

骨骼肌紧张时興奮状态特征的研究*

黄 溢 明

(生物系)

一系列的研究工作^[1-11]証明:骨骼肌紧张性和强直性的神經肌肉装置之間在兴奋性、灵活性、生物电流的活动以及收縮特性等方面均有着明显的区别。这样,自然会产生疑問:这些不同的机能特点由什么来决定的呢?也就是說,当肌紧张时在肌纖維中产生什么样的兴奋过程的形式呢?为了回答这个問題,必須进一步比較研究肌紧张和肌强直时的兴奋状态。

关于在神經肌肉系統中兴奋过程的形式很久以前就开始研究。在經典的生理学中,认为活的可兴奋的組織中,只存在一种快速传播的兴奋形式的概念,长期以来占着統治的地位。然而,由于实验技术的不断提高,兴奋过程不仅在神經和肌纖維中,而且在神經中樞,在感受器和神經肌肉传递装置中,都进行过比較詳尽的研究。事实証明还存在另一种兴奋形式——局部兴奋。它同样是器官正常活动的重要环节^[12]。

目前一般认为,在神經肌肉系統中兴奋状态按其产生的特征來說可以概括为三种形式。第一种是非递减的传播性的兴奋(这是所有脊椎动物和全部高等无脊椎动物的神經肌肉系統所具有的兴奋形式);第二种是递减的传播性的兴奋(低等无脊椎动物所具有的形式);第三种是局部性的兴奋(所有动物大多数的兴奋組織均具有的形式。在神經和肌肉中当閾强度刺激时也会出现)。

大量的神經肌肉生理学研究資料已經証明,骨骼肌强直性纖維对直接和間接的刺激均給予快而有力的收縮(单个收縮或强直收縮)。这种收縮伴随着双相的、快速传播的动作电位。至于紧张性纖維对刺激的收縮效应和电流活动研究得还不多。在这方面 Жуков 及其同事們^{[7] [13] [14]}进行过許多工作。他們曾观察到,紧张性肌纖維以緩慢而微弱的收縮来答应单个电震的刺激,这种收縮波沿纖維传播有明显的递减现象。当連續刺激时,这种纖維給予局部的持久性的縮短。同时他們还发现肌紧张时伴随着微弱的单相肌肉动作电位。根据研究所积累的事实, Жуков^[7]曾提出过这样的假定:如果說强直性肌肉的快速的收縮是依赖于非递减的、传播性的兴奋波,那么紧张性肌肉的緩慢性縮短則取决于递减的、传播性的、局部性的兴奋波。但是值得注意的是,过去研究者们不容易获得单纯紧张性的神經肌肉标本,大部分有关骨骼肌紧张問題研究的資料是用剝离单条肌纖維,或者在混合的神經肌肉标本中,刺激局部变性的神經所产生的类似紧张性收縮(Тонусоподобное сокращение)的方法获得的。显然,在上述两种情况中(剝离肌纖維或使神經纖維局部变性),肌肉兴奋状态会有变动的。因此,关于肌紧张

* 本文是根据作者在苏联列宁格勒大学所完成的学位论文資料整理的。

时的兴奋状态有必要作进一步的研究。有关这个问题的假定同样需要实验材料来验证。

作者曾经利用切断不同神经分支的方法从草蛙 (*Rana temporaria*) 的小胫骨肠肌 (m. ileofibularis) 及其支配的坐骨神经 (n. ischiadicus) 中获得强直性的和紧张性的神经肌肉装置^[9]。本文记载我们在上述神经肌肉装置中研究兴奋状态所获得的一些结果。

实验方法

实验是1959—1960年在苏联列宁格勒大学生物系生理研究所进化生理学实验室完成的。

为了便于比较研究强直性和紧张性神经肌肉装置对刺激效应的特点, 我们认为必须在相同的刺激条件下, 同时记录两个标本的反应。因此特制了一个不大的长方形盒子代替普通的肌槽。它是由活动盖和底盘两部分构成。在底盘表面两侧装有用来固定标本以及银质刺激电极的接柱。制备好的强直性和紧张性神经肌肉标本, 用螺丝固定在盒子底盘表面的接柱上。用线将标本的肌肉通过盖上的小孔分别连于两个肌动描记器上。两条神经置于同一对银质的刺激电极上。刺激是由产生方形波形的电子刺激器来实现的。每个刺激脉冲的持续时间为100微秒。连续刺激的时间每次不超过8—10秒。时间间隔为3—5分钟。刺激以后用林格氏生理溶液洗涤标本。实验室温度18—22°C。共做了四十五个实验。有些实验在相应的刺激条件下借助阴极射线示波器同时记录了肌肉的动作电位(双极引导)。在检查性的实验里, 利用双目解剖镜对肌肉的收缩进行观察。

