

А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р



РЕДКОЛЛЕГИЯ СЕРИИ «НАУЧНО-БИОГРАФИЧЕСКАЯ ЛИТЕРАТУРА»
И ИСТОРИКО-МЕТОДОЛОГИЧЕСКАЯ КОМИССИЯ
ИНСТИТУТА ИСТОРИИ ЕСТЕСТВОЗНАНИЯ И ТЕХНИКИ АН СССР
ПО РАЗРАБОТКЕ НАУЧНЫХ БИОГРАФИЙ ДЕЯТЕЛЕЙ
ЕСТЕСТВОЗНАНИЯ И ТЕХНИКИ:

*Л. Я. Бляхер, А. Т. Григорьян, Б. М. Кедров,
Б. Г. Кузнецов, В. И. Кузнецов, А. И. Купцов,
Б. В. Левшин, С. Р. Микулинский, Д. В. Ознобишин,
З. К. Соколовская (ученый секретарь), В. Н. Сокольский,
Ю. И. Соловьев, А. С. Федоров (зам. председателя),
И. А. Федосеев (зам. председателя),
Н. А. Фигуровский (зам. председателя),
А. А. Чеканов, А. П. Юшкевич,
А. Л. Яншин (председатель), М. Г. Ярошевский*

Т. П. Платова

**Борис Васильевич
КЕДРОВСКИЙ**

1898—1970



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»

МОСКВА

1983

П 37 Платова Т. П. **Борис Васильевич Кедровский (1898—1970)**. М.: Наука, 1983. 80 с. ил. (Серия «Научные биографии»).

Книга посвящена жизни и деятельности известного советского ученого, цитолога-экспериментатора, работы которого сыграли важную роль в формировании представлений об участии нуклеиновых кислот в синтезе белка. Работы Б. В. Кедровского создали благоприятную почву для дальнейшего развития в нашей стране цитологии, биологии развития и молекулярной биологии.

Книга рассчитана на широкий круг читателей, интересующихся историей науки.

20.1

Ответственный редактор
доктор биологических наук
В. Я. БРОДСКИЙ

© Издательство «Наука», 1983 г.

П $\frac{2001040000-034}{042 (02)-83}$ 254-83-П

Предисловие

Имя крупного советского биолога Бориса Васильевича Кедровского хорошо известно в Советском Союзе и за его пределами. В книге, посвященной памяти Бориса Васильевича, я ставила своей задачей дополнить эти сведения на основании его неопубликованных работ или опубликованных, но не дошедших в свое время до читателей, а также на основании оценок его трудов современниками. Я стремилась показать значение исследований Б. В. Кедровского для развития биологии 30—50-х годов нашего столетия, ознакомить с его стилем работы, с его удивительным умением извлекать максимум результатов из данных опыта, умением видеть и предвидеть.

Борис Васильевич Кедровский был широко образованным биологом, цитологом, цитохимиком, морфологом. Он оказал влияние на развитие современной ему науки не только благодаря научным публикациям в отечественной и зарубежной литературе, но и благодаря переписке и личным контактам с известными учеными. Большое значение для создания современной школы советских биологов имело продолжавшееся до последних дней его жизни общение с молодыми начинающими исследователями.

Период научной деятельности Б. В. Кедровского довольно строго ограничен двумя знаменательными рубежами в развитии цитологии и общей биологии. Начальный период (20-е годы) совпадает с началом развития и утверждения в биологических науках экспериментального направления вместо прежнего описательного. Последние (50-е) годы научной деятельности Кедровского относятся к периоду становления молекулярной биологии. Он был активным представителем плеяды цитологов-экспериментаторов, труды которых характеризуются поисками физико-химических основ для объяснения жизне-

деятельности клеток. Наиболее крупным вкладом Бориса Васильевича в мировую науку являются его работы о роли нуклеиновых кислот в синтезе белков. Ему «принадлежит заслуга быть в числе первых ученых, указавших на участие нуклеиновых кислот в синтезе белков»¹.

Знакомство с научным архивом Б. В. Кедровского показало, что наши сведения о его литературном наследстве являются неполными. К сожалению, это относится к очень значительным его работам, по существу открытиям. Так, в условиях военного времени не дошла до советских читателей его итоговая статья о роли нуклеиновых кислот в синтезе белков, опубликованная в 1941 г. в немецком журнале². (Статья поступила в редакцию этого журнала 10 марта 1941 г.; в корректуре, присланной Кедровскому, имеются редакционные штампы 11—13 июня 1941 г.) В связи с этим активная, самостоятельная, пионерская роль Б. В. Кедровского в этом открытии оказалась известной далеко не полностью и в какой-то мере осталась в тени. В то же время его ранний уход от активной научной деятельности привел к тому, что некоторые его труды не получили дальнейшего развития и не были полностью опубликованы. Таковой оказалась судьба его многолетних исследований физиологической роли сегрегационных гранул клетки. Его заключительная обзорная статья (1947 г.) осталась только в виде рукописи³. Сегрегационные гранулы привлекли внимание биологов примерно через десять лет и были описаны уже на новом методическом уровне как лизосомы. Интересно отметить, что выводы, полученные в новых исследованиях, во многом подтвердили данные Б. В. Кедровского.

Значение работ ученого раскрывается также в его переписке с известными биологами. Здесь можно найти исключительно высокие оценки работ Бориса Васильевича, пожелания личных встреч, приглашения работать за рубежом, настойчивые советы о возбуждении ходатайства о рокфеллеровской стипендии. Выдержки из некоторых писем даются в тексте книги и в Приложении.

¹ *Энгельгардт В. А.* У истоков отечественной молекулярной биологии. — *Природа*, 1972, № 6, с. 63.

² *Kedrowsky B.* Über die Eigentümlichkeiten im Kolloiden Bau der Embryonalzellen. — *Ztschr. Zellforsch., A.*, 1941, Bd. 31, H. 3, S. 435—460.

³ Внутриклеточный сегрегационный аппарат и его роль в белковом обмене. Рукопись, 1947.

Считаю своим приятным долгом выразить мою сердечную благодарность и признательность людям, близко знавшим Б. В. Кедровского, и моим добрым друзьям, оказавшим большую помощь при работе над книгой: Н. В. Кедровской (жене Б. В. Кедровского), предоставившей в мое распоряжение научный архив Бориса Васильевича; В. Я. Бродскому и Г. П. Георгиеву за разрешение использовать в книге материалы их докладов на заседании, посвященном памяти Б. В. Кедровского, а также Ш. Д. Мошковскому, О. Г. Строевой, Ж. Г. Шмерлинг, Д. Н. Засухину, Н. Г. Фельдман, С. Я. Залкинду, Л. В. Каминер за ценные советы и редакционные замечания.

Краткие биографические сведения

Борис Васильевич оставил глубокий след в науке о жизни и вписал в нее яркие страницы, которые не должны и долго не будут забыты.

*Б. Л. Астауров, В. Я. Бродский*¹

Борис Васильевич Кедровский родился в Москве 30 мая 1898 г. в семье врача, впоследствии профессора Московского университета, известного патологоанатома и лепролога Василия Ивановича Кедровского. Борис Васильевич был единственным сыном, и поэтому все заботы и любовь родителей были направлены на него. Он получил блестящее образование и воспитание. Отец, несмотря на занятость, уделял много внимания сыну. Так, летом на даче Василий Иванович совершал с ним длительные прогулки и учил фотографировать. Из более поздних высказываний Бориса Васильевича можно видеть, что отец принимал участие в его первой большой работе по физиологии опалины (простейшее, паразит лягушки). В заключении этого труда Борис Васильевич выразил искреннюю благодарность за ценные советы руководителю кафедры гистологии Московского университета профессору А. Г. Гурвичу, глубокоуважаемому учителю А. В. Румянцеву за постоянную помощь, отцу — за консультации по вопросам патологической анатомии и профессору В. Гулевичу — за консультации в области биохимии².

Мать Бориса Васильевича, Юлия Алексеевна Кедровская окончила Московскую консерваторию по классу фортепиано. Ей, несомненно, принадлежит большая роль в музыкальном образовании сына. С детства она привила ему любовь и понимание музыки. В свободные вечера она проигрывала его любимые произведения. Нежную привязанность к матери Борис Васильевич сохранил до конца ее жизни.

¹ *Астауров Б. Л., Бродский В. Я.* Памяти Б. В. Кедровского. — Онтогенез, 1971, т. 2, вып. 2, с. 222.

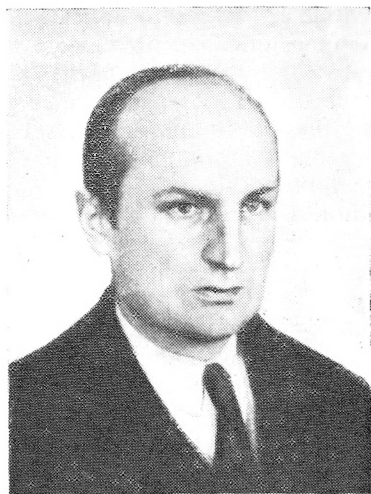
² *Kedrowsky B.* Die Stoffaufnahme bei Opalina ranarum. — Mitt. 5. Der Segregationsapparat. — Ztschr. Zellforsch., 1931, Bd. 13, H. 1, S. 79.

В 1917 г. Б. В. Кедровский окончил Медведниковскую гимназию и поступил на медицинский факультет Московского университета³. Он был учеником известного гистолога А. В. Румянцева. Забегая вперед, следует сказать, что в дальнейшем между ними сохранились взаимное уважение и большая дружба.

По окончании университета, в 1922 г., Б. В. Кедровский был оставлен в качестве преподавателя на кафедре медицинской зоологии медицинского факультета. В 1926 г. он был переведен на кафедру нормальной гистологии, где работал сначала преподавателем, затем ассистентом и доцентом до 1938 г. Возглавлял кафедру в то время известный биолог А. Г. Гурвич.

Ученик Гурвича, цитолог С. Я. Залкинд, вспоминая годы совместной с Б. В. Кедровским работы на кафедре гистологии (1926—1929 гг.), отмечал, что Борис Васильевич пришел туда уже сложившимся ученым. К нему относились с большим уважением и ценили как специалиста. Он принимал активное участие в жизни кафедры и ее семинарах, широко известных среди биологов Москвы 20—30-х годов. Он проводил тогда большую работу по изучению опалины. А. Г. Гурвич живо интересовался этой работой и предоставлял Борису Васильевичу полную самостоятельность. Нейрофизиолог Б. И. Лаврентьев, сменивший А. Г. Гурвича в 1929 г., также относился к Кедровскому с большим уважением.

В 1935 г. Борис Васильевич защитил докторскую диссертацию и получил степень доктора биологических наук,



**Борис Васильевич
Кедровский**
(30-е годы, публикуется впервые)

³ После Октябрьской революции Первый Московский университет. Медицинский факультет был выделен из университета в 1930 г. и преобразован в Первый Московский медицинский институт.

в 1938 г. ему было присвоено звание профессора. В 1932 г. Кедровский был приглашен на должность старшего научного сотрудника в Институт экспериментальной биологии, директором которого был академик Н. К. Кольцов. В 1936 г. Кедровский был назначен заведующим лабораторией физиологии клетки. Как можно видеть из сохранившейся «Истории лаборатории физиологии клетки», написанной им позже (по-видимому, в 1946 г.), задачей лаборатории было «изучение условий и факторов развития животных тканей. Этот круг работ дополнял собой программу лаборатории Д. П. Филатова и имел своей конечной целью дать новый фактический материал для вопроса о физиологии действия гена в форме обнаружения новых химических факторов развития»⁴. С задачами, поставленными перед лабораторией, хорошо увязывается тот факт, что с 1934 г. Борис Васильевич вел работы, послужившие началом изучения роли нуклеиновых кислот в синтезе внутриклеточных белков, росте и дифференцировке.

Борис Васильевич был активным участником различных научных семинаров, проводившихся в институте, — общебиологических, цитологических и эмбриологических, генетических, эволюционных. В этом институте, менявшем впоследствии свои названия и ведомственную принадлежность⁵, он работал до ухода на пенсию (1959 г.).

Женился Борис Васильевич в 1943 г. на Нине Владимировне, урожденной Марсель. Она была сестрой его близкого друга Евгения Владимировича Марселя, с которым он познакомился еще на первом курсе Медицинского факультета Московского университета. Нина Владимировна была верным другом и помощницей Бориса Васильевича.

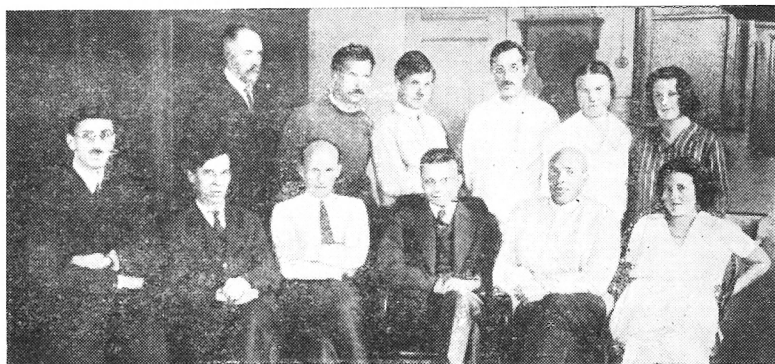
Характерными чертами Б. В. Кедровского были большая эрудиция и широкий круг научных интересов. Он обладал буквально энциклопедическими познаниями не только в цитологии, но и в биохимии и генетике. Научную деятельность Борис Васильевич обычно совмещал

⁴ Из личного архива Б. В. Кедровского, с. 1.

⁵ Институт цитологии, гистологии и эмбриологии АН СССР, Институт морфологии животных АН СССР, в настоящее время Институт биологии развития АН СССР.



Преподаватели и студенты 1-го Московского медицинского института (2-й курс, 2-й семестр, 1935 г.;
Б. В. Кедровский в кепи)



**Преподаватели, аспиранты и гости кафедры гистологии
1-го Московского медицинского института (1935 г.)**

Сидят слева направо: М. А. Барон (ассистент кафедры гистологии), Часовников (профессор Харьковского университета), Б. В. Кедровский (ассистент кафедры гистологии), Г. Ц. Гириш (гистофизиолог, Голландия), В. И. Лаврентьев (профессор кафедры гистологии), Н. Г. Фельдман (аспирант кафедры гистологии). Стоят: В. Н. Лебедев (зам. директора Института экспериментальной биологии), А. Н. Зорин (аспирант кафедры гистологии), А. Н. Воронин (аспирант кафедры гистологии), Г. М. Печерский (ассистент кафедры гистологии), З. Ф. Гусева (аспирант кафедры гистологии), А. Я. Боровская (аспирант кафедры гистологии)

с педагогической как на медицинском факультете Московского университета, так и в Институте экспериментальной биологии, где он вел большую работу по подготовке аспирантов.

Борис Васильевич был человеком чрезвычайно разносторонним, любил природу, искусство, музыку, поэзию, сам писал стихи и делал переводы поэтических произведений. Он перевел полностью первую часть «Фауста» Гете. По отзыву Б. Л. Пастернака — на профессиональном уровне (по сведениям от Н. В. Кедровской).

Академик Б. Л. Астауров отмечал, что биография Бориса Васильевича богата не внешними событиями, а напряженной интеллектуальной деятельностью и не только в научной области. Удивительная одаренность Бориса Васильевича сочеталась с его малой приспособленностью к практической жизни. Его внутренняя сосредоточенность и отчужденность от житейских мелочей при некоторой замкнутости и застенчивости могли производить впечатление сухости. Однако это было лишь первым впечатлением, которое рассеивалось при близком знакомстве. Его

глубокие и разносторонние познания, исключительная принципиальность и доброжелательное отношение к людям привлекали молодежь. Даже тогда, когда он (из-за болезни) оставил работу в институте, у него дома продолжались и дружеские беседы, и обсуждения научных вопросов.

Последние годы жизни, около 10 лет, Борис Васильевич провел дома, где благодаря заботам и вниманию его жены Нины Владимировны Кедровской была создана обстановка, позволившая продолжить его обычную напряженную деятельность. Он интенсивно работал над своей последней книгой «Цитология белковых синтезов в животной клетке» (1959 г.), не оставляя поэтических занятий и изредка выезжая на природу. Продолжались также и его научные консультации. «Не одна работа в этот период развивалась под его непосредственным влиянием»⁶. В это время частыми гостями у него на квартире в Кропоткинском переулке бывали молодые специалисты по молекулярной биологии и цитологии, в том числе В. Я. Бродский, Р. Б. Хесин, Г. П. Георгиев, генетик А. А. Малиновский. Они делились с Борисом Васильевичем научными успехами и неудачами, а он живо откликался на все новости. Так, Г. П. Георгиев рассказал ему о результатах своего опыта, проведенного совместно с В. Строчковым. Из этого опыта следовало, что ДНК животных имеет очень высокий молекулярный вес. Борис Васильевич немедленно отреагировал на это замечанием, в котором выразил абсолютную уверенность в том, что хромосома содержит лишь одну молекулу ДНК огромного молекулярного веса, и заметил, что биологи пока не имеют возможности выделять такие гигантские молекулы. Дальнейшее развитие этих исследований полностью подтвердило предположение Бориса Васильевича.

Скончался Борис Васильевич Кедровский 19 октября 1970 г.

⁶ Георгиев Г. П. Борис Васильевич Кедровский. — Цитология, 1971, т. 13, № 3, с. 402.

Ранние научные исследования Б. В. Кедровского

Все попытки проникнуть в тайны ее (протоплазмы) строения мы можем разделить на три периода. От Шлейдена до Флемминга — период первого знакомства с физической и химической природой протоплазмы. Период Флемминга — фиксационный, чисто морфологический — 80—90-е и начало 900-х годов. И наконец, последний период обнимает 10—15 лет, когда с блестящим развитием коллоидной химии стало возможным изучение живого вещества с применением физико-химических методов.

*А. В. Румянцев*¹

Начало научной деятельности Бориса Васильевича Кедровского связано с очень интересным периодом развития биологии. 20-е годы характеризуются решительным поворотом от биологии описательной к биологии экспериментальной. Это новое направление возникло в начале 20-го столетия. В цитологии и гистологии оно выразилось в переходе от чистого описания морфологических структур, полученных на фиксированных препаратах, к изучению живой клетки. Подвергся пересмотру основной теоретический вопрос цитологии о строении протоплазмы. Становилось все более очевидным, что «элементарные структуры живой материи», которые обнаруживались на фиксированных клетках в виде волокон, гранул, сетей, являются артефактами, полученными в результате фиксации. Исследование живых объектов свидетельствовало о том, что на микроскопическом уровне протоплазма (основное вещество цитоплазмы) является бесструктурной, что она представляет собой коллоидную систему, состоящую из взвеси мельчайших частиц в дисперсионной среде.

В России пионером нового направления был Н. К. Кольцов — исследователь, педагог и организатор. Его первые физико-химические исследования различных видов животных клеток относятся к 1903 г. Уже в курс

¹ *Румянцев А. В.* Обратимые и необратимые явления в протоплазме и ее возможное строение. — Успехи эксперим. биологии. Сер. Б. 1928, т. 7, вып. 1, с. 32.

«Введение в общую биологию», который он читал в Московском университете, Николай Константинович ввел раздел цитологии, где сообщались последние научные данные из этой области. Этот курс с соответствующими дополнениями он читал в университете до своего ухода (в 1911 г.), на Высших женских курсах, в Университете Шанявского и снова в Московском университете после Октябрьской революции²⁻⁴.

В 20-х годах на кафедре гистологии биологического отделения физико-математического факультета Московского университета работал молодой, энергичный доцент А. В. Румянцев, ставший впоследствии основателем московской школы экспериментальной гистологии. Основным идейным направлением в исследованиях Румянцева и его учеников было установление связи формы и функции клеточных структур.

Яркое представление о состоянии идей в биологии 30-х годов дают два выступления на 3-м Всероссийском съезде зоологов, анатомов и гистологов в Ленинграде в декабре 1927 г. Одно из них — речь Н. К. Кольцова на торжественном открытии этого съезда — «Физико-химические основы морфологии»^{5, 6}. Николай Константинович говорил о связи между различными науками, о необходимости строить гипотезы там, где фактического материала еще недостаточно для определенных заключений. Он развивал концепцию о связи биологии и физической химии, категорически возражая при этом против рассмотрения клетки только как живого вещества. Он подчеркивал, что клетка есть система высшего порядка, которой присуща геометрическая форма. Он считал, однако, что и форма клетки может быть объяснена исходя из физико-химического строения протоплазмы. Возникновение морфологических структур возможно за счет коллоидных растворов протоплазмы гидрогелей. Морфа организма

² Астауров В. Л. Памяти Николая Константиновича Кольцова. — *Природа*, 1941, № 5, с. 109—117.

³ Кольцов Н. К. Организация клетки. М.; Л.: Биомедгиз, 1936, с. 461—490.

⁴ Астауров В. Л., Рокицкий П. Ф. Николай Константинович Кольцов. М.: Наука, 1975, с. 41—45.

⁵ Кольцов Н. К. Физико-химические основы морфологии. — В кн.: Тр. 3-го Всерос. съезда зоологов, анатомов и гистологов. Л., 1928, с. 39—41.

⁶ Кольцов Н. К. Физико-химические основы морфологии. — Успехи эксперим. биологии. Сер. Б. 1928, т. 7, вып. 1, с. 3—31.

