

УДК 591.3:591.473:597

К ВОПРОСУ ОБ ИСТОЧНИКАХ РАЗВИТИЯ СКЕЛЕТНЫХ МЫШЦ РЫБ

И. Н. Борисов

(Архангельский медицинский институт)

Об источниках развития мышц рыб имеется богатая литература. Довольно полный ее обзор дал К. М. Дерюгин (1909). В последующие годы опубликовано лишь несколько работ.

Еще Маурер (Mauger, 1906), обобщив современные ему работы, пришел к выводу, что все скелетные мышцы рыб (и вообще позвоночных) развиваются из миотомов. Это мнение и сейчас является главенствующим. Однако почти во всех работах этого направления имеется серьезное терминологическое недоразумение. Говоря об отростках миотомов, дающих поперечнополосатые мышцы стенки тела и плавников, авторы имеют в виду либо собственно миотом, либо сомит в целом. При сопоставлении работ оказывается, например, что Кестнер (Kaestner, 1892) считал, что у селяхий (Selachii) эти отростки имеют миотомное, а у костистых рыб — дерматомное происхождение; Браус (Braus, 1899) полагал, что у селяхий они образуются из дерматома; Корнинг (Corning, 1894) вообще не уточнял вопроса, Маурер игнорировал эти разногласия, но в действительности они существенны и требуют выяснения. Литературные данные об участии дерматома, в частности у млекопитающих, в образовании скелетной мускулатуры (см. ниже), позволяют предположить, что источники развития мышц позвоночных претерпели определенную эволюцию.

В настоящей статье изложены результаты части систематических исследований источников развития и гистогенеза поперечнополосатых мышц различных классов позвоночных (о гистогенезе мышц рыб будет отдельное сообщение).

Исследование проведено на следующем материале. Осетровые рыбы: белуга (*Huso huso* L.) и осетр русский (*Acipenser güldenstädti* Grandt) в период от закладки сомитов до 7-го дня после вылупления. Фиксация проведена по Буэну, Ценкеру и спирт-уксусной кислотой (3:1); после заливки парафином срезы (5—7 мк) окрашивались железным гематоксилином по Гейденгайну с докраской по Маллори, нуклеиновые кислоты определены окраской 0,25%-ным метиленовым синим при pH=4,45. Костистые рыбы: основной материал — сига (*Salmo salar* L.) в период от закладки сомитов до вылупления. Дополнительный материал — неполная серия эмбрионов сига (*Coregonus lavaretus* L.) и вьюн (*Misgurnus fossilis* L.) с 1-го по 10-й день после вылупления*. Фиксация проведена по Буэну, Хелли, Фолю, формалином и спирт-уксусной кислотой. Парафиновые срезы окрашивались железным гематоксилином по Гейденгайну с докраской по Маллори, выборочно — азур-эозином. Нуклеиновые кислоты определены по методу Браше и окраской метиленовым синим. Селяхии: зародыши электрического ската глазчатого (*Torpedo ocellata*) и акулы собачьей (*Scyl-*

* Материал по развитию вьюна предоставлен проф. З. С. Кацнельсоном, за что выражаем ему благодарность.

lium canicula L.) *. Срезы окрашены железным гематоксилином с краской по Маллори и гематоксилин-эозином. Материал по развитию селяхий неполный, но позволяет судить об источниках развития мышц.

Сомиты осетровых и костистых рыб к началу миогенеза представляют собой сплошные массивные скопления клеток без миоцеля (рис. 1). Сомиты селяхий — это тонкие пластинки из двух тесно смыкаю-

