

С. Р. МАКАРЯН, Ю. А. МАГАКЯН

О ПАРАМЕТРИЧЕСКИХ ЗАВИСИМОСТЯХ РАЗМЕРОВ КАРИО- И ЦИТОПЛАЗМЫ КЛЕТОК В ГИСТОГЕНЕЗЕ ЭМБРИОНАЛЬНОЙ ПЕЧЕНИ

Величина клеток и ядер и факторы, определяющие их размеры, в течение многих лет привлекают к себе внимание исследователей [1, 7, 20, 24, 26, 29, 33, 39, 45 и др.]. Первоначальное представление о постоянстве клеточных размеров, выдвинутое в свое время Дришом [29], было в дальнейшем пересмотрено в связи с накоплением данных о значительных изменениях размеров клеток и ядер как в процессе нормального развития организма [1, 2, 4, 8, 15, 16, 20 и др.], так и в экстремальных условиях [3, 9, 21, 34 и др.]. Были выявлены некоторые особенности в динамике клеточных размеров и объемов ядер, что позволило Вермелю [1, 2] сформулировать закон о «постоянстве минимальной величины клеток» и их «тенденции к увеличению своих размеров», а Хесину [20] развить представления о функциональном и дезинтегративном «набухании и сморщивании» ядер.

Не меньший интерес представляет и проблема взаимоотношений размеров ядра и цитоплазмы. Выдвинутая в начале века Гертвигом [36, 37], она получила дальнейшую разработку в многочисленных исследованиях [1, 20, 30, 44, 48]. Многими из них было показано, что ядерно-плазменное отношение остается более или менее постоянным в процессе роста организма [26, 38, 42, 49 и др.]. Однако последующие работы Иверсена [41], Дика [28], Романовой [18], Рябининой [19] и др. выявили изменения в ядерно-плазменных отношениях при регенерации ткани, в культуре, в эмбриогенезе и т. д. Наконец, работы Щелкунова [22], Ивановой [5], Клишова [6] и др. показали, что и в процессе дифференцировки также наблюдается динамика ядерно-плазменных отношений и что их показатели могут служить даже признаком, характеризующим степень «дифференцированности» клеток.

Ранее нами было показано, что генотипические факторы, находящие свое отражение в характере развития эмбрионов различных видов уток [11], оказывают существенное влияние и на морфофункциональную дифференцировку их печени [13, 14].

В связи с изложенным представлялось интересным сравнительное исследование размеров клеток и ядер, а также показателей ядерно-плазменного отношения их, в дифференцирующейся печени эмбрионов двух видов уток — мускусной, обладающей длинным периодом эмбриогенеза

(34—35 суток), и пекинской, более скороспелой с коротким эмбриональным развитием (28 суток).

Клетки печени исследовали на 8, 12, 17 и 25 сутки эмбриогенеза и при вылуплении утят. Материал фиксировали в жидкости Буэна. Парафиновые срезы (4 мк) окрашивали по Поссу и Флэгерти [46]. Проекции клеток и ядер оконтуривали на бумаге стандартной толщины и вырезанные кусочки взвешивали на аналитических весах. Полученные данные выражали в условных сравнимых единицах и обрабатывали статистически. Этот метод в свое время применил Годлевский [32], а затем его широко использовали Гайберг [35], Пашкова [17], Щелкунов [23] и др. Проверочные вычисления [6] показали, что метод взвешивания дает в принципе сходные результаты и не менее точные данные в сравнении с методом определения объемов ядер и клеток на основании измерений и расчетов по формулам. Естественно, что при этом необходимо произвести большое число определений, поэтому для каждого случая взвешивали по 230—250 ядер и клеток от 3 одновозрастных эмбрионов. Указанное количество намного превышало необходимый объем выборки.

Показатель ядерно-плазменных отношений определяли по формуле

$$Q = \frac{S_n}{S_c - S_n},$$

где S_n — размеры ядра, а S_c — размеры клетки.

Результаты определений сведены в приводимую ниже таблицу (таблица), из которой видно, что в процессе гистогенеза печени эмбрионов обоих видов уток происходят существенные изменения в размерах гепатоцитов, величине их ядер и в показателях ядерно-плазменного отношения.

