

М. М. УМНОВА

КЛЕТКИ-САТЕЛЛИТЫ В ТРАНСПЛАНТИРОВАННЫХ МЫШЦАХ ЛЯГУШКИ И РЫБЫ

(Представлено академиком В. Е. Соколовым 17 IX 1975)

В 1961 г. А. Мауро ⁽¹⁾ обнаружил в скелетных мышцах лягушки небольшие слабо дифференцированные клетки, расположенные внутри сарколеммы — между плазматической и базальной мембранами — экстрафузальных мышечных волокон. Он назвал их клетками-сателлитами. Одновременно подобные клетки были описаны и в интрафузальных мышечных волокнах лягушки ⁽²⁾. В дальнейшем клетки-сателлиты были открыты у представителей разных классов позвоночных животных. Поскольку в литературе рассматриваются клетки-сателлиты в интактных ^(3, 4) и регенерирующих после механической травмы мышцах ⁽⁵⁻⁷⁾, представляло интерес исследовать ультраструктуру клеток-сателлитов в трансплантированных мышцах амфибий и рыб, в которых также происходят восстановительные процессы. Следует отметить, что у круглоротых эти клетки известны ⁽⁸⁾, но мы не нашли опубликованных данных о наличии клеток-сателлитов в скелетных мышцах костистых рыб. В то же время некоторые исследователи в выдвигаемых ими гипотезах ⁽⁹⁾ отводят клеткам-сателлитам определенную роль в онтогенетическом развитии мышечной ткани рыб.

Работа проведена на взрослых озерных лягушках *Rana ridibunda* и костистых рыбах *Varicorhinus barbatulus*. У лягушек в осенне-зимнее время на одной из задних конечностей производили реплантацию целой икроножной мышцы. Полностью выделенная из состава мышц конечности икроножная мышца была пришита к тканям ложа в участках своего естественного прикрепления. Симметричная икроножная мышца служила контролем. У рыб на боковой поверхности туловища на уровне спинного плавника удаляли кусочек мышцы размером около 1,5 см × 1 см × 0,5 см. Выделенный фрагмент мышцы помещали на прежнее место без подшивания к окружающим мышцам. Эксперименты на рыбах проведены летом 1972–1974 гг. на оз. Севан совместно с О. О. Овсением и Р. П. Женева-ской. У лягушек пересаженные мышцы исследовали через 6,5 мес. после трансплантации, у рыб — через 3,5 мес.

Для фиксации материала использовали 2% раствор четырехокиси осмия (рН 7,2–7,4). После обезвоживания в спиртах возрастающей концентрации, включая 70° спирт с уранилацетатом, материал заливали в аралдит. Ультратонкие срезы окрашивали цитратом свинца и изучали в электронном микроскопе JEM-7A.

У лягушки через 6,5 мес. после свободной пересадки целой икроножной мышцы аутотрансплантаты представляют собой функционирующие мышечные органы, состоящие в основном из вновь образованных мышечных волокон. При электронно-микроскопическом изучении в таких трансплантатах выявляется довольно много клеток-сателлитов, лежащих под базальной мембраной мышечных волокон. Изредка встречаются картины, на которых можно видеть, что клеточная граница клетки-сателлита непрерывна не на всем протяжении: в отдельных ее участках лежат цепочки пузырьков (рис. 1а). В обнаруженных клетках-сателлитах крупное ядро



Рис. 1. *а* — цепочки пузырьков на границе между клеткой-сателлитом и мышечным волокном в трансплантированной икроножной мышце лягушки, 24 200×; *б, в* — фрагменты двух клеток-сателлитов в ауто трансплантированной мышце лягушки, 15 000×; *г* — клетка-сателлит в области трансплантации кусочка мышцы рыбы, 10 050×; *д* — участок миобласта рыбы, 34 000×

окружено тонким ободком цитоплазмы, в которой располагаются немногочисленные органеллы — свободные рибосомы, небольшое число полисом, несколько мелких митохондрий, аппарат Гольджи. В некоторых сателлитах ядра светлые, так как хроматин в виде небольших сгущений расположен пристеночно. Однако встречаются и более темные ядра, в которых широкие тяжи хроматина занимают не только периферическое положение, но находятся и в центре ядра. Такие ядра кажутся более электронноплотными, чем ядра мышечных волокон. Ультратонкий срез не всегда проходит через ядра клеток. Так, на одном поперечном срезе с кусочка трансплантированной мышцы лягушки были найдены 9 клеток-сателлитов, но лишь в 4 клетках видны ядра, в 5 случаях на срез попали безъядерные участки клеток. В отдельных ядрах выявляются ядрышки.

Кроме описанных типичных клеток-сателлитов в пересаженных мышцах лягушки нередко встречаются более крупные клетки, в цитоплазме которых заключены многочисленные полисомы, митохондрии, элементы саркоплазматического ретикулума, пузырьки, отдельные лизосомы, липидные гранулы; пиноцитозные пузырьки чаще прилегают к мембране, пограничной с базальной мембраной мышечного волокна. В некоторых клетках обнаруживаются элементы эргастоплазмы.

Необходимо отметить, что в трансплантированных мышцах лягушки 2—3 клетки-сателлита нередко располагаются вплотную друг к другу. Иногда в обеих клетках на срез попадают ядра (рис. 1 б), но чаще клетка, в которой видно ядро, граничит с безъядерным фрагментом соседней клетки (рис. 1 в).

В контроле — в intactной икроножной мышце лягушки — клетки-сателлиты встречаются реже, но имеют те же структурные особенности, что и клетки пересаженных мышц; однако мы никогда не встречали двух рядом расположенных клеток.

