

А. А. Оганисян

## Адаптация мышечных рецепторов в онтогенезе

Явление адаптации рецепторных органов организма изучено довольно обстоятельно. Особенно больших успехов достигнуто в этом направлении в школе Орбели, где изучение явлений адаптации в органах чувств доведено до высшей точности.

На основании электрофизиологического анализа в настоящее время принято делить рецепторы на две группы. К первой группе относятся рецепторы, в которых адаптация наступает медленно; к ним относятся, например, рецепторы мышц, воспринимающих раздражение, возникающее при их растяжении.

Ко второй группе относятся рецепторы, в которых адаптация наступает быстро; к ним относятся, например, кожные рецепторы, воспринимающие раздражение при деформации кожи.

В плане онтогенетических исследований представляет большой практический и теоретический интерес установить, имеется ли явление адаптации на ранних стадиях онтогенеза?

В настоящей работе мы поставили перед собой задачу установить, характеризуются ли мышечные рецепторы на ранних стадиях онтогенеза тем же свойством медленной адаптации, каким свойством характеризуются те же рецепторы у взрослых организмов?

### М е т о д и к а

Опыты ставились на котятках и щенках с первого дня после рождения. Для сопоставления опыты ставились также и на взрослых кошках и собаках. Показателем функции мышечных рецепторов в наших опытах служил рефлекс на растяжение. Животные децеребрировались. Исследуемые мышцы (разгибатели передних и задних конечностей) растягивались пассивным сгибанием конечностей в соответствующих суставах, а также нагрузкой мышцы грузом, привязанным к сухожилию.

Токи действия, возникающие при растяжении разгибателей, отводились в осциллограф катодных лучей после их предварительного усиления с помощью 4-х каскадного усилителя. Отводящими электродами служили, так называемые, концентрические электроды, один из которых (сеточный) покрывался на всем протяжении изолирующим лаком за исключением кончика, другой (заземленный) представлял иглу шприца, в отверстие которого проходил сеточный электрод. Для отведения мышечных потенциалов у новорожденных животных электроды тоньше 0,1 мм.

в диаметре оказались непригодными. Для наших целей оказались пригодными электроды с диаметром в 0,1—0,2 мм.; они позволили отвести в осциллограф потенциалы небольшого числа мышечных волокон. Поставлено 40 опытов на котятках и щенках до месячного возраста и 10 опытов на животных более старшего возраста.

### Полученные результаты

Если у децеребрированной взрослой кошки производить растяжение разгибателя передней или задней конечности (*m.m. quadriceps, triceps*), то при этом с них отводится разряд импульсов, частота которого зависит от степени растяжения и ригидности. При постоянной ригидности и одной и той же силе растяжения частота разряда одинакова. По мере продолжения растяжения частота разряда почти никакого уменьшения не испытывает. Растягиваемая мышца в течение многих минут дает неизменно одинаковый по частоте и амплитуде разряд импульсов. Это означает, что в работе рецепторов разгибателей адаптация не наступает.

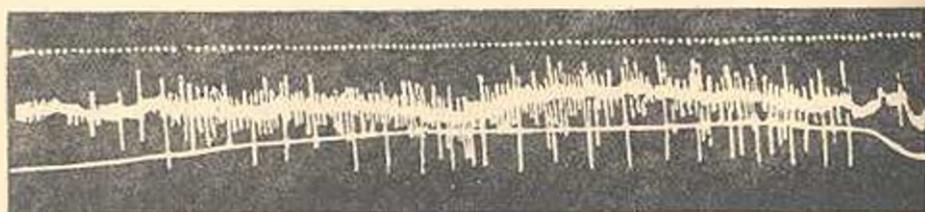


Рис. 1

Рис. 1 иллюстрирует осциллограмму мышечных потенциалов взрослой кошки при рефлексе на растяжение. Нижняя линия показывает растяжение мышцы: подъем линии означает начало растяжения, опускание — конец растяжения. Средняя линия — потенциалы разгибателя передней конечности. Время — 0,02 сек. В течение всего периода растяжения частота разряда одна и та же. В некоторых опытах растяжение исследуемой мышцы продолжалось 10—15 мин. В этих опытах мы также не наблюдали ослабления рефлекторного разряда импульсов. То же явление наблюдается, если нагрузить мышцу грузом, при котором совершенно исключена возможность изменения силы растяжения.

