

ПРОВ 68

ПРОВ. ВТО

ПРОВ 98

АКАДЕМИЯ НАУК
СОЮЗА СОВЕТСКИХ СОЦИАЛИСТИЧЕСКИХ РЕСПУБЛИК

Серия II, №№ 5—10

1926

АКАДЕМИЯ НАУК ССР
Севастопольская биологическая станция

Т Р У Д Ы
ОСОБОЙ ЗООЛОГИЧЕСКОЙ ЛАБОРАТОРИИ И
СЕВАСТОПОЛЬСКОЙ БИОЛОГИЧЕСКОЙ СТАНЦИИ

574

ЛЕНИНГРАД

К вопросу о дедифференцировке мышечной ткани.

(С 2 рис.).

В. М. СМIRНОВОЙ.

(Представлено академиком Н. В. Насоновым в заседании Отделения
Физико-Математических Наук 25 марта 1925 года).

В первой моей работе о регенерации мышц во время метаморфоза у головастика лягушки¹ я дала краткое описание процесса развития новых мышц лягушки на счет ядер и саркоплазмы старых мышц головастика. Во время метаморфоза рыбообразный головастик с мышцами, расположенными сегментально от головы до кончика хвоста, превращаясь в лягушку, приобретает новые скелетные мышцы: мышцы тазового и плечевого пояса, межреберные и другие. Как было указано, новые мышцы образуются путем перестройки старых мышц в новые комбинации, при чем встречаются картины различной степени распада, дедифференцировки старой мышечной ткани, которая предшествует регенерации мышц.

Иногда старая мышца почти непосредственно переходит в новую: сперва исчезает вокруг ядра дифференцированное вещество, поперечная полосатость на прилегающем к ядру участке как бы растворяется, сохраняясь в остальной части мышечного волокна, ядро округляется и делится путем митоза; новые ядра располагаются в новой плоскости, и вокруг них снова возникает поперечная полосатость. Но иногда процесс дедифференцировки старой мышцы идет дальше до полного распада всего поперечно-полосатого вещества. Предполагая, что степень дедифференцировки мы-

¹ Arch. f. Mikr. Anat. Bd. LXXXIV. 1913.

печной ткани при метаморфозе зависит от быстроты, с какой идет метаморфоз, я решила вызвать задержку метаморфоза экспериментальным путем при помощи низкой температуры и голодания.

В настоящей работе я остановлюсь на процессах дедифференцировки мышечной ткани при задержке метаморфоза.

С 8 июня опытные головастики содержались при температуре $7-8^{\circ}\text{C}$, не получая пищи. Через известные промежутки времени головастики фиксировались для сравнения с контрольными и, кроме того, часть головастиков переносилась обратно в нормальные условия.

С 8 июня по 8 июля голодающие головастики сильно отстали в своем развитии от контрольных, метаморфоз не наступал, хвост остался такой же, как при начале опыта.

С 8 июля по 14 июля головастики стали гибнуть: от 60 осталось только 17 шт., 16 июля осталось 6 шт. Три головастика дожили до 25 июля (голодали $1\frac{1}{2}$ месяца). Они были очень слабы, чуть шевелились, положенные в фиксирующую жидкость, не бились и прямо падали на дно.

Надо отметить, что голодание переносилось головастиками очень индивидуально. Но как правило, чем дольше подвергался головастик голоданию, тем труднее шло восстановление при возвращении его в нормальные условия.

Гистологическое исследование голодающих головастиков показало, что исхудание животного сопровождается редукцией мышечной ткани. Редукция начинается с распада поперечно-полосатого дифференцированного вещества, мышца дедифференцируется: правильная исчерченность исчезает, фибриллы теряют связь между собой, местами сближаются, местами образуют щели, отдельные фибриллы превращаются как бы в четки, а эти четки распадаются на зерна; саркоплазма наполняется продуктами распада, которые мало-по-малу растворяются, как бы перевариваются, бледнеют и исчезают; количество саркоплазмы тоже постепенно уменьшается.

Мышечные ядра по мере исчезания дифференцированного вещества освобождаются и лежат рядами в саркоплазме. Количество ядер увеличивается, но в условиях голодания наблюдать размножения ядер делением не приходилось. Увеличение количе-

ства ядер можно объяснить тем, что по мере растворения саркоплазмы ядра сближаются между собой. После продолжительного голодания мышечные ядра теряют свой здоровый вид и подвергаются дегенерации, большей частью сморщиванию.

