

ФИЗИОЛОГИЯ

Член-корреспондент АН СССР д. НАСОНОВ, М. АВЕРБАХ и Г. КОМАРОВА

**АВТОМАТИЧЕСКАЯ АКТИВНОСТЬ ОДИНОЧНЫХ НЕРВНЫХ  
ВОЛОКОН КРАБА *HYAS ARANEUS***

В предыдущих работах, на основании ряда теоретических соображений (1-3), мы пришли к некоторым выводам, касающимся природы автоматической деятельности проводящих волокон. Мы показали, что в состояние автоматической активности можно привести любое нервное волокно при условии, если тем или иным способом поднять его возбудимость выше какой-то пороговой величины (порог автоматической деятельности).

В этих условиях проводящее волокно приходит в состояние своеобразной неустойчивости, при которой самые маленькие раздражения вызывают в нем ничтожные по своей интенсивности ответные реакции, которые, разрастаясь, доходят до постоянных размеров отрегулированного по величине пика и быстро распространяются по всему волокну. С этого момента возбудимость волокна, благодаря наступившей рефрактерности, сильно падает, волокно приходит снова в устойчивое состояние и начинается reparация, выражаяющаяся в постепенном повышении возбудимости. Однако, лишь только возбудимость повысится выше «порога автоматической активности», как волокно опять становится неустойчивым, и снова малейший раздражитель вызовет в нем вспышку нового возбуждения и т. д.

Из сказанного ясно, что частота ритма автоматической деятельности должна зависеть от длительности полного цикла возбуждения, что в свою очередь определяется лабильностью нерва. Это положение было нами экспериментально подтверждено в предыдущей работе (3) на нерве лягушки.

Предположим, что во время относительной рефрактерной фазы автоматически ритмирующего волокна мы возбудили его электрическим раздражителем. Из сказанного выше ясно, что следующая вспышка возбуждения произойдет после того, как волокно проделало весь цикл, и поэтому имевшаяся ритмика должна сместиться таким образом, что началом ее будет нанесенное нами раздражение.

Этот вывод из теории был также проверен нами на нерве лягушки (3) и получил полное подтверждение.

В настоящей работе исследуется автоматическая активность на гигантских нервных волокнах краба, и на них проверяется тот вывод из нашей теории, о котором мы только что говорили.

**Материал и методика**

Работа проводилась в июле 1949 г. на Мурманской Биологической станции Академии наук СССР в Дальних Зеленцах.

Для исследования отпрепаровывался брюшной участок нерва, иннервирующего одну из ходильных ног краба *Hyas araneus*. Такой нерв в

морской воде, которая применялась в качестве среды для исследования, легко расщепляется иглами на отдельные пучки волокон. Эти пучки в основном состоят из множества очень тонких волокон, среди которых попадаются немногочисленные гигантские волокна, диаметром 40—60  $\mu$ .

При тщательной препаровке иногда удается изолировать без повреждения одно гигантское волокно на протяжении до 25 мм. Такой отрезок волокна вполне пригоден для экспериментирования. Однако получить такой препарат сравнительно трудно. Гораздо легче выделить тонкий пучок, состоящий в основном из тончайших волокон, и содержащий одно или несколько гигантских волокон. Часть наших опытов сделана

на изолированных одиночных волокнах, часть же — на тонких пучках. Примесь тонких волокон в пучке не мешает работе, так как волны возбуждения в них проводятся значительно медленнее, чем в гигантских, и на осциллограммах их пики всегда отделены от пики гигантских волокон (см. рис. 2, б, в).

Осциллографические исследования отдельных волокон или тонких пучков велись по методике Гочкина <sup>(4)</sup> следующим

образом. После препаровки волокна в морской воде, в чашке, где он плавал, под него подводились две пары электродов (раздражающий Г и регистрирующий В) (см. рис. 1) и между ними заземленная пластина Д. Электроды и пластина были прикреплены к кремальере Е, при помощи которой они могли одновременно подыматься или опускаться. На поверхность морской воды А наливался слой жидкого парафина Б, после чего вращением кремальеры нерв, лежащий на электродах, переводился из воды в парафин, где и подвергался осциллографическому исследованию.

В качестве регистрирующего прибора был использован катодный осциллограф с двумя параллельно включенными трубками LB-8, одна из которых служила для фотографирования, а вторая — для визуального наблюдения изучаемых процессов.

Развертка по оси времени осуществлялась ламповым релаксационным генератором, служившим также и для раздражения короткими толчками тока, совпадавшими во времени с началом прямого хода луча осциллографа \*. Потенциалы усиливались с помощью усилителя системы П. И. Гуляева и С. А. Евдокимова <sup>(5)</sup>.

#### Полученные результаты

На рис. 2 изображена осциллограмма пика одиночного волокна краба, при вышеописанной постановке опыта.

Осциллограммы а, б, в, г, д сняты с одного и того же тонкого пучка тонких нервных волокон, среди которых находилось одно толстое волокно.

При постепенном усилении раздражения из подпороговой области мы обнаруживаем внезапное появление небольшого пика (рис. 2 а), кот-

\* Осциллограмму раздражающих толчков тока см. в нашей предыдущей работе <sup>(2)</sup>.

рый при дальнейшем увеличении силы раздражителя уже не меняется, как это видно на рис. 2 б, в. Это пик единственного гигантского волокна в пучке. По расстоянию от начала горизонтальной черты осциллограммы он соответствует такому же расстоянию до начала пика одиночного изолированного волокна (рис. 2 е), что говорит в пользу одинаковой скорости распространения импульса в обоих случаях и лишний раз убеждает нас в том, что внезапно появившийся пик (рис. 2 а) действительно принадлежит единственному гигантскому волокну нашего пучка.

