

Основні риси фізіологічної структури живої клітини

Д. С. Воронцов

Інститут фізіології ім. О. О. Богомольця Академії наук УРСР, Київ

Коли ми досліджуємо той чи інший фізіологічний процес, то ми прагнемо визначити умови, за яких цей процес виникає, вивчаємо перебіг цього процесу, його залежність від різних обставин, а також від будови того органа або органів, які становлять морфологічну основу даного процесу.

Інакше обстоїть справа, коли проводиться дослідження фізіологічних процесів, що відбуваються всередині живої клітини. Тут ми також визначаємо умови виникнення і перебігу досліджуваного процесу, залежність його від різних умов, але потрапляємо в надзвичайно скрутне становище, коли ставимо перед собою питання, як же даний процес визначається будовою клітини.

Справді, наші відомості про внутрішню будову клітини як живого утворення, в якому відбуваються основні життєві процеси, дуже обмежені. Оскільки в живій клітині надзвичайно важко побачити її будову, тимчасом як у мертвій клітині, в так званих «фіксованих» препаратах, забарвлених різними фарбами, видно дуже багато тонких деталей, цитологи до такої міри захопились методом фіксування, що, здається, зовсім забули про те, що мають справу з мертвюю клітиною і те, що вони при цьому в ній бачать, може мати зовсім іншу форму й інше розташування в живій клітині. Тому вже з цих міркувань одержані ними дані про будову клітини ніяк не можуть служити надійною підставою для висновків про участь виявлених за допомогою цих методів структур у тих фізіологічних процесах, які відбуваються в живій клітині.

Навіть про такі структурні елементи клітини, як ядро, центrozоми, пластозоми, мітохондрії, апарат Гольджі, вакуолі, існування яких в живій клітині не викликає будь-якого сумніву, не можна цілком впевнено сказати, як саме вони здійснюють свою участь у життедіяльності клітини.

Усі ці найголовніші структури клітини, її органоїди, супендовані в протоплазмі, можуть займати в ній досить різноманітне положення, переміщатися в ній в різних напрямках і ставати в різні положення одна до одної. Іноді це взаємне розташування основних клітинних структур виявляє деякий закономірний зв'язок з діяльністю клітини, яка дозволяє нам висловити припущення, що дані органоїди мають якесь функціональне відношення до певної діяльності, але з цього припущення неможливо зробити будь-які висновки про те, як саме ці органоїди беруть участь у даній діяльності.

Щодо цитоплазми, яка безумовно є тим матеріальним субстратом, в якому розігрується життєвий процес в усій його різноманітності, то після тривалих суперечок про її будову, під час яких були висловлені найрізноманітніші погляди, цитологи, очевидно, втратили будь-яку надію розв'язати це важливе питання. Принаймні А. А. Заварзін у своєму курсі гістології (стор. 33) пише: «Отже, жива клітина виявляє постійно змінювані ультрамікроскопічні структури, властиві колоїдам. Разом з тим повністю відпадає питання про будь-яку постійну мікроскопічну будову протоплазми — питання, яке становить тепер лише історичний інтерес». Таку думку поділяють і багато інших, якщо не всі ті дослідники клітини, які ставляться до неї з морфологічної точки зору. Такого ж погляду додержуються і багато з тих дослідників, які прагнуть дослідити клітину в її живому стані, користуючись для цього мікроскопічними спостереженнями за поведінкою її протоплазми при різних етапах її життедіяльності, наприклад Насонов, Лепешкін та ін. Вони розглядають живу протоплазму як складний колоїдний розчин, одинаковий в усіх частинах цитоплазми.

Таку точку зору приймають і деякі фізіологи, хоч таке уявлення про протоплазму не дає ніяких передумов для правильного розуміння тієї функціональної структурності, яку ми повсякденно спостерігаємо в життедіяльності клітин, того порядку в перебігу життєвих процесів у клітині, який виявляється як у просторовій послідовнос-

ті окремих частин складного процесу, так і в ще більш разючій часовій послідовності окремих ланок фізіологічних процесів у клітині.

З цієї точки зору жива протоплазма має бути і морфологічно, і функціонально однорідною в усіх своїх частинах і в усіх напрямках. Послідовність змін в ній може бути зумовлена лише тією її частиною, на яку раніше вплине подразник або в якій з будь-яких причин виникне якийсь процес, що з цієї частини поширюватиметься на сусідні. Це визначає наперед лише послідовність розвитку того чи іншого процесу в часі: насамперед даний процес почне розвиватись у тій частині, яка зазнає подразнення. Що ж до просторового порядку, то він не може бути вирішений наперед будовою протоплазми: процес, що виник, може поширюватися з одинаковим успіхом у будь-якому напрямку.

Проте фізіологічні спостереження над діяльністю різного роду клітин виявляють у них функціональну полярність, хоч морфологічної полярності, принаймні в будові протоплазми, виявiti не вдається.

Найбільш яскравий приклад такої функціональної полярності являють собою клітини мерокринних і апокринних залоз. За своїм зовнішнім виглядом і розташуванням ці клітини виявляють виразну морфологічну полярність, але якщо ми звернемось до структури їх протоплазми, то ми не знайдемо в ній ніяких чітких вказівок на те, що ці клітини при своїй діяльності мають вводити в себе речовини з крові і лімфи, які протікають біля їх основи, переробляти ці речовини в специфічний для них секрет і виводити цей секрет на протилежному своему кінці назовні, в протоку залози. Можна було б гадати, що така функціональна полярність залозистих клітин визначається тим, що первові імпульси або хімічні подразнення, які нормально і приводять ці клітини в діяльній стан, впливають на базальну частину клітини, тому тут раніше виникає її діяльність і звідси вона природним шляхом спрямовується до протилежного кінця. Але таке уявлення про функціональну полярність залозистої клітини не відповідає дійсності. Секреторна діяльність залозистої клітини полягає не тільки в тому, що протоплазма починає виробляти секрет, який утворюється у кожній дійній частині протоплазми, а й у тому, що разом з тим ми спостерігаємо пересування по протоплазмі і рідині і секреторних гранул від основи клітини до протилежного її кінця. Секрет не виводиться з клітини в будь-якій її частині, а спрямовується через усю клітину до вивідної її частини. Більш того, як показали фізіологічні дослідження секреторної діяльності, та сама залоза і, мабуть, та сама залозиста клітина здатна виробляти різний за своїм складом секрет залежно від того, яким способом залозиста клітина приводиться у стан діяльності.

Це вказує на те, що в протоплазмі залозистої клітини є така структура, яка визначає функціональну полярність клітини і водночас здатна регулювати її діяльність щодо якості вироблюваної нею продукції. Однак цитологія своїми звичайними методами неспроможна виявити цю структуру в протоплазмі залозистих клітин.

Що функціональна полярність залозистих клітин визначається наперед відповідною організацією цієї клітини, а не тільки способом її приведення в діяльність,— це випливає з того факту, що базальна частина залозистої клітини в спокійному стані має інший електричний потенціал, ніж її вивідна частина; при переході ж у діяльній стан ця різниця потенціалів або зменшується, або навіть викривається. Це особливо переконливо показав В. Ю. Чаговець при дослідженні залоз шлунка.

На жаль, електромоторні властивості залоз є найменш розробленим розділом електрофізіології, тому важко висловити більш або менш вірогідні припущення про механізм виникнення тих потенціалів, які ми спостерігаємо в залозах. Проте немає сумніву, що природа цих потенціалів така сама, як і в інших тканинах і органах і, отже, протоплазма залозистих клітин не однорідна в напрямку від базальної частини клітини до її вихідного кінця.

Що функціональна полярність залозистої клітини визначається її внутрішньою організацією, а не зовнішніми обставинами, випливає також з того факту, що в кишковому епітелії клітини, на вигляд цілком подібні одна до одної, виявляють, проте, протилежну функціональну полярність. Саме клітини, що вкривають ворсинки, при своїй діяльності всмоктують речовини з просвіту кишki і переводять їх всередину ворсинки, в кров, лімфу, тоді як схожі на них клітини ліберкюнових залоз, навпаки, при своїй діяльності захоплюють речовини своїми базальними частинами з крові, що протікає поблизу них, переробляють їх на свій секрет, кишковий сік і виводять його на протилежному кінці всередину кишki. Слід гадати, що цій протилежній функціональній полярності епітеліальних клітин ворсинок і клітин ліберкюнових залоз відповідає і структурна полярність, яку, проте, сучасні методи цитології неспроможні виявити.

