. Roux' Arch. f. Entwicklungsmech., Bd. 108.
Biedl, A. (1922), Innere Sekretion. Bd. 1, 4. Aufl.
Boveri, Th. (1905 u. 1907), Zellenstudien, V und VI, Jena.
— (1910), Die Potenzen der Ascarisblastomeren bei abgeänderter Furchung. Festschrift f. R. Hertwig, Bd. 3. Jena.
— (1910), Über die Teilung zentrifugierter Eier von Ascaris megalocephala. Arch. f. Entwicklungsmech., Bd. 30.
Conklin, E. G. (1917), Effects of centrifugal force on the structure and development of Crepidula. Journ. exp. Zool., Vol. 22.
Driesch, H. (1891/92), Entwicklungsphysiologische Studien. I—VI. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 53 u. 55.
— (1893), Entwicklungsphysiologische Studien. VII—X. Mittlg. Zool. Stat. Neapel.
— (1893), Zur Theorie der organischen Formbildung. Biol. Zentralbl., Bd. 13.
— (1894), Analytische Theorie der organischen Entwicklung. Leipzig.
Dürken, B. (1928), Lehrbuch der Experimentalzoologie. 2. Aufl. Berlin.
Geinitz, B. (1925), Embryonale Transplantation zwischen Urodelen und Anuren. Arch. f. Entwicklungsmech., Bd. 106.
Hamburger, V. (1925), Über den Einfluss des Nervensystems auf die Entwicklung der Extremitäten von Rana fusca. Arch. f. Entwicklungsmech., Bd. 105.
Herbst, C. (1892), Experimentelle Untersuchungen über den Einfluss der veränderten chemischen Zusammensetzung des umgebenden Mediums auf die Entwicklung der Tiere. I. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 55.
— (1893), Dasselbe. II. Mittlg. Zool. Stat. Neapel. Bd. 11.
— (1901), Formative Reize in der tierischen Ontogenese. Leipzig.
— (1913), Entwicklungsmechanik oder Entwicklungsphysiologie der Tiere und der Pflanzen. Handw. f. Naturw., Bd. 3.
His, W. (1874), Unsere Körperform und das physiologische Problem ihrer Entstehung. Leipzig.
Hörstadius, S. (1928), Über die Determination des Keimes bei Echinodermen. Acta Zoologica, Bd. 9, S. 1.
— (1928), Transplantationsversuche am Keim von Paracentrotus lividus Lk. (Vorläufige Mitteilung.) Roux' Arch. v. Entwicklungsmechanik d. Organismen, Bd. 113, H. 2, S. 312.
— (1931), Über die Potenzverteilung im Verlaufe der Eiachse bei Paracentrotus lividus Lk. Arkiv för Zoologi, Bd. 23 B, No. 1, S. 1.
Holtfreter, J. (1931), Potenzprüfungen am Amphibienkeim mit Hilfe der Isolationsmethode. Verhandlg. d. Deutsch. Zool. Ges., S. 158.
— (1932), Induktionsleistungen getrockneter, erhitzter und gefrorener Keimteile. Naturwissenschaften, 20. Jahrg., H. 51, S. 973.
Korschelt u. Heider (1902), Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere. Allg. Teil. Jena.
Mangold, O. (1920), Fragen der Regulation und Determination an umgeordneten Furchungsstadien und verschmolzenen Keimen von Triton. Arch. f. Entwicklungsmech., Bd. 47.

— (1925), Hauptprobleme der Entwicklungsmechanik. Verhandlg. d. Deutsch. Zool. Ges., Bd. 30, Akad. Verl. Leipzig.
— (1931), Versuche zur Analyse der Entwicklung des Haftfadens bei Urodelen; ein Beispiel für die Induktion artfremder Organe. Naturwissenschaften, 19. Jahrg., H. 45, S. 905.
x, A, (1925), Experimentelle Untersuchungen zur Frage der Determination der Medullarplatte. Arch. f. Entwicklungsmech., Bd. 105.
Pézard, Sand und Caridroit (1926), Les hormones sexuelles et le gynandromorphisme chez les gallinacés. Arch. d. Biol., T. 36, p. 541.
Romeis, B. (1922), Versuche zur Isolierung des Schilddrüsenhormons. Arch. f. Entwicklungsmech., Bd. 50.
Roux, W. (1895), Gesammelte Abhandlungen. Leipzig.
— (1905), Die Entwicklungsmechanik, ein neuer Zweig der biologischen Wissenschaft. Vortr. u. Aufs. ü. Entwicklungsmech., H. 1. Leipzig.
Schleip, W. (1929), Die Determination der Primitiventwicklung. Leipzig.
Spemann, H. (1912), Zur Entwicklung des Wirbeltierauges. Zool. Jahrb., Abt. f. allg. Zool. Bd. 32,
— (1918), Über die Determination der ersten Organanlagen des Amphibienembryo. I—IV. Arch. f. Entwicklungsmech., Bd. 43.
— (1919), Experimentelle Forschungen zum Determinations- und Individualitätsproblem. Naturwissenschaften, Bd. 32
— (1923), Vererbung und Entwicklungsmechanik. Deutsch. Ges. f. Vererbungswiss., Bd. 3: Zeitschr. f. ind. Abstl., Bd. 33.
— (1924), Über Organisatoren in den tierischen Entwicklung. Naturwissenschaften, Bd. 48.
— (1924), Vererbung und Entwicklungsmechanik. Naturwissenschaften, Bd. 12.
— u. Mangold, H. (1924), Über Induktion von Embryonalanlagen durch Implantation artfremder Organisatoren. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 100, 3/4.
— u. Schotté, O. (1932), Über xenoplastische Transplantation als Mittel zur Analyse der embryonalen Induktion. Naturwissenschaften, 20. Jahrg., H. 25, S. 463.
Schulze, W. (1924), Weitere Untersuchungen über die Wirkung inkretorischer Drüsensubstanzen auf die Morphogenie. III. Über die Sprengung der Harmonie der Entwicklung. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 101.
Steinach, E. (1912), Willkürliche Umwandlung von Säugetiermännchen. Pflügers Arch. f. Physiol., Bd. 144.
— (1913), Feminierung von Männchen und Maskulierung von Weibchen. Centralbl. f. Physiol., Bd. 27.
Ubisch, L. v. (1925), Entwicklungsphysiologische Studien an Seeigelkeimen. III. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 124.
Vogt, W. (1926). Über Wachstum und Gestaltungsbewegungen am hinteren Körperende der Amphibien. Verhandlg. der Anat. Ges., Ergänzungsh. z. Anat. Anz., Bd. 61, S. 62.
Weiss, P. (1925), Abhängigkeit der Regeneration entwickelter Amphibienextremitäten vom Nervensystem. (Der Begriff des «Gestaltungstonus»). Arch. f. mikr. Anat., Bd. 104.
Wilson, E. B. (1896), On cleavage and mosaic work. Arch. f. Entwicklungsmech., Bd. 3, S. 19—26.
— (1903), Experiments on cleavage and localization in the Nermatine eggs. Arch. f. Entwicklungsmech., Bd. 16.
— (1904), Experimental studies in germinal localization. II. Experiments on the cleavage-mosaic in Patella and Dentalium. Journ. exp. Zool., Vel. 1, p. 2.
Вейль (1926), Внутренняя секреция, 2-е изд, Гиз.
Гексли и Бер (1936), Основы экспериментальной эмбриологии Биомедгиз.
Гудей (1930), Основные проблемы эндокринологии, Гиз.
Завадовский М. (1931), Динамика развития организма, Медгиз.
Исаев (1926), Пересадки и сращивания, Гиз.
Рост животных, Сборник статей (1935), Биомедгиз.
Тренделенбург (1932, 1936), Гормоны, 2 тома, Биомедгиз.
Филипченко (1932), Экспериментальная зоология, Гиз.

Е. Эволюция и видообразование

Baur, E. (1925), Die Bedeutung der Mutation für das Evolutionsproblem. Zeitschr. ind. Abst.- u. Vererbungsl., Bd. 37, S. 107.
Correns, C. (1929), Ein Beispiel für die Konkurrenz unter nächstverwandten Pflanzensippen. Roux' Arch. f. Entwicklungsmech. d. Organismen, Bd. 116, I. Teil, S. 253.

Darwin, Ch., Entstehung der Arten [есть русский перевод].
Goldschmidt, R. (1923), Das Mutationsproblem. Zeitschr. f. ind. Abstl., Bd. 30, S. 260.
Jollos, V. (1922), Selektionslehre und Artbildung. Jena.
— (1931), Genetik und Evolutionsproblem. Verhandlg. d. Deutsch. Zool. Ges., S. 252.
Lamarck, J. B., Philosophie zoologique. Paris. [есть русский перевод]
Naef, A. (1919), Idealistische Morphologie und Phylogenetik. Jena.
— (1925), Über Morphologie und Stammesgeschichte. Vierteljahrsschr. Naturf. Ges. Zürich., Bd. 70.
— (1926), Zur Diskussion des Homologiebegriffes und seiner Anwendung in der Morphologie. Biol. Centralbl., Bd. 46.
Plate, L. (1909), Der gegenwärtige Stand der Abstammungslehre. Leipzig.
— (1913), Selektionsprinzip und Probleme der Artbildung. Leipzig.
Tammes, T. (1925), Mutation und Evolution. Zeitschr. f. ind. Abstl., Bd. 36.
Tschulok, S. (1922), Descendenztheorie. Jena. [тот. русский перевод]
Weismann, A. (1902), Vorträge über Descendenztheorie. Jena. [есть русский перевод 1-й части]
Морган (1936), Экспериментальные основы эволюции. Биомедгиз.
Плате (1928), Эволюционная теория, Гиз.
Северцов (1934), Главные направления эволюционного процесса, Биомедгиз.
Холдэн (1935), Факторы эволюции, Биомедгиз.