вытекает, по его представлению, из морфы коллоидных частиц различных размеров — мицелл. Скелетные образования клетки представляют собою агрегаты правильно ориентированных мицелл. Развивая далее эти идеи, Н. К. Кольцов затронул вопрос о строении и способе размножения «наследственных молекул» и сформулировал свой знаменитый принцип «*Omnia molecula ex molecula*» («*Всякая молекула от молекулы*»).

Второе выступление — доклад А. В. Румянцева на общем заседании съезда «Обратимые и необратимые реакции в протоплазме и ее возможное строение»⁷. В своем докладе А. В. Румянцев представил подробную историю развития учения о клетке. Переходя к современным представлениям о строении протоплазмы, он развивал представление о ней как о коллоидно-химической системе, очень неустойчивой, способной переходить из жидкого состояния в твердое и обратно. Он обсуждал значение этих переходов в изменении структуры протоплазмы при различных физиологических состояниях (например, при митозе) или в результате внешних воздействий.

При всем различии двух докладов по конкретной тематике их объединяет сходство в стремлении теоретически, с физико-химических позиций обосновать существование морфологических структур в «бесструктурной» протоплазме. Оба доклада свидетельствуют о наступлении новой эры в цитологии, которую можно охарактеризовать как эру экспериментальной цитологии.

Борис Васильевич Кедровский, один из самых первых учеников А. В. Румянцева, был убежденным и деятельным представителем экспериментальной цитологии, которая, по его словам, «стремилась подчинить все изучение клетки требованиям и законам физической и коллоидной химии, подвергнув все наследие прошлого строгому прижизненному контролю»⁸. Основной линией его исследований было изучение морфологических структур клетки, их функций и физико-химической организации. Сочетая методическое совершенство исследований с тщательным анализом полученных результатов, Борис Васильевич установил ряд важных закономерностей.

⁷ Румянцев А. В. Обратимые и необратимые явления в протоплазме. . . , с. 32—53.

⁸ Кедровский Б. В. Внутриклеточный аппарат Гольджи. — Успехи соврем. биологии, 1947, т. 23, вып. 3, с. 378.

Не придерживаясь строго хронологического порядка в изложении материала, прежде всего следует отметить очень существенную, чисто морфологическую работу, выполненную Б. В. Кедровским на живом объекте. Работа посвящена выявлению фибриллярных структур в живых нервных клетках некоторых беспозвоночных животных. Волокнистые структуры в нервных клетках обнаруживали и ранее, но на фиксированных препаратах, что вызвало длительную дискуссию о реальности этих структур при жизни клетки. Б. В. Кедровскому удалось отчетливо обнаружить фибриллярные структуры в живых нервных клетках некоторых низших ракообразных и пиявок^{9, 10}. Полученные им фотографии нейрофибрилл были столь убедительны, что их реальность был вынужден признать наиболее яростный противник их существования немецкий ученый Т. Петерфи. В архиве Бориса Васильевича сохранилось письмо Т. Петерфи по этому поводу (от 20 апреля 1936 г.): «... Вы фактически показали фибриллярную структуру в нервных клетках *Branchipus in vivo*. Что касается микрофотографий, я должен поздравить Вас, так как Вам удалось получить четкую картину на таком трудном объекте...»¹¹. На эти же данные Бориса Васильевича ссылался Н. К. Кольцов в своей книге «Организация клетки»¹².

Классическим стало монографическое исследование Б. В. Кедровского структуры, физико-химических свойств и физиологии опалины (*O. ranarum*) — простейшего из жгутиковых^{13, 14}, паразитирующего в прямой кишке лягушки (*R. temporaria*)¹⁵. Содержание этих работ заслу-

⁹ Кедровский Б. В. О реальности фибриллярных структур в живой нервной клетке. — Биол. журн., 1935, т. 4, № 5, с. 825—832.

¹⁰ Kedrowski B. Sur la réalité des structures fibrillaires dans la cellule nerveuse vivante. — Arch. anat. microsc., 1935, vol. 31, N 3, p. 451—458.

¹¹ Из личного архива Б. В. Кедровского.

¹² Кольцов Н. К. Организация клетки, с. 466—467.

¹³ Вопрос о систематическом положении опалинид является спорным, так как они соединяют в своем строении черты ресничных инфузорий и жгутиковых. См.: Corliss J. O. The opalinid Infusorians: Flagellates or Giliates? — J. Protozool., 1955, vol. 2, N 3, p. 107—114.

¹⁴ Райков И. Б. Кариология простейших. Л.: Наука, 1967. 259 с.

¹⁵ Kedrowski B. Die Stoffaufnahme bei *Opalina ranarum*: Mitt. 1. Methodik der Kultur in künstlichen Medien. — Protoplasma, 1931, Bd. 12, N. 3, S. 356—379; Mitt. 2. Wasseraufnahme und Wasserzustand im Protoplasma von *Opalina*. — Ibid., 1931, Bd. 14, N. 2,

живает более близкого рассмотрения по ряду причин. Они знакомят с кругом проблем экспериментальной цитологии, изучением которых занимались биологи 30-х годов. Тогда Кедровский был еще только начинающим молодым ученым, но уже проявил себя умелым экспериментатором. Существенным является то, что ряд полученных им результатов и его идей сохранили свое значение до настоящего времени. И наконец, отсюда берут начало его замечательные работы об анаболитах, приведшие к открытию роли РНК в синтезе белков¹⁶, а также работы о функции сегрегационных грапул клетки¹⁷, описанных значительно позже, уже в период электронно-микроскопической и биохимической цитологии как лизосомы.

Выполненное в конце 20-х—начале 30-х годов исследование опалины соединяет в себе черты экспериментальной цитологии с глубоким анализом биологической стороны рассматриваемых явлений. Б. В. Кедровский настойчиво подчеркивал, что без детального знания биологии объекта применение даже наиболее совершенных методов может привести к опаснейшим ошибкам. Характеризуя свой основной методологический подход, он указывал, что исследует «по возможности в длинной серии опытов одно и то же явление и освещает его с тысячи точек зрения»¹⁸. Значение этого исследования, его содержание и направленность хорошо характеризует А. Г. Гурвич, в то время профессор кафедры гистологии медицинского факультета Московского университета. В письме личного характера Б. В. Кедровскому он попутно касается и этой работы. «... Меня очень поразило, что Вы в Вашем письме даже не обмолвились о Вашей большой „опалинной“ работе. Неужели Вы к ней охладели или даже ее забросили? Это было бы просто непростительно. Вы уже дали в ней и можете еще больше дать в дальнейшем ряд важных данных о питании и обмене веществ

S. 192—255; Mitt. 3. Aufnahme und Speicherung von Farbstoffen. — Ztschr. Zellforsch., 1931, Bd. 12, H. 4, S. 600—665; Mitt. 4. Synthetische Fettspeicherung. — Ibid., 1931, Bd. 12, H. 4, S. 666—714; Mitt. 5. Der Segregationsapparat. — Ibid., 1931, Bd. 13, H. 1, S. 1—81.

¹⁶ Кедровский Б. В. О коллоидах развивающихся клеток (анаболитах). — Биол. журн., 1937, т. 6, № 5/6, с. 1137—1198.

¹⁷ Внутриклеточный сегрегационный аппарат. Рукопись, 1947.

¹⁸ Kedrowski B. Die Stoffaufnahme...: Mitt. 1, S. 357.

в клетке — вопросе, который так запутан и направлен на ложный путь односторонней морфocитологии. . .»¹⁹.

Монография об опалине носит название «Die Stoffaufnahme bei Opalina ranarum» («Поступление веществ у опалины»). Содержание ее значительно шире. Ее оригинальность заключалась в том, что исследовалось не только поступление веществ, но и дальнейшая их судьба в организме — распределение, накопление и выделение. В работе использовались методы, суммарные результаты которых позволяли судить о физиологии питания и обмена веществ у опалины и об участии в этих процессах внутриклеточных гранул. Широко применялась витальная окраска, которая позволяла судить о физико-химических свойствах гранул. Производилось микрохимическое определение в гранулах белков, жиров, углеводов. Для определения локализации введенных белков в теле опалин в их пищу добавляли белки в виде комплексных соединений с металлами (гемоглобин, висмутоза²⁰, протаргол²¹). Последние открывались затем микрохимическими реакциями на металлы или об их поступлении судили по вызываемой ими окраске эктосом.

Взрослые опалины достигают размеров порядка 300 мкм, имеют овоидальную уплощенную форму, покрыты пелликулой²², снабжены ресничками, расположенными правильными рядами по всей поверхности тела. Большим преимуществом опалин в качестве объекта исследования является возможность их культивирования на искусственной питательной среде, разработанной Б. В. Кедровским²³. На микроскопическом уровне у опалины различали гранулы поверхностного слоя и внутренней части протоплазмы (Борис Васильевич обозначал их соответственно эктосомы и эндосомы), водные вакуоли, жировые капли, большое количество ядер. Эктосомы можно видеть в живых опалинах. Они могут иметь вид зерен, глыбок, палочек, капель, хорошо прокрашиваются нейтральным красным. Эндосомы большей частью не видны у нормальных опалин, но становятся видными при всех нарушениях жизнедеятельности клетки. В некоторых колониях

¹⁹ Письмо от 15 октября 1930 г. из личного архива Б. В. Кедровского.

²⁰ Белковое соединение висмута.

²¹ Соединение серебра с альбумином.

²² Оболочка некоторых простейших.

²³ *Kedrowski B. Die Stoffaufnahme. . . Mitt. 1, S. 356.*

их можно видеть и в нормальных условиях жизни опалин. Чаще всего они имеют форму палочек, реже могут быть округлыми, могут энергично ветвиться, создавая впечатление сети. Эндосомы не окрашиваются нейтральным красным. Как было показано Б. В. Кедровским, они играют важную роль в осмотических явлениях.

В монографии об опалине впервые в цитологических исследованиях были получены данные о физиологической функции внутриклеточных гранул и цитоплазматических включений опалины — эктосом, эндосом, жировых капель. Эта работа интересна тем, что Борис Васильевич сумел на уровне морфологического эксперимента получить результаты, впоследствии подтвержденные специальными биохимическими и физическими методами.

При выяснении функций жировых капель, естественно, возникает вопрос об их роли в жировом обмене. Этому вопросу было посвящено специальное исследование Б. В. Кедровского «Синтетическое накопление жира»²⁴. Основным содержанием работы было изучение механизма синтеза жира. Конкретная задача состояла в исследовании участия белка в синтезе жира — вопроса актуального для того времени, но недостаточно ясного²⁵. Опыты проводились в двух вариантах — в естественных условиях существования опалин при кормлении лягушек компонентами для образования жира или липоидов и в экспериментальных условиях при добавлении этих веществ в культуры опалин. Существенным преимуществом второго варианта была возможность использовать известные вещества в качестве источников для образования жира и экспериментально изменять пути его синтеза. В опыте использовались опалины из весенних голодающих лягушек, у которых жир, присутствующий обычно в виде капелек, исчезал почти полностью. При его накоплении происходило как образование новых гранул, так и увеличение существовавших ранее. Для установления природы жировых капель использовались качественные микрохимические методы²⁶. Как достоверный оценивался только результат, подтвержденный тремя различными методами. Борис Васильевич отмечал недостатки

²⁴ *Kedrowski B.* Die Stoffaufnahme... Mitt. 4, S. 666.

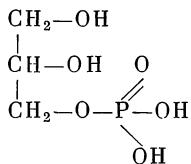
²⁵ *Абдергальден Э.* Учебник физиологической химии. М.; Л.: Биомедгиз, 1934, с. 88.

²⁶ *Ромейс Б.* Микроскопическая техника. М.: Изд-во иностр. лит., 1953. 718 с.

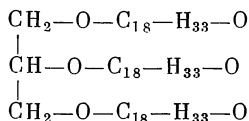
этих методов, но считал, что для выполнения поставленной им задачи как первой попытки исследования синтеза жира они себя оправдывают.

В естественных условиях жировые капли опалин содержат нейтральный жир: липоидный компонент, представляющий, по-видимому, смесь фосфатидов и других липоидов, и примесь свободных жирных кислот, в основном олеиновой. В экспериментальных условиях — как при кормлении лягушек пептоном и олеатом натрия, так и при добавлении этих веществ в культуры — опалины интенсивно синтезировали жир. В кишке лягушки они накапливали главным образом смесь фосфатидов, в культуре — преимущественно нейтральный жир. Чтобы точнее охарактеризовать липоиды опалины, Борис Васильевич подробно исследовал их синтез в культурах из определенных химических веществ. Исходя из того что в состав липоидов входит смесь фосфатидов и что фосфатиды в животном царстве представлены главным образом глицерофосфатидами, он предположил, что последние составляют также основную массу фосфатидов опалины. По химическому строению глицерофосфатиды представляют эфиры глицерина с жирными кислотами и фосфорной кислотой, к которой эфиробразно присоединен определенный аминоалкоголь. Их представителями являются лецитин и кефалин.

Принимая во внимание строение глицерофосфатидов, Кедровский использовал в качестве источников для их синтеза глицерофосфорную кислоту и олеат калия. Он предполагал, что в этих опытах глицерофосфорная кислота может быть использована только одним из двух возможных способов: 1) путем отщепления глицерина от радикала фосфорной кислоты из него и олеиновой кислоты может синтезироваться нейтральный жир триолеин; 2) путем этерификации свободных гидроксидов глицерина олеиновыми кислотами и присоединения определенного аминоалкоголя, например холина в случае лецитина, может образоваться определенный фосфатид. Радикал



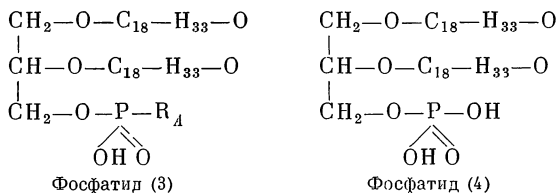
Глицерофосфорная кислота (1)



Триолеин (2)

амина (R_A) может возникнуть за счет содержащих азот резервных веществ протоплазмы.

Борис Васильевич отмечал далее, что поскольку реакция на фосфатида обусловлена присутствием жирных кислот, то ее будут давать также липоидные комплексы, не имеющие в своем составе аминокислоты, соединенного с фосфорной кислотой, такие, как в формуле (4).



Интересно отметить, что значительно позже (по-видимому, не ранее 60-х годов) это соединение было действительно обнаружено при изучении биосинтеза жирных веществ. По современной терминологии оно носит название фосфатидной кислоты и является важным промежуточным продуктом в процессе синтеза нейтральных жиров и фосфатидов^{27, 28}.

Микрохимический анализ жира, образованного в этих опытах, показал, что он дает реакции на фосфатида, т. е. должен соответствовать формулам (3) или (4). При этом синтезировался также и нейтральный жир, но в меньших количествах. Следовательно, при использовании как глицерофосфата, так и пептона с олеатом опалина образует нейтральный жир и фосфатид, но в различных процентных отношениях: в случае глицерофосфата — больше липоида, в случае пептона — больше триолеина. На основании результатов микрохимического анализа и форм накопления жира в естественных и экспериментальных условиях ученый пришел к заключению, что основная схема синтеза жира из белка и жирной кислоты должна служить также основной и в естественном анаболизме жира у опалины, т. е. белки могут быть предшественниками в биосинтезе жира. Методы, использованные в данной работе, не были количественными, потому Борис Васильевич отмечал, что большая часть его предпо-

²⁷ Штрауб Ф. Б. Биохимия. Будапешт: Изд-во Акад. наук Венгрии. 1963, с. 282.

²⁸ Ленинджер А. Биохимия. М.: Изд-во иностр. лит., 1974, с. 621.

ложений носит гипотетический характер и он защищает не абсолютную их правильность, а лишь логическую последовательность и вероятность. Необходимо отметить, однако, что полученные им результаты подтверждали правильность некоторых его основных предположений, например предположения о синтезе нейтральных жиров и фосфатидов из глицерофосфорной кислоты. Его логические построения о возможных путях синтеза фосфатидов из глицерофосфорной кислоты (в том числе и через фосфатидную кислоту) в известной мере совпадают с действительными путями их синтеза, выявленными в 50-х годах и позже на совершенно новом методическом уровне. Вероятно, не будет ошибкой сказать, что данная работа представляет одно из немногих биологических исследований, запланированных на основании теоретических расчетов и успешно выполненных.

Среди проблем экспериментальной цитологии периода 20—30-х годов наиболее важно по своему значению исследование поступления и состояния воды в протоплазме опалины («Wasseraufnahme und Wasserzustand in protoplasma bei Opalina») ²⁹. Актуальный и спорный вопрос о состоянии воды в протоплазме представлял интерес не только сам по себе, но был тесно связан с рядом других не менее кардинальных и также спорных вопросов, таких, как структурная субмикроскопическая организация протоплазмы, проницаемость клеток для воды. В плане коллоидно-химических представлений о строении протоплазмы было известно немного. Протоплазма рассматривалась как двухфазная коллоидная система, состоящая из непрерывной внешней дисперсионной среды и взвешенной в ней дисперсной фазы. Дискуссионным был вопрос о том, что является дисперсионной средой и что дисперсной фазой, другими словами, можно ли рассматривать протоплазму как раствор коллоидов в воде или воды в коллоидах ³⁰. В последнем случае вода должна была рассматриваться как связанная коллоидами (гидратационная вода и более тесно связанная), в первом — как «свободная» вода, обладающая свободной подвижностью молекул и способностью растворять и ионизировать поступающие вещества. От того или другого пред-

²⁹ *Kedrowski B.* Die Stoffaufnahme... Mitt. 2, S. 192.

³⁰ *Кизель А. Р.* Химия протоплазмы. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1940, с. 88.

ставления о строении протоплазмы зависела трактовка проблемы проницаемости клеток для воды. В случае признания ее дисперсионной средой протоплазмы можно было считать, что вода удерживается в клетке осмотическими силами и поступает в нее через полупроницаемые³¹ мембраны (как это утверждалось теорией М. Траубе). Напротив, если признавать дисперсионной средой коллоиды, то необходимо было принять, что вода поступает в клетку и удерживается в ней за счет набухания коллоидов (по теории М. Фишера). Вся вода в этом случае рассматривалась как связанная коллоидами.

В своей статье Борис Васильевич дал исчерпывающий литературный обзор о возможности существования свободной воды в коллоидных растворах и о присутствии свободной воды в протоплазме простейших. Он отмечал, что доказательство присутствия или отсутствия несвязанной воды в протоплазме представляет трудную задачу. Поэтому в своей работе он только предпринял попытку, «во-первых, искусственно увеличить содержание связанной воды в протоплазме и, во-вторых, ввести некоторое количество свободной воды, наблюдая в обоих случаях за движением воды, местом и формой ее локализации. Разница в морфологической картине (распределения воды) говорила бы о различных состояниях воды»³². Этот простой и остроумный подход к решению вопроса позволил ему получить четкий результат.

Опалины помещались в дистиллированную воду или в 0,1 М раствор КВг. В том и другом случае наблюдалось громадное увеличение объема животного за счет поступившей воды. При этом выявлялись существенные различия в ее поведении в клетке. В дистиллированной воде происходило некоторое набухание протоплазмы, но вся поступившая вода не могла быть связана ее коллоидами. Часть воды накапливалась в виде вакуолей в эктосомах, главным образом она поступала в эндосомы, которые из вытянутых становились округлыми и сильно увеличивались в объеме. В растворе же бромида калия, который обладает способностью повышать степень гидратации плазменных коллоидов, имело место их набухание, что

³¹ Полупроницаемые-проницаемые для воды, непроницаемые для солей.

³² *Кедровский Б. В.* Равновесие воды в протоплазме *Opalina gnapuntis*. — В кн.: Тр. 3-го съезда зоологов, анатомов и гистологов. Л., 1928, с. 221—222.

приводило также к большому увеличению объема тела животного. При этом, несмотря на громадное увеличение объема опалин, эндосомы не увеличивались в размерах и не изменяли форму. Вошедшая вода не вызывала повреждений клеточных структур. При ограниченной длительности опыта наблюдавшиеся изменения были полностью обратимы.

На основании своих наблюдений Кедровский приходит к заключению, что у опалин присутствует не только связанная, но и свободная вода. Поступление воды происходит как за счет коллоидно-химического, так и за счет осмотического механизма. Важная роль в накоплении воды принадлежит эндосомам и в известной мере — эктосомам.

Микроскопические наблюдения Бориса Васильевича о поступлении воды в протоплазму опалин позволили ему внести поправку в частный вопрос о состоянии воды в протоплазме этих животных. По мнению немецкого протистолога Ж. Шпека (J. Spek), одного из корифеев этой науки, вода у опалин находится в состоянии тончайшей эмульсии. Шпек пришел к этому заключению, основываясь на действии коагулирующих солей ($MgCl_2$, Na_2SO_4) на протоплазму опалин. Под их влиянием капли эмульсии укрупнялись, что приводило к образованию более грубой эмульсии. Борис Васильевич показал, однако, что каждая крупная капелька представляет собой округлившуюся эндосому. Это опровергало мысль об эмульсоидном состоянии воды в плазме опалины.

