

## FUNKCIONÁLIS ÁLLAPOTTÓL FÜGGŐ STRUKTÚRAVÁLTOZÁSOK A TAVI KAGYLÓ (*ANODONTA CYGNEA* L.) ZÁRÓIZMÁBAN

ZS. NAGY IMRE és SALÁNKI JÁNOS

Érkezett: 1964. március 9-én

A tavi kagyló záróizmának azon sajátossága, hogy egyaránt képes órákon át tartó, kis energiafelhasználással járó tónusos kontrakcióra („catch-mechanism”), valamint viszonylag gyors, fázisos működésre, közel évszázada foglalkoztatja a fiziológusokat. Az izomélettani kutatások során az *Anodonta* záróizmaikat egyértelműen a simaizmok csoportjába sorolják, mind a régebbi (PAVLOV 1885), mind pedig az újabb kutatásokban (ZSUKOV 1956, POTTS 1958, HANSON és LOWY 1959, PROSSER és BROWN 1962). Ugyanakkor a tavi kagyló záróizmáinak szövettani szerkezetéről az irodalomban egymásnak ellentmondó adatokat találunk. MARGÓ (1861) a záróizmot valódi harántcsíkos izomnak írta le, s ez található SCHAFFER szövettani tankönyvében (1922) is. ENGELMANN (1881) viszont spirális izomnak tartotta, amelyben a myofibrillumok spirálszerűen csavarodva helyezkednek el. MARCEAU (1909) és BRÜCK (1914) tagadta harántcsíkos elemek jelenlétét a záróizmokban, s azt simaizomként jellemezte. Újabban olyan vélemény is van (ÁBRAHÁM és MINKER 1959), hogy a záróizom túlnyomóan simaizmóból áll, amelyben elszórva ritkán található harántcsíkos elemek is, ez a csíkoslat azonban rendszerint ferde irányú, és megfigyelhető, hogy síma izomsejtek csíkos elembe folytatódnak.

A tavi kagyló záróizmára vonatkozó ellentmondó hisztológiai adatok tisztázása fiziológiai vizsgálatok értékelése szempontjából merült fel elsősorban, de nem kevésbé indokolt azért is, mert alig valószínű, hogy az eltérő adatok oka hibás megfigyelésből származnék.

Vizsgálataink során feltételeztük, hogy az eltérő eredmények oka az ernyedé, vagy különbözőképpen kontrahált izom szerkezeti különbségeiben keresendő, amit az egyes kutatók nem vettek figyelembe. Éppen ezért azt tűztük ki célul, hogy az *Anodonta* záróizmának szövettani szerkezetét különböző funkcionális állapotokban történt fixálás után vizsgáljuk meg.

### Anyag és módszerek

Vizsgálatainkat *Anodonta cygnea* akváriumában, áramló Balaton-vízben tartott 10—16 cm-es példányain végeztük szeptember—január időszakában. Az izom különböző funkcionális állapotai az alábbiak voltak:

### 1. Ernyedt állapot:

Az adduktorok elernyedését úgy értük el, hogy 5—10 percre 45—50° C-os vízbe tettük az állatot. Ekkor a záróizmok elernyednek és a kagyló teljesen kinyílik, de életképessége nem károsodik (hő-narkózis). Ugyanez érhető el 2%-os chlorálhydrátnak a cerebrális és viscerális ganglionok tájékára való fecskendezésével. Az elernyedés után *in situ* fixáltuk a záróizmokat.

### 2. Izometriás kontrakció állapota:

Élő kagyló héját a két végén meglékeljük, ezután fixálóba helyeztük. A fixáló ingerére a záróizmok teljes kontrakcióba jutottak, a héj azonban megakadályozta a korlátlan megrövidülést. Így *in situ* olyan helyzetben fixálódott a záróizom, amilyen a fiziológiásan lehetséges legrövidebb állapota. Izometriás kontrakcióban úgy is fixáltunk záróizmot, hogy előzőleg a kagylóhéjak közé 2—3 cm vastag parafadugót tettünk. Ebben a helyzetben is izometriás a kontrakció, de a megrövidülés lehetősége kisebb a fiziológiásnál.