Інший наочний приклад функціональної структури клітини становить м'язова клітина. В цій клітині ми розрізняємо два явно окремих і водночас функціонально зв'язаних між собою механізми: 1) механізм подразнення і 2) механізм скоротливий. Механізм подразнення розташований на поверхні клітини і представлений електрично поляризованою протоплазматичною мембрanoю. Подразнення приводить до деполяризації цієї мембрани, що негайно ж викликає діяльність саркоплазми, спрямовану на відновлення нормальню поляризації протоплазматичної мембрани клітини. Ця діяльність саркоплазми, розпочавшись на самій поверхні клітини, в шарах саркоплазми,

що безпосередньо примі, коли досягає на інтенсивне дослідження, ми ще дуже малі прилеглі шари протоплазми, які ці процеси міофібрили в стані дослідження біохімічні дослідження лишається не.

Коли ми подразнивли на нерв, то ми звідси процес через ці пряму процес не відповідає наприклад застосуванню при цьому діяльністі якого виражається в стані спокою. Якби ми з собою однорідну коловину був би поширені, що з поверхні клітини не відбувається зовсім.

Ця структура відбувається і її розташування структуру м'язовими, але яка не визначається, тому що виявлено діяльність. Ця структура клітини.

Утворення міофібронів формуються саркоперечної посмугованою волокном під мікрофібрілами розташовані в перечно посмугованою дисковими міофібрілами однією міофібрілами на розташування дисковими саркоплазмами. Ця структура (їх виявили численні) і міофібрілами в поперечній.

В гладких м'язах організації, як у поперечно-тріклітинній структурі, розташовані в гладкому язовій матеріалі є міофібріли. Клітина має і подразненість, та її своєрідність.

Подразненість верхній, отже, між цими зв'язок, за допомогою фібрілами. Природно, що така організація, яка підіймається, на міофібрілу.

Нервова тканина найбільш досконалого востою нервової клітини.

Тепер уже немає своєї клітини розташовані зовнішнім шаром нейроплазми оборотною роткою час зміненії свій приблизно протягом однієї.

Усі ці факти, які нормальної поляризації відбуваються за участю. На це вказує і посилання і збільшення теплопровідності їх подразненів. Звідси нервової клітини, як і в міцному відношенні з ними.

що безпосередньо прилягають до мембрани, водночас поширюється в глиб саркоплазми і, коли досягає міофібрил, приводить їх у стан скорочення. Тепер, незважаючи на інтенсивне дослідження біохімії м'язового скорочення на протязі останніх 50 років, ми ще дуже мало знаємо про те, яким чином механізм подразнення впливає на прилеглі шари протоплазми, які процеси і в якій послідовності він викликає в саркоплазмі, як ці процеси зв'язуються один з одним і яким чином саркоплазма приводить міофібрili в стан скорочення. Словом, незважаючи на досить детальне і тривале дослідження біохімічних процесів у м'язі, функціональна організація м'язової клітини досі лишається нез'ясованою.

Коли ми подразнюємо м'язову клітину — прямо або ж здійснюючи відповідний вплив на нерв, то ми діємо при цьому на поверхневий апарат подразнення клітини і звідси процес через саркоплазму поширюється на міофібрili. Але в зворотному напрямку процес не відбувається. Коли ми приводимо міофібрilu в стан скорочення, наприклад застосуванням кислот або лугів, які безпосередньо активують міофібрilu, то при цьому діяльність апарату подразнення не проявляється. Цей апарат, діяльність якого виражається електричною реакцією — струмом дії, залишається при цьому в стані спокою. Якби м'язова клітина не мала функціональної організації, а являла б собою однорідну колоїдну систему, то процес, викликаний у будь-якій її частині, повинен був би поширюватись однаково в різних напрямках. В дійсності ж ми бачимо, що з поверхні клітини в її глибину процес іде легко, а в протилежному напрямку він не відбувається зовсім.

Ця структура виявляється і самою будовою м'язової клітини. Утворення міофібрil i їх розташування в клітині паралельно її поздовжній осі безсумнівно відбивають структуру м'язової клітини, яка не вловлюється сучасними цитологічними методами, але яка не визначається також ні дією організаторів, ні діяльністю самої клітини, тому що виявляє себе раніше, ніж м'яз починає проявляти свою специфічну діяльність. Ця структура є генотиповою властивістю і визначає функцію м'язової клітини.

Утворення міофібрil мало досліджено, і все ж можна впевнено сказати, що вони формуються саркоплазмою. Міофібрili на початку свого утворення не має по-перечні посмугованості. Ця посмугованість утворюється пізніше. При розгляді м'язового волокна під мікроскопом зразу ж впадає в очі, що аналогічні диски всіх міофібрil розташовані в одному поперечному шарі, що й надає м'язовому волокну по-перечно посмугованого вигляду. Не можна думати, що таке правильне розташування дисків міофібрil є випадковим або що воно зумовлюється взаємним впливом однієї міофібрili на іншу. Значно більш обґрунтовано буде розглядати це правильне розташування дисків міофібрil, як вираз або навіть як наслідок певної структури саркоплазми. Ця структура дістає свій вираз у найтонших перегородках саркоплазми (їх виявили численні гістологи), що дістали назву інофрагм, які водночас розділяють i міофібрili в поперечному напрямку по дисках *M* i *Z*.

В гладких м'язових клітинах ми не маємо таких виразних ознак їх внутрішньої організації, як у поперечносмугастих волокнах, але і тут безсумнівно є певна внутріклітінна структура, яка визначає функціональну організацію гладком'язової клітини. В гладком'язовій клітині, так само як і в поперечносмугастій, скоротливим апаратом є міофібрili. Крім того, гладком'язова клітина, так само як і всяка інша клітина, має i подразнювальний механізм, про що свідчать наявність в ній прямої дратливості та її своєрідна хронаксія.

Подразнювальний механізм гладком'язової клітини i тут розташований на її поверхні i, отже, між цим механізмом i міофібрilами повинен існувати організований зв'язок, за допомогою якого подразнювальний механізм приводить у діяльність міофібрili. Природно, що це здійснюється через протоплазму, i тому у ній має бути така організація, яка передає дію подразнювального механізму на скоротливий механізм, на міофібрilu.

Нервова тканина спеціалізована для сприймання i передачі подразнень. В ній найбільш досконалого розвитку досяг подразнювальний апарат, i всі інші властивості нервової клітини підпорядковані цьому її основному механізму.

Тепер уже нема сумніву в тому, що подразнювальний механізм i нерва, i нервової клітини розташований на їх поверхні i представлений електрично поляризованим зовнішнім шаром нейроплазми. При подразнюванні ця поляризація зовнішнього шару нейроплазми оборотно усувається або навіть, як показали новітні досягнення, на короткий час змінює свій напрям. Але це викривлення нормальної поляризації зникає приблизно протягом однієї-двох тисячних часток секунди.

Усі ці факти, які ми маємо тепер, узгоджено свідчать про те, що це відновлення нормальної поляризації нервового волокна i нервової клітини після їх подразнення відбувається за участю нейроплазми в результаті посилення процесів обміну речовин. На це вказує i посилення дихання нерва i нервової клітини при їх подразнюванні, i збільшення теплопродукції нерва, i ряд хімічних змін нерва i нервової клітини при їх подразнюванні. Звідси треба зробити висновок, що поверхневий апарат нерва i нервової клітини, як i всякого збудливого утворення, перебуває в найтіснішому динамічному відношенні з нейроплазмою. Будь-яка зміна цього подразнювального апара-

та негайно ж збуджує нейроплазму до діяльності, спрямованої на приведення цього апарату в нормальній стан. Тільки при такому співвідношенні подразнювального апарату з прилеглою до нього протоплазмою він здатний виконувати свою функцію. Без цього він уже після одного подразнення був би більше нездатний сприймати подразнення, і клітина внаслідок цього виявилась би відрізаною від зовнішнього середовища, була б неспроможна сприймати зміни зовнішнього середовища і відповідно реагувати на них.