实验结果

肌动图的比较分析表明: 当给予相当的刺激作用于神经纤维时, 在强直性和紧张性的神经肌肉装置中产生不同的收缩效应。图1和图2是强直性(上面)和紧张性(下面)神经肌肉装置对相同刺激的反应记录。下面曲线是刺激标记, 其上方的数字为刺激频率(秒); 下方的数字为刺激强度(电位计的分度单位)。

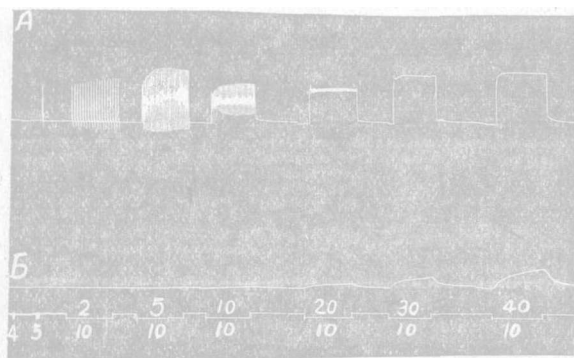


图1 强直性(A)和紧张性(B)神经肌肉装置对作用于神经的相同刺激(频率逐步增大)的反应记录。下面曲线是刺激标记, 其上方的数字为刺激频率(秒); 下方的数字为刺激强度(电位计的分度单位)。

从图1可见, 以强度为5个电位计的分度单位的单个刺激作用于神经纤维, 强直性神经肌肉装置给予快而有力的单个收缩。对同样的刺激紧张性神经肌肉装置回答以慢而微弱的、不能记录在记纹鼓上的单个收缩。这种收缩在双目解剖镜下可以看见。当频率每秒2次到10次(强度为10个单位)的连续的节律性刺激作用于神经纤维时, 引起强直性装置快而有力的单个收缩。同样的刺激则引起紧张性装置慢而微

弱的收缩波。要想描记这种收缩同样是困难的，但在双目解剖镜下可以观察到。当以频率每秒为 10 到 20 次的刺激作用于神经时，在强直性神经肌肉装置中出现强的齿状收缩（不完全强直收缩），在这种刺激频率时，在紧张性的神经肌肉装置里发生微弱而持续的收缩。当以频率每秒从 30 到 40 次刺激作用于神经时，在强直性装置中出现完全的强直收缩，而在紧张性装置中则出现典型的肌紧张。

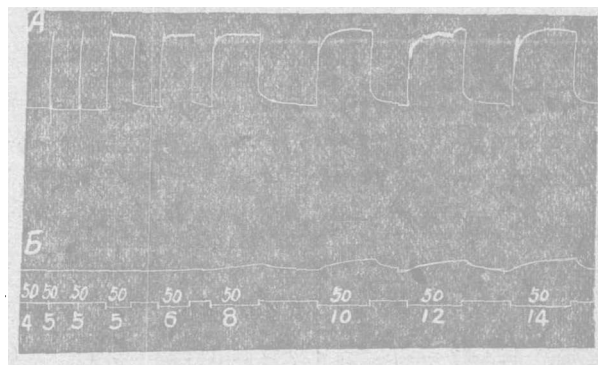


图 2 强直性(A)和紧张性(B)神经肌肉装置对作用于神经的相同刺激(强度逐步增加)的反应记录。其余说明与图 1 相同。

在图 2 中可以看到，从阈强度直到超阈上强度的刺激作用于神经时强直性和紧张性装置反应的特点。如果刺激的频率不变，那么为了引起明显的肌紧张需要的刺激强度比引起强直收缩的大得多。例如在刺激频率每秒 50 次条件下，强直收缩的出现是在强度为 5—6 个分度单位时，而紧张性收缩要在刺激强度 10—12 个单位时才显露出来。