Чем дольше продолжается голодание, тем меньше остается мышечной ткани, и, наконец, в крайних случаях истощения животного, мышечная ткань почти совершенно

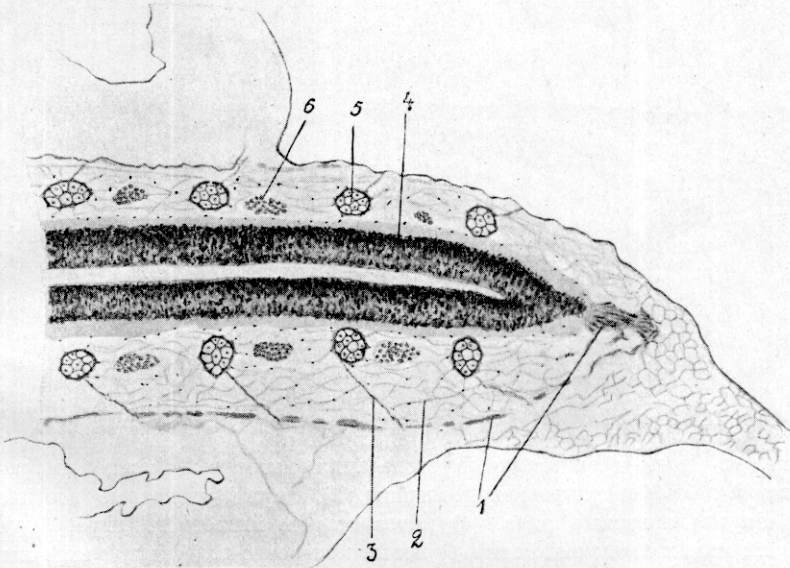


Рис 1. Редукция мышечной ткани у головастика при $1\frac{1}{2}$ -месячном голодании: 1) остатки мышечной ткани, 2) соединительная ткань, 3) перегородки между сегментами, 4) спинной мозг, 5) хрящи позвонков, 6) нервный узел.

исчезает. Гистологическое исследование головастика, голодавшего $1\frac{1}{2}$ месяца, дало следующую интересную картину: на месте сегментальных мышц, между септами (рис. 1, 2 и 3), мы находим только соединительную ткань и кое-где полосы мышечной ткани в последней стадии дегенерации (рис. 1, 1).

Головастики, голодавшие больше месяца, при возвращении в нормальные условия не могли оправиться и все погибли. Часть головастика, перенесенных в нормальные усло-

вия до 8 июля, тоже погибла, но другая часть оправилась и превратилась в лягушек. В этих случаях гистологическое исследование показало картины регенерации мышечной ткани, как при метаморфозе, т. е. регенерация берет начало от ядер и саркоплазмы старых мышц. Старые мышцы представляют собой тяжи сарко-

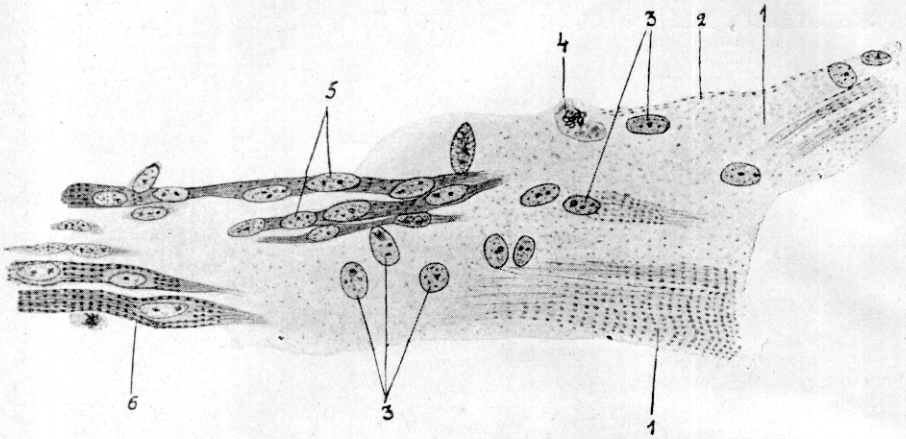


Рис. 2. Дедифференцировка и регенерация мышечной ткани: 1) саркоплазма дедифференцированной мышцы, 2) старые мышечные волокна, 3) старые мышечные ядра, 4) митоз старого мышечного ядра, 5) цепочки новых мышечных ядер, 6) новые поперечно-полосатые мышечные волокна.