### 3. Izotóniás kontrakció állapota:

Az adduktorokat az egyik héjról szikével leválasztottuk, így a megrövidülésnek nem volt akadálya a bezáródó héj, tehát az izom izotóniásan kontrahálódott. A megrövidülés mértéke elérte a fiziológiás minimális adduktor-hossz felét. Az átvágás után azonnal, illetve 30 perc múlva tettük fixálóba az adduktorokat.

A fenti módokon előkészített anyagokat 10%-os formalinban 4 napig, illetve SUSA-ban 1 napig fixáltuk, majd kimetszettük az adduktorokat és megfelelő mosás után alkoholsorozaton, metilbenzoáton és benzolon keresztül paraffinba ágyaztuk, 6-mikronos hossz- és keresztmetszeteket készítettünk. A metszetek festéséhez haemalaun-chromotróp 2 R, VAN-GIESON és HEIDENHAIN-féle vashaematoxylin módszereket alkalmaztunk.

## Eredmények

Az *Anodonta cygnea* hátsó záróizma natív állapotban két részre tagolódik: egy sötétebb, „vörös” részre, amely ventrálisán foglal helyet, ez teszi ki a hátsó adduktor nagyobb felét, valamint egy világos, „fehér” részre, amely dorzálisan található. Az elülső adduktor hasonlóan „vörös” és „fehér” részre oszlik. A kétféle izom között szövettanilag nem észleltünk lényeges különbséget. Keresztmetszeti képeken jól látható, hogy a „fehér” izom több kötőszövetet tartalmaz, dúsabb a perimysium internuma, s ennek folytán tagoltabb, mint a „vörös” izom. A myofibrillumok sűrűségét fénymikroszkóppal pontosan nem lehetett megítélni, így nem tudjuk, hogy ebben keresendő-e a kétféle izom között meglevő makroszkópos különbség oka.

Ernyedt állapotban és izometriás kontrakcióban a szövettani kép lényegében nem különbözik egymástól. Egészében a simaizom szokásos szerkezetére emlékeztetnek a metszetek (1. ábra). A különbség annyi, hogy az izomsejtek nem orsó, hanem teljes hosszukban hengeralakúak, végeiket nem látjuk elvékonyodni, hanem azok kissé kiszélesedve tapadnak a hypostracumban (2. ábra). A metszeten belül végződő sejtet nem sikerült megfigyelni, az itt

látott sejtvégekről megállapítható, hogy a sejtnék a metszet síkjából való kilépése miatt, metszéskor keletkeztek.

A sejtmagok hosszúkásak, végük lekerekedett, általában a sejt közepén foglalnak helyet (1. ábra). Mivel teljes hosszában nem tudtunk megfigyelni izomsejteket, nem tudjuk, hogy van-e többmagvú sejt is.

A sejtek plazmája többnyire homogénnek látszik, egyes helyeken azonban megfigyelhetők a hosszirányban húzóó, szorosan egymás mellett fekvő myofibrillumok, amelyek a sejtmag két oldalán tömörülve haladnak el, s a sejtmag két végén hosszú kúpalakú teret hagynak szabadon, mely vashaematoxylinnal alig festődik (1. ábra). Harántcsíkolatot ezekben a metszetekben nem lehet észlelni, de ugyanúgy hiányoznak a „spirális” rajzolatú sejtek is.

Keresztmetszetben változatos képet nyújt a záróizom, az izometriás kontrakció állapotában. Az elülső adduktor nagyobb részében középen üresnek tűnő karika formájában jelennek meg az izomsejtek (3. ábra). Az üresnek tűnő középső rész nagysága változó, a myofibrillumok a széli részen tömörülve helyezkednek el, de van olyan sejt is, melyet teljesen kitöltötenek. A hátsó adduktorban ilyen karikaalakú keresztmetszetek viszonylag ritkán figyelhetők meg.

A hátsó adduktor legnagyobb részét és az elülső adduktor kisebb, széli részét keresztmetszetben homogén fibrillaeloszlást mutató sejtek teszik ki (4. ábra). Ezeknek a szarkolemmája élesen kirajzolódik.