把强直性装置的效应(图 1.A 和图 2.A)和紧张性装置的效应(图 1.B 和 2.B)相比可以发现：当频率由每秒 10 次增加到 40 次，或者强度由 5 个分度单位增加到 12 个单位时强直收缩的高度不大改变，也就是说不大依赖于刺激的频率和强度。相反，在这种场合下，紧张性的收缩很明显地增强。在上述所规定的范围内，刺激强度和频率愈大，紧张收缩的发展也愈加强。

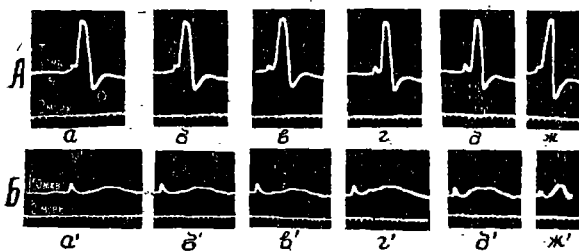


图 3 当增大作用于神经纤维的刺激频率时，强直性(A)和紧张性(B)神经肌肉装置的肌肉动作电位。

- a 及 a' —— 频率每秒 1 次；
- b 及 b' —— 频率每秒 5 次；
- c 及 c' —— 频率每秒 10 次；
- d 及 d' —— 频率每秒 20 次；
- e 及 e' —— 频率每秒 30 次；
- f 及 f' —— 频率每秒 40 次。

我们的肌电图(图 3 和图 4)完全和这些肌电图的资料相吻合。与强直肌肤而有力的单个收缩相适应，当以单个刺激作用于强直性装置的神经时，出现很强的双相肌肉动作电位。它的大小达 2.8 毫伏，持续时间为 10 毫秒(图 3A.a)。紧张肌缓慢而微弱的单个缩短伴随着产生局部性的单相肌肉动作电位。这种单相肌电位相对的非常微弱和延伸，它的大小不超过 25 微伏，而持续时间却长达 20 毫秒(图 3B.a)。这样看来，由单个刺激作用于神经纤维所引起的紧张肌的单相动作电位，按其大小(幅度)少于强直肌的双相动作电位约 100 倍，而无论持

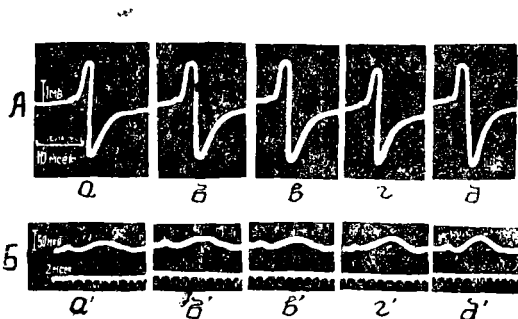


图4 当增加作用于神经纤维的刺激强度时强直性(A)和紧张性(B)神经肌肉装置的肌肉动作电位。

α 及 α' —— 5 个电位计分度单位;
β 及 β' —— 8 个电位计分度单位;
γ 及 γ' —— 10 个电位计分度单位;
δ 及 δ' —— 12 个电位计分度单位;
ε 及 ε' —— 14 个电位计分度单位。

(由频率每秒 5 次时的 25 微伏增到每秒 40 次时的 50 微伏)。在这种情况下, 它们的持续时间相应地减少了 14 毫秒 (由频率每秒 5 次时 20 毫秒到频率每秒 40 次时 6 毫秒)。

在频率不变的条件下 (每秒 50 次) 当作用于神经纤维的刺激强度改变时 (从 5 个分度单位到 14 个分度单位), 在强直性和紧张性的装置中生物电流的活动也发生类似的变化。在图 4 所示的肌电图里可以看出, 当处于上述所说的刺激条件下, 在强直性的神经肌肉装置里呈现稳定的双相电位, 随着刺激强度的增加它们的大小和时间都不大改变 (图 4, A)。而在同样的条件下, 在紧张性的神经肌肉装置中出现肌肉的单相动作电位的逐步增长, 这些肌电位的增长是和紧张收缩的加强相吻合的 (图 4, B)。

