

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 провадиться 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 мертвою 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, центрозоми, 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 життєдіяльності клітини.

Усі ці найголовніші структури клітини, її органоїди, суспендовані 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 розгортається 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 дотримуються 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 життєдіяльності, наприклад Насонов, Лепешкін та ін. Вони розглядають живу протоплазму як складний колоїдний розчин, однаковий 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 стрuktурності, яку ми повсякденно спостерігаємо в життєдіяльності 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 різючій 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 однаковим 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, виявити 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 звернемося 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 своєму кінці назовні, в протоку залози. Можна було б гадати, що така функціональна полярність залозистих клітин визначається тим, що нервові імпульси або хімічні подразнення, які нормально і приводять ці клітини в діяльний 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 даній частині протоплазми, а й у тому, що разом з тим ми спостерігаємо пересування по протоплазмі і рідини 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 здатні 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 діяльний стан ця різниця потенціалів або зменшується, або навіть викривляється. 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 нема 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 вивідного кінця.

Що функціональна полярність залозистої клітини визначається її внутрішньою організацією, а не зовнішніми обставинами, випливає також з того факту, що в кишкового епітелію 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 кишки і переводять їх всередину ворсинок, 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 кишки. 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 мембраною. Подразнення приводить до деполаризації цієї мембрани, що негайно ж викликає діяльність саркоплазми, спрямовану на відновлення нормальної поляризації протоплазматичної мембрани клітини. Ця діяльність саркоплазми, розпочавшись на самій поверхні клітини, в шарах саркоплазми,

що безпосередньо прилягає до мембрани і, коли досягає на інтенсивне дослідження, ми ще дуже малі прилеглі шари протоплазми, як ці процеси міофібрили в стан дослідження біохімічних досліди досі лишається невідомим.

Коли ми подрамаємо на нерв, то ми звідси процес через пряму процес не вінаприклад застосування при цьому діяльності якого виражається естані спокою. Якби м собою однорідну коли винен був би поширени що з поверхні клітини не відбувається зовсім.

Ця структура міофібрил і їх розташування структуру м'язових клітин, але яка не визначена, тому що виявлена діяльність. Ця структура клітини.

Утворення міофібрил формуються саркомерами, перерізаними поперечною волокну під мікроскопом розташовані в поперечному напрямку. Міофібрили розташовані в поперечному напрямку, а не в довжину. Міофібрили розташовані в поперечному напрямку, а не в довжину. Міофібрили розташовані в поперечному напрямку, а не в довжину.

В гладких м'язових клітинах, як у поперечних, ми також знаходимо тріклітинну структуру, але в гладком'язових клітинах ми не знаходимо міофібрил. Клітина, має і подразнювальність та її своєрідна діяльність. Подразнювальність клітини, отже, між ними зв'язок, за допомогою міофібрил. Природно, що така організація, яка існує, на міофібрилу.

Нервова тканина, найбільш досконалою властивістю нервової клітини є зв'язок з саркоплазмою.

Тепер уже нема сумніву, що клітини розташовані зовнішнім шаром нейроплазми, а внутрішній шар — саркоплазми. Нервова клітина, отже, між ними зв'язок, за допомогою міофібрил. Природно, що така організація, яка існує, на міофібрилу.

Усі ці факти, які ми знаємо, вказують на те, що нормальної поляризації відбувається за участю електричного струму. На це вказує і посилення і збільшення теплопроводності при подразненні. Звідси нервова клітина, як і в інших клітинах, має зв'язок з саркоплазмою.