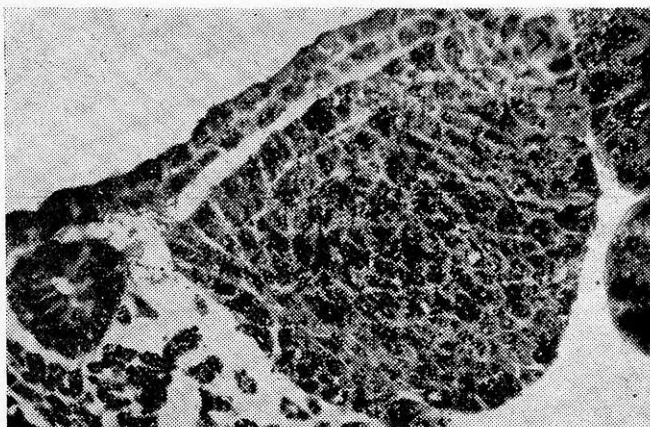


Рис. 1. Поперечный срез туловищного сомита эмбриона осетра

(фиксация по Буэну; окраска железным гематоксилином по Гейденгайну; об. 20, ок. 5). Объяснение в тексте.

щихся слоев низкопризматических клеток (рис. 2). У осетровых и костистых рыб дифференцировка миотома начинается и распространяется от центра медиальной поверхности миотома (процесс дифференцировки выражается в появлении многоядерных миобластов и далее мышечных волокон). После превращения клеток миотома в мышечные волокна сомит осетровых рыб состоит из массивного миотома, покрытого с латеральной стороны одним слоем плоских дерматомных клеток (материал склеротома в период дифференцировки миотома выделяется из состава сомита). На дорсальном и вентральном краях сомита имеются кубические и призматические клетки. Они образуют конусы роста (Кацнельсон, 1936а, б). Клетки конусов роста, граничащие с миотомом, превращаются в мышечные волокна (рис. 3; отсюда и произошел термин «конус роста»). В зонах миотома граничащих с конусами роста постоянно имеются очень молодые мышечные волокна, более тонкие и с менее развитым (сравнительно с мышечными волокнами остальных зон миотома) миофибрилярным аппаратом. Дорсальный и вентральный края дерматома, граничащие с конусами роста, утолщены, клетки их выше, чем в центре дерматома, и ясной границы между дерматомом и клетками конусов роста нет. Особенно много молодых мышечных волокон появляется у дорсального конуса роста в первые дни после вылупления. В области перехода вентрального конуса роста в миотом процесс превращения клеток конуса в мышечные волокна миотома выражен гораздо слабее, материал вентрального конуса идет в основном на образование вентрального отростка сомита. У селяхий роль дорсального конуса особенно велика. В отличие от осетровых и костистых рыб

* Материал собран в пермской лаборатории проф. Е. С. Даннини и передан нам Е. Д. Грязевой, за что выражаем ей благодарность.

миотом селяхий тонок (см. рис. 2) и основная масса его мышечных волокон образуется из клеток конуса роста. На границе миотома с дорсальным конусом роста постоянно имеются только что возникшие миофибриллы. В дорсальной части миотома также особенно много делящихся митозом одноядерных клеток. По-видимому, они проникают сюда из конуса роста и превращаются здесь в мышечные волокна, так как это не клетки эндомизия. Последние проникают в миотом позднее и исключительно через миосеп-

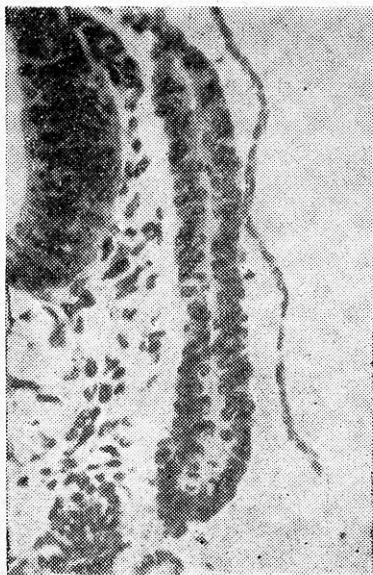


Рис. 2. Поперечный срез туловищного сомита ската

(фиксация по Лангу; гематоксилин-эозин; об. 20, ок. 7). Объяснение в тексте.

