

小白鼠橫紋肌纖維的組織发生

陈 伯 康

一、 引 言

關於哺乳动物和人橫紋肌纖維的組織发生，有人認為只在胚胎时期中进行，在生后生命過程中，即已停止；生后肌肉的增长如 Bailey 和 Miller (1921) 与 Maximow 和 Bloom (1949) 所引述的，只是肌纖維的增大而已。相反的，另有一些人，相信肌纖維在新生哺乳动物的身上，还是繼續发生与形成，不少学者 (Березенцева, 1953; Игнатъева, 1953) 支持后一意見，認為哺乳动物肌纖維的发生与分化，不是在胚胎发生时完成，而是延續到生后期，在一长时期内，还是繼續其量的发展。

至于橫紋肌纖維的起源，雖然 Kerr (1919), Jordan (1920), Bailey 和 Miller (1921), Ballas 和 Obertis (1952) 等都引述了為許多学者所相信的橫紋肌纖維是由成肌細胞產生的意見，但是对成肌細胞如何產生肌纖維的方式，則有各种不同的看法，一些人擁護单細胞起源的學說 (Håggqvist, 1931; Schaffer, 1933)；另一些人如 Bailey 和 Miller (1921) 与 Березенцева (1953) 所引述的，認為每條肌纖維是代表多个成肌細胞的融合——多細胞學說。最近朱潤 (1956) 根据橫紋肌再生的研究，認為幼稚肌纖維是由众多成肌細胞逐步合并而成。很早以前还有人 (Forbus 1926 a,b) 从肌纖維再生过程中看到肌纖維不但可由数个成肌細胞合併发育而成，也可由单个成肌細胞发育而成。据 Carleton 和 Short (1953) 所編的 *Essentials of Histology* 一書中的叙述，橫紋肌纖維究竟由单个細胞抑或由多个細胞形成尙未能肯定。由此可見，關於橫紋肌纖維如何由成肌細胞產生以及是否在胚胎发生中完成或者在生后還在繼續进行的問題，一直存在着不同的意見，因此进一步研究這個問題，具有重大的意义。

本研究中切片工作由王成芳同志协助。文中插图，圖板 I 中的圖 2 和圖 3 兩

圖，係李定華同志繪的，其餘的圖，是高瑛珍副教授繪的。本文寫成后承湖北醫學院向近敏副教授修改并提出許多寶貴意見，作者衷心的向他們致謝。

二、材料与方法

本文以 5, 10 小时, 1 天, 3 天和 5 天的幼年小白鼠的腿肌为研究材料。处理方法是將整个后腿固定与切片、固定液用 Zenker 氏液和饱和氯化汞——醋酸混合液两种, 切片厚度为 6 微米, 用鉄苏木精——光綠和甫爾根染色法。附圖都是用顯微繪圖器繪。

三、观察和討論

从上述所有幼年小白鼠腿肌標本切片中, 看到肌纖維仍在不斷的演變与分化。作者將橫紋肌的組織發生划分为三个时期, 即成肌細胞期, 肌小管期, 成熟肌纖維期, 茲分述和討論如下:

(一) 成肌細胞及其繁殖方法

在 5 小时和 10 小时幼年小白鼠腿肌標本切片中看到許多不同时期的成肌細胞, 其中最幼稚者呈长圓形或呈角狀 (圖板 I, 圖 1), 都具一个凹形或卵凹形而染色質不多的核, 細胞質中則散佈着呈顯染着綠色的小顆粒。大多数成肌細胞是梭形的 (圖板 I, 圖 3), 体积很大, 和結締組織細胞完全不同。梭形成肌細胞的核呈大卵凹形, 时而可以看到一二个着色較深的核仁; 核中染色質仍稀少。在这些梭形成肌細胞的細胞質中, 存在着由許多較粗顆粒形成的顆粒綫, 它們沿着細胞的长軸排列, 这些大的梭形細胞, 在 1 天, 3 天和 5 天的玻片上, 都可找到, 但是数量比 5 小时和 10 小时的較少。根据作者的观察和分析, 梭形成肌細胞是由长凹形或呈角狀的細胞发展而成的。圖板 I 的圖 2, 表示成肌細胞的橫切面, 在細胞質中含有顆粒。