На протяжении всего исследованного периода развития эмбриональной печени значительно увеличиваются размеры клеток, величина же ядер, напротив, уменьшается, взаимозависимо обуславливая уменьшение показателей ядерно-плазменного отношения.

Рядом авторов был описан процесс уменьшения в ходе эмбриогенеза средних размеров ядер клеток спинальных ганглиев [25, 27, 43, 44], клеток печени и поджелудочной железы [28, 31, 42, 47], клеток соматической мускулатуры и нервных клеток [6]. Эти же авторы отмечали, что процесс уменьшения размеров ядер не сопровождается пропорциональным уменьшением размеров всей клетки, следствием чего является увеличение плазменно-ядерного отношения.

Таким образом, наши данные подтверждают сведения, полученные ранее о том, что между степенью специализации (дифференцировки) клетки и уровнем отношения массы цитоплазмы к массе кариоплазмы существует зависимость, определяемая ходом процесса дифференцировки.

Действительно, резкое увеличение преобладания цитоплазмы над ядром в клетках печени утиных эмбрионов связано с активацией их гликогенообразовательной функции, которая приходится на начало плодного периода [13].

Уменьшение средних размеров ядер гепатоцитов хорошо согласуется также и с уменьшением средних количеств ДНК, приходящейся на одно ядро, что, по мнению Магакяна [10, 12], обусловлено сокращением относительного количества полиплоидных клеток в развивающихся эмбриональных тканях с возрастом.

Т а б л и ц а

Изменение размерных параметров гепатоцитов в эмбриогенезе пекинской и мускусной уток

Возраст эмбрионов, сутки	Пекинская утка			Мускусная утка		
	размеры		показатели ядерно-плазменных отношений	размеры		показатели ядерно-плазменных отношений
	клеток	ядер		клеток	ядер	
8	$23,8 \pm 0,32$	$8,79 \pm 0,52$	$0,577 \pm 0,015$	$28,4 \pm 0,53$	$12,40 \pm 0,29$	$0,723 \pm 0,023$
12	$24,2 \pm 0,42$	$8,49 \pm 0,16$	$0,452 \pm 0,011$	$30,9 \pm 0,52$	$10,76 \pm 0,18$	$0,665 \pm 0,018$
17	$29,0 \pm 0,52$	$7,96 \pm 0,16$	$0,404 \pm 0,010$	$30,9 \pm 0,59$	$8,05 \pm 0,16$	$0,415 \pm 0,015$
25	$35,5 \pm 0,65$	$7,10 \pm 0,14$	$0,253 \pm 0,009$	$33,1 \pm 0,55$	$7,06 \pm 0,12$	$0,285 \pm 0,007$
28	$37,0 \pm 0,61$	$6,61 \pm 0,13$	$0,325 \pm 0,009$	$38,1 \pm 0,62$	$5,81 \pm 0,09$	$0,187 \pm 0,004$
34—35	—	—	—	$39,1 \pm 0,74$	$6,03 \pm 0,12$	$0,199 \pm 0,006$

Примечание: все данные в условных сравнимых единицах.

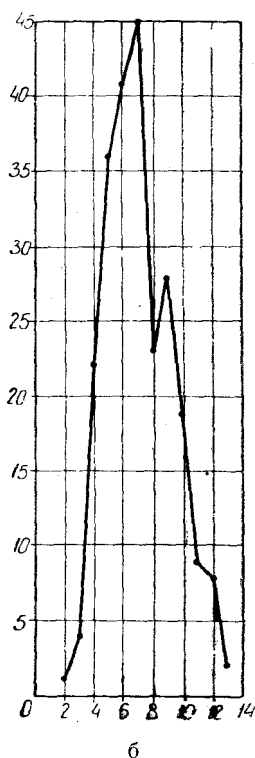
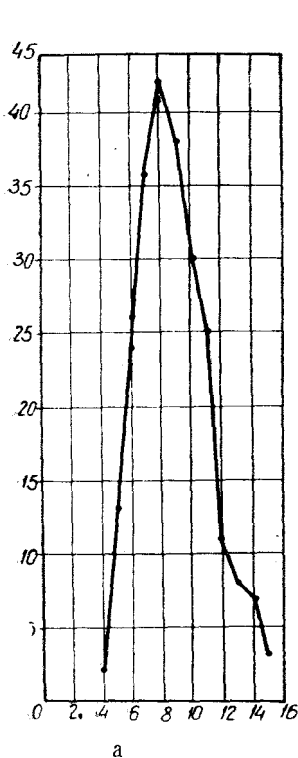