Az izotoniás kontrakcióban fixált izom hosszmetsetzi képe különböző aszerint, hogy az átvágás után azonnal, vagy 30 perc múlva kezdődött a fixálás. Az azonnal fixált izomban túlnyomóan az ún. „spirális” szerkezetet látjuk (5. ábra), amely azonban vékony metszeten jól kivehetően inkább saktáblaszerű rajzolat. Ezen „spirális” rostok mellett feltűnik helyenként az a harántcsíkolat, amely az átvágás után 30 perccel fixált izom hosszmetsetzében majdnem minden rostban megtalálható (6. ábra). Kb. 2-mikronos sötét Q csíkból és kb. 3,5-mikronos világos I csíkból áll ez a periodicitás. A Q és I csík határa nem éles, hanem fogazott, fűrészszerű. Az emlős harántcsíkolat izom többi csíkjával analóg csíkot nem találunk. A csíkolat többnyire merőleges a rost hosszteengelyére, de van ferde irányú is. A csíkolat egyformán előfordul mindkét adduktorban, s az adduktorok két része között sem találunk különbséget.

Keresztmetsetzi képen jól kivehetőek a myofibrillumok átmetszetei (7. ábra). Ezek a sejtnben homogén eloszlást mutatnak mindkét adduktorban. A sejtkeresztmetsetzetek nem kerek, hanem sokszor poligonálisak. Néha látunk olyan keresztmetsetzeteket is, amelyekben nem vehető ki a myofibrillumok, hanem homogén sötét festődést mutatnak. A sejtmagok többnyire középen helyezkednek el. A sejtek átmérője általában nagyobb, mint izometriás kontrakciós állapotban.

### Megbeszélés

Vizsgálataink eredménye magyarázatot ad az irodalomban található ellentmondó vélemények eredetére a záróizom szerkezetére vonatkozólag. Ha ernyedtt állapotban, vagy izometriás kontrakcióban rögzítjük a záróizmot, akkor a szövettani kép erősen a simaizomhoz hasonló, ami megfelel MARCEAU (1909) és BRÜCK (1914) adatainak. Az izotoniás kontrakció kezdeti fokán látott szerkezet sugallhatta ENGELMANNnak (1881) a spirális izom elnevezést, míg az izotoniás kontrakció előrehaladott állapotában kialakult harántcsíkolat

lehetett a forrása azon elképzeléseknek, hogy a záróizom harántcsíkolts (MARGÓ 1861). A kevert izom pedig (ÁBRAHÁM és MINKER 1959) a kezdeti izometriás kontrakció állapotában történt fixálás eredménye lehet.

Véleményünk szerint a leírt szerkezeti sajátosságok és azoknak a különböző funkcionális állapotokkal párhuzamosan végbemenő változásai nem engedik meg az *Anodonta cygnea* záróizmának sem a símaizomhoz, sem a harántcsíkolts izomhoz való fenntartás nélküli sorolását, de nem igazolják a spirális szerkezetet sem, hanem sajátos polimorf izomról tanúskodnak.

Vizsgálataink alapján az a véleményünk alakult ki, hogy ezen izom myofibrillumainak egyenként valószínűleg megvan a periodicitásuk, azonban nem lévén a sejtnék telofragmája, ezek a periodicitások egymástól eltérő magasságban helyezkednek el. A szövettani metszet mikronos nagyságrendű vastagságához képest a vastag myofibrillumok elektronmikroszkóppal megállapított kb. 1000 Å vastagsága csekély (saját, még közöletlen adat, Lowy és HANSON 1962), a térben többszörösen egymást fedő myofibrillumok periodicitásai a fénymikroszkóp számára feloldhatatlanok, s ezért kelti a símaizom benyomását izometriás kontrakció állapotában a záróizom. Ez nagyjából megfelel annak a feltevésnek, amit Lowy és HANSON (1962) is felvetnek *Mytilus* ABRM-vel kapcsolatban.

A záróizom átvágásakor megindul az izotoniás kontrakció, amelynek kezdetén a myofibrillumok olyan csoportokba rendeződnek, amely csoporton belül már többé-kevésbé egyforma magasságban helyezkednek a sötét és világos elemek. Ezt már feloldja a fénymikroszkóp is, hiszen csak néhány myofibrillum rendeződése is már néhány ezer Å, vagyis közel 1-mikronos sötét és világos területek váltakozását eredményezi. Ekkor még az egész sejten belül nem állnak mindenütt egy magasságban a myofibrilla csoportok periodicitásai, s ez adja a sakktableszerű rajzolatot. Az izotoniás kontrakció előrehaladottabb stádiumában pedig kialakul a teljes rendezettség, s ekkor lép fel a harántcsíkolat. Ez a harántcsíkolat azonban csak nagyon távoli hasonlóságot mutat a valódi harántcsíkolattal, s azzal semmiképpen sem tekinthető azonosnak, hiszen éppen kontrakcióban jelentkezik, és csak két elemből áll.