плазмы (рис. 2,1) с остатками кое-где дифференцированного вещества, частью в виде отдельно лежащих фибриллей (рис. 2,2), частью в виде разбросанных в беспорядке зерен разрушенной поперечной полосатости. Старые мышечные ядра (рис. 2,3), лежат свободно в саркоплазме, большей частью они сохраняют здоровый вид, некоторые находятся в стадии митоза (рис. 2,4). Разделившиеся ядра отделяются от общего саркоплазматического тяжа с куском старой саркоплазмы. Эти новые ядра продолжают делиться и образуют целую цепочку молодых мышечных ядер (рис. 2,5). Так как с саркоплазмой переходят в новую мышечную ткань продукты распада старой дедифференцировавшейся мышцы, которые вначале легко можно видеть в молодой растущей

мышечной ткани, то ясно, что здесь новые мышцы произошли от старых, а не из резервного эмбрионального материала. Новая поперечная полосатость (рис. 2,6) появляется около ядер в виде отдельных фибрилл сильно окрашивающихся ядерной краской, благодаря чему новые мышцы резко отличаются от старых. Процесс образования фибрилл не отличается от процесса образования их при гистогенезе, как это описывает, например, Хекквист в своей работе о развитии миофибрилл у лягушки (1920), и, по моим наблюдениям, фибриллы образуются не путем деления или расщепления первоначальных, но все время заново образуются в протоплазме.

Обращаясь к литературе вопроса, мы находим, что процессы дедифференцировки с упрощением морфологического строения клеток встречаются уже у одноклеточных животных, например, при инцистировании у Protozoa исчезают жгуты, реснички, которые в благоприятных условиях могут быть снова восстановлены клеткой. Условия, вызывающие дедифференцировку, очень разнообразны: холод, голодание, поранение и другие неблагоприятные условия существования.

Влияние голодания на организм животных изучал Е. Шульц. В своей работе „Наблюдения над обратимыми процессами развития“ Шульц описывает процессы обратного развития (*Hydra*, *Planaria Clavellina*), но он не дает подробностей гистологического процесса дедифференцировки и редукции мышечной ткани при голодании.

После ампутации органов процессы, происходящие в мышечной ткани, описаны многими авторами: Марго (1862), Нейман (1868), Майер (1887), Панет (1885), Лоосс (1889), Барфурт (1891) и другие наблюдали, что регенерации мышц после ампутации предшествует „дегенерация“ мышечной ткани, при чем остаются куски саркоплазмы с ядрами, и от этих элементов берут начало новые мышцы. Гармс (1910) наблюдал при регенерации мышечной ткани образование саркоплазматических тяжей и митозы в старых мышечных ядрах. В работе Давыдова (1915) о реституции у немертии (стр. 86) мы находим такое описание процесса регенерации мышечной ткани: „вся мускулатура всегда берет начало из остатков старой мускулатуры,

оставшейся в регенеранте“. И дальше (стр. 88): „Постепенно ядро с окружающей протоплазматической массой отделяется от отмирающего сократимого вещества мускульной клетки и, в результате, получается новая, самостоятельная молодая клетка—клетка недифференцированная, активная, пластичная, готовая к новым процессам гистогенеза“. Наконец, Ромейс (1914) и Навилль (1922), применившие при изучении регенерации мышц новейшую технику, считают, что новые мышцы происходят от старых ядер с саркоплазмой, содержащей митохондрии.

Таким образом, целый ряд авторов, изучавших этот вопрос, считают, что новые мышцы образуются при регенерации на счет ядер и саркоплазмы старых мышц. Высказанная Вейсманом гипотеза об участии в процессе регенерации резервных клеток, сохраняющихся в организме на эмбриональной стадии, не находит подтверждений в работах о регенерации мышечной ткани.

Изучая процессы нормального развития, мы находим, что явления дедифференцировки, редукции и регенерации играют важную роль в истории развития организма. Стремление к тахигенезу приводит к исчезанию ряда органов. Образовавшийся орган, часто не достигнув полного развития, подвергается редукции, а вместо него возникает новый. Благодаря этому в короткий промежуток времени животное повторяет в онтогенезе историю развития вида.