Рис. 1. Вариационная кривая размеров ядер печени эмбрионов пекинской утки на 8 (а) и 28 (б) сутки. По оси абсцисс — размеры ядер, ординат — частота встречаемости.

Интересно, что процесс изменений размерных показателей гепатоцитов у эмбрионов пекинской и мускусной уток, несмотря на общие тенденции, идет не совсем идентично, согласуясь с генотипическими факторами. Так, величина клеток печени эмбрионов пекинской утки за более короткий период (8—28 сутки) увеличивается в 1,55 раза, в то время как у эмбрионов мускусной утки за время с 8 по 34—35 сутки величина клеток

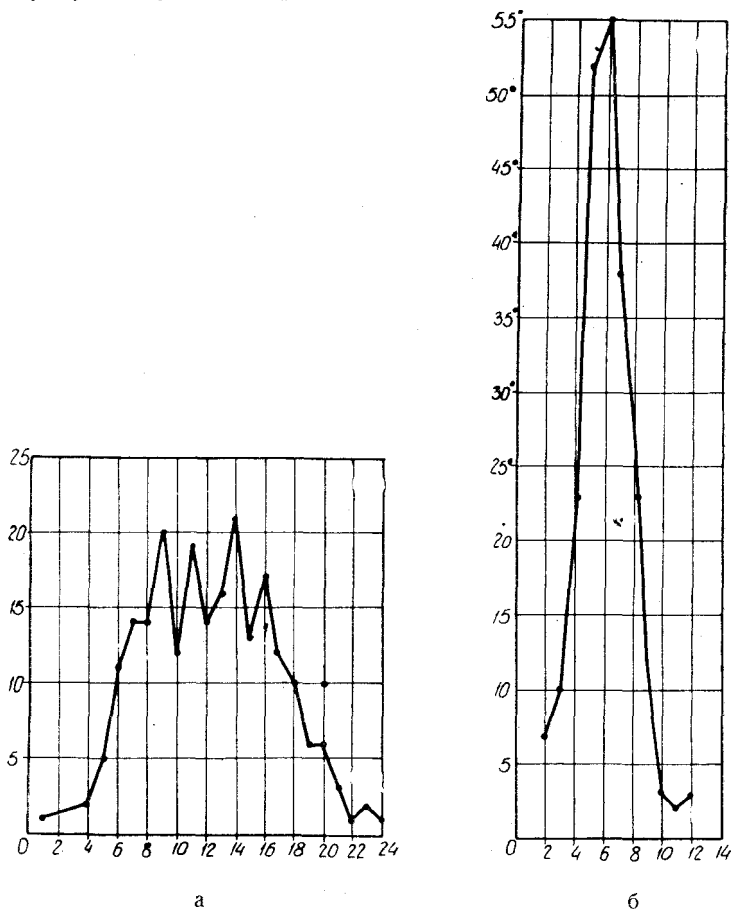


Рис. 2. Вариационная кривая размеров ядер печени эмбрионов мускусной утки на 8 (а) и 34 (б) сутки. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

возрастает лишь в 1,38 раза. Размеры же ядер за тот же отрезок времени соответственно уменьшаются в 1,33 и 2,05 раза, что отражается специфическим образом и на ядерно-плазменном отношении. Последнее у пекинских эмбрионов, уступая в начале исследованного периода мускусным, оказывается большим к моменту вылупления.