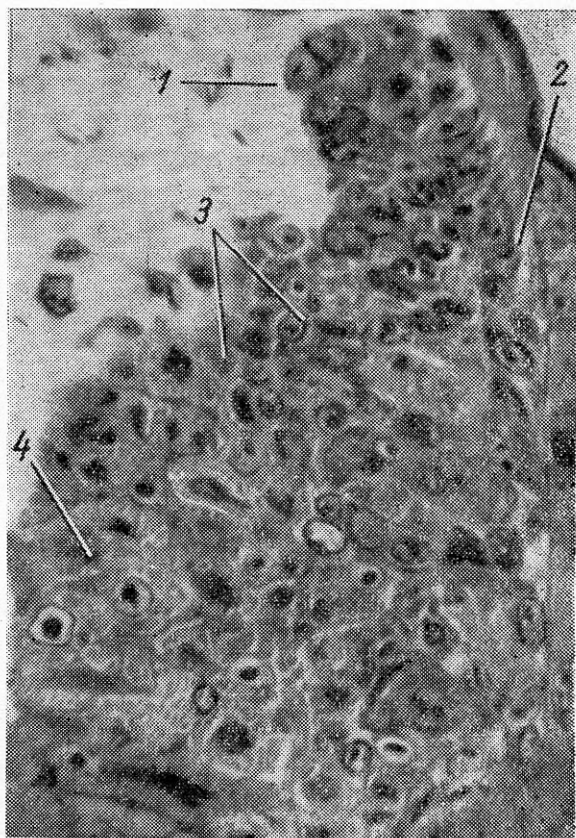


Рис. 3. Поперечный срез сомита белуги, 6 дней после вылупления

(фиксация по Буэну; окраска железным гематоксилином с докраской по Маллори; об. имм. 60, ок. 7): 1 — дорсальный конус роста; 2 — дерматом; 3 — новообразованные молодые мышечные волокна миотома; 4 — ранее образованные более зрелые мышечные волокна миотома.

ты (аналогичным путем — проникновением склеротомных клеток в миосепты и оттуда в миотомы — закладывается эндомизий и у других изученных рыб; рис. 4).

В середине миотома селяхий мышечные волокна его латеральной части более дифференцированы, чем медиальные (рис. 5). По-видимому, последние спускаются сюда от конуса роста, тогда как первые образуются раньше, непосредственно из клеток миотома. У млекопитающих медиальная часть миотома также менее дифференцирована, чем латеральная («медиальный выступ миотома»), вследствие того, что она образуется позже (Брауде, 1954; Борисов, 1960, 1961). Вентральный конус роста у селяхий еще в период отделения сомита от спланхнотома превращается в отросток сомита.

У костистых рыб размер и миобластическая активность дорсального конуса меньше, чем у осетровых рыб и селяхий, и его функцию отчасти выполняет дерматом. По окончании превращения клеток миотома в молодые мышечные волокна, задние края дерматомов сига и семги подгибаются, и клетки подвернутого края дерматомы движутся вперед по латеральной поверхности миотома (рис. 6, а, б). При этом

