

Г. М. ЛИТВЕР

**ГИСТОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ МУСКУЛАТУРЫ
СОМАТИЧЕСКОГО ТИПА КОСТИСТЫХ РЫБ НА ПРИМЕРЕ
*MISGURNUS FOSSILIS***

(Представлено академиком И. И. Шмальгаузенем 3 V 1949)

В плане естественной системы тканей, разрабатываемой Н. Хлопиным⁽⁴⁾, задачей данной работы было изучение мионов костистых рыб, специализированных в различных направлениях, с целью выяснения путей их филогистогенеза.

Под мионами позвоночных⁽⁴⁾ понимают сложные, симпластические образования, состоящие из индифферентной протоплазмы и миофибриллярного аппарата, истоком развития которых служит только мышечная пластинка миотомов. Термин „мион“ одновременно указывает на морфологические особенности сократимого элемента и на его происхождение, в то время как понятие „мышечное волокно“ игнорирует эволюционно-генетический принцип. Объектом исследования служили различные отделы следующих мышц соматического типа: *M. M. later. magnus, later. superfic., adductor mandib., intermandibularis*, мышцы парных плавников и стенки желудка. Последние у вьюна частично поперечно-полосатые и, с точки зрения естественной системы тканей, должны быть, повидимому, отнесены к мускулатуре соматического типа.

Изучение продольных и поперечных срезов мышц туловища показало, что мышечные волокна на поверхности и в глубине мышечного слоя резко отличаются друг от друга. Мионы *M. later. magnus*, которые мы называем „белыми“ мионами, так как они образуют белую мускулатуру рыб⁽³⁾, представляют собой бедные саркоплазмой длинные волокна с одним заостренным и другим притупленным концами. На поперечном разрезе эти мионы имеют форму трапеции или треугольника. Они обладают лентовидными фибриллами, располагающимися радиально по периферии волокна, непосредственно под сарколеммой, а в центре — либо беспорядочно, либо рядами. Ядра эллипсоидны, лежат сублемально и только на концах находятся в его толще. Белые мионы характеризуются специфическим прикреплением к сухожилию. На притупленном участке волокна имеются мышечные выступы — сосочки, при помощи которых мионы вступают в связь с септальным сухожилием. Соединительная ткань последнего только снаружи охватывает конец волокна и его сосочки в виде плотного „чулка“, не проникая под сарколемму. Характерным для развития белых мионов служит возникновение непосредственно под сарколеммой кольца лентовидных фибрилл, которые расщепляясь заполняют волокно в направлении от периферии к центру⁽⁵⁾.

Белые мионы не реагируют на ацетилхолин и функционально представляют собой мускулатуру нетонического характера, способную

к сильным сокращениям, но обладающую быстрой утомляемостью⁽²⁾. Мионы *M. later. superfic.* имеют другую структуру. Мы их обозначаем „красными“ мионами. Последние представляют собой узкие, богатые саркоплазмой длинные волокна с заостренными концами. Они прикрепляются к септальному сухожилию двойной связью: часть пучков соединительной ткани миосепты переходит в эндомизию и сарколемму волокон, оплетая их, другие же пучки проникают под сарколемму и вступают в контакт с миофибриллярным аппаратом, охватывая его концевые отделы по всей окружности; однако коллагеновые элементы никогда не переходят в миофибриллы. На поперечном разрезе мионы имеют форму трапеции. Они обладают пучками определенно расположенных лентовидных фибрилл, которые лежат либо строго аксиально, либо эксцентрично, но не достигают сарколеммы — между нею и миофибриллярным аппаратом находится широкий пояс саркоплазмы. Элементы миофибриллярного аппарата образуют различные рыхлые фигуры, простейшей формой которых является кольцо. Ядра овоидной формы неравномерно располагаются в саркоплазме; последняя богата гликогеном. В эндомизии имеется развитая сеть извитых капилляров.

Особенностью эмбриогенеза красных мионов является рост миофибриллярного поля от центра к периферии, однако оно никогда не достигает сарколеммы.

Функционально красные мионы представляют собой тонические мускулы, обладающие малой утомляемостью и поэтому способные к продолжительному действию. На сильно разведенный ацетилхолин они отвечают тоническими сокращениями⁽²⁾. *M. intermandibularis* представляет собой сложную мышцу, которая состоит из белых и красных мионов, распределяющихся в ней своеобразно. Ее вентральная часть образована красными мионами, которые занимают 1/3 толщины всего мускула, а ее дорзальная часть состоит исключительно из белых мионов.

Вся мускулатура плавников вьюна построена из красных мионов, за исключением *Adductor superfic.*, который содержит отдельные группы белых мионов.

Поперечно-полосатые волокна стенки желудка представляют собой длинные (от 3 до 9 мм) и очень узкие (поперечный диаметр не превышает 20 μ) мионы, оканчивающиеся вытянутым острием или же несколькими зубцами. Лентовидные миофибриллы кишечных мионов расположены непосредственно под сарколеммой, беспорядочно по волокну, занимая всю его толщину. Таким образом, эти мионы представляют собой морфологическую разновидность белых мионов туловища и отличаются от последних исключительно своей толщиной, длиной и расположением миофибрилл.