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 міофібрили 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 міофібрили. Але в зворотному напрямку процес не відбувається. Коли ми приводимо міофібрилу в стан скорочення, наприклад застосуванням кислот або лугів, які безпосередньо активують міофібрилу, 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 міофібрил і 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 міофібрил мало досліджено, і все ж можна впевнено сказати, що вони формуються саркоплазмою. Міофібрила на початку свого утворення не має поперечної посмугованості. Ця посмугованість утворюється пізніше. При розгляді м'язового волокна під мікроскопом зразу ж впадає в очі, що аналогічні диски всіх міофібрил розташовані в одному поперечному шарі, що й надає м'язовому волокну поперечно посмугованого вигляду. Не можна думати, що таке правильне розташування дисків міофібрили є випадковим або що воно зумовлюється взаємним впливом однієї міофібрили на іншу. Значно більш обґрунтовано буде розглядати це правильне розташування дисків міофібрил, 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 інфрагм, які водночас розділяють і міофібрили в поперечному напрямку по дисках *M* і *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 внутріклітинна структура, яка визначає функціональну організацію гладком'язової клітини. В гладком'язовій клітині, так само як і в поперечносмугастій, скоротливим апаратом є міофібрили. Крім того, гладком'язова клітина, так само як і всяка інша клітина, має і подразнювальний механізм, про що свідчать наявність в ній прямої дратливості та її своєрідна хронаксія.

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

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

Тепер уже нема сумніву в тому, що подразнювальний механізм і нерва, і нервової клітини розташований на їх поверхні і 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 і нервової клітини після їх подразнення відбувається за участю нейроплазми в результаті посилення процесів обміну речовин. На це вказує і посилення дихання нерва і нервової клітини при їх подразнюванні, і збільшення теплопродукції нерва, і ряд хімічних змін нерва і нервової клітини при їх подразнюванні. Звідси треба зробити висновок, що поверхневий апарат нерва і нервової клітини, як і всякого збудливого утворення, перебуває в найтіснішому динамічному відношенні з нейроплазмою. Будь-яка зміна цього подразнювального апарату

та негайно ж збуджує нейроплазму до діяльності, спрямованої на приведення цього апарата в нормальний стан. Тільки при такому співвідношенні подразнювального апарата 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 апарата 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 апарата у гігантських 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 ланцюгом хімічних процесів, які відбуваються у прилеглих до поверхні волокна шарах протоплазми і що зміна цього апарата при подразнюванні 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 нейрофібрил. Не можна сказати, що питання про наявність нейрофібрил у живому нервовому волокні вже повністю розв'язане. Морфологи, які досліджували нервові волокна в прижиттєвому їх стані, або не спостерігали, або помічали лише деякий натяк на наявність нейрофібрил. Ауербах вважає, що фібрилярна будова нервового волокна в прижиттєвому 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 приходять до висновку, що та структура нейрофібрил, яку ми спостерігаємо на фіксованих препаратах, передіснує в живому нервовому волокні у вигляді подовжених міцел, що розташовуються своєю довгою віссю вздовж нервового волокна. Нейрофібрили стають видимими і на живих волокнах, якщо впливати на ці волокна калієм, а також при їх подразнюванні. З усього цього можна зробити висновок, що нейрофібрили 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 дослідження з гігантськими аксонами кальмара, під час яких з аксона видавлювали аксоплазму, замість неї наливали розчини різних солей, і після цього при подразнюванні аксона виникав і поширювався нервовий імпульс. В цьому випадку 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 стрункості, послідовності і закономірності в здійсненні діяльності нервової клітини.

Ми побіжно ознайомились з деякими ознаками функціональної структури клітин трьох найважливіших активних тканин організму вищих тварин. У цих тварин протоплазма клітин досить щільна і в ній не виявляються 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 струмистий рух протоплазми, переливання її з одного місця в інше.

І в клітинах амеб та інших простіших ми спостерігаємо секреторну діяльність, подразливість, поширення викликаного подразнення діяльності на інші частини, а також 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 на вигляді надходить в клітини, що вистелю дині протоплазми не ляється таким чином прилягають до харч нагромаджується на куолу можуть надхо

Проте нема ще рідини в ній утворю ноподібного фермент форм простіших: ета, незаперечно встановл вакуолі. Деякі автор ти, захоплені даною вакуолі змінює свою протоплазми у вакуо ються.