Ці взаємовідношення подразнювального апарату клітини з прилеглою до нього цитоплазмою є строго певними і безперервними. Отже, необхідно констатувати наявність деякої, такої ж певної структури або організації протоплазми, на базі якої і здійснюються ці постійні і закономірні відношення.

Дослідження подразнювального апарату у гіантських нервових волокон деяких безхребетних не залишають сумніву в тому, що цей апарат розташований на самій поверхні нервового волокна і що він перебуває в тісному динамічному зв'язку з нейроплазмою. Результати цих досліджень вказують на те, що цей апарат створюється шланцюгом хімічних процесів, які відбуваються у прилеглих до поверхні волокна шарах протоплазми і що зміна цього апарату при подразненні також супроводиться деякими хімічними змінами в поверхневих шарах протоплазми, причому ці хімічні процеси мають чітко впорядкований характер, здійснюються у певній послідовності не тільки в часі, а й у просторі. Все це вказує на наявність, принаймні в поверхневих шарах нейроплазми, певної організації протоплазми, яка є основою цієї впорядкованості.

Тепер уже твердо встановлено, що як подразливість нервових волокон, так і швидкість поширення в них нервових імпульсів залежить від товщини цих волокон: чим тонше волокно, тим менша його подразливість і тим повільніше в ньому поширюється процес збудження (Ерлангер і Гассер) і, навпаки, чим товстіше волокно, тим більша його подразливість і тим швидше поширюється в ньому збудження.

Внутрішня структура нервових волокон і тіла нервової клітини до певної міри виявляється наявністю в них нейрофібріл. Не можна сказати, що питання про наявність нейрофібріл у живому нервовому волокні вже повністю розв'язане. Морфологи, які досліджували нервові волокна в прижиттевому їх стані, або не спостерігали нейрофібріл, або помічали лише деякий натяк на наявність нейрофібріл. Ауербах вважає, що фібрillярна будова нервового волокна в прижиттевому його стані може симулюватись комірковою (пористою) будовою нейроплазми, якщо ці комірки мають витягнуту форму і розташовані в ряд одна за одною вздовж аксона.

Петерфі на основі своїх ультрамікроскопічних досліджень живих нервових волокон приходить до висновку, що та структура нейрофібріл, яку ми спостерігаємо на фіксованих препаратах, передіснує в живому нервовому волокні у вигляді подовженіх міцел, що розташовуються своєю довгою віссю вздовж нервового волокна. Нейрофібріли стають видимими і на живих волокнах, якщо впливати на ці волокна катіонами кальцію, а також при їх подразненні. З усього цього можна зробити висновок, що нейрофібріли в тій чи іншій формі існують і в живому нервовому волокні або принаймні вони виявляють певну структуру в нейроплазмі, певну колоїдно-хімічну організацію нейроплазми.

Останнім часом були проведені досліди з гіантськими аксонами кальмара, під час яких з аксона видавлювали аксоплазму, замість неї наливали розчини різних ім-солей, і після цього при подразненні аксона виникав і поширювався нервовий імпульс. В цьому випадку нейрофібріли не могли брати участі в проведенні імпульсу, і все ж нервовий стимул виникав і поширювався.

Отже, і щодо нервової тканини ми маємо переконливі факти, які вказують на наявність в ній цілком певної структури, яку не можна виявити з цілковитою ясністю сучасними морфологічними методами в живому стані, але яка логічно постулюється з фактів фізіологічної структурності, послідовності і закономірності в здійсненні діяльності нервової клітини.

Ми побіжно ознайомилися з деякими ознаками функціональної структури клітин трьох найважливіших активних тканин організму вищих тварин. У цих тварин протоплазма клітин досить щільна і в ній не виявляється помітні переміщення складових частин, тому тут легше допустити наявність якоїсь невидимої структури протоплазми, яка визначає основні функції даної клітини. Але такого роду функціональну організацію ми спостерігаємо і в клітинах простіших тварин і навіть рослин, де ми наочно бачимо, що в протоплазмі відбуваються пересування її складових частин, а також спостерігається струмістий рух протоплазми, переливання її з одного місця в інше.

І в клітинах амеб та інших простіших ми спостерігаємо секреторну діяльність, подразливість, поширення викликаної подразненням діяльності на інші частини, а та- кож рух, наприклад, джгутиків, війок, псевдоподій. Чи можна прийняти наявність сталих структур у протоплазмі таких тварин, у яких ця протоплазма виявляє рухомість?

На мою думку, і у цих тварин і рослин протоплазма, незважаючи на її рухомість, все ж зберігає певну структуру, яка визначає відповідні види її діяльності.

Спинимось насамперед на вигляді надходить в клітини, що вистелюють діні протоплазми не ляється таким чином прилягають до харчових матеріалів, які можуть надходити.

Проте нема ще рідини в ній утворюється неподібного ферменту простіших: етанол, незаперечно встановлюється вакуолі. Деякі автори, захоплені даною вакуолю змінюють свою протоплазму у вакуолю.

Такий перебіг процесів надходить з протокуолом активує протоплазму і створює оптимальні

Як же здійснюється вакуолю харчової частини процесів при утворенні протоплазми і якщо виявляється ніякого впорядкування хімічних частин дисперсії, зазначеній системи просторове розташування між просторового містності, яка являє собою простор?

Морфологи вказують на тонкі протоплазми, і що ця плівка або мембрани є однією наочною вказівкою нізакінченості протоплазми за залежністю протоплазми на холюю її, проводячи тоді, звісно, стінка харчової вакуолі, який вкриває амебу зіткненнем його з харчом, та починає сеперацію клітиною, навіть при

У інфузорії організм виявляється стисливості і руху за ротовий отвір і внутрішній ендоплазми, після чого

Викладений вакуолю сік, має свої обґрунтовані, тому рівні годують шматочки розглядаючи як реакцію довгоживу досить довго викликається хімічним ендоплазму. Це припиняється всередину інфузорії, вакуолю викидається вакуолі, секреція вакуолю перетравлених продуктів назовні становить рез

Зіткнення ендоплазми зі плівкою, як це відбувається, вакуолю змінює собою у іонів. Це перший кро

Спинимось насамперед на внутріклітинному травленні. Коли їжа в твердому вигляді надходить всередину протоплазми одноклітинної тварини або в епітеліальній клітині, що вистелюють кишечник багатьох безхребетних, то біля кусочка їжі всередині протоплазми негайно починає утворюватись харчова вакуоля. Ця вакуоля з'являється таким чином, що протоплазма тими своїми частинами, які безпосередньо прилягають до харчового кусочка, починає утворювати кислий сік, який поступово нагромаджується навколо харчового кусочка. Разом з цим кислим соком у цю вакуолю можуть надходити з протоплазми і зимогенні зернинки.

Проте нема ще незаперечних доказів того, що в цю фазу секреції вакуольної рідини в ній утворюються пепсиподібні ферменти. Є вказівки на наявність пепсиподібного ферменту в харчовій вакуолі при кислій реакції лише у таких трьох форм простіших: еталіума, *Dimorpha alt.* і у вампіреллі. Щодо інших форм, то у них незаперечно встановлено лише утворення кислого соку у початкову стадію утворення вакуолі. Деякі автори вважають, що цей кислий сік призначений вбивати живі істоти, захоплені даною простішою (мікроби, інші простіші). Незабаром сік харчової вакуолі змінює свою реакцію на лужну. Разом з тим зернинки, що виділились з протоплазми у вакуолю, починають там розчинятись, і харчові частинки перетравлюються.

Такий перебіг подій у харчовій вакуолі приводить до припущення, що зернинки, які надходять з протоплазми у вакуолю, є зернами протріпсину, що кислий сік вакуолі активує протріпсин і що наступна лужна реакція соку вакуолі розчиняє зерна і створює оптимальні умови для протеолітичної дії тріпсину.

Як же здійснюється такий складний ланцюг процесів при утворенні вакуолі навколо харчової частки? Як можна собі уявити здійснення цієї закономірності послідовності процесів при утворенні вакуолі, якщо виходити з уявлення про колоїдну будову протоплазми і якщо ця колоїдна будова при всій своїй складності є одорідною і не виявляє ніякого впорядкованого розташування своїх міцел, ніякої закономірності в розташуванні хімічних полярностей міцел і пов'язаних з цим полярностей складових хімічних частин дисперсійного середовища, словом, — як можна собі уявити здійснення зазначененої системи процесів без припущення про структуру протоплазми, про певне просторове розташування її окремих і різновідніх частин, які в силу цього закономірного просторового розташування здатні до організованої функціональної діяльності, яка являє собою закономірну послідовність різних процесів і в часі, і в просторі?

