

И. Д. ЧЕРНОВА

**ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНО - ГИСТОЛОГИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ
ПОПЕРЕЧНО-ИСЧЕРЧЕННЫХ МЫШЦ РАДУЖИНЫ ПТИЦ
(СФИНКТЕР И ДИЛАТАТОР ЗРАЧКА)**

(Представлено академиком Л. А. Орбели 7 II 1950)

Настоящая работа ставит перед собой следующие задачи:

1. Изучение развития поперечно-полосатых мышечных элементов радужины (сфинктер и дилататор) птиц.

2. Выявление особенностей тонкого строения этих мышц как в нормальных условиях организма, так и в экспериментальных условиях тканевых культур.

3. Изучение иннервации этих мышц.

Сфинктер радужины развивается из внутреннего листка глазного бокала, который образует рецепторную часть ретины. На краевой части радужины возникает «колбовидный орган», заполненный пигментом и залегающий в подлежащей соединительнотканной строме радужины. Дилататор связан с наружным листком радужины.

На ранних стадиях развития (12—14-дневный куриный эмбрион) клетки будущего сфинктера и дилататора, усиленно размножаясь митотическим путем, начинают превращаться в мышечные волокна. Удастся рассмотреть, как протоплазма этих клеток, вытягиваясь, дает начало мышечным волокнам. Ядра этих клеток видны очень отчетливо. В каждом ядре имеется по 2—3 ядрышка. Иногда удается видеть в только что сформированных волокнах наличие нескольких ядер, плотно прилегающих друг к другу.

Это дает право предполагать, что наряду с митотическим делением клеток происходит их размножение амитозом. На этих стадиях появляется фибриллярность. Фибриллы проходят вдоль тела волокна и отчетливо видны даже в еще не полностью дифференцированных волокнах. В этих последних при внимательном рассмотрении уже удается заметить формирующуюся поперечную исчерченность фибрилл. Она намечается в отдельных участках волокна. Первоначально видны только диски Q и I. Волокна сфинктера и дилататора отличаются только своим направлением.

У 14-дневного эмбриона мышечные волокна уже почти полностью сформированы. Каждое мышечное волокно дилататора и сфинктера целиком заполнено поперечно-исчерченными фибриллами, ядра же располагаются на периферии волокна и имеют вытянутую форму. Местами видны остатки пигмента в виде скоплений.

Уже после появления миофибрилл начинает развиваться межмышечная соединительная ткань, источником которой являются мезенхимные элементы. В некоторых местах обнаруживаются вросшие в промежуточную ткань кровеносные сосуды, питающие радужину. Сосуды легко

узнаются по содержащимся в них темноокрашенным и снабженным ядрами эритроцитам.

У 22-дневного эмбриона имеются уже полностью сформированные мышечные волокна с хорошо выраженной поперечной исчерченностью с отчетливыми дисками Q и I. Дисков Z и M рассмотреть еще не удастся.

Несмотря на то, что волокна сфинктера имеют в общем правильное concentрическое направление, они тесно переплетаются между собой, анастомозируют при помощи поперечных перемычек, напоминающая в этом отношении своим сетчатым строением сердечную мышцу. Дилататор имеет сходное строение, но с преобладающим радиальным направлением волокон.

У вылупившегося (1—2 дня) цыпленка имеется правильная поперечная исчерченность, наряду с дисками Q и I виден диск Z в виде тонкой, темной полоски, пересекающей светлый диск I. Диск M не отчетлив (см. рис. 1, вклейка).

На препаратах, импрегнированных азотнокислым серебром, видны многочисленные тонкие нервные волокна, имеющие самое разнообразное направление. Нервное волокно, подходя к мышечному волокну, образует на нем одно или два двигательных окончания в виде булавовидных подошв-бляшек, лежащих снаружи на саркоплазме волокна. По своему гистологическому строению эти двигательные окончания несколько отличаются от обычных соматических (¹⁰).