Заканчивая свое исследование о состоянии воды в протоплазме опалины, Борис Васильевич подробно остановился на обсуждении того, чем определяется движение и накопление воды в клетке в нормальных биологических условиях. Он особенно подчеркивал, что его опыты на опалине и все коллоидно-химические и осмотические опыты на различных объектах осуществлялись в таких условиях, которые никогда не встречаются у нормальных животных. Эти наблюдения проводились при патологически измененной жизнедеятельности. В норме же происходит такая явная и быстрая внутренняя регуляция осмотических явлений и коллоидного набухания, что поступление и отдача воды не могут оказывать существенного влияния на клеточные структуры. Он считал, что в нормальных условиях гораздо большее значение имеет изменение в связывании воды самой клеткой, обусловлен-

ное изменениями ее физиологического состояния. Изменение величины, формы клеток, вязкости протоплазмы и других ее свойств наблюдается, например, при дифференцировке и в различных фазах жизнедеятельности клеток. При этом количество воды, связанной коллоидами, зависит от степени гидрофиллии коллоидных частиц, степени дисперсности коллоидов и от количества связанных и свободных солей в протоплазме. Изменения этих коллоидных свойств вызываются внутриклеточными факторами, при этом на первый план выступают факторы набухания коллоидов.

К своей работе о состоянии воды в протоплазме Кедровский возвращался и в более поздних трудах — в статьях «Проблема единства строения и функции в протоплазме»³³, «Строение протоплазмы»³⁴. В книге «Белковая структура клеточного тела» он отмечал, что позднейшие исследования не изменили его выводов о том, что вода в протоплазме может находиться в двух различных состояниях — связанной коллоидами и свободной³⁵.

За прошедшие полвека после опубликования ранней работы Б. В. Кедровского (1931 г.), в которой изучалось состояние воды в протоплазме опалины, коренным образом изменились наши представления о строении протоплазмы и проницаемости клеток, но проблема связанной и свободной воды в протоплазме не потеряла своей актуальности и в настоящее время. Наличие связанной и свободной воды в живых объектах подтверждается современными физическими количественными методами³⁶.

Большая часть монографии посвящена витальным окраскам³⁷, специально гранулярному типу окрашивания³⁸. Здесь Борис Васильевич затрагивал интенсивно разрабатывавшиеся, но далеко еще не ясные проблемы гистологии 20-х годов. Сжато, но исчерпывающую характеристику состояния этой области биологии можно найти в статье одного из его современников, крупного ленин-

³³ Кедровский Б. В. Успехи соврем. биологии, 1935, т. 4, вып. 6, с. 486—511.

³⁴ Там же, 1945, т. 20, вып. 3, с. 277—306.

³⁵ Кедровский Б. В. Белковая структура клеточного тела. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1946, с. 174.

³⁶ Состояние и роль воды в биологических объектах/ Под ред. Л. П. Каюшина. М.: Наука, 1967. 155 с.

³⁷ Kedrowski B. Die Stoffaufnahme...: Mitt. 3, S. 600—665.

³⁸ Гранулярный тип окрашивания — тот случай, когда введенный краситель отмешивается в виде гранул и вакуолей.

градского гистолога Д. Н. Насонова³⁹. Он писал в 1930 г.: «Проблема витального окрашивания со времени Эрлиха выросла в целое учение. Количество исследований, посвященных этому вопросу, очень велико, однако до сих пор многие явления накопления красок являются спорными и неясными. Также остается спорным вопрос о природе окрашенных гранул... Вопрос о том, каким образом краски конденсируются в определенных пунктах, объясняется различными авторами по-разному. Возможно, что краска, вошедшая в клетку, окрашивает преформированные образования (гранулы, вакуоли, митохондрии) и там или конденсируется или адсорбируется, или соединяется химически. Не исключено, что краски конденсируются каким-то другим способом, независимо от предсуществующих включений. Во втором случае должно иметь место новообразование гранул красителя. За последнее время большинство исследователей принимает теорию Шулемана и Меллендорфа о разделении красителей на две группы по их поведению в клетке — основные и кислые. Первые окрашивают только преформированные включения, вторые вызывают новообразования... В исследованиях последнего времени содержится много данных против принципиального различия в поведении кислых и основных красителей».

Для цитологии того времени характерны были поиски физико-химического механизма витального окрашивания. К наиболее достоверным положениям Кедровский относил то, что в основе поступления краски в клетку лежит диффузия. При окрашивании клеточных структур существенное значение имеет адсорбция краски в результате взаимодействия противоположно заряженных частиц краски и субстрата. Кроме того, определенное влияние оказывает растворимость красителя в липоидах. На основании собственных наблюдений по окрашиванию опалин большим числом разных красителей и наблюдений других ученых Кедровский пришел к заключению, что в процессе окраски существенная роль принадлежит также пространственной структуре молекул краски. Он особо отметил группы азидов (нейтральный красный, нейтральный фиолетовый), тиазинов (метиленовый синий, толудиновый синий, азур 1 и 2) и оксазинов (нильский голубой, яркий крезильовый

³⁹ *Nassonov D. N. Über den Einfluss der Oxydationsprozesse auf die Verteilung von Vitalfarbstoffen in der Zelle. — Ztschr. Zellforsch., 1930, Bd. 11, H. 1, S. 179—217.*

синий), образующих гранулярные накопления в клетках животных, вакуолях растений и быстро и эффективно окрашивающих опалин. Эту мысль Борис Васильевич развивает и подтверждает экспериментально в своих дальнейших работах^{40, 41}. Существенно отметить, что его предположение нашло подтверждение в исследованиях 70-х годов при использовании в качестве красителей флюорохромов. Подробнее об этом будет сказано в разделе об анаболитах и криноме.

Б. В. Кедровскому удалось внести ясность в спорный в то время вопрос о влиянии активной реакции (рН) раствора краски на скорость окрашивания биологических объектов, именно на ускорение окраски основными красителями в щелочных растворах и кислыми в кислых. Предполагалось, что это происходит в результате проникновения в протоплазму OH^- или H^+ ионов и соответственного изменения заряда ее коллоидов. Борис Васильевич показал, однако, что активная реакция влияет только на степень диссоциации красителя. Используя основной краситель — цианин, окрашенный в недиссоциированном состоянии (при щелочных рН) и бесцветный в диссоциированном (в кислой среде), он установил, что при подщелачивании раствора увеличивается концентрация недиссоциированного основания красителя. Последнее же проникает в клетку несравненно быстрее, чем неокрашенные ионы красителя.

Наиболее интересен морфологический анализ витальной окраски, проведенный с целью выяснения роли микроструктур клетки в накоплении и выведении красителей⁴². Из протоплазматических структур и включений опалины — эндосом, эктосом и жировых капель — окрашиваются все, но только последние два образования обладают способностью к биологически важному гранулярному накоплению красителей. Внимание Б. В. Кедровского было сосредоточено на изучении роли эктосом в накоплении и выведении красителей. Из солевых растворов красителей в эктосомах опалин накапливаются только основные

⁴⁰ Кедровский Б. В., Свинкина А. А. Действие крепких растворов основных красок на тканевые культуры. — Докл. АН СССР, 1948, т. 60, № 1, с. 127—128.

⁴¹ Шолохов В. А., Кедровский Б. В. Исследование способности некоторых основных красок к реакции с анаболитами. — Докл. АН СССР, 1954, т. 99, № 6, с. 1095—1098.

⁴² Kedrowski B. Die Stoffaufnahme...: Mitt. 5, S. 1—81.

краски. Кислые — цианол, бензоблау, бензореинблау — поступают в цитоплазму, но не окрашивают эктосом. Однако их поведение коренным образом изменялось, если в питательной среде присутствовал белок или продукты его расщепления. В этом случае кислые краски накапливались почти исключительно в эктосомах. Ученый предположил, что этот процесс зависит от адсорбции краски на частицах белка или полипептида, с которыми краски и направляются в эктосомы. Для доказательства этого предположения он добавлял в культуру опалин комплексные соединения белков с металлами (последние окрашивали эктосомы и служили, таким образом, индикаторами поступления в них белков). Были использованы протаргол и висмутоза. Появлявшаяся окраска эктосом свидетельствовала о накоплении в них этих комплексных соединений. Дальнейшее культивирование таких опалин показало, что все накопленные вещества выделялись из клетки.

Б. В. Кедровский отмечал, что по свойствам накапливать чуждые для клетки вещества эктосомы опалины сходны с сегрегационным аппаратом позвоночных животных, поэтому он считал, что эктосомы можно рассматривать как сегрегационный аппарат опалины. Понятие «сегрегационный аппарат», или «сегрегационные гранулы», было введено в цитологическую литературу в начале XX в. Оно относилось к совокупности гранул и вакуолей, присутствующих в клетке и способных окрашиваться нейтральным красным и другими основными красками. Эти гранулы не представляют стабильных структур клетки, они непрерывно возникают и исчезают в связи с ее физиологической активностью. Данное им название подразумевало, что их роль заключается в отделении от цитоплазмы продуктов, не совместимых с ее структурой и жизнедеятельностью.

В дальнейшем исследовании витальной окраски эктосом⁴³ Борис Васильевич поставил своей целью выяснение их физиологической роли. Работа проводилась на опалинах в культуре. Было показано, что сегрегационный аппарат сильно варьирует и особенно зависит от условий питания. При избытке белка в пище он состоит из плотных гранул и вакуолей и интенсивно окрашивается нейтральным красным и некоторыми другими основными красителями. Напротив, в культурах на солевых растворах умень-

⁴³ Т. е. сегрегационного аппарата.

шаются размеры и число гранул, а также их способность окрашиваться нейтральным красным. При большом количестве белкового материала в культуральной среде его избыток накапливался в сегрегационном аппарате, что позволило выяснить химическую природу входящих в него белков. Используя доступные в то время гистологические и гистохимические методы, Кедровский получил достаточно полную и разностороннюю характеристику белков эктосом. Он обнаружил в них высокополимерные белки, полисахариды и их комплексные соединения. Борис Васильевич предположил в связи с этим, что сегрегационный аппарат опалины является не только органом накопления, но и органом переработки белков, так как в эндоплазме опалин содержатся только низкомолекулярные белки. В дальнейших опытах была выявлена защитная функция сегрегационного аппарата. Так, колларгол⁴⁴ в культурах на солевом растворе убивал опалин, в присутствии же сывороточных белков в культуре опалины выживали, а колларгол накапливался в сегрегационном аппарате и выделялся из клетки.

Эта работа Кедровского, посвященная биологической роли сегрегационного аппарата, послужила началом длительных, почти двадцатилетних исследований функции сегрегационного аппарата, результатом которых было открытие пищеварительной и защитной роли этой клеточной структуры.

Таким образом, при изучении поступления веществ у опалины впервые в цитологических исследованиях была выяснена роль внутриклеточных гранул — жировых капель, эндосом, эктосом. Полученные материалы вошли в докторскую диссертацию Б. В. Кедровского⁴⁵. Основной целью диссертации было стремление выявить механизмы, определяющие передвижение веществ в клетке. Краткое изложение ее содержания можно найти в статьях Б. В. Кедровского «О путях движения веществ в клетке»⁴⁶ и «Über die Verteilung der Stoffe in der Zelle, hauptsächlich in der tierischen Zelle»⁴⁷. На эти данные ссылался в своей

⁴⁴ Коллоидный раствор серебра.

⁴⁵ Докторская степень была присуждена Б. В. Кедровскому в 1935 г. после защиты диссертации по сумме опубликованных работ.

⁴⁶ Кедровский Б. В. — Успехи соврем. биологии, 1934, т. 3, вып. 4, с. 470—479.

⁴⁷ Kedrowski B. — Ztschr. Zellforsch., 1935, Bd. 22, H. 3, S. 411—433.

книге «Химия протоплазмы» профессор А. Р. Кизель, возглавлявший в то время кафедру биохимии растений в Московском университете⁴⁸.

Результаты, приведенные Борисом Васильевичем в монографии по опалине, и некоторые его предположения нашли подтверждение и получили дальнейшее развитие в более поздних работах других ученых на других объектах при использовании значительно более совершенной техники. Так, в 60-е годы была доказана справедливость его предположения (1931 г.) о том, что фосфатидная кислота может быть промежуточным продуктом жирового обмена. В 60-е годы точными количественными исследованиями было установлено наличие в животных тканях не только связанной, но и свободной воды. Исследования по витальной окраске получили развитие в последующих работах Кедровского, посвященных биологической роли сегрегационных гранул клетки. Дальнейшее выяснение физиологического механизма витальной окраски подготовило открытие роли нуклеиновых кислот в синтезе белка.

О работах Б. В. Кедровского по изучению сегрегационного аппарата клетки и аппарата Гольджи

В физиологическом отношении аппарат [сегрегационный] характеризуется как маленький орган для внутриклеточного пищеварения и, быть может, для более сложных превращений белков.

Б. В. Кедровский (1945)¹

Лизосомы играют роль пищеварительного тракта клетки.

К. де Дюв (1963)²

Исследование биологической роли сегрегационного аппарата опалины, начатое Б. В. Кедровским в 1931 г., продолжалось почти два десятилетия. Как уже отмечалось, его труды не были полностью опубликованы. Вместе с тем в свое время они сыграли большую роль в развитии представлений об этой клеточной структуре и сохранили

⁴⁸ Кизель А. Р. Химия протоплазмы, с. 75.

¹ Кедровский Б. В. Функция системы макрофагов в здоровом организме. — Успехи соврем. биологии, 1945, т. 20, вып. 1, с. 53.

² Duvé C. de. Lysosome. — Sci. Amer., 1963, vol. 208, N 5, p. 64.

значение до сегодняшнего дня. Изложение всей совокупности полученных Б. В. Кедровским результатов позволяет восстановить некоторые пробелы в истории развития представлений о сегрегационном аппарате, изучавшемся методами световой микроскопии. В основе этих исследований лежал большой фактический материал. Были изучены простейшие, мшанки, моллюски, насекомые, эритроциты лягушки, макрофаги и фибробласты высших позвоночных. У некоторых из этих объектов исследовался аппарат Гольджи. Итоги подведены в четырех больших обзорах: «Новые проблемы в изучении белкового обмена клетки»³. «Функция системы макрофагов в здоровом организме», «Внутриклеточный аппарат Гольджи»⁴, «Внутриклеточный сегрегационный аппарат и его роль в белковом обмене» (1947 г., рукопись). О значении этого цикла работ Б. В. Кедровского дает представление оценка их немецким гистологом Г. Ц. Гиршем. В своей книге об аппарате Гольджи⁵ он подробно изложил содержание этих работ и охарактеризовал их как «выдающиеся исследования сегрегационного аппарата»⁶. Он отметил также Б. В. Кедровского как одного из ведущих исследователей аппарата Гольджи среди таких ученых, как Х. Бимс, Р. Боуэн, Н. Г. Хлопин, Ж. Гаттенби, А. Гийермо, Ж. Гиршлер, Р. Людфорд, Д. Н. Насонов, М. Пара⁷.

Основное содержание исследований сегрегационного аппарата изложено в неопубликованной рукописи Б. В. Кедровского. В ней он дал определение понятию «сегрегационный аппарат»⁸, указал на его биологическую роль и подробно изложил историю вопроса. Как уже отмечалось, понятие «сегрегационный аппарат» относится к совокупности гранул и вакуолей, способных интенсивно окрашиваться нейтральным красным и другими основными красителями. Предполагалось, что их роль заключается в отделении от цитоплазмы продуктов, несовместимых с ее жизнедеятельностью. Период интенсивного ис-

³ *Kedrowski B.* Neue Probleme im Studium des Eiweisstoffwechsels der Zelle. — Arch. exp. Zellforsch., 1933, Bd. 14, H. 4, S. 533—553.

⁴ *Кедровский Б. В.* Внутриклеточный аппарат Гольджи. — Успехи соврем. биологии, 1947, т. 23, вып. 3, с. 375—404.

⁵ *Hirsch G. C.* Form und Stoffwechsel der Golgi Körper. — Proto-plasma Monogr., 1939, Bd. 18, S. 162.

⁶ *Ibid.*, S. 141.

⁷ *Ibid.*, S. VII.

⁸ Синонимы: сегрегационные гранулы, вакуолярная система, гранулы и вакуоли, окрашивающиеся нейтральным красным.

следования сегрегационного аппарата относится к 20—30-м годам XX в. Подобные исследования проводили крупные отечественные и зарубежные ученые, такие, как Н. Г. Хлопин, Д. Н. Насонов, А. В. Румянцев, Б. В. Кедровский, В. и М. Льюисы, А. Каррел, В. Меллендорф и др. Предметом изучения являлись способ возникновения гранул, их физико-химические свойства, вопрос об их однородности или гетерогенности и их физиологической роли. Наиболее распространенными были представления о том, что: 1) они служат для разрушения отработанных продуктов; 2) играют важную роль в клеточном питании; 3) отчасти возникают в патологических условиях при аутолизе. Кедровский показал в дальнейшем, что каждое из этих мнений в известной мере справедливо.

Сегрегационный аппарат изучали главным образом в тканевых культурах, преимущественно на фибробластах и макрофагах, и менее интенсивно — на эпителиальных, мышечных и нервных клетках. В животном организме сегрегационный аппарат присутствует во многих производных мезенхимы: в хряще, крови, клетках соединительной ткани. Во всех других тканях позвоночных преформированные гранулы, окрашивающиеся нейтральным красным, или отсутствуют полностью, или присутствуют в очень небольшом числе. Кедровский считал, что понятие о сегрегационном аппарате должно быть расширено, в него должны быть включены также гранулы и вакуоли, которые возникают в клетке при сегрегации так называемых анодных субстанций, т. е. веществ, частицы которых в водном растворе или во взвеси приобретают отрицательный заряд⁹. Он привел обзор литературы, показывающий, что индуцированные гранулы могут рассматриваться как идентичные преформированным гранулам по их размерам, распределению в клетке, по способности накапливать в одной и той же грануле как нейтральный красной, так и анодные вещества¹⁰⁻¹⁷. Наблюдение за по-

⁹ К ним относятся кислые краски и металлы в коллоидном растворе, коллоидные соединения железа — сахарат, ферритин, высокодисперсная тушь.

¹⁰ Румянцев А. В. Гранулярные отложения кислых и основных красок в протоплазме мезенхиматозных клеток. — Арх. анатомии гистологии и эмбриологии, 1935, т. 14, № 3, с. 321—336.

¹¹ Kedrowski B. Neue Probleme im Studium des Eiweißstoffwechsels der Zelle., S. 533—553.

¹² Kedrowski B. Speicherungsstudien an der Bindegewebszelle der weissen Maus: Mitt. 1. Speicherung von negativ geladenen

глощением анодных веществ показало, что часть гранул сегрегационного аппарата образуется за счет фагоцитоза и пиноцитоза¹⁸. Кедровским и Керингом было высказано предположение, что интенсивная окраска гранул нейтральным красным зависит от присутствия в них протеолитических ферментов^{19, 20}.

Сегрегационный аппарат, по мнению Б. В. Кедровского, «выполняет функцию накопления и, возможно, дальнейшего превращения определенных отрицательно заряженных субстанций, образованных в общем обмене» (1947 г., рукопись). Он считал, что понятие «сегрегационный аппарат» очень мало обращает на себя внимание и сильно недооценивается²¹. В рукописи о роли сегрегационного аппарата в белковом обмене он стремился показать, что аппарат представляет хотя и непостоянную, но вполне определенную клеточную структуру. С этой целью Борис Васильевич провел сопоставление собственных почти двадцатилетних наблюдений и наблюдений других ученых, полученных на различных объектах.

Рукопись начинается с описания макрофага, наиболее характерной структурой которого является сегрегационный аппарат, гранулы и вакуоли которого интенсивно поглощают нейтральный красный. Макрофаги в культуре живут, растут и размножаются на средах, содержащих

Fremdstoffen. Mitt. 2. Speicherung und Abbau des Hamoglobins. — Ztschr. Zellforsch., 1933, Bd. 17, H. 4, S. 547—586, 587—609.

¹³ *Kedrowski B.* Untersuchungen über die Kondensatoren für basische Farbstoffe: Mitt. 3. Die Rolle der Eiweissabbauprodukte bei der Bildung der Kondensatoren (Farbstoffgranula) und bei der Farbspeicherung. — Ibid., 1935, Bd. 22, H. 3, S. 399—410.

¹⁴ *Carrel A., Ebeling A.* The fundamental properties of fibroblasts and macrophage. 1. The fibroblast. — J. Exp. Med., 1926, vol. 44, p. 261—284.

¹⁵ *Carrel A., Ebeling A.* The fundamental properties... 2. Macrophage. — Ibid., p. 285—305.

¹⁶ *Müllendorf W.* Experimentelle Vakuole Bildung in Fibrocyten der Gewebekultur und deren Färbung durch Neutralrot. — Ztschr. Zellforsch., 1936, Bd. 23, S. 746—760.

¹⁷ *Weatherford H.* Golgi apparatus and vital staining of amphibien and reptilien liver. — Ibid., 1932, Bd. 15, H. 2, S. 343—373.

¹⁸ *Lewis W.* Pinocytosis. — Bull. John Hopkins Hospital, 1931, vol. 49, p. 17—26.

¹⁹ *Kedrowski B.* Über die Natur des Vakuoms. — Ztschr. Zellforsch., 1932, Bd. 15, H. 4, S. 731—760.

²⁰ *Koehring V.* Neutral red reaction. — J. Morphol. Physiol., 1930, vol. 49, p. 45—130.

²¹ *Кедровский Б. В.* Функция системы макрофагов..., с. 54.

белок как единственный источник питания^{14, 15, 22}. Сегрегационный аппарат резко реагирует на условия питания. В солевых растворах он развит слабо, в культурах на сыворотке или плазме крови представлен большим числом гранул и вакуолей. Все это позволяло предположить, что гранулы сегрегационного аппарата образуются под влиянием на цитоплазму проникших белков и что в них накапливаются и перерабатываются белки. Непосредственное поступление белков в сегрегационный аппарат было обнаружено Б. В. Кедровским в опытах по введению в культуры клеток белков, содержащих железо. Ферритин и гемоглобин накапливались в сегрегационном аппарате макрофагов белой мыши^{23, 24}, ферритин — также в сегрегационном аппарате фибробластов эмбриона цыпленка²⁵.