Если тот же опыт производить на котенке или щенке 12—15 дней, то получается следующее явление. По мере продолжения растяжения мышцы частота разряда резко уменьшается и может полностью прекратиться. Это уменьшение разряда импульсов при продолжающемся растяжении мышцы могло означать лишь то, что в работе рецепторов разгибателя наступает адаптация.

Рис. 2 иллюстрирует осциллограмму мышечных потенциалов 12-дневного щенка при рефлексе на растяжение. Обозначения линий те же, что и на рис. 1. Как показывает рис. 2, растяжение мышцы до известных пределов обуславливает учащение и увеличение амплитуды импульсов. Вскоре однако частота рефлекторного разряда резко уменьшается и, пе-

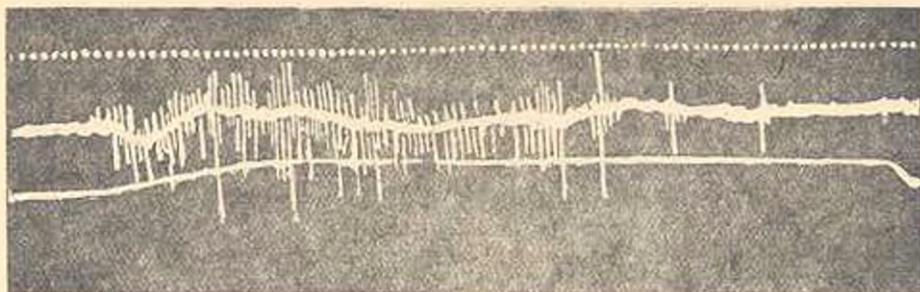


Рис. 2

смотря на продолжающееся растяжение, разряд уже полностью прекращен.

Частота разряда на высоте рефлекса равна ок. 50 в 1". Отчетливо виден групповой характер разряда, который получается за счет выпадения высокоамплитудных импульсов.

На рис. 3 показана осциллограмма мышечных потенциалов 12-дневного котенка при рефлексе на растяжение. Обозначения те же, что на рис. 1. Как показано на рис. 3, несмотря на продолжающееся растяжение разгибателя передней конечности, разряд давно прекратился. Это прекращение импульсации задолго до прекращения растяжения мышцы или ослабление ее мы наблюдали у котят до 15 дней, на передних конечностях и до 25 дней на задних конечностях.

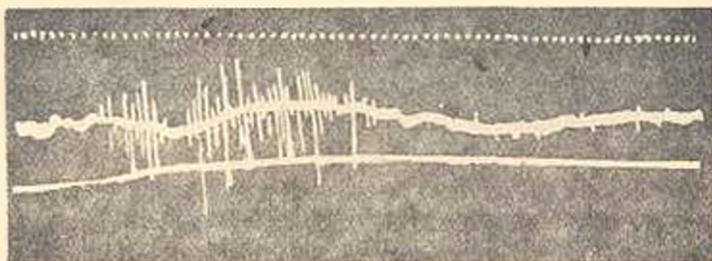


Рис. 3.

Чем более взржклым становится животное, тем явление адаптации в разгибателях наступает медленнее. В течение первого месяца жизни как у котят, так и у щенят, способность мышечных рецепторов к легкой адаптации постепенно теряется и возникает в них способность к медленной адаптации, граничащей с отсутствием адаптации.