В данном случае при процессе метаморфоза у головастика мы видим, как водное животное, превращаясь в наземное, перестраивает старую ткань в новые комбинации, приспособляясь к новым условиям существования. При этом новая мускулатура образуется не из резервного эмбрионального материала, а путем дедифференцировки и регенерации элементов старой ткани.

ЛИТЕРАТУРА.

- 1) Barfurth, C. Zur Regeneration der Gewebe. Arch. f. Mikr. Anat. Bd. 37. 1891.
- 2) Давыдов, К. Реституция у немертин. Тр. Особой Зоол. Лабор. и Севастоп. Биол. Станции Р. А. Н. Серия II, № 1. 1915.
- 3) Harms, W. Ueber funktionelle Anpassung bei Regenerationsvorgängen. Arch. f. d. ges. Phys. Bd. CXXXII. 1910.

- 4) Häggqvist, G. Ueber die Entwicklung der quergestreiften Myofibrillen beim Frosche. Anat. Anzeiger. Bd. LII. 1920.
 - 5) Naville A. Histogenèse et régénération du muscle chez les Anoures. Arch. de Biologie. T. XXXII. 1922.
 - 6) Romeis, B. Das Verhalten der Plastosomen bei der Regeneration Anat. Anzeiger. Bd. XLV. 1914.
 - 7) Шульц, Е. Наблюдения над обратимыми процессами развития Тр. СПб. Общ. Естеств. Т. 38. 1908.
 - 8) Smirnowa, W. Über Regenerationserscheinungen des Muskelgewebes bei der Metamorphose von *Rana temporaria*. Arch. f. Mikr. Anat. Bd. LXXXIV. 1913.
-

Zur Frage der Dedifferenzierung des Muskelgewebes.

V. Smirnova (W. Smirnowa).

R É S U M É.

In meiner ersten Arbeit über die Regeneration der Muskeln während der Metamorphose der Froschlarve (Smirnowa, 1913) habe ich eine kurze Beschreibung des Entwicklungsprozesses der neuen Muskeln des Frosches auf Kosten der Kerne resp. des Sarkoplasmas der alten Muskeln der Froschlarve gegeben.

In dem vorliegenden Artikel will ich die Dedifferenzierungsprozesse des Muskelgewebes ausführlicher betrachten. In der Voraussetzung, dass der Grad der Dedifferenzierung des Muskelgewebes von der Schnelligkeit der Metamorphose abhängt, unternahm ich eine Verzögerung der Metamorphose auf experimentellem Wege mit Hilfe der erniedrigten Temperatur resp. des Hungerns hervorzurufen. Zu diesem Zwecke wurden die Froschlarven in eine Schale mit täglich gewechseltem Wasser gesetzt und ohne Futter bei der Temperatur von 7—8° R. gehalten. In bestimmten Zeitinterwallen wurden die Froschlarven zum Vergleich mit den Kontrolltieren fixiert und ausserdem ein Teil derselben in normale Bedingungen zurückgeführt. Vom 8-ten Juni bis zum 8-ten Juli erwiesen die hungernden Froschlarven eine starke Verzögerung ihrer Entwicklung im Vergleich zu den Kontrolltieren; die Metamorphose trat nicht ein, der Schwanz blieb in demselben Zustand, wie im Beginn des Versuchs.

Vom 8-ten bis zum 14-ten Juli begannen die Froschlarven zu Grunde zu gehen, von 60 Stück sind 17 übrig geblieben; am 16 Juli blieben 6 übrig, 3 Froschlarven lebten bis zum 25 Juli (sie haben während 1½ Monate gehungert) waren aber sehr schwach, bewegten sich kaum.

Die histologische Untersuchung der hungernden Froschlarven hat gezeigt, dass die Abmagerung des Tieres von einer Reduktion des Muskelgewebes begleitet wird. Die Reduktion beginnt mit dem Zerfall der quer-gestreiften differenzierten Substanz, der Muskel erleidet eine Dedifferenzierung. Die regelmässige Streifung verschwindet, die Fibrillen verlieren ihren Zusammenhang, einzelne Fibrillen zer-

fallen in Körner. Das Sarkoplasma füllt sich mit den Zerfallsprodukten, die sich allmählich auflösen, anscheinend verdaut werden, erblassen und verschwinden. Die Quantität des Sarkoplasmas vermindert sich allmählich ebenfalls.

