

Е. К. ЖУКОВ и Л. И. ЛЕУШИНА

О ТЕТАНИЧЕСКИХ И ТОНИЧЕСКИХ МЫШЕЧНЫХ ВОЛОКНАХ

(Представлено академиком Л. А. Орбели 17 VII 1948)

Уже давно была высказана мысль, что тонус скелетных мышц в ряде случаев (например, у холоднокровных) осуществляется посредством деятельности особого сократительного аппарата — тонических поперечно-полосатых мышечных волокон. Характерной особенностью этого аппарата является высокая чувствительность к ацетилхолину и способность развивать длительные ацетилхолиновые контрактуры. Согласно А. Г. Гинецинскому (1), свойство тоничности определяется наличием особой „холинорецептивной субстанции“, которая и реагирует контрактуроподобными сокращениями на „физиологический ацетилхолин“.

Мы в своих опытах (2) также пришли к выводу, что по крайней мере в некоторых мышцах лягушки ацетилхолиновый механизм играет весьма существенную роль в формировании тонического сокращения. Однако обнаружение и детальное доказательство этого факта, по нашему мнению, еще не исчерпывают всей проблемы о периферическом механизме тонуса. Благодаря каким свойствам тоническая мышца реагирует на ацетилхолин особого рода медленными и слитными сокращениями и может оставаться в сокращенном состоянии часами, противодействуя растягивающему усилию при очень малых энергетических затратах?

Произведенные в этом направлении исследования отличаются одним существенным недостатком. Все они выполнены на целой мышце, вследствие чего не исключен момент механических и иных влияний мышечных волокон друг на друга. Между тем эти влияния могут иметь существенное значение. Поэтому нам представляется необходимым продолжить анализ формирования тонического сокращения на одиночных волокнах, изолированных из мышцы.

С соблюдением максимальных предосторожностей, дабы избежать малейшего повреждения, одиночные волокна выделялись из *m. ileofibularis* лягушки; тонические — из центрального тонического пучка, тетанические — из боковых ее частей (3). Раздражение и регистрация сокращений производились по принципу, описанному у П. О. Макарова (4). Как показали эксперименты, из центрального пучка *m. ileofibularis* действительно можно выделить одиночные волокна, отличающиеся высокой чувствительностью к ацетилхолину и способные развивать длительную ацетилхолиновую контрактуру. По этим признакам — это типичные тонические волокна. Из боковых же частей этой мышцы препарируются волокна, менее чувствительные к ацетилхолину, реагирующие на него быстрыми вздрагиваниями и скоро переходящей контрактурой, т. е. тетанические волокна.

Тонические волокна имеют такую же толщину, как и тетанические (50—150 μ); они короче, чем тетанические (5—8 мм против 8—15 мм); более прозрачны; обычно содержат 3 нервно-мышечных окончания (тетаническое волокно имеет, как правило, лишь одно*). Тонические волокна очень чувствительны к механическим раздражениям: на прикосновение или растяжение они отвечают длительными контрактурами.

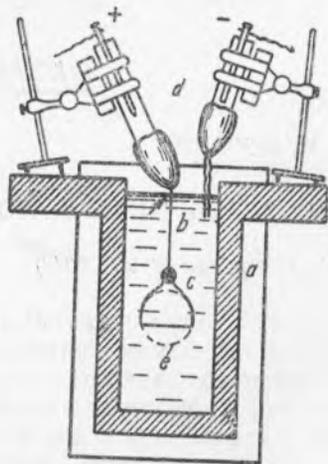


Рис. 1. *a* — камера со стеклянными стенками, наполненная рингеровским раствором; *b* — одиночное мышечное волокно; *c* — груз — рамка (6 мг), подвешенная на остаток нижнего сухожилия; *d* — неполяризующиеся электроды; к левому, через посредство короткой нитки, привязанной к остатку верхнего сухожилия, прикрепляется волокно; стрелка показывает место возникновения возбуждения; *e* — место, приходящееся против объекта проекционного микроскопа