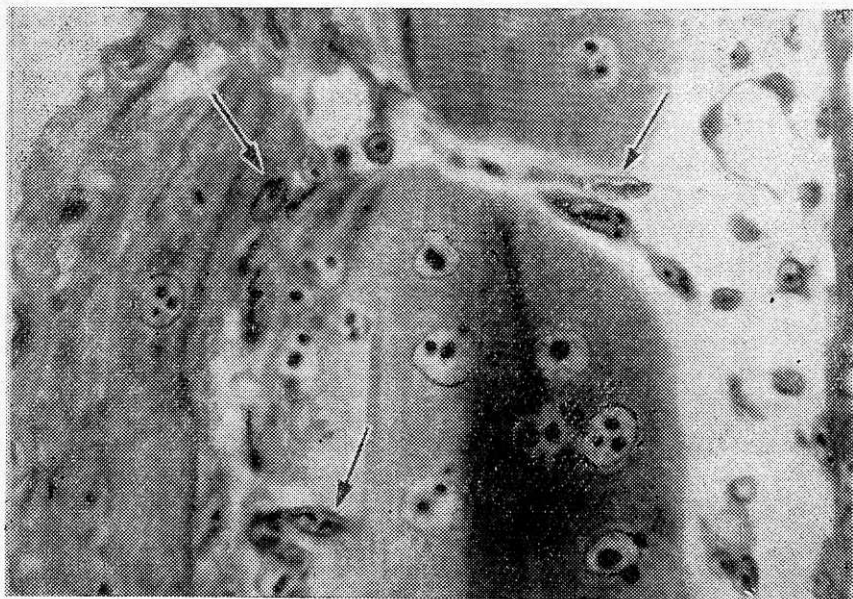
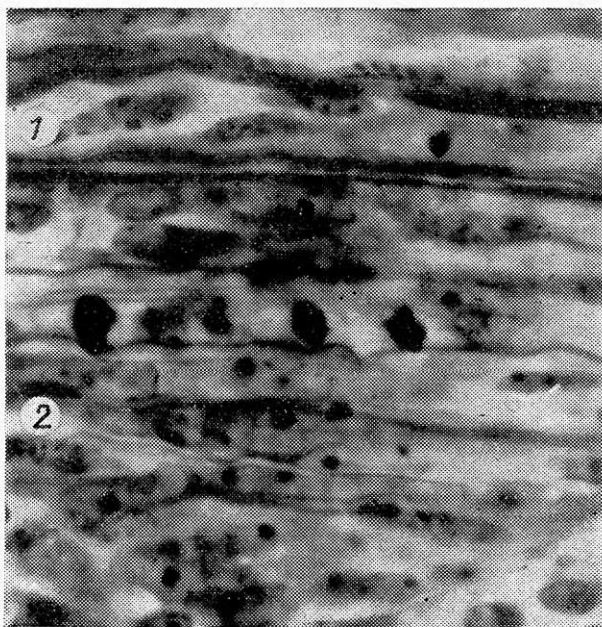


Рис. 4. Фронтальный срез сомита белуги, 5 дней после вылупления (фиксация по Буэну; окраска железным гематоксилином с докраской по Маллори; об. имм. 90, ок. 7). Стрелками отмечены склеротомные клетки, проникающие в миосепту и далее в миотом.

можно видеть, что эти клетки, продвинувшиеся на небольшое расстояние, не отличаются от клеток всего дерматомы. Далее располагаются клетки с более светлой цитоплазмой (окраска железным гематоксилином и на нуклеиновые кислоты), и, наконец, двух- и трехъядерные миобласты без миофибрилл. Эти же промежуточные стадии находим и при превращении клеток собственно миотома в мышечные волокна. Поэтому нужно полагать, что поступающие в латеральную часть миотома клетки превращаются в мышечные волокна. В разных сомитах можно видеть различные стадии этого процесса. У семги, по проведенным наблюдениям, период существования многоядерного миобласта до превращения его в мышечное волокно никак не может превышать двух недель. Тем не менее после превращения всех клеток миотома в мышечные волокна миобласты в латеральных частях миотомов обнаруживаются в течение месяца. Следовательно, происходит их новообразование, а описанное возникновение их из клеток дерматомы представляется единственной возможностью. Реже можно видеть прорастание переднего края дерматомы между миосептой и миотомом и проникновение его клеток в глубь миотома. По-видимому, эти клетки также превращаются в миобласты, но проследить их судьбу так же ясно, как превращения клеток заднего края дерматомы, не удастся. Миобластическую активность обнаруживают как дорсальная, так и вентральная половина дерматомы, но в дорсальной половине она выше. С появ-



лением в миосептах склеротомных клеток миобластическая активность дерматомата прекращается. Вентральный конус роста у костистых рыб отсутствует, так как его место занято развитым склеротомом. Вентральный край дерматомата граничит у них не с миоотомом, а со склеротомными клетками, которые вначале покрывают всю

Рис. 5. Фронтальный срез миомера акулы

(фиксация по Лангу; окраска железным гематоксилином с докраской по Маллори; об. ним. 60, ок. 10):

1 — латеральная и 2 — медиальная части миотома. Видна разница в толщине и степени дифференцировки миофибрилл.

вентральную поверхность миотома, а далее распространяются и на его медиальную поверхность.

Почка грудного плавника закладывается у всех изученных рыб в виде разрастания соматоплевры, в которое затем проникают вентральные отростки сомитов.