Die Muskelkerne werden je nach dem Verschwinden der differenzierten Substanz frei und liegen reihenweise im Sarkoplasma. Die Zahl der Kerne vermehrt sich, doch ist es nicht gelungen in den Bedingungen des Hungerns eine Vermehrung der Kerne durch Teilung zu beobachten; die Zahlvergrößerung der Kerne kann dadurch erklärt werden, dass dieselben je nach der Auflösung des Sarkoplasmas einander nähern. Nach einer langdauernden Hungerperiode verlieren die Muskelkerne ihr gesundes Aussehen und erleiden eine Degeneration, am häufigsten eine Schrumpfung.

Je länger das Hungern dauert, desto weniger bleibt Muskelgewebe übrig, bis endlich in den extremen Fällen der Erschöpfung des Tieres verschwindet das Muskelgewebe fast vollständig (Fig. 1). Die histologische Untersuchung der Kaulquappen, die während 1½ Monate gehungert hatten, ergab folgendes interessantes Bild: an Stelle der Segmentalmuskeln sehen wir nur das Bindegewebe, die Muskeln sind verschwunden.

Die Zurückversetzung der hungernden Froschlarven in normale Verhältnisse ergab folgende Resultate: ein Teil der Froschlarven ist zugrunde gegangen, der andere Teil aber hat sich erholt und sich in Frösche verwandelt. In letzteren Fällen erwies die histologische Untersuchung Bilder der Regeneration des Muskelgewebes, wie bei der Metamorphose. Die Regeneration nimmt ihren Ursprung von den Kernen und dem Sarkoplasma des alten, dedifferenzierenden Muskels (Fig. 2).

Die alten Muskeln stellen Sarkoplasmazüge dar mit Resten der differenzierten Substanz zum Teil in Form von regellos zerstreuten Körnern der zerstörten Querstreifung, oder in Form von einzeln liegenden Fibrillen (Fig. 2,1). Die alten Muskelkerne (Fig. 2,3) liegen frei im Sarkoplasma, einige befinden sich in Mitose stadien (Fig. 2,4). Neue Kerne teilen sich weiter und bilden eine ganze Kette (Fig. 2,5) von jungen Muskelkernen.

Da in das neue Muskelgewebe mit dem Sarkoplasma zusammen auch die Zerfallsprodukte des alten dedifferenzierten Muskels übergehen, so ist es klar, dass hier die neuen Muskeln aus den alten Kernen und Sarkoplasma und nicht aus dem embryonalen Reservematerial hervorgegangen sind.

Die neue Querstreifung erscheint in der Nähe der Kerne in Form von vereinzählten, sich mit den Kernfarben stark färbenden, Fibrillen, wodurch sich die neuen Muskeln von den alten scharf unterscheiden. Der Entstehungsprozess der Fibrillen

bietet keinen Unterschied von dem Prozesse bei der Histogenese, derer Bildung Häggqvist (1920) beschreibt.

1) Bei dem Hungern der Kaulquappen wird der Prozess der Dedifferenzierung und der Reduktion des Muskelgewebes beobachtet, wobei zuerst die Querstreifung zerstört wird, das Sarkoplasma vermindert sich allmählich, die Muskelkerne aber bleiben sehr lang erhalten.

2) Bei Zurückversetzung in normale Verhältnisse regeneriert das Muskelgewebe auf Kosten der Kerne und des Sarkoplasmas des alten dedifferenzierten Muskels.

Erklärung der Figuren.

Fig. 1. Reduktion des Muskelgewebes bei der Froschlarve, die während 1 1/2 Monate gehungert hatte: 1) Reste des Muskelgewebes, 2) Bindegewebe, 3) Septen, 4) Rückenmark, 5) Knorpel, 6) Ganglion.

Fig. 2. Dedifferenzierung und Regeneration des Muskelgewebes: 1) Sarkoplasma, 2) alte Muskelfasern, 3) alte Muskelkerne, 4) alte Muskelkerne in Mitosestadien, 5) Kette von jungen Muskelkernen, 6) neue Querstreifung in jungen Muskeln.