Такий перебіг п які надходять з про куолі активує протри і створює оптимальні

Як же здійснює вколо харчової частк ності процесів при у ву протоплазми і які виявляє ніякого впо розташуванні хімічни хімічних частин диспе зазначеної системи п просторове розташува мірного просторового ності, яка являє со просторі?

Морфологи вказ ренням тонкої прото плазми, і що ця плі півки або мембрани це одне наочно вказу нізація протоплазми зації протоплазми на хоплює їжу, проводя тоді, звісно, стінка х який вкривав амебу зіткненні його з харч тепер починає сецері клітиною, навіть при

У інфузорій орг верхня виявилась стр разливості і руху за ротовий отвір і внут дена всередину енд протоплазми, після чо

Викладений виш кислий сік, має своїм обґрунтованим, тому рію годують шматочк розглядати як реакції довжує досить довго викликається хімічним ендоплазму. Це припу ють всередину інфуз швидко викидаються вакуолі, секретія вак перетравлених продук назовні становить рез

Зіткнення ендоп ної півки, як це вза півка являє собою у іонів. Це перший крс

Спинимось насамперед на внутріклітинному травленні. Коли їжа в твердому вигляді надходить всередину протоплазми одноклітинної тварини або в епітеліальні клітини, що вистеляють 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 пепсиноподібні ферменти. Є вказівки на наявність пепсиноподібного ферменту в харчовій вакуолі при кислій реакції лише у таких трьох форм простіших: *etalmia*, *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 протрипсину, що кислий сік вакуолі активує протрипсин і що наступна лужна реакція соку вакуолі розчиняє зерна і створює оптимальні умови для протеолітичної дії трипсину.

Як же здійснюється такий складний ланцюг процесів при утворенні вакуолі навколо харчової частки? Як можна собі уявити здійснення цієї закономірної 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 зазначеної системи процесів без припущення про структуру протоплазми, про певне просторове розташування її окремих і різнорідних 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 являтиме 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 зайшла 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 умертвити 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 продовжує 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

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 наслідуюмо приклад Е. Шредінгера і будемо розглядати живий стан з позицій 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 переходити від упорядкованості до неупорядкованості, але частково і на існуванні впорядкованості, яка підтримується весь час» (Шредінгер).

Коли стан живої речовини так змінюється, що при ньому 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 знаходиться 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 своєю діяльністю підтримує подразнювальний апарат в робочому стані. Такий зв'язок протоплазми з подразнювальним апаратом безсумнівно потребує також відповідної організації протоплазми, за якої вивільнювана нею енергія пішла б на підтримання потенціалу подразнювального апарата, а не розсіювалася 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'язах, секреторний у залозистій клітині, руховий у війкових клітин тощо), який в стані явного життя має перебувати в готовому до роботи стані. Крім того, ця готовність робочого апарата 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 апарата 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 якась інша тварина, цілком переконливо свідчить про те, що жива речовина курячого яйця (його 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

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 міцели 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 викличе зміну в розташуванні зв'язаних з ними міцел, іонів тощо.

Сент-Джорджі 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 фібрилярними, другі ж — глобулярними. Але це лише перший крок у структурному аналізі протоплазматичних колоїдів, який уже значно полегшує розуміння ряду властивостей скоротливого апарата 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 внутріклітинних 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 нашої уваги заслуговують 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 викривленнями, які через це виникають; необхідне попереднє фіксування досліджуваного препарату, що може викликати істотні зміни натуральної 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 дослідженні 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 поділяється явно на внутрішню її масу (ендоплазму) і поверхневий шар протоплазми (ектоплазму). Ектоплазму добре видно у одноклітинних тварин (амеб, інфузорій, радіолярій), тепер її можна добре бачити також і у клітинах вищих тварин у формі так званої протоплазматичної мембрани. Ця мембрана виявляється більш щільною, ніж ектоплазма, 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 свої проникні властивості, збуджується; навпаки, під впливом інших факторів вона стабілізується, стає менш чутливою до факторів, що її подразнюють. Ця мембрана має здатність механічно захоплювати сторонні тіла (фагоцитоз) або рідину, що її оточує (піноцитоз), і переносити їх всередину клітини, в ектоплазму.