Az izometriás kontrakcióban látott gyűrűszerű keresztmetszeti képek is szokatlanok mind a símaizom, mind a harántcsíkolts izom szövettani szerkezetéhez hasonlítva. BOZLER (1936) cephelopodákon végzett megfigyelései alapján azt állítja, hogy az ilyen, a sejt perifériás részére tömörült myofibrillumok lennének a strukturális hordozói a kizárólag tetanikus működésre képes, nem harántcsíkolts izom tulajdonságainak. Az *Anodonta cygnea* esetében nem áll módunkban eldönteni, hogy az ilyen keresztmetszeti képet mutató rostok valóban fiziológiásan tónusos vagy tetanikus működésre képesek-e, s az a véleményünk, hogy a karika-alakú keresztmetszeti képek a sejtmag két végénél hosszmetsetben látott kúpalakú myofibrillamentes területeket reprezentálják. Az is tény, hogy a gyűrűszerű keresztmetszeti kép nem állandó struktúra, minthogy izotoniás kontrakcióban fixált izomban nem fordul elő.

Az általunk elvégzett cholinesterase-hisztokémiai vizsgálatokból kiderült, hogy a záróizom szarkolemmája diffúz szemcsés eloszlásban specifikus cholinesterasét tartalmaz (ZS. NAGY 1964). Ez a tény is elkülöníti mind a síma, mind a harántcsíkolts izomtól a tavi kagyló adduktorait, s az itt leírt szerkezeti változások alapján, elkülönítésképpen, jogosnak látszik a polimorf izom elnevezés.

*Fentiekből két következtetés adódik:*

1. Az *Anodonta* záróizma sem a típusos sima, sem a megszokott harántcsíkolt izmok csoportjába nem sorolható be, s ezt a tényt az izomélettani, biokémiai és fiziológiai vizsgálatok során messzemenően figyelembe kell venni.

2. A záróizmokban a funkcionális változások során fénymikroszkóppal is kimutatható struktúraváltozás következik be az izomsejteken belül, ami új szempontot adhat ezen izmok tónusos működésének kutatásához.

### Összefoglalás

Az *Anodonta cygnea* záróizmai ernyedt és izometriás kontrakciós állapotban simaizomhoz hasonlítanak, attól azonban több lényeges szerkezeti vonatkozásban eltérnek. Izotoniás kontrakcióban kezdetben a régen spirális izomnak nevezett képet nyújtják, előrehaladottabb kontrakciós állapotban pedig kialakul rajtuk egy sötét Q és egy világos I csíkból álló periodicitás, amely azonban nem tekinthető azonosnak a típusos harántcsíkolattal. A záróizom sajátosságai alapján nem sorolható sem a sima, sem a harántcsíkolt izomhoz, de nem indokolt a spirális izom elnevezés sem. Tekintettel a funkcionális állapottól függő struktúraváltozásokra, jogosnak látszik a polimorf izom elnevezés.

