

З. С. КАЦНЕЛЬСОН

**К ВОПРОСУ О СТРОЕНИИ МИОФИБРИЛЛ
ПОПЕРЕЧНОПОЛОСАТОЙ СКЕЛЕТНОЙ МЫШЕЧНОЙ ТКАНИ**

(Представлено академиком И. И. Шмальгаузенем 13 VI 1947)

В современной гистологии утвердилось более или менее общепринятое представление о строении миофибрилл поперечнополосатых мышц. Это представление было оформлено в монографии Гейденгайна (1), разделившего структуры, обуславливающие исчерченность миофибрилл, на два класса. К первому классу Гейденгайн относит так называемые инофрагмы: полоски Z (телофрагмы) и полоски M (мезофрагмы). Вторым классом обнимает диски J и Q, образующие фибриллы, «которые своим построением в поперечные ряды обуславливают другую часть феномена поперечной исчерченности». В основном это представление вошло и в новейшую сводку по гистологии мышечной ткани Хэгквиста (2) и излагается во всех руководствах.

Исследования автора по гистогенезу поперечнополосатых мышц у хвостатых амфибий (3-5) показали, что это представление не вполне согласуется с гистогенетическими данными. Эти данные были дополнены исследованием дефинитивных поперечнополосатых мышц у ряда других объектов*: ланцетника (*Branchiostoma lanceolatum*), ската (*Raja clavata*), костистых рыб (вьюна *Misgurnus fossilis*), присоски (*Lepadogaster* sp.), головастика лягушки (*Rana temporaria*), тритона (*Triturus vulgaris*), а из членистоногих — домового паука (*Tegegnaria domestica*). Исследованы мышцы на препаратах, фиксированных разнообразными методами (жидкости Ценкера, Хелли, хромово-уксусная смесь, смесь Фоля, смесь Ленгоссека, жидкость Гейденгайна-SUSA и некоторые другие). Для окраски применялись преимущественно гематоксилин по Гейденгайну, иногда с различными подкрасками, окраска по Маллори, а также тионин-фуксин-ауранция и сафранин-пикроиндиго-кармин.

Полоска M, согласно схеме Гейденгайна, представляет собою мезофрагму — тонкую пластинку, пересекающую темный диск Q. Кроме этого образования, авторы описывали светлую полоску, более широкую, чем мезофрагма, делящую на две половины диск Q и обозначаемую как Qh. Хэгквист рассматривает полоски M и Qh под общей рубрикой добиевской полоски. При этом Хэгквист отмечает, что трудно решить, бывает ли действительно видна мезофрагма, как ее описывал Гейденгайн, или же собственно имеется только светлая полоска которая лишь при известных функциональных состояниях может пересекаться поперечной линией.

* Препараты были продемонстрированы на заседании Ленинградского общества анатомов, гистологов и эмбриологов 22 III 1947.

На своих препаратах я ни разу не видел мезофрагмы (полоска М) так, как ее описывает Гейденгайн. В развивающихся мышцах, после гомогенной стадии, появляется прежде всего разделение на диски J и Q. Это положение я мог проверить на громадном числе препаратов у хвостатых и бесхвостых амфибий, а также у рыб. Затем в развивающихся мышцах еще на ранних стадиях можно видеть разделение диска Q на две полосы, разграниченные светлой линией, которую я в прежних своих работах (^{4,5}) обозначал как полоску М. Никакой мезофрагмы, связанной с сарколеммой, как это описывает Гейденгайн, на препаратах никогда не видно, и сама светлая полоска появляется задолго до образования сарколеммы. Поэтому автор считает излишним, по крайней мере для скелетных мышц, различать структуры М и Qh, оставив обозначение Qh (М) за светлой полоской, разделяющей диск Q. При этом нужно отказаться от представления о полоске Qh (М) как о мезофрагме, которая может быть сопоставлена с полоской Z (телофрагмой). Это структуры совершенно различного порядка, и нет основания объединять их в класс инофрагм, как это делается со времени работ Гейденгайна.