在所有的標本中, 特別是 5 小时和 10 小时的標本, 有些幼稚細胞呈顯有絲分裂的形像, 有些則正和其他成肌細胞融合組成肌合胞体。圖板 I, 圖 2 中有一个成肌細胞已完成有絲分裂將与其他成肌細胞合并。这是与 Kerr (1919), Arey (1947),

Maximow 和 Bloom (1949) 等人關於成肌細胞的繁殖是以有絲分裂法進行的引述相符合。Дмитриева (1955), 朱潤 (1956) 等在研究橫紋肌再生的研究論文中, 報告了成肌細胞的有絲分裂。作者在另研究中, 也看到橫紋肌成肌細胞進行有絲分裂的現象。Березкина (1955) 根據肌肉組織培養的觀察發現核的有絲分裂出現於成肌細胞型的細胞, 與本文所觀察的結果是一致的。但是, Jordan (1920) 研究黃蜂的橫紋肌纖維發生時完全沒有看到有絲分裂的形像從而認為成肌細胞是以無絲分裂法繁殖的。但在他研究 Mantis 橫紋肌纖維的發育的另一文 (1919) 中, 則看到了成肌細胞的有絲分裂和以後的無絲分裂。可見肌核的分裂方式, 是隨著各種動物和各個發育階段的不同而有所差異。可是 Балакин (1952) 在研究某種哺乳動物肌纖維的再生時, 卻沒有見到有絲分裂和無絲分裂, 因而認為胞核係由肌漿形成。Студитский (1953) 與 Юсфина (1954) 根據他們研究橫紋肌纖維的結果, 也一樣認為再生肌纖維的胞核, 是在肌漿中逐漸形成的, 但 Жинкин 和 Михайлов (1955) 認為他們的解釋都是錯誤的。

(二) 肌小管和肌纖維

從 5 小時, 10 小時和 1 天的標本中, 看見了幾個或多個成肌細胞相互結合變成肌帶或肌合胞體 (圖板 I, 圖 4)。在有些肌帶中還可以見到其中有些核進行着無絲分裂, 並逐漸成串地排列在中央, 在成串核的周圍出現了同質的肌原纖維, 且有顯明的肌纖維膜, 這就是肌小管。在肌小管中還可以看到核正繼續進行着斷裂和橫裂的無絲分裂 (圖板 II, 圖 8)。此外還看到了一些兩端拉長的梭形的單個成肌細胞。其中有些胞核大小不相同, 形狀也不一致, 排列於細胞的中央, 還有些核正以斷裂方法進行繁殖, 這些細胞已經有了同質的肌原纖維 (圖板 I, 圖 5, 6, 7), 作者認為這些單個成肌細胞, 是正在直接發育成為肌小管的, 而它們的胞核是以無絲分裂繁殖的。因而作者很難同意 Bailey 和 Miller (1921) 所引述的意見, 即單個成肌細胞形成多核肌纖維的整個過程中, 都是以有絲分裂進行的。也不能同意 Carey (1922) 的見解, 即合胞體的核, 也是以有絲分裂法進行的。作者根據觀察很多標本切片的結果, 認為每一條肌纖維倘不是由兩個或兩個以上的成肌細胞所融合而成, 便是由單個成肌細胞在某一發育階段上的拉長, 同時其細胞核也是以斷裂或橫裂的方法繁殖成為肌小管, 繼而成為單條的肌纖維。既然作者看到多個成肌細胞或單個成肌細胞形成肌纖維的事實, 那末這兩種肌纖維發生的形式在哺乳動物中

都是存在的。因而，作者同意 Forbus 關於成肌細胞形成肌纖維的見解，也同意 Maximow 和 Bloom 所引述的单个或多个成肌細胞都能形成肌纖維的見解。

在3天和5天的標本中，除看到肌小管外，還看到許多肌小管中的成串肌核向周圍遷移，一个一个地分散着，這些核已經開始發展成為肌纖維的核。（圖板 II，圖 9），此外作者也看到部分的同質肌原纖維變為成熟橫紋肌纖維的肌原纖維。