M. adductor mandibul. состоит из 3 частей, из которых каждая имеет свои особенности. Часть A_1 этой мышцы построена главным образом из красных мионов, которые отличаются от красных мионов туловища значительно меньшей толщиной (не превышающей 35 μ) и более узким поясом недифференцированной протоплазмы. Среди этих элементов разбросаны белые мионы; они отличаются от подобных же элементов туловища только своей толщиной. Их размер в поперечном сечении не превышает 30 μ , тогда как мионы туловища достигают поперечника в 196 μ . В части A_2 мионы располагаются зонально, латерально — белые, медиально — красные, причем последние имеют сравнительно небольшой пояс саркоплазмы. Часть A_3 состоит исключительно из белых мионов.

Если столь различные по своей морфологии, функции, эмбриогенезу и локализации элементы мускулатуры соматического типа, как красные, белые и кишечные мионы, развились филогенетически из одного и того же зачатка, то возникает вопрос, что является причиной такой дивергентной эволюции одной и той же сократимой ткани.

Ответ на этот вопрос следует искать в выяснении того, по какому пути шла эволюция мышечной ткани рыб в связи с общей адаптацией к условиям существования в специфической среде обитания и, в частности, пути эволюционной адаптации животного к движению в воде. Последнее сопровождалось физиологической дифференцировкой мышечной системы.

С этой точки зрения интересен морфологический анализ движения вьюна. Последнее принадлежит к „волновым“, при котором отталкивание от воды происходит посредством эластических изгибов тела, в результате чего вдоль туловища распространяется „твердая волна“ (1), сообщающая животному поступательное движение. Основная локомоторная мускулатура вьюна представлена *M. later. magnus*, состоящим из белых мионов. При помощи этой мышцы происходит, соответственно физиологическим свойствам белых мионов, сильное сокращение тела, приводящее его к волнообразным изгибам. Выпрямление тела осуществляет стабилизатор, которым служит позвоночник со своими связками. Белые мионы при этом движении должны сильно сокращаться, чтобы преодолеть сопротивление стабилизатора, но вследствие свойственной им быстрой утомляемости они не могут поддерживать в течение некоторого времени тело животного в волнообразном состоянии, необходимом для отталкивания от воды, так как после сокращения они сразу расслабляются. Поэтому для осуществления „волнового“ движения у вьюна должна была возникнуть какая-то система тонического типа, которая на некоторый период времени удерживала бы тело животного в волнообразном положении. Эту роль берет на себя поверхностная боковая мышца, состоящая из красных мионов. Она не способна согнуть сегменты тела, но может поддерживать их изгибы. Подобное разделение функций мышц было указано Икслюлем для морских ежей, Кноллем для скатов и Келером для рептилий.

Подтверждение предположения, что морфологические особенности мионов мускулатуры соматического типа эволюировали в двух различных направлениях, в связи с необходимой физиологической дифференцировкой на тонические и нетонические мышцы, можно видеть и на других мускулах. Плавники вьюна представляют собой образования, находящиеся в непрерывной деятельности, иначе животное не может сохранять равновесие. В таких органах мышцы должны обладать малой утомляемостью, и действительно, здесь были обнаружены почти исключительно тонические — красные мионы.

Межчелюстная мышца, деятельность которой связана, с одной стороны, с ее участием в процеживании воды через жаберный аппарат и, с другой, с заглатыванием воздуха, необходимого для дополнительного дыхания, состоит из двух типов мионов — вентральных, тонического характера, и дорзальных, нетонических. Последние участвуют в заглатывании воздуха и пищи, в то время как первые играют роль в деятельности жаберного аппарата. Мионы стенки желудка при своем сокращении выполняют функцию быстрого проталкивания заглоченного для дыхания воздуха через кишечник. Для выполнения такого акта в процессе эволюции должна была развиться мускулатура нетонического типа, т. е. состоящая из белых мионов; однако в результате дивергентной эволюции, в связи со своеобразной локализацией они приобрели в стенке желудка строение, отличное от белых мионов туловища.

Обобщая полученные результаты, мы считаем, что мускулатура соматического типа у вьюна дивергентно эволюировала в направлении выработки двух морфо-физиологических типов сократимых элементов — белых и красных мионов, которые отличаются друг от друга по своим свойствам, охватывающим морфологию сократимых элемен-

тов, способ их прикрепления к септальным сухожилиям, эмбриональное развитие и функциональные особенности.

В пределах типа белых мионов, также путем дивергентной эволюции, в связи с локальным развитием части их в стенке кишечника, обособилась специфическая в морфологическом отношении разновидность сократимых элементов, которые мы называем кишечными мионами.

Одной из причин такой дивергентной эволюции мионов, по всей вероятности, надо считать необходимость выработки, в связи с общей историей животного, мышц, обладающих тоническими и нетоническими свойствами.

По каким разнообразным направлениям могла идти дивергентная эволюция красных и белых мионов, нам кажется, показывают структуры различных отделов *M. adductor mandibularis*.

Институт экспериментальной медицины
Академии Медицинских Наук
Ленинград

Поступило
25 IV 1948

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ Л. Зенкевич, Журн. общ. биол., 5 (1944). ² J. von Ledebur u. W. Wunder, Z. vergl. Phys., 21, 236 (1934). ³ L. Ranvier, C. R., 104 (1887). ⁴ Н. Хлопин, Общобиологические и экспериментальные основы гистологии, 1946. ⁵ W. Bühn, Z. Zellforsch., 30, 323 (1940).