

ФИЗИОЛОГИЯ

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

О «ТЕТАНИЧЕСКИХ» И «ТОНИЧЕСКИХ» НЕРВНЫХ ВОЛОКНАХ*

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

В предыдущем сообщении (1) нами было показано, что, раздражая VIII передний спинно-мозговой корешок лягушки, мы получаем чистые тетанические сокращения икроножной мышцы, свободные от элементов тонуса; раздражая же IX и X передние корешки, получаем сложный мышечный ответ, где наряду с тетаническим компонентом имеется отчетливый тонический фон. На основании этого мы предположили, что через VIII передний корешок *Rana temporaria* к икроножной мышце выходят нервные волокна, связанные с функцией тетануса, а через IX и X, кроме них, еще особые нервные волокна, связанные с функцией тонуса.

Чем определяется различие ответа мышцы на импульсы с VIII и IX, X корешков? Тем ли, что нервные волокна, выходящие в составе этих корешков, подходят к различным сократительным механизмам, например к тетаническим и к тоническим мышечным волокнам? Или, быть может, тем, что в ответ на раздражение в тетанических и в тонических нервных волокнах возникают импульсы различного характера, вызывающие различный ответ в мышце?

Пользуясь бинокулярной лупой, С. М. Верещагин мог непосредственно наблюдать за сокращением отдельных волокон *m. ileo-fibularis***, раздражая при этом то VIII, то IX корешок. Как известно, в этой мышце тетанические и тонические волокна сгруппированы в отдельные пучки, причем тонический пучок занимает обычно центральную верхнюю часть мышцы (рис. 1). При раздражении VIII корешка наблюдаются сокращения боковых тетанических участков мышцы, причем при слабой стимуляции можно видеть, что эти сокращения представляют быстрые подергивания отдельных волокон. При раздражении IX корешка обычно сокращается вся мышца; однако на некоторых препаратах при слабом раздражении можно видеть изолированное сокращение центрального тонического пучка. Это сокращение протекает медленно,



Рис. 1.

Схема расположения тонических (заштрихованная область) и тетанических волокон в *m. ileo-fibularis*, а также распространения волокон VIII и IX корешков (пунктиром обозначены тонические нервные волокна)

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

** Тетанические и тонические нервные волокна выходят к *m. ileo-fibularis*, через те же корешки, как и в *m. gastrocnemius*.

отдельных рывков совершенно не видно. При усилении раздражения начинают примешиваться и сокращения боковых тетанических участков. На приложение ацетилхолина (1 : 50 000) m. ileo-fibularis также отвечает слитным и медленным сокращением центрального пучка и отдельными подергиваниями боковых участков.

Таким образом, мы могли убедиться, что среди волокон IX переднего корешка имеются такие, которые связаны с особыми тоническими мышечными волокнами. Но значит ли это, что характер мышечного ответа определяется лишь структурными и функциональными особен-

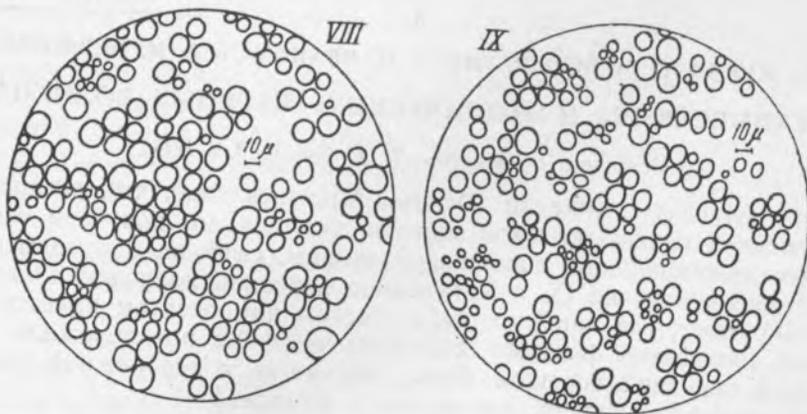


Рис. 2,

Поперечные срезы через VIII и IX передние корешки лягушки. Окраска осмием

ностями сократительных аппаратов самой мышцы и что между тетаническими и тоническими нервными волокнами нет никакой разницы?

На поперечных срезах через VIII и IX передние корешки, дрэгготов-

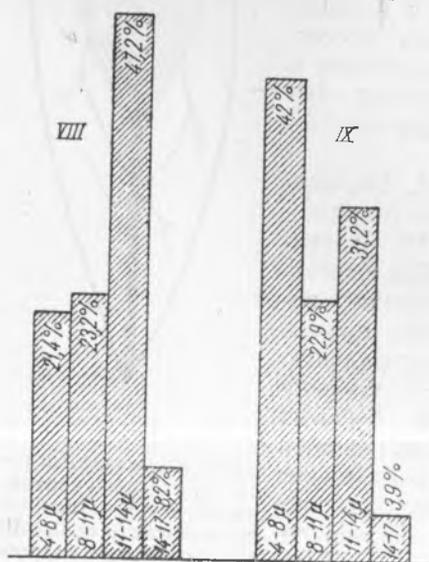


Рис. 3

Результаты подсчета количества нервных волокон различного диаметра в поперечных срезах, изображенных на рис. 2

ожидать и целого ряда функциональных особенностей. Тетанические и тонические нервные волокна должны отличаться по скорости проведе-

ленных Л. И. Леушиной, видно, что эти корешки отличаются друг от друга по калибру нервных волокон (рис. 2). Как показали промеры, в VIII корешке примерно половина всех волокон имеет диаметр 11—14 м. Наоборот, в IX корешке половина, а иногда и больше, всех волокон является тонкими мягкими волокнами с диаметром 4—8 м (рис. 3). Таким образом, чистый тетанический эффект получается при раздражении корешка, содержащего малый процент тонких волокон; смешанный же эффект с отчетливым тоническим фоном — при раздражении корешка с большим процентом тонких волокон. Можно сделать вывод, что если тетанический аппарат мышцы обслуживается толстыми соматическими нервными волокнами, то тонический аппарат ее — тонкими соматическими волокнами.