此外，在5小時，10小時和1天年令小白鼠的腿標本切片中，還看到一些肌小管與肌纖維，但為數不多。這些肌小管與肌纖維的排列是疏松的，有較多的結締組織細胞填充其間。在所有的切片中，都可看到在形成中的肌小管與肌纖維，但在3天和5天的標本中，它們的數量較多。

（三）肌原纖維的起源和形成

上面已經敘述過，5小時和10小時年令小白鼠的腿標本切片中，有許多發育階段不同與形態不同的成肌細胞，在長圓形或呈角狀的成肌細胞的細胞質中分散着細小而染着綠色的顆粒，（圖板 I，圖 1），而在梭形成肌細胞的細胞質中，顆粒較粗，而且沿長軸排成顆粒線（圖板 I，圖 3）。在發展成為肌小管的单个與多個成肌細胞所形成的肌帶中，還看到了同質的肌原纖維。圖板 I，圖 4, 5, 6, 7 表示肌帶與成肌細胞中的同質肌原纖維。在肌小管中有些肌原纖維分化成為有暗明區的肌原纖維。經過仔細觀察和分析，作者認為肌原纖維是由最初成肌細胞中的染色綠色顆粒起源的。它們隨着成肌細胞的發展而逐步集成為顆粒線，繼之成為同質的肌原纖維，最後又分化成為含有兩種不同折光性構造的典型肌原纖維。

關於肌原纖維的發生與形成問題，直到現在意見還有分歧，主要的有兩個，其一認為肌原纖維一開始就是同質的。它們是由小的 metamikroskopischen Anlage 產生的，它們在很早以前已存在着，不能重新產生，只能依靠其本身繼續不斷的以體裂法繁殖 (Heidenhain, 1911)。另一意見是肌原纖維有其一定的發展步驟：顆粒在成肌細胞中的出現，並在細胞中排列成線條狀，由顆粒線形成同質的肌原纖維，以及橫紋的發生等 (Godlewski 1902)。作者也和許多其他學者同樣地擁護後者，可是 Wolbach (1928) 引述 Marceau (1902) 的意見，即肌原纖維初出現時是同質的，而沒有經過顆粒期，認為橫紋肌的肌原纖維，是從起源于棒形或線形的粒線體的同質纖維分化而成。作者在另一研究中，用 Janus green B 作活組織染色斷定了這些顆粒並不是粒線體，這與 Häggqvist (1919—1920) 的看法一樣，即認為有人用鈦

木蘇精染色法來鑑別粒線體是靠不住的。因而說明肌原纖維起源于粒線體的看法是不正確的，這一點也和許多學者的意見一致。

四、結 論

1. 根據 5 小時，10 小時，1 天，3 天和 5 天的幼齡小白鼠腿肌標本切片的觀察，橫紋肌纖維在動物生後期是在繼續發展與分化，因此哺乳動物的橫紋肌纖維的組織發生在胚胎時期即告完成這一概括的說法，實難令人同意。

2. 本文確定了橫紋肌纖維的組織發生有三個時期：成肌細胞期，肌小管期，成熟肌纖維期。肌纖維係按此程序發展。在各種不同時期的標本中，都可發現這三個時期的特殊組織形態。雖然在 3 天和 5 天齡的標本中有較多的成熟肌纖維，但同時也可見到成肌細胞和正在形成過程中的肌小管。

3. 橫紋肌纖維是由成肌細胞產生的，根據小白鼠的腿肌標本，大多數是由數個成肌細胞併成合胞體，逐漸演變為肌小管而至肌纖維，同時也有單個成肌細胞演變為成熟肌纖維。

4. 成肌細胞的繁殖，是以有絲分裂法進行的，但在多個成肌細胞融合或者單個成肌細胞拉長而形成肌小管的過程中，它們的胞核都是借無絲分裂法進行繁殖。

5. 根據本文的觀察與分析，肌原纖維是由成肌細胞的細胞質中顆粒逐步集合成為條紋狀的顆粒線，以後由顆粒線轉變為同質肌原纖維，隨着肌纖維的組織發生，同質肌原纖維逐漸分化為典型的肌原纖維。至於形成肌原纖維的顆粒的化學性質正在研究中。