### IRODALOM

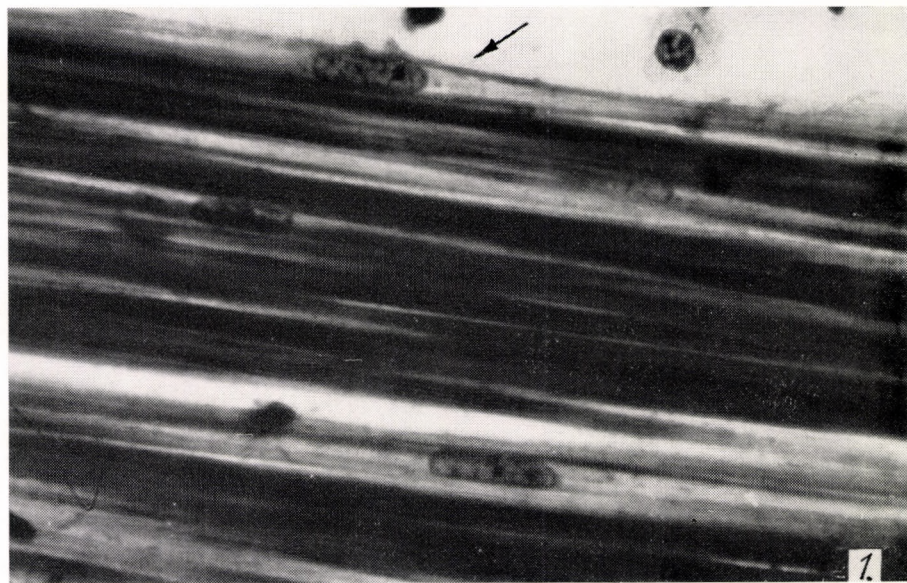
- ÁBRAHÁM, A., E. MINKER (1959): Experimentell-Morphologische Untersuchungen über die Innervation der Schliessmuskeln von Süßwassermuscheln. — *Z. Zellforsch.* **49**, 638—654.
- BOZLER, E. (1936): Cit.: OTTO RIESSER: Vergleichende Muskelphysiologie. — *Ergebnisse der Physiologie* **33**, 131—250.
- BRÜCK, A. (1914): Die Musculatur von *Anodonta cellensis*. — *Zeitschr. f. wissensch. Zool.* **110**, 481—619.
- ENGELMANN, Th. W. (1881): Über den faserigen Bau der contractilen Substanzen mit besonderer Berücksichtigung der glatten und doppelt schräggestreiften Muskelfasern. — *Pflüger's Archiv* **25**, 538—565.
- HANSON, J., J. LOWY (1959): Evidence for a sliding filament contractile mechanism in tonic smooth muscles of lamellibranch molluscs. — *Nature* **184**, 286—287.
- LOWY, J., J. HANSON (1962): Ultrastructure of invertebrate smooth muscles. — *Physiol. Rev. Suppl.* **5**, 34—42.
- MARCEAU, F. (1909): Reserches sur la morphologie, l'histologie et la physiologie comparées des muscles adducteurs des mollusques acéphales. — *Arch. de Zool. expériment. et. génér.* 5-e serie. t. **II**. 295.
- MARGÓ, T. (1861): A puhányok izomrostjairól. (Über die Muskelfasern der Mollusken). *Magyar Akad. Évkönyvek* **10**, 4. 1—22.
- PAVLOV, I. P. (1885): Wie die Muschel ihre Schale öffnet. — *Pflüger's Arch.* **37**, 6—31.
- POTTS, W. T. W. (1958): The inorganic and amino acid composition of some lamellibranch muscles. — *J. exp. Biol.* **35**, 749—764.
- PROSSER, C. C., F. A. BROWN: Comparative animal physiology. — Second ed. *Saunders Company. Philadelphia-London*, 1962.
- SCHAFFER, J.: Lehrbuch der Histologie und Histogenese. — *W. Engelmann, Leipzig*, 1922.
- ZS. - NAGY I. (1964): A histochemical study of cholinesterase on the adductor muscle of the fresh water mussel *Anodonta cygnea* L. — *Annal Biol. Tihany.* **31**, 153—157.
- ZSUKOV, Je. K. (1956) Е. К. Жуков: Исследования о тонусе скелетных мышц. Медгиз, Ленинград.

STRUCTURAL CHANGES DEPENDING ON FUNCTIONAL CONDITIONS  
IN THE ADDUCTOR OF FRESH-WATER MUSSEL (*ANODONTA CYGNEA* L.)*Imre Zs.-Nagy and János Salánki***Summary**

Adductors of *Anodonta cygnea* resemble smooth muscles in relaxation and isometric contraction. They differ from them, however, with regard to several essential structural properties. In the early phase of isotonic contraction they are like muscles known previously as "spiral muscles", in a more advanced phase of contraction, however, there develops a periodicity on them consisting of dark *Q* and light *I* bands, which are by far not identical with typical cross striation. It is not possible on the properties established to classify the adductor as either smooth or striated muscle. The designation as polymorph muscle is considered justified with regard to structural changes depending on functional condition.

