

Лекция третья.

Пласмодий.—Уколы стеклянной трубкой.—Прижигание нагретой палочкой.—Химические возбуждения.—Трофотропизм.—Хемотаксия.—Приучение плазмодия к различным веществам.—Роль отрицательной хемотаксии.—Отталкивание от бактерий.—Переваривание бактерий плазмодием.—Чувствительность плазмодия.—Неподвижные растения лишены настоящего внутриклеточного пищеварения.—Некроз и регенерация.—Опыты Вальденбурга.—Роль оболочки.—Исследования де-Бари относительно *Peziza sclerotiorum*.—Опухоли растений.

Перейдем к рассмотрению патологических явлений у многоклеточных организмов. Мы остановимся при этом сначала на очень важной группе, интересной, главным образом, по простоте своего строения. Я имею в виду миксомицетов, соединяющих в себе животные и растительные признаки. Одна из стадий их развития—пласмодий—представляет наибольшую массу протоплазмы, существующую в природе.

Как известно, плазмодий есть не что иное, как амебоидное состояние миксомицетов, образованное скоплением большого количества зооспор в одну протоплазматическую массу со множеством ядер.

Разветвляясь в различные направления, плазмодий может передвигаться по сухим листьям, дереву и другим предметам, на которых он находится. Края его эктоплазмы двигаются амебовидно; в эндоплазме же наблюдаются быстрые течения, подобные потокам лавы.

Пласмодий легко поглощает твердые тела, находящиеся на его пути. Он переваривает их с помощью пептического фермента и кислоты, выделяемой вокруг пищи ¹⁾.

¹⁾ Пептический фермент был открыт Крукеябергом. *Untersuchungen aus dem physiol. Institut. d. Universität Heidelberg.* т. II, 1878, стр. 273.

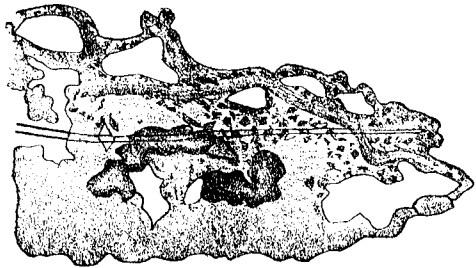
Относительно кислоты плазмодия см. *Annales de l'Institut Pasteur.* 1889, стр. 25.

Все же остатки так же, как и непереваренные тела, выбрасываются им.

В определенный период своей жизни пласмодий дает спорангии. Они имеют всего чаще форму маленьких плодов, и содержимое их распадается на множество спор, снабженных твердой оболочкой.

Пласмодий достигает иногда очень значительных размеров— иногда до фута и более в длину. Благодаря этому он представляет громадные преимущества для изучения протоплазмы вообще и ее патологических явлений в частности.

Начнем с исследования травматического влияния на пласмодий миксомицета *Physarum*. Введем в его протоплазму твердое тело, напр., маленькую стеклянную трубку. Во время укола конец трубки разрывает пласмодий, часть которого вытекает в окружающую жидкость. По большей масса протоплазмы остается совершенно невредимой и обволакивает трубку (фиг. 19), как всякое постороннее тело, годное для питания. Через более или менее короткое время пласмодий извергает ее, подобно всяким негодным остаткам.

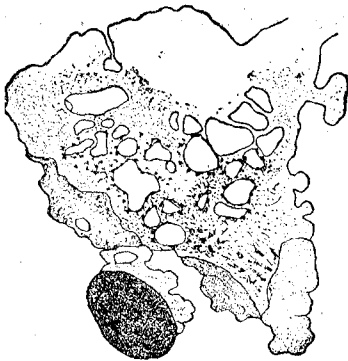


Фиг. 19. Часть пласмодия, поглощающая стеклянную трубку.