На основе физических и физиологических экспериментальных данных о связывании чуждых клетке веществ (например, кислых красок, лекарственных препаратов и др.) с белками крови Кедровский предположил, что вместе с белками они поступают в сегрегационный аппарат. Инеродные и ядовитые для организма продукты откладываются в сегрегационном аппарате в безвредной форме и постепенно перерабатываются. Это позволяет думать, что функция защиты возникает из функции внутриклеточного пищеварения. Эта идея была высказана И. И. Мечниковым в конце прошлого столетия^{26, 27} и настойчиво развивалась в его дальнейших работах. Кедровский подробно проанализировал концепцию И. И. Мечникова и отметил, что она блестяще подтвердилась новыми цитологическими данными о функции сегрегационного аппарата²⁸. Для того чтобы полнее раскрыть функцию сегрегационного аппарата, Борис Васильевич обратился к другим объектам. Прежде всего он изложил ре-

²² *Lewis W., Lewis M.* Behaviour of cells in tissue cultures. — In: General cytology. Chicago, 1924, p. 383.

²³ *Kedrowski B.* Speicherungsstudien. . . : Mitt. 1, S. 547.

²⁴ *Kedrowski B.* Speicherungsstudien. . . : Mitt. 2, S. 587.

²⁵ *Kedrowski B.* Eisenspeicherung in den embryonalen Fibrocyten aus einer Huhnchenherzkultur. — Arch. exp. Zellforsch., 1935, Bd. 17, H. 3, S. 318—324.

²⁶ *Мечников И. И.* Лекции по сравнительной патологии воспаления. СПб., 1892. 162 с.

²⁷ *Metchnikoff E. I.* L'immunité dans les maladies infectieuses. P., 1904, 600 p.

²⁸ *Кедровский Б. В.* Функция системы макрофагов. . . , с. 41.

зультаты своего раннего исследования опалины^{29, 30}, при изучении которой и возникла «теория о переработке белков внутри сегрегационного аппарата»³¹. Работа проводилась главным образом на опалинах в культуре. Так же как у макрофага, ее сегрегационный аппарат представлен гранулами и вакуолями, которые располагаются в периферическом слое цитоплазмы (эктосомы, по обозначению Б. В. Кедровского). Структура сегрегационного аппарата сильно варьирует и зависит от условий питания. При большом количестве белкового материала в культуральной среде его избыток накапливается в эктосомах, что позволило выяснить химическую природу входящих в них белков. Как уже отмечалось, в эктосомах были обнаружены высокополимерные белки, полисахариды и их комплексные соединения. В дальнейших опытах была выявлена защитная функция сегрегационного аппарата.

В поисках объекта, на котором пищеварительная функция сегрегационного аппарата могла бы быть выявлена более отчетливо, Кедровский остановился на клетках кишечного эпителия планарии *Polycelis nigra* — клетках, специальной функцией которых является переработка белков³². При кормлении планарий твердым или жидким кормом пища захватывается эпителиальными клетками кишечника путем фаго- или пиноцитоза. Клетки переполняются полужидкими или плотными шарами, которые затем медленно перевариваются. Физиологически шары соответствуют сегрегационным гранулам макрофага и опалины. Они интенсивно окрашиваются нейтральным красным, у голодающих планарий окраска ослабевает или исчезает. В этих же образованиях накапливаются гемоглобин и ферритин³³. В них поступают тушь и другие чуждые клетке коллоидные вещества, если они добавляются к корму.

Борис Васильевич отмечал полную функциональную аналогию между сегрегационным аппаратом опалины, кишечной клеткой планарии и макрофага. Во всех трех слу-

²⁹ *Kedrowski B.* Die Stoffaufnahme...: Mitt. 3, S. 600.

³⁰ *Kedrowski B.* Die Stoffaufnahme...: Mitt. 5. Der Segregationsapparat..., S. 1.

³¹ *Кедровский Б. В.* Функция системы макрофагов..., с. 54.

³² *Metschnikoff I. I.* Über die Verdauungsorgane einer Süßwasserturbellarien. — Zool. Anz., 1878, Bd. 1, S. 387—390.

³³ *Шолохов В. А.* Морфология белкового обмена в клетках планарий. — Изв. АН СССР. Сер. биол., 1948, № 6, с. 697—709.

чаях он состоит из гранул, вакуолей или глыбок, образованных белковыми продуктами. Функция сегрегационного аппарата состоит, по-видимому, в переваривании и дальнейшей переработке белков. Отсюда вытекает следующий вывод о том, что в гранулах, развивающих протеолитическую активность, должны содержаться протеолитические ферменты. По мнению Кедровского, об этом свидетельствует также сходство сегрегационных гранул к нейтральному красному³⁴.

Далее Борис Васильевич остановился на интересных данных о тесных взаимоотношениях между сегрегационным аппаратом и аппаратом Гольджи. Он приводит многочисленные литературные³⁵⁻³⁸ сведения 20—30-х годов о том, что при инъекции позвоночным животным различных анодных веществ «они накапливаются не только в различных частях макрофагов, но также в определенных эпителиальных тканях, главным образом в первичных извитых трубочках почек и паренхиме печени. Сегрегационные аппараты группируются во всех эпителиальных тканях, большей частью в ограниченной области, соответствующей локализации аппарата Гольджи»³⁵. Из отечественных ученых в этой связи отмечаются Д. Н. Насонов³⁶, А. В. Румянцев³⁷, Н. Г. Хлопин³⁸ и их ученики. Кедровский привел также результаты своих новых исследований опалины, отметив, что ее сегрегационный аппарат импрегнируется осмием и серебром, т. е. также локализуется в области аппарата Гольджи. Здесь следует отметить, что значительно позже электронно-микроскопическими исследованиями было установлено присутствие у опалины аппарата Гольджи в виде диктиосом, локализация которых соответствует расположению эктосом³⁹.

³⁴ *Kedrowski B.* Über die Natur des Vakuoms, S. 731.

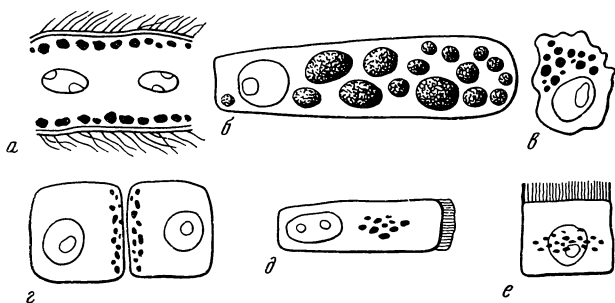
³⁵ *Кедровский В. В.* Внутриклеточный сегрегационный аппарат... Рукопись, 1947.

³⁶ *Nassonov D.* Die physiologische Bedeutung des Golgi Apparatus im Lichte der Vitalfarbungsmethode. — *Ztschr. Zellforsch.*, 1926, Bd. 3, H. 3, S. 472—502.

³⁷ *Румянцев А. В.* Гранулярные отложения кислых и основных красок в протоплазме мезенхиматозных клеток. — *Арх. анатомии, гистологии и эмбриологии*, 1935, т. 14, № 3, с. 321—326.

³⁸ *Chlopin N. G.* Ein Beitrag zur Morphologie und zum Mechanismus der Eisenspeicherung. — *Ztschr. Zellforsch.*, 1930, Bd. 11, H. 2, S. 316—332.

³⁹ *Noirot-Timothée C.* Recherches sur l'ultrastructure d'Opalina ranarum. — *Ann. sci. natur. Sér. 12*, 1959, vol. 1, p. 265—282.



Положение сегрегационных аппаратов в различных протопластах

a — у инфузории опалины (на поперечном разрезе); *б* — в кишечной клетке планарии; в клетках позвоночных: *в* — в макрофаге, *г* — в эпителии печени (вдоль желчных капилляров), *д* — в кишечном эпителии, *е* — в эпителии главного отдела канальцев почки (в трех последних тканях положение сегрегационного аппарата точно совпадает с положением аппарата Гольджи)

Кедровский рассмотрел данные об отношениях сегрегационного аппарата и аппарата Гольджи в разных тканях (см. рисунок). Он предполагал, что «там, где аппарат Гольджи и аппарат сегрегационный занимают внутри клетки одно и то же положение... функция аппарата Гольджи должна иметь непосредственное отношение к переработке питающих клетку белков» и что здесь «оба аппарата слиты в одну функциональную структуру»⁴⁰. Исходя из этих положений, можно было рассчитывать, что данные о функции и химическом составе сегрегационного аппарата опалины характеризуют также и аппарат Гольджи. Следует отметить, что данные (полученные Б. В. Кедровским в 1931 г.) о синтетической деятельности аппарата Гольджи и образовании в нем комплексных соединений белков с углеводами нашли подтверждение в современных исследованиях. В работах 60—70-х годов было доказано, что в аппарате Гольджи различных клеток осуществляются перестройка и конденсация белков, приводящие к образованию ферментов, секрета и других белковых соединений и что аппарат Гольджи принимает участие в биосинтезе сложных углеводов, полисахаридов и гликопротеидов⁴¹. Предположение Б. В. Кедровского о тесной функциональной связи сегрегационного

⁴⁰ Кедровский Б. В. Внутриклеточный аппарат Гольджи, с. 375—404.

⁴¹ Уэйли У. Аппарат Гольджи. М.: Мир, 1978. 247 с.

аппарата и аппарата Гольджи нашло подтверждение в современных представлениях о тесной связи между аппаратом Гольджи (Г), эндоплазматическим ретикулулом (ЭР) и лизосомами (Л) (область ГЭРЛ).

В заключение обзора работ Б. В. Кедровского по сегрегационному аппарату необходимо привести основные положения из его неопубликованной рукописи (1947 г.): «Настоящая статья представляет первую попытку дать общее описание внутриклеточного сегрегационного аппарата как представителя определенной, хотя и непостоянной, структуры. Он состоит из варьирующего числа временных элементов, гранул и вакуолей, которые окрашиваются в живой клетке нейтральным красным и другими основными красителями... Представлены данные о том, что в физиологических условиях непереваренные и частично переваренные белки сегрегируются, расщепляются и, возможно, превращаются в более сложные соединения в этом клеточном органе. Таким образом, сегрегационный аппарат может рассматриваться как внутриклеточная протеолитическая система. Питание клетки и разрушение отработанных продуктов представляют, по-видимому, тесно связанные функции клетки... У макрофагов позвоночных сегрегационный аппарат достигает наивысшей степени развития. В этой связи обсуждается роль макрофагов в промежуточном белковом обмене... В некоторых эпителиальных клетках сегрегационный аппарат образуется в зоне клетки, занятой аппаратом Гольджи. Здесь функция этой последней структуры, по-видимому, связана каким-то образом с переработкой белков...».

Статья Б. В. Кедровского «Внутриклеточный сегрегационный аппарат и его роль в белковом обмене» не только подводила итоги существовавших представлений об этой структуре, но и заключала собой определенный этап развития цитологии, а именно эру световой микроскопии. В это время зарождалась уже биохимическая и электронно-микроскопическая цитология. В середине 50-х годов внимание биохимиков, использовавших дифференциальное центрифугирование при изучении клеточных структур, привлекла фракция гранул, осаждавшихся в виде примеси с митохондриями и микросомами⁴²⁻⁴⁴. Из-

⁴² Хесин Р. Б. Включение меченых аминокислот в сывороточный альбумин клеток печени крыс. — Биохимия, 1954, т. 19, вып. 3, с. 304—312.

менение скоростей центрифугирования позволяло отделять гранулы от митохондрий как более легкую фракцию. Их характерным признаком было высокое содержание кислой фосфатазы и ряда других гидролитических ферментов, в связи с чем они получили название лизосом. В 1956 г. американским цитологом и цитохимиком А. Новиковым совместно с сотрудниками лаборатории К. де Дюва была произведена идентификация лизосом с помощью электронного микроскопа по реакции на кислую фосфатазу в клетках печени крысы⁴⁵. В дальнейшем было обнаружено широкое распространение лизосом в различных тканях животных, выяснены их структура, химические свойства, биологические функции и способ образования.

Как известно в настоящее время, лизосомы представляют собой вакуолеподобные образования, обладающие однослойной внешней мембраной и содержащие набор гидролитических ферментов, способных расщеплять важные в биологическом отношении соединения, в том числе белки, нуклеиновые кислоты, полисахариды⁴⁶. Лизосомы разделяют на две большие группы — первичные и вторичные лизосомы. Первичные лизосомы образуются в структурах аппарата Гольджи и прилегающих к нему участках эндоплазматического ретикулума, в области, получившей сокращенное название ГЭРЛ, что указывает на связь между аппаратом Гольджи, эндоплазматическим ретикулумом и лизосомами. Находящиеся в первичных лизосомах ферменты неактивны и активируются только после слияния с фагосомами или пиноцитозными вакуолями. В этих вторичных лизосомах происходит переваривание поглощенного материала^{47, 48}.

⁴³ Хесин Р. В. Обмен белков в различных структурных элементах цитоплазмы печени белых крыс. — Там же, вып. 4, с. 407—413.

⁴⁴ Duve C. de, Pressmann B. C., Giannetto R. et al. Intracellular distribution patterns of enzymes in rat-liver. — *Biochem. J.*, 1955, vol. 60, N 4, p. 604—617.

⁴⁵ Novikoff A. B., Beaufoy H., Duve C. de. Electron microscopy of lysosome rich fractions from rat liver. — *J. Biophys. and Biochem. Cytol.*, 1956, vol. 2, suppl., p. 179—184.

⁴⁶ Дюв К. де. Лизосомы — новый тип цитоплазматических частиц (1959). — В кн.: Структурные компоненты клетки. М.: Изд-во иностр. лит., 1962, с. 128—172.

⁴⁷ Покровский А. А., Тутельян В. А. Лизосомы. М.: Медицина, 1976. 382 с.

⁴⁸ Уэйли У. Аппарат Гольджи. 247 с.

Как в самом начале, так и в дальнейших исследованиях выявлялась полная аналогия лизосом с сегрегационными гранулами. Прежде всего это касалось их функций — пищеварительной и защитной, что было убедительно показано ранее Б. В. Кедровским для сегрегационного аппарата. Предположение о поглощении и переработке белка, доказанное для сегрегационных гранул в опытах с белковыми соединениями железа, серебра и других белковых соединений с металлами, нашло подтверждение в опытах с поглощением лизосомами (клеток печени) внутривенно введенных ферментов — пероксидазы хрена, кислой и щелочной фосфатазы⁴⁹. Обнаружение в лизосомах гидролитических ферментов, способных расщеплять белки и другие соединения, подтвердило настойчивые утверждения Б. В. Кедровского о содержании в гранулах сегрегационного аппарата протеолитических ферментов. Любопытно отметить, что его опыт на кишечной клетке планарии *Polycelis nigra* был повторен на родственных объектах *Dugesia dorotocephala* и *D. tigrina* через тринадцать лет⁵⁰ и описанные им в этих клетках сегрегационные гранулы были идентифицированы как лизосомы. Об идентичности гранул сегрегационного аппарата и лизосом свидетельствует также локализация этих частиц. Так, отмечавшееся Б. В. Кедровским⁵¹ расположение сегрегационного аппарата в клетках печени вблизи желчных капилляров (см. рисунок) совпадает с расположением телец, содержащих кислую фосфатазу, т. е. лизосом⁵². Электронно-микроскопическими исследованиями локализации лизосом было подтверждено и получило объяснение отмечавшееся ранее Б. В. Кедровским и другими учеными расположение сегрегационного аппарата в зоне аппарата Гольджи.

Как и сегрегационные гранулы, лизосомы обладают способностью интенсивно накапливать нейтральный красный и другие витальные красители. Это было показано

⁴⁹ *Strauss W.* Segregation of intravenously injected protein by «drop-lets» of the cells of rat kidney. — *J. Biophys. and Biochem. Cytol.*, 1957, vol. 3, p. 1037—1040.

⁵⁰ *Rosenbaum R., Rolon C. I.* Intracellular digestion and hydrolytic enzymes in phagocytoses of planaires. — *Biol. Bull.*, 1960, vol. 118, p. 315—323.

⁵¹ *Кедровский Б. В.* Внутриклеточный аппарат Гольджи, с. 375—404.

⁵² *Holt S. J.* A new approach to the cytochemical localization of enzymes. — *Proc. Roy. Soc. London B*, 1954, vol. 142, p. 160—163.

различными исследователями для клеток печени и на культурах нервных клеток. Размеры лизосом варьируют в широких пределах — от 0,1 до 5 мкм. Таким образом, они могут наблюдаться в световом микроскопе, на что указывали основатели учения о лизосомах К. де Дюв и А. Новиков.

В литературе о лизосомах сложилось прочное убеждение, что в период применения только методов световой микроскопии функция наблюдавшихся гранул оставалась неясной. Так, К. де Дюв отмечал: «Хотя лизосомы нередко лежат в пределах разрешающей способности световой микроскопии и всегда электронной, тем не менее открыли их не с помощью оптических методов. Исследователи вне всякого сомнения наблюдали лизосомы под микроскопом, но, пока не был произведен их химический анализ, природа и функция лизосом оставались неясными»⁵³. Об этом же пишут в 1976 г. А. А. Покровский и В. А. Тутельян в книге «Лизосомы»⁵⁴. Говоря о размерах лизосом, они отмечают, что последние «неоднократно наблюдались методом световой микроскопии, но никто не смог доказать их структурной и функциональной обособленности»⁵⁴. Однако, как можно видеть из всего изложенного выше, Б. В. Кедровскому удалось убедительно показать, что совокупность внутриклеточных гранул, получивших название сегрегационного аппарата, представляет собой определенную структуру с вполне определенной, протеолитической, функцией. С большим сожалением приходится отметить, что статья Б. В. Кедровского «Внутриклеточный сегрегационный аппарат и его роль в белковом обмене» не появилась в печати в свое время, как раз накануне новых интенсивных исследований этой структуры на более совершенном методическом уровне. Сопоставление результатов, полученных Б. В. Кедровским по изучению сегрегационного аппарата, с более поздними данными по лизосомам особенно отчетливо отражает значение его вклада в развитие цитологии. Вызывает восхищение интуиция ученого, обладавшего способностью путем широкого охвата темы и всестороннего анализа результатов, выходить в своих выводах за пределы разрешающей способности доступных методов исследования.

Открытие лизосом совпало с последними годами науч-

⁵³ *Duve C. de. Lysosome. — Sci. Amer., 1963, vol. 208, p. 64—72.*

⁵⁴ *Покровский А. А., Тутельян В. А. Лизосомы, с. 6.*

ной деятельности Б. В. Кедровского. Он застал только начальный период их изучения — выяснение морфологии и химического состава. Все эти данные подробно изложены в его книге «Цитология белковых синтезов в животной клетке» (1959 г.). Однако в это время еще не было достаточно определенных сведений о физиологической функции лизосом, отсутствовала главная характеристика, которая позволила бы сопоставлять их с гранулами сегрегационного аппарата. Такое сопоставление Кедровский провел только на основании локализации лизосом. Он предполагал, что гранулы, которые располагаются вблизи желчных капилляров в клетках печени, являются сегрегационными гранулами.

Работы Б. В. Кедровского по витальным окраскам и открытие анаболитов

Б. В. Кедровский необыкновенно проникательно оценил значение сделанных им наблюдений для понимания ряда явлений развития, в то время еще не подозревая, что он наблюдает и анализирует деятельность рибонуклеиновой кислоты как передатчика генетической информации в процессах ДНК зависимого синтеза белков.

Эти работы, несомненно, лежали на магистральном направлении расшифровки самых глубинных причинных механизмов развития, но они опередили свое время.

*Б. Л. Астауров*¹

От исследований витальной окраски опалин ведут начало и замечательные работы Б. В. Кедровского об «анаболитах», одними из первых появившиеся у истоков молекулярной биологии². Это статьи 1934 и 1937 гг.: «Новые данные по морфологии белкового обмена веществ клетки»³ и «О коллоидах развивающихся клеток (анаболитах)»⁴.

¹ Астауров Б. Л. Проблемы индивидуального развития. — Журн. общ. биологии, 1968, т. 29, № 2, с. 145.

² Хесин Р. Б. Борис Васильевич Кедровский. — Молекуляр. биология, 1971, т. 5, вып. 2, с. 342—343.

³ Кедровский Б. В. — Докл. АН СССР, 1934, т. 2, № 5, с. 312—316.

⁴ Кедровский Б. В. — Биол. журн., 1937, т. 6, № 5/6, с. 1137—1198.

О КОЛЛОИДАХ РАЗВИВАЮЩИХСЯ КЛЕТОК (АНАБОЛИТАХ)

Б. В. КЕДРОВСКИЙ

THE COLLOIDS OF DEVELOPING CELLS (ANABOLITES)

By
B. W. KEDROWSKI

БИОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, т. VI, № 5-6, стр. 1137-1158
BIOLOGICHESKIY ZHURNAL (JOURNAL OF BIOLOGY),
vol. VI, No. 5-6, pp. 1137-1158, 1 Plate

BIOMEDGIZ • 1937 • MOSCOW

Обложка и титульный лист статьи Б. В. Кедровского
«О коллоидах развивающихся клеток (анаболитах)» (1937 г.)