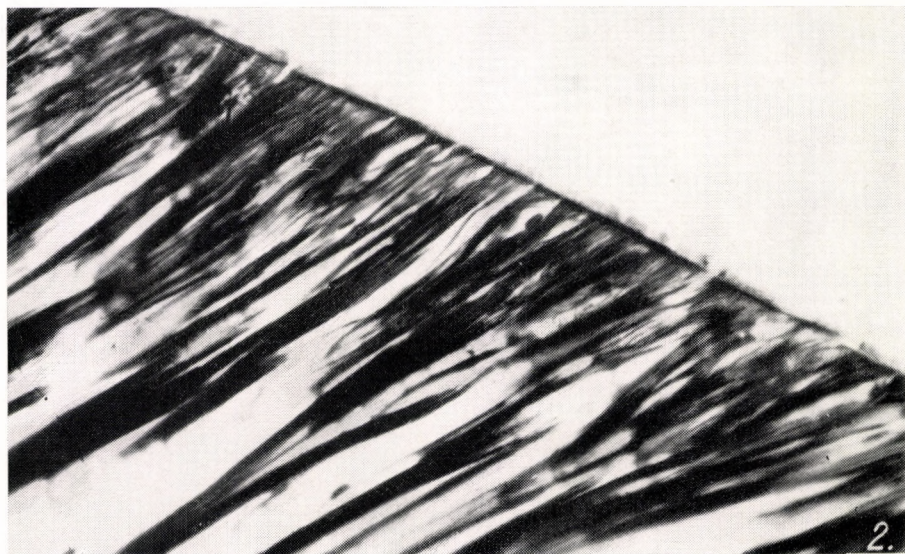
СТРУКТУРНЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ, ЗАВИСЯЩИЕ ОТ ФУНКЦИОНАЛЬНОГО  
СОСТОЯНИЯ В ЗАПИРАТЕЛЬНОЙ МЫШЦЕ БЕЗЗУБКИ (*Anodonta cygnea* L.)*И. Ж.-Надь и Я. Шаланки*

Запирательные мышцы беззубки в расслабленном состоянии и в изометрической контракции похожи на гладкую мышцу, но все же отличаются от последней во многих существенных структурных отношениях. В изотонической контракции они вначале напоминают картину т. н. спиральной мышцы, а с углублением контракции на них появляются темная (*Q*) и светлая (*I*) полосы, которые однако не соответствуют типичной поперечнополосатости. По своим свойствам запирательная мышца не относится ни к гладким ни к поперечнополосатым мышцам, но тогда не оправдано и название спиральной мышцы. Принимая во внимание структурные изменения в зависимости от функционального состояния, кажется оправданным употребление названия полиморфной мышцы.



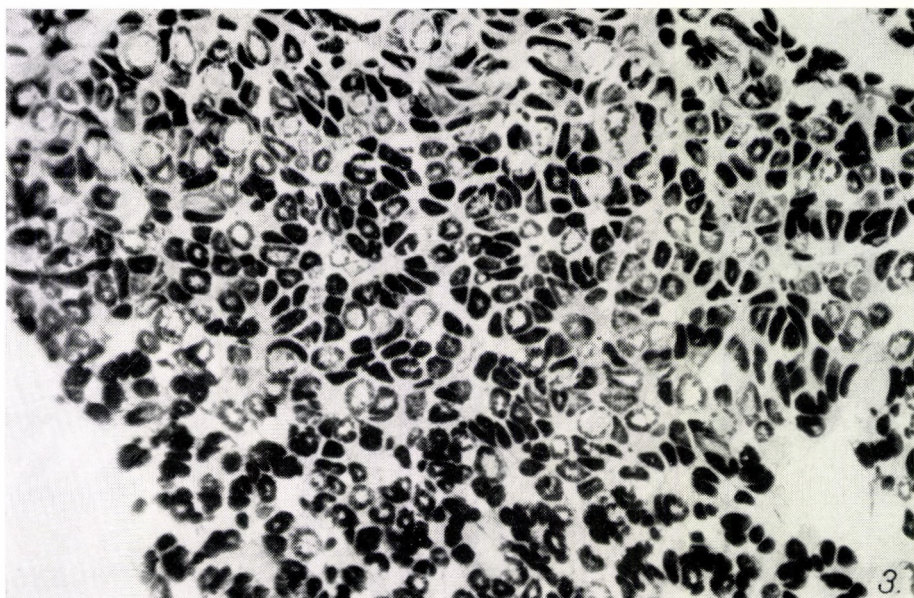
1. ábra. Hátsó záróizom hosszszetszeti képe, izometriás kontrakcióban. SUSA fixálás, vashaematoxylin festés, 882× nagyítás. Az izom sima jellegű. † = myofibrillamentes kúp a sejtmag végén