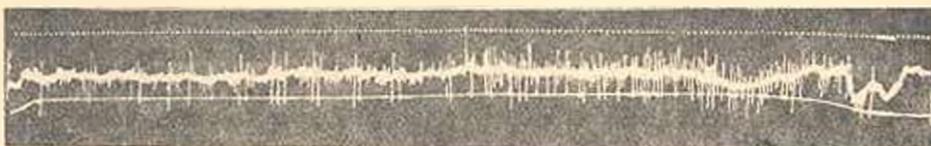


Рис. 4.

Рис. 4 иллюстрирует осциллограмму (читать справа налево) мышечных потенциалов разгибателя передней конечности 12-дневного щенка. Обозначения те же, что и на рис. 1. Здесь на высоте рефлекса частота разряда наибольшая. Начиная с середины осциллограммы частота разряда резко уменьшается, хотя при этом растяжение мышцы все еще продолжается. Урежение частоты разряда происходит преимущественно за счет выпадения высокоамплитудных импульсов, которое и придает осциллограмме групповой характер. Оно частично происходит также за счет выпадения низкоамплитудных импульсов, о чем свидетельствует конец приведенной осциллограммы.

У 25-дневных котят (рис. 5) адаптация в разгибателях как передних, так и задних конечностей почти полностью отсутствует, ибо пока продолжается растяжение, частота разряда остается почти без изменения до конца рефлекса.

Рис. 5 иллюстрирует осциллограмму мышечных потенциалов разгибателя передней конечности котенка. Обозначения линий те же, что и на рис. 1. Интересно отметить, что у котят указанного возраста рефлекс на растяжение вызывается при гораздо более слабом растяжении мышц, чем у более молодых котят.

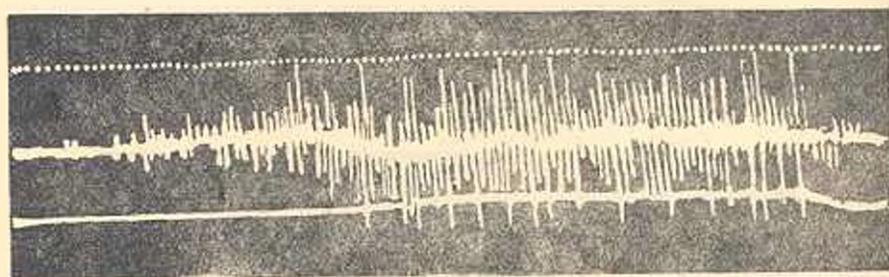


Рис. 5

### Обсуждение полученных результатов.

Полученные результаты могут быть привлечены для понимания механизма формирования стойки, как рефлекторного акта у развивающегося организма, а также тех нарушений, которые имеют место в случаях задержки стойки или ходьбы в результате тех или иных заболеваний.

Формирование стойки является одним из важнейших приобретений развивающегося организма. Уже простое сопоставление позволяет разбить животных на две группы, смотря по тому, как быстро у них формируется стойка. У одних животных стойка формируется в течение времени, измеряемом минутами, начиная с момента их рождения. К ним относятся, например, морская свинка, овца, лошадь и многие копытные. У других животных (кролик, собака, кошка и др.), а также у человека формирование стойки растягивается во времени, протекая как медленный и постепенный процесс.

Повседневные наблюдения показывают, что щенки или котята в первые дни после рождения передвигаются ползанием. Накануне созревания

ния и в первые дни после прозревания наблюдаются первые попытки передвижения путем упора на передние конечности. Спустя некоторое время животное начинает пользоваться также и задними конечностями. Передвижение с помощью конечностей все больше усвершенствуется, и прежде чем организм становится на ноги для ходьбы, он проходит длительный период упражнения своего локомоторного аппарата.