Мы можем прибегнуть к другому средству для раздражения пласмодия. Возьмем для этого желтый *Physarum*, растянутый на предметном стекле, и прижжем центральную часть его раскаленной стеклянной палочкой. Мы произведем таким образом термическое раздражение вместо механического, как в первом случае. Тотчас после обжога центральная часть пласмодия отмирает. Вид ее резко отличается от окружающих периферических живых частей. Последние сохраняют неподвижность и оставляют умерший участок нетронутым. Однако через несколько часов пласмодий выходит из этого пассивного состояния и, удаляясь, покидает мертвельную часть.

Еще более резкое действие имеют химические возбудители. Положивши кусочек ляписа на край пласмодия *Physarum*, растянутого на предметном стекле, обмоем тотчас поврежденную часть 1% раствором поваренной соли (для осаждения излишка ляписа);

тогда мы увидим, что прижатая часть отмерла и отделилась от остального пласмодия (фиг. 20). Реакция последнего выражается

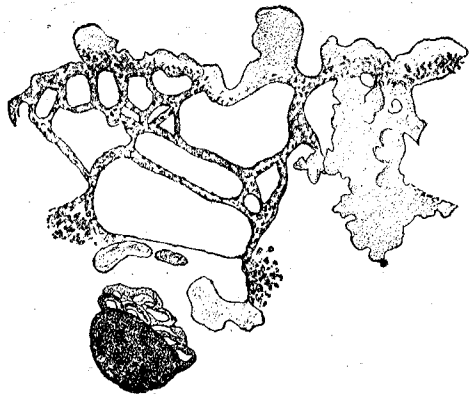


Фиг. 20. Пласмодий, прижатый
ляписом.

резким изменением направления его движений. Опыт был намеренно произведен в той части пласмодия, по направлению к которой шло течение эндоплазмы. Тотчас после прикосновения ляписа течение эндоплазмы приняло диаметрально противоположное направление (фиг. 21). Через час после начала опыта пласмодий уже удалился со своего первоначального места, оставив на нем омертвевший участок.

Общая черта двух последних опытов заключается в удалении пласмодия от части, поврежденной термическим или химическим раздражителем. Только в последнем случае удаление происходит гораздо быстрее, что объясняется влиянием ляписа.

Итак, мы видим, что раздражители вызывают в пласмодии явления, сходные с поглощением твердой пищи, то явления более или менее резко выраженного отталкивания. Желая вызвать реакцию, соответствующую воспалению у высших животных, мы натолкнулись на явления притяжения и отталкивания, столь распространенные в жизни пласмодиев и низших существ вообще.



Фиг. 21. Тот же пласмодий через 50 минут
после стадии, изображенной на фиг. 20 й.

Уже в 1884 г. Сталь ¹⁾ открыл, что настой сухих листьев, служащий питательной средой для стольких миксомицет, притягивает пласмодии. Напротив, растворы солей, сахара и некоторых

¹⁾ Botanische Zeitung. 1884, №№ 10—12.

других веществ действуют обратно. Они отталкивают пласмодии, не позволяя им удалиться на более или менее значительное расстояние.

Сталь, проводя аналогию между этими явлениями и питанием, случаи притяжения называет положительным, а отталкивания — отрицательным тропизмом. С другой стороны, Пфеффер¹⁾ доказал, что женские половые органы некоторых споровых (папоротников, мхов и селлагинель) притягивают семенные тела. Так как цель этого притяжения не есть питание, то он обозначил все проявления чувствительности к химическим агентам общим именем химиотаксии (положительной или отрицательной). Это название стало вскоре общепринятым.

Мы видели, что эти явления чувствительности играют несомненную роль в патологических процессах. Поэтому следует несколько ближе познакомиться с ними.

Химиотаксические свойства присущи не только миксомицетам и семенным телам упомянутых споровых. Они встречаются также у бактерий, у жгутиковых инфузорий, у *Volvocineae*²⁾ и у зооспор грибов, напр., *Saprolegniae*³⁾. Такое распространение этого явления доказывает общность его характера. Несомненно, что положительная химиотаксия руководит организмами в поисках питательных веществ; она же направляет их к полезным в других отношениях телам, как например, в случаях притяжения семенных тел яйцевой клеткой.