Морфологи вказують на те, що утворення харчової вакуолі пов'язане з утворенням тонкої протоплазматичної плівки, яка відмежовує вакуолю від усієї протоплазми, і що ця плівка навколо вакуолі подібна до зовнішньої протоплазматичної плівки або мембрани, яка відмежовує клітину від її зовнішнього середовища. Уже це одне наочно вказує на певну організацію протоплазми біля вакуолі. Проте ця організація протоплазми навколо харчової вакуолі навряд чи цілком подібна до організації протоплазми на поверхні клітини, принаймні у всіх простіших. Коли амеба захоплює їжу, проводячи її всередину себе шляхом обволікання своєю протоплазмою, тоді, звісно, стінка харчової вакуолі являє собою той самий шар протоплазми, який вкривав амебу ззовні. Проте цей шар, включений всередину протоплазми, при зіткненні його з харчовою часточкою набуває вже інших властивостей, а саме: він тепер починає сецернувати спеціальний сік, чого він не давав, залишаючись поза клітиною, навіть при зіткненні з харчовими речовинами.

У інфузорій організація протоплазми зайдла так далеко, що зовнішня їх поверхня виявилась строго спеціалізованою лише щодо цілком певних функцій — подразливості і руху за допомогою війок, а для сприймання та засвоєння їжі служать ротовий отвір і внутрішні частини протоплазми — ендоплазма. Харчова частка, введена всередину ендоплазми, негайно створює навколо себе зазначену вище плівку протоплазми, після чого зразу ж починається секреція вакуольного соку.

Викладений вище погляд, що перша фаза вакуольної секреції, яка утворює кислий сік, має своїм завданням умертвіти живу здобич, навряд чи можна вважати обґрунтованим, тому що така ж кисла секреція спостерігається і тоді, коли інфузорію годують шматочками вареного курячого білка. Ось чому не можна цю секрецію розглядати як реакцію ендоплазми на механічне подразнення живої здобичі, яка проводжує досить довго робити рухи всередині ендоплазми. Треба гадати, що ця секреція викликається хімічним подразненням, яке харчова частка здійснює своїм складом на ендоплазму. Це припущення підкріплюється тим, що нехарчові частки, які потрапляють всередину інфузорії, не викликають утворення навколо себе вакуолі і досить швидко викидаються назовні (С. І. Метальников). Тому слід вважати, що утворення вакуолі, секреція вакуольного соку, перетравлювання їжі і, нарешті, всмоктування перетравлених продуктів всередину протоплазми і викидання неперетравлених частин назовні становить результат складних впливів харчових часток на ендоплазму.

Зіткнення ендоплазми з харчовою часткою викликає утворення протоплазматичної плівки, як це взагалі буває при зіткненні протоплазми із сторонніми тілами. Ця плівка являє собою упорядковане розташування міцел і зв'язаних з ними молекул і іонів. Це перший крок до організації ендоплазми по відношенню до стороннього

тіла, який викликається, очевидно, механічним подразненням. На основі цієї первинної організації протоплазми розвивається далі хімічне подразнення, що має своїм джерелом харчову частку. А хімічне подразнення поглиблює і розширяє цю початкову організацію, збуджуючи хімічну діяльність первинно організованих шарів ендоплазми. Ця ж хімічна діяльність прилеглих до вакуолі шарів ендоплазми, змінюючи їх хімічний склад і хімічну реакцію, тим самим впливає на глибоко розташовані шари ендоплазми, приводить їх у певне відношення до межуючих з вакуолею шарів, залучає їх в організацію, яка створюється навколо вакуолі. Це проявляється в пересуненні зимогенних зернин в напрямку до вакуолі і входженні їх у вакуолі, в зміні характеру секретованої у вакуолю рідини, яка стає лужною, і в наступному всмоктуванні продуктів перетравлювання в ендоплазму.

Зазначена послідовність процесів навколо вакуолі в часі і певна їх спрямованість в просторі (спочатку пересунення зернин і рідини у вакуолю, а потім з вакуолі в ендоплазму), на мою думку, досить переконливо вказує на наявність у протоплазмі певної структури, певної її організації, яка, однак, є динамічною, створюється і розвивається з урахуванням конкретних умов і знову дезорганізується, коли ці умови зникають.

Обмін речовин є основною властивістю кожного живого утворення і відбувається скрізь, де є життя. Обмін речовин являє собою систему хімічних процесів, що відбуваються в живій протоплазмі. Все, що ми знаємо про обмін речовин, переконливо вказує на те, що система хімічних процесів, з яких складається обмін речовин, є строго організованою, закономірно зв'язаною певною спрямованістю.

строго організованою, закономірно зв'язаною ієрархією спрямованою.

Коли будь-яке живе утворення переходить із спокійного стану в діяльний, його обмін речовин відповідно підвищується. Це підвищення строго пропорціональне інтенсивності діяльності, що розвивається. Так, при скороченні м'яза, хоч процес скорочення відбувається у міофібрілі, а обмін речовин, однак, підвищується у саркоплазмі, тут посилюється вивільнення хімічної енергії з макроергічних сполук, і ця вивільнена енергія не розсіюється рівномірно в усі боки, а спрямовується до скоротливого апарату і тут в значній своїй частині трансформується у механічну роботу. Слід гадати, що це стає можливим тому, що зазначене вивільнення хімічної енергії відбувається у безпосередній близькості з міофібрілами. А тут, біля міофібрілей, саркоплазма так організована, що саме ця її організація визначає ту послідовність хімічних процесів, яка веде до трансформування хімічної енергії у механічну. Проте неможливо тільки цією частковою організацією саркоплазми біля міофібріл пояснити усю сукупність процесів, спостережуваних при скороченні м'яза.

Посилення процесів обміну здійснюється під впливом подразнення м'яза. Чи то буде пряме подразнення або ж через нерв, в обох випадках стимул до підвищення обміну приходить іззовні, отже, він розвиває свою дію з поверхні м'язового волокна. Тут, на поверхні м'язового волокна, починається той ланцюг процесів, який закінчується у міофібрілі. Отже, приміофібрілярна структура саркоплазми має бути і дійсно зв'язана з поверхневим апаратом клітини. Але, крім того, посилення обміну при м'язовому скороченні відбувається одночасно з посиленням поглинання м'язовою клітиною речовин з навколошнього середовища — крові і посиленням виведення клітиною продуктів обміну.

Такий же зв'язок діяльності з обміном речовин ми спостерігаємо і в інших тканинах. І в секреторній діяльності залоз, і при всмоктувальній діяльності кишкового епітелію, і при секреторно-всмоктувальній діяльності сечових канальців нирки, і при різноманітній хімічній діяльності печінки ми знаходимо підвищення обміну речовин, пропорціональне розмірів секреторної або всмоктувальної діяльності (Баркрофт). Звідси цілком ясно, що обмін речовин відбувається організовано, і ця його організація тісно пов'язана з робочим апаратом секреторної або всмоктувальної клітини.

Таку ж організацію виявляє і основний обмін. Під основним обміном я тут розумію той обмін речовин, який відбувається в живій клітині, коли вона не проявляє своєї специфічної діяльності, наприклад, коли м'язова клітина не скорочується, залозиста не утворює секрету, нервова не породжує нервових імпульсів. Який сенс має основний обмін і чи має він взагалі будь-який сенс? Мені здається, що ми не можемо інакше розглядати будь-які властивості живих об'єктів як такі, що мають глибокий сенс і важливе значення для даного живого об'єкта. Це є неминучим логічним наслідком еволюції живих організмів, спрямованої природним добором. Якщо дана властивість живого утворення збереглася в процесі еволюції, якщо вона не елімінована природним добором, значить вона має значення для даного організму, значить, вона йому потрібна, вона має для нього сенс, хоч би цей сенс і не був нам зрозумілій.