Fig. 1. Longitudinal section of posterior adductor muscle in isometric contraction. SUSA fixation, iron haematoxylin staining, 882× magnification. The muscle is smooth. † — myofibrillar free cone at the end of the nucleus

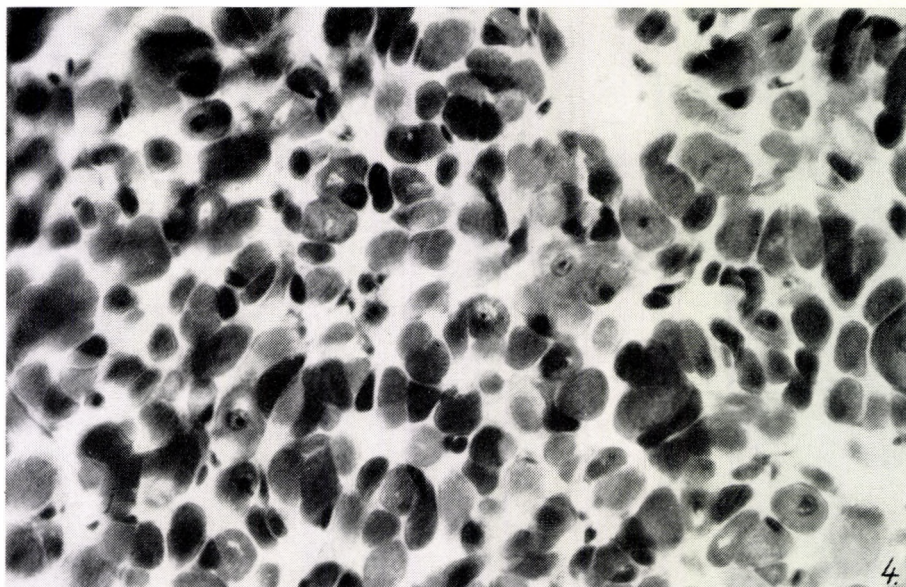


2. ábra. Elülső záróizom tapadása (hosszszetszetben) izometriás kontrakcióba. SUSA. vashaematoxylin, 441× nagyítás, a rostok kiszélesedve tapadnak a hypostracumban

Fig. 2. Adhesion of anterior adductor muscle (in longitudinal section) in isometric contraction. SUSA, iron haematoxylin, 441× magnification, the fibres adhere widened in the hypostacum