Ендоплазма майже всіх живих клітин має чітко виражену сітчасту будову, причому, як виявилося, ця сітка в дійсності створюється поперечними розрізами стінок пузирків втявочок, або цистерн, які перебувають у зваженому стані в основній речовині протоплазми, в гіалоплазмі або матриці. На розрізах, залежно від напрямку зрізу, чарунки цієї ектоплазматичної сітки можуть мати форму або кружечків різної величини, або еліпсоїдів, або трубочок. Що це саме так, видно при перегляді серії зрізів. Стінки цих ектоплазматичних утворень, отже, є мембранами, які відмежовують гіалоплазму від внутрішнього вмісту цих пузирків, трубочок 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 мембрану одного пузирка або трубочки з мембраною іншого пузирка або трубочки, отже, можна говорити про мембранозну систему ектоплазми. 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-

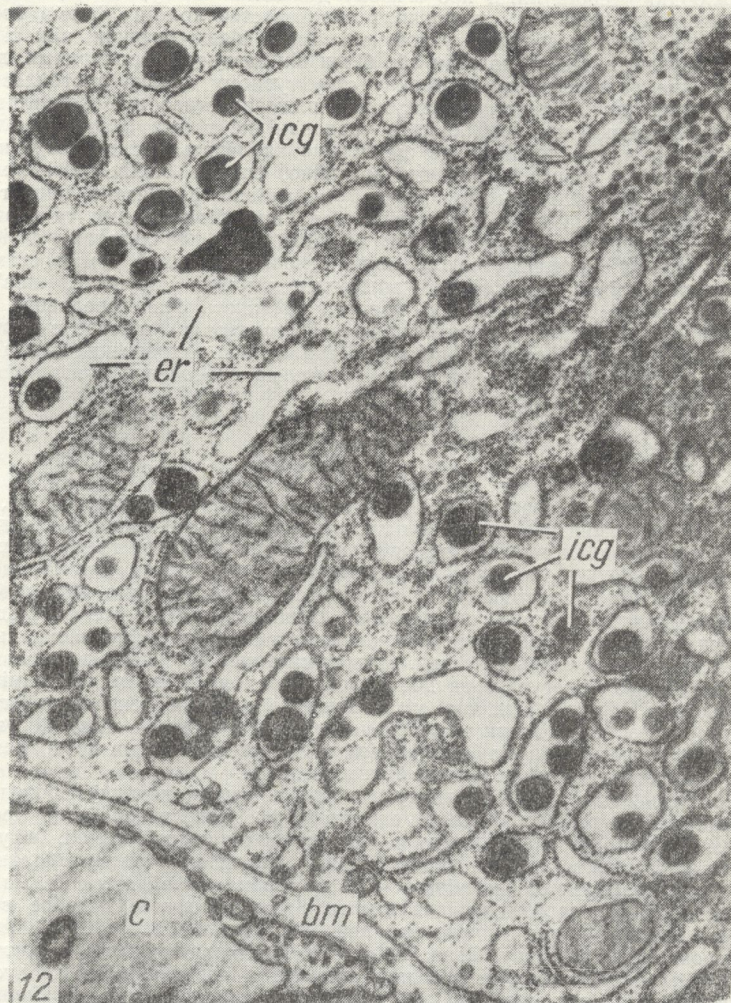


Рис. 1. Підшлункова залоза морської свинки. Зріз через зовнішньосекреторну клітину.

