

Н. ШЕСТОПАЛОВА

К ВОПРОСУ О КАМБИАЛЬНОСТИ ГЛАДКОЙ МУСКУЛАТУРЫ

(Представлено академиком И. И. Шмальгаузенем 24 VII 1947)

В настоящее время большинством авторов признается, что гладкая мускулатура в онтогенезе может происходить из различных источников. В тех случаях, когда гладкая мускулатура развивается из мезенхимы, считается, что она не резко отличается от соединительной ткани, клетки которой могут давать начало клеткам гладкой мускулатуры. Поэтому вопрос о камбиальности гладкой мускулатуры и о ее происхождении при регенерации представляется весьма интересным.

Все имеющиеся в литературе данные по интересующей нас проблеме можно свести к двум основным гипотезам. Одни авторы утверждают, что в мышечной ткани в течение всего онтогенеза по мере старения мышечных клеток сохраняется возможность их возобновления. Другие развивают гипотезу постоянства раз образовавшихся мышечных клеток. Последняя гипотеза, высказываемая Cowdry (¹), не может быть поддержана, поскольку имеются доказательства сращения сосудистых стенок крупных сосудов. Показано, что в этом процессе принимают участие клетки миобластов, из которых развиваются мышечные клетки.

Что касается первой гипотезы, то и здесь имеются значительные расхождения во взглядах, которые можно сформулировать следующим образом:

1. Новообразование клеток гладкой мускулатуры может осуществляться за счет различных элементов соединительной ткани. Здесь можно различать два главных направления: а) новообразование может осуществляться за счет дифференцированных элементов соединительной ткани (^{2, 3}), или б) это происходит за счет превращения камбиальных клеток соединительной ткани (^{4, 5}).

2. Новообразование гладко-мышечных клеток может осуществляться путем обособления в раннем онтогенезе собственных камбиальных клеток. Однако и здесь имеются две возможности: камбиальные клетки могут быть вынесены наружу, т. е. могут располагаться обособленно от пласта мышечных клеток, или же мышечные клетки наподобие клеток многих эпителиев могут сохранять способность к образованию миобластов и к последующему делению. В этом отношении много интересных данных получено в школе Заварзина (⁶), в частности Щелкуновым (^{7, 8}).

Чтобы пополнить сведения по интересующей нас проблеме, мы предприняли исследование процесса регенерации кишечной стенки. При этом мы прежде всего пытались установить те клеточные источники, за счет которых происходит восстановление элементов гладкой мышечной ткани в мышечной оболочке кишечной трубки.

Материал и методика. Первая серия опытов проведена на аксолотлях. Для опытов мы брали аксолотлей одного возраста. Из

стенки двенадцатиперстной кишки вырезался небольшой кусочек величиной около 2 мм, захватывающий все слои кишечника. На ранку накладывался тампон, смоченный раствором Рингера. После этого животное с открытой брюшиной оставлялось на операционном столе в течение 5 мин. За это время края ранки, вследствие сокращения мускулатуры, расправлялись и сходились. После этого тампон снимался.

Закрытие нанесенного дефекта происходило быстро, так как через 2—3 дня аксолотли уже принимали пищу. Оперированные животные выдерживались в течение 3 мес. Фиксация производилась через 3, 6, 12, 18 час., 1, 2, 4, 6, 12, 14, 20, 28, 32, 44, 50, 63, 80, 90 дней. Для фиксации употреблялась жидкость ценкер-формол. Срезы окрашивались: азокармин по Heidenhain'у, железный гематоксилин по Heidenhain'у с докраской пикрофуксином и азур-эозин.