Основний обмін речовин служить, очевидно, для підтримання живого стану, хоч нам відомі приклади живого стану і без помітного обміну речовин, наприклад у добре висушеному насінні рослин, в інцистованих коловертах і інших нижчих тваринах і рослинах і в стані анабіозу (заморожені черв'яки, комахи, риби, амфібії та ін.). В цих випадках обмін речовин, очевидно, не відбувається або, вірніше, практично не відбувається, і все ж потенціальне життя зберігається і протягом досить тривалого часу. Тому ми можемо зробити висновок, що основний обмін речовин потріб-

ний не для підтри-
формі, коли дане
стану.

Якщо ми насадимо позиції термодинамічного зауваженням підтримки порядку, тоді характеризує живу істоту не тільки кованості, але частину (Шредінгер).

Коли стан жи
які утруднюють зб
або кристалічного
ператури, то при ц
ентропії. Але коли
збільшується і, отже
негативної ентропії.
необхідно ввод
негативної ентропії

негативної ентропії, Отже, вже з основного обміну є разом внутрішньої ціональної, так і мо-

Ми можемо вживої речовини в які створюються в треба безперервно апарат живої кліти середовищем, без я утворення, отже, новальний механізм птоплазми на її повтрічний потенціал і чому цей величезний ряджується сам по

Цей апарат я не ясна. Ця структура зв'язку з прорат в робочому ста сумнівно потребує нею енергії пішла розсіювалася б в усіправа, очевидно, зв'язком з нейроплащі ї інша організація секреторний у заливного життя має проробочого апарату дозв'язаний з подразнільністю потребна, тримання робочого зміж ним і подразню проявляється у впливу основного обміну реаблітіну, збільшила досліді.

Розглянутими та-
кож організованості,
який прояв життєдіял-
осту, в якому відбуває-
ться разним процесом, як
що утворення багаток-
лінійця, яким би ми ві-
діали здатність до розвитку
одного тварина, ділкою
багатоклінійця (їого ядерна ре-
чість) від організації

Проте щодо багатьох аспектів свого онтогенетичного розвитку

ний не для підтримання життя взагалі, а для підтримання живого стану в такій формі, коли дане живе утворення готове в будь-який момент перейти до діяльного стану.

Якщо ми наслідуємо приклад Е. Шредінгера і будемо розглядати живий стан з позиції термодинаміки, то ми можемо сказати, що основний обмін речовин має своїм завданням підтримання негативної ентропії в живому утворенні, тобто підтримання того порядку, того закономірного і складного сполучення атомів і молекул, яке характеризує живу речовину. «Життя являє собою упорядковану поведінку матерії, основану не тільки на одній тенденції переходів від упорядкованості до неупорядкованості, але частково і на існуванні впорядкованості, яка підтримується весь час» (Шредінгер).

Коли стан живої речовини так змінюється, що при цьому створюються умови, які утруднюють збільшення ентропії, коли ця речовина наближається до твердого або кристалічного стану, наприклад, при висиханні або при значному зниженні температури, то при цьому нема потреби витрачати енергію для підтримання негативної ентропії. Але коли живий стан зберігається при таких умовах, коли ентропія легко збільшується і, отже, процес швидко наближає настання смерті, то для підтримання негативної ентропії, для підтримання «впорядкованої і закономірної поведінки матерії» необхідно вводити негативну ентропію ззовні або використати внутрішні ресурси негативної ентропії, тобто необхідний обмін речовин.

Отже, вже з цієї загальнофізичної точки зору наявність обміну і, зокрема, основного обміну є виразом упорядкованості живої речовини, термодинамічним виразом внутрішньої організації живої речовини, отже, певної його структури як функціональної, так і морфологічної.

Ми можемо навіть намітити деякі з тих структур або форм упорядкованості живої речовини в стані явного життя і спокою, які легко руйнуються за тих умов, які створюються в живій речовині при стані явного життя і для підтримання яких треба безперервно витрачати енергію. Сюди насамперед належить подразнювальний апарат живої клітини, який визначає взаємовідношення живої клітини з її зовнішнім середовищем, без якого не могла б довго утримуватись негативна ентропія живого утворення, отже, не можна було б підтримувати його живий стан. Цей подразнювальний механізм представлений упорядкованим розташуванням міцел і молекул протоплазми на її поверхні, при якому тут, на поверхні, створюється величезний електричний потенціал порядку 100 000 в на 1 см (в напрямку різниці потенціалів), причому цей величезний потенціал знаходитьться в таких умовах, за яких він легко розряджується сам по собі.

Цей апарат являє собою безсумнівну структуру, хоч її природа нам досі ще не ясна. Ця структура має перебувати і справді перебуває в найтіснішому динамічному зв'язку з протоплазмою, яка свою діяльність підтримує подразнювальний апарат в робочому стані. Такий зв'язок протоплазми з подразнювальним апаратом безсумнівно потребує також відповідної організації протоплазми, за якої вивільнювана нео енергія пішла б на підтримання потенціалу подразнювального апарату, а не розсівалася б в усі боки, збільшуючи ентропію живої клітини. В нервовій тканині справа, очевидно, обмежується подразнювальним апаратом і його організованим зв'язком з нейроплазмою. Що ж до інших тканин, то там, крім того, спостерігається ще й інша організація, а саме: робочий апарат даної клітини (скоротливий у м'яза, секреторний у залозистої клітини, руховий у війкових клітін тощо), який в стані явного життя має перебувати в готовому до роботи стані. Крім того, ця готовність робочого апарату до діяльності може мати свій сенс тільки тоді, коли цей апарат зв'язаний з подразнювальним апаратом, коли він може діяти саме тоді, коли його діяльність потрібна, про що сигналізує йому подразнювальний апарат. Отже, для підтримання робочого апарату в стані готовності і підтримання функціонального зв'язку між ним і подразнювальним апаратом, тобто збереження тієї негативної ентропії, яка проявляється у впорядкованості та організації даних апаратів, необхідна наявність основного обміну речовин, а припинення його надзвичайно швидко дезорганізувало б клітину, збільшило б ентропію і призвело б до смерті, що ми й спостерігаємо в досліді.

Розглянутими тут властивостями живої клітини, звичайно, не вичерпуються докази організованості, структури живої протоплазми. Можна сказати сміливо, що всякий прояв життєдіяльності живої клітини несе в собі ознаки організації того субстрату, в якому відбувається дана діяльність, тобто живої протоплазми. Надзвичайно виразним процесом, який свідчить про організацію живої протоплазми, є процес формоутворення багатоклітинних організмів в онтогенезі. Саме той факт, що з курячого яйця, яким би ми впливали його не піддавали, якщо тільки воно збереже при цьому здатність до розвитку, обов'язково вийде курча, бодай навіть виродливе, а не якось інша тварина, цілком переконливо свідчить про те, що жива речовина курячого яйця (їого ядерна речовина) організована цілком певно, і ця його організація відрізняється від організації живої речовини яєць інших тварин.

Проте щодо багатоклітинних тварин справа дещо ускладнюється тим, що в процесі свого онтогенетичного розвитку їх клітини зазнавали і дійсно зазнають впливу

різних організаторів як внутрішніх (наприклад, генів), так і зовнішніх, які утворюються. Ця обставина дещо ускладнює справу, але не змінює її принципіально, тому що для утворення певного організатора, звичайно, потрібна цілком певна організація протоплазми клітини, в якій утворюється цей організатор.

Більш наочним і разючим прикладом певної і сталої організації протоплазми саме у таких тварин, у яких протоплазма в зв'язку з своєю рухомістю уявляється більш однорідною та у яких найменше можна було б розраховувати на наявність у ній сталої структури, є протоплазма радіолярій. Як відомо, багато радіолярій мають скелет з кремінню або з SrSO_4 , який має дуже різноманітну, але постійну для даного виду форму. То вона має вигляд химерної решітки з дуже правильними отворами, то утворює різні фігури, схожі на шоломи, кошики. У відомій монографії Е. Геккеля наведені численні зображення скелетів радіолярій, що вражают як своєю складністю, красою, правильністю, так і свою сталістю для особин даного виду. Коли переглядаєш ці дивовижні фігури скелетів радіолярій, то мимоволі ставиш перед собою питання, яким чином протоплазма радіолярій, яка на вигляд здавалась досить гомогенною, може створювати такі правильні, складні і сталі скелети? Нас вражають своєю строго математичною правильністю бджолині стільники, які будується бджолами строго прямовисно без усіх інструментів з правильними шестикутними чарунками (виняток становлять лише переходні чарунки від бджолиних до трутневих, розташовані не в горизонтальній площині, а з деяким кутом до горизонту, щоб запобігти виливанню меду з них). Але бджола є досить високо організованою твариною із складною нервовою системою, від якої можна очекати і складної діяльності.