У селяхий отростки, проникнув в зачаток плавника, на конце сильно утолщаются, и эти утолщенные концы отделяются от отростков. Отростки далее растут вентрально и образуют туловищную мускулатуру, а отделившийся материал располагается в виде компактных зачатков дорсально и вентрально от оси плавника и позже целиком превращается в мускулатуру плавника. У осетровых рыб закладка грудного плавника вначале протекает так же; отростки сомитов возникают из вентральных конусов роста. Но группы клеток, отделившиеся от отростков, далее делятся на части, разрыхляются и их клетки перемешиваются с клетками, возникшими из соматоплевры. Образования из клеток сомита тяжей (Mollieг, 1897), обнаружить не удалось. Можно определенно подтвердить заключение С. Г. Крыжановского (1927), что в отличие от селяхий у осетровых рыб опорные ткани грудного плавника развиваются не только из соматоплевры, но также и из клеток сомитов. Особую же роль материала сомитов в формировании мышц плавника можно лишь предполагать. Неоспоримых доказательств этого в литературе нет, и мы их также не получили.

У костистых рыб отростки сомитов к почке грудного плавника образуются из материала дерматомата (рис. 7). В образовании отростка участвует не только край, но и вся вентральная часть дерматомата. В сомитах, образующих отростки к плавнику, вентральная половина дерматомата особенно толста и по мере роста отростка истончается. Материал миотома в отросток не проникает, вовлечение же некоторого числа склеротомных клеток возможно, так как край дерматомата, образующий отросток, граничит со склеротомом. Образующийся отросток

вначале однослойный. Затем его свободный край утолщается, но двуслойности и при этом не возникает. Далее подошва почки плавника разрыхляется, и отростки проникают в основание почки, после чего становятся неразличимыми, и судьба их клеток не прослеживается.

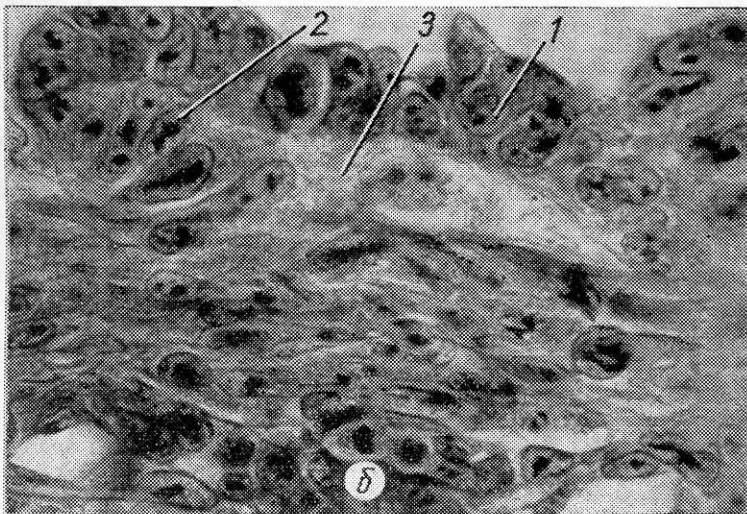
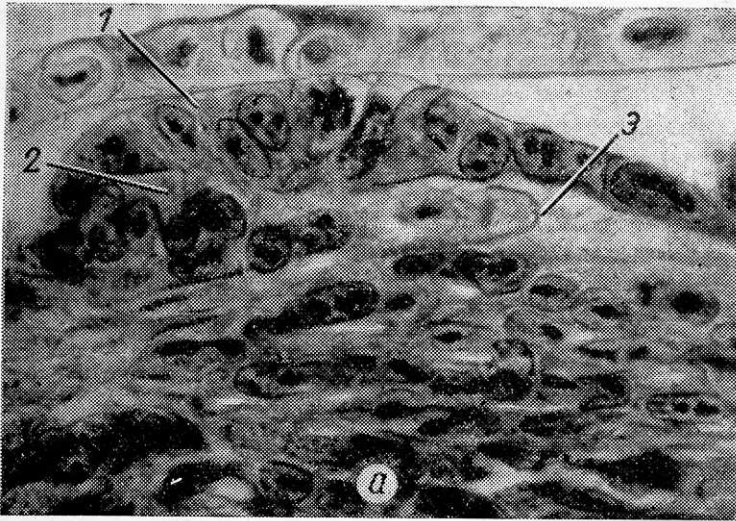


Рис. 6. Два (а, б) фронтальных среза сомитов эмбриона семги (фиксация по Буэну; окраска железным гематоксилином с докраской по

Маллори; об. имм. 60, ок. 10):

1 — дерматом; 2 — клетки дерматома, поступающие в латеральную часть миотома; 3 — миобласты, образующиеся из клеток дерматома.