参 考 文 献

- 朱潤, 1956, 创伤愈合和组织再生的研究。III. 横纹肌纤维的再生方式。实验生物学报 5: 196—288。
- Балакин, Ф. с. 1952. Новообразование мышечных волокон в процессе регенерации мышц в свете учения О. Б. Лелешинской. Усп. Соер. Биол. 33: 143—147.
- Березенцева, Г. Ф. 1953. К морфологии и гистогенезу мышечных волокон языка человека и млекопитающих. Арх. анат., гистол. и эмбриол. 30: 3—9.
- Березкина, Л. Ф. 1955. Изменение поперечнополосатой мышечной ткани при культивировании вне организма и на хорионаллантоисе. в кн. вопросы восстановления органов и тканей позвоночных. Совет. мед. реф. об. норм. и патол. морфол. с эмбриол. выпуск 8: 39.
- Дмитриева, Е. В. 1955. Об образовании ядер в волокнах скелетной мускулатуры при регенерации. ДАН, 100: 993—995.
- Жинкин, Л. Н. и Михайлов, В. П. 1955. Новая клеточная теория и ее фистическое обоснование усх. соер. риол. 39: 228—244.
- Игнатъева, З. П. 1953. развитие нервно-мышечных связей в нормальном гистогенезе скелетной мышцы. совет. мед. реф. об. норм. и патол. морфол. с эмбриол. 8: 40.
- Студигский, А. Н. 1953. развитие клеток из неклеточного живого вещества в мышечной ткани. Арх. анат. гистол. и эмбриол. 30: 10—25.
- Юсфина, Э. З. 1954. об источниках новообразования ядер в регенерирующем мышечном волокне. новые данные по проблеме развития клеточных и неклеточных форм живого вещества. москва. 123—128
- Arey, L. B. 1947. Developmental anatomy. W. B. Saunders Co., Philadelphia and London. 392—393.
- Bailey, F. R. and Miller, A. M. 1921. Textbook of embryology. William Wood and Co., New York. 276—279.
- Ballas, W. F. and Obertis, C. 1952, Histogenesis y significado de la fibra muscular estriada en mamíferos. Biologica. Trabajos Inst., Biol, "Juan noe" 14/15: 15—27.
- Carey, E. J. 1922, Direct observations on the transformation of the mesenchyme in the

- thigh of the pig embryo (*Sus scrofa*), with especial reference to the genesis of the thigh muscle, of the knee-and hip-joints, and of the primary bone of the femur. *J. Morph.* 37: 1-78.
- Carleton, H. M. and Short, R. H. (editors) 1953. *Schaffer's Essentials of Histology*. Longmans, Green and Co., London, New York. 148-146.
- Forbus, W. D. ————1926a. Pathologic changes in voluntary muscle. I. Degeneration and regeneration of rectus abdominis in pneumonia, *Arch. Path.* 2: 318-339.
- 1926b. Pathologic changes in voluntary muscle. II. Experimental study of degeneration and regeneration of striated muscle with vital stains. *Arch. Path.* 2: 486-499.
- Godlewski, E. 1902, Die Entwicklung des skelet und herz mskelgewebes der Säugetiere, *Arch. f. Mikro. Anat.* Bd. 60, S. iii.
- Haggqvist, G. 1919-1920. Über die Entwicklung der quersstreifigen myofibrillen beim Frosche. *Anat. Anz.* Bd. 52, s. 389.
- 1931. Gewebe und system der muskulatur, in w. v. Möllendorff's *Handb. d. mikr. Anat.* 2: 167; 176.
- Heidenhain, M. 1911. Plasma und Zelle. Bardeleben's *Handbuch der Anatomie*. Bd. 8, Jena.
- Jordan, H. E. 1919. Studies on striped muscle structure. V. The comparative histology of the leg and wing muscles of the Mantis, with special reference to the N-discs and the sarcosomes. *Anat. Rec.* 16: 217-226.
- 1920. Studies on striped muscle structure. VII. The developmet of sarcostyle of wing muscle of the wasp, with a consideration of the physico-chemical basis of contraction. *Anat. Rec.* 19: 97-123.
- Kerr, J. G. 1919, *Textbook. of embryology vol.II*. Macmillan and Co., London. 201.
- Maximow, A. A. and Bloom W. 1949, *A textbook of histology*, W. B. Saunders Co., New York. 169.
- Schaffer, J. 1933, *Lehbuch der his tologie und histogeneses neubearb Aufl.*, B. W. Urban und Schwarzenberg. 119-205.
- Wolbach, S. B. 1928. Centrioles and the histogenesis of the myofibril in tumors of striated muscle origin. *Anat. Rec.* 37: 255.

