

ФИЗИОЛОГИЯ

Е. К. ЖУКОВ, С. М. ВЕРЕЩАГИН и Л. И. ЛЕУШИНА

**МАТЕРИАЛЫ ПО ИННЕРВАЦИИ ТОНУСА СКЕЛЕТНЫХ МЫШЦ\***

(Представлено академиком Л. А. Орбели 8 V 1947)

Рядом авторов (1-3) было показано, что скелетная мышца лягушки отвечает на нервные импульсы, прошедшие через область частичного блока, не тетанусом, а своеобразным слитным сокращением.

По целому ряду признаков эти слитные эффекты тождественны с естественными тоническими сокращениями скелетной мышцы. Анализ физиологических механизмов этих „тонусоподобных сокращений“ сулит нам пролить свет на природу тонуса, в частности, на его иннервационный механизм.

Почему для вызова тонусоподобных сокращений необходимо, чтобы импульсы прошли через участок альтераций? Каким образом альтерация нерва может влиять на характер сокращения мышцы? На эти вопросы возможны следующие четыре ответа:

1) Развитие альтерации на нерве электротонически изменяют сократительные мышцы.

2) В участке альтерации происходит блокирование части нервных импульсов и дисперсирование импульсов во времени — слабый и дисперсированный поток импульсов вызывает тонусоподобное сокращение.

3) В участке альтерации происходит видоизменение каждого индивидуального импульса; ослабленные и измененные по форме импульсы вызывают уже не тетанус, а тонус.

4) В стволе седалищного нерва имеются нервные волокна, специально связанные с функцией тонуса; эти волокна блокируются при альтерации позже, чем те, которые связаны с функцией тетануса.

Проведенные нами экспериментальные исследования и ряд теоретических соображений заставили признать, что первые три гипотезы вряд ли соответствуют действительности и что наиболее вероятной является последняя, четвертая гипотеза. В эту сторону и были направлены наши дальнейшие поиски. При этом, в полном согласии с прежними авторами, мы могли убедиться, что ни симпатические нервные волокна, ни парасимпатические не являются моторными волокнами для тонуса скелетной мышцы и что, следовательно, иннервация тонуса скелетной мышцы лягушки осуществляется волокнами соматической нервной системы.

Раздражая порознь VIII и IX передние спинно-мозговые корешки лягушки, один из нас (Е. К. Жуков) обнаружил следующие явления. При раздражении VIII корешка сокращения икроножной мышцы носят характер чистого тетануса, без примеси тонического компонента.

\* Доложено на заседании Ленинградского общества физиологов им. И. М. Сеченова 31 III 1947.

Этот характер сохраняется и в том случае, если на стволе нерва создать участок альтерации — тонусоподобных сокращений при раздражении VIII корешка получить невозможно. При раздражении IX корешка (также и X) обычно возникает медленное сокращение, на фон которого накладываются клонические подергивания. При усилении раздражения отдельные подергивания переходят в тетанус, маскирующий тонический фон. Однако иногда, особенно на осенних упитанных лягушках, удается наблюдать, что в очень широком диапазоне сил раздражения (рис. 1) в ответ на стимуляцию IX корешка по-

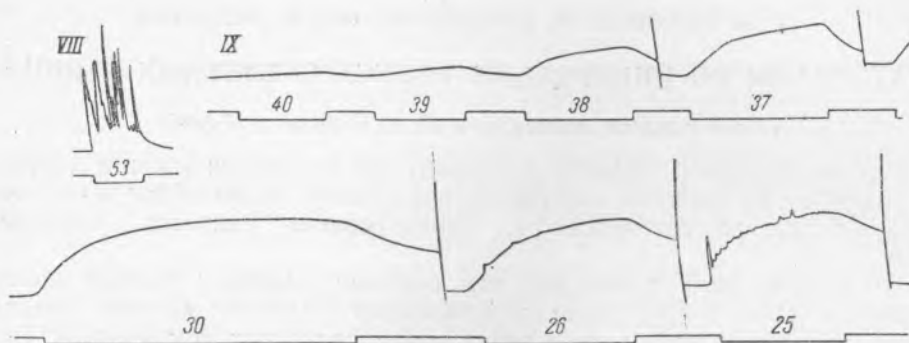


Рис. 1. Характер сокращения икроножной мышцы лягушки при раздражении VIII и IX передних спинно-мозговых корешков. Частота раздражения 30 в сек.

лучаются лишь чистые тонические эффекты, без какой-либо примеси быстрых тетанических элементов. Обращаем внимание на то, что эти тонические сокращения получаются без альтерации нервного ствола и

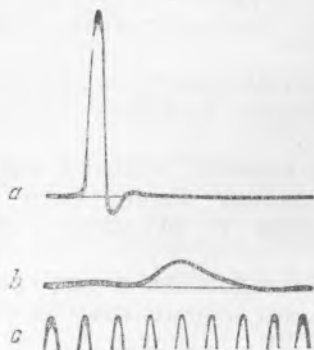


Рис. 2. Потенциалы действия мышцы: *a* — при раздражении VIII переднего корешка (тетанус мышцы); *b* — при раздражении IX переднего корешка (тонус мышцы). Отметка времени 4 мсек.

что, следовательно, развитие блока на нерве не является существенным для получения тонических сокращений. Посредством альтерации мы лишь даем возможность тоническому механизму, предсуществующему в нерве и мышце, проявиться в чистом виде, освободив его от маскировки тетаническими сокращениями.

В дальнейшем авторы подтвердили и умножили эти первоначальные наблюдения как в миографической, так и в осциллографической методике. При этом оказалось, что в ответ на раздельное раздражение VIII и IX корешков в икроножной мышце возникают различные потенциалы действия (рис. 2). В том случае, когда с IX корешка получается чистое тоническое сокращение, вместо быстрого, сильного, двуфазного потен-

циала, характерного для тетануса, возникает слабый (около 0,1 мV), растянутый (до 10—15 м.сек.) однофазный потенциал, свидетельствующий о том, что наблюдаемый тонический эффект является результатом суперпозиции слабых, растянутых и локализованных в нервной части мышцы дискретных сократительных актов.

Нами было также показано, что нервные импульсы, возникающие при раздражении VIII переднего корешка, блокируются в более раннюю

стадию альтерации нервного ствола, чем импульсы с IX корешка (рис. 3). Таким образом, исходное наше предположение о различной резистентности „тетанических“ и „тонических“ нервных волокон получает прямое экспериментальное подтверждение.

Вышеописанные данные позволяют сделать заключение, что у *Rana temporaria* через VIII передний корешок выходят тетанические нервные волокна, связанные с тетаническим аппаратом икроножной мышцы, через IX же корешок (и через X, когда он имеется), кроме этих волокон, еще и специальные тонические нервные волокна, свя-

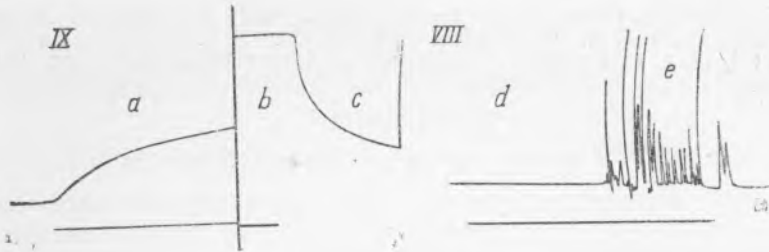


Рис. 3. Картина мышечных сокращений при раздражении VIII и IX корешков в условиях развития на нервном стволе участка альтерации. *a* — тоническое сокращение при раздражении IX корешка; *b* — то же, при меньшей глубине блока; *c* — прекращение раздражения IX корешка, *d* — переход к раздражению VIII корешка при неизменной силе (как в *b*) альтерации нерва; *e* — появление мышечных сокращений с VIII корешка при ослаблении альтерации. Движение кимографа непрерывно

занные с тоническим аппаратом ее. Нервные центры, ведающие функцией тонуса у холоднокровных, могут быть соединены с периферическим тоническим аппаратом посредством специальных соматических нервных волокон.

Как показали специальные исследования, не все мышцы задней конечности получают тоническую иннервацию. Кроме того, к некоторым мышцам тонические волокна выходят через VIII передний корешок.

Вывод о наличии двойной моторной иннервации нашел подтверждение в дальнейших опытах, выполненных Л. И. Леушиной. Она производила одностороннюю перерезку VIII переднего корешка, а в другой партии лягушек — IX переднего корешка и в разные сроки перерождения нервных волокон наблюдала изменение формы мышечных сокращений.

При кратковременном тетанизирующем раздражении нормального нервного ствола икроножная мышца отвечает двухкомпонентным сокращением, где за высоким тетаническим пиком следует растянутый тонический хвост.

По мере перерождения волокон, вошедших в седалищный нерв из VIII корешка, наблюдается снижение тетанического пика, в то время как тонический хвост остается без изменений (по сравнению с контрольной

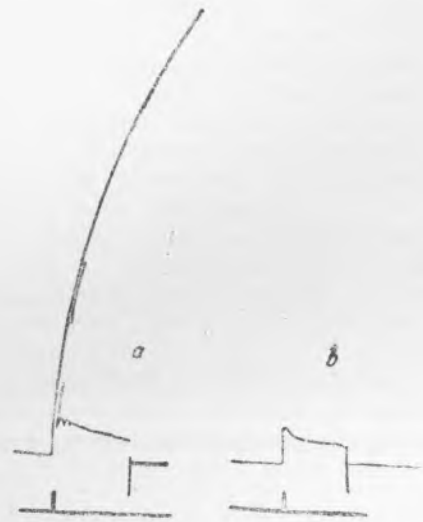


Рис. 4. *a* — двухкомпонентная кривая сокращения контрольной мышцы в ответ на 0,2 сек. тетанизацию с частотой 50 в сек.; *b* — сокращение мышцы другой лапки через 33 дня после перерезки VIII переднего корешка. Раздражение такое же

лапкой). На 33-й день перерождения, при содержании лягушек при 6—10° С, тетанический компонент редуцировался до еле заметного начального вздрагивания (рис. 4). Наоборот, по мере перерождения волокон из IX корешка, уже на 14—17-й день полностью исчезал тонический хвост, в то время как тетанический пик оставался неизменным.

Поступило  
8 V 1947

#### ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

<sup>1</sup> Е. К. Жуков, Сб. работ физиол. лабор. ЛГУ, посвященный 25-летию научной деятельности А. А. Ухтомского, 1930, стр. 38. <sup>2</sup> П. О. Макаров, Физиол. журн. СССР, 15, в. 1—2 (1932). <sup>3</sup> S. M. Swerdloff, Pflüg. Arch., 232, 574 (1933).