VI. Явления раздражения

А. Явления раздражения у растений и простейших

Benecke u. Jost (1923), Pflanzenphysiologie; II. Form- und Ortswechsel. Jena.
Blaauw, A. H. (1924), Licht und Wachstum. I. Zeitschr. f. Bot., Bd. 6.
— (1925), Licht und Wachstum. II. Zeitschr. f. Bot., Bd. 7.
— (1918), Licht und Wachstum. III. Meddeel. v. d. Landbouwhoogsch., Bd. 15.
Boysen-Jensen, P. (1910), Über die Leitung des phototropischen Reizes in Avena-Keimpflanzen. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., Bd. 28.
— — (1913), Über die Leitung des phototropischen Reizes in der Avena-Koleoptile. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., Bd. 31.
Bozler, E. (1926), Reizphysiologische Untersuchungen an Paramaecium. Verhandlg. d. Deutsch. Zool. Ges., Bd. 31, S. 124.
Brauner, L. (1922), Lichtkrümmung und Lichtwachstumsreaktion. Zeitschr. f. Bot., Bd. 14.
— (1925), Über die Beziehungen zwischen Reizmenge und Reizerfolg. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 64, S. 770.
— (1927), Die Blaauwsche Theorie des Phototropismus. Ergebn. d. Biol., Bd. 2, S. 95.
Buder, J. (1917), Zur Kenntnis der phototaktischen Richtungsbewegungen. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 58, S. 105.
— (1918), Die Inversion des Phototropismus bei Phycomyces. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., Bd. 36, S. 104.
— (1920), Neue phototropische Fundamentalversuche. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., Bd. 38, S. 10.
Cholodny, N. (1926), Beitrag zur Analyse der geotropischen Reaktion. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 65.
— (1929), Einige Bemerkungen zum Problem der Tropismen. Planta, Bd. 7, S. 461.
Darwin, C. et F. (1880), The power of movement in plants. London. [есть русский перевод].
Fitting, H. (1903), Untersuchungen über den Haptotropismus der Ranken. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 38.
— (1905/06), Die Reizleitungsvorgänge bei den Pflanzen. Ergebn. d. Physiol., Bd. 4/5.
— (1907), Die Leitung tropistischer Reize in parallelotropen Pflanzenorganen. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 44.
Gradmann, H. (1925), Untersuchungen über geotropische Reizstoffe. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 64.
v. Guttenberg, H. (1920), Der heutige Stand der Statolithentheorie des Geotropismus. Naturwissenschaften, Bd. 8, S. 571.
Haberlandt, G. (1890), Das reizleitende System der Sinnpflanze. Leipzig.
— (1903), Zur Statolithentheorie des Geotropismus. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 38, S. 47.
Jennings, H. S. (1910) (übersetzt von E. Mangold), Das Verhalten der niederen Organismen. Leipzig, Berlin.
Knight, Th. A. (1806), On the direction of the radicle and germen during the vege-

tation of seeds. Philos. transact. of the Roy. Soc. of London, part. 1, p. 99. Übersetzt von Ostw. Klassiker: Nr. 62, Leipzig 1895.
Kögl, F. (1933), Die Chemie des Auxins und sein Vorkommen im Pflanzen- und Tierreich. Naturwissenschaften, 21. Jahrg., H. 2, S. 17.
Kostytschew, S. u. Went, F. A. F. C. (1931), Lehrbuch der Pflanzenphysiologie. II. Bd. Stoffaufnahme, Stoffwanderung, Wachstum und Bewegung. Berlin, Springer. [есть русское издание]
Kühn, A. (1919), Die Orientierung der Tiere im Raum. Jena, G. Fischer.
Metzner, E. (1923), Studien über die Bewegungsmechanik der Spermatozoiden. Beitr. z. allg. Bot., Bd. 2, S. 436.
Němec, B. (1901), Über die Wahrnehmung des Schwerkraftreizes bei den Pflanzen. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 36, S. 80.
— (1904), Einiges über den Geotropismus der Wurzeln. Beih. z. Bot. Zentralbl., Bd. 17, S. 45.
Oltmanns, F. (1897), Über positiven und negativen Heliotropismus. Flora, Bd. 83, S. 1.
Paál (1918), Über phototropische Reizleitung. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 58.
Pfeffer, W. (1893), Die Reizbarkeit der Pflanzen. Verhandlg. d. Ges. Deutsch. Naturf. u. Ä., Bd. 65, Verb. I, 68.
— (1904), Pflanzenphysiologie, 2. Aufl., 2, Bd. Kraftwechsel.
Piccard, A. (1904), Neue Versuche über die geotropische Sensibilität der Wurzelspitze. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 40, S. 94.
Pringsheim, C. G. (1912), Die Reizbewegungen der Pflanzen. Berlin.
Renner, O. (1922), Die Wachstumsreaktion bei Licht und Schwerkraftreizung. Zeitschr. f. Bot., Bd. 14, S. 449.
Ricca, U. (1916), Soluzione d'un problema di fisiologia. N. giorn. Bot. Ital., Vol. 23.
— (1916), Solution d'un problème de physiologie. Arch. Ital. de Biol., Vol. 65.
— (1926), Transmission of stimuli in plants. Nature. Bd. 117.
Rothert, W. (1896), Über Heliotropismus. Cohns Beitr. z. Biol. d. Pflanzen, Bd. 7.
Rutten-Pekelharing, C. J. (1910), Untersuchungen über die Perzeption des Schwerkraftreizes. Rec. trav. bot. néerl. T. 7, p. 241.
Sachs, J. (1865), Handbuch der Experimental-Physiologie der Pflanzen. Leipzig.
Snow, R. (1923), The conduction of geotropic excitation in roots. Ann. of Bot., Vol. 37.
— (1924), Further experiments on the conduction of tropic excitation. Ann. of Bot., Vol. 38.
— (1925), Transmission in stimuli in plants. Nature, Vol. 115.
Stark, P. (1917), Experimentelle Untersuchungen über das Wesen und die Verbreitung der Kontaktreizbarkeit. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 57.
— (1917), Beiträge zur Kenntnis des Traumatotropismus. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 57.
— (1921), Studien über traumatotropische und haptotropische Reizleitungsvorgänge. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 60.
— (1924), Geotropische Reizleitung bei Unterbrechung des organischen Zusammenhangs. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., Bd. 42.
— (1927), Das Reizleitungsproblem bei den Pflanzen im Lichte neuerer Erfahrungen. Ergebn. d. Biol., Bd. 2, S. 1.
— u. Drechsel (1922), Phototropische Reizleitungsvorgänge bei Unterbrechung des organischen Zusammenhangs. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 61.
Taylor, C. V. (1920), Demonstration of the function of the neuromotor apparatus in Euplotes by the method of microdissection. Univ. Cal. Publ. Biol., Vol. 19, Nr. 13.
Went, F. A. F. C. (1933), Die Bedeutung des Wuchsstoffes (Auxin) für Wachstum, photo- und geotropische Krümmung. Naturwissenschaften, 21. Jahrg., H. 1, S. 1.
Went, F. W. (1926), Über Stoffe, die das Wachstum im Coleoptil von Avena sativa beschleunigen. Akad. Wetensch. Amsterdam, Bd. 35, p. 723.
— (1928), Wuchsstoff und Wachstum. Rec. trav. bot. néerl., Bd. 52, p. 1.
Zimmermann, W. (1927), Die Georeaktionen der Pflanze. Ergebn. d. Biol., Bd. 2, S. 116.
— (1931), Die Orientierung von Pflanze und Tier im Raume. I. Botanischer Teil. Biol. Zentralbl., Bd. 51, H. 1/2, S. 21.
Zollikofer, K. (1918), Untersuchungen zur Statolithentheorie I und II. Beitr. z. allg. Bot., Bd. 1, S. 339.

B. Явления раздражения у животных

Adrian, E. D. (1912), On the conduction of subnormal disturbances in normal nerve. Journ. of Physiol., Vol. 45.
— (1914), The all-or-none principle in nerve. Journ. of Phys., Vol. 47, p. 460.

Adrian, E. D. and Forbes, A. (1922), The all-or-nothing response of sensory nerve fibres. Journ. of Phys., Vol. 56, p. 301.
— and Zotterman, Y. (1926), The impulses produced by sensory nerve-endings. II. The response of a single end-organ. Journ. of Phys., Vol. 61, p. 151.
Apathy, St. (1897), Das leitende Element des Nervensystems und seine topographischen Beziehungen zu den Zellen. Mitt. Zool. Stat. Neapel, Bd. 12, S. 495—748.
Bayliss, W. M. (1926), Grundriss der allgemeinen Physiologie, 3. Aufl. Berlin, Springer.
Beer, Bethe und Uexküll (1899), Vorschläge zu einer objektivierenden Nomenklatur in der Physiologie des Nervensystems. Biol. Centralbl., Bd. 19, S. 517.
Bethe, A. (1897, 1898), Das Zentralnervensystem von Carcinus maenas. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 50, 51.
— (1903), Allgemeine Anatomie und Physiologie des Nervensystems. Leipzig.
— (1908), Ein neuer Beweis für die leitende Funktion der Neurofibrillen. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol., Bd. 122.
— und Mönckeberg (1899), Die Regeneration der markhaltigen Nerven usw. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 54.
Boeke, J. (1921), Nervenregeneration und verwandte Innervationsprobleme. Ergebn. d. Phys., Bd. 19, S. 448.
Bozler, E. (1926), Sinnes- und nervenphysiologische Untersuchungen an Scyphomedusen. Zeitschr. f. vergl. Physiol., Bd. 4, S. 37.
— (1926), Weitere Untersuchungen zur Sinnes- und Nervenphysiologie der Medusen. Erregungsleitung, Funktion der Randkörper, Nahrungsaufnahme. Zeitschr. f. vergl. Physiol., Bd. 4, S. 797.
— (1927), Untersuchungen über das Nervensystem der Coelenteraten. I. Teil: Kontinuität oder Kontakt zwischen den Nervenzellen? Zeitschr. f. Zellforschg., Bd. 5, S. 244—262.
Braus, H. (1911), Die Entstehung der Nervenbahnen. Verhandlg. d. Ges. Deutsch. Naturf. u. Ärzte.
Brücke, E. Th. v. (1921), Zur Theorie der intrazentralen Hemmung. Wien. klin. Wochenschr., Jahrg. 34.
Buddenbrock, W. v. (1924/25), Grundriss der vergleichenden Physiologie, I u. II. Berlin, Bornträger.
Davis, Forbes, Brunswick and Hopkins (1926), Studies of the nerve impulse, II. Am. Journ. Physiol., Vol. 76, p. 448.
Downing, A. C. R. W. Gerard and Hill, A. V. (1926), The heat production of nerve. Proc. Roy. Soc., c. B., Vol. 223.
Frisch, K. v. (1924), Sinnesphysiologie der Wassertiere. Verhandlg. d. Deutsch. Zool. Ges., 29. Jahresvers., S. 21, Berlin.
Fröhlich, F. W. (1904), Die Verringerung der Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Nervenerregung durch Narkose und Erstickung des Nerven. Zeitschr. f. allg. Phys., Bd. 3, S. 455.
— (1912), Über die Beziehungen zwischen Dekrement und Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Erregung im narkotisierten Nerven. Zeitschr. f. allg. Phys., Bd. 14, S. 55.
— (1932) Nervensystem (Physiologie des Nervensystems). Handw. d. Naturw., 2. Aufl., Bd. 7.
Garten, S. (1907), Die Veränderungen der Netzhaut durch Licht. Gräfe-Sämisch Handb. d. ges. Augenheilk., Teil. I.
Gerard und Meyerhof (1927), Über die mit der Nervenerregung verknüpften chemischen Vorgänge. Naturw., Bd. 15, S. 538.
Gurwitsch, A. (1913), Vorlesungen über allgemeine Histologie. Jena.
Haberlandt, L. (1911), Über den Gaswechsel des markhaltigen Nerven. Arch. f. Anat. u. Physiol., 1911, S. 419.
Harrison, R. G. (1911), The outgrowth of the nerve fiber as a mode protoplasmic movement. Journ. of exp. Zool., Vol. 9, p. 787.
Hecht, S. (1919—1920), The photic sensivity of Ciona intestinalis. The effect of temperature on the latent period in the photic response of Mya arenaria. The nature of the latent period in the response of Mya arenaria. Sensory equilibrum and dark adaptation in Mya arenaria. Intensity and the process of photoreception. The photochemical nature of the photosensory process. Journ. of gen. Physiol. Bde I, II.
— (1925), Zur Photochemie des Sehens. Naturwissenschaften, Bd. 13, S. 66.
Heidenhain, M. (1907, 1911), Plasma und Zelle. Jena.
Held, H. (1909), Die Entwicklung des Nervengewebes bei den Wirbeltieren. Leipzig.
Hertz, M. (1929), Das optische Gestaltproblem und der Tierversuch. Verh. d. Dtsch. Zool. Ges.