Если вести наблюдение за животными, выделенными во вторую группу, то нельзя не заметить, что у них первоначально возникающая стойка весьма несовершенна. Становясь на ноги для ходьбы, щенок или котенок тут же падает на тот или другой бок. Животное производит качательные или колебательные движения, которые иногда сопровождаются своеобразной дрожью. Должно пройти известное время, чтобы из этой неустойчивой стойки постепенно развивалась устойчивая стойка.

Те же явления наблюдаются и у детей. Как известно, ребенок приобретает способность стоять с поддержкой очень рано, начиная с 5 месяцев, однако стойка у него в этом возрасте реализуется лишь на один миг. Даже к годовалому возрасту ребенок не в состоянии более или менее длительное время стоять; его ноги сгибаются во всех суставах и он падает. Только к полутора годам стойка носит устойчивый характер и может служить отправной точкой для ходьбы.

Таким образом, формирование стойки проходит через этап, когда стойка совершенно отсутствует. Далее наступает этап, когда она не устойчива и наконец наступает этап устойчивой стойки.

Результаты наших опытов позволяют заключить, что на ранних стадиях постнатального онтогенеза организм не обладает устойчивой стойкой потому, что мышечные рецепторы в разгибателях конечностей склонны к быстрой адаптации.

Говоря о мышечных рецепторах, мы имеем в виду прежде всего проприоценторы разгибательных мышц конечностей, шеи и туловища, благодаря которым организм противопоставляет тяжесть собственного тела силе земного притяжения. Смотря по тому, как разгибатель выполняет работу против гравитационной силы, мы имеем ту или другую степень совершенства стойки у развивающегося организма.

В одной из наших работ [1] было показано, что мышечные рецепторы начинают функционировать в онтогенезе в следующей последовательности: вначале, еще в утробной жизни, начинают функционировать мышечные рецепторы в сгибателях и лишь после рождения в разгибателях.

Начало функции мышечных рецепторов разгибательных мышц конечностей совпадает с периодом, когда организм впервые начинает противопоставлять свою тяжесть силе земного притяжения. Но, как уже отмечалось, это противопоставление первоначально реализуется крайне несовершенным, оно реализуется лишь на короткое время, измеряемое секундами. По мере развития организма, последний более длительное время и более уверенно осуществляет стойку.

Эти внешние наблюдаемые явления имеют свой интересный внутренний механизм, который заключается в том, что пока мышечные рецепто-

ры разгибателей не функционируют, организм ползает; когда возникает функция этих рецепторов организм показывает первые попытки осуществить стойку. Но, поскольку мышечные рецепторы вначале чрезвычайно склонны к адаптации, возникающая стойка является неустойчивой. Вполне устойчивая стойка наблюдается на том этапе онтогенеза, когда мышечные рецепторы в разгибателях теряют способность к быстрой адаптации и становятся медленно адаптирующимися.

Понятно, что для начала функции мышечных рецепторов в разгибателях должен быть морфологически готовый проприоцептивный аппарат. При наличии же такого аппарата разгибатели должны испытывать достаточное растяжение, чтобы обуславливать возбуждение мышечных рецепторов. Более или менее интенсивное растяжение разгибателя может иметь место в случае, если организм достигает определенного веса. Поэтому, мышечные рецепторы начинают функционировать в разгибателях конечностей на той стадии онтогенеза, когда впервые создается адекватный раздражитель для рецепторов, работающих против гравитационной силы в форме собственной тяжести тела.

Таким образом, мышечные рецепторы в своем развитии последовательно переходят от способности к адаптации на ранних стадиях онтогенеза к потере способности к ней на поздних стадиях онтогенеза.

Такая последовательность в адаптационной характеристике мышечных рецепторов, как показывают наши опыты, имеет место в разгибателях. Как обстоит с проприоцепторами сгибательных мышц и с кожными рецепторами, мы пока окончательного ответа не имеем. Наши ориентировочные опыты позволяют думать, что кожные рецепторы у новорожденных животных склонны к более быстрой адаптации, чем у взрослых животных. Что касается проприоцепторов сгибателей, то у них адаптация, повидимому, отсутствует. Предпринятый нами осциллографический анализ обещает пролить свет на эти вопросы.

