

ФИЗИОЛОГИЯ ЖИВОТНЫХ

Академик И. БЕРИТОВ

**О ФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ СВОЙСТВАХ БЕЗНЕРВНОГО УЧАСТКА  
СКЕЛЕТНОЙ МЫШЦЫ**

В последнее время некоторые авторы находят существенное различие в физиологических свойствах нервных и безнервных участков. Так например, явление лестницы и повышение возбудимости в деятельной мышце, возникновение биоэлектрических токов возбуждения или так называемых токов действия, затем явление пессимального эффекта, чувствительности к ацетилхолину считаются свойством нервного участка мышцы (1—6 и др.).

Окончание двигательного нерва или нервная пластинка в мышечном волокне признается тем самым морфологическим образованием, которое обуславливает эти явления.

С другой стороны, мы показали, что безнервный участок ничем особенно не отличается от нервных участков. Оба они, будучи изолированы, возбуждаются и сокращаются, но только возбуждение и сокращение сильнее в нервных участках, чем в безнервных (8, 9); в связи с возбуждением того и другого участка наступает абсолютная рефракторная фаза, но только она короче в нервных участках, чем в безнервных (10); да и биоэлектрический ток возбуждения возникает в обоих участках, но только он в нервных участках сильнее (8), а скрытый период сокращения в нервных участках меньше, чем в безнервных (10). Эта же разница была установлена и на кураризированных мышцах теми же авторами.

В настоящей статье сообщаются новые результаты изучения физиологических свойств чисто безнервного проксимального участка *m. sartorius* методом миографической регистрации механических эффектов.

**Результаты опытов.** Проксимальные участки *m. sartorius* лягушки длиной в 7—8 мм, составляющие менее  $\frac{1}{5}$  всей длины мышцы, обычно не содержат двигательных нервных волокон или окончаний. В этом мы убеждались путем гистологического исследования ряда препаратов. Эти нервные элементы обычно существуют на расстоянии 9—10 мм от проксимального конца. Здесь проходит один из нервных поясов (7).

Физиологическое исследование таких проксимальных участков, которые абсолютно лишены двигательных нервных элементов, показывает, что эти участки в совершенно свежем состоянии обладают всеми теми свойствами, какими владеет вообще целая неповрежденная мышца. При раздражении отдельными индукционными ударами средней силы через 1—2'' механический эффект мышцы повышается с каждым новым ударом. Получается типичное явление лестницы. После десятка таких раздражений сократительная способность мышцы оказывается повышенной на долгое время, в течение минуты и более. Так, на фиг. 1 в опыте А от 12 раздражений меха-

нический эффект повысился на 50%. Последующие пробы через 6 и 15'' дали повышенный эффект. Точно так же в опыте *B*, который был произведен на 2 мин. позднее, первый эффект был больше, чем в начале опыта *A*. Значит, повышенная реакционная способность удержалась в течение этих двух минут.

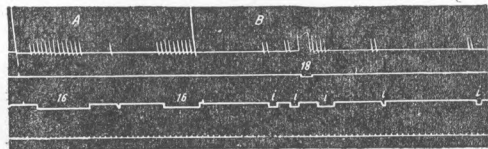
Такое повышение реактивной способности особенно сильно проявляется при тетаническом раздражении. После короткого, двухсекундного, но сильного электрического раздражения пороговая сила того же одиночного раздражения производит намного больше сокращения, чем до тетанического раздражения (фиг. 1, опыт *B*).

Повышение сократительной способности происходит во всем проксимальном участке мышцы. Это видно из следующего опыта. Если тетаническое раздражение производить на расстоянии 1—4 мм от проксимального конца, а раздражение отдельными индукционными ударами прикладывать на расстоянии 5—8 мм, т. е. на расстоянии 2—4 мм от тетанизируемого участка, то после тетанического раздражения одиночные сокращения оказываются сильно повышенными. В некоторых случаях это повышение проявляется только в течение нескольких секунд, но в определенных случаях оно может длиться минутами. Повидимому, чем свежее препарат, чем выше его функциональное состояние, тем дольше повышенная реакционная способность мышцы после тетанического сокращения.

Явление повышения сократительной способности в обрезанных проксимальных участках мышцы в связи с активным состоянием наблюдается почти на всех препаратах, если только они свежи, т. е. если опыт ведется вскоре после операции, не повреждены частыми раздражениями или не взяты от истощенных лягушек. Но каждый раз после многократных раздражений в течение одного часа мышца приходит в такое состояние, что отдельные индукционные удары дают ослабление эффекта с самого начала и не дают усиления даже после тетанического эффекта.

Характерно, что даже в самом свежем состоянии препарата можно наблюдать вместо повышения ослабление, если только тетаническое раздражение продолжается более или менее длительно всего 10'' и более. Вырезанный, обескровленный проксимальный участок при тетанических раздражениях утомляется очень быстро, уже в течение немногих секунд. Если тетаническое раздражение прекратить в тот период, когда кривая сокращения падает, то это безусловно вызовет ослабление одиночных сокращений.