Собственно и сам Гейденгайн не дает вполне убедительных изображений полоски М в виде мезофрагмы. Он изображает ее только на рисунках 346 и 354, относящихся к мышцам личинки тритона с резко выделенными миофибриллами, но уже на сводной схеме на рис. 348 видна лишь светлая полоска. В сводке Хэгквиста вообще нет ни одного убедительного рисунка мезофрагмы. Д'Анкона (⁶) также отмечает, что в живом состоянии не видно линии М, и она не может быть рассматриваема как типичная структура поперечнополосатых мышц.

Итак, нужно притти к выводу, что типичной структурой (видной, однако, не всегда, см. ниже) является лишь светлая полоска, пересекающая диск Q и не имеющая никакого отношения к сарколемме, за которой и предлагается оставить обозначение Qh (М) ввиду того, что в литературе она описывалась то под обозначением Qh, то под обозначением М. В отличие от этой обычной структуры, мезофрагма Гейденгайна в норме в скелетных мышцах не видна.

Д'Анкона считает, что главным элементом поперечной исчерченности у членистоногих и позвоночных является полоска Z. Я не могу присоединиться к этому взгляду. Равным образом я не могу подтвердить наблюдения Уид (⁷) над развитием мышц у цыпленка, считающей, что полоска Z появляется раньше, чем выявляются диски J и Q. На развивающихся мышцах амфибий с полной ясностью видно, что вначале полоски Z нет. Появляются лишь диски J и Q, а также полоска Qh (М). Только позже развивается и полоска Z, которая долгое время может отсутствовать. Поэтому с генетической точки зрения структура эта не может рассматриваться в качестве главного элемента исчерченности миофибрилл. Связь полоски Z с сарколеммой, описанная многими авторами, действительно существует, в этом я мог убедиться многократно и на своих препаратах. Но первично полоска эта появляется в отдельных фибриллах, что с полной отчетливостью мне пришлось констатировать на мышцах личинок лягушки, подвергнутых воздействию литиевых солей (⁸). Возникнув первоначально в отдельных фибриллах, эта полоска при образовании мышечного волокна продолжается и в виде интерфибриллярной структуры, а в дефинитивных мышцах действительно пересекает все волокна, связываясь с сарколеммой, как это описывает Гейденгайн.

На препаратах, окрашенных по Маллори, я мог подтвердить наблюдение Хэгквиста, что полоска Z окрашивается по типу коллагеновых структур в синий цвет, в то время как диски Q приобретают буроватую окраску. Поэтому представляется вероятным взгляд Хэгквиста, рассматривающего полоску Z как коллагеноподобную структуру, имею-

щую архитектурное значение в строении мышечного волокна и не связанную непосредственно с его фибриллярной основой.

В связи с рассмотрением вопроса о структуре миофибрилл нельзя не отметить исключительной вариабильности их строения на микроскопических препаратах. На своем материале я мог насчитать, по меньшей мере, 9 типов строения мышечных волокон: 1) волокна с ясной продольной фибриллярностью, но без исчерченности; 2) волокна с отчетливыми фибриллами, исчерченность которых обусловлена дисками J и Q; 3) такие же волокна, но дополнительно с полоской Qh(M); 4) волокна с отчетливыми фибриллами, разделенными на диски J и Q с полоской Z; 5) волокна с отчетливыми фибриллами с дисками J и Q и полосками Qh(M) и Z; 6) волокна без отчетливой фибриллярности, исчерченность которых обусловлена только полоской Z; 7) волокна без отчетливых фибрилл, сплошь пересеченные дисками J и Q; 8) такие же волокна, но с исчерченностью, обусловленной как дисками J и Q, так и полоской Z; 9) волокна без отчетливых фибрилл, сплошная исчерченность которых обусловлена дисками J и Q, а также полосками Z и Qh(M). Особенно важно, что приведенные варианты строения не являются видовыми и не определяются различием методики микроскопического исследования: видеть их можно на одном и том же объекте и при одной и той же обработке.

Современная гистология не умеет пока объяснить эту вариабильность в строении мышечного волокна, равно как и вообще не умеет объяснить сложности строения миофибрилл и их структур, видимых на микроскопических препаратах. Несмотря на многие предложенные гипотезы, даже значение дисков J и Q остается неясным, особенно если принять во внимание, что в культурах *in vitro* кусочки сердца продолжают сокращаться и после того как исчезает всякий намек на типичную поперечную исчерченность сердечной мышцы.