О КОЛЛОИДАХ РАЗВИВАЮЩИХСЯ КЛЕТОК (АНАБОЛИТАХ)

Б. В. Кедровский

Из Института экспериментальной биологии (директор — акад. Н. К. Кольцов), Москва

(Получена редакцией 25.III.1937 г.)

С о д е р ж а н и е

Стр.

<i>Введение.</i> Прижизненная окраска основными красками и ее отношение к обмену веществ.	
1. Физиологический эквивалент витальной окраски. 2. Разные формы витальной окраски. 3. Окрашивание преформированных аппаратов. 4. Образование новых гранул при действии краски на цитоплазму. 5. Накопление в клетках, лишенных окрашивающихся включений. 6. Задачи исследования	1138
<i>Методическая часть</i>	
1. Гистологическая техника. 2. Методика витального окрашивания.	1140
<i>Экспериментальная часть</i>	
I. Общий ход изменений кислых (базофильных) коллоидов протоплазмы при развитии личинки лягушки.	1142
A. Органы и клетки в два первые периода развития.	
1. Головастики в контроле. 2. Морфология витальной окраски.	
B. Головастики в третьем («криномном») периоде развития.	
II. Особенности криномной реакции в отдельных тканях.	1150
III. Общие выводы о распределении кислых (базофильных) веществ и кринома в органах и тканях головастика и о их реакции с витальной краской.	1165
<i>Теоретическая часть</i>	
I. Сущность витальной (криномной) реакции.	1169
II. Свойства и реакции кислых коллоидов протоплазмы.	
1. О возможности сравнивать между собой базофильные вещества из разных органов. 2. Источник образования кислых коллоидов. 3. Механизм накопления. 4. О вредном влиянии краски на органы и о повреждении клеток. 5. Криномная реакция и интенсивность обмена.	1170
III. О значении кислых коллоидов в развитии и функции клеток.	
1. Необходимы ли кислые коллоиды для жизни всякой клетки? 2. Роль их в развитии. 3. Значение для клеточных функций.	1173
IV. Общее заключение.	1178
<i>Дополнение.</i> Исследование химической природы анаболитов.	1179
A. Общественность (действие фиксаторов).	
B. Гистохимический анализ.	
1. Обнаружение белков. 2. Обнаружение липоидов. 3. Исследование кислой природы анаболитов. 4. Общая характеристика анаболитов как химических веществ. Основные выводы.	1190

Их первоначальной задачей было изучение физиологического механизма витальной окраски. Однако логическое развитие хода исследований привело к изменению исходной задачи, поэтому центральным оказался вопрос о механизме синтеза белков в клетке. Но, несмотря на такой непрямой путь в изучении последнего вопроса, Борис Васильевич сумел найти его правильное решение, связав белковые синтезы клетки с РНК.

Новизна результатов и их трактовки привели к тому, что только немногие специалисты, близко стоявшие к изучению затронутых проблем, могли по достоинству оценить эти работы. Для большинства они прошли незамеченными и в дальнейшем были забыты, чему способствовал целый ряд обстоятельств. Прежде всего следует отметить, что последующие работы Б. В. Кедровского дошли до читателей не полностью. Статья «Особенности коллоидного состава молодых клеток» (1940 г.)⁵, опубликованная в русском журнале, была недоступна иностранцам. Большая итоговая статья «Об особенностях коллоидного строения эмбриональных клеток»⁶, отправленная в немецкий журнал, была опубликована в 1941 г. и в условиях военного времени не дошла до советских читателей. Сохранилась лишь корректура этой статьи в архиве Бориса Васильевича, помеченная 13 июня 1941 г. О ее содержании русские читатели узнали только в 1944 г. из книги Ж. Браше «Химическая эмбриология»⁷. К этому времени исследования западных ученых значительно продвинулись вперед. В связи с этим в книге, посвященной памяти Б. В. Кедровского, необходимо восстановить хронологический ход событий в изучении этой проблемы.

Начиная с середины 30-х годов центр внимания Бориса Васильевича перемещается от изучения физико-химической стороны витальной окраски к выяснению ее физиологического механизма, т. е. к выявлению тех процессов в жизнедеятельности клетки, которые ведут к накоплению чужеродных веществ в виде системы гранул. Единственным путем для решения этой проблемы было, по его мнению, изучение тех соединений, которые связывают краски.

⁵ Кедровский Б. В. Успехи соврем. биологии, 1940, т. 12, вып. 3, с. 468—487.

⁶ Kedrowski B. Über die Eigentümlichkeiten im kolloiden Bau der Embryonalzellen. — Ztschr. Zellforsch. A, 1941, Bd. 31, H. 3, S. 435—460.

⁷ Brachet J. Embryologie chimique. Paris; Liege, 1944. 509 p.

Стимулом к такого рода исследованиям послужили работы Н. Г. Хлопина 1923—1927 гг.,⁸ в которых было показано, что гранулы, накапливающие витальные красители, сохраняются на фиксированных препаратах. Это открывало возможность отделения от основного вещества цитоплазмы соединений, обуславливающих одну из форм прижизненной окраски, и их гистологического изучения. Н. Г. Хлопин предполагал, что мощные осадки краски при витальном окрашивании могут образовываться в результате своего рода «секреции» цитоплазмой веществ, связывающих краску. Для системы гранул он предложил название «крином» от греческого «кринео» — секретирую.

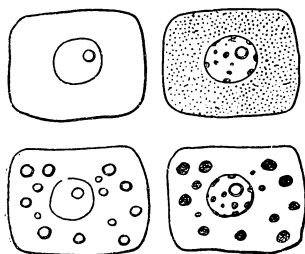
Для решения поставленной задачи Кедровский принял колоссальную работу по гистологическому исследованию окраски нейтральным красным развивающихся личинок лягушки.

Он нашел, что веществом, связывающим краску, является базофильная субстанция клетки. Дальнейшие тщательные исследования позволили ему установить чрезвычайно важную биологическую роль этой субстанции, ее значение для роста, дифференцировки и клеточных синтезов.

Опыты проводились на личинках лягушки. В качестве красителя использовался нейтральный красный в очень большом разведении (1 : 2 000 000). Концентрация краски поддерживалась постоянной. В такой раствор помещалась икра лягушки, и в нем происходило все дальнейшее развитие личинок. Вылупившиеся головастики становились красными, но при этом они активно двигались и заглатывали пищу, однако постепенно, на 16—20-й день, останавливались их рост и развитие, а на 28—30-й день они погибали. Гистологическое исследование препаратов, полученных из эмбрионов и разных органов головастиков, показало, что в процессе окраски во всех тканях головастиков происходит интенсивное накопление гранул кринома. В результате гистологических процедур из гранул уходила краска, но сами они сохранялись. Окрашивание препаратов основными красителями позволило установить, что образование гранул происходит за счет базофильной субстанции клетки, так как они окрашивались

⁸ *Chlopin N. G. Experimentelle Untersuchungen über die sekretorische Prozesse im Zytoplasma.* — Arch. exp. Zellforsch., 1927, Bd. 4, S. 462—599.

Схема отделения базофильных (кислых) коллоидов при витальном окрашивании клетки



Верхний ряд — клетки контрольных животных; нижний — клетки опытных животных; слева — клетки при жизни; справа — на фиксированном и окрашенном препарате. В тканях контрольных животных клетки окрашиваются диффузно, в тон основной краски, обнаруживая свою базофилию. У опытных животных при длительном прижизненном окрашивании кислые коллоиды «извлекаются» из цитоплазмы основной краской, образуя в соединении с ней гранулы кринома (черные точки на нижнем правом рисунке).

теми же основными красками, что и цитоплазма, и по мере их (гранул) накопления уменьшалась и затем полностью исчезала базофилия клеток. Происходило полное извлечение базофильной субстанции из цитоплазмы (см. рисунок). Сопоставление гистологических данных с биологическими наблюдениями о развитии личинок позволило сделать вывод, что остановка роста, дифференцировки и гибель животных происходили в результате блокирования базофильной субстанции за счет связывания ее с краской.

Этот вывод подтверждался также дальнейшими наблюдениями за изменением базофилии клеток на протяжении всего периода нормального развития личинок лягушки. Оказалось, что в начале эмбриогенеза базофильная субстанция отсутствует в клетках. Она появляется незадолго до вылупления головастиков и сильно возрастает после редукции жабер. По мере роста и дифференцировки головастиков базофилия клеток падает и исчезает почти полностью. Это позволило предположить, что базофильные вещества играют важную роль в развитии (в конструктивном метаболизме, по выражению Б. В. Кедровского).

Сопоставляя эти данные с тем фактом, что выключение базофильной субстанции из обмена веществ в результате связывания с нейтральным красным приводило к замедлению роста всех тканей. Б. В. Кедровский пришел к заключению, что базофильные вещества играют роль в анаболической (синтетической) функции протоплазмы и дал им название «анаболиты». Поскольку эти вещества обладали сродством к основным краскам, они были названы кислыми коллоидами (на основании обще-

принятого взгляда на прижизненную окраску как на взаимное осаждение противоположно заряженных коллоидных тел).

При окраске тканей нейтральным красным кислые коллоиды можно было полностью извлечь из цитоплазмы и обособить в гранулах, поэтому представлялась возможность выяснить их химическую природу. Гистохимический и отчасти химический анализ анаболитов показал, что они не являются чистыми белками или липоидами, или гликопротеидами. Борис Васильевич предположил, что они представляют сложные продукты протоплазмы и потому в них не выявляются свойства отдельных составляющих компонентов. Далее было выяснено, что анаболиты обладают сильно выраженной кислой природой (изоэлектрическая точка порядка 1,0—2,0), содержат фосфор, легко растворяются в слабых щелочах. Приводимое здесь очень краткое содержание статьи об анаболитах показывает, какая большая работа была проделана Кедровским за трехлетний период (1934—1937 гг.). Результаты этой работы позволили прийти к следующим выводам: «В громадном большинстве клеток личинок лягушки содержатся тела кислой природы, которые обуславливают собою наиболее распространенный тип плазменной базофилии... Кислые свойства зависят, по-видимому, от присутствия в их составе фосфорной кислоты... В эмбриональных клетках их больше, чем в зрелых... При дифференцировке некоторых специальных клеточных форм они могут исчезать до следов. Многие данные указывают более точно на роль кислых коллоидов в клеточном росте и дифференцировке. Для химии и физиологии клетки это исследование дает первое, достаточно полное указание на существование сложных коллоидных тел кислого характера, играющих роль преимущественно в росте и дифференцировке» (выделено мною. — Т. II.)⁹.

Результаты, полученные Б. В. Кедровским, позволили ему выйти далеко за пределы первоначально поставленной задачи — выяснения физиологического механизма витальной окраски — и сделать выводы, имеющие общебиологическое значение. Впервые было выяснено значение базофилии клетки, впервые в цитоплазме были обнаружены вещества, необходимые для синтетических процессов клетки.

⁹ Кедровский Б. В. О коллоидах развивающихся клеток, с. 1190.

В архиве Б. В. Кедровского сохранились некоторые из наиболее интересных отзывов современников на работу по анаболитам. Так, Н. Г. Хлопин (3 мая 1938 г.) писал: «... оттиск Вашей работы по анаболитам я прочитал с живейшим интересом. Мне, в частности, представляется очень интересным и многообещающим Ваш подход к проблеме клеточной базофилии, которая в равной степени важна и для цитолога, и для гистолога в связи с вопросом о камбиальности тканей».

Восторженный отзыв был получен (21 апреля 1938 г.) от известного советского цитохимика А. Л. Шабадаша: «... немногие работы доставляют такую научную ценность, как Ваша. От всего сердца радуюсь и дружески поздравляю Вас, ибо Вы создали труд чеканной формы и высокого мыслительного мастерства ... Очень хочу встретиться с Вами и рассказать Вам об удивительных данных, которые дает изучение углеводного состава клеток и тканей. Изучая различные стороны клеточного метаболизма, мы с Вами едва ли не самые последовательные адепты подлинного синтеза морфологии и биохимии...».

Из письма бельгийского эмбриолога Ж. Браше (от 10 июля 1939 г.) можно видеть, что научные интересы Ж. Браше и Б. В. Кедровского были очень близки: «Горячо благодарю Вас за любезное письмо и интересные работы. Той же почтой высылаю Вам оттиски, которыми располагаю. Считаю очень вероятным, что анаболиты, которые Вы исследовали, очень близки или идентичны сульфгидрильным белкам, которые изучаю я ... В настоящее время я пишу о своих наблюдениях в более полной работе, которая появится в Arch. de Biologie: я имел возможность изучить амфибий, рыб, эмбрионов цыплят. Вещества, которые я изучал, к сожалению, можно наблюдать только на фиксированном материале, следовательно, нельзя утверждать, в каком виде они присутствуют *in vivo*».

В дальнейших работах Б. В. Кедровского изучались два кардинальных вопроса — о химической природе и широте распространения анаболитов, т. е. о том, представляет ли базофилия молодых клеток общее биологическое явление. С этой целью им были проведены исследования дифференцировки эритроцитов и лейкоцитов в кроветворной ткани костного мозга кролика¹⁰. И здесь была обна-

¹⁰ Кедровский Б. В. Особенности коллоидного состава молодых клеток. — Успехи соврем. биологии, 1940, т. 12, вып. 3, с. 478.

ружена та же закономерность — богатство молодых клеток базофильной субстанцией и образование за ее счет гранул при витальной окраске нейтральным красным. Это подтвердилось на многих других объектах животного и растительного происхождения.

В своей работе Кедровский уточнил данные о химической природе базофильной субстанции ретикулоцитов, охарактеризовав ее как РНК. Ссылаясь на статью О. Варбурга (1914 г.)¹¹, он писал: «О природе базофильной субстанции молодых эритроцитов имеются более точные данные: в их составе посредством прямого химического анализа открыты липоиды и соединения нуклеиновой кислоты»¹⁰. Из его следующей статьи (1941 г.)¹² мы узнаем, что тогда же, в 1940 г., он предположил, что и в других клетках базофилия обусловлена присутствием РНК. Совсем недавно, на заседании памяти Б. В. Кедровского в январе 1976 г., стало известно (от Г. П. Георгиева со слов Бориса Васильевича), что против такого предположения категорически возражали ученые Института экспериментальной биологии, в котором он работал.

Идея о предполагаемой роли РНК в белковых синтезах была настолько нова в то время, что представлялась более приемлемой формулировка «кислые субстанции». Окончательные итоги исследований анаболитов Б. В. Кедровский подвел в статье «Об особенностях строения коллоидов эмбриональных клеток»¹³, напечатанной в немецком журнале и, как уже отмечалось, оставшейся неизвестной советским читателям. Здесь на основании дополнительных исследований химической природы анаболитов он охарактеризовал их как комплексные соединения с РНК.

Прежде всего необходимо остановиться на представлениях того времени о роли нуклеиновых кислот. Это поможет понять, почему установление химической природы анаболитов оказалось такой нелегкой задачей. Казалось бы, об их нуклеопротеидной природе можно было предполагать уже в 1937 г., когда были получены первые данные о химическом составе базофильной субстанции. Но в то время сведения о нуклеиновых кислотах были очень скудными. Вопрос об их участии в клеточном мета-

¹¹ *Warburg O.* Beitrag zur Physiologie der Zelle. — *Ergebn. Physiol.*, 1914, Bd. 14, S. 253.

¹² *Kedrowski B.* Über die Eigentümlichkeiten im kolloiden Bau der Embryonalzellen. — *Ztschr. Zellforsch.*, A, 1941, Bd. 31, H. 3, S. 447.

¹³ *Ibid.*

близиме не ставился и не мог быть поставлен. Даже о локализации их в клетке не было достаточно определенных данных, не было никаких указаний на присутствие РНК в цитоплазме. Признанный авторитет в определении роли РНК в белковых синтезах, Ж. Браше (исследовавший тогда сульфгидрильные белки эмбрионов амфибий и предполагавший их идентичность с анаболитами) также не высказывал предположений об их нуклеопротеидной природе ни в работе 1938 г., ни в письме Б. В. Кедровскому в 1939 г. Такое сообщение появилось в печати лишь в 1940 г.¹⁴ За короткий период — от середины до конца 30-х годов — произошли кардинальные события, позволившие говорить о присутствии в цитоплазме РНК и ее участии в синтезе клеточных белков.

ДНК, которая в то время называлась тимонуклеиновой кислотой, и РНК, обозначавшаяся как пентозонуклеиновая, или дрожжевая, нуклеиновая кислота, были обнаружены во второй половине XIX в. (ДНК — в 1869 г. Ф. Мишером, РНК — в 1879 г. А. Косселем). В течение длительного времени (до конца 30-х годов) единственным представителем пентозонуклеиновых кислот была дрожжевая нуклеиновая кислота. Выделенная вскоре из проростков пшеницы «пшеничная» нуклеиновая кислота оказалась идентичной ей. Пентозонуклеиновые кислоты были известны только для растительных объектов. Распределение их между ядром и цитоплазмой было далеко не ясным. Существовало представление о том, что тимонуклеиновая кислота свойственна животным тканям, а пентозонуклеиновая — растительным.

Вопрос о присутствии ДНК в растительных объектах впервые был выяснен в работах профессора кафедры биохимии растений МГУ А. Р. Кизеля и доцента (в то время) А. Н. Белозерского в период 20—30-х годов. Во многих растениях был обнаружен тимин — пиримидиновое основание, характерное для ДНК¹⁵⁻²¹.

¹⁴ *Brachet J.* La localisation des acides pentosenucléiques pendant le développement des amphibiens. — *C. r. Soc. biol.*, 1940, vol. 133, p. 90.

¹⁵ *Кизель А.* Исследования над составом плазмодиев миксомицетов в связи с вопросом о составе протоплазмы. — *Рус. арх. протистологии*, 1927, т. 7, с. 179.

¹⁶ *Kiesel A., Schipitzina G.* Untersuchungen über Fortpflanzungszellen. IV. Beitrag zur Kenntnis der Bestandteile der Sporen von *Aspidium filix mas.* — *Hoppe-Seyler's Ztschr. Physiol. Chem.*, 1934, Bd. 229, S. 159.

Как известно, в настоящее время это направление исследований получило блестящее развитие в дальнейших работах А. Н. Белозерского по нуклеиновым кислотам и легло в основу современных представлений молекулярной биологии²²⁻²³.

В 1937 г. ДНК была определена Р. Фельгеном с сотрудниками в изолированных ядрах зародышей ржи²⁴. Профессор А. Р. Кизель рассматривал это исследование как завершение работ по обнаружению ДНК в растительных объектах²⁵.

Внимание к цитоплазматической РНК было привлечено рядом исследований, появившихся в печати после опубликования статьи Б. В. Кедровского (1937 г.). В 1938 г. М. Беренсом²⁶ была впервые обнаружена РНК в безъядерной цитоплазме растительных клеток (ядра удалялись центрифугированием). Интересно отметить оценку этого события А. Р. Кизелем, в лаборатории которого и начинались исследования растительных нуклеиновых кислот. Он писал: «В этой работе удалось разрешить, правда только для одного объекта, давно назревший вопрос о локализации двух важнейших нуклеиновых кислот в клетке... Этим прямым доказательством должна

¹⁷ *Kiesel A., Belozersky A. Untersuchungen über Protoplasma. V. Über die Nukleinsäure und Nukleoproteide der Erbsenkeime.* — *Ibid.*, 1934, Bd. 229, S. 160.

¹⁸ *Белозерский А. Н.* О нуклеиновом комплексе ростков семян гороха. Учен. зап. МГУ, 1935, вып. 4, с. 209.

¹⁹ *Белозерский А. Н.* О нуклеопротеидах и нуклеиновых кислотах ростков семян сои. — *Биохимия*, 1936, т. 1, вып. 2, с. 255.

²⁰ *Белозерский А. Н., Чигирев С. Д.* О нуклеиновом комплексе ростков семян фасоли. — Там же, с. 136.

²¹ *Белозерский А. Н., Дубровская И. И.* О белках и нуклеиновой кислоте семян конского каштана (*A. hippocastanum*). — Там же, т. 5, с. 133.

²² *Юркевич В. В., Кулаев И. С., Кокурин Н. А.* К 60-летию Андрея Николаевича Белозерского. — *Цитология*, 1965, т. 7, № 6, с. 783—786.

²³ *Спирин А. С., Шамин А. Н.* А. Н. Белозерский и развитие молекулярной биологии в нашей стране. — *Природа*, 1976, № 10, с. 72—82.

²⁴ *Feulgen R., Behrens N., Mahdihassan S.* Darstellung und Identifizierung der in pflanzlichen Zellkernen vorkommenden Nukleinsäure. — *Hoppe-Seyler's Ztschr. physiol. Chem.*, 1937, Bd. 246, S. 203.

²⁵ *Кизель А. Р.* Химия протоплазмы. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1940, с. 469, 458.

²⁶ *Behrens M.* Über die Lokalisation der Hefenukleinsäure in pflanzlichen Zellen. — *Hoppe-Seyler's Ztschr. physiol. Chem.*, 1938, Bd. 253, S. 185.

открыться новая эра в исследовании нуклеиновых кислот и всех связанных с ними так или иначе продуктов»²⁵. В том же году Р. Дюбо с сотрудниками²⁷ во Франции выделил фермент рибонуклеазу, позволяющий легко идентифицировать РНК. В 1939 и 1940 гг. Т. Касперсон^{28, 29} в Швеции, используя метод ультрафиолетовой микроскопии, нашел, что базофильная субстанция клеток быстрорастущих тканей (корешки лука, имагинальные диски дрозофилы) представляет собой РНК³⁰. Он высказал предположение о возможном участии РНК в клеточных синтезах. В 1940 г. Ж. Браше³¹ обнаружил РНК в развивающихся эмбрионах рыб амфибий, птиц, используя для этой цели рибонуклеазу.