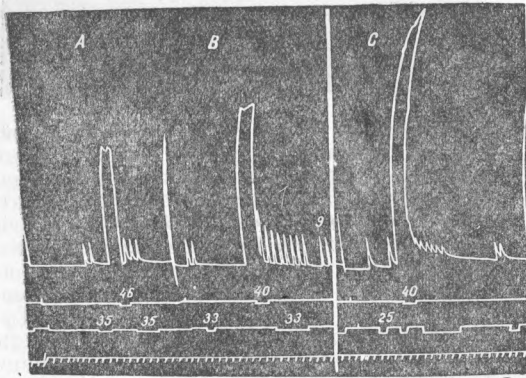
Можно было подумать, что повышение функциональной деятельности проксимальных участков обуславливается электротоническим действием самого раздражающего тока, а не активным состоянием. Против этого говорят факты следующего рода. Означенное повышение функционального состояния обнаруживается в проксимальном участке и в том случае, когда он приводится в активное состояние через нерв. Берется вся мышца, раз-



Фиг. 1.—9 IV 1939 г. *M. sartorius* свежее пойманной лягушки. Берется проксимальный участок, длиной 8 мм при общей длине мышцы 44 мм. Для тетанического раздражения электроды положены на расстоянии 1—4 мм. Порог раздражения 22 см раст. индукционной катушки. В опыте *B* тетаническое раздражение производится при 18 см р. к., частота раздражения 30 в 1'' (верхний сигнал). Для вызова одиночных сокращений электроды приложены несколько выше на расстоянии 5—7 мм от проксимального конца (нижний сигнал). Внизу время в секундах. Гистологическое исследование показало, что исследуемый участок не содержит двигательных нервных элементов. Прочие объяснения см. в тексте.

драгается отдельными индукционными ударами ее проксимальный участок, и прослеживается влияние тетанического сокращения, вызванного раздражением седалищного сплетения. Как показывает фиг. 2, в случае слабого тетанического сокращения одиночные сокращения не изменяются, а в случае сильного тетануса одиночные сокращения сильно повышаются (опыт *B*). Опять-таки это явление наблюдается в свежем состоянии препарата. После ряда раздражений приблизительно такое же тетаническое раздражение не повышает, а наоборот, ослабляет одиночные сокращения (фиг. 2, опыт *C*).

Нужно отметить, что в свежем состоянии мышцы пороги раздражения ее проксимальных безнервных участков довольно низки, 25—35 см р. к.



Фиг. 2.—3 III 1938 г. Записывается *m. sartorius* целиком. Периферический конец перерезанного седалищного сплетения раздражается тетанически при 46 и 40 см р. к. Проксимальный участок на расстоянии 2—5 мм от конца раздражается отдельными индукционными ударами. Опыты *A* и *B* в свежем состоянии препарата; опыт *C* после утомления. Размах миографа в последнем опыте был увеличен вдвое. Этим объясняется большая амплитуда кривой тетанического сокращения. Объяснение см. в тексте. Внизу время в сек.

ксимального конца, а затем отделить перерезкой этот безнервный участок от остальной части, то от этого пороги раздражения данного участка не изменяются. Значит, уже пороговая сила электрического раздражения производит эффект в проксимальном участке целой мышцы путем прямого действия тока на мышечную возбудимую систему.

Итак, как целая нормальная мышца в свежем состоянии, так и совершенно безнервный участок ее обнаруживают повышенную реакционную способность после тетанического или одиночного сокращения.

Проксимальный безнервный участок *m. sartorius* дает пессимальный и оптимальный эффект и в отношении частоты раздражения. При некоторой высокой частоте раздражения, как 100—250 в 1", механический эффект мышцы носит типичный пессимальный характер: быстрое начало в виде вздрагивания, а затем более или менее быстрое падение (фиг. 4). В то время как при некоторой малой частоте, как 30—40 в 1", вслед за быстрым сокращением достигнутое укорочение остается в течение многих секунд или после начального зубца немного ослабевает, а потом вновь медленно нарастает (фиг. 1), при большой частоте сокращение с самого начала вырастает с большой постепенностью (фиг. 3).

Обычно оптимальное и пессимальное явление в зависимости от частоты

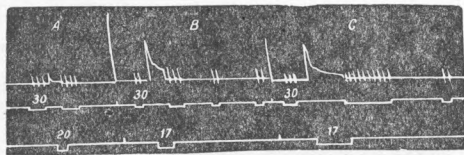
Это в то время, когда порог седалищного нервного сплетения составляет 45—50 см р. к. Можно было подозревать, что и при раздражении безнервных проксимальных участков сокращение наступает путем действия петель раздражающего тока на нервные элементы. Однако опыты говорят против этого предположения. В виду сравнительно хорошей проводимости мышечной ткани петли тока очень незначительны даже в нескольких миллиметрах от электродов. Это можно легко проверить струнным гальванометром. Но есть и другое более простое доказательство. Если сначала определить пороги проксимального участка на целой мышце в ее безнервном участке на расстоянии 2—4 мм от про-

раздражения изучают путем непрерывного изменения частоты раздражения от малой частоты к большей и наоборот. На проксимальном безнервном участке также легко наблюдается, что каждый раз повышенная частота выше некоторого уровня ведет к понижению механического эффекта. Так например, на фиг. 3 тетаническое раздражение с частотой 40 ударов в 1" несколько раз учащается до 70 в 1", каждый раз при частом раздражении кривая сокращения более быстро падает и очень быстро поднимается при переходе на малую частоту.