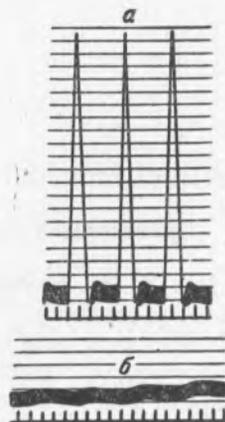


Рис. 2. Ответы мышечных волокон на прямое раздражение индукционным током: *a* — тетаническое волокно: длина 12 мм, диаметр 110 μ ; пороговое раздражение (350 мм расстояния между катушками); *b* — тоническое волокно: длина 6 мм, диаметр 112 μ , пороговое раздражение (230 мм р. к.). Под миограммами отметка времени 0,1 сек.

При раздражении редкими индукционными ударами тетаническое волокно дает быстрые и сильные сокращения (рис. 2). Наличие следовых колебаний говорит о том, что вязкие свойства в волокне выражены относительно слабо. Если волокно не повреждено и не утомлено, то высота сокращений не зависит от силы раздражения: тетаническое волокно реагирует согласно закону „все или ничего“. При этом, как показала микрокиносъемка, возбуждение, возникнув в одном конце волокна, всегда распространяется до другого его конца (повидимому, без декремента). При частых ритмических раздражениях выявляется относительно быстрая утомляемость тетанического волокна и склонность к трансформации ритма, к пессимуму.

Тетаническое волокно способно и к слитным длительным сокращениям, но для этого необходимы особые условия раздражения. Так например, при большой силе индукционного тока развивается контрактура, имеющая характер самостоятельной длительной волны, на которую накладываются обычные одиночные сокращения. При воз-

* Эти данные нашли подтверждение в специальной работе Н. А. Черногрядской, которая показала также, что нервно-мышечные окончания в обоих видах волокон отличаются друг от друга: в тетанических они имеют форму „конечных кустиков“, в тонических — форму „виноградной кисти“.

действии постоянного тока, вслед за начальным быстрым сокращением также появляется длительная контрактура (рис. 3). Величина и характер протекания этой контрактуры зависят от силы и формы раздражающего тока. Распространение ее по волокну происходит с отчетливым декрементом. Следует отметить, что токи, вызывающие контрактуру тетанического волокна, в то же время его альтерируют.

Тоническое волокно на редкие удары индукционного тока реагирует очень слабыми, но длительными, одиночными сокращениями (рис. 2), при этом укорочение обычно составляет не более 2—3% его исходной длины (против 30—40% характерных для тетанического волокна). Возбудимость тонического волокна к индукционным ударам низка: порог равен 25—20 см расстояния между катушками индукториума (против 40—35 см для тетанического волокна). При усилении

раздражения несколько возрастает и высота сокращений, но в еще большей степени увеличивается длительность сократительной волны. Благодаря наличию длительных остаточных укорочений происходит легкая суммация одиночных ответов в своеобразные „тетанусы“ (рис. 4).

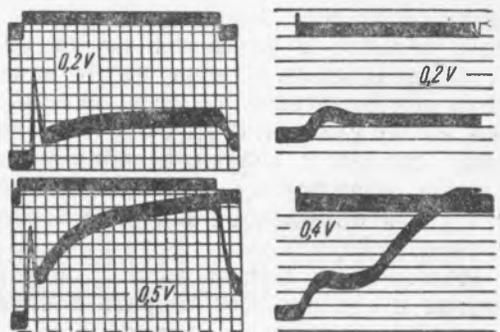


Рис. 3. Слева — ответы тетанического волокна (диаметр 80 μ) на постоянный ток 0,2 и 0,5 V. Справа — ответы тонического волокна на постоянный ток 0,2 и 0,4 V



Рис. 4. Ответ тонического волокна (длина 9 мм, диаметр 100 μ) на индукционное раздражение 2 раза в секунду. А — пороговое раздражение 250 мм р. к. Б — раздражение 200 мм р. к. Стрелка — конец раздражения

Однако эти „тетанусы“ имеют все признаки тонуса: сокращение развивается очень медленно и плавно, оно является слитным уже при малой частоте раздражений и может поддерживаться в течение многих десятков минут без каких-либо признаков утомления. Как показала микрокиносъемка, сокращение распространяется по тоническому волокну с явным декрементом. Чем сильнее раздражение, тем большая область волокна охватывается возбуждением.