В этом отношении очень интересны эксперименты Г. В. Лопашова (1950), пытавшегося путем пересадки почки плавника предотвратить проникновение в почку клеток сомита. Однако он получил противоречивые результаты (в некоторых случаях мускулатура возникла, в некоторых нет).

Ткани стенки тела селяхий образуются из мезенхимы соматоплевро-рального происхождения и врастающих в нее отростков сомитов. Отростки образуются из вентральных краев сомитов, они двуслойны, и из внутреннего их слоя образуются только мышцы. Большая часть на-

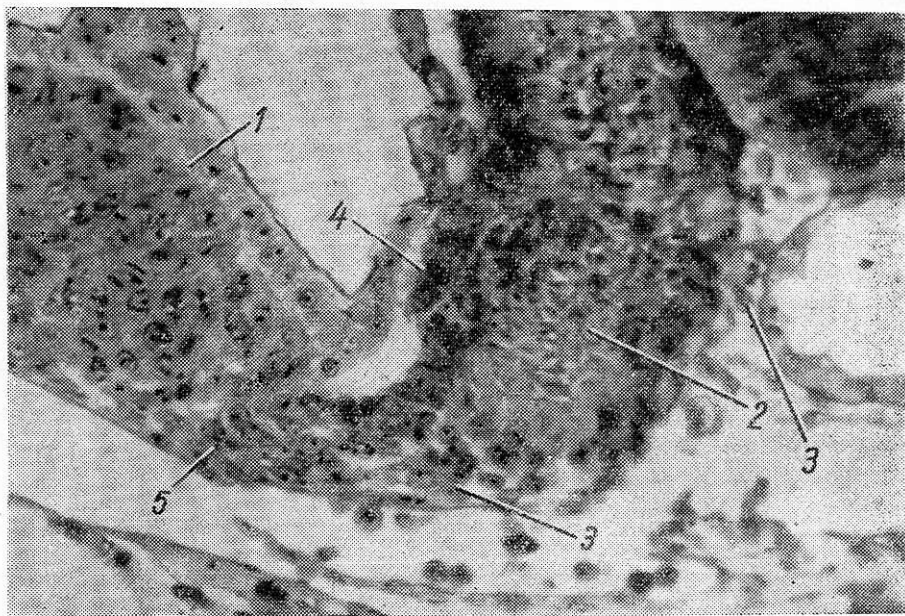


Рис. 7. Поперечный срез эмбриона семги на уровне закладки грудного плавника

(фиксация по Буэну; окраска железным гематоксилином с докраской по Маллори; об. 20, ок. 10):

1 — почка плавника; 2 — миотом; 3 — склеротомные клетки; 4 — дерматом; 5 — вентральный отросток сомита, образующийся из материала дерматома.

рудного слоя не участвует в миогенезе, но в некоторых небольших зонах отростков в мышцы превращается и наружный слой. Заметим, что материал отростков, отделяемый в почку плавника, содержит клетки обоих слоев, и все они превращаются в мышцы.

У осетровых рыб отростки образуются из вентральных конусов роста и являются источником всех тканей стенки тела. Соматоплевра, за исключением зон, образующих плавники, вся превращается в мезотелий. Отростки сомитов, как уже указывалось, двуслойны, но разница между слоями появляется постепенно. При разрастании отросток на конце не дифференцирован, в проксимальной к сомиту части наружные клетки отростка уплощаются и по форме и окраске (железным гематоксилином) становятся подобными клеткам дерматома. Во внутреннем слое клетки остаются кубическими и начинают превращаться в мышечные волокна, слой которых составляет продолжение миотома.