Отрицательная химиотаксия служит, наоборот, средством защиты от вредных влияний. Это правило, верное вообще, может не быть применимо к каждому частному случаю. Так, Пфеффер⁴⁾ наблюдал смерть спирилл, вызванную их проникновением в слишком насыщенный раствор сахара или глицерина, в котором были примешаны притягательные вещества.

Аналогия этих явлений с чувствительностью человека и высших животных кидается в глаза. Она подтверждается, между прочим, тем, что закон Вебера, установленный для чувствительности человека, распространяется и на химиотаксию низших существ.

Так, для того, чтобы бактерия (*Bacterium termo*) или се-

¹⁾ Untersuchungen aus d. botan. Institute in Tübingen. т. I, стр. 363.

²⁾ Ibid. т. II, 1888, стр. 582.

³⁾ Botanische Zeitung. 1890, № 7—11.

⁴⁾ Untersuchungen a. d. b. Inst. Tübingen. II, стр. 627.

менное тело папоротника ¹⁾ заметили разницу в составе данной среды, надо, чтобы она изменилась в определенной пропорции. Например, для того, чтобы *Bacterium termo*, находящийся в определенном пептонном растворе, направился в более насыщенный, надо, чтобы концентрация последнего была в пять раз сильнее первого. Пфеффер, установивший эти отношения, применил к химиотаксии одноклеточных закон, управляющий чувствительностью человека. Закон этот заключается в том, что возбуждение растет в геометрической, чувствительность же в арифметической прогрессии. Реакция, следовательно, пропорциональна логарифму возбуждения.

Однако, несмотря на применимость этого закона как к химиотаксии одноклеточных, так и к чувствительности человека, разница между этими явлениями очень велика в количественном отношении.

Так, человек чувствует изменение веса на $\frac{1}{3}$, температуры на $\frac{1}{30}$, света на $\frac{1}{100}$. Семенные же тела папоротника замечают изменение концентрации среды только, если она увеличилась в 29 раз, а *Bacterium termo*—в 4 раза (Пфеффер, l. c. II, стр. 637).

Чтобы составить себе понятие о химиотаксической чувствительности плазмодия (*Dydimium farinaceum*), я поместил несколько образчиков его в растворы соляно-кислого хинина различной концентрации: 0,1; 0,01; 0,05; 0,005 и 0,0005%.

Оказалось, что плазмодии не только приближались, но и погружали свои отростки в два последних более слабых раствора.

Напротив, три первые, более сильные растворы вызывали в них явственную отрицательную химиотаксию (таб. II, фиг. 3—6). Следовательно, плазмодий чувствителен к изменению концентрации хинного раствора от 0,05 до 0,0005%.

Очень важным свойством как плазмодия, так и других низших организмов является постепенное их приучение к таким растворам, которые не переносятся ими вначале.

Сталь первый сделал наблюдение, что плазмодий *Fuligo* сначала избегает 2% раствора поваренной соли. Но за недостатком пресной воды он постепенно приспособляется к соленой и погружает в нее свои отростки. Это служит нам примером того, что под влиянием неуловимых изменений, происшедших в прото-

¹⁾ Организмы, над которыми Пфеффер сделал свои замечательные наблюдения.

племне, отрицательная химиотаксия может обратиться в положительную.

Так как это явление имеет громадное общее значение, то я постарался воочию убедиться в нем.

Для этого я поместил пласмодий *Physarum*, растянутый на предметном стекле, в сосуде с 0,5% раствором хлористого натрия. Пласмодий тотчас же обнаружил отрицательную химиотаксию и удалился от поверхности жидкости. Тогда я перенес его в 0,25% раствор той же соли. Сначала он удалился, но через несколько часов приблизился к этой жидкости и погрузил в нее свой край. Ввиду такого приспособления, я вновь перенес пласмодий в 0,5% соляной раствор. Сначала он удалился, но через приблизительно 12 часов спустился к поверхности жидкости, не погружая, однако, в нее своих отростков.