У исследованного вида рыб через 3,5 мес. после трансплантации фрагмента мышцы в области пересадки отмечается регенерация мышечных волокон. Клетки-сателлиты обнаруживаются как в тонких, так и в более толстых регенерировавших мышечных волокнах. В клетках-сателлитах рыбы ядро окружено очень узким ободком цитоплазмы, в которой располагаются свободные рибосомы, отдельные полисомы, несколько мелких митохондрий, лизосомы, слабо развитый аппарат Гольджи (рис. 1 д). В ядрах хроматин расположен не только пристеночно, но распределен также по всему ядру. В целом ядра таких клеток сравнительно электроннопрозрачны. В некоторых ядрах обнаруживаются ядрышки. Часто встречаются безъядерные фрагменты клеток-сателлитов. Наряду с небольшими клетками, имеющими обычный набор органелл (рис. 1 г), можно наблюдать и более крупные клетки-сателлиты, содержащие отдельные миофиламенты. Кроме того, у рыбы в зоне регенерации были обнаружены не только клетки-сателлиты, но и типичные миобласты. Иногда миобласты еще занимают положение клетки-сателлита, располагаясь под базальной мембраной мышечного волокна. Миобласты отличаются от клеток-сателлитов более крупными размерами, наличием значительного количества цитоплазмы с большим числом свободных рибосом, полисом, мелкими и крупными митохондриями, хорошо развитым аппаратом Гольджи, элементами эргастоплазмы. Основным отличительным признаком миобластов является присутствие одной-двух миофибрилл (рис. 1 д). Иногда около одного мышечного волокна располагаются одновременно клетка-сателлит и миобласт.

Результаты проведенного исследования позволяют заключить, что клетки-сателлиты, обнаруженные в пересаженных мышцах лягушки и рыбы, по своей структуре в основном сходны. Однако в клетках-сателлитах рыбы мы не встречали электронноплотных ядер, которые обнаруживались у лягушки.

Хотя мы не производили подсчета числа клеток-сателлитов, по визуальным наблюдениям можно считать, что в трансплантированных мыш-

цах лягушки эти клетки встречаются чаще, чем в интактных мышцах. Наличие в аутоотрансплантатах лягушки двух рядом расположенных клеток-сателлитов, вероятно, следует рассматривать как косвенное доказательство их деления. Сходное представление было высказано ранее другими исследователями ⁽⁶⁾.

Образование пузырьков на границе между мышечным волокном и клеткой трактуют либо как процесс отделения клеток от волокна, либо как процесс слияния таких клеток с мышечным волокном ^(6, 10). По степени зрелости клетки-сателлита с прерывистой мембраной, наблюдаемой нами, можно полагать, что в данном случае происходит отделение клетки от мышечного волокна. Очевидно, мпобласт у лягушки, так же как и у других позвоночных животных ⁽¹⁰⁻¹²⁾, проходит в своем развитии стадию клетки-сателлита.

Приведенные данные свидетельствуют о том, что в аутоотрансплантатах целых мышц осенне-зимних лягушек процессы регенерации мышечной ткани не заканчиваются даже через 6,5 мес. У рыб через 3,5 мес. после пересадки фрагмента туловищных мышц процессы регенерации мышечных волокон также полностью не завершаются. В зоне трансплантации можно встретить как клетки-сателлиты, так и мпобласты.

Таким образом, у исследованных представителей холоднокровных животных процесс регенерации мышечной ткани отличается большей длительностью по сравнению с теплокровными животными ⁽¹³⁻¹⁵⁾.

Институт эволюционной морфологии
и экологии животных
им. А. Н. Северцова
Академии наук СССР
Москва

Поступило
9 IX 1975

ЛИТЕРАТУРА

- ¹ A. Mauro, J. Biophys. Biochem. Cytol., v. 9, 493 (1961). ² B. Katz, Phil. Trans. Roy. Soc. London, v. 243, № 703, 221 (1961). ³ A. R. Muir, A. H. Kanji, D. B. Allbrook, J. Anat., v. 99, 435 (1965). ⁴ P. R. Flood, J. Ultrastructure Res., v. 36, 523 (1971). ⁵ D. B. Allbrook, J. Anat., v. 96, 137 (1962). ⁶ M. Reznik, In: Regeneration of Striated Muscle, and Myogenesis, Excerpta Medica, Amsterdam, 1970, p. 133. ⁷ H. Teräsväinen, Zs. Zellforsch., B. 103, 320 (1970). ⁸ P. R. Flood, Electron Microscopy. Proc. III European Regional Conference, Prague, v. B575 (1964). ⁹ P.-I. Schattenberg, Zs. Zellforsch., B. 143, 569 (1973). ¹⁰ Г. В. Елякова, ДАН, т. 202, 1196 (1972). ¹¹ Р. П. Женеvская, Экспериментально-гистологическое исследование нервно-трофической тканевой регуляции пластических процессов в скелетной мышечной ткани, Автореф. докт. дисс., М., 1971. ¹² Г. В. Елякова, ДАН, т. 215, 709 (1974). ¹³ А. Н. Студитский, Экспериментальная хирургия мышц, М., 1959. ¹⁴ Р. П. Женеvская, Усп. совр. биол., т. 65, № 1, 133 (1968). ¹⁵ М. М. Умнова, Тканевые взаимодействия при аутоотрансплантации скелетных мышц у крыс и лягушек в условиях рентгеновского облучения, Автореф. канд. дисс., М., 1973.