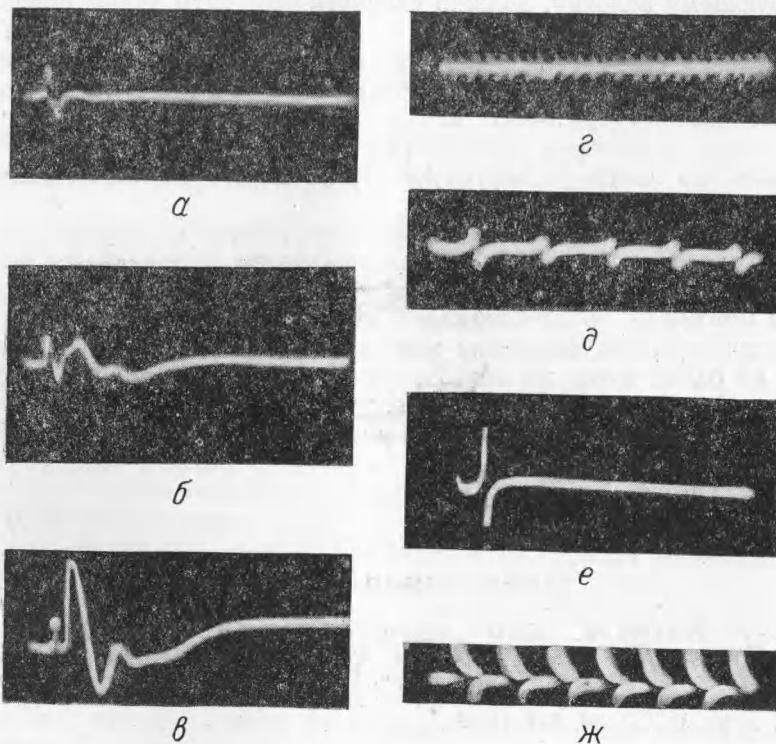


Рис. 2

Затем мы несколько усиливаем раздражение, и вправо от первого пика начинает появляться мощный второй пик, а за ним маленький третий (рис. 2 б, в). Постепенность нарастания этих пиков говорит о том, что они выражают электрическую активность многих волокон. Судя по расстоянию от начала линии, можно думать, что скорость распространения импульсов по этим волокнам более медленная. По всей вероятности, описываемые пики принадлежат тонким волокнам, составляющим главную массу исследуемого нервного пучка.

Далее исследуемый пучок волокон переносился в 4% раствор цитрата натрия, для осаждения кальция. Как известно, в таком растворе возбудимость нерва повышается и появляется автоматическая ритмика одиночного волокна\*.

На осциллограмме это выражается в появлении серии одинаковых пиков, находящихся на равном расстоянии друг от друга и непрерывно перемещающихся вдоль по оси времени. Лишь только мы начинаем раздражать нерв, картина моментально застывает, и пики становятся неподвижными. Ввиду того что снимки делались с довольно значительной

\* Это перенесение не всегда было обязательным, так как очень часто изолированное волокно спонтанно начинало ритмировать.

выдержкой (0,5 сек.), картина бегущей цепи пиков получилась на фотографии в виде горизонтальной черты с расплывчатыми следами пиков (рис. 2 г), при раздражении же пики, как мы говорили, останавливаются на экране осциллографа и потому хорошо выходят на снимке (2 д) даже при выдержке в 0,5 сек. Расстояние между пиками соответствует около 14  $\sigma$  \*.

Описанные явления можно хорошо объяснить с точки зрения разываемой Насоновым теории. Как мы указывали выше, с точки зрения этой теории, сверхпороговое раздражение, приложенное к автоматически ритмирующему волокну, должно сдвинуть этот ритм таким образом, что начало его будет точно совпадать с моментом раздражения. На нашем осциллографе раздражение синхронизировано с началом прямого хода луча и, как правило, несynchronous с ритмом возбуждения исследуемого волокна. Поэтому при отсутствии раздражения пик возбуждения на осциллограмме появляется каждый раз на новом месте, в результате чего мы неизменно получаем картину поступательного движения пиков (рис. 2 г) \*\*.

При раздражении на осциллограмме (рис. 2 д) первый пик слева вызван непосредственно нашим раздражителем и появляется всегда на одном и том же месте, так как он синхронизирован с началом пробега луча, а потому на экране осциллографа неподвижен. Но в таком случае и последующие, автоматически возникшие пики каждый раз будут появляться на одних и тех же местах, так как начало ритмики определяется моментом включения раздражителя.

Таким образом, полученные данные точно соответствуют теоретически ожидавшимся картинам.

Поступило  
31 V 1950

#### ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- <sup>1</sup> Д. Н. Насонов, Бюлл. экспер. биологии и медиц., 26, 256 (1948).  
<sup>2</sup> Д. Н. Насонов, Изв. АН СССР, сер. биол., № 4, 381 (1948). <sup>3</sup> М. С. Авербах и Д. Н. Насонов, Физiol. журн. СССР, 36, 46 (1950). <sup>4</sup> А. Hodgkin, Proc. Roy. Soc., Ser. B, 126, 87 (1937). <sup>5</sup> П. И. Гуляев и С. А. Евдокимов, Физiol. журн. СССР, 34, 541 (1948).

\* На рис. 2 ж каждый интервал масштаба времени соответствует 10  $\sigma$ .

\*\* В применявшейся нами схеме развертки отсутствовала принудительная синхронизация с исследуемым процессом, поэтому частота развертки не зависела от частоты процесса и не могла быть точно синхронизирована с ней.