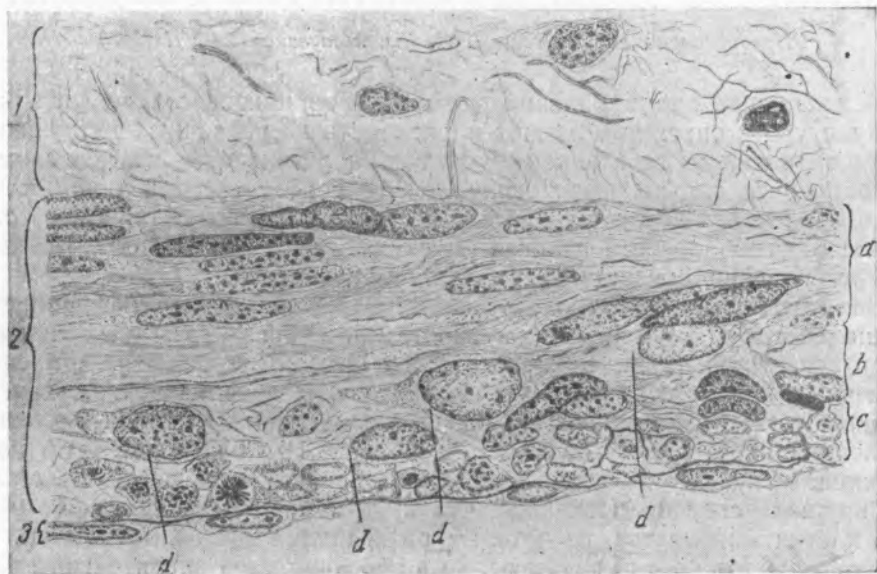


Рис. 1. Поперечный разрез стенки двенадцатиперстной кишки аксолотля. 20 дней регенерации:

1 — подслизистая оболочка; 2 — мышечная оболочка; 3 — серозная оболочка; а — кольцевой слой мускулатуры; б — слой промежуточный с камбиальными клетками; с — слой продольной мускулатуры; d — миобласты

Нормальное строение тонкой кишки аксолотля. Стенка тонкой кишки у аксолотля, как и у всех позвоночных, состоит из четырех типичных оболочек. Предметом нашего исследования были процессы, развертывающиеся в мышечной оболочке. Как известно, она состоит из двух слоев гладко-мышечной ткани: внутреннего — циркулярного и наружного — продольного. Между ними располагается нервное сплетение и разветвление кровеносной сети. По ходу сосудов естественно располагается и адвентициальная ткань. Слои гладко-мышечной ткани образованы пучками гладко-мышечных клеток, отделенных прослойками промежуточного вещества. Гладкая мышечная клетка имеет форму веретеновидно-вытянутого волокна с очень длинными узкими концами. Размеры их значительно варьируют: клеточное тело определяется в 200—700 μ в длину и 5—23 μ в ширину. Размер ядра: 50—100 μ в длину и 4—20 μ в ширину. Основная масса саркоплазмы заполнена миофибриллами, располагающимися по всей клетке равномерно. Миофибриллы лучше всего заметны при сокращении клеток. Клетки плотно упакованы, но всегда между ними можно обнаружить промежуточное вещество. В нем можно обнаружить тончайшие колла-

теновые, эластические и аргирофильные волокна. Волокна обвивают клетки в продольном, поперечном и косом направлениях и образуют вокруг каждой клетки сетчатый футляр.

Мы не можем подтвердить описаний Heidenhain'a (⁹) о наличии чехлов, образованных из основного вещества вокруг каждой клетки и связанных между собой поперечными перемычками.

Как осуществляется соединение клеток друг с другом, на срезах рассмотреть не удастся. Выяснению этого вопроса будет посвящено специальное сообщение. Сейчас только укажем, что клетки соединяются друг с другом своими концами. Боковых связей, подобных плазматическим мостикам эпителия, мы не обнаружили. Очень важно отметить характер отграничения мышечной оболочки от соседних с ней оболочек. На препаратах отчетливо видно, что между поверхностью кольцевого слоя мышечной оболочки и граничащей с ним подслизистой имеется резкий переход. Продольный мышечный слой от покрывающей его серозной оболочки отграничивается ясно выраженной волокнистой мембраной.

Изменения, происходящие в раневом участке стенки тонкой кишки после нанесения раны. На препаратах можно установить, что вырезанный участок заполняется своеобразной пробкой из вывернувшихся наружу ворсинок, снаружи обычных покрытых фибрином, который склеивает эту «тканевую пробку» с краями раны. В мышечной оболочке около краев раны наблюдается сокращение клеток и их дегенерация. Позднее процесс дегенерации распространяется во все стороны раны и захватывает на поперечных срезах примерно полукруглости мышечной оболочки. Очень характерно, что в местах, не затронутых процессами дегенерации, происходит стаз в сосудах и они расширяются. В дальнейшем в измененных участках кишечной стенки, близких к краям раны, разворачивается воспалительный процесс. Пораженный участок наводняется кровяными и соединительнотканными элементами и в первую очередь полинуклеарами. Они встречаются под фибрином, в веществе «тканевой пробки» и в распадающихся частях мышечной оболочки. Их появление сопровождается растворением образовавшихся здесь уплотнений тканей. Несколько позже появляются лимфоидные элементы и макрофаги. Процессы дегенерации и резорбции гладкой мускулатуры у аксолотля протекают медленно и продолжаются примерно до двух месяцев. В это же время от неповрежденных и не затронутых дегенерацией участков кишечной стенки начинаются восстановительные процессы. Прежде всего клетки мезотелия серозной оболочки, размножаясь митотическим путем, начинают перемещаться по направлению к центру раны, затягивая, таким образом, ее наружную поверхность. Одновременно под клетками мезотелия образуется волокнистая мембрана. В мышечной оболочке, не затронутой процессами дегенерации, значительно увеличивается количество промежуточного вещества, благодаря чему удается видеть отдельные мышечные клетки. Отчетливо видны совершенно ровные, гладкие их края. Отметим, что в этот период очень характерно резкое обособление кольцевого и продольного мышечных слоев друг от друга прослойкой соединительной ткани. Между ними располагаются клетки, которые мы с полным основанием можем принять за миобласты. Среди этих клеток наблюдаются кариокинетические фигуры. Первая кариокинетическая фигура была обнаружена на стадии 6 дней в участке, расположенном почти на противоположном конце от раны. На стадии 12 дней количество митозов возрастает. А в последующих стадиях их становится еще больше. Таким образом, митозы вначале встречаются в участках, расположенных далеко от раны, затем, по мере очищения последней от некротических масс и продвижения сюда миобластов, они