Hertz, M. (1929—1931), Die Organisation des optischen Feldes bei der Biene. I—III. Zeitschr. f. vergl. Physiol., Bd. 8, 11, 14.
Hesse, R. (1900), Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindungen bei niederen Tieren. VI. Die Augen einiger Mollusken. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 68.
— (1932), Nervensystem. Handw. d. Naturw., 2. Aufl. Bd. 7.
Hesse, (1913), Sinnesorgane. Anatomie. Handw. d. Naturw., Bd. 9, S. 31.
Kries, J. v. (1923), Zur physiologischen Farbenlehre. I. Duplizitätstheorie. Klin. Monatsbl. f. Augenheilk., Bd. 70.
Kato, G. (1924), The theory of decrementless conduction in narcotised region of nerve. Nankodo, Tokio.
— (1926), The further studies on decrementless conduction. Nankodo, Tokyo.
Koehler, O. (1922), Über die Geotaxis von Paramaecium. Arch. f. Protistenk., Bd. 45.
Kühn, A. (1919), Die Orientierung der Tiere im Raum. Jena.
— (1930), Grundriss der allgemeinen Zoologie. 4. Aufl., Leipzig. [есть русский перевод].
Loeb, J. (1913), Die Tropismen. Wintersteins Handb. d. vergl. Physiol., Bd. 4.
Nernst, W. (1908), Zur Theorie des elektrischen Reizes. Pflügers Arch. f. Physiol., Bd. 122, S. 275.
Pawłow, J. P. (1926), Die höchste Nerventätigkeit (das Verhalten) von Tieren. München, J. F. Bergmann. [есть русское издание].
Parker, H. G. (1919), The elementary nervous system. Philadelphia and London.
— (1925), The excretion of carbon dioxide by frog nerve. Journ. gen. Phys., Vol. 8, p. 21.
Piper, H. (1908), Über die Leistungsgeschwindigkeit in den markhaltigen menschlichen Nerven. Pflügers Arch. f. Physiol., Bd. 124.
Ramon y Cajal, S. (1909), Histologie du système nerveux de l'homme et des vertébrés. Paris.
Retzius, G. (1890), Biologische Untersuchungen. N. F., Bd. 1.
Schneider, K. C. (1909), Praktikum der vergleichenden Histologie der Tiere. Jena, G. Fischer.
Szymanski, J. S. (1913), Ein Versuch, die für das Liebesspiel charakteristischen Körperstellungen und Bewegungen bei der Weinbergschnecke künstlich hervorzurufen. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol., Bd. 149, S. 471.
Thunberg, T. (1904), Mikro-respirometrische Untersuchungen. Centralbl. f. Physiol., Bd. 18, S. 553.
Trendelenburg, W. (1911), Die objektiv feststellbaren Lichteinwirkungen auf die Netzhaut. Ergebn. d. Physiol., Bd. 11.
Uexküll, J. v. (1909), Umwelt und Innenwelt der Tiere. Berlin.
Verworn, M. (1914), Erregung und Lähmung. Jena, G. Fischer.
Weizsäcker, V. v. (1926), Einleitung zur Physiologie der Sinne. Handb. d. norm. pathol. Physiol., Bd. 2.
Леб (1924), Вынужденные движения, тропизмы и поведение животных, Гиз.
Кашкаров (1928), Современные успехи зоопсихологии, Гиз.
Когхилл (1934), Анатомия и проблема поведения, Биомедгиз.
Лазарев (1925), Ионная теория возбуждения, Гиз.
Орбели (1935), Лекции по физиологии высшей нервной деятельности, Биомедгиз.
Павлов (1936), Лекции о работе больших полушарий головного мозга, 4-е изд, Биомедгиз.
Сеченов (1926), Рефлексы головного мозга, Гиз.
Фриш (1935), Из жизни пчел, Биомедгиз.
Шеррингтон и др. (1935), Рефлекторная деятельность спинного мозга, Биомедгиз.
Эванс (1933), Современные успехи физиологии, Биомедгиз.
Эдриан (1935), Механизм нервной деятельности, Биомедгиз.
Эдриан (1931), Основы ощущений, Медгиз.
Элтрингем (1934), Строение и деятельность органов чувств насекомых, Биомедгиз.

ПРЕДМЕТНЫЙ УКАЗАТЕЛЬ

Авено-единица 644
Агаметангии 315
Агаметы 303, 314
Агамное размножение 303
Агамогония 304 сл.
Адаптации 673
Аденилпирофосфорная кислота, роль в сокращении мышц 190
Адекватные раздражения 669
Адоральная зона 139
Адсорбция, роль ее у коллоидов 52
Адсорбционная теория плазматической оболочки 205
Азеин 39
Азот,
  ассимиляция 232
    гетероморфными организмами 240
  круговорот в организме 253
  разложение его органических соединений 229
  склонность к превращениям 36
  воздуха,
    ассимиляция его: бобовыми 233; почвенными бактериями 235
  минерализованный 229
Азотистая кислота, окисление в азотную кислоту 228
Азотная кислота, бактериологический процесс ее образования 228
Акинеты 315
Аксоны 679
Аксоподии 129
Аллеломорфизм, множественный 561 сл.
Аллеломорфы 491, 533, 561
Алкоголи, действие на дыхание 246
Аллоплазматические органеллы 92
Альбумин яичный 39
Альвеолярный край 64
Амебы,
  принятие твердой пищи 206 сл.
  структура 30
Амебоидная подвижность 120
Аметаболические формы 92
Аммиак,
  окисление в азотистую кислоту 228
  преобразование в мочевину 245
Амидазы 238
Амидные организмы, ассимиляция азота 240
Амиктические самки 330, 383, 387
Амилазы 238
Аминокислоты 38
Амитоз 260, 296 сл.
Амфимиксис 406, 439, 513 сл.
Амфинуклеоли 78
Анализаторы 700
Аналогичные органы 624
Анафаза деления ядра 263
Анаэробное дыхание 249
Андалузские куры 531
Андрогаметы 414
Андрогенез 329
Анизогамия 407
Анизогамная гологамия 413
Анимальный полюс зародыша 576
Антагонистические торможения 696
Антеннула 616
Антеридии 319, 342, 424
Антиподы 423
Антитетичное чередование поколений 338, 339 сл.
Анус клеточный 211
Аппарат Гольджи 69
Апоспории 344
Апогамия 304, 329, 331
  диплоидная 343
Архегонии 342
Аскогоны 319, 424
Аскомицеты 319
Аскоспоры 427
Ассимиляция 201 сл. См. также Лучистая энергия
  азота 232
  белков животными 241
  углекислоты углерода,
  действие на нее: индиферентных наркотиков 225; синильной кислоты 224; уретанов 225; химически индиферентных веществ 225
  зависимость ее от: концентрации 219; температуры 220; света 221 сл.
  коэффициент ее 218
  методика опытов 215 сл.
  продукты 219
  процесс и теория 223 сл.
  бесхлорофильная 227 сл.
Ассоциативные нейроны 686
Астер 263
Ауксин 644
Аутогамия 441 сл.
Аутомиксис 437
Аутомиктические процессы оплодотворения 437
Аутосомы 458

Аутотрофные организмы 202
Аутотрофные растения,
использование ими продуктов ассимиляции углерода 237
усвоение ими углерода 214
Ахроматин 77, 79
Ахроматиновые структуры деления 260, 261, 287 сл.
Аэротонометр 255

Базальное зерно, возникновение 142
Базальные тельца, возникновение 149
Бактериальная ткань бобовых 234
Бактериальный метод 216
Бактерии,
ассимиляция углекислоты 227 сл.
вопрос о наличии ядер 29, 72, 82, 84
молочнокислые 252
Барьерный ток, эктоплазматический 126
Безусловные рефлексы 697 сл.
Белок 37 сл.
ассимиляция животными 241
окисление их при дыхании 245
химический процесс образования 233
Белковые организмы, ассимиляция азота 240
Белые кровяные тельца, принятие пищи 208
Бессмертие, потенциальное 351, 391 сл.
Бесполое размножение 377
Биологическая система, физиологическое старение и смерть ее 391
Биоген 34
Биогенетический закон 627
Биология,
историзм ее 13, 14, 20
место в системе естествознания 12 сл.
методологические основы 12, 14 сл.
объем 20 сл.
определение и содержание 20
Биполярные ганглиозные клетки 679
Бисексуальная потенция 512, 519
Бластоцель 576
Бластула 576
Блефаропласт 76, 138, 143
Бобовые
бактериальная ткань 234
роль в ассимиляции азота воздуха 283
Бокаловидная пигментная клетка, инвертированная 664
Борьба за существование 630
Брожение 250 сл.
спиртовое 202
Броуновское движение 50
Брюшная нервная цепочка 686
Брюшной мозг 686
Букет см. стадия букета
Бутиловоалкогольное брожение 252

Вакуоли 61
Валентность 484
Вариационная кривая 524
Вариации флюктуирующие 521, 540
Вегетативное размножение 304, 331 сл.
Вегетативный полюс оплодотворенного яйца 575
Веретена оплодотворения 455
Вещества роста 242
Видообразование 624
физиология 628 сл.
Виды 624
возникновение 625, 626
Виноградный сахар 39
Висцеральный листок 577
Витамины 242 сл.
Вителлин 39
Внутреннее дыхание 201, 257
Внутренняя секреция 616 сл.
Внутриклеточный нитчатый аппарат 139
Вода, значение содержания ее в клетке 41
Водная культура см. Метод водной культуры
Водородные бактерии 231
Водоросли,
влияние внешних условий на чередование поколений 380
многоядерность 29
синезеленые 29, 72, 83, 84
стимулирующие половое размножение условия 379
ядра 29
Возбуждение,
проведение в нервных клетках 689
проведение в центральный орган 694
скорость распространения 690
см. также Теория возбуждения
Волокно, мышечное 172
Воспоминание 697
Воспринимающий бугорок 400
Вращающиеся жгутики, скорость движения 159
«Все или ничего» 661, 691
Вторичные половые признаки, зависимость от половых гормонов 620
Вязкость, изменения ее во время митоза 374