Необходимо отметить, что такой же видоспецифический характер проявляется и в показателе эксцессивности (или высоковершинности) распределения эмпирических данных по величине ядер. Еще Вермелем [1, 2] и Новиковым [16] было отмечено, что ядра менее дифференцированных клеток имеют кривую распределения, близкую к нормальной, в то

время как в процессе дифференцировки все более выявляется «эксцесс» вариационной кривой. Наши данные, подтверждая это наблюдение (рис 1, 2), свидетельствуют также и о том, что у эмбрионов мускусной утки эксцессивность вариационной кривой размеров ядер проявляется позже, чем у более быстро развивающихся эмбрионов пекинской утки.

Изложенное позволяет сделать несколько обобщений. Прежде всего о том, что параметрические зависимости размерных показателей клеток, отражая процессы их морфофункциональной дифференцировки, могут служить критериями при сравнении степени специализации в развитии органа или ткани. Наряду с этим они могут быть использованы при сравнительном анализе действия генотипических факторов («проявления генов»), определяющих специфический характер процесса развития эмбрионов того или иного вида животных. Наличие связи между степенью специализации клетки и ее ядерно-плазменным отношением позволяет предполагать, что суть этой зависимости заключается в увеличении относительного (в нашем случае абсолютного) объема цитоплазмы за счет развития в ней различных молекулярных структур, выполняющих специальные функции в дифференцированных клетках. Однако этот вопрос в силу своей недостаточной изученности требует дальнейшего разрешения.

Институт зоологии
АН АрмССР

Поступило 10 III 1969 г.

Ս. Ռ. ՄԱԿԱՐՅԱՆ, ՅՈՒ. Ա. ՄԱԳԱԿՅԱՆ

ԼՅԱՐԴԻ ՀԻՍՏՈԳԵՆԵՉՈՒՄ ԲՋԻՋՆԵՐԻ ԿՈՐԻՉԱ-ԲՋՋԱՀՅՈՒԹԱՅԻՆ ՉԱՓՍԵՐԻ ՊԱՐԱՄԵՏՐԻԿ ԿԱԽՎԱԾՈՒԹՅԱՆ ՄԱՍԻՆ

Ա մ փ ո փ ո լ մ

Աշխատության մեջ որոշվել են լյարդի բջիջների և կորիզների չափսերը, ինչպես նաև կորիզա-բջջահյուսվածքի հարաբերությունը պեկինյան ու մշկաբաղերի սաղմնային զարգացման 8, 12, 17, 25-րդ օրերին և ձվից դուրս գալու ժամանակ: Ցույց է տրված, որ լյարդի հիստոգեննզն ուղեկցվում է բջիջների չափսերի մեծացմամբ և կորիզների նվազմամբ, որի հետևանքով փոքրանում են կորիզա-բջջահյուսվածքի հարաբերության ցուցանիշները: Որոշված է նաև բջիջների մասնագիտացման աստիճանի և նրանց կորիզա-բջջահյուսվածքի հարաբերության միջև կապի առկայությունը: Հավանական է, վերջինիս առկայությունը հետևանք է բջջահյուսվածքի ծավալի մեծացման ի հաշիվ բջջում զարգացող նյութերի: Այդ երևույթները պեկինյան և մշկաբաղերի սաղմերի զարգացման ընթացքում ընթանում են ոչ նույնակերպ՝ առաջինների մոտ լյարդի բջիջների չափսերը մեծանում են արագորեն, քան մշկաբաղերի մոտ, հարաբերակցվելով պեկինյան բաղերի լյարդի զարգացման ավելի բարձր ինտենսիվության հետ:

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Вермель Е. М. В сб. Рост животных, 107, Биомедгиз, 1935.
2. Вермель Е. М. Уч. зап. Московск. гос. пед. ин-та, **25**, 1, 1940.
3. Вибе К. Г. Цитология, **3**, 2, 1961.
4. Гундобин Н. П. Особенности детского возраста. С.-Петербург., 1906.
5. Иванова В. Ф. Архив анат., гистол. и эмбриол., **44**, 10, 1963.
6. Клишов А. А. Архив анат., гистол. и эмбриол., **47**, 8, 1964.
7. Кравченко А. И. Изменение ядерных (клеточных) размеров в процессе эмбриогенеза *Triton taeniatus* L., Дисс. М., 1947.
8. Кравченко А. И. Архив анат., гистол. и эмбриол., **47**, 7, 1964.
9. Лунц А. М. Бюлл. exper. биол. и мед., **21**, 1—2, 1946.
10. Магакян Ю. А. В сб. Вопросы биофизики и теоретич. биологии, Тбилиси, **3**, 1969 (в печати).
11. Магакян Ю. А., Макарян С. Р. Известия АН АрмССР (биол. науки), **14**, 12, 1961.
12. Магакян Ю. А., Маркарян Р. Н., Петросян А. В. Цитология, **11**, 3, 1969.
13. Макарян С. Р. Известия АН АрмССР (биол. науки), **18**, 9, 1965.
14. Макарян С. Р. Зоологический сб., Тр. Зоол. ин-та АН АрмССР, **14**, 133, 1966.
15. Мильман М. С., Левина И. С. Журн. теорет. и практич. мед., Баку, **1**, 1—2, 1924.
16. Новиков М. Б. Тр. Астраханск. гос. мед. ин-та, **11**, 109, 1954.
17. Пашкова В. С. Тр. Крымского мед. ин-та, Симфер., **20**, 190, 1958.
18. Романова Л. К. Тр. МОИП, отд. биол., **2**, 121, 1961.
19. Рябинина З. А. В сб. Регенерация и клеточн. размнож. у животных, М., 56, 1964.
20. Хесин Я. Е. Размеры ядер и функциональное состояние клеток. М., 1967.
21. Шувалова Т. А. Уч. зап. Ленингр. гос. пед. ин-та, **110**, 75, 1955.
22. Щелкунов С. И. Архив анат., гистол. и эмбриол., **42**, 6, 1962.
23. Щелкунов С. И. Архив анат., гистол. и эмбриол., **44**, 5, 1963.
24. Boveri Th. Zellenstudien. Heft V, Jena, 1905.
25. Busacca A. Arch. ital. di anat. e di embryol., **15**, 265, 1916.
26. Clara M. Z. mikr.-anat. Forsch., **22**, 145, 1930.
27. Cruz A. R., Lison L. Compt. rend. Acad. Sci., (Paris), **245**, 21, 1957.
28. Dick D. A. T. Nature, **177**, 4501, 1956.
29. Drisch H. Ergebn. d. Anat. u. Entwicklungsgesch., **8**, 697, 1899.
30. Erdmann Rh. Ergebn. d. Anat. u. Entwicklungsgesch., **18**, 844, 1910.
31. Franzini C., Sorrentino R., Mezzetti P. Tumori, **40**, 4, 1954.
32. Godlewski E., Jr. Roux' Archiv Entwicklungsmech., **30**, 81, 1910.
33. Hamburger V. Am. Scientist, **45**, 1957.
34. Hartmann M. Allgemeine Biologie. Jena, 1933.
35. Heiberg K. A. Z. Krebsforschung, **30**, 60, 1929.
36. Hertwig R. Biol. Zentralbl., **23**, 2—3, 1903.
37. Hertwig R. Archiv Zellforsch., **1**, 1, 1908.
38. Jacoby W. Roux' Archiv Entwicklungsmech., **106**, 124, 1925.
39. Jacoby W. Z. mikr.-anat. Forsch., **38**, 161, 1935.
40. Jacoby W. Roux' Archiv Entwicklungsmech., **141**, 584, 1942.
41. Iversen S. Acta anat., **27**, 4, 1956.
42. Iversen S., Thamsen A. Acta pathol. et microbiol. Scand., **33**, 2, 1956.
43. Levi G. Arch. ital. di anat. e di embryol., **7**, 1908.
44. Levi G. Ergebn. d. Anat. u. Entwicklungsgesch., **26**, 87, 1925.
45. Painter T. S. J. Exptl Zool., **50**, 3, 1928.
46. Poss M. H., Flaharty I. M. Stain Technol., **35**, 6, 1960.
47. Sorrentino R. Ricerca Sci., **26**, 1, 1956.
48. Trombetta V. Bot. Rev., **8**, 5, 1942.
49. Voss H. Z. Zellforsch., **7**, 2, 1928.