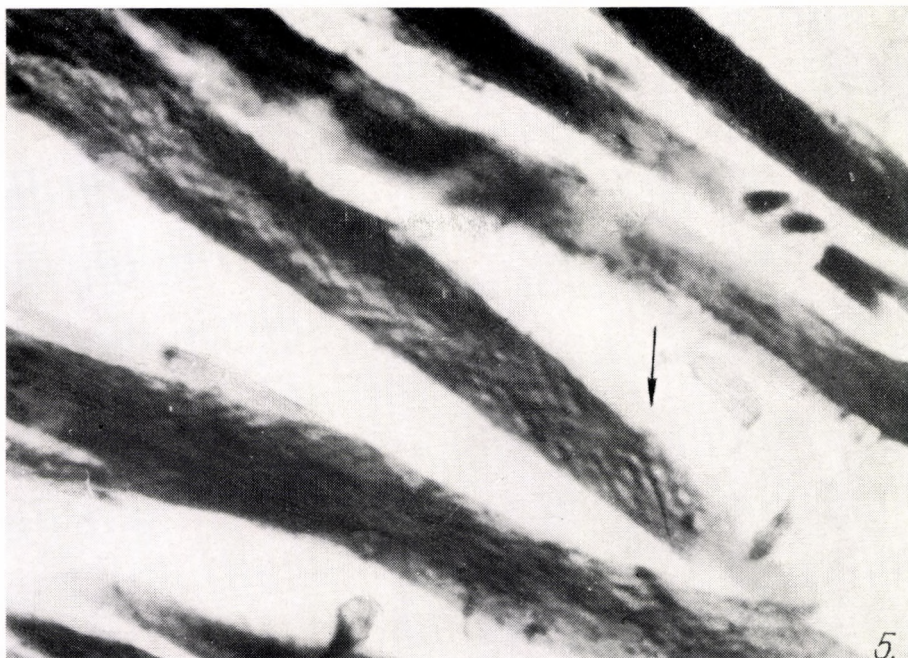


3. ábra. Elülső záróizom keresztmetszeti képe, izometriás kontrakcióban. SUSA, vas-haematoxylin, 441× nagyítás. Láthatók a sejt széli részére rendeződött myofibrillumok  
*Fig. 3.* Cross section picture of anterior adductor muscle in isometric contraction. SUSA, iron haematoxylin, 441× magnification. The myofibrils arranged to the edge of the cell are seen



4. ábra. Elülső záróizom keresztmetszeti képe, izometriás kontrakcióban. A fibrillák ebben a részben homogén eloszlásúak. SUSA, vas-haematoxylin, 441× nagyítás  
*Fig. 4.* Cross section picture of anterior adductor muscle in isometric contraction. The fibrils in this part are of homogeneous distribution. SUSA, iron haematoxylin, 441× magnification





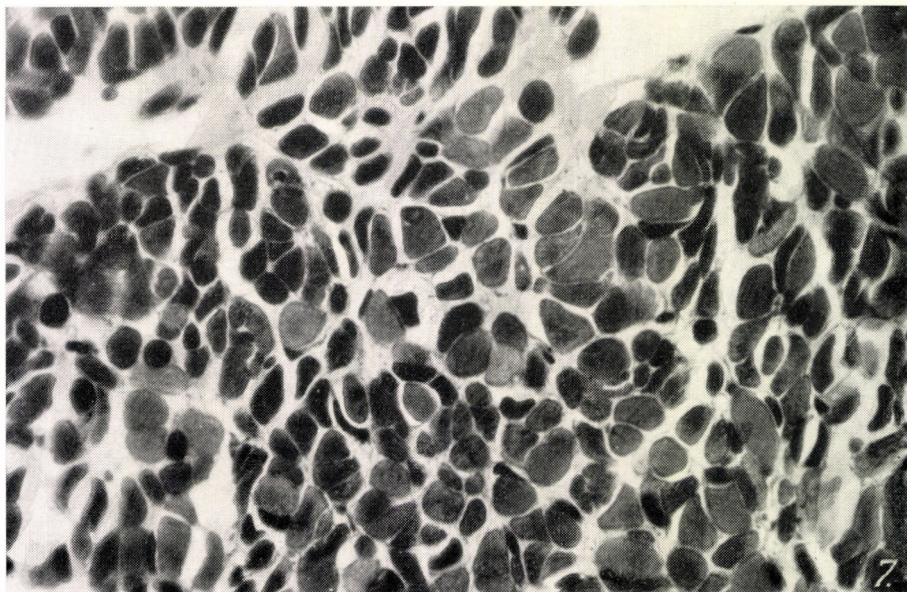
5. ábra. Hátsó záróizom hosszmetzete, izometriás kontrakcióban, közvetlenül az átvágás után fixálva. Látható a sakktáblaszerű rajzolat (Nyfl). SUSA, vashaematoxylin, 1260 × nagyítás

Fig. 5. Longitudinal section of posterior adductor muscle in isometric contraction, fixed immediately after cutting through. The check-board design is seen (Arrow). SUSA, iron haematoxylin, 1260 × magnification



6. ábra. Elülső záróizom hosszmetzeti képe izotóniás kontrakcióban 30 perccel az átvágás után fixálva. A harántesíkkolat kifejezett. SUSA, vashaematoxylin, 441 × nagyítás

Fig. 6. Longitudinal section of anterior adductor muscle in isotonic contraction, fixed 30 minutes after cutting through. The transversal striation is explicit. SUSA, iron haematoxylin, 441 × magnification



7. ábra. Hátsó záróizom keresztmetszete izotoniás kontrakcióban, 30 perccel az átvágás után fixálva. A myofibrilla-csoportok jól kirajzolódnak. SUSA, vashaematoxylin, 441× nagyítás

*Fig. 7.* Cross section of posterior adductor muscle in isotonic contraction, fixed 30 minutes after cutting through. The myofibril groups become distinct. SUSA, iron, haematoxylin, 441× magnification