Газовые пузырьки см. Метод счета газовых пузырьков
Гаметангии 424
копуляция 407
Гаметангиогамия 424
Гаметная редукция 336, 412
Гаметогамия 406
Гаметогония 417
Гаметофиты 338, 425
Гаметоциты 424
Гаметы 318, 402
биполярное половое различие 465 сл.
изогамная копуляция 424
Гамогония 317 сл.
Гамонты 414, 424
Ганглии 684
Ганглиозные клетки 678
значение 694
Ганглиозные узлы 684
Гаплогенотипическое определение пола 474
Гаплоидный партеногенез 329, 344
Гаплонты 336
Гаплофенотипическое определение пола 474

Гаптогенная мембрана 59, 76
Гармозоны 617 сл.
Гаструла 576
Гексозомонофосфорная кислота 190
Гексозы 39
Гель,
обратимость процесса образования 51 сл.
строение 51
Гемини 451
Гемоглобин 39, 256
Гемопротеиды 39
Гемопорфирин 218
Геммулы 332
Генеалогическое развитие см. Филогенетическое развитие
Генеративные элементы деления 260
Генеративные ядра 428
Генеративный партеногенез 329
Геномутации 562
Генотип 523, 527, 585
Генотипическое определение пола 474
Генотипическое разделение полов 420
Гены 27 сл., 518, 523, 531
механизм и обмен 559
половые 503 сл.
теория линейного расположения их 557
Геотропия 637
Гермафродитизм 421, 476
Гетерезия 473
Гетерогония 336, 349 сл., 383
Гетерозиготная форма 533
Гетеропластическая пересадка 589
Гетеротипичное деление 451
Гетеротрофные организмы 202
ассимиляция 236, 240
Гетерохромосомы 495
Гиалиновая псевдоподия 208
Гиалоплазма 63
Гибридизация 530 сл.
Гидроидные полипы 383
Гидрофильные коллоидные растворы 51
Гидрофобные коллоидные растворы 51
Гиногаметы 414
Гипертонические растворы 56
Гипотеза 18
омоложения 514
сексуальности 517 сл.
хиазматипии 560
Гипотонические растворы 57
Гладкая мышечная клетка 172 сл.
Глаза, ямкообразные 664
Гликоген 40
расщепление 252
роль его в сокращении мышц 188
Гликоколь 40
Гликопротеиды 39
Глицерин, образование в процессе брожения 251
Глюкоза 39
Глюкозидазы 238
Головной ганглий 686
Головной мозг 686, 696
Гологамия 407 сл.
анизогамная 413
Гольджи см. Аппарат Гольджи
Гомозиготная форма 533
Гомологичное чередование поколений 338 сл.
Гомологичные органы 624
Гомопластическая пересадка 589
Гомотипичное деление 451
Гонидии 315
Гонобионты 336
Гономерия 412
Гоноспоры 427
Гонотоконт 404
Гоны 404, 544
Гормоны 616 сл.
деления 361
раневые 361
половые 619 сл.
формообразовательное действие 616 сл.
Гофмейстеровы ряды 58
Гранула 67
Гранулярная теория 67
Гребные реснички, движение 157 сл., 161
Грегарины,
движение 192
ядра 79
Гречиха в водной культуре 212, 213
Грибы 29, 82
Грубодисперсные образования 49

Дарвинизм 630 сл.
Двигательные волокна 685
Двигательные ганглиозные клетки 685
Движения организмов,
активные 119
амебовидные 120
жгутиковые 163
катящиеся 125 сл.
мерцательные 136 сл., 152 сл., 163 сл.
непрямые 192 сл.
скользящие 192 сл.
сократительные 120
текучие 121 сл.
шагающие 123 сл.
посредством ундулиподий 136 сл.
Двойственность см. Теория двойственности
Дегенерация, старческая 514
Дедукция 15
Декремент 684
Деление
гетеротипичное 451
гомотипичное 451
мгновенное 310
митотическое 370
множественное 304, 309 сл.
надвое 304 сл.
половое 429
прогамное 416
распада 310
редукционное 449, 451
хроматиновый аппарат его 273
эквационное 398, 451
Дендриты 679
Детерминирование 574 сл.
казуальный анализ 582
Диады 451

Диакинез 451
Диастаз 237, 238
Диастемы 263
Диатомеи, скользящее движение 193
Дигибриды 536 сл.
Дизентерийная амеба, форма псевдоподий 124
Дикарионы 425
Диктиосомы 69
Динамическое равновесие живых систем 21
Диплогенетическое определение пола 474, 493 сл.
Диплоидная апогамия 343
Диплоидный партеногенез 329
Диплонты зигобионтов 336
Диплосомы 88, 139, 268
Диплофаза 427
Диплофенотипическое определение пола 474, 476 сл.
Дисахариды 39
Дисперсная среда 49
Дисперсная фаза 49
Дисперсное состояние 49
Диспирема 264
Диссимиляция 201
Дифференциальная полярность 642
Дифференциаторы пола 487
Диффузия 54
Добавочные вещества пищи 242
Доминирование 534 сл.
Дорзальные корешки 688
Дрожжевые клетки, ядра 29, 82
Дыхание 201, 244 сл.
анаэробное 249
интермолекулярное 249
редукционное 249
теория 246 сл.
Дыхательный коэффициент 244

Жгутики 119
вращающиеся 154 сл., 159
генезис 142
движение 163
типы 137
ядро 143
Железо, значение для организма 214, 246 сл.
Железобактерии 231
Железы внутренней секреции 616
«Живой белок» 34
Животные
ассимиляция белков 241
движения 197 сл., 697
психические свойства 700
явления раздражения 661 сл.
Живые системы 22
динамичность их равновесия 21
морфологический признак 22
отличие от неорганических систем 21
Живые существа, способность к активным движениям 119
Жидкие системы, динамическое равновесие 21
Жизненная сила 34
Жизненные явления 20 сл.
Жизнь 20 сл.
Жиры 40 сл.
окисление при дыхании 245
получение в организме животных 239

Закон 19
единообразия 540
независимости задатков 540
расщепления 540
Зародышевый мешок 396
развитие 422
Зачатковый путь 323 сл.
Зачаток 580
Зигота 318, 402
Зиготная редукция 336, 412
Зимаза 250
Золь, строение 51
Зольные вещества 211, 212
Зона размножения 328
Зоогеография 628
Зооспоры 315
влияние внешних условий на образование их 379
Зрительный пурпур 674

Идиографические науки 13
Изменчивость 521 сл.
Изоосмотические растворы 56
Изогаметы 406
Изогамия 407
Изотоничные растворы 56
Инвертазы 238
Инвертированная пигментная клетка 664
Индифферентные наркотики
действие на ассимиляцию 225
действие на дыхание 246
Индукция 15, 16, 17, 18, 19
Инстинктивное поведение 697
Интеркинез 451
Интермолекулярное дыхание 249
Интерсексы 511
Интерсексуальность 506—511
Интерстициальные клетки 323, 334
Инфузории,
оплодотворение 427
происхождение ундулирующих мембран 139
структура 30 сл.
фибриллы 104
Ионодисперсные растворы 49

Калий, значение для организма 213
Кальций 36
значение для организма 214
Капиллярность, проявление ее в клетке 44 сл.
Карбогидраза 238, 250
Кариогамия 409, 410
Кариокинез 260, см. также Митоз
Кариомеры 283
Карион см. Ядро
Кариосома 78, 79, 271
Каротин 78, 87, 218
Катализаторы 238
Каталитические явления на поверхности организмов 53

Киноплазма 138
Класс 624
Клейстогамия 437
Клетки 22, 27 сл.
безъядерные 82 сл.
величина 59
ганглиозные 678
деление 299 сл., 368 сл., 374
интерстициальные 323, 334
луба, механическая сопротивляемость 114
механические 114
многоядерные 29 сл.
морфология 58 сл.
нервночувствительные 663
нервные 678
полиплоидные 278
размножение 302 сл.
форма 58
химические свойства 34 сл.
чувствительные 662
яйцевые 423
Клеточные стенки, образование 95 сл.
Клеточный анус 211
Клоны 470, 525 сл., 528
Кокцидии 80
Колленхимы, механическая сопротивляемость 114
Коллоиднодисперсное состояние 49
Коллоидные растворы 51
поверхностные пленки их 52
Коллоиды 49
плазмы 134
Конвергенция 665
Контактная теория 681
Конъюгация 427 сл.
хромосом параллельная 449
продольная 451
за концы 449
Конъюгированное деление ядра 411
Копуляция 406, 424
Корненожки, строительная способность 96.
Кортикальная плазма 130
Коэнзим 250
Коэффициент, дыхательный 244
ассимиляции 218
использования при ассимиляции углерода 221 сл., 227
Краевая зона 577
Краевые углы, образование их у форминифер 99 сл. см. также Правило краевого угла
Крапива, длина волокон 114
Красные кровяные тельца позвоночных, строение их 112
Крахмал 40, 219
Крахмальные статолиты, теория 640
Кривая частоты 524
Кровяные тельца
белые 208
красные 112
Кроссинговер 553 сл.
Кроссоверы 553
Ксантофилл 218
Ксенопластическая пересадка 590, 597
Ктенофоры, движение посредством изменения удельного веса 195
Куры, гибридизация 531

Лактацитоген 190
Ламаркизм 628 сл.
Лейкопласты 86, 87
Лен, длина волокон 114
Лептотенная стадия 451
Лецитины 40
Липиновая сеть 77
Лиотропные ряды 53
Липазы 238
Липоидная теория плазматической оболочки 204
Липоиды 40, 242
Лобоподии 121
мешкообразные 123
Локомоторные элементы ядра 260
Лубяные клетки, механическая сопротивляемость 114
Лучистая энергия, коэффициент использования ее при ассимиляции углекислоты 227
Лягушка, искусственный партеногенез 367