Уже отмечалось, что в противоположность взрослым животным, мышечные рецепторы разгибателей в раннем возрасте характеризуются быстрой адаптацией. Это свойство проприоцепторов разгибателей давать быструю адаптацию при продолжающемся раздражении лежит в основе неустойчивой стойки, наблюдаемой в раннем возрасте.

Было бы, однако, неправильно искать причину неустойчивой стойки организма раннего возраста только в адаптационной характеристике рецепторов мышц. Стойка есть рефлекторный акт, в котором принимают участие многие отделы центральной нервной системы. Формирование устойчивой стойки предполагает, очевидно, функциональное созревание не только мышечных рецепторов и спинальных центров, непосредственно связанных друг с другом через простую рефлекторную дугу, но также и сопряженное созревание промежуточного и среднего мозга, а также мозжечка. Кроме того, для достижения устойчивой стойки необходимо также созревание функции лабиринтного аппарата. Анализ функции всех этих звеньев рефлекторной стойки в онтогенезе еще не дан в достаточной мере. Наш осциллографический анализ, быть может, является первой по-

пыткой понять процесс формирования стойки у развивающегося организма, причем этот анализ касается лишь одного звена рефлекса стойки.

Основные факты, которые на основании данного исследования получают известное освещение, заключаются в том, что в раннем возрасте организм не имеет устойчивой стойки, не может правильно стоять не потому, что нет достаточного тонуса в мускулатуре, чтобы удержать тяжесть тела, а потому, что рецепторный аппарат в разгибателях обладает способностью к быстрой адаптации. Склонность к быстрой адаптации находит свое выражение в том, что при продолжающемся растяжении мышцы постепенно или же резко уменьшается центростремительный залп импульсов, вслед за ним уменьшается или полностью прекращается и центробежный разряд импульсов. Вследствие этого рефлекс стойки на некоторое время обрывается. Те качательные или колебательные движения, как компоненты неустойчивой стойки, которые проделывает котенок или щенок при локомотии, очевидно, суть обрывы рефлекса стойки, наступающие вследствие наступающей адаптации.

Неустойчивая стойка с присущими ей симптомами не может быть понимаема как следствие слабости скелетных мышц в раннем возрасте. Сокращения скелетных мышц в раннем возрасте характеризуется большой абсолютной силой, вполне достаточной, чтобы удержать тело от падения под влиянием гравитационной силы.

Кроме того скелетные мышцы в раннем возрасте способны давать сильные тетонусы под влиянием частого разряда импульсов, обычно адресуемого им спинальными центрами. Стало быть, не слабость разгибателей, а способность последних к легкой адаптации лежит в основе неустойчивой стойки до определенного возрастного периода.

На основании нашего осцилографического анализа можно полагать, что задержка формирования стойки, которая имеет место при некоторых заболеваниях у детей, по крайней мере частично, может быть результатом изменения адаптационных характеристик мышечных рецепторов. Заболевание может препятствовать возникновению функции мышечных рецепторов в обычные для данного организма сроки роста и развития и, тем самым, задержать формирование стойки. Кроме того, заболевание может препятствовать преобразованию мышечных рецепторов из легко адаптирующихся в медленно адаптирующиеся и, тем самым, задержать переход организма от неустойчивой стойки к вполне устойчивой, нормальной стойке. Конкретный анализ причин задержки возникновения и формирования устойчивой стойки представляет важную задачу возрастной патологии.

### В ы в о д ы

1. Мышечные рецепторы в разгибателях конечностей у котят и щенков примерно до месячного возраста характеризуются свойством быстрой адаптации.

2. Присущее взрослому организму отсутствие адаптации в рецепто-

рах разгибательных мышц конечностей впервые возникает спустя месяц после рождения.