Итак, отрицательная химиотаксия служит для пласмодия средством избежания вредных влияний. Мы видели, что он удаляется от прижигающих его тел, как ляпис, и даже собственных омертвевших частей, как в случае обжога раскаленной стеклянной палочкой. Это же свойство, по всей вероятности, предохраняет пласмодий от нападения других организмов, а именно от патогенных микробов.

Сталь утверждает, что у пласмодиев никогда не бывает паразитов. Он объясняет этот факт как подвижностью пласмодиев, так и способностью их отбрасывать инородные тела. Способность эта связана у них с внутриклеточным пищеварением. Хотя никогда еще не удавалось непосредственно наблюдать выбрасывания пласмодием паразитических организмов, тем не менее предположение это не имеет ничего невероятного. Так, Пфеффер¹⁾ видел, как пласмодий *Chondrioderma* выбрасывает живых *Randorinae* и *Diatomeae*. Предположение Сталя подтверждается еще тем, что парамециум несомненно выбрасывает паразитические споры.

Для выяснения значения подвижности пласмодия я сделал следующий опыт. Пласмодий *Physarum* был помещен на предметное стекло в равном расстоянии от двух сосудов. Один из них был наполнен старым настоем из сухих листьев с бактериями, инфузориями и другими простейшими. Другой же заключал тот же

¹⁾ Ueber Aufnahme und Ausgabe ungelöster Körper. Abhandlungen d. mathem. physikalischen Classe der K. Sächs. Gesellschaft d. Wissenschaften. XVI, 1890, стр. 161.

раствор, но только предварительно несколько раз профильтрованный.

Края плазмодия были соединены с содержимым каждого сосуда посредством полосок из промокательной бумаги. Очень скоро плазмодий направился на бумажную полоску, пропитанную фильтрованной жидкостью.

Точно такие же результаты дал другой, несколько видоизмененный опыт. Из этого видно, что плазмодий предпочитает растворы, очищенные от микробов.

Чтобы выяснить степень этого предпочтения, я повторил тот же опыт, заменив только фильтрованную жидкость свежим, следовательно, бесцветным, настоем сухих листьев в холодной воде. На этот раз плазмодий направился к старому настою, несмотря на присутствие в нем микробов.

Следовательно, отталкивание его от низших организмов имеет свои пределы. Это вполне согласуется с фактом, что миксомицеты в амебовидном состоянии поглощают микробов. Савиль Кент наблюдал амебовидные зооспоры *Physarum tussilaginis*, наполненные бактериями. Затем Листер ¹⁾ сделал очень интересные наблюдения над поглощением бактерий зооспорами различных миксомицетов. Бактерии [захватываются псевдоподиями, втягиваются в плазму и препровождаются в пищеварительные вакуоли. Здесь они становятся все менее и менее явственными, точно растворяются. Наблюдали, как зооспора *Chondrioderma difformis* вполне переварила в течение 1½ часа двух больших бактерий.

Пищеварительная и выделительная функции плазмодия, связанные с отрицательной химиотаксией, могут быть очень полезны в реакции против различных вредных раздражителей.

Но плазмодии так же, как и многие другие низшие организмы, одарены чувствительностью помимо химиотаксической. Например, они избегают солнечного света и сильно притягиваются сыростью. Они обнаруживают, следовательно, род гидротропизма. Перед плодоношением этот положительный гидротропизм обращается в отрицательный, и плазмодий ищет сухих мест (Сталь). Кроме того, он обладает осязательной чувствительностью.

Мы видели, что плазмодии избегают вредных влияний передвижением или же избавляются от них путем выделения и пищева-

¹⁾ Journal of the Linnæan Society. 1890. т. XXV, Botany, стр. 435.

ренин. Что же касается многоклеточных растений, не одаренных ни подвижностью, ни способностью переваривать и выделять инородные тела, то они должны другим путем реагировать против вредных влияний.