У костистых рыб клетки сомитов также являются источником всех тканей стенки тела, но здесь эти клетки дерматомного происхождения. С ростом миотома клетки дерматома уплощаются, но в его вентральном крае они остаются кубическими. Перед вылуплением (у вьюна позже) эти клетки начинают смещаться вентрально. При их миграции двуслойных отростков не образуется, процесс этот вполне подобен та-

ковому у лягушки (Борисов, 1965). Количество мигрирующих клеток невелико, особенно мало их у вьюна.

Вентральные конусы роста сомитов осетровых рыб и селяхий являются недифференцированными частями сомитов. Их клетки занимают промежуточное положение между миотомом и дерматомом и не принадлежат ни к тому, ни к другому. Они могут превращаться как в опорные ткани, так и в мышцы. Дифференцировка их в наружные клетки десмогенного значения и в миобласты внутреннего слоя отростка происходит в процессе роста отростка. В почке плавника селяхий судьба клеток обоих слоев одинакова. Аналогичные им клетки дорсального конуса роста также дают не только мышцы — у селяхий концы этих конусов разрыхляются и дают соединительнотканые клетки. У костистых рыб отростки сомитов к плавникам и соответствующие им группы клеток, дающие ткани стенки тела, образуются из дерматома (так же, как и у земноводных; Борисов, 1965). Причина этого отличия усматривается в развитии склеротома.

У костистых рыб и земноводных увеличившийся склеротом занимает место вентрального конуса роста, вследствие чего функция образования отростка переходит к дерматому. Дерматом считается специальным зачатком соединительной ткани. Он и является таковым у селяхий и осетровых рыб. Но у костистых рыб и земноводных вследствие появления у дерматома новых функций (образование отростка) его перспективные возможности расширились. Дифференцировка дерматома замедлилась (это можно видеть при сопоставлении дерматома осетровых и костистых рыб), и у костистых рыб он длительно сохраняет характер недифференцированной части сомита, способной к миобластическому превращению (образование мускулатуры стенки тела и мышечных волокон самого миотома). То же происходит и у более высокоорганизованных позвоночных — земноводных, млекопитающих (Гурова, 1953, 1960; Брауде, 1954; Данилова, 1959; Борисов, 1960, 1965).

Материал, формирующий почки грудных плавников у разных рыб, не вполне одинаков. У осетровых и селяхий — это соматоплевра и вентральные конусы роста, а у костистых рыб — соматоплевра и дерматом. На ходе дифференцировки плавника такое различие может и не отражаться, так как дерматомный материал, проникающий в плавник костистых рыб, не дифференцирован и должен сохранять миобластические потенции, как сохраняет их весь дерматом костистых рыб. Но для понимания эволюции способа закладки конечностей оно представляется важным. Разные источники мышечной и опорных тканей плавника точно установлены только для селяхий. Уже для осетровых и костистых рыб — это только весьма вероятные предположения, и распространять эти данные на всех позвоночных, возможно, преждевременно.

У лягушки конечность может развиваться из одного только сомитного материала (Борисов, 1965), и механизм развития конечности земноводных не может быть сведен к таковому у селяхий, почка плавника которых состоит из двух генетически и перспективно различных зачатков. А у птиц и млекопитающих, наоборот, почки конечностей, возможно, развиваются только из соматоплевы — проникновение клеток сомита в основание почки у них предполагается, но окончательно не доказано. Участие же этих клеток в миогенезе еще более проблематично. При таких различиях закладки сформированные почки конечностей костистых рыб, земноводных, птиц и млекопитающих очень сходны: они состоят из морфологически однородной мезенхимы и дифференци-

руются в принципе однотипно. Возможно, что, несмотря на различие источников, эта мезенхима по гистобластическим потенциям однородна и ее дифференцировка происходит под влиянием внутренних физиологических градиентов зачатка конечности. Предстоит еще решить, является ли механизм развития плавника сельхихий характерным и для других позвоночных, а если нет, то является ли он изначальным способом, который был утрачен в процессе эволюции?