Много раз пытались получить явление оптимума и пессимума в зависимости от силы раздражения при частоте 40—250 раздражений в 1". Но ни разу не удалось получить падение механического эффекта в связи с усилением раздражения. Наоборот, каждый раз каждое новое усиление раздражения вызывало повышение механического эффекта.

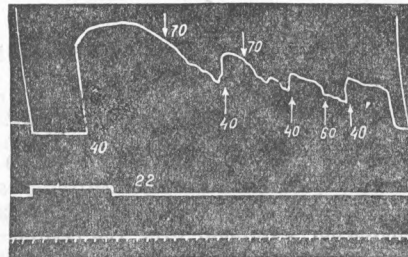
Это происходит от того, что, во-первых, каждое усиление раздражения вовлекает все новые и новые менее возбудимые мышечные волокна, а, во-вторых, сократительный процесс сразу захватывает все большую и большую длину мышечных волокон под влиянием усиленного распространения петель тока. От этих причин усиление фарадического тока первым делом ведет к усилению механического эффекта.

Характерно, что повышение и понижение единичных сокращений может быть наблюдаемо точно так же после пессимального сокращения, причем



Фиг. 4.—14 IV 1938 г. Проксимальный участок 8—9 мм. Раздражается тетанически при частоте 100 в 1" на расстоянии 2—4 мм от проксимального конца (20.17 см р. к.) и отдельными ударами на расстоянии 6—8 мм (30 см р. к.). Короткое пессимальное раздражение повышает последующие одиночные сокращения, а длительное, наоборот, ослабляет их. Гистологическое исследование обнаружило 2 нервных куста на расстоянии 8—9 мм от проксимального конца. В остальной части мышца лишена двигательных нервных окончаний.

а потому можно утверждать, что безнервный участок подчиняется закону возбуждения, так называемому закону «все или ничего». Далее в безнервном участке при пессимальном сокращении протекают такие же физико-химические процессы, как при оптимальном сокращении. В обоих



Фиг. 3.—13 IV 1938 г. Проксимальный участок 8 мм. Раздражается тетанически на расстоянии 2—4 мм от проксимального конца. Сила раздражения 22 см р. к. (порог 27 см). Частота раздражения 40 в 1", которая три раза на короткое время переводится на высокую частоту 60—80 в 1". Внизу время в сек. Гистологическое исследование не обнаружило двигательных нервных элементов.

если пессимальное раздражение длится несколько секунд, то это благоприятствует одиночным сокращениям, причем повышенная реакционная способность может длиться десятки секунд. Если же пессимальное состояние длится много секунд, то тогда, наоборот, после пессимального состояния одиночные сокращения оказываются сильно ослабленными. Они могут потом постепенно повышаться в течение многих секунд и в конце концов могут стать выше, чем было до пессимального раздражения (фиг. 4).

Итак, в безнервном участке процесс возбуждения сопровождается рефракторными фазами,



случаях они не только обуславливают сокращение, но и длительно меняют возбудимость мышцы, сначала повышая ее, а потом понижая.

Физиологическая лаборатория  
Тбилисского государственного университета  
им. Сталина.

Поступило  
4 IV 1939.

#### ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- <sup>1</sup> Henriques u. Lindhard, Pfl. Arch., **183**, 1 (1920). <sup>2</sup> J. Lindhard, Skand. Arch. Physiol., **64**, 299 (1922); *ibid.*, **69**, 59 (1934). <sup>3</sup> A. Rosenblueth a. J. V. Lucio, Amer. Journ. Physiol., **120**, 781 (1937). <sup>4</sup> G. L. Brown, Journ. Physiol., **89**, 12P (1937); **89**, 220 (1937). <sup>5</sup> W. B. Cannon a. A. Rosenblueth, Autonomic Neuroeffector systems, p. 48—52 (1937). <sup>6</sup> А. Г. Гинецинский, Сборн. докладов VI Всесоюзн. съезда физиологов, биохимиков и фармакологов, Тбилиси, стр. 193 (1937). <sup>7</sup> А. Лежава, Сборн. Проблемы нервн. физиологии и поведения, посвященный проф. И. Бериташвили, Тбилиси, стр. 329 (1936). <sup>8</sup> J. Veritoff, Pfl. Arch., **213**, 206 (1926). <sup>9</sup> J. Veritoff u. D. Iaschwili, Pfl. Arch., **205**, 475 (1924). <sup>10</sup> А. Картовия, Тр. Ин-та физиологии при Тбилисском гос. университете, **3**, 246 (1937).