Магний, значение для организма 213
Макрогаметы 407, 414, 470
Макронуклеус 74, 428
Макропроталлий 347
Медулярная пластинка 578
Мезенхима 576
Мезодерма 576
Мейотические явления 450
Мембранеллы 139
Менделевская наследственность 530 сл.
хромосомная теория 540 сл.
Менделевские законы 540
Менделевские пары признаков 533
Менделизм 530 сл.
Менделирование 530
Мерогамия 414 сл., 443, 447
Мероспермия 443 сл.
Меротомия 31
Мерцательное движение 136 сл., 152 сл.
теория 163 сл.
Мерцательный эпителий лягушки, скорость движения ресничек 161
Метаболические формы 92
Метагенез 336, 347 сл., 383
Метасиндез 449
Метаструктурные теории 71
Метафаза деления ядра 263
Метод,
бактериальный 216
водной культуры 212
окрашивания, ненадежность 79
счета газовых пузырьков 215 сл.
Механизм тянущих волокон 374
Механическая клеточная ткань, принципы постройки 115
Механические растительные клетки 114
крепость и эластичность их 115
Миелин 683
Микрогаметы 407, 414, 470

Микронуклеусы 428
Миксоспоридии, многоядерность 29
Миктические самки 384, 387
Минеральные вещества, усвоение 212 сл.
Мионемы 165 сл.
  движение 170
Митогенетические лучи 363 сл.
Митоз 260
  мнимый 297
  процесс 261 сл.
Митом см. Нити митома 69
Митотическое деление, теория электрической и магнитной природы его 370
Митохондрии 67 сл.
Мицеллы 52, 425
Мицеллярная теория 70
Мнемонические явления 697
Многоклеточные животные,
  движения 197 сл.
  эмбриональное развитие 574
Многоклеточные системы, статика 113 сл.
Многоядерные клетки 29 сл.
Модификация 521 сл.
  длительные 528 сл.
Мозаичные яйца 599 сл.
Мозг, головной 686, 696
Молекулярно-дисперсные растворы 49
Молочная кислота 40
  действие на мышцы 189
  образование ее из гликогена 252
Молочнокислые бактерии 252
Молочный сахар 39
Монеры 28 сл.
Моногибриды 530 сл.
Моносахариды 39
Моноциклические виды Cladocera 383
Моноэнергидная клетка 31
Морфология, сравнительная 626
Мочевина, образование ее из аммиака 245
Мультипное деление 304
Мультиполярные ганглиозные клетки 679
Мускулы 119
Мутации 562, 631
  гомологические ряды 564
  направленные 564, 631—632
  хромосомные 565 сл.
Муцин 39
Мышечная клетка,
  гладкая 172 сл.
  поперечнополосатая 178 сл.
Мышечное сокращение,
  теория 191 сл.
  теплообразование 190 сл.
Мышечные волокна, процессы сокращения 183 сл.
Мышечные клетки 119
Мышечные колонки 178
Мышечные сегменты 577
Мышечные содрогания 186
Мышечные тяжи 174
Мышцы, движение 164 сл.
Мякотная оболочка 683

Набухание коллоидов, биологическое значение 53
Направляющие тельца 398
Наркотики,
  действие на ассимиляцию 225
  действие на дыхание 246
Наружное дыхание 255 сл.
Наследственность 24, 259, 520 сл.
  влияние материнской плазмы 570
  менделевская 530 сл., 540 сл.
  неменделевская 570 сл.
  сцепления с полом 547 сл.
Наследственные факторы 531
Настии 635, 650 сл.
Натрий 35
  значение для организма 213
Независимость задатков 340
Нейриты 679
Нейроны 678, 679
  ассоциативные 686
Нейропиль 685
Нейрофибриллы 680
  способность к двусторонней возбудимости 689
Некрогормоны 363
Необласты 333
Необратимые коллоидные растворы 51
Неотения 390
Неозволюционная теория 581
Неоэпигенез 581
Непрерывность см. Теория непрерывности
Нервная сеть 683
Нервная система 677 сл.
  диффузная 683
  значение для регенерации 616
  строение 678 сл.
  физиология 688
  центральная 683, 684
Нервная трубка 578
Нервночувствительные клетки 663
Нервные волокна 679
  проведение возбуждения 689
Нервные клетки 678
  фибриллярный скелет их 112
Нервы 679
Нити митома 69
Нитратные бактерии 228
Нитратные организмы
  ассимиляция азота 240
Нитритные бактерии 288
Нитриты, окисление их нитрифицирующими бактериями 229
Нитрифицирующие бактерии 228 сл.
Нитрогенные организмы, ассимиляция азота 240
Новообразования 538 сл.
Номотетические науки 13
Нуклеиновые кислоты 39
Нуклеиновые основания 39
Нуклеоли 77 сл., 81
Нуклеопротеиды, 39
Нуклеус см. Ядро

Обмен веществ 21, 23, 201 сл.
  пластический 211 сл., 245
  процессы в многоклеточных организмах 254 сл.
  энергетический 243 сл.

Обмен факторами 553 сл.
Обмен энергии 21, 23
Оболочка
образование 95 сл.
оплодотворения 400
Образ, восприятие его 701 сл.
Обратимые коллоидные растворы 51
Овогонии 328
Овоциты 328
Окрашивание см. Метод окрашивания
Оксигемоглобин 256
Оксихромиолы 78
Омоложение 514
Онтогенез 21, 24
Оогамия 406
развитие 414
у растений 421 сл.
Оомицеты 319
Оплодотворение 24, 258, 395 сл., 406 сл.
автоматическое 406
аутомиктические процессы 437
вопрос об омолаживающем значении 514
двойное 424
множественное 425
неполное 443 сл.
основные черты 447 сл.
сущность 472, 513, 517 сл.
физиология и теория 513 сл.
Опорные тела 372
Опорные фибриллы 174
Определители пола 487
Органеллы 90 сл.
Организаторы (организационные центры) 589
Органообразующие вещества 609
Органообразующий зародышевый участок 581
Органы чувств 661 сл.
закон специфичности их 670
Ориентировка, рефлекторная 697
Ортогенез 631
Освещение, влияние интенсивности его на ассимиляцию 223 сл.
Осевоцилиндрические отростки 679
Осмометр 56
Осмос, роль его в принятии веществ 203 сл.
Осмотическое давление внутри живых клеток 54
Отбор,
естественный 628, 630 сл.
искусственный 630
Отрицательный хемотаксис 131
Ощущения 669 сл.
адекватные 669

Память 697
Папоротники, развитие сперматозоидов 148, 151
Параллельная конъюгация 449
Парасиндез 449
Партеногамия 436, 442
Партеногенез 304, 328, 515, 516
гаплоидный 344
искусственный 331, 365
Партеногенез
травматический 363
экспериментальный 368
Пахитенная стадия 451
Педогамия 439 сл.
Пелликула 60
образование 92 сл.
Пенистое строение протоплазмы 63
Пентозы 39
Пепсиназы 238
Пептазы 239
Пептонные организмы 240
Пептоны 241
Передифференцировка 581
Переживание наиболее приспособленных 630
Пересадки 589 сл., 597
Перивителлиновое пространство 400
Перипласт 60
Нестролистность 571
Пигментная клетка, инвертированная 664
Пиреноиды 87
Пировиноградная кислота 251
Плагиотропные органы 635
Плазма, центральная 83
Плазматическая оболочка 59
проницаемость 204
Плазмолиз 56
Плазмон 572
Плазмотомия 333
Пластин 77
Пластинчатая колленхима 114
Пластический обмен веществ 201, 211 сл., 245
Плодовый сахар 39
Поверхностное натяжение, значение для движения псевдоподий 133
Подвид 624
Покровные волоски 263
Пол 24, 395 сл.
диференциаторы 487
определение 478 сл., 485 сл.
определители 487
реализаторы 487
Поликарион 298
Полимерия 539 сл.
Полипептиды 38
Полиплоидность, экспериментальная 567
Полиплоидные клетки 278
Полисахариды 39
Полициклические виды 384
Полиэмбриония 334
Полиэнергидная клетка 32 сл.
Полиэнергидные ядра 298 сл.
Половое деление 429
Половое размножение 317 сл.
Половые гены, локализация 503 сл.
Половые гормоны 619 сл.
Половые железы, пересадка 622
Половые клетки 398
образование 320
Половые хромосомы 495 сл.
Положительный хемотаксис 131
Полумесяц см. Стадия полумесяца.
Полупроницаемые оболочки 57 сл.
Полярность, дифференциальная 642

Полярные клетки 398
Полярные шапочки 264
Поперечнополосатая мышечная клетка, строение 178 сл.
Популяции 526
Порог раздражения 639, 658
Порядок 624
Постредукция 458
Потенция бисексуальная 512, 51
Почкование 304, 309
Правило 19
доминирования 534
краевого угла 46 сл.
растечения 47 сл.
Предредукция 458
Преформация 580
Примит 466
Приспособления 528
функциональные 629
Прогамное деление 416
Прогамное определение пола 479
Прогрессивные изменения в живых системах 21, 24
Продольная конъюгация 451
Промитозы 260
Простейшие, оплодотворение 406 сл.
Протеазы 238
Протенды 38 сл.
Протеины см. Белки
Протисты, потенциальное бессмертие 391
Протоплазма 22, 28
аггрегатное состояние 42
движение 120 сл.
коллоидный характер 48 сл.
осмотические свойства 54 сл.
токи 43, 129
тонкая структура 62 сл.
физические свойства 41 сл
Профаза деления ядра 261
Псевдогамия 407, 434
Псевдоподии 119, 120
быстрота движения 130
влияние среды на их форму 130
грызевидные 124
движение их 120 сл., 132
мешкообразные 123
сетчатые 70, 128
ток зернышек 128 сл.
Псевдотопотактическое движение 656
Псевдохитин 95

Радиолярии,
движения 195
ядра 86
Развитие
внешние факторы 611 сл.
внутренние факторы 615 сл.
механика 573
физиология 259, 572 сл.
Раздельнополость 473
Раздражения 633 сл.
восприятие 639 сл., 659
закон количества 638 сл.
значение для живых систем 21, 23
проведение 642 сл., 659
формативные 615 сл.
Раздражения
у животных 661 сл.
Размножение 24, 258 сл., 302 сл. См. также Зона размножения
бесполое 377
вегетативное 304, 331 сл.
влияние на него физических условий 376 сл.
девственное 304
зависимость от внешних факторов 388
половое 317 сл.
теория и физиология 350
циклические процессы 377
Разряды, особенность проявления их в живых существах 24
Раковины, образования их 95 сл., 99 сл.
Раневые гормоны 361
Раса 624
Растения,
оплодотворение 406
расположение механич. тканей 116
статические свойства 114
Растечение см. Правило растечения
Расщепление 534, 540
Реакция испуга 655
различения 655
Реализаторы, 512
пола 487
Регуляционные яйца 582
Регуляция 582
Регенерация, значение нервной системы 616
Редукционное деление 449, 451
Редукционное дыхание 249
Редукция 449 сл.
процесс при партеногенезе 459
Реснички 119, 139 сл.
гребные 157 сл., 161
движение 154 сл., 159 сл.
перистома, движение 161
скелетная часть 141
строение и генезис 136 сл.
тела, движение 161
Рефлексы 697 сл.
Рефлекторная дуга 685, 694
Рецепторы 661 сл.
строение 662 сл.
физиология 667 сл.
Рецессивные признаки 534
Ризопласт 143
Ризоподии 128
Род 624
Родительское поколение 530
Родопласты 86
Родство форм 625
Рост 24
Ротационные круговые движения в растительных клетках 129
Рудименты 627