HISTOGENESIS OF STRIATED MUSCLE FIBERS IN THE MOUSE

B. K. Chen

The legs of mice aged 5 and 10 hours, and 1, 3 and 5 days were used for the present study. Observations have revealed that the new formation of striated muscle fibers in the legs of these animals still continues on as what recently Березенцева (1953) and Игнатъева (1953) have found in their studies. The idea of a completion of the development of striated muscles in the mammals before birth does not seem correct.

In regard to the origin of striated muscle fibers, the myoblasts are the cells that give rise to the muscle fibers. As seen in the sections both the development of a muscle fiber from a fusion of several of these cells and that from a single cell were occurred. It is hard to take either the theory of multicellular origin or that of one celled origin alone to explain the present situation.

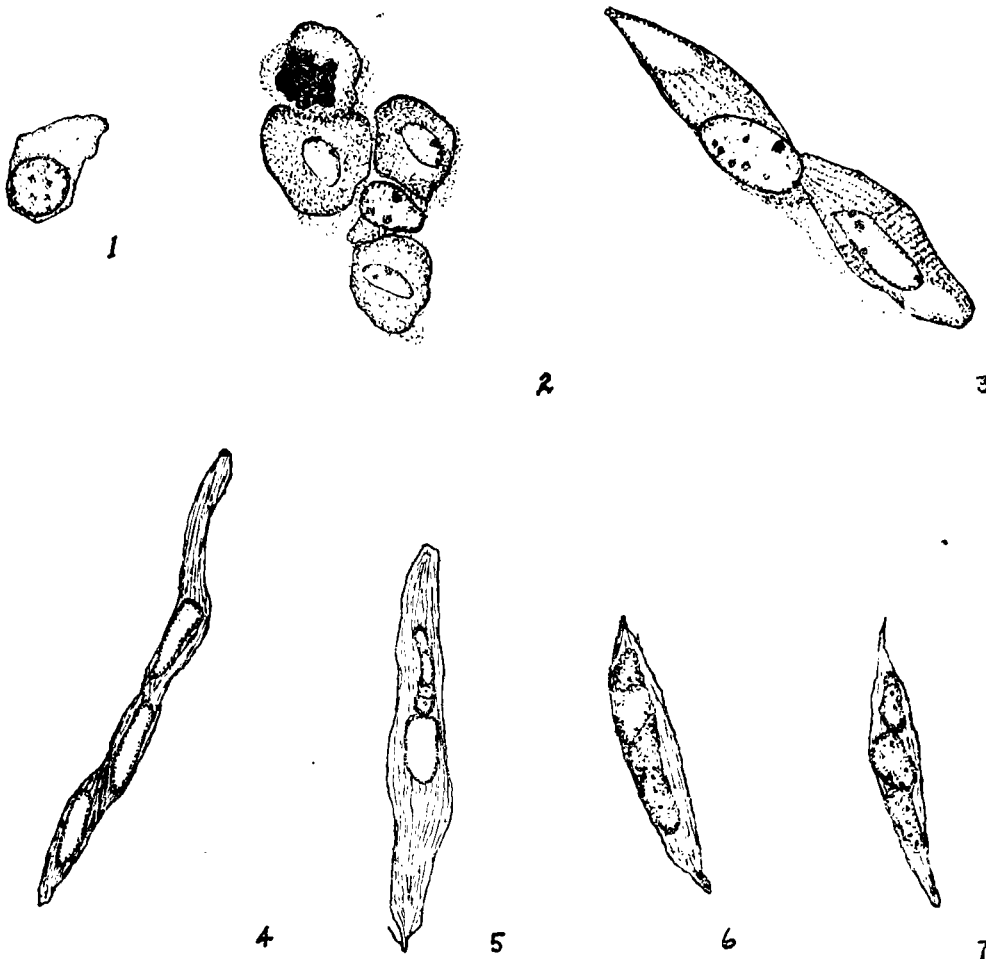
The myoblasts multiply by mitosis. The nuclei in the syncytium resulting from fusion of several cells divide amitotically. In case of a single myoblast that tends to develop a muscle fiber the nucleus of the cell divides by amitosis not accompanied by division of protoplasm. These findings have shown that only one mode of division-mitosis or amitosis in all the way through the development of a striated muscle fiber as believed by some workers can not be true. In the development of a striated muscle fiber whether from one myoblast or several three stages, myoblastic, muscle tube and mature muscle fiber have been recognized.