Наряду с двигательными бляшками на мышечных волокнах сфинктера и дилататора удалось рассмотреть и чувствительные окончания в виде веретен.

Интересные результаты были получены нами при изучении этих мышц в условиях тканевых культур. В гистологически обработанных эксплантатах уже на третий день культивирования обнаруживается, что волокна сфинктера и дилататора теряют свою функциональную морфологическую дифференцировку. Они утрачивают поперечную исчерченность. В еще сохранившихся мышечных волокнах отчетливо видны продольные фибриллы. Вещество мышц окрашено диффузно. Сами мышцы представляются сократившимися. В более глубоких слоях кусочка радужины ядерноцитоплазматические участки мышечных волокон сохраняются особенно хорошо, причем если ядер несколько, то они располагаются на некотором расстоянии друг от друга и их структура очень отчетлива.

Между сократившимися мышечными пучками имеются светлые промежутки. Наблюдается пролиферация со стороны клеток эндомизия и со стороны клеток эндотелия капилляров. Хорошо прослеживается сетчатое синцитиальное строение мышечных волокон. В общем волокна эксплантированной радужины на третий день культивирования теряют свою дифференцировку и приобретают сходство со строением эмбриональной радужины (12—14-дневный эмбрион).

Затем начинается распад мышечного волокна. Вещество мышцы во многих местах вакуолизировано. На периферии кусочка распад мышечного волокна прослеживается более отчетливо. Вещество мышцы распадается на отдельные глыбки комковатой неправильной формы — сарколиты. Располагающееся на периферии ядро как бы освобождается из массы распавшегося вещества мышцы, будучи окружено небольшим участком окружающей протоплазмы. Эти веретенообразные элементы, напоминающие миобласты, отрываются от разрушающегося и распадающегося основного тела мышечного волокна и переходят в зону роста, которая начинает образовываться вокруг эксплантата (см. рис. 2). Структура ядра таких клеток остается отчетливой. При переходе в зону роста в эндоплазме этих удлинненных клеток часто вновь обнаруживаются зерна пигмента, но трудно решить, новообразованный ли это пигмент или фагоцитированный. Митозов на этих стадиях увидеть не

удается. Интенсивная пролиферация мышечных ядерноцитоплазматических участков, как правило, вскоре приводит к прекращению роста межмышечной соединительной ткани. Ретинальные выстилки радужины также не принимают участия в пролиферации эксплантата. В случае пролиферации ретинальных листков эксплантаты учитывались особо.

В зоне роста радужины птиц, а также внутри эксплантата мы никогда не обнаруживали мышечных симпластов, характерных для соматических мионов и описанных в свое время в условиях тканевых культур для млекопитающих ⁽³⁾ и птиц ⁽⁴⁾.

На 2—3-й день культивирования также обнаруживается экстенсивный рост в виде более или менее комплексных мембран вокруг высеянного кусочка. Клетки зоны роста плотно прилегают друг к другу. Приближаясь к периферии зоны роста, клетки мембраны прилегают друг к другу все менее и менее плотно. Между ними появляются щелевидные промежутки, которые превращаются в круглые отверстия неодинаковых размеров. Периферия зоны роста носит уже разветвленный характер в результате отхождения клеток мембраны друг от друга. Далеко разошедшиеся клетки краевой зоны связаны между собой тонкими протоплазматическими нитями и обладают большими размерами и более разнообразной формой, чем клетки центральных участков зоны роста.

Наряду с мембраноподобными структурами намечается и рост в виде тяжей, который может обнаруживаться на протяжении всей жизни эксплантата. Тяжи, сливаясь, образуют большие клеточные комплексы, которые могут в дальнейшем снова разветвляться на клеточные колонны и нити.

Клетки в тяжах располагаются в несколько рядов и значительно вытянуты. Элементы зоны роста пигментированы. Зерна пигмента располагаются около ядер. По направлению к периферии зоны роста количество пигмента уменьшается. Толстые тяжи начинаются с поверхности кусочка и простираются по всей зоне роста.