Как уже отмечалось, в 1940 г. Б. В. Кедровский³² сообщил, что базофильная субстанция молодых эритроцитов представляет собою РНК. В 1941 г. появилась статья Б. В. Кедровского³³, в которой он подводил итоги своих исследований по анаболитам. Используя рибонуклеазу на ряде объектов, он показал, что анаболиты являются комплексными соединениями РНК. Сопоставив свои результаты с новыми данными Касперсона и Браше, Борис Васильевич с удовлетворением отметил, что все эти новые исследования подтвердили его наблюдения о базофилии эмбриональных клеток и широком распространении этого явления в мире животных и растений. Он особенно подчеркивал тот факт, что Касперсон (1939 г.) и он сам (1937 г.) независимо друг от друга указали на идентичную природу базофильной субстанции всех эмбриональных клеток. Он отметил также, что предположение Касперсона о вероятном участии нуклеиновых кислот в клеточных синтезах оправдывает данное ранее Кедровским название «анаболиты». Далее он указывал, что

²⁷ *Dubos R., Thompson R. H. S.* — J. Biol. Chem., 1938, vol. 124, p. 501.

²⁸ *Caspersson T., Schultz J.* Pentose nucleotides in the cytoplasm of growing tissues. — Nature, 1939, vol. 143, p. 602—603.

²⁹ *Caspersson T., Schultz J.* Ribonucleic acids in both nucleus and cytoplasm. — Pr. Nat. Ac. Sci., 1940, vol. 26, N 8, p. 507—515.

³⁰ Имагинальные диски — обособленные группы клеток в теле личинок насекомых, которые являются закладками органов взрослого насекомого.

³¹ *Brachet J.* La localisation des acides pentosenucléiques pendant le développement des amphibiens, p. 90.

³² *Кедровский Б. В.* Коллоидный состав молодых клеток, с. 488.

³³ *Kedrowski B.* Über die Eigentümlichkeiten im kolloiden Bau der Embryonalzellen, S. 435—460.

«широкое распространение анаболитов от протистов до человека свидетельствует об участии их в важнейших явлениях жизни»³⁴.

В 40-х годах начались интенсивные исследования базофилии в лабораториях Браше и Касперсона. По мере накопления фактического материала выяснилось, что большие количества РНК присутствуют не только в цитоплазме быстро делящихся клеток, но и в секретирующих клетках, в нервной ткани, в овоцитах. Оба исследователя пришли к однозначному выводу, что существует тесная связь между содержанием РНК в клетке и ее способностью к синтезу белка. Всегда при активном синтезе возрастала базофилия цитоплазмы и ядрышка, поглощение ультрафиолетовых лучей, содержание пентоз и фосфора нуклеиновых кислот.

Этот интересный период в изучении роли РНК в клетке подробно описал Ж. Браше в книге «Химическая эмбриология»³⁵. Он отдал должное исследованиям Б. В. Кедровского, признав его приоритет в открытии биологической роли базофильной субстанции клетки: «Кедровскому мы обязаны интересным исследованием базофильных белков эмбриона лягушки (1937 г.)». Затем идет изложение результатов этой работы, которые сопоставляются с данными Браше: «Нам посчастливилось, и в 1938, 1940, 1941 гг. на более удобном объекте, чем лягушка, мы могли уточнить и дополнить факты, на которые уже раньше указывал Кедровский... мы могли установить, что эти кислые коллоиды являются рибонуклеопротеидами»³⁶. Далее он пишет: «Цитохимические данные приводят к заключению, что нуклеиновые кислоты должны участвовать в синтезе белков. Только этим можно объяснить, что цитоплазма наиболее богата нуклеиновой кислотой тогда, когда эти синтезы наиболее интенсивны. Наблюдения наши и Касперсона подтверждаются данными Кедровского, который настаивает на роли базофильных белков в синтезах. Этот автор не выяснил их природу и говорит только о «кислых коллоидах», но он был поражен ролью, которую они играют в анаболизме, и дал им название анаболиты, название, которое должно было подчеркивать их роль. В своей последней работе

³⁴ Ibid., S. 444.

³⁵ Brachet J. Embryologie chimique.

³⁶ Ibid., p. 357—358.

(1941 г.) Кедровский, в свою очередь, признал идентичность анаболитов и цитоплазматических рибонуклеопротеидов»³⁷. Здесь с сожалением приходится отметить, что иностранным ученым осталась неизвестной статья Б. В. Кедровского, опубликованная в 1940 г.³⁸, где он определил базофильную субстанцию ретикулоцитов как РНК.

Таким образом, изучение роли нуклеиновых кислот в синтезе белка началось с изучения клеточной базофилии. Значение базофильной субстанции для клеточных синтезов впервые обнаружил Б. В. Кедровский. Он установил этот факт, не только прослеживая изменение базофилии в течение развития, но и путем выключения базофильной субстанции из обмена веществ в результате связывания ее с нейтральным красным (метод, аналогичный современному методу применения специфических ингибиторов обмена веществ, только примененный на 20 лет раньше). В 1940 и 1941 гг. он выяснил, что базофильная субстанция представляет собой РНК.

Эти исследования Б. В. Кедровского высоко оценивал Б. Л. Астауров. Наряду с гипотезой о наследственных молекулах Н. К. Кольцова он относил работу Бориса Васильевича «к ранним наблюдениям и представлениям о самих молекулярных основах наследственности и развития, в значительной степени предвосхитивших открытия современной молекулярной генетики»³⁹.

Сам Кедровский уже значительно позже (в 1951 г.) так оценивал значение исследований советских ученых в открытии биологической роли РНК: «Доля советских ученых (Хлопин, Мошковский, Кедровский) в этом открытии очень значительна. Ими были даны первые методы для обнаружения этих веществ, первоначально названных анаболитами, доказано единство их природы в разных клетках, описан ряд свойств и правильно определено их значение в биологии клетки»⁴⁰.

Дальнейшее развитие исследований роли нуклеиновых кислот в синтезе белков в лабораториях Касперсона и

³⁷ Ibid., p. 234.

³⁸ Кедровский Б. В. Особенности состава молодых клеток, с. 468.

³⁹ Астауров Б. Л. Генетика и проблемы индивидуального развития. — Онтогенез, 1972, т. 3, № 6, с. 553.

⁴⁰ Кедровский Б. В. Рибонуклеиновая кислота и ее роль в развитии и функции клетки. — Успехи соврем. биологии, 1951, т. 31, вып. 1, с. 38—56.

Браше оттеснило на задний план имя Б. В. Кедровского, и самостоятельный путь развития этой проблемы в Советском Союзе остался незамеченным. Однако из приведенных материалов можно видеть, что первые шаги на пути к молекулярной биологии были сделаны в работах Б. В. Кедровского (1934, 1937, 1940 и 1941 гг.).

Что же можно сказать сейчас, 40 лет спустя, о значении исследований Б. В. Кедровского в развитии молекулярной биологии. Датой ее возникновения по праву считается 1953 г., когда Уотсон и Крик открыли линейную структуру ДНК и принцип комплементарности, лежащий в основе передачи генетической информации. Однако это событие не возникло на пустом месте, к нему вели многие исследования, различные по направлению. Это генетические исследования, показавшие (начиная с 1944 г.), что нуклеиновые кислоты представляют собою генетический материал; исследования химии и биохимии нуклеиновых кислот и, наконец, цитологические и цитохимические исследования, показавшие, что нуклеиновые кислоты, очевидно, принимают участие в синтезе белка. Эти работы были выполнены одновременно и независимо в СССР Б. В. Кедровским, в Бельгии — Ж. Браше и в Швеции — Т. Касперсоном. К концу 30-х годов эти авторы пришли к сходному заключению, что РНК принимает участие в синтезе белка. В условиях военного времени развитие работ Б. В. Кедровского задержалось, тогда как работы Касперсона и Браше шли полным ходом, в результате чего к ним перешло лидерство в этой области. Тем не менее исследователи должны помнить о выдающейся роли Б. В. Кедровского в становлении молекулярной биологии сегодняшнего дня.

Одно из свидетельств международного признания значения работ Б. В. Кедровского по исследованию нуклеиновых кислот мы находим в его научной корреспонденции. Крупный французский ученый Р. Вендрели, работавший в то время в Центре макромолекулярных исследований в Страсбурге, писал Борису Васильевичу:

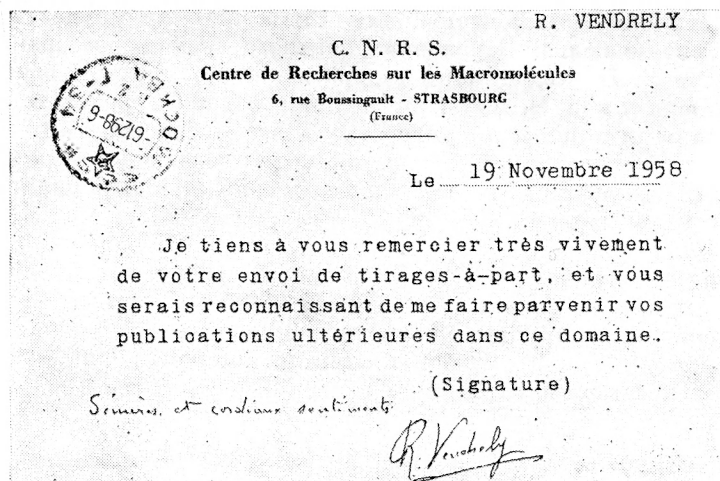
«Страсбург, 30.11.56

Дорогой г. Кедровский!

В настоящее время я готовлю обзор о цитохимии и гистохимии нуклеиновых кислот позвоночных, который будет опубликован в «Ergebnisse und Fortschritte der Histochemie» (Musterschmidt Verlag, Göttingen, Berlin, Frankfurt).



Письмо Р. Вендрели от 30. XI 56 г. из Центра макромолекуляр-
ных исследований



Письмо Р. Вендрели от 19. XI 58 г. из Центра макромолекуляр-
ных исследований

Я буду очень признателен Вам за присылку Ваших публикаций по этому вопросу для того, чтобы я мог своевременно просмотреть результаты Ваших исследований...»

Ниже от руки приписаны ссылки на журналы, в которых напечатаны особенно интересные работы, и в том числе основные работы по анаболитам: «spécialement: Z. Zellforsch. mikr. Anat., Bd. 26, 1937, S. 22—35; Bd. 31, 1941, S. 435—460».

В письме от 19 ноября 1958 г. Вендрели выражал благодарность за присланные оттиски и просил высылать последующие работы этого направления.

В заключение рассмотрения работ Кедровского по анаболитам необходимо остановиться на их первоначальной задаче — изучении физиологического механизма витальной окраски. На основе своих длительных исследований, а также исследований других ученых Б. В. Кедровский пришел к выводу, что образование гранул является главным образом результатом отмешивания клеточных коллоидов, а не секрети, как предполагал Н. Г. Хлопин. «Ясно уже сейчас, — писал Кедровский в 1937 г., — что здесь нет места для настоящей секреции. Тем самым термин «крином» приобретает преимущественно историческое значение»⁴¹. Он предполагал, что накопление краски происходит в гранулах сегрегационного аппарата, отчасти уже существующих, отчасти возникающих вновь в результате поступления красителя. Позже, в 1948 г., изучая действие крепких растворов бриллианткрезилбау и нейтрального красного на культурах клеток фибробластов из сердечной мышцы и культуры эпителия из печени эмбриона цыпленка, Борис Васильевич высказал предположение, что с красителем взаимодействует материал субмикроскопических частиц цитоплазмы — микросом⁴². Он исходил из того соображения, что, несмотря на образование колоссальных осадков, структуры клетки оставались неповрежденными.

К вопросу о механизме витальной окраски Борис Васильевич вернулся в 1954 г.⁴³ Эта работа представляет

⁴¹ Кедровский Б. В. О коллоидах развивающихся клеток, с. 1172.

⁴² Кедровский Б. В., Свинкина А. А. Действие крепких растворов основных красок на тканевые культуры. — Докл. АН СССР, 1948, т. 60, № 1, с. 127.

⁴³ Шолохов В. А., Кедровский Б. В. Исследование способности некоторых основных красок и реакции с анаболитами. — Докл. АН СССР, 1954, т. 99, № 6, с. 1095—1098.

особый интерес, так как некоторые из предположений, высказанных более 20 лет назад, нашли подтверждение в исследованиях кринома при использовании современных цитологической и биохимической методик с колоссально возросшей разрешающей способностью. В упомянутой работе исследовалась способность некоторых основных красок к образованию гранул при витальном окрашивании. Были испытаны метиленовый синий, бисмарк коричневый, толуидиновый синий, яркий крезоловый синий, сульфат нильский голубой, родамин, пиронин. Проверка этих красителей на головастиках *Rana temporaria* показала, что только нейтральный красный был способен отмешивать анаболиты из диффузного состояния в гранулярное. Б. В. Кедровский объяснял эту способность нейтрального красного особенностью его молекулярной конфигурации, известным сходством с молекулой белка, с молекулой пиперазина, которая по представлениям того времени входила в состав белка. Далее он высказал очень ценную и правильную мысль о том, что нейтральный красный нарушает обмен веществ, включаясь в него вместо нормального компонента метаболизма, соединяясь с РНК и отмешивая ее в гранулах, т. е. выключая из обмена веществ. Конкретизируя эту идею, он считал, что компонентом, который заменяет нейтральный красный, является белок. Он писал так: «По всей вероятности, нейтральный красный именно потому особым образом реагирует внутри живой клетки, что его реакция уже predetermined нормальной реакцией обмена веществ — реакцией взаимодействия между нуклеиновой кислотой и некоторой частью белковой молекулы. Молекула нейтрального красного занимает место, принадлежащее в нормальном метаболизме молекуле белка. Возникающий нерастворимый продукт как вещество чуждое клетке обособляется в форме гранулы. Такой вывод согласуется с современными представлениями об участии нуклеиновых кислот в белковых синтезах, в частности с наблюдениями расстройства роста и развития при витальной окраске нейтральным красным»⁴⁴.

Прошедшие после опубликования этой статьи два с лишним десятилетия внесли много нового в наши знания о клетке и коренным образом изменили ряд существ-

⁴⁴ Шолохов В. А., Кедровский Б. В. Исследование способности... , с. 1097.

вовавших ранее научных представлений, поэтому естественно, что некоторые конкретные высказывания Кедровского нуждаются в поправках. Так, ошибочным оказалось представление о том, что в состав белка входит молекула пиперазина, но предположение о значении пространственной молекулярной конфигурации нейтрального красного нашло подтверждение в работах последних лет⁴⁵. Сравнение некоторых обычных основных красителей и флюорохромов показало, что к образованию кринома способны краски, сходные по химической пространственной структуре с нейтральным красным (из флюорохромов — акридиновый оранжевый, профлавин, эухризин 2 GNX). Их сходство заключается в симметричном расположении аминогрупп в молекуле красителя (положения 3 и 6). Эта особенность строения определяет способность красителей типа нейтрального красного вмешиваться в процесс биосинтеза белка.

Исследованиями советских и зарубежных авторов при использовании меченых аминокислот и флюорохромов было установлено, что эти красители прерывают синтез белка на ранних стадиях, соединяясь с цитоплазматической РНК, с транспортной и, возможно, с рибосомной РНК. Таким образом, нашло подтверждение предположение Б. В. Кедровского о вмешательстве нейтрального красного в нормальный обмен веществ. По данным электронно-микроскопических исследований Степановой и Зеленина, гранулы кринома представляют скопление рибосом, хотя, по-видимому, нельзя полностью отрицать возможное участие лизосом в процессе образования кринома. Гистохимические определения обнаружили в составе гранул белок и РНК.

Работы об анаболитах явились своего рода рубежом в определении главного направления интересов Б. В. Кедровского. Его дальнейшие исследования были связаны с изучением роли нуклеиновых кислот в синтезе клеточных белков.

⁴⁵ Степанова Н. Г., Зеленин А. В. Экспериментально цитологическое исследование природы кринома. — Цитология, 1972, т. 14, № 2, с. 172—182.

Заключение

Б. В. Кедровский является одним из тех цитохимиков, блестящие работы которых явились как бы введением в молекулярную биологию.

*Г. П. Георгиев*¹

Конец 40-х и начало 50-х годов были временем становления и утверждения нового этапа в развитии биологических наук, чему способствовало появление новых методов исследования и объединение усилий специалистов научных областей, смежных с биологией. В этот период формируется молекулярная биология, возникает биохимическая и электронно-микроскопическая цитология. В научных трудах Б. В. Кедровского этого периода можно проследить два направления: с одной стороны, они характеризуются подведением итогов по основным проблемам экспериментальной цитологии периода световой микроскопии, с другой — дальнейшим развитием исследований роли РНК в синтезе белков.

В разделе о сегрегационном аппарате уже отмечались его статьи: «Функция системы макрофагов в здоровом организме»², «Внутриклеточный аппарат Гольджи»³ и «Внутриклеточный сегрегационный аппарат и его роль в белковом обмене» (рукопись, 1947). В эти годы он снова возвращается к проблеме строения протоплазмы. В статье «Строение протоплазмы»⁴ дан обзор литературы о субмикроскопической организации протоплазмы при рассмотрении белка в качестве основного структурного материала. В книге «Белковая структура клеточного тела»⁵ этот вопрос рассматривался в более широком аспекте. Для характеристики книги интересно привести некоторые выдержки из рецензии на нее Д. Н. Насонова⁶. Он отмечал, что «работа касается многих проблем, связанных с совре-

¹ Георгиев Г. П. Борис Васильевич Кедровский. — Цитология, 1971, т. 13, № 3, с. 402.

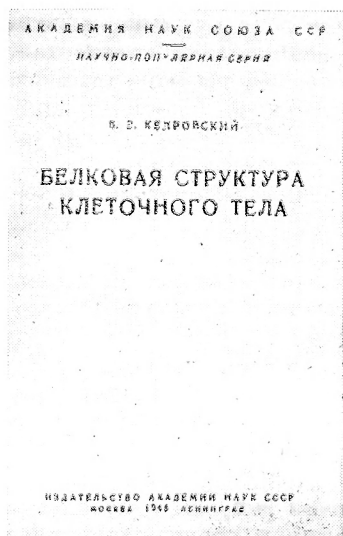
² Кедровский Б. В. — Успехи соврем. биологии, 1945, т. 20, вып. 1, с. 41—60.

³ Кедровский Б. В. — Успехи соврем. биологии, 1947, т. 23, вып. 3, с. 375.

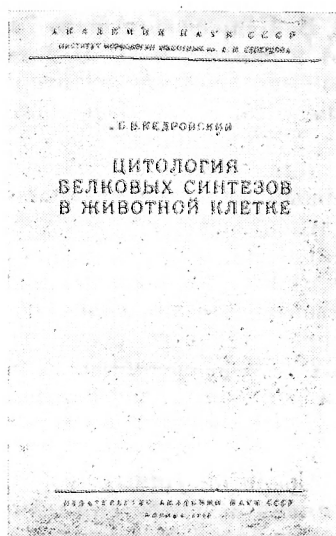
⁴ Там же, с. 277.

⁵ Кедровский Б. В. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1946. 174 с.

⁶ Насонов Д. Н. — Сов. книга, 1947, № 4, с. 33.



Титульный лист книги Б. В. Кедровского «Белковая структура клеточного тела» (1946 г.)



Титульный лист книги Б. В. Кедровского «Цитология белковых синтезов в животной клетке» (1959 г.)

менными представлениями об организации и функционировании белков протоплазмы. Читатель получает полное представление о том, что в настоящее время волнует современных исследователей». По его мнению, наиболее интересными являются главы 3 и 4. «Это основные главы работы. В них собрана литература по внутриклеточным скелетным структурам, начиная с Нэгели, Гейденгайна, Кольцова и кончая Нидгэмом, Питерсом, Фрей-Вислингом. Автор разбирает проблему связи между структурной организацией белков протоплазмы и организацией раздельного хода последовательных звеньев сложных цепей биохимических превращений (работы Коммонера, Курта Штерна и др.). Рассматриваются вопросы о химической структуре хромосом в связи с проблемой гена, о связях белков протоплазмы с другими жизненно необходимыми веществами: липоидами, водой, неорганическими солями, нуклеиновыми кислотами, энзимами».

Основным направлением дальнейших исследований Б. В. Кедровского было изучение роли нуклеиновых кислот в синтезе белков. Этому посвящены экспериментальные исследования и литературные обзоры, конечным этапом которых явилась книга «Цитология белковых синтезов в животной клетке»⁷.

Для экспериментальных работ этого периода характерным является стремление глубже обосновать универсальность закономерностей, найденных в 1937 г. относительно зависимости роста и дифференцировки клетки от РНК. Для этого были использованы самые различные объекты. Исследовался рост клеток в культуре⁸, замедление тканевого роста у витально окрашенных животных⁹, дифференцировка клеток крови, лейкоцитов¹⁰ и эритроцитов¹¹, дифференцировка клеток стрекательной капсулы гидры¹², рост и дифференцировка клеток в корешках и стеблях высших растений^{13, 14}.