Але щодо радіолярій та їх скелета ми не знаходимо ніякого іншого пояснення, як припущення про те, що їх протоплазма, незважаючи на свою уявну гомогенність, як дійсності має певну і стала структуру, яка дістає свій вираз у сталій будові скелета радіоляріїв даного виду. Ці дивовижні скелети радіолярій наводять на думку, що протоплазма ардіолярій, як, між іншим, і протоплазма всіх інших організмів, являє собою, подібно до генів, «аперіодичний кристал», а, може, правильніше буде сказати,— складну систему «аперіодичних кристалів», тому що скелети радіолярій в дійсності являють собою періодичні утворення, у яких схожі елементи будови повторюються з великою правильністю.

Аналогічні риси структури протоплазми ми знаходимо і у інших простіших, хоча у них не так чітко виражені, як у радіолярій, наприклад у форамініфер, сонечників і в усіх більш складних простіших.

Отже, розглянувши різного роду функціональні прояви живої клітини, ми приходимо до висновку, що ці прояви настільки впорядковані і в часі, і в просторі, що можна припустити, що ця впорядкованість здійснювалась аморфним і безструктурним субстратом. Неможливо собі уявити, щоб навіть найскладніший за своїм вмістом колоїд, утворений різноманітними, але неорганізованими в певні апарати міцелами, був спроможний відтворити такі впорядковані процеси, як обмін речовин, секреція і всмоктування, м'язове скорочення, спричинюване непрямим або навіть прямим подразненням, утворення скелета радіолярій або навіть нервовий процес. Усі ці процеси, як і ряд інших життєвих процесів, відбуваються в організованій протоплазмі, на певних її структурах, яких ми поки що не навчилися виявляти ні в мертвій фіксованій і забарвлений протоплазмі, ні, тим більше, в живій, але наявність яких з неминучістю випливає з наведеної вище аналізу ряду основних фізіологічних процесів живої клітини. Деякі з цих структур ми вже можемо безпосередньо бачити і сприймати їх властивості, наприклад скоротливий механізм м'язових клітин, руховий апарат інфузорій і інших вікових клітин, поверхневий апарат ряду живих клітин і деякі інші, наприклад астросфери.

Як можна собі уявити цю найтоншу структуру живої протоплазми, так важко доступну безпосередньому спостереженню? Мені здається, що для пояснення цієї структури живої протоплазми найбільш простим і вірогідним буде припущення, що структури живої протоплазми найбільш простим і вірогідним буде припущення, що структури живої протоплазми, так і складні молекули таких її складових частин, як білки, ліпопоїди, а також і інші складові частини аж до неорганічних електролітів є полярними утвореннями, що всі ці утворення мають неоднакові властивості в усіх напрямках. Білкові молекули можуть мати і справді мають, з одного боку, аміногрупи, а з другого — карбоксильні групи. Міцели, які складаються переважно з білків, так само в різних своїх частинах можуть мати різні хімічні і фізико-хімічні властивості.

Молекули інших речовин, а також іони неорганічних електролітів мають дипольний характер. Тому цілком природно, що всі ці утворення з зв'язку з своєю полярністю не можуть відноситись у протоплазмі індиферентно одне до одного — вони обов'язково повинні будуть зайняти певне розташування в просторі, яке буде зумовлене їх полярністю, кулоновими силами, що розвиваються цими утвореннями.

Разом з тим ця полярність міцел і білкових молекул неминуче має позначитись і на розташуванні різних складових частин інtramіцелярної фази, окільки ці частини мають в тій чи іншій мірі дипольний характер. Тому в зв'язку з полярністю міцел і білкових молекул не тільки вони займуть у протоплазмі впорядковане положення, але разом з тим вони приведуть у впорядковане положення і складові частини інтерміцелярної фази. Цілком зрозуміло, що зазначена впорядкованість у розташуванні скла-

дових частин протоплазми вищій мірі динамічності будь-якої місцем хімічних реакцій негівідмінна, а це знову-також.

Сент-Джордьї може мати для ряду міцел як міцели яких є круглими глобулярними. Але ці міцелі, які уже є рата м'язів. Безумні хімічна і фізико-хімічна нізму внутріклітинні вивчають колоїди. Під час біохіміки, і фізико-хімічні аспекти, а біохімічні дослідження клітинні біохімічні м'язи. Біохімічні скорочення тими фізіологічними незважаючи на ці увідкриті нами процеси досі нез'ясованим.

За останні 15 років більшу частину електронного мікроскопа при цьому наштовхує на проблему дуже тонкі зважування досліджуваного протоплазми та іншого мікроскопа, можна фазово-контрастна інша, які можна застосувати можливість не тільки мітохондрії, але навіть

Тепер будова ж ділиться явно на два (ектоплазму). Ектоплазму (радіолярій), тепер її так званої протоплазми, інші ендоплазма, мікро-електронному мікроскопу, жаючи на свою малу, що вона визнає себе одні речовини і довища вона різко залежать від інших факторів, подразнюють. Ця мікро- (фагоцитоз) або рідко в ендоплазму.

Ендоплазма має чому, як виявилось, пузирків трубочок від вині протоплазми, в звільнені, чарунки цієї фінної величини, або в серії звільнів. Стінки і живою гіалоплазму. Ці мембрани, з одної мембрanoю клітини, трубочки з мембрanoю бранозну систему енергії. Це видно з тог

дових частин протоплазми не є сталою і незмінною. Навпаки, ця впорядкованість є у вищій мірі динамічною, тому що всяка зміна хімічних або фізико-хімічних властивостей будь-якої міцелі або групи міцел внаслідок тих чи інших хімічних або фізико-хімічних реакцій негайно ж повинна буде змінити розташування суміжних з ними міцел, а це знову-таки виклике зміну в розташуванні зв'язаних з ними міцел, іонів тощо.

Сент-Джіорді у своїй книзі про м'язову діяльність вказує на те, яке значення може мати для ряду фізичних і механічних властивостей колоїду форма його міцел. Ті колоїди, міцели яких подовжені, утворюють більш в'язкі розчини, ніж ті колоїди, міцели яких є круглими. Перші колоїди або білки він називає фібрілярними, другі ж—глобуллярними. Але це лише перший крок у структурному аналізі протоплазматичних колоїдів, який уже значно полегшує розуміння ряду властивостей скоротливого апарату м'язів. Безсумнівно, що коли будуть ураховані не тільки форма міцел, а й їх хімічна і фізико-хімічна полярність, це ще більше наблизить нас до розуміння механізму внутріклітичних процесів. Але це, звичайно, справа біохіміків і хіміків, що вивчають колоїди. Проте це завдання може бути успішно розв'язане лише тоді, коли і біохіміки, і фізико-хіміки не обмежуватимуться лише біохімічними та фізико-хімічними аспектами, а будуть пов'язувати свої дослідження з результатами фізіологічних досліджень клітинних процесів. Інакше може створитися такий самий стан, як і в біохімії м'яза. Біохіміки виявили ряд важливих хімічних процесів, пов'язаних з м'язовим скороченням, але оскільки ці процеси не мають безпосереднього зв'язку з тими фізіологічними явищами, які спричиняють і супроводять м'язове скорочення, то, незважаючи на ці успіхи біохіміків, питання про те, як подразнення м'яза збуджує відкриті нами процеси і як ці процеси приводять до скорочення м'яза, лишається і досі нез'ясованим.

За останні 15 років значних успіхів досягла електронна мікроскопія, яка має незрівнянно більшу розв'язувальну здатність, ніж світлова мікроскопія. За допомогою електронного мікроскопа можна досягти збільшення в кілька сот тисяч разів. Правда, при цьому наштовхуються на значні утруднення, які полягають у тому, що тут потрібні дуже тонкі зрізи, спостереження треба вести в пустоті, що пов'язано з випарюванням води і викирвленнями, які через це виникають; необхідне попереднє фіксування досліджуваного препарату, що може викликати істотні зміни натуруальної будови протоплазми та її складових частин. Але ті картини, які нам відкриває електронний мікроскоп, можна корегувати за допомогою інших методів, як ультрамікроскопія, фазово-контрастна і інтерференційна мікроскопія, дифракція рентгенівського проміння, які можна застосовувати при дослідженнях клітин у живому стані. Ці методи дають можливість не тільки бачити найдрібніші структурні елементи протоплазми, ядра, мітохондрії, але навіть молекули деяких білків, як ДНК.