ВЫВОДЫ

1. Дерматом костистых рыб участвует в образовании мышечных волокон миотома и стенки тела.
2. Вентральные отростки сомитов у разных позвоночных возникают из разных частей сомита.
3. Следует различать конусы роста как особые части сомита, отличные от миотома, дерматома и склеротома.

ЛИТЕРАТУРА

- Брауде Г. Л. 1954. Наблюдения над развитием туловищной мускулатуры кролика породы шиншилла. Тр. Ин-та морфол. животн. АН СССР, в. 12.
- Борисов И. Н. 1960. Гистогенез поперечнополосатой мышечной ткани в спинной мускулатуре, мышцах конечности и мышечной оболочке пищевода свиньи. Арх. анат., гистол. и эмбриол., т. 39, № 7.
- Его же. 1961. Гистогенез и возрастные изменения поперечнополосатых мышц свиньи. Автореф. канд. дисс. Л.
- Его же. 1965. Источники развития и гистогенез поперечнополосатых мышц амфибий. Арх. анат., гистол. и эмбриол., т. 49, № 12.
- Гурова Н. И. 1953. Развитие межреберной мускулатуры у крупного рогатого скота. Автореф. канд. дисс. М.
- Ее же. 1960. О развитии межреберной мускулатуры у зародыша коровы. Тр. Ин-та морфол. животн. АН СССР, в. 29.
- Данилова Л. В. 1959. Наблюдения над формированием миотома у зародышей овцы. ДАН СССР, т. 127, № 2.
- Дерюгин К. М. 1909. Строение и развитие плечевого пояса и грудных плавников у костистых рыб. Тр. С.-Петербур. о-ва естествоисп. т. 39, в. 4.
- Кацнельсон З. С. 1936. Новообразование мышечных волокон в туловищных мышцах амфибий в постэмбриональный период. Бюлл. экспер. биол. и мед., т. 1, вып. 6.
- Лопашов Г. В. 1950. Опыты по исследованию источников клеточных материалов и условий формирования грудных плавников костистых рыб. ДАН СССР, т. 70, № 1.
- Braus H. 1899. Beiträge zur Entwicklung der Muskulatur und des peripheren Nervensystems der Selachier. Morphol. Jahrb., Bd. 27.
- Corning H. 1894. Über die ventralen Urwirbelknospen in der Brustflosse der Teleostier. Morphol. Jahrb., Bd. 22.
- Kacnelson S. S. 1936. Zur Frage der Neubildung von quergestreiften Muskelfasern in der postembryonalen Periode. Anat. Anz., Bd. 82, N 17/20.
- Kaestner S. 1892. Über die allgemeine Entwicklung der Rumpf- und Schwanzmuskulatur bei Wirbelthieren. Arch. Anat. u. Physiol., Anat. Abt.
- Kryzhanowsky S. G. 1927. Die Entwicklung der paarigen Flossen bei *Acipenser*, *Amia* und *Lepidosteus*. Acta zool. Stockholm, ärg. Bd. 8.
- Maurer F. 1906. Die Entwicklung des Muskelsystems. In: O. Hertwig's Handb. vergl. u. experim. Entwicklungslehre, Tl. I. Jena.
- Mollier S. 1897. Die paarigen Extremitäten der Wirbeltiere. III. Die Entwicklung der paarigen Flossen des Störs. Anat. Hefte, 1 Abt., Bd. 8, H. 24.

ON THE SOURCES OF DEVELOPMENT OF THE FISH SKELETON MUSCLES**I. N. Borisov**

(Arkhangelsk Medical Institute)

S u m m a r y

An investigation of the sources of development of skeleton muscles of Acipenseriformes, Selachii and Teleostei showed that in Teleostei the dermatome takes part in the formation of muscle fibres of the myotome and a body wall. The prospective value of the dermatome material in Teleostei is wider than in Acipenseriformes and Selachii in which the dermatome cells give only the basic tissues. It is also established that the ventral processes of the somites of Teleostei are formed of the dermatome material, and those of Acipenseriformes and Selachii—of the special parts of somites, of the ventral growing points. The ventral processes of the somites are not equivalent in various vertebrates.