Среди насущных теоретических проблем биологии того времени в центре внимания стояли вопросы о путях синтеза нуклеиновых кислот, о взаимном превращении ядерных и цитоплазматических нуклеиновых кислот, о форме их участия в белковых синтезах (в плане цитологическом — это был вопрос об участии ядра и цитоплазмы

⁷ Кедровский Б. В. Цитология белковых синтезов в животной клетке. М.: Изд-во АН СССР, 1959. 299 с.

⁸ Кедровский Б. В. Отделение рибозонуклеиновых кислот соединений (анаболитов) при прижизненной окраске фибробластов в культуре ткани. — Докл. АН СССР, 1948, т. 59, № 9, с. 1639—1642.

⁹ Кедровский Б. В. Замедление тканевого роста у витально окрашенных личинок лягушки. — Бюл. эксперим. биологии и медицины, 1948, т. 26, вып. 1, с. 62—64.

¹⁰ Кедровский Б. В. Кроветворение в свете физиологии развития. Сообщ. 1. Механика образования лейкоцитов. — Журн. общ. биологии, 1940, т. 1, № 2, с. 317—347.

¹¹ Кедровский Б. В. Созревание эритроцитов. — Тр. Ин-та цитологии, гистологии, эмбриологии, 1948, т. 3, вып. 1, с. 131—139.

¹² Кедровский Б. В. Рибозонуклеиновые кислоты в клетках пресноводной гидры. — Докл. АН СССР, 1948, т. 61, № 5, с. 905—908.

¹³ Кедровский Б. В. и Трухачева К. П. Распределение базофильных клеток и митозов в меристеме корешков высших растений. — Докл. АН СССР, 1948, т. 60, № 3, с. 449—452.

¹⁴ Трухачева К. П. и Кедровский Б. В. Сезонные изменения клеток камбиальной зоны стебля бузины. — Там же, 1951, т. 78, № 6, с. 1211—1214.

в синтезе клеточных белков). Не будет преувеличением сказать, что все эти вопросы нашли отражение в обзорных статьях Б. В. Кедровского, опубликованных в «Успехах современной биологии» в 40—50-х годах. Здесь можно только привести названия некоторых из них: «Нуклеиновые кислоты клеточной протоплазмы, их значение для роста и развития и их роль в заживлении ран»¹⁵, «Рибонуклеиновая кислота и ее роль в развитии и функции клетки»¹⁶, «Нуклеиновые кислоты в клетках поврежденного и больного организма»¹⁷, «О природе ретикулоцитов крови»¹⁸, «Роль клеточного ядра и клеточной плазмы в молекулярно структурной дифференцировке тканей»¹⁹.

Монографическая обработка данных о синтезе клеточных белков представлена в уже упоминавшейся книге Кедровского «Цитология белковых синтезов...»²⁰. Автор отмечал, что он стремился дать «Основные выводы об условиях внутриклеточных белковых синтезов, об их локализации в определенных структурах ядра и цитоплазмы, о роли в них каждого клеточного компонента в отдельности и, наконец, о взаимодействии всех структур при образовании белков, специфичных для вида животного, органа и ткани...»²¹. Книга необычна по построению. Она состоит из двух частей. В первой дается детальное изложение собственных данных об участии ядра и цитоплазмы в белковых синтезах клетки на примере развивающихся овоцитов и питающих клеток яичников бабочек. На удачно выбранном объекте — крупных клетках с активным синтезом белка и отчетливо видимыми под микроскопом интерфазными хромосомами — Кедровскому удалось обнаружить морфологически (микроскопически) и с помощью цитохимических реакций участие ядерных

¹⁵ Кедровский Б. В. — Успехи соврем. биологии, 1942, вып. 3, с. 295—309.

¹⁶ Кедровский Б. В. — Там же, 1951, т. 31, вып. 1, с. 38—56.

¹⁷ Кедровский Б. В. Успехи соврем. биологии, 1951, т. 32, вып. 3/6, с. 309—329.

¹⁸ Там же, 1952, т. 34, вып. 1/4, с. 1—7.

¹⁹ Там же, 1953, т. 46, вып. 1/4, с. 3—18.

²⁰ Кедровский Б. В. Цитология белковых синтезов... М.: Изд-во АН СССР, 1959. 299 с.

²¹ Там же, с. 275.

структур в синтезе РНК и белка и наблюдать синтез белка в цитоплазме.

Он обращает внимание на сложное взаимодействие в этом процессе ядра овоцита и цитоплазмы питающих клеток.

Вторая часть представляет исчерпывающий обзор исследований о взаимодействии внутриклеточных структур при синтезе белка. Основное внимание уделяется вопросам, связанным со значением ядра в синтезе специфических для вида белков и с ролью ДНК как материала для хранения и передачи наследственных свойств. Изложение ведется в широком аспекте с использованием данных различных биологических дисциплин — цитологических, цитохимических, генетических, эмбриологических, микрорургических (пересадка ядер) — и с привлечением биохимических исследований последних лет. Эта книга явилась завершением многолетней деятельности Б. В. Кедровского по изучению роли нуклеиновых кислот в синтезе клеточных белков. Здесь, как и в других его трудах, выявляется характерный для него метод поиска научной истины путем «совмещения всех приобретенных знаний... там, где все пути большой проблемы сходятся в одной точке»²². Краткое содержание книги и ее значения для того периода дано в рецензии И. Б. Збарского²³. В 1956 г. книга была издана в США (без согласования с автором)²⁴.

Труды Б. В. Кедровского, посвященные изучению значения нуклеиновых кислот в белковых синтезах сыграли большую роль в развитии этого направления в отечественных исследованиях. «Они привлекли к этой проблеме внимание многих исследователей... стимулировали их работу в этой области... явились как бы введением в молекулярную биологию», — так оценивает их значение один из молодых друзей Бориса Васильевича Г. П. Георгиев²⁵. По его словам, для него лично интерес к нуклеиновым кислотам привлекли внимание статьи Б. В. Кедровского в «Успехах современной биологии» и беседы на эти темы у него дома в Кропоткинском переулке.

²² Кедровский Б. В. Цитология белковых синтезов... с. 3.

²³ Збарский И. Б. Цитология, 1960, т. 2, № 3, с. 385.

²⁴ Kedrowski B. W. Cytology of the protein synthesis in animal cell. N. Y.: Sci. publ. Gordon a. Breach. 1965. 462 p.

²⁵ Георгиев Г. П. Борис Васильевич Кедровский. — Цитология, 1971, т. 13, № 3, с. 402.

Большая роль принадлежит Борису Васильевичу в развитии функциональной цитохимии в Советском Союзе. Как отмечал его ученик В. Я. Бродский в своем докладе на заседании, посвященном памяти Б. В. Кедровского²⁶, его участие в обсуждении результатов и его интуиция в оценке перспектив развития во многом определили направление исследований количественной цитохимии 50—60-х годов.

В заключение необходимо сказать, что на материале книг и статей Б. В. Кедровского учились многие молодые цитохимики.

²⁶ Бродский В. Я., Георгиев Г. П., Платова Т. П. Жизнь и творчество Б. В. Кедровского и развитие исследований по функциональной цитохимии. Объединенное заседание секции гистологии и эмбриологии совместно с секцией истории естествознания МОИП, Московским обществом цитологов и Московским обществом анатомов, гистологов и эмбриологов, 27.I.1976 на кафедре анатомии 1-го Московского медицинского института.

Приложение

Из научной корреспонденции Бориса Васильевича Кедровского

Научная корреспонденция Б. В. Кедровского представлена сравнительно небольшим числом (98) писем, сохранившихся в его архиве. Несмотря на скромный объем, она отражает весьма существенные стороны научной деятельности Бориса Васильевича и общее направление развития экспериментальной цитологии более чем за тридцатилетний период. Эта переписка не только включает чисто научную проблематику, но в известной мере свидетельствует и о бытовых жизненных ситуациях и личных судьбах ученых. Его корреспондентами были профессора и преподаватели различных университетов, сотрудники научно-исследовательских институтов: биологических, медицинских, прикладных сельскохозяйственных. Особый интерес представляет переписка с крупными учеными. Внутреннее впечатление производит география этой научной корреспонденции, она охватывает три континента: Европу, Азию, Америку.

В кратком сообщении о научной корреспонденции Б. В. Кедровского можно остановиться только на некоторых, наиболее интересных письмах. Главной темой большинства писем было обсуждение актуальных проблем цитологии. Для цитологов 30-х годов характерным было стремление объяснить физиологию клетки на основании физических и коллоидно-химических представлений о структуре протоплазмы. В связи с первым циклом работ Б. В. Кедровского по изучению поступления и передвижения веществ в клетки сохранилась длительная четырехлетняя переписка (от 9 декабря 1931 г. до 17 декабря 1934 г. 11 писем) с крупным чешским ученым Р. Келлером (R. Keller) — главой электрофизиологического направления в цитологии. В его письмах обсуждались результаты опытов Бориса Васильевича по определению электростатических зарядов клеточных структур методом витальной окраски, проводился обмен научными новостями, обсуждались перспективы дальнейших исследований. Иногда возникали дискуссии по поводу трактовки отдельных конкретных результатов работ Кедровского, которые завершались признанием правильности его взглядов и высокой оценкой его мастерства как исследователя.

Характеристику основных интересов экспериментальной цитологии того периода дает переписка Б. В. Кедровского с видным

голландским ученым Г. Бунгенберг де Йонгом (H. Bungenberg de Jong) — одним из основных представителей коллоидно-химического направления в изучении структуры протоплазмы. В двух его больших письмах (от 3 декабря 1934 г. и 13 апреля 1937 г.) подробно обсуждаются представления о протоплазме как коацерватной системе.

Ряд существенных вопросов структуры протоплазмы обсуждался с основными исследователями физико-химического строения протоплазмы — немецким ученым Т. Петерфи (T. Peterfi) и американским исследователем Р. Чемберсом (R. Chambers). Ранее уже приводилась выдержка из письма Петерфи от 20 апреля 1936 г., содержащая высокую оценку работы Кедровского по определению фибриллярных структур в живых нервных клетках (1935 г.). Это было не первое письмо. Начало обмена письмами относится к 1932 г. Уже тогда Петерфи отмечал, что с большим интересом следит за появлением работ Бориса Васильевича, так как они созвучны тому направлению, в котором работает он сам. Интересно его письмо от 11 ноября 1935 г., где он, сообщая о получении оттисков, говорит: «Я должен поздравить Вас за эту настойчивую разработку одной из труднейших проблем цитологии. Я очень бы хотел, чтобы мы установили личный контакт, чтобы иметь возможность обсудить новые данные в учении о протоплазме. Может быть, Вы приедете на Международный цитологический конгресс в Копенгаген? Это было бы хорошей возможностью для дружеского обмена мнениями. Я сам хотел бы поехать в Россию, только не знаю, когда для этого представится возможность».

Р. Чемберсом были выполнены основные работы по изучению физико-химических свойств клетки при использовании микроманипулятора. В его письмах к Борису Васильевичу основное место занимают специальные вопросы, касающиеся этого метода и предположения о планах дальнейших работ (письма от 12 мая 1936 г. и 20 октября 1936 г.). Отношение к работам Бориса Васильевича он коротко выражает в первом письме: «Дорогой доктор Кедровский, я чрезвычайно признателен Вам за присылку Ваших оттисков. Я ценю их очень высоко». Из этого письма можно видеть, что Чемберс приезжал в Москву (по-видимому, в конце 20-х или начале 30-х годов) и бывал в Институте экспериментальной биологии, директором которого был в то время Н. К. Кольцов, так как Чемберс в конце письма просил передать приветы мадам М. П. Кольцовой, доктору В. Н. Лебедеву, А. В. Румянцеву, П. И. Живаго.

Большое место в научной корреспонденции Б. В. Кедровского занимает переписка с крупным немецким гистологом Г. Ц. Гир-

шем (G. C. Hirsch), работавшим тогда в Голландии в Зоологическом институте Утрехтского университета. В 1932 г. он был в Москве и работал на кафедре гистологии Московского медицинского института, возглавлявшейся тогда Б. И. Лаврентьевым. Борис Васильевич был в то время ассистентом на этой кафедре. Между ним и Гиршем установились дружеские отношения и возникла длительная переписка — с 1932 по 1940 г. (семь писем). Гирш очень высоко оценивал работы Бориса Васильевича. Почти в каждом из писем он выражал горячее желание видеть Бориса Васильевича в своем институте, работать с ним. Он предлагал осуществить публикацию его работ в голландских журналах. Так, он писал (12 марта 1935 г.): «Если бы Вы пожелали печататься в Голландских журналах, то это можно было бы всегда и быстро осуществить. Пришлите, пожалуйста, рукопись, я позабочусь о том, чтобы она была вскоре опубликована». Наиболее полная характеристика работ Б. В. Кедровского дается в последнем письме Гирша от 3 мая 1940 г.: «Дорогой коллега! Я был очень рад снова услышать о Вас и горячо благодарю Вас за письмо. Очень сожалею, что Вы не могли получить в Москве мою книгу. Я дам распоряжение моему издателю выслать Вам еще один экземпляр и прошу Вас принять эту книгу как выражение моей признательности за сердечный прием, оказанный мне в Москве 8 лет тому назад, а также за те научные данные, которыми Вы так обогатили наши знания об аппарате Гольджи. Вы могли видеть из моих работ, что сегрегационный аппарат я с полным правом могу рассматривать как аппарат Гольджи. Если исходить из этого равенства, то следует признать, что Вашим длительным исследованием этого аппарата Вы внесли ценнейший вклад в познание аппарата Гольджи. На этих результатах основывается мое представление об аппарате Гольджи. Я был бы рад, если бы Вы могли прочесть эту книгу и возможно подробно высказать Ваше мнение относительно отдельных пунктов моей фазовой теории».

Как уже отмечалось, с середины 30-х годов основным направлением исследований Бориса Васильевича становится изучение роли нуклеиновых кислот в синтезе белка. Уже первые его работы по «анаболитам» вызвали большой интерес и соответственно большую корреспонденцию. Однако новизна проблемы была причиной того, что большинство попыток трактовки сути явления были далеки от истины. Среди писем, имеющих существенное значение для дальнейшей разработки этой проблемы, следует еще раз отметить письма Р. Вендрели (1956—1958 гг.) из Центра макромолекулярных исследований в Страсбурге, которые свидетельствовали о международном признании работ об

«анаболитах» в развитии представлений о биологической роли нуклеиновых кислот.

Переписка почти прекратилась в военные 40-е годы и стала восстанавливаться лишь к середине 50-х годов. И опять ее содержание составляло обсуждение актуальных проблем «сегодняшнего дня» (сегодняшнего для 50-х годов) с крупными учеными, представителями различных биологических дисциплин. Так, например, с французским биохимиком Р. Вендрели (29 января и 20 июля 1957 г. и 30 июля 1958 г.) обсуждался вопрос о содержании ДНК в ядрах различных организмов. В настоящее время хорошо известно, что установление постоянства количества ДНК в ядрах послужило одной из предпосылок признания ее значения как материала наследственности. Из письма ленинградского цитолога ботаника М. С. Навашина (1 декабря 1957 г.) видно, что Борис Васильевич интересовался работами о связи размеров клеток и числа хромосом. С ленинградским биохимиком С. Е. Бреслером (15 декабря 1956 г. и 4 февраля 1957 г.) обсуждался вопрос о возможном механизме синтеза белка. С датским ученым Г. Хольтером (G. Holter) обсуждался вопрос о пиноцитозе и о цитоплазматической ДНК (1958 г.). Поздравительное письмо, которое Борис Васильевич получил в связи с появлением в печати своей книги «Цитология белковых синтезов в животной клетке» (1959 г.) от московского цитолога Г. И. Роскина, как бы завершает переписку. Г. И. Роскин, возглавлявший тогда кафедру гистологии МГУ, писал (3 декабря 1959 г.): «Глубокоуважаемый Борис Васильевич! Сегодня получил Вашу книгу. Сердечно радуюсь ее выходу в свет. Эта книга заслуживает самой высокой оценки, и я не сомневаюсь, что все цитологи нашей страны будут единодушны в этом. Примите мои поздравления и наилучшие пожелания».

Основные даты жизни и научной деятельности

- 1898. 30 мая родился в Москве в семье врача, позже профессора Московского университета, В. И. Кедровского.
- 1917. Закончил среднюю школу и поступил на медицинский факультет Московского университета.
- 1922. Окончил университет. Был оставлен преподавателем на кафедре медицинской зоологии.
- 1926. Переведен в качестве ассистента на кафедру гистологии того же факультета (впоследствии 1-го Московского медицинского института).
- 1932. Поступил в качестве старшего научного сотрудника в Институт экспериментальной биологии Наркомздрава РСФСР (директор Н. К. Кольцов).
- 1933. На кафедре гистологии занял должность доцента.

1935. Получил степень доктора биологических наук на основании защиты докторской диссертации.
1936. В Институте экспериментальной биологии переведен на должность заведующего лабораторией физиологии клетки.
1938. Получил звание профессора. В том же году оставил преподавательскую деятельность после 16 лет работы.
1945. Награжден орденом «Знак Почета».
1959. Вышел на пенсию.
1970. 19 октября скончался в возрасте 72 лет.

Список научных трудов

- О клетках крови беззубки. — Рус. зоол. журн., 1924, т. 4, вып. 3/4, с. 220—233.
- Reaktive Veränderungen in den Geweben der Teichmuschel (*Anodonta* sp.) bei Einführung von sterilen Celloidin. — *Virchow's Arch. pathol. Anat. und Physiol. und klin. Med.*, 1925, Bd. 47, H. 4, S. 433—442.
- Untersuchungen über Vitalfärbung einiger Protisten. — *Protoplasma*, 1927, Bd. 1, H. 2, S. 189—203. В соавторстве с А. В. Румянцевым.
- Наблюдения над прижизненной окраской *Opalina ranarum* в связи с гипотезой Бете. — В кн.: Тр. 3-го Всерос. съезда зоологов, анатомов и гистологов. Л., 1928, с. 220—224.
- Равновесие воды в протоплазме *Opalina ranarum*. — Там же, с. 224—222.
- Новые наблюдения над прижизненной окраской инфузорий. — В кн.: Тр. 4-го Всерос. съезда зоологов, анатомов и гистологов. Киев, 1930, с. 200—204.
- Способ Доминичи в сочетании с гетеродисперсным эозином. — Там же, с. 204—202.
- Anwendung von heterodispersem Eosin zur Färbung histologische Präparate. Theoretische Einleitung und vorläufige Vorschrift. — *Ztschr. wiss. Mikrosk.*, 1930, Bd. 47, H. 4, S. 433—442.
- Vitalfärbungen. — *Protoplasma*, 1931, Bd. 13, H. 2, S. 389—396.
- Die Stoffaufnahme bei *Opalina ranarum*: Mitt. 1. Methodik der Kultur in künstlichen Medien. pH-Regulierungen und Ionungleichgewichte im Kulturmedium. — *Ibid.*, 1931, Bd. 12, H. 3, S. 356—379.
- Die Stoffaufnahme bei *Opalina ranarum*. Mitt. 2. Struktur, Wasseraufnahme und Wasserzustand im Protoplasma von *Opalina*. — *Ibid.*, 1931, Bd. 14, H. 2, S. 192—255.
- Die Stoffaufnahme bei *Opalina ranarum*: Mitt. 3. Aufnahme und Speicherung von Farbstoffen. — *Ztschr. Zellforsch.*, 1931, Bd. 12, H. 4, S. 600—665.
- Die Stoffaufnahme bei *Opalina ranarum*: Mitt. 4. Die synthetische Fettspeicherung. — *Ibid.*, 1931, Bd. 12, H. 4, S. 666—711.
- Die Stoffaufnahme bei *Opalina ranarum*: Mitt. 5. Der Segregationsapparat. — *Ibid.*, Bd. 13, H. 1, S. 1—81.
- Vitalfärbungsstudien an Infusorien. — *Ztschr. Zellforsch.*, 1932, Bd. 15, H. 1, S. 93—113.
- Über die Natur des Vakuoms. — *Ibid.*, 1932, Bd. 15, H. 4, S. 734—760.
- Neue Probleme im Studium des Eiweißstoffwechsels der Zelle. — *Arch. exp. Zellforsch.*, 1933, Bd. 14, H. 4, S. 533—553. В соавторстве с П. Володиным, А. Фельдблюмом и А. Зайцевым.