Тепер будова живої клітини уявляється нам у такому вигляді: протоплазма підляється явно на внутрішню її масу (ендоплазму) і поверхневий шар протоплазми (ектоплазму). Ектоплазму добре видно у одноклітинних тварин (амеб, інфузорій, радиолярій), тепер її можна добре бачити також і у клітинах вищих тварин у формі так званої протоплазматичної мембрани. Ця мембра на виявляється більш щільною, ніж ендоплазма, менш проникною для електронів, що робить її добре видимою в електронному мікроскопі, хоч її товщина порівняно мала (100—200 Å). Але, незважаючи на свою малу товщину, вона відіграє дуже важливу роль в житті клітини тим, що вона визначає взаємовідношення клітини із середовищем: пропускає крізь себе одні речовини і затримує інші, під впливом одних факторів зовнішнього середовища вона різко змінює свою проникність, збуджується; навпаки, під впливом інших факторів вона стабілізується, стає менш чутливу до факторів, що її подразнюють. Ця мембра на має здатність механічно захоплювати сторонні тіла (фагоцитоз) або рідину, що її оточує (піноцитоз), і переносити їх всередину клітини, в ендоплазму.

Ендоплазма майже всіх живих клітин має чітко виражену сітчасту будову, причому, як виявилось, ця сітка в дійсності створюється поперечними розрізами стінок пузирків трубочок або цистерн, які перебувають у зваженому стані в основній речовині протоплазми, в гіалоплазмі або матриці. На розрізах, залежно від напрямку зрізу, частинки цієї ендоплазматичної сітки можуть мати форму або кружечків різної величини, або еліпсоїдів, або трубочок. Що це саме так, видно при перегляді серії зрізів. Стінки цих ендоплазматичних утворень, отже, є мембранами, які відмежовують гіалоплазму від внутрішнього вмісту цих пузирків, трубочек або цистерн. Ці мембрани, з одного боку, зв'язані з оболонкою ядра, а з другого,—із зовнішньою мембраною клітини, але є перемички, які зв'язують мембрани одного пузирка або трубочки з мембраною іншого пузирка або трубочки, отже, можна говорити про мембронозну систему ендоплазми. Ці внутрішні мембрани мають напівпроникні властивості. Це видно з того, що коли клітина попередньо знаходилась у гіпертонічному роз-

чині, то її ендоплазматичні пузирки і трубочки виявляються спалими і їх стінки (мембрани) зближеними одна з одною. Навпаки, якщо клітина знаходилась у гіпотонічному розчині, то пузирки і трубочки виявляються значно розширеними, а їх стінки віддаленими одна від одної. Мембрани складаються з білкової речовини і за своєю формою бувають двох видів. Одні з них на всій зовнішній поверхні вкриті значною кількістю дрібних зернин (мікросом), які включають в себе різні протеолітичні фер-



Рис. 1. Підшлункова залоза морської свинки. Зріз через зовнішньосекреторну клітину.

er — ендоплазматичні пузирки з їх мембрани; *icg* — великі зернини всередині пузирків; *bm* — базальна мембра; *C* — кровоносний капіляр. Інші пояснення в тексті.

менти. Мабуть, ці мікросоми створюються за участю ядра або мітохондрій і потім прилипають до мембрани і навіть пересуваються по ній в інші частини клітини.

Внутрішній вміст ендоплазматичних пузирків, трубочок і цистерн помітно відрізняється від зовнішньої гіалоплазми меншою дисперсністю, її міцелі або зернини чомітно більші, ніж в гіалоплазмі; крім того, часто можна бачити, особливо в залозистих клітинах, що всередині пузирків утворюються і нарощують зернинки великих розмірів, які потім можна знайти в секреті даної клітини, тобто що тут утворюються секреторні зернинки.

На рис. 1 можна бачити зріз через зовнішньосекреторну клітину підшлункової залози морської свинки при збільшенні в 30 000. Плазматичні пузирки з їх мембрани (*er*) рясно всіяні дрібними зернинками. Всередині багатьох з цих пузирків вид-

но великі зернини (тині рисунка зліва ньюю мембрanoю і складними — це мітодрібних розмірів; *bm*



носний капіляр. На рівні клітинах бувають пузирки.

Рис. 1 дає можливість насамперед те, що в клітинах, однак поки клітина помітна, або надзвичайно розвивається стеми всередині протоплазми при подразнюванні. Але яким чином вони відповідають на подразнювання? Прикладі залозистої тканини вказує на те, що в клітинах залозистої тканини вони відповідають на подразнювання. Але яким чином вони відповідають на подразнювання?

На рис. 2 наведено зображення ендоплазматичних пузирків з каудального соміту знизу зліва — вгору праворуч помітний тонкий поздовжньо відмежовані рівними, г

(мембронічні стінки зернин) — по одному-два і навіть більше в пузирку. В середній частині рисунка зліва видно два великих затемнені тіла з чітко вираженою зовнішньою мембраною і внутрішніми, переважно поперечноспрямованими каналцями або складними — це мітохондрії. В правій частині рисунка видно три мітохондрії більш дрібних розмірів; *bm* — базальна мембра, на якій розташована клітина. *C* — крово-фер-

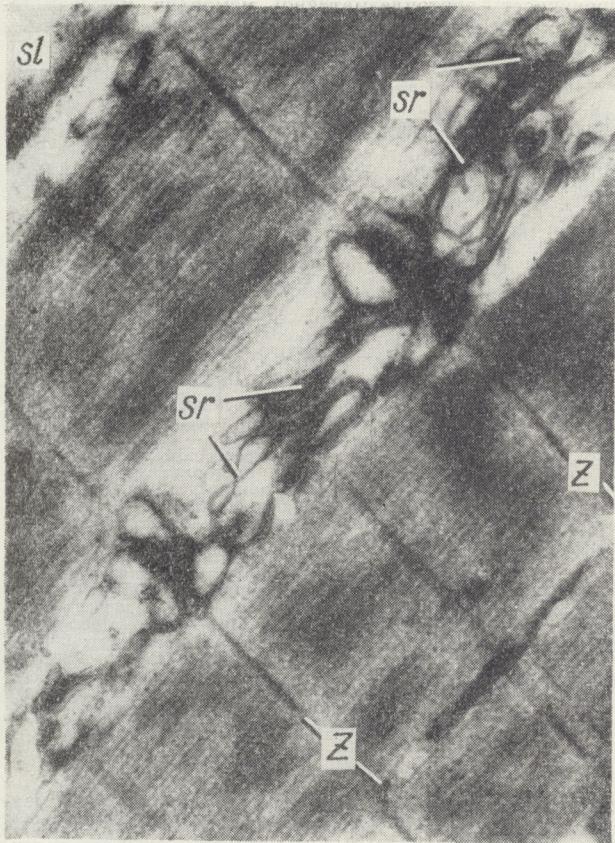


Рис. 2. Частина розрізу м'язового волокна з каудального соміту личинки амблістоми. Міофібрили йдуть знизу зліва — вгору праворуч.

Sl — сарколема; *Z* — лінії, що розділяють міофібрилу на саркомери; *Sr* — прошарок саркоплазми з ретикулумом. Інші пояснення в тексті.

носний капіляр. На рисунку видно пузирки різної величини і форми. Але в інших клітинах бувають пузирки з гладкими стінками, на яких зернини не виявляються.