Сарколемма 172
Саркоплазма 174
Сателлит 466
Сахар, сбраживание его 250
Сахарная свекла, зависимость цветения от внешних условий 389

Сахароза 39
Свекла, сахарная 389
Свет,
  восприятие 671 сл.
  влияние на ассимиляцию 221 сл.
Связующие клетки 685
Сексуальность 473. См. также Гипотеза сексуальности
  относительная 482 сл., 519
  теория 512
Селекционная теория 628
Селекция 630
Семейство 624
Семенные клетки 398
Сера,
  бактериологическое образование ее 230
  значение для организма 213
Серобактерии 229
Серое вещество 685
Сизигия 466
Симультативное деление 310
Синапсис 450
Синезия 473
Синезизис 450
Синергиды 423
Синильная кислота,
  влияние на ассимиляцию 224
  действие на дыхание 246 сл.
Синкарион 402
Систематика 624
Систематические науки 13
Склеренхимы, механическая сопротивляемость 114
Скольжение по нитям, см. Механизм скольжения по нитям 374
Скрещивание возвратное 533, 551 сл., 554 сл.
Слизистые грибы, ядра 29
Слизь, роль выделения ее в скользящем движении одноклеточных 192 сл.
Смена форм 21, 24 сл.
Смерть 24, 391 сл.
Смешаннополость 473
Сократительные движения 120 сл.
Соли, роль их в жизни клетки 41
Солодовый сахар 39
Соматические ядра 428
Соматический листок 577
Соматический партеногенез 329
Соматогамия 407, 434 сл.
Сперматогонии 328, 436
Сперматозоиды 398
  скорость движения жгута 161
Сперматоциты 328
Спермации 436
Спермии,
  внутренний скелет 105
  набухание 108
Спиральное дробление 599
Спирема 261
Спиртовое брожение 202, 250
Спорангии, материнские клетки 315
Споровая редукция 338, 425
Спорогон 342
Спорогония 339, 417
Спорофиты 338, 425
Стадия букета 449 сл.
  полумесяца 429, 457
Старость 391 сл.
Старческая дегенерация 514
Статические органеллы,
  внутренние 102 сл.
  наружные 92 сл.
Статолиты 663
  крахмальные 640
Статоцисты 663
Стационарные процессы живых систем 21 сл.
Стереиды 114
Стереоплазма 70
Стеригмы 435
Стояние человека 199
Стрепситенная стадия 451
Суспензоиды 51
Суставные подушки 197
Схизогония 312, 339
Сцепление 551
  абсолютное 551 сл.

Таксисы 652 сл.
  теория 660 сл.
  физиология 658 сл.
Телейтоспоры 436
Телофаза деления ядра 264
Тельца Ниссля 683
Тельце зачаткового пути 325
Температура, влияние на ассимиляцию 220
Теория
  возбуждения 693
  двойственности 676
  непрерывности 681
  тропизмов 646 сл.
  ультрафильтра плазматической оболочки 205
Термотаксис 131
Тетанические фибриллы 172, 177
Тетанотонус 187
Тетанус 187
Тетрады 396
Тигроидное вещество 683
Тип 624
Томиты 148
Тонические фибриллы 172, 177
Тонкая структура протоплазмы 62
Топотаксис 656 сл.
Торможение 696
Травматический партеногенез 363
  искусственный 367
Транслокации 569
Трансплантация 589 сл.
Триолеин 240
Трипальмитин 240
Триптазы 238
Тристеарин 240
Трихогина 427, 436
Тропизмы 635 сл.
  теория 646 сл.
Тростниковый сахар 39
Трофотаксис 131

Труп, значение его для вопроса о смерти и бессмертии 392
Турбеллярии 323
Тургор 54
«Тянущие волокна» см. Механизм тянущих волокон

Углеводные ферменты 238
Углеводы 39 сл.
  окисление их при дыхании 244
  превращение их в жиры 239
Углекислота
  ассимиляция бактериями 227 сл.
  концентрация 218 сл.
  коэффициент использования лучистой энергии при ее ассимиляции 227
  продукты ассимиляции 219 сл.
Углерод
  значение для живого вещества 36
  использование продуктов ассимиляции его аутотрофными растениями 237, 239
  круговорот в организме 253
  процесс получения его животными 239
  усвоение его аутотрофными растениями 214 сл.
Уголковая колленхима 114
Узлы сети 76
Уксусный альдегид 251
Ультрафильтр см. Теория ультрафильтра
Ундулиподии, обусловленные ими движения 136 сл.
Униполярные ганглиозные клетки 679
Уретаны, действие на ассимиляцию 225
Условные рефлексы 699 сл.

Фаза
  растяжения 121
  сокращения 122
Фактор деления клетки 357
  роста клетки 357
Фельгеновская ядерная реакция 76
Феминизированные самцы 622
Фенотип 523, 527, 535
Фенотипическое определение пола 468, 473, 474 сл.
Фенотипическое разделение полов 420
Феопласты 86
Ферменты 237
  углеводные 238
Фехнеровский закон 671
Фибриллы
  мышечные 172
  опорные 174
  теория сократительного действия их 369
Физика 12, 13
Физиологические условия, влияние на способы размножения 376
Физиологические колебания стационарных процессов 21, 23
Филогенетическая система 624
Филогения 21, 24, 626
Филоподии 126 сл.
Филлопорфорин 218
Фитогеография 628
Флуктуирующие вариации 521, 540
Фоботаксис 653 сл.
Формальдегидная гипотеза 223
Формативные раздражения 615 сл.
Формообразование 92 сл.
Фосфаген, роль в сокращении мышц 189
Фосфатиды 40
Фосфопротеиды 39
Фосфор, значение для организма 212 сл.
Фоторецепторы 664
Фотосинтез 202, 214 сл.
Фототропизм 635 сл.
Фруктоза 39

Хеморецепторы 663 сл.
Хемосинтез 202, 227
Хемотаксис, положительный и отрицательный 131
Хиазматипия 560
Химически индиферентные вещества, действие на ассимиляцию 225
Химия 13
Хлор 35
Хлоропласты 86 сл.
Хлорофилл 39, 217 сл.
  сырой 218
Ходьба человека 200
Холестерины 40
Хондриомиты 67
Хондриосомы 67
Хорда 578
Хроматин 73, 76 сл., 79
Хроматиновые гранулы 77
Хроматиновый аппарат деления 273
Хроматическое приспособление 222
Хроматоплазма 83
Хроматофоры 87 сл., 217 сл.
Хромидиальная сеть 84
Хромидии 84 сл.
Хромомеры 274
Хромопласты 86, 87
Хромосомная теория 540 сл.
  экспериментальное подтверждение ее 544 сл.
Хромосомы 27 сл., 72, 76, 79, 260 сл., 273
  автономное деление 275
  карта 557
  половые 495 сл.
  спиральные нити 273
  строение 273
  теория индивидуальности 279 сл.
  формы 284
  число 276

Целом 576
Целлюлазы 238
Целлюлоза 40
Центральная ритмика 695
Центральное веретено 261
Центральный орган, проведение возбуждения 694
Центриоли 88
  деление 288
Центробежные волокна 685
Центродесмоз 288
Центронуклеусы 271

Центросома 79, 88 сл.
деление 288
оплодотворенного яйца 402
Центростремительные волокна 685
Центры деления 287 сл.
Циклические процессы размножения 377
Циркуляционные движения в растительных клетках 129
Цирры 139
Цитолиз 365, 367
Цитастеры 293
Цитогония 303, 304 сл.
Цитостом 209
Цитоплазма 28, 59 сл.
Цитофаринкс 209

Чередование поколений, влияние внешних условий 377
Чистые линии 521, 525 сл., 624; см. также Клоны
Чувствительные волокна 685
Чувствительные клетки 662

Шариковые яйца 604
Шванновская оболочка 683

Щитовидная железа, результаты экстирпации 617

Эволюционная теория 625, 626 сл.
Эволюция 259, 580
Эквационное деление 398, 451
Эктодерма 576
Эктоплазма 60
Эктоплазматический барьерный ток 126
Экто-эндоплазматический процесс 122
Эктоэнзимы 237
Эмульсоиды 51
Энграммы 696
Эндомиксис 515
Эндоплазма 61
Эндосперм, ядра 423
Эндо-эктоплазматический процесс 121
Энергетический обмен веществ 201, 243 сл.
Энергида 31, 33
Энергия, лучистая 227
Энзимы 237 сл.
специфичность действия 238
Энтамебы, ядра 79
Энтодерма 576
Эктоэнзимы 237
Энхилема 63
Эпигенез 580, 581
Эргостерин 41
Эрептазы 239
Эритроциты 112
Эстеразы 238
Эуплазматические органеллы 92
Эфиры 40
Эффекторные волокна 685
Эцидии 436
Эцидиоспоры 436, 437

Ядерная оболочка 75 сл.
Ядерная сеть 77
Ядерноплазменное напряжение 353
Ядерноплазменное отношение 352
Ядерный сок 78 сл.
Ядро 22, 28 сл., 72 сл.
альвеолярное 80
амитотическое деление 297
деление 260 сл.
добавочное 145
конъюгированное деление 411
локомоторные компоненты 89, 260
механизм деления 368 сл.
множественное деление 298
мужское 401
наружное 79
неравнонаследственное деление 607
плотное 81
покоющееся 79 сл.
полиэнергидное 86, 298
пузырьковое 80
пузырькообразное 79
рассеяние 83
растворенные 82
структурный анализ 73 сл.
хромидиальное 82
ячеистое 77
Ядро дробления 402
Ядро жгутика 143
Ядро эндосперма 423
Ядрышко 77
Яйцевая клетка 423
Яйцо,
мозаичное 599 сл.
обсеменение 399
регуляционное 582 сл.
Яичный альбумин 39
Ямкообразные глаза 664
Ячеистое строение протоплазмы 63