В связи с этим морфолог не может пройти мимо новых данных по биохимии мышц, полученных школой Szent-Györgyi (9). По этим данным, мышечная фибрилла состоит из двух белковых компонентов. Оба они в растворе характеризуются низкой вязкостью, но соединение этих двух белков образует вязкий комплекс. За одним из этих белков сохраняется название миозина, второй получил название актина, а их комплекс актомиозина. Актин может существовать как в глобулярной, так и в фибриллярной форме, но лишь фибрилла актомиозина способна к сокращению. По представлениям Szent-Györgyi, актин образует длинные нити, а миозин располагается вокруг этих нитей в виде спирали. Только такое представление, по его мнению, удовлетворяет требованиям современных биохимических представлений о строении мышечной фибриллы.

Szent-Györgyi не касается вопроса о морфологии фибрилл в связи с этими новыми данными. Кедровский (10) отмечает, что «кажется весьма вероятным, что миозин присутствует только в анизотропных члениках, а актин образует непрерывную структуру фибрилл». Это соображение представляется весьма вероятным и приходится признать, что данные Szent-Györgyi ставят на очередь вопрос о пересмотре старых представлений о строении поперечнополосатых мышечных фибрилл. На основании этих данных возможно рассматривать фибриллы не как членистые структуры, состоящие из изо- и анизотропных члеников, а как непрерывные нити, построенные из фибриллярного актина и обвитые тесными спиралями миозиновой нити. В таком случае диск Q надо рассматривать как оптические отрезки миозиновой спирали, а диски J как просвечивающие между спиралями миозина участки актиновой нити. Надо отметить, что, рассматривая отдельные мышечные фибриллы, мы видим собственно только темные диски Q, а боковых границ дисков J

не видно, они представляются неокрашенными (оптически пустыми) участками между дисками Q. Очевидно, миозин представляет собой хромофильный белок, в то время как актин является хромофобным белком. В развитии этого представления полоску Qh(M) надо рассматривать не как мезофрагму, а как отражение раздвоения миозиновой спирали. Повидимому, эта спираль миозина всегда двойная, но не всегда это раздвоение выявляется и, в зависимости от этого, то видны только диски J и Q, то последние пересечены полоской Qh(M). Фибриллярное строение волокон, на которых не выявляется исчерченности, можно объяснить превращением фибрилл в состояние актомиозина, при котором утрачивается хромофильность миозиновой нити. Волны сокращения, резко закрашиваемые на препаратах, в свете этих данных можно рассматривать как переход актина в глобулярное состояние, с выделением диффузного миозина, обуславливающего сплошную закрашку этих участков мышечного волокна.

Автор вполне сознает трудность перехода от биохимических представлений к морфологическим картинам микроскопических препаратов, а отсюда и гипотетичность предлагаемой схемы строения миофибрилл. Но нельзя не учитывать, что старое представление никак не может объяснить вариабильности строения миофибрилл. Приходится искать других путей для объяснения морфологических фактов. Приведенное представление может объяснить если и не все, то некоторые варианты строения мышечного волокна. Поэтому основанная на новых биохимических данных схема строения фибрилл может быть рассматриваема в качестве рабочей гипотезы, и в виде таковой она и предлагается для обсуждения.

Кафедра общей биологии
Военно-Морской Медицинской Академии

Поступило
26 V 1947

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ M. Heidenhain, Plasma und Zelle, 2 Lief., 1911. ² G. Häggqvist, Möllendorff's Handb. d. mikr. Anat., 2, 3 (1931). ³ Z. S. Katznelson, Anat. Rec., 61, 1 (1934). ⁴ З. С. Кацнельсон, ДАН, 4, (9), № 1—2 (1935). ⁵ Z. S. Katznelson, Z. mikr.-anat. Forsch., 40, 3 (1936). ⁶ U. D'Ancona, Arch. Ital. Anat. Embr., 30, 4 (1932). ⁷ I. G. Weed, Z. Zellf., 25, 4 (1936). ⁸ З. С. Кацнельсон, Тр. Военно-морск. мед. акад., 5, 1 (1945). А. N. Szent-Györgyi, Булл. эксп. биол. мед., 20, 1—2 (1945). ⁹ Б. В. Кедровский, Белковая структура клеточного тела изд. АН СССР, 1946.