Рис. 1 дає можливість зрозуміти деякі дуже важливі властивості живих клітин і насамперед те, що клітина містить в собі і ферменти, і субстрат для цих ферментів, однак поки клітина перебуває в стані спокою, дія цих ферментів або зовсім непомітна, або надзвичайно слабка. Але як тільки клітина зазнає подразнення, в ній негайно розвивається енергійна дія ферментів. І от, саме наявність мембрanoї системи всередині протоплазми з напівпроникністю цих мембран та із зміною проникності при подразнюванні робить зрозумілою цю властивість живих клітин. У спокійному стані ферменти відділені від субстрату непроникною для них мембраною і тому не взаємодіють. Але як тільки проникність мембран збільшується, що спостерігається при подразнюванні, як негайно ж починається реакція між ферментом і субстратом. На прикладі залозистої клітини (рис. 1) видно, що зернинки, які містять фермент і у великій кількості налипли на мембрну пузирків ззовні, очевидно, при подразнюванні входять всередину пузирків і розвивають там свою дію, створюючи секреторні зернинки. Ці зернинки потім можуть переміщуватись по ендоплазматичних каналцях або разом із своїми пузирками до вивідної частини клітини і тут викидатись у потоку залози.

На рис. 2 наведено інший цікавий приклад, який виявляє фізіологічну роль ендоплазматичних пузирків. Тут продемонстрована частина розрізу м'язового волокна з каудального соміту личинки амблістоми при збільшенні 42 000. Міофібрили йдуть знизу зліва — вгору праворуч. У верхньому лівому куту *Sl* означає сарколему. Під нею помітний тонкий шар саркоплазми з її ендоплазматичними пузирками, які тут відмежовані рівними, гладкими мембранами без помітних зернинок. Далі йде міо-

фібріла, поділена лініями Z на саркомери. Ця міофібріла відділена від сусідньої прошарком саркоплазми з її ретикулумом (Sr), який складається з серії трубочок, причому цей ретикулум також поділяється лініями Z на саркомери. Цей ретикулум оточує і інші міофібріли, які немов зважені в саркоплазматичному ретикулумі.

З фізіології добре відомо, що у відповідь на подразнення м'яза спочатку виникає його електрична реакція — струм дії, яка, як тепер точно встановлено, викликається різким збільшенням проникності протоплазматичної мембрани м'язових волокон. Слідом за нею (через 2—3 мсек) відзначається скорочення, яке здійснюється

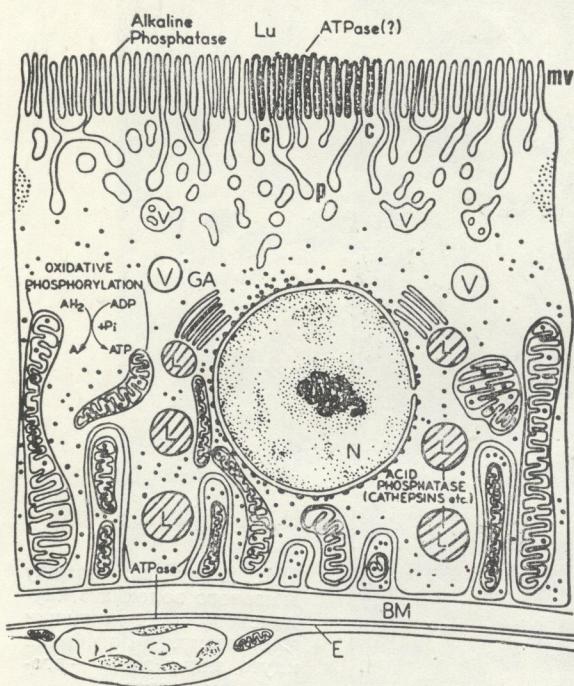


Рис. 3. Клітина з проксимальним звивистим каналцем нирки щура (півсхема).

mv — мікроворсники на зовнішньому краї клітини, звернутому в просвіт каналця (Lu); c — канальцеві структури між мікроворсниками, що сягають всередину протоплазми; p — мікронікоцитозні вакуолі, що утворюються на кінці цих каналців; V — великі вакуолі, що утворилися внаслідок злиття мікронікоцитозних вакуолей; L — лізозоми, що містять попередньо ін'єковану пероксидазу; GA — апарат Гольджі; A — окислюваний субстрат; ADP — аденоzinidifosfat; AH_2 — відновлений субстрат; ATP -ase — аденоzintrifosfatаза; ATP — аденоzintrifosfat; BM — базальна мембра; E — ендотеліальна клітина кровосногого капіляря; Pi — ортофосфат, подовжені тіла зигзагоподібними трубочками всередині — мітохондрії.

міофібрілами. Виникає питання, яким чином зміна електричного потенціалу на мембрани м'язового волокна веде до певної хімічної зміни в безпосередньому сусістві з міофібрілами (а це може бути порівняно далеко від мембрани м'язового волокна — до 50 мк) — розщеплення АТФ, фосфогену, до розщеплення глікогену, яке і викликає скорочення міофібріл.

Років вісім тому в Англії відбувся симпозіум з фізіології м'язового скорочення, на якому були обговорені різні аспекти діяльності м'язів, але нічого не могли сказати про механізм, який зв'язує електричну реакцію м'яза на її подразнення з її реакцією — скороченням. Так і записали, що це питання залишається зовсім недослідженім.

А тепер уже не можна сказати, що це питання зовсім не з'ясовано. Наявність мембральної системи в саркоплазмі та її зв'язок із зовнішньою мембраною м'язових волокон, з одного боку, і з ядрами цих волокон, з другого, дає нам право досить вірогідно припустити, що мембрани саркоплазматичного ретикулуму в стані спокою відділяють ферменти від їх субстрату і тому ферментативні реакції не реалізуються. Але як тільки до волокна застосовано подразнення, відразу ж проникність мембрани як зовнішньої, так і внутрішніх збільшується, ферменти стикаються із субстратом, утворюються речовини, які викликають скорочення міофібріл, і спостерігається скорочення усього м'язового волокна. Відновлення напівпроникності мембрани, що настає дуже швидко, як це видно з поведінки зовнішньої мембрани м'язових волокон, приведе знову до розділення ферментів і субстрату і до припинення спричиненого ними процесу.

Мембрана система всередині протоплазми в тій чи іншій формі знаходиться в усіх клітинах без винятку, що вже само по собі вказує на її важливу роль у життєвому процесі. Поки що ми ще не можемо створити чітке уявлення про роль цієї мембральної системи в різних життєвих процесах. Але, беручи до уваги надзвичайно бурхливий розвиток клітинної біології та її фізіології за останні 10—15 років і особливо широке застосування найтонших мікроскопічних методів дослідження, можна

впевнено сказати, що пізнанням у внутрікліт

На рис. 3 напівсхема нирки щура.

Тут я вважаю неподібними піноцитозу, тобто колвища, що її оточує, і протоплазми. Це відповідає клітинам твердих часток, які відповідають за фагоцитозу.

Крім того, рис. 3 спрямованім експериментом для дослідження.

На великий жаль не дістав широкого з праць, виконаних з вибораторії біологічного

впевнено сказати, що вже не за горами той час, коли ми глибоко проникнемо нашим пізнанням у внутріклітинний механізм і в значній мірі оволодіємо ним.

На рис. 3 напівсхематично зображена клітина з проксимального звивистого канальця нирки щура.

Тут я вважаю необхідним звернути увагу на добре вже встановлене явище піноцитозу, тобто коли клітина своєю поверхнею захоплює частину рідкого середовища, що її оточує, і потім вводить її у вигляді дрібної вакуолі всередину своєї протоплазми. Це відповідає фагоцитозу, який являє собою захоплення поверхнею клітини твердих часток. Виявляється, що піноцитоз спостерігається не тільки у амебоподібних клітинах, а навіть і у вузькоспециалізованих клітинах вищих хребетних, наприклад у нирковому епітелії звивистих канальців. Природно, що разом з оточуючою рідинною клітина може захопити і розчинені речовини, і зважені в ній частки. Це особливо слід підкреслити зв'язку з тим, що коли починається розмова про взаємовідношення клітини із зовнішнім середовищем, то передусім обговорюються питання про проникність клітінної мембрани щодо іонів або молекул розчину, що оточує клітину, і зовсім забивають про можливість активного введення шляхом піноцитозу або фагоцитозу.

Крім того, рис. 3 показує, що методом електронної мікроскопії, поєднаної з цілеспрямованим експериментом, вдається проникнути досить глибоко у внутріклітинний механізм для дослідження біохімічних процесів.

На великий жаль, у нас цей найважливіший метод вивчення і пізнання клітини не дістав широкого застосування, тоді як за кордоном широку публікують сотні праць, виконаних з використанням електронного мікроскопа, а у нас лише деякі лабораторії біологічного профілю мають у своєму розпорядженні цей прилад.