- Speicherungsstudien an der Bindegewebszelle der weissen Maus: Mitt. 1. Speicherung von negativ geladenen Fremdstoffen. — Ztschr. Zellforsch., 1933, Bd. 17, H. 4, S. 547—586.
- Speicherungsstudien an der Bindegewebszelle der weissen Maus: Mitt. 2. Speicherung und Abbau des Hämoglobins. — Ibid., 1933, Bd. 17, H. 4, S. 587—609.
- Sur la coloration vitale et le métabolisme cellulaire. — Bul. Histol. Appl., 1934, vol. 11, N 7, p. 288—295.
- Новые данные по морфологии белкового обмена веществ животной клетки. — Докл. АН СССР, 1934, т. 2, № 5, с. 312—316.
- О путях движения веществ в клетке. — Успехи соврем. биологии, 1934, т. 3, вып. 4, с. 470—479.
- О реальности фибриллярных структур в живой нервной клетке. — Биол. журн., 1935, т. 4, № 5, с. 825—832.
- Sur la réalité des structures fibrillaires dans la cellule nerveuse vivante. — Arch. anat. miscosc., 1935, vol. 31, N 3, p. 451—458.
- Eisenspeicherung in den embryonalen Fibrozyten aus einer Hühnerherzkultur. — Arch. exp. Zellforsch., 1935, Bd. 17, H. 3, S. 318—324.
- Über die Verteilung der Stoffe in der Zelle, hauptsächlich in der tierischen Zelle. — Ztschr. Zellforsch., 1935, Bd. 22, H. 3, S. 411—433.
- Untersuchungen über die Kondensatoren für basische Farbstoffe. Mitt. 1. Genese der Farbgranula im roten Blutkörperchen des Frosches. — Protoplasma, 1935, Bd. 22, H. 1, S. 44—55.
- Untersuchungen über die Kondensatoren für basische Farbstoffe. Mitt. 2. Wirkung von KCN und Licht auf die Vitalfärbung des Froscherythrozyten. — Ibid., 1935, Bd. 22, H. 4, S. 607—615.
- Untersuchungen über die Kondensatoren für basische Farbstoffe. Mitt. 3. Die Rolle der Eiweissabbauprodukte bei der Bildung der Kondensatoren (Farbstoffgranula) und bei der Farbspeicherung. — Ztschr. Zellforsch., 1935, Bd. 22, H. 3, S. 399—410.
- Проблема единства строения и функции в протоплазме. — Успехи соврем. биологии, 1935, т. 4, вып. 6, с. 486—512.
- О коллоидах развивающихся клеток (анаболитах). — Биол. журн., 1937, т. 6, № 5/6, с. 1137—1198.
- Über die sauren Kolloide des Protoplasmas. Studien an Larven von *Rana temporaria*: Mitt. 1 und 2. — Ztschr. Zellforsch., 1937, Bd. 25, H. 5, S. 694—727.
- Über die sauren (elektronegativen) Kolloide des Protoplasmas. Studien an Larven von *Rana temporaria*: Mitt. 3. — Ibid., 1937, Bd. 26, H. 1, S. 21—35.
- Кроветворение в свете физиологии развития. 1. Механика образования лейкоцитов. — Журн. общ. биологии, 1940, т. 1, № 2, с. 317—347.
- Особенности коллоидного состава протоплазмы молодых клеток. (Проблема базофилии плазмы в гистологии). — Успехи соврем. биологии, 1940, т. 12, вып. 3, с. 468—487.
- Über die Eigentümlichkeiten im kolloiden Bau der Embryonalzellen. (Die basophile Zelle bei Tieren und Pflanzen) — Ztschr. Zellforsch., 1941, Bd. 31, H. 3, S. 435—460.
- Значение системы ткани для размножения клеток. — Докл. АН СССР, 1941, т. 30, № 6, с. 540—543.

- Изучение анаболитов в культуре тканей сердца куриного зародыша. — В кн.: Рефераты работ учреждений отд. биол. наук. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1945, с. 172.
- Кроветворение в свете физиологии развития. Созревание эритроцитов. — Там же, с. 173.
- Новые работы о строении меристемы корня у высших растений. — Там же, с. 173. В соавторстве с К. П. Трухачевой.
- Нуклеиновые кислоты клеточной протоплазмы: Их значение для роста и развития и их роль в заживлении ран. — Успехи соврем. биологии, 1942, т. 15, вып. 3, с. 295—309.
- Функция системы макрофагов в здоровом организме. — Там же, 1945, т. 20, вып. 1, с. 41—60.
- Строение протоплазмы. — Там же, вып. 3, с. 277—306.
- Белковая структура клеточного тела. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1946. 174 с.
- Внутриклеточный аппарат Гольджи. — Успехи соврем. биологии, 1947, т. 23, вып. 3, с. 375—404.
- Действие крепких растворов основных красок на тканевые культуры. — Докл. АН СССР, 1948, т. 60, № 1, с. 127—128. В соавторстве с А. А. Свикиной.
- Замедление роста тканевой культуры при витальной окраске. — Бюл. эксперим. биологии и медицины, 1948, т. 25, вып. 6, с. 450—452.
- Замедление тканевого роста у витально окрашенных личинок лягушки. — Там же, т. 26, вып. 1, с. 62—64.
- О новой структуре в составе протоплазмы. — Успехи соврем. биологии, 1948, т. 26, вып. 1 (4), с. 569—579.
- Отделение рибозонуклеиновых соединений (анаболитов) при прижизненной окраске фибробластов. — Докл. АН СССР, 1948, т. 59, № 9, с. 1639—1642.
- Распределение базофильных клеток и митозов в меристеме корешков у высших растений. — Там же, т. 60, № 3, с. 449—452. Совместно с К. П. Трухачевой.
- Рибозонуклеиновые кислоты в клетках пресноводной гидры. — Там же, т. 61, № 5, с. 905—908.
- Кроветворение в свете физиологии развития: Сообщ. 2. Созревание эритробластов. — В кн.: Тр. Ин-та цитологии, гистологии и эмбриологии. М.: Изд-во АН СССР, 1948, вып. 1, с. 131—139.
- Нуклеиновые кислоты в клетках поврежденного и больного организма. — Успехи соврем. биологии, 1951, т. 32, вып. 3 (6), с. 309—329.
- Рибонуклеиновая кислота и ее роль в развитии и функции клетки. — Там же, т. 31, вып. 1, с. 38—56.
- (В соавторстве с К. П. Трухачевой). Сезонные изменения клеток камбиальной зоны стебля бузины. — Докл. АН СССР, 1951, т. 78, № 6, с. 1211—1214.
- Новые методы для изучения функциональной морфологии клеток и тканей. — Там же, 1952, т. 86, № 4, с. 833—836. В соавторстве с К. П. Трухачевой.
- О природе ретикулоцитов крови. — Успехи соврем. биологии, 1952, т. 34, № 1 (4), с. 1—7.
- Исследование способности некоторых основных прижизненных красок к реакции с анаболитами. — Докл. АН СССР, 1954, т. 99, № 6, с. 1095—1098. В соавторстве с В. А. Шолоховым.

- Гистохимическое исследование белкового триптофана в нормальных тканях млекопитающих. — Там же, 1956, т. 110, № 2, с. 297—300. В соавторстве с Н. Л. Юшкевич.
- Распределение белкового триптофана в органах и тканях млекопитающих с некоторыми выводами о его физиологической роли. — Биохимия, 1956, т. 21, вып. 3, с. 422—428. В соавторстве с Н. Л. Юшкевич.
- Распределение белкового триптофана в некоторых органах амфибий. — Биохимия, 1957, т. 22, вып. 6, с. 1023—1027. В соавторстве с Н. Л. Юшкевич.
- Роль клеточного ядра и клеточной плазмы в молекулярно-структурной дифференцировке тканей. — Успехи соврем. биологии, 1958, т. 46, вып. 1, с. 3—18.
- Цитология белковых синтезов в животной клетке. М.: Изд-во АН СССР, 1959. 299 с.
- Распределение и накопление белкового триптофана в зародышевых тканях у амфибий и млекопитающих. — Изв. АН СССР, Сер. биол., 1962, № 1, с. 96—101. В соавторстве с Н. Л. Юшкевич.
- Cytology of the protein synthesis in animal cell. N. Y.: Sci. Publ. Gordon a. Brech, 1965.
- The intracellular segregation apparatus and its role in protein metabolism. Рукопись, 1947.
- Studies on the ribonucleic acid compounds in the cytoplasm. Рукопись, 1947.

Литература о жизни и научной деятельности Б. В. Кедровского

- Астауров Б. Л.* Проблемы индивидуального развития. — Журн. общ. биологии, 1968, т. 29, № 2, с. 145, 146.
- Астауров Б. Л.* Генетика и проблемы индивидуального развития. — Онтогенез, 1972, т. 3, № 6, с. 553.
- Астауров Б. Л., Бродский В. Я.* Памяти Б. В. Кедровского. — Онтогенез, 1971, т. 2, № 2, с. 221—224.
- Бродский В. Я.* Наделяющееся ядро. — В кн.: Руководство по цитологии. М.; Л.: Наука, 1965, т. 1, гл. 2, с. 300—333.
- Гайсинович А. Е.* Возникновение молекулярной биологии. — Рец. на кн.: Олби Р. Путь к двойной спирали. — Природа, 1976, № 10, с. 158.
- Георгиев Г. П.* Борис Васильевич Кедровский. — Цитология, 1971, т. 13, № 3, с. 402.
- Залкинд С. Я.* Цитология. — В кн.: История биологии с начала XX века до наших дней. М.: Наука, 1975, гл. 10, с. 258—262.
- Платова Т. П.* Из истории открытия биологической роли РНК. — Природа, 1975, № 1, с. 48—55.
- Платова Т. П.* О работах Б. В. Кедровского по изучению сегрегационного аппарата клетки. — Онтогенез, 1981, т. 12, № 2, с. 115—122.
- Розенгаль Д. Л.* Механизм сорбции красителей в норме и при повреждении. — В кн.: Руководство по цитологии. М.; Л.: Наука, 1966, т. 2, гл. 10, с. 153.

- Рубинштейн Д. Л.* Осмотическая работа. Рост, развитие и формирование. — В кн.: Общая физиология. М.: Медгиз, 1947, с. 474, 514, 619, 629.
- Румянцев П. П.* Аппарат Гольджи. — В кн.: Руководство по цитологии. М.; Л.: Наука, 1965, т. 1, гл. 2, с. 186.
- Румянцев П. П.* Органоиды специального назначения. — Там же, с. 250.
- Сойфер В. И.* Молекулярная генетика. — В кн.: История биологии с начала 20 века до наших дней. М.: Наука, 1975, гл. 24, с. 482—483.
- Степанова Н. Г., Зеленин А. В.* Экспериментально цитологическое исследование природы кринома. — Цитология, 1972, т. 14, № 2, с. 172—181.
- Хесин Р. Б.* Борис Васильевич Кедровский. — Молекуляр. биология, 1971, т. 5, вып. 2, с. 342—343.
- Энгельгардт В. А.* У истоков молекулярной биологии. — Природа, 1972, № 6, с. 63.
- Brachet J.* Embriologie chimique. Paris; Liege, 1944, p. 234, 356, 357, 358, 363, 441, 461.
- Drawert H.* Vitalfärbung und Vitalfluorochromierung pflanzlichen Zelle und Gewebe. — In: Protoplasmatologia II. D. 3, Wien; N. Y.: Springer, 1968, S. 341, 348, 349, 356, 368, 388, 400, 405, 411, 412, 487, 493.
- Hirsch G. C.* Form und Stoffwechsel der Golgi Körper. — Protoplasma Monogr., 1939, Bd. 18, S. VII, 141.
- Бродский В. Я., Георгиев Г. П., Платова Т. П.* Жизнь и творчество Б. В. Кедровского и развитие исследований по функциональной цитохимии: Заседание памяти Б. В. Кедровского 27 января 1976 г. Объединенное заседание секции гистологии и эмбриологии совместно с секцией истории естествознания МОИП, Московским обществом цитологов и Московским обществом анатомов, гистологов и эмбриологов (на кафедре анатомии 1-го Московского медицинского института).

Именной указатель

- Абдергальден А. 20
Астауров Б. Л. 8, 12, 15, 43, 56
- Барон М. А. 11
Белозерский А. Н. 52, 53
Беренс М. (Behrens M.) 53
Бофей А. (Beaufay A.) 40
Бимс Г. (Beams H.) 32
Боровская А. Я. 11
Боуэн Р. (Bowen R.) 32
Браше Ж. (Brachet J.) 46, 50,
52, 54, 55, 57
Бреслер С. Е. 71
Бродский В. Я. 7, 8, 13, 67
Бунгенберг де Йонг Г. (Bungen-
berg de Yong H.) 69
- Варбург О. (Warburg O.) 51
Вендрели Р. (Vandrelly R.) 57,
58, 59, 60, 71
Воронин А. Н. 11
- Гаттенби Ж. (Gattenby J.) 32
Гейденгайн М. (Heidenhain M.)
63
Георгиев Г. П. 7, 13, 51, 62, 66
Гете В. 12
Гийермо А. 32
Гирш Г. Ц. (Hirsch G. C.) 11,
32, 69, 70
Гиршлер Ж. (Hirschler J.) 32
Гольджи К. (Golgi K.) 31—43
Гулевич В. 8
Гурвич А. Г. 8, 9, 18
Гусева З. Ф. 11
- Дубровская И. И. 53
Дюбо Р. (Dubos R.) 54
Де Дюв К. (De Duve CH.) 31,
40, 42
- Живаго П. И. 69
- Залкинд С. Я. 7, 9
Засухин Д. Н. 7
- Збарский И. Б. 66
Зеленин А. В. 61
Зорин А. Н. 11
- Каминер Л. В. 7
Каррелл А. (Carrel A.) 33, 34
Касперсон Т. (Caspersson T.)
54, 55, 57
Каюшин Л. П. 26
Кедровская Н. В. (жена Б. В.
Кедровского) 7, 11, 13
Кедровская Ю. А. (мать Б. В.
Кедровского) 8
Кедровский В. И. (отец Б. В.
Кедровского) 8
Келлер Р. (Keller R.) 68
Керинг Ф. (Koehring V.) 34
Кизель А. Р. 23, 31, 52, 53
Кокурина Н. А. 53
Кольцов Н. К. 11, 14—17, 56,
63, 71
Кольцова М. П. 69
Коммонер Б. (Commoner B.) 63
Корлисс Ж. О. (Corliss J. O.) 17
Коссель А. (Kossel A.) 52
Крик Ф. (Crick F. H. C.) 57
Кулаев И. С. 53
- Лаврентьев Б. И. 9, 11, 70
Лебедев В. Н. 11, 69
Ленинджер А. 22
Льюис М. (Lewis M.) 33, 35
Льюис В. (Lewis W.) 33, 34
Людфорд Р. (Ludford R.) 32, 34,
35
- Малиновский А. А. 13
Марсель Е. В. 12
Меллендорф В. (Möllendorf W.)
33, 34
Мечников И. И. (Metschnikoff
I. I.) 35, 36
Мишер Ф. (Miescher F.) 52
Мошковский Ш. Д. 7, 56
Навашин М. С. 71

Насонов Н. Д. 27, 32, 33, 37, 62
Нидгэм И. (Needhem I.) 63
Новиков А. Б. (Novikoff A. B.)
40

Нуаро-Тимоте К. (Noirot-Thimo-
thée C.) 37
Нэгели К. (Nägeli K.) 63

Пара М. (Parat M.) 32
Пастернак Б. Л. 12
Петерфи Т. (Peterfi T.) 17, 69
Печерский Г. М. 11
Питерс Р. (Peters R.) 63
Платова Т. П. 66
Покровский А. А. 40, 42
Прессман В. К. (Pressman V. C.)
40

Райков И. Б. 17
Рокицкий П. Ф. 15
Розенбаум П. (Rosenbaum P.) 41
Ролон К. Ж. (Rolon C. J.) 42
Ромейс Б. 20
Роскин Г. И. 71
Рубинштейн Д. Л. 75
Румянцев А. В. 8, 14—16, 33,
37, 69

Свинкина А. А. 59
Сойфер В. Н. 76
Спирин А. С. 53
Степанова Н. Г. 61
Строева О. Г. 7
Строчков В. 13

Томсон Р. Г. С. (Thompson
R. H. S.) 54
Траубе М. (Traube M.) 24
Трухачева К. П. 64
Тутельян В. А. 40, 42

Уитерфорд Г. (Wheatherford H.)
34
Уотсон Дж. (Watson J. D.) 57
Уэйли У. 38, 40

Фельген Р. (Feulgen R.) 53
Фельдман Н. Г. 7, 11
Филатов Д. П. 11
Фишер М. (Fischer M.) 24
Флемминг В. (Flemming W.) 14
Фрей-Вислинг А. (Frey-Wiss-
ling A.) 63

Хесин Р. Б. 13, 39, 40, 43
Хлопин Н. Г. 32, 33, 37, 47, 50,
56, 59
Хольт С. Ж. (Holt S. J.) 41
Хольтер Г. (Holter H.) 71

Часовников 11
Чемберс Р. (Chambers R.) 69
Чигирев С. Д. 53

Шабадаш А. Л. 50
Шамин А. Н. 53
Шипицина Г. 52
Шлейден М. (Schleiden M.) 14
Шмерлинг Ж. Г. 7
Шолохов В. А. 28, 36, 59, 60
Шпек Ж. (Spek J.) 25
Штерн К. (Stern K.) 63
Штрауб Ф. Б. 22
Штраус В. (Strauss W.) 41
Шульц Ж. (Schultz J.) 54

Эбелинг А. (Ebeling A.) 34
Энгельгардт В. А. 6

Юркевич В. В. 53

Содержание

Предисловие	5
Краткие биографические сведения	8
Ранние научные исследования Б. В. Кедровского	14
О работах Б. В. Кедровского по изучению сегрегационного аппарата клетки и аппарата Гольджи	31
Работы Б. В. Кедровского по витальным окраскам и открытие анаболитов	43
Заключение	62
Приложение. Из научной корреспонденции	68
Основные даты жизни и научной деятельности	71
Список научных трудов	72
Литература о жизни и научной деятельности Б. В. Кедровского	75
Именной указатель	77

Татьяна Павловна Платова
Борис Васильевич Кедровский
1898—1970

Утверждено к печати
редколлегией научно-биографической серии
Академии наук СССР

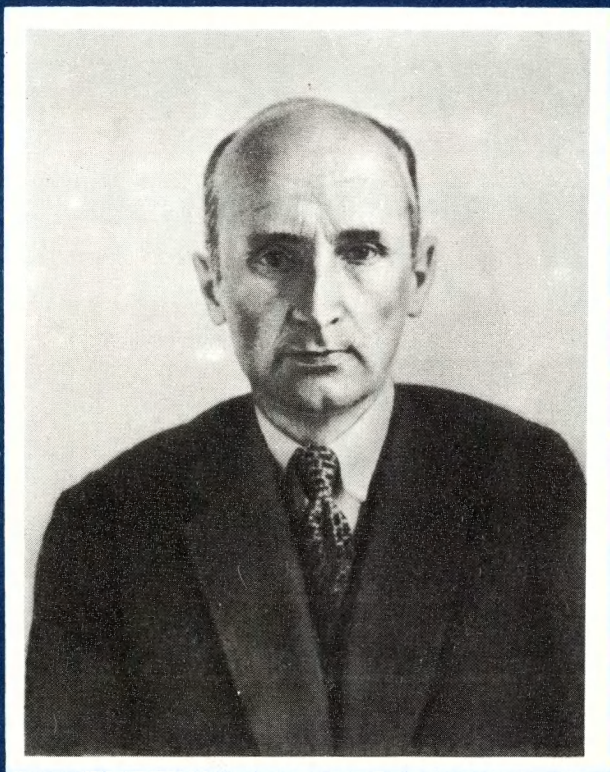
Редактор издательства **Е. Р. Воронцова**
Художественный редактор **Н. А. Фильчагина**
Технический редактор **Т. С. Жарикова**
Корректоры **В. Г. Петрова, Л. П. Стрельчук**

ИБ № 27108

Сдано в набор 04.10.82. Подписано к печати 17.12.82.
Т-21147. Формат 84×108¹/₃₂. Бумага книжно-журнальная № 2.
Гарнитура обыкновенная. Печать высокая.
Усл. печ. л. 4,2. Усл. кр. отг. 4,41.
Уч.-изд. л. 4,4. Тираж 3200 экз. Тип. зак. 1845.
Цена 45 коп.

Издательство «Наука»
117864, ГСП-7, Москва, В-485, Профсоюзная ул., 90

Ордена Трудового Красного Знамени
Первая типография издательства «Наука»
199034 Ленинград, В-34, 9 линия, 12



Т. П. Платова

**Борис Васильевич
КЕДРОВСКИЙ**

ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»



ГОТОВИТСЯ К ПЕЧАТИ

Парнес В. А.

ИСААК ГРИГОРЬЕВИЧ БЕЙЛИН

(1883—1965)

М.: Наука, 1983, 5 л.

Книга посвящена Исааку Григорьевичу Бейлину — ученому, работы которого легли в основу науки о законах возникновения, распространения и затухания эпифитотий, их предупреждения и меры борьбы с ними — эпифитотиологии. Профессор И. Г. Бейлин был также крупнейшим специалистом по паразитизму цветковых растений. Его перу принадлежат книги по истории науки. Читатель узнает о полной событий жизни этого ученого, романтика и энтузиаста, о его идеях и исследованиях.

Книга рассчитана на широкий круг читателей, интересующихся биологией.

Заказы просим направлять по одному из перечисленных адресов магазина «Книга — почтой» «Академкниги»:

480091 Алма-Ата, 91, ул. Фурманова, 91/97; 370005 Баку, 5, ул. Джапаридзе, 13; 320093 Днепропетровск, проспект Ю. Гагарина, 24; 734001 Душанбе, проспект Ленина, 95; 252030 Киев, ул. Пирогова, 4; 277012 Кишинев, проспект Ленина, 148; 443002 Куйбышев, проспект Ленина, 2; 197345 Ленинград, Петрозаводская ул., 7; 220012 Минск, Ленинский проспект, 72; 117192 Москва, В-192, Мичуринский проспект, 12; 630090 Новосибирск, Академгородок, Морской проспект, 22; 620151 Свердловск, ул. Мамина-Сибиряка, 137; 700187 Ташкент, ул. Дружбы народов, 6; 450059 Уфа, 59, ул. Р. Зорге, 10; 720001 Фрунзе, бульвар Дзержинского, 42; 310078 Харьков, ул. Чернышевского, 87.

Цена 45 коп.