3. Легкая адаптация в работе мышечных рецепторов разгибателей является одной из причин неустойчивой стойки организма в раннем возрасте.

4. Вполне устойчивая стойка как отправной пункт для ходьбы возникает в том возрастном периоде, когда мышечные рецепторы в разгибателях конечностей утрачивают способность к быстрой адаптации и приобретают способность к крайне медленной адаптации, практически становясь неадаптирующимися.

Институт Физиологии  
Академии Наук Армянской ССР.

Поступило 4 IV 1950

#### Л И Т Е Р А Т У Р А

1. А. А. Оганисян—Тр. Института Физиологии АН Армянской ССР, т. 2, 113, 1949

#### Ա. Ա. Օգանիսյան

### ՄԿԱՆԱՅԻՆ ՌԵՑԵՊՏՈՐՆԵՐԻ ԱԴԱՊՏԱՑԻԱՆ ՕՆՏՈԳԵՆԵԶՈՒՄ

#### Ա Մ Փ Ո Փ Ո Ւ Մ

Մկանային ռեցեպտորների (պրոպրիոցեպտորների) ադապտացիայի երևույթը օրգանիզմի անհատական զարգացման վաղ ստադիաներում բարձրորդին չի ուսումնասիրված:

Ձգման ռեֆլեքսը ուսումնասիրելիս մենք տեսանք, որ նորածին շան և կատվի ձողերի մոտ այդ ռեֆլեքսը տարածող մկաններում բացակայում է, նա սկսում է առաջ դալ ծնվելուց մոտավորապես 2 շաբաթ նետու Բայց, ինչպես պարզվեց, այդ ռեֆլեքսը յուրահատուկ ընթացք ունի: Երբ տարածող մկանը ձգվում է, սկզբում նկատվում է բիոպոտենցիալների հաճախ պարպում, հետագայում, չնայած մկանի ձգումը շարունակվում է, բիոպոտենցիալների հաճախականությունը աստիճանաբար կամ կտրուկ կերպով իջնում է և նրանք կարող են ամբողջապես անհայտանալ:

Բիոպոտենցիալների քանակի աստիճանական նվազումը և նրանց հետագա անհայտացումը, երբ տարածող մկանը դադարում է ձգված դրուժյան մեջ, նշանակում է, որ մկանային ռեցեպտորները նորածին կենդանիների տարածող մկաններում շատ արագ ադապտացիայի են ենթարկվում: Ինչպես հայտնի է, այդ ռեցեպտորները հասուն կենդանիների մկաններում պրակտիկորեն ադապտացիայի չեն ենթարկվում:

Ելնելով այդ փաստական տվյալներից, մենք բացատրում ենք մի երևույթ, այն է՝ ինչու համար նորածին կենդանիների, ինչպես և նորածին երեխաների մոտ կանգնման ռեֆլեքսը կայուն չէ: Երեխան, սկսած 5-րդ ամսից, ընդունակ է իր ծանրությունը հակադրել երկրի ձողական ուժին, հենվելով տարածող մկանների վրա: Բայց, ինչպես հայտնի է, այդ հակա-

զրուժը սկզբում իրականացվում է միայն մեկ ակնթարթի, երեխայի սու-  
քերը խփոյն և ետ ծալվում են և նա ընկնում է: Աստիճանաբար, հետագա  
ամիսների ընթացքում, այդ հակազրուժը կատարելագործվում է և մոտա-  
վորապես մեկ զգ կես տարեկան հասակում երեխան ձեռք է բերում կա-  
յուն զիրք և կարող է քայլել:

Այն ժամանակաշրջանը, երբ կենդանին զեռ ընդունակ չէ կայուն կեր-  
պով կանգնել (մոտավորապես մինչև հետծննդյան առաջին ամսի վերջը)  
համապատասխանում է տարածող մկանների պրոպրիոսպեկտորների աղապ-  
տայիայի ժամանակաշրջանին: Ահսած 