начинают встречаться все ближе к ее краям. На поздних стадиях регенерации митотическую деятельность можно констатировать по всей толще мышечной оболочки.

По мере увеличения клеток в описываемом промежуточном слое резкое обособление кольцевого и продольного мышечных слоев начинается постепенно сглаживаясь за счет увеличения миобластов между ними. В дальнейшем, за счет присоединения миобластов к мышечным слоям толщина каждого слоя увеличивается и соответственно уменьшается промежуточное вещество между клетками. К 80 дням вырезанный участок заменяется вновь образованной гладкой мышечной тканью. Среди вновь образованных гладких мышечных клеток здесь все еще наблюдаются миобласты. К 90 дням вся наружная мышечная оболочка имеет строение, близкое к нормальному.

Таким образом, регенерация как продольного, так и кольцевого слоев происходит за счет миобластов, появляющихся в промежуточном слое между обоими слоями. Возникает вопрос, какова их природа и каково происхождение. Проведенное нами изучение позволяет прийти к следующим заключениям. Миобласты возникают из клеток, очень близких к камбиальным клеткам соединительной ткани, но отличаются от них тем, что они располагаются не только по ходу мелких сосудов и капилляров. Они более крупны и имеют слегка вытянутую форму. Мы склонны трактовать их как специфические камбиальные клетки для гладкой мускулатуры. Кроме того, мы должны указать еще на один возможный источник их возникновения. На ранних стадиях, когда еще имеется резкое обособление кольцевого и продольного мышечных слоев, в каждом из этих слоев, среди мышечных клеток, прилежащих к пораженному участку, обнаруживаются митозы. Очевидно, молодые мышечные клетки, не закончившие своей дифференцировки, обладают способностью делиться митотически.

Характерно, что в местах соприкосновения мышечной оболочки с подслизистой и серозной оболочками никаких изменений не происходит. Граница между ними все время остается отчетливо резкой. Следовательно, клетки соединительной ткани, входящие в состав подслизистой и серозной оболочек, в регенераторных процессах мышечной оболочки участия не принимают.

Из проведенных наблюдений мы должны сделать следующие выводы:

1. В гладкой мускулатуре наружномышечной оболочки тонкой кишки аксолотля между кольцевым и продольным слоями имеется слой клеток, обнаруживающий камбиальные свойства. Из этих клеток возникают миобласты. Восстановление утраченной и дегенерировавшей части гладкой мышечной ткани осуществляется как за счет этих камбиальных клеток, так и за счет молодых мышечных клеток.

2. Процессы восстановления у аксолотля протекают очень медленно.

Поступило
24 VI 1947

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ E. V. Cowdry, Problem of Ageing, Baltimore, 1942. ² H. Stieve, Z. f. mikr-anat. Forsch., 17, 371 (1929). ³ Schaffer, Z. f. Zool., 66, 214 (1899). ⁴ A. Kölliker, Mikroskop. Anatomie, 2, 129 (1854). ⁵ A. Benninchoff, Z. f. Zellforsch. u. mikr. Anat., 4, 125 (1936). ⁶ А. Заварзин, Арх. анат., гист. и эмбр., 19, в. 3, 333 (1938). ⁷ С. Шелкунов, Арх. биол. наук, 37, в. 3, 609 (1935). ⁸ С. Шелкунов, Арх. анат., гист. и эмбр., 17, № 1 (1937). ⁹ M. Heidenhain, Handb. d. Anat. d. Menschen, 8, 519 (1911).