УКАЗАТЕЛЬ ЛАТИНСКИХ НАЗВАНИЙ

Absidia spinosa
определения пола 474
относительная сексуальность 491
Acetabularia, безъядерные части 73
Achlya americana
определения пола 476
— polyandra
деление ядра 270, 271
Actinophrys sol
деление созревания 455
деление ядра 290, 291
копуляция 439
оплодотворение 414, 415
размножение 379
редукция 457
Actinosphaerium eichhornii
аксоподии 129
размножение 379
фибриллярная структура 130
Adiantum cuneatum
движение ресничек 159, 161
сперматозоид 148
Adoxa moschatellina
редукция 456
Agapanthus floridus
ядро 73
Aggregata Eberthi
деление распада 312, 313
ядра 282, 283
Aglaozonia
образование зооспор 316
смена поколений 341—342
Allium bulbiferum
альвеолярное ядро 74
— cepa 74
деление ядра 264, 265
Althea rosea
вещество клеточного деления 361
Amblystoma
действие гормона щитовидной железы 619
Amoeba blattae
форма псевдоподий 124
— cristalligera
фонтанные токи 124
ядерная оболочка 75
— diploidea
гологамия 409, 411
— limax
форма псевдоподий 121
— limicola
растекание плазмы 47
Amoeba polypodia
форма псевдоподий 121
— proteus
потенциальное бессмертие 394
типы движений 132
форма псевдоподий 121
— radiosa 65, 66
барьерные токи 126, 128
форма псевдоподий 121
ячеистая структура 64
— terricola
деление ядра 272, 273
образование складок в пелликуле 135
ядро 74
принятие пищи 208
— verrucosa 60
мембранообразное утолщение при катящемся движении 136
принятие пищи 206, 207, 211
форма псевдоподий 121
— vespertilio
принятие пищи 208
Ancyracanthus cystidicola
половые хромосомы 496
Angiostomum nigrovenosum
определение пола 500, 502
Anodonta
гладкие мышцы 176
сперма 107
Antennaria alpina
партеногенез 329
— dioica
развитие эмбриона 330
Anthrophysa vegetans
скорость движения жгутиков 159
Antirrhinum majus
множественные аллеломорфы 561
Aphis saliceti
половые хромосомы 498, 500
Arcella
движение 195
ядро 83
Armillaria mucida
развитие базидий 436
Artemia salina
модификация 521, 522
партеногамия 442, 443
партеногенетические расы 566
полиплоидность 567—568
Ascaris megalocephala 74
деление сперматоцитов 287
деление ядра 263, 264

Ascaris megalocephala
зачатковый путь 326
мозаичное дробление 602, 603
расположение хромосом 280, 281
расы 277
спирали хромосом 274
шариковое яйцо 604, 606
эпителиально-мускульная клетка 173—175
— — bivalens
деление созревания 398
Asparagus officinalis
хондриосомы 68
Aspergillus niger
дыхание 245
осмотическое давление 54
питание 237
Asplenium adianthum nigrum
строение спорангиев 316
Asterias glacialis
деление созревания яйца 397
многополюсное веретено яйца 293
центры в яйце 293
яйцо 396
Avena
вещество роста 643—644, 648
фототропизм 641—642
Azotobacter chroococcum 236

Bacillus acidificans longissimus
брожение 252
— amylobacter
ядро 82
— asterosporus
ядро 82
— Butschlii
ядро 83
— butylicus
брожение 252
— lactis acidi
брожение 252
— mycoides
ядро 83
— radicosus
ядро 82
— ramosus
действие на органические соединения азота 229
— tumescens
ядро 82
Bacterium coli
питание 241
— gammari
ядра 82
— methanicum 232
— oligocarbonicum
питание 237
— radicicola 234
Beggiatoa alba 230
— mirabilis
проницаемость 205
Beloides firmus 94
Beroe ovata
движение ресничек 161, 162
Boehmeria nivea
длина волокон 114
Bombinator pachypus
пересадки 558
тиреоидный гормон 617
Bombus
ядро яичника 81
Bonellia viridis
раздельнополость 477
Bosmina longicornis
ациклическая 384
Brachionus backeri 387
Bryonia
наследование пола 520
Bryum caespitium
наследование пола 492
Bufo
мерцательный эпителий головастика 138
Burmannia
зачатки семени 343
Bursaria truncatella
мембранелла 138

Callianira
статоцисты 670
Canthocampus staphylinus
яичник и яйцевод 328
Carchesium
мионемы 168
цитофаринкс 209
Carcinus maenas
проведение возбуждения 694
Carex glauca
расположение механических тканей 117
Caulerpa prolifera
структура 30, 31
Centropyxis aculeata
деление ядра 270, 271
Ceramium
хроматофоры 87
Cercomonas parva 103
Cerebratulus
центр деления 301
Chara foetida
токи протоплазмы 43 и сл.
ядро 74
Chilodon uncinatus
деление 308
деление микронуклеуса 297
конъюгация 428, 429
редукция хромосом 430
Chilomastix aulastomi 60
образование жгутика 143
Chironomus
личинки 182
Chlamydomonas
менделевское расщепление 544, 545
— Braunii
анизогамная гологамия 413
— eugametos
образование групп 468
— media
размножение 377, 378, 380
Chlamydophrys minor
деление почкования 308
— Schaudini
деление ядра 292

Chlorella
ассимиляция 220, 224
Chlorogonium elongatum
размножение 318, 319, 381, 419, 420
хроматофоры 86
Chlorohydra viridissima
почкование 395
Chromatium Okenii
движение жгутика 156, 157, 159
Ciona intestinalis
фотохимическая реакция 672
Cladophora arcta,
хлоропласты 87
— shuriana
образование групп 468
Clepsidrina munieri
движение 193
Climacostomum virens
мионемоподобные фибриллы 169, 170
Closterium
скользящее движение 193
Clostridium Pasteurianum 235
брожение 252
Coleus Rehneltianus
раневая ткань 363
Collodictyon triciliatum
деление ядра 270, 271
Collozoum inerme
деление ядра 269
мицеллы 72
Colpidium
образование пелликулы 92
Comeotides crinitus 94
Coprinus comatus
сексуальность 491, 492
Coronella austriaca
спермий 107
Corticum serum
деление ядра 435
— varians
деление ядра 435
Crataegus coccinea
хромопласты 88
Crepis capillaris
полиплоидия 565
— — × Crepis aspera
хромосомы 285
Cucurbita pepo
клетка волоска 62
Cutleria multifida 343, 344
образование зооспор 315, 316
образование сперматозоидов и яйца 319
Cyanophyceae
вопрос о наличии ядра 29, 72, 84
хроматические приспособления 222
Cyathodinium piriforme
образование ресничек 148, 153
Cycloposthium bipalmatum
оплодотворение 443
Cyclops brevicornis
дробление 412
— fuscus
зачатковый путь 325
— viridis
гономерное деление ядра 413
Cyclops brevicornis
деление ядра 283, 284
Cyclospora caryolitica
половое размножение 418, 419
Cylindrocystis Brébonissoni
изогамная гологамия 407, 408

Daphnia pulex
полициклличность 384
Dasycladus clavaeformis
относительная сексуальность 484
Datura stramonium
полипоидные расы 567, 568
Dendrocoelum lacteum
продольная конъюгация 451
Dentalium
развитие эмбриона 599, 600
Desmidiaceae
скользящее движение 193, 194
Diaulula
деление 294
деление центросомы 289
Dictyota dichotoma
образование сперматозоидов и яйца 319
чередование поколений 341
Dictyuchus
относительная сексуальность 489
Dicyema
самка 320
Didinium nasutum
половое различие ядер 432
размножение 381, 382
Difflugia lobostoma
движение посредством изменения удельного веса 195
образование раковин 95 и сл.
— pyriformis
движение 123
Dimorpha mutans
образование жгутика 142
ядра 78
Dinophilus apatris
раздельнополость 477, 479, 480
Diplodinium ecaudatum 106
макронуклеус 74
Dromia vulgaris
спермий 110, 111
Drosophila melanogaster
карта хромосом 558
«направленные мутации» 564
определение пола 504, 505
сцепление с полом 547, 548
транслокации 569
хромосомы 497
Dytiscus marginalis
мышечные волокна 180, 181

Echinocyamus pusillus
регуляционная способность 582, 58
Echinomera hispida
половое размножение 94
оогамия 418
Echinus
действие неоргапич. веществ 612, 61
— esculentus

Echinus
партеногенез 366
— microtuberculatus
деление центросомы 288
развитие 354
Ectocarpus siliculosus
копуляция гамет 466, 467
относительная сексуальность 484
партеногенез 329, 331
Eimeria gadi
ядра 73
Encyrtus fuscicollis
зародыш 334
Entamoeba Blattae
движение 121
ядерная оболочка 75
ядро 80
— histolytica 61
грыжевидные псевдоподии 46, 124
Enteromorpha intestinalis
копуляция гамет 467, 469
— ramulosa
относительная сексуальность 490, 491
Ephelota Bütschliana
почкование 309
Ephydatia fluviatilis
геммула 332
Epistylis plicatilis
движения ресничек 161
Equisetum
митозы созревания 291
сперматогенез 148, 151
Eudendrium racemosum
овоциты 321
Eudorina elegans
деление ядра 271
множественное деление 309, 310
размножение 517
ядерноплазменное отношение 358
Euglena
жгутики 141
питание 236
Euphorbia latyris
лейкопласты 88
Euschistus varioJarius
аппарат Гольджи 69

Foettingeria actiniarum
размножение базальных телец 148, 152
Foraminifera
образование раковин 96 и сл.
Fritillaria imperialis
свободное образование клеток в эндосперме 803
Fucus
образование гамет 319
сперматозоиды 147
Fuligo varians
анализ 37
Funaria hygrometrica
плазмон 572

Galathea squamifera
спермий 111
Geniorhynchus monieri 94
Giffordia secunda
оогамия 421
Gonium pectorale
гигантские формы 379
определение пола 485—487
размножение 379, 380
ядерноплазменное отношение 357
Gregarina longa 94
— polymorpha
сизигия 466
Gromia ovariformis
псевдоподии 128

Haplosporidium limnodrili
деление ядра 271, 272
копуляция 440
Hartmanella hyalina
деление надвое 305
— Klitzkei
деление ядра 267, 268
Helix
любовная игра 698
мерцательные клетки печонки 144
менделевское расщепление 540
спермий 110
Heterocope saliens
семенник и выводной канал 327
Hexamitus crassus
движения ресничек 161
Hirudo
мышечное волокно 176
Hormidium nitens 360
Humaria granulata
партеногамия 442, 443
Hyacinthus orientalis
преобразование пыльцевых зерен в зачатки зародышевых мешков 479, 481
Hydra fusca
покровномускульная клетка 173
— oligactis
почкование 334
Hydrodictyon utriculatum
зооспоры 138
деление распада 311
Hydrogenomonas flava 231
— nitrea 231
Hymenoptera
размножение 334
Hypochnus terrestis
диплоидный мицелий 438
развитие базидиоспор 345, 437

Ichtyosporidium giganteum
аутогамия 442
— Hertwigi
педогамная копуляция 440, 441
почкование 333
ядра 29
Inachus scorpio
спермий 109, 111
Iris germanica
образование крахмала из сахарных листьев 220
Isotricha prostoma
фибриллы 105
ядрышко 74