Для формирования тонического сокращения, равно как и для поддержания груза на достигнутой высоте, несомненное значение имеет большая „вязкость“ тонического волокна. Эта большая вязкость выражается, например, в том, что поднятый груз (если он не очень велик) может долгое время удерживаться на достигнутой высоте и после прекращения раздражения (рис. 4). Однако, если к такому укороченному волокну подвесить достаточно большую нагрузку, то оно растягивается и остается в растянутом состоянии и после снятия груза (пластичность). Специальными исследованиями было установлено, что вязкие свойства тонического аппарата возрастают во время его деятельности (С. М. Верещагин, Е. К. Жуков и Л. И. Леушина).

Возбудимость тонических волокон к постоянному току не ниже, чем у тетанических. Кривая сокращения иногда распадается на начальный „горб“ и последующую контрактуру (рис. 3). Этот горб характеризуется большей высотой и большей длительностью, чем одиночные сокращения на индукционный удар; повидимому для тонического волокна более адекватными являются длительные стимулы. Однако этот горб значительно ниже, чем начальный „пик“ тетанического волокна, и резко отличается от него большей длительностью и градуальностью. Очень часто начальное сокращение и последующая контрактура сливаются вместе настолько, что дифференцировать их не удается. В этих случаях ответ на постоянный ток чрезвычайно сходен с ацетилхолиновой контрактурой. Для тонического волокна, повидимому, вообще характерна легкая склонность к контрактуре и нормальное значение контрактурного фона при формировании сокращений.

Изложенные факты дают основание предположить, что чувствительная к ацетилхолину сократительная структура тонического волокна характеризуется малой функциональной подвижностью — малой скоростью сократительного акта и медленным восстановлением исходного состояния. Именно эта особенность тонуса (слитность, неутоняемость и т. д.). По всем признакам активное состояние тонической структуры представляет собою местное (т. е. распространяющееся с декрементом) градуальное возбуждение, описанное Н. Е. Введенским⁽⁵⁾. Согласно данным Д. Н. Насонова⁽⁶⁾ и С. М. Верещагина, в основе его лежат медленно обратимые процессы денатурации клеточных белков.

Нами было установлено, что тоническое сокращение мышцы (при раздражении ее нерва) сопровождается регулярным рядом слабых однофазных мышечных потенциалов действия⁽⁷⁾. В свете описанных выше данных эту картину можно понимать таким образом, что по внешнему виду слитный тонус формируется путем суперпозиции дискретных, сократительных актов, слабых, местных и медленно обратимых, которые возникают в тонической мышце под влиянием появляющегося порционно ацетилхолина. Возможно, что эти дискретные сократительные акты накладываются на фон контрактуры.

Физиологический институт
Ленинградского государственного
университета

Поступило
14 VII 1948

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ А. Г. Гинецинский, Физiol. журн. СССР, 33, 413 (1947). ² С. М. Верещагин, там же, 34, 73, 81 (1948). ³ Sottengerkamp, Arch. exper. Path. u. Pharm., 128, 99 (1928). ⁴ П. О. Макаров, Тр. Лен. об-ва Естествоисп., 67, 3 (1939). ⁵ Н. Е. Введенский, Возбуждение, торможение и наркоз, 1901. ⁶ Д. Н. Насонов, Доклады VII Всес. съезда физиол. 1947, стр. 75. ⁷ С. М. Верещагин и Е. К. Жуков, там же, стр. 52.