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

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

Внутрішній вміст ендоплазматичних пузирків, трубочок і цистерн помітно відрізняється від зовнішньої гіялоплазми меншою дисперсністю, її міцели або зернини помітно більші, ніж в гіялоплазмі; крім того, часто можна бачити, особливо в залозистих клітинах, що всередині пузирків утворюються і наростають 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 мембранами (er) рясно всіяні дрібними зернинками. Всередині багатьох з цих пузирків вид-

но великі зернини (тині рисунка зліва ньюо мембраною і складними — це міто дрібних розмірів; bn



носний капіляр. На р клітинах бувають пузи

Рис. 1 дає можл і насамперед те, що к тів, однак поки клітин помітна, або надзвича негайно розвивається стеми всередині прото ності при подразнюван ному стані ферменти в не взаємодіють. Але я при подразнюванні, як На прикладі залозисто і у великій кількості н ванні входять всередин зернинки. Ці зернинки або разом із своїми пу току залози.

На рис. 2 наведен ендоплазматичних пузи на з каудального соміту знизу зліва — вгору пр нею помітний тонкий п відмежовані рівними, г

но великі зернини (*icg*) — по одному-два і навіть більше в пузирку. В середній частині рисунка зліва видно два великих затемнених тіла з чітко вираженою зовнішньою мембраною і внутрішніми, переважно поперечноспрямованими канальцями або складними — це мітохондрії. В правій частині рисунка видно три мітохондрії більш дрібних розмірів; *bm* — базальна мембрана, на якій розташована клітина. *C* — крово-

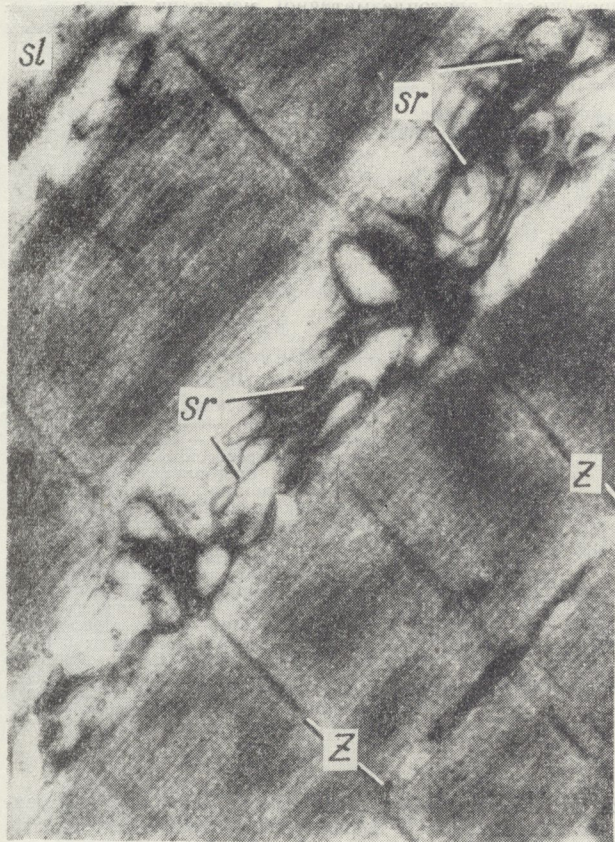


Рис. 2. Частина розрізу м'язового волокна з каудального сомиту личинки амблістоми. Міофібрили йдуть знизу зліва — вгору праворуч.

Sl — сарколема; *Z* — лінії, що розділяють міофібрилу на саркомери; *Sr* — прошарок саркоплазми з ретикулом. 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 мембранної 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 мембрану пузирків ззовні, очевидно, при подразнюванні входять всередину пузирків і розвивають там свою дію, створюючи секреторні зернинки. Ці зернинки потім можуть перемішуватись по ендоплазматичних канальцях або разом із своїми пузирками до вивідної частини клітини і тут викидатись у потік залози.

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

фібрила, поділена лініями *Z* на саркомери. Ця міофібрила 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 міофібрили, 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

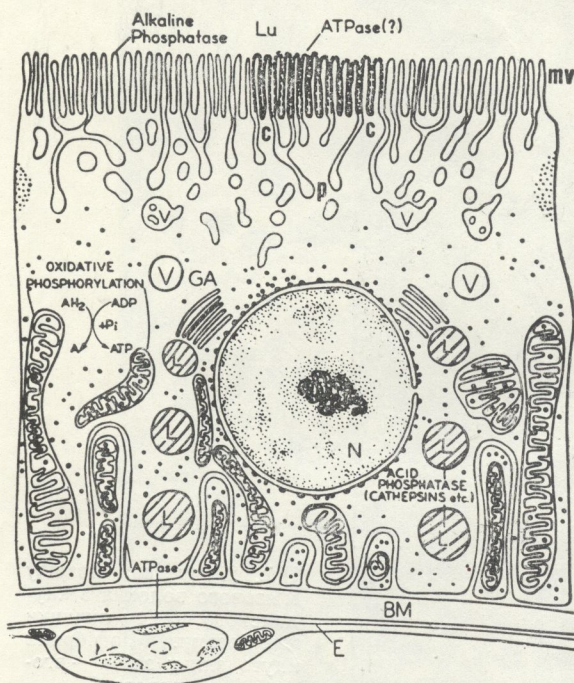


Рис. 3. Клітина з проксимального звивистого каналця нирки щура (півсхема).

mv — мікроворсинки на зовнішньому краї клітини, звернутому в просвіт каналця (*Lu*); *c* — каналцеві структури між мікроворсинками, що сягають всередину протоплазми; *p* — мікропіноцитозні вакуолі, що утворюються на кінці цих каналців; *V* — великі вакуолі, що утворились внаслідок злиття мікропіноцитозних вакуолей; *L* — лізосоми, що містять попередньо ін'єквану пероксидазу; *GA* — апарат Гольджі; *A* — окислюваний субстрат; *ADP* — аденозиндифосфат; *AH₂* — відновлений субстрат; *ATP-ase* — аденозинтрифосфатаза; *ATP* — аденозинтрифосфат; *BM* — базальна мембрана; *E* — ендотеліальна клітина кровоносного капіляра; *Pi* — ортофосфат, подовжені тіла зигзагоподібними трубочками всередині — мітохондрії.

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

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 недослідженим.

А тепер уже не можна сказати, що це питання зовсім не з'ясовано. Наявність мембранної 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 мембран як зовнішньої, так і внутрішніх збільшується, ферменти стикаються із субстратом, утворюються речовини, які викликають скорочення міофібрил, і спостерігається скорочення усього м'язового волокна. Відновлення напівпроникності мембран, що настає дуже швидко, як це видно з поведінки зовнішньої мембрани м'язових волокон, призведе знову до розділення ферментів і субстрату і до припинення спричиненого ними процесу.

Мембранна 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 мембранної 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 напівс

Тут я вважаю н

Крім того, рис. 3

На великий жал

певнено 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 каналця 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 амібодібних клітин, а навіть і у вузькоспеціалізованих клітин вищих хребетних, наприклад у нирковому епітелії звивистих каналців. Природно, що разом з оточуючою рідиною клітина може захопити і розчинені речовини, і зважені в ній частки. Це особливо слід підкреслити в зв'язку з тим, що коли починається розмова про взаємовідношення клітини із зовнішнім середовищем, то передусім обговорюється питання про проникність клітинної мембрани щодо іонів або молекул розчину, що оточує клітину, і зовсім забувають 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 щороку публікують сотні праць, виконаних з використанням електронного мікроскопа, а у нас лише деякі лабораторії біологічного профілю мають у своєму розпорядженні цей прилад.