討 論

上述的实验资料证明, 同样的刺激作用于神经纤维, 在强直性和紧张性肌肉里引起不同的收缩效应和不一样的生物电流的活动。这说明了, 当神经冲动作用时, 在强直性和紧张性的肌肉中产生不同形式的兴奋状态。肌肉快而强有力的单个收缩和强直性收缩都伴随着恒定的双相动作电位的产生。当刺激神经纤维的强度和频率增加时, 强直收缩的高度和双相动作电位的大小差不多都没有改变。这说明任何阈上强度的刺激作用于神经纤维均使强直肌纤维产生涉及整条纤维的强大而完全的兴奋波, 一般都这样认为, 非递减式传播的兴奋特征在于它任何时候都是以最大的强度出现在兴奋系统的各个部分。也就是说, 这种兴奋的强度不依赖于刺激的力量。如果是这样, 那么应当承认, 在强直性肌纤维里兴奋的传播是非递减式的。

当刺激神经纤维引起紧张肌的局部性缓慢的缩短时出现微弱而延伸的单位动作电位。当刺激强度和频率加强时, 紧张收缩和单相电位都相应地逐步增长, 我们认为这些事实说明, 神经冲动在紧张性肌纤维里只引起局部性的微弱的兴奋波。大家知道, 局部性兴

续时间, 则大于后者 2.5 倍。

当以频率每秒 5 次到 10 次、强度为 10 个分度单位的刺激作用于神经纤维时, 出现有节奏的稳定的双相的强直肌的动作电位。它们的大小和持续时间很小改变 (图 3 A, Б, В, Г, Д, Ж)。随着刺激频率的加速 (从每秒 5 次到每秒 40 次) 它们的幅度仅增加 0.2 毫伏 (由 2.8 毫伏增到 3 毫伏)。而持续时间减少 2 毫秒 (由 10 毫秒降到 8 毫秒)。相反, 同样在这种刺激条件下, 缓慢的单相动作电位变化很大 (图 3 Б', Г', Д', Ж)。当刺激频率从每秒 5 次增加到 40 次时, 单相动作电位增长 25 微伏, 即增大 50%

奋的基本特点在于它的大小依刺激强度和频率为转移的级别性地发生变化。刺激愈强,也就使纤维的更大部分捲入兴奋状态。另一方面,当频繁的連續刺激作用时,在紧张肌纤维里发生微弱的局部性兴奋波的綜合。关于这一点,最有力的証据是Kuffler及其同事們的研究。〔15〕〔16〕〔17〕藉助于插进单条肌纤维内部的微电极,他們曾观察到,当以頻繁的刺激作用于神经纤维时产生伴随着局部收缩而来的微弱单相肌肉动作电位的綜合。这样看来,随着刺激频率的增加,兴奋在紧张性肌纤维中表现得愈来愈明显。当紧张性肌纤维的局部兴奋由于刺激的加强和加速达到足以使纤维的邻近部分也产生兴奋时,它就开始递减式的传播。这样一来就可以理解,为什么給神经纤维单个电震的刺激通常在紧张性肌肉中只引起微弱的局部性的縮短,而明显可見的肌紧张只有在比較强而頻繁的刺激时才出现。

結 論

1、当相同的刺激作用于支配强直性和紧张性的神经纤维时,获得按形式和强度(大小和持續時間)都有区别的收缩效应和电的活动。这说明,当神经冲动作用时,在紧张性的肌纤维里产生着不同于强直性肌纤维的兴奋形式。

2、强直性肌纤维对单个神经冲动回答以快而有力的收缩,这种收缩伴随着传播性的双相动作电位。同样的单个神经冲动引起紧张性肌纤维微弱的局部性的縮短,后者伴随着延伸得很长的局部性单相动作电位。这些电位的大小通常只有强直肌的双相动作电位的1/100。

3、当神经受到节律性刺激时在强直肌中产生和双相动作电位相伴随着的强直收缩。随着刺激强度和频率的增加,强直收缩的高度和双相动作电位的大小差不多都不改变。而在同样的刺激条件下,在紧张肌中产生单相动作电位相伴随着的紧张性收缩。随着刺激强度和频率的增加,无论紧张收缩的高度或者单相电位的大小都有很大的增长。