Наряду с этими двумя типами структур зоны роста встречаются и сетевидные структуры из вытянутых, переплетающихся элементов. Отростки клеток этой ретикулярной зоны роста очень сильно вытянуты. При помощи таких отростков клетки соединяются между собой. Ядра тоже принимают вытянутую форму.

Поведение поперечно-полосатых мышц радужины птиц в тканевых культурах подтверждает их нейральное происхождение. Эксплантированная куриная радужина дает в условиях культивирования типичный глиальный рост (см. рис. 3) по Н. Г. Хлопину ⁽³⁾. Все структуры зоны роста этих мышц очень характерны и легко отличимы от картин роста тканей другого происхождения.

Как уже указывалось, сфинктер и дилататор радужины птиц, как и сфинктер и дилататор всех остальных позвоночных, развиваются из края глазного бокала, т. е. имеют нейральное происхождение. Несмотря на одинаковое нейральное происхождение, мышцы радужины птиц и рептилий, а также, по последним данным, и амфибий ⁽⁵⁾, имеют иное строение, нежели у млекопитающих. Мышечные волокна радужины млекопитающих построены по гладкому типу, сходному с мезенхимной мускулатурой. Мышечные же волокна сфинктера и дилататора птиц имеют поперечную исчерченность и своим строением и способом иннервации напоминают строение скелетной соматической и отчасти сердечной мускулатуры. Эти особенности сфинктера и дилататора радужины птиц являются, повидимому, чисто функциональными.

Особый интерес представляет изучение двигательных и чувствительных концевых аппаратов этих мышц, которые, как известно, у поперечно-полосатых мышц и гладкой мускулатуры носят совсем различный характер. Однако иннервация радужины недостаточно хорошо изучена. Имеется указание ⁽⁷⁾, что световая реакция зрачка у птиц осуше-

ствляется путем рефлекса с сетчатки и роговицы. Эфферентным нервом этого рефлекса является глазодвигательный нерв.

Для выяснения характера иннервации радужины птиц необходимы дальнейшие не только экспериментально-гистологические, но также и физиологические исследования.

Таким образом, изученные мышцы — дилатор и сфинктер зрачка птиц — по своему эмбриогенезу и ряду особенностей строения и превращения в условиях тканевых культур отличаются как от поперечно-исчерченной соматической, так и от гладкой мезенхимной мускулатуры. Мышцы радужины птиц обнаруживают большое сходство по типу своих превращений в тканевых культурах с изученными в свое время мионевральными элементами радужины млекопитающих (7, 8). Одновременно полученный фактический материал подтверждает гипотезу о рецепторной природе мышечных структур (9). Введенная Н. Г. Хлопиным (1, 2) и Я. А. Винниковым (7, 8) новая мышечная номенклатура — мионевральная мускулатура — может быть представлена у позвоночных как гладким типом, так и поперечно-исчерченным.

Институт неврологии
Академии медицинских наук СССР

Поступило
28 I 1950

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ Н. Г. Хлопин, Культура тканей, 1940. ² Н. Г. Хлопин, Общебиологич. и экспериментальные основы гистологии, 1946. ³ Н. Г. Хлопин, Арх. анат., гист. и эмбр., 23 (1940). ⁴ С. Юдицкая, ДАН, 21, № 7, 756 (1940). ⁵ Е. Колос, ДАН, 66, № 6 (1949). ⁶ А. М. Зимкина и А. В. Лебединский, Журн. общ. биологии, 6, № 5 (1945). ⁷ Я. А. Винников, Арх. анат. и эмбр., 15 (1938). ⁸ Я. А. Винников, Тр. гистологич. конф. АМН СССР, 90 (1949). ⁹ Я. А. Винников, Журн. общ. биол., 7, № 5 (1946). ¹⁰ J. Boeke, Zs. f. mikr.-anat. Forsch., 33, 2 (1933).