Juncus glaucus,
расположение механических тканей 116

Karyolysus biretortus
деление ядра 293
— lacazei
редукционное деление 455, 458

Lachnea stercorea
партеногамия 442
Lamblia intestinalis
фибриллы его 104
Leptothrix ochracea 230, 231
Leptotera hyalina
моноцикличность 383
Lepus cuniculus
двигательные нервные клетки 683
ядро 74
Lilium martagon
деление пыльцевых ядер 293
оплодотворение 423, 424
Limnaea columnella
центрифугирование яиц 609, 610
Lophomonas blattarum
деление ядра 268
Lygaeus turcicus
половые хромосомы 497
Lymantria dispar
интерсексуальность при скрещивании 506, 508, 509
сперматоциты с центральными жгутиками 144

Marsilia Drummondii
партеногенез 329
Mastigella vitrea
внутриклеточный ниточный аппарат 139
прикрепление жгутика 141
жгутиковый аппарат 153
Mecosthetus gracilis
редукция 461
Melandrium album
половые хромосомы 498
Menidia
оплодотворение спермой Fundulus 284, 285
Mercurialis annua
дифференцировка пола 503
Microstomum lineare
деление 334
Mimosa pudica,
движения 197, 650, 651
Mimulus tilingii
рост 389
Mirabilis jalapa
гибридизация 530, 531
окраска листьев 570, 571
Moina pectirostris
полицикличность 384
— pulex
полицикличность 384
Molinia coerulea
расположение механических тканей 116

Monas,
движение жгутиков 157, 158
— vivipara
движение жгутиков 155, 156
— vulgaris движение жгутиков 156
Monocystis magna,
деление ядра 266, 267
половые отличия 418
Monotropa hypopytis,
яйцевое ядро 74
Mucor mucedo,
образование зигоспор 425
Musca vomitoria
фибриллы груди 181
Mya arenaria
фотохимическая реакция 672
Mycoderma aceti
брожение 252
питание 237
Mytilus
движение ресничек 160
Myxidium Lieberkühni
ядра 29
Myxine glutinosa
центросомы 90
Myxobolus Pfeifferi
ядра 29

Nereis limbata
деление созревания яйца 370
Neurospora sitophila
анализ тетрад 459, 461
Nitrosobacter 228
Nitrosomonas europaea 228
— javanensis 228
Nodosaria communis,
краевой угол 101
Notonecta indica,
хромомеры 275

Oedogonium pluviale,
влияние внешних условий на образование зооспор 379
Oenothera Lamarckiana
состав хромосом 566
хромосомные мутации 363, 364
Opalina ranarum
движение ресничек 139, 161
Ophryoscolex caudatus 94
конъюгация 434
половое размножение 432
Ophryotrocha puerilis
раздельнополость 477, 478, 479
Otiorhynchus mastix
Мышечные волокна 185

Palinurus vulgaris,
регенерация глаз 616
Paludina vivipara 108
продольная конъюгация 451, 453
Pamphagus hyalinus
деление ядра 292, 371
ризоподии 129
Paramaecium aurelia
искусственный партеногенез 516
периодическое появление партеногенеза 382

Paramaecium aurelia
удельный вес 42
ядрышко 74
— caudatum,
движение ресничек 161, 162
конъюгация 430, 431
образование пищевой вакуоли 209
партеногенез 515, 516
чистые линии 527
ядрышко 74
Patella
спиральное дробление 599, 600
яйцевое ядро 77
Pelomyxa binucleata,
форма псевдоподий 121
— Penardi
краевой угол 46
Penicillium
осмотическое давление 54
питание 237
Phragmathobia fuliginosa,
редукционное деление 455
скрещивание двух рас 279, 280
Phragmidium speciosum,
кариогамия 438
— violaceum
псевдогамия 439
Phrynotettix magnus
пре- и постредукция 461
хромомеры 275
Phycomyces,
дифференцировка 472
определение пола 489
фототропизм 641 сл.
Phylloxera vastatrix,
цикл размножения 349
Physa
обсеменение 401
Pileocephalus heeri 94
Pinnularia viridis,
движение 194
Pinus laurentina
пыльник 317
Planaria lugubris
удельный вес 42
Plasmodium vivax,
деление распада 310, 311
Pleodorina illionensis
размножение 313, 316
Pleurobrachia,
реснички 142
Polygnotus minutus
зародыш 334, 335
Polygordius
реснички ее трохофорной личинки 142
Polytoma
питание 237
Polytomella
деление 306
Polytrichum nuriterum,
деление материнских клеток андроцитов 11
Primula sinensis
модификации 11
Protenor belfragei
хромосомы 11
Protosiphon botryoides
гаметы 469, 470
образование зооспор 379
Pteris longifolia
ядерноплазменное отношение 360
Pterodina elliptica
размножение 386
Puccinia poarum,
соматогамия 436
Pulvinulina menardii
краевой угол 46, 100
Pyrrhocoris
развитие сперматозоида 146
Pyronema confluens
оплодотворение 426, 427, 439

Radiolaria
движение 189
деление ядра 275
полиэнергидные ядра 304, 316
расщепление хромосом 280
Rana esculenta
перехват Ранвье 691
— fusca
тиреоидный гормон 617
Ranunculus cymbalaria
оплодотворение 423
Rhabdamina discreta 97, 98, 99
— linearis 98
Rhabditis dolichura
перешнуровка яйца 376
— monochystera
партеногенетическое развитие яйца 444, 445
Rhizomastiginae
образование жгутика 142
Rhizostoma
нервные клетки 682
Rhopalura Metschnikovi
самка 319
Rhynchelmis limozella,
деление центросомы 289
поверхностный слой яйца 63
Rotalia becarii,
краевой угол 101

Saccamina sphaerica,
домик 98
Saccocirrus
обсеменение оогонии 399, 400
Sagitta,
дифференцировка полов 472
зачатковый путь 324, 325
морула 325
оплодотворение 325
определение пола 491
развитие зародыша 325
Salamandra maculosa,
деление лейкоцитов 262
Salvia sclarea
колленхима 115
Saprolegnia mixta
последовательность процессов размножения 380, 381
Scolopendra,
яйцевое ядро 77

Scytonema scincinatum
хромидиальный аппарат 84
Sedum spectabile,
раздражающие вещества клеточного деления 360, 361
Selaginella inaequalifolia
спорангии 317
Sempervivum funkii,
зависимость цветения от внешних условий 389, 390
Sepia officinalis,
мицеллы 72
Sida crystallina
моноциклличность 383
Simocephalus vetulus,
полициклличность 384
Siredon pisciformis,
спермий 108, 109
Solenobia pineti,
партеногамия 442
Sphaerechinus granularis,
действие неорганических веществ среды 614
оплодотворение 403
Sphaerocarpus
половые хромосомы 490
Sphaerophoria scripta
редукционное деление 454, 455
Spirillum
движения жгутиков 156, 157, 159
Spirogyra 410
копуляция 409, 440
партеноспоры 332
хлоропласты 87
ядерноплазменное отношение 353
Spirophyllum tenue 231
Spirostomum ambiguum,
скорость движения ресничек 161
Stangeria paradoxa
возникновение ресничек сперматозоида 147, 149
Staurastrum hirsutum,
образование шипов 102
Stenobothrus
анафазы первого деления созревания 376
влияние обезвоживания сперматоцитов 372, 373
развитие сперматозоида 145, 146
сперматогенез 452
хромосомы 284
Stenostomum leucops
чередование поколений 383
— sieboldi,
деление 334
Stentor coeruleus,
деление ядра 271
скорость движения ресничек 161
— roeseli 33
мионема 169, 170
Stephanosphaera
размножение 339, 379
ядерноплазменное отношение 358
Strongylocentrotus lividus 355, 356
астросферы в яйце 294
диагональные веретена 370
Strongylocentrotus lividus
центросомы 294
Stylonichia hystrio
цирры 139
— mytilus
митоз 271
скорость движения ресничек 161
Stylorhynchus longicollis 94
гаметогония и спорогония 417
половые отличия 418
Surirella calcarata
деление клетки 306, 307
Sycia inopinata 94

Talaeporia tubulosa
половые хромосомы 497, 498, 499
Tetraneura ulmi
половые хромосомы 499, 501
Tetranychus bimaculatus
гаплоидный партеногенез 462, 464
Thalassicola nucleata
движение посредством изменения удельного веса 195, 196
— spumida
мешечные ядра 300, 301
Thalictrum simplex
расположение механической ткани 116
Tintinnopsis campanula,
возникновение базальных телец и ресничек адоральной перепоночки 148, 151
Tomopteris onisciformis
редукция во время сперматогенеза 449, 450
Trachelomonas,
прикрепление жгутика 141
Tradescantia virginica
метакинез 371, 372
пыльцевые волоски 44
Trichomonas angusta 104
Trichosphaerium sieboldi 319
развитие 338, 340
размножение 332
Triton alpestris 596, 598
гладкие мышечные клетки 177
— taeniatus 588, 591, 592, 593, 595, 596
изолированные бластомеры 46
организационные центры 585 и сл.
ядро 74
Trypanosoma lewisi
деление 313
— mega 359
— rotatorium 359

Ulva lactuca
определение пола 486, 488
Urechis
деление хромосом 286
Uroglena volvox
движение жгутика 155, 159
Uromyces poae
соматогамия 436
Urospora
половые отличия 418

Vahlkampfia bistadialis,
деление ядра 278
множественный митоз 373, 374
Vanessa antiopa
ядро сперматоцита 77
Viviparus viviparus
конъюгация 458
Volvox aureus 314, 316
— globator
гаметы 420
Vorticella 166
движение ресничек 161

Wagnerella borealis
полиэнергидное ядро 298, 299
Wedlia bipartita
половой диморфизм 477

Xiphophorus helleri
определение пола 480

Zamia floridana
сперматозоиды и оплодотворение 422
Zea Mays
расположение механических тканей 117
Zoothamnium alternans
мионемы 166, 167, 168, 171
Zygorrhynchus heterogamus
копуляция гаметангиев 475

Редактор *А. Гайсинович*. Технич. ред. *А. Троицкая*. Зав. граф. ч. *Е.* [illegible] Зав. коррект. *Л. Голицына*. Ответ. за выпуск в типогр. *П. Маркелов*.

Уполн. Главлита Б—22859. Биомедгиз. МД—426. Тираж 10200 Формат 72×10[illegible] Печ. л. 48³/₄. Знак. в печ. л. 5[illegible] Авт. л. 67,35 Сдано в тип. 1/IX 193[illegible] Подп. к печ. II/V 1936 г. Заказ 11[illegible] Цена 14 р. 80 к. Переплет 1 р. 20 к.

16-я типография треста «Полиграфкнига», Трехпрудный, 9.