4、上述所列举的事实符合Жуков Е.К.所提出的假设,即认为:非递减的传播性的兴奋波是强直收缩的基础,而肌紧张则取决于递减的、传播性的、局部性兴奋。

参 考 文 献

- 〔1〕 Верещагин С.М. и Е.К.Жуков. Новые данные об иннервации тонуса в скелетных мышцах лягушки. Физиол. журн. СССР, 1947, 33, 335.
- 〔2〕 Верещагин С.М., Е.К.Жуков и Т.П.Иванова. К вопросу о физиологических механизмах тонуса скелетной мышцы. VIII Всес. съезд физиол., биохимии. и фармакол. Доклады, 1947, 52.
- 〔3〕 Верещагин С.М. и Е.К.Жуков Тонический компонент сокращения и скелетной мышцы лягушки. физиол. журн. СССР, 1948, 34, 207.
- 〔4〕 Жуков Е.К. К вопросу об иннервационном механизме тонусоподобных сокращений физиол. журн. СССР, 1948, 34, 485.
- 〔5〕 Верещагин С.М. Способность к развитию тонусоподобных сокращений в различных мышцах лягушки. физиол. журн. СССР, 1948, 34, 73.

- [6] Верещагин С.М. и Е.К. Жуков. Потенциалы действия скелетной мышцы во время тонусоподобных сокращений. Физиол. журн. СССР, 1949,35,64.
- [7] Жуков Е.К. Исследование о тонусе скелетных мышц. Медгиз, 1956.
- [8] Бекава Г.Л. О функциональных особенностях тетанических и тонических нейромоторных единиц. Автореферат дисс., Тбилиси, 1959.
- [9] Хуан и-мин (黄溢明) Новое доказательство раздельности фазных и тонических приборов скелетной мышцы физиол. журн. СССР. 1960,46,828.
- [10] Tasaki L. and mizutani K. Comparative studies on the activities of the muscle evoked by two kind of motor nerve fibers. Part. 1. myographie studie. Jap. J. med. Sci. III Biophys, 1944,10,237.
- [11] Kuffler S. W., Laporte Y. and Ransmeier R.E. The function of the frogs small-nerve motor system. J. Neurophysiol., 1947,10,395.
- [12] Жуков Е.К. Местное возбуждение. Успехи совр. биол., 1947,23,23.
- [13] Жуков Е.К. и Т.П. Богомолова. О тетанических и тонических нейромоторных единицах. Физиол. журн. СССР. 1949,35,73.
- [14] Жуков Е.К. и П.И. Пеушина. О тетанических и тонических мышечных волокнах. ДАН. СССР. 1948,62,425.
- [15] Kuffler S. W. and R. W. Gerord. The small nerve motor system to skeletal muscle. J. Neurophysiol., 1947,10,383.
- [16] Kuffler S.W. Contracture at the nerve-muscle junction the slow muscle fiber system. Am. J. phys. med., 1955,34,1.
- [17] Kuffler S. W. and Williams E.M. Small-nerve junction potentials. the distribution of small motor nerve of frog skeletal muscle and the membrane characteristics of the fibers they innervate. J. physiol., 1953,121,289.

ИССЛЕДОВАНИЕ ОСОБЕННОСТЕЙ СОСТОЯНИЯ ВОЗБУЖДЕНИЯ ПРИ ТОНУСЕ СКЕЛЕТНОЙ МЫШЦЫ

Хуан и-мин

(Гуанчжоу)

РЕЗЮМЕ: В настоящей работе были исследованы особенности Реакции тетанических и тонических нервно-мышечных приборов на раздражение. Оказалось, что при одних и тех же условиях раздражения нервных волокон, идущих к тетаническим и тоническим мышечным волокнам, получают различные по форме и по интенсивности (величина и длительность) сократительные и электрические процессы. это убеждает в том, что при воздействии нервных импульсов в тетанических и тонических мышечных приборах развиваются разные формы возбуждения.

Обнаружилось, что при раздражении нервных волокон в тетанических мышечных волокнах возникает тетанус, сопровождающийся двухфазными потенциалами действия. С усилением и учащением раздражения ни высота тетанического сокращения, ни величина двухфазных потенциалов почти не изменяются. При таких же условиях раздражения в тонических мышечных волокнах воз-

никает тонус, сопровождающийся медленными однофазными потенциалами действия. По мере усиления и учащения раздражения и высота тонического сокращения, и величина однофазных потенциалов действия нарастают.

Все это подтверждает предположение о том, что в основе тетанического сокращения лежит бездекрементно распространяющееся возбуждение, а в основе тонического укорочения — местное возбуждение, обладающее способностью к сумации.

Приношу искреннюю благодарность Проф. Е. К. Жукову за руководство работой.