Both the sectioned material and supravital staining experiment have proved that the myofibrils are derived from the small granules in the cytoplasm of the young myoblasts, but not from the mitochondria. In the process of development, these granules arrange themselves in rows as granulated fibrils parallel with the long axis of the cell. These granulated fibrils gradually become homogeneous ones which later acquire the typical form of myofibrils of a striated muscle fiber.

插圖說明

圖版 I

- 图 1: 5 小时年齡的幼稚成肌細胞、示細胞和其核的形狀及在細胞質中的肌原纖維前身的細小顆粒、10X 油鏡
- 图 2: 5 小时年齡的成肌細胞的橫切面，示細胞質中顆粒、图的上方，是一个有絲分裂的成肌細胞，在其下面有三个成肌細胞、中間一个具有較大的核但輪廓不很清楚的細胞，是結締組織細胞、10X 油鏡
- 图 3: 5 小时年齡的梭形成肌細胞，示細胞及核的形狀的改變，細胞質中的顆粒較大，沿着細胞長軸排列成顆粒線、10X 油鏡
- 图 4: 1 天年齡的肌帶，示其由 3 个成肌細胞融合而成，肌帶中具有拉長的而染色質少的胞核和由顆粒變成的同質肌原纖維。肌帶的下半部，有一細胞正在進行融合，其肌原纖維尚未與肌帶上半部的肌原纖維相連接、10X 油鏡
- 图 5、6、7: 单个成肌細胞演变为肌小管，示其核以斷裂方法进行繁殖，細胞體拉長，以及同質肌原纖維的增長，逐步在形成肌小管、10X 油鏡



圖版 II

圖 8: 1 天年齡的肌小管、示胞核在肌小管中央排列成串和肌小管彼此間疏松排列的情形、
 图上方的第一条肌小管，具有进行断裂分裂的核，第二条中有两个核，經无絲分裂
 后，仍有核膜相連、10X 油鏡

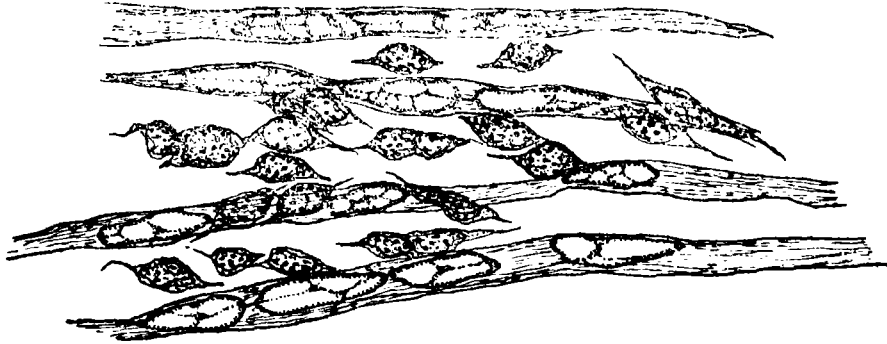


圖 9: 5 天年齡由肌小管變成的幼稚肌纖維及它們彼此間紧密排列情形，成串肌核已經由中
 央迁移至肌纖維的周圍，在中央部已經產生了同質肌原纖維，有些同質肌原纖維部
 分的轉變为成熟的肌原纖維、10X 油鏡