Пласмодий реагирует против введенной в него занозы точно так же, как и против всякого поглощенного им непереваримого тела, т.-е. выбрасывает ее. Но та же заноза, введенная в ткань высшего растения, неизбежно производит смертельное повреждение интронутной клетки. Потеря вещества, происшедшая вследствие этого, восстанавливается быстрым размножением соседних клеток. Они образуют то древесную ткань, то настоящий рубец из различных тканей ¹⁾. В обоих случаях мы имеем дело с активным новообразованием клеток на поврежденном месте. Вальденбург ²⁾ изучал эти явления с точки зрения их аналогии с воспалением у высших животных. Он находит сходство между характеристическими признаками рассматриваемых процессов.

„Воспаление,—говорит он,—встречается следовательно и у растений. Но под словом „воспаление“ надо понимать только повреждение и вызванную им опухоль без вмешательства сосудов и нервов“.

Воспаление с этой точки зрения есть исключительно раздражение тканей (опухоль, разрастание), сопровождаемое приливом крови.

Часто приводят процесс восстановления у растений в подтверждение теории „притяжения“ при воспалении. Особенно же часто приводят его в пользу теории Вирхова об усиленной деятельности питания и размножения воспаленных тканей. Но, к несчастью, при этом совершенно игнорируют промежуточные формы между растениями и высшими животными. Вследствие этого и были упущены явления, именно наиболее характерные для воспаления.

Новые клетки, развившиеся на поврежденных частях растения, часто выделяют оболочку еще более толстую и плотную, чем первоначальная. Оболочка есть настоящий орган защиты растения. Мы это видим из примера эвглены (приведенного в предыдущей главе), для которой нападение хитридия опасно только в подвижном состоянии; в покоящемся же киста служит ей защитой. Растительная оболочка слишком упорна для многих микробов, особенно

¹⁾ V. Frank. Die Krankheiten der Pflanzen. Breslau. 1880, стр. 1—95.

²⁾ Archiv für pathologische Anatomie u. Physiologie. Virchow's Arch. 1863, 36, стр. 145, и 322, табл. V.

для тех, которые не в состоянии активно проникнуть внутрь клетки. Этим, вероятно, объясняется редкость бактериальных инфекций у растений. Последние, напротив, очень часто подвержены нападению грибов, обладающих значительной силой прорастания. Кроме того, некоторые из них выделяют фермент, растворяющий клетчатку растительной оболочки. Войдя внутрь клетки, паразитический гриб беспрепятственно поглощает ее содержимое. Зараженные клетки погибают, другие же, оставшиеся живыми, усиленно размножаются. Это приводит к гипертрофии частей и иногда даже целого заболевшего организма (напр., у *Euphorbia cyparissias* под влиянием эцидия *Uromyces Pisi*). Часто паразит вызывает образование специальных опухолей или чернильных орешков, развивающихся под влиянием грибов точно так же, как и от действия животных организмов. Как при заживлении ран, так и при инфекции ¹⁾ у растений наступают восстановительные явления вследствие усиленного размножения клеток, не поврежденных непосредственно, не представляя процессов, сходных с воспалительными. Чтобы познакомиться с этими последними, надо перейти к обзору представителей животного царства.

¹⁾ Лучшее всего изученный пример инфекции у растений представляет *Peziza sclerotiorum*, о которой де-Бари сделал классическую работу (*Botan. Zeit.* 1886). Гриб этот растет на поверхности растения и пускает нити, с помощью которых проникает внутрь его (*Peziza* scl. заражает многие растения). В начале своей паразитической жизни нити гриба выделяют щавелевую кислоту и фермент, растворяющий клетчатку.

Паразит питается за счет сока клеток, убитых его выделениями, и проникает своим мицелием в промежутки между клетками, только в редких случаях входя внутрь их. Де-Бари наблюдал, что *Peziza* легко проникает в молодые растения, но встречает непобедимые препятствия для проникновения внутрь более взрослых. Очень вероятно, что иммунитет этих последних происходит вследствие невозможности для гриба растворить клетчатку старых клеток. Контрольные опыты показали, что, действительно, выделения грибов легко переваривали оболочки молодых клеток и оставляли их неизменными у более взрослых клеток тех же растений. Очевидно, что сопротивление растительной клетки основано, главным образом, на свойствах ее оболочки. Для произведения инфекции паразит должен прежде всего пробуровать или растворить последнюю.