Различие в диаметре заставляет

ния возбуждения, по интенсивности и длительности импульса и т. п. Факт различной возбудимости этих волокон, равно как и факт различной резистентности их к альтерирующим воздействиям уже отмечался нами в предыдущем сообщении. Насколько существенными являются все эти отличия для формирования различных типов мышечного сокращения должны показать дальнейшие исследования.

Таким образом, тетанический и тонический аппараты поперечно-полосатой мускулатуры амфибий нам представляются отдельными по своей структуре и состоящими как из особых сократительных механизмов, так и из особых иннервационных приводов. Этот вывод не является неожиданным, если учесть, что, согласно Л. А. Орбели, двигательный аппарат представляет систему механизмов, стоящих на разных ступенях эволюционного развития, и что эволюция отдельных звеньев нервно-мышечного прибора протекала одновременно и согласованно.

Вывод о наличии отдельных тетанических и тонических нервно-мышечных приборов подтверждается опытами Е. К. Жукова и Т. П. Ивановой, которым из системы седалищный нерв — икроножная мышца удалось выделить нейромоторные единицы, обладающие различными типами активности. Чаще всего изолируются тетанические нейромоторные единицы, отвечающие быстрыми сильными сокращениями как на одиночные, так и на ритмические раздражения, характеризующиеся легким развитием пессимума. Вне условий утомления тонусоподобных сокращений на таких единицах получить не удается, в том числе и при блокировании нервного волокна постоянным током. Но в некоторых слу-

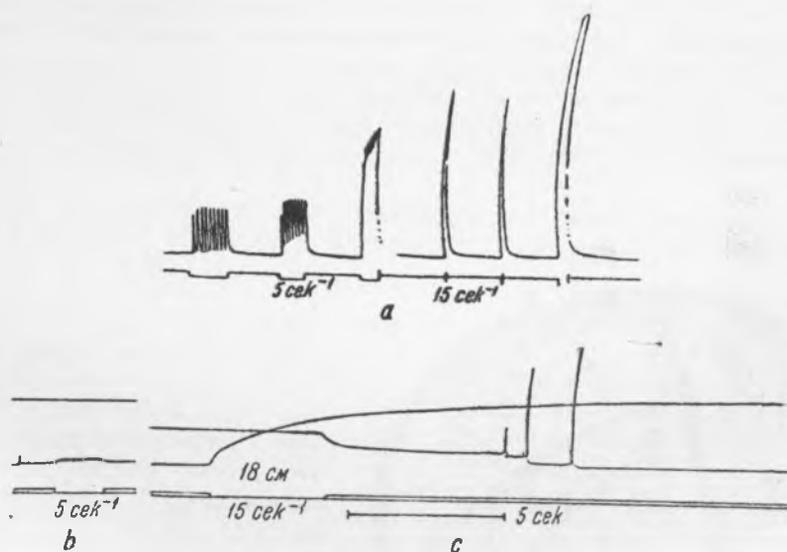


Рис. 4. *a* — запись сокращений тетанической нейромоторной единицы; *b* — запись сокращений тонической нейромоторной единицы при редких раздражениях; *c* — то же при более частых раздражениях (представлены начало и конец полтора минутного сокращения; быстрые глики — механические толчки по миографу; видна малая устойчивость тонического последствия). Скорость вращения кимографа во всех трех случаях одинакова

чаях при тех же условиях изоляции нервного волокна, при раздражении совершенно свежей нейромоторной единицы получают ответы иного типа. На одиночные стимулы мышца дает лишь еле заметные медленные сокращения; на ритмические же, в том числе и на такие редкие как 5—10 в сек., — медленно нарастающие слитные и относительно неутомимые ответы, по всем признакам сходные с тонусоподобными сокращениями целого нервно-мышечного препарата (рис. 4).

Необходимо, однако, отметить, что между типичной тетанической единицей и типичной тонической единицей можно найти ряд промежуточных этапов. Повидимому, типичный тетанический нервно-мышечный прибор, с одной стороны, и типичный тонический, с другой, являются продуктом эволюционной специализации некой исходной рабочей системы, способной как к функции «укорочения», так и к функции «поддержания» (3). И в тетаническом приборе имеются элементы «тоничности», и в тоническом приборе скелетной мышцы — элементы тетануса. Как путем специальных воздействий, так и в процессе текущей деятельности тонические свойства обоих приборов могут быть и усилены и ослаблены (4).

После того как настоящая работа была уже закончена, мы узнали о том, что Kuffler (5) в 1946 г. получил данные, также свидетельствующие о наличии двойной моторной иннервации скелетных мышц лягушки.

Физиологический институт
Ленинградского государственного университета

Поступило
8 V 1947

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ Е. К. Жуков, С. М. Верещагин и Л. И. Леушина, ДАН, 58, № 5 (1947).
² Л. А. Орбели, Лекции по физиологии нервной системы, 2-е изд., 1938. ³ O. Rissler, Bethe's Handb., 8, Abt. 1 (1926). ⁴ Е. К. Жуков, Физиол. журн. СССР, 20, 98 (1936). ⁵ S. W. Kuffler, Proc. Soc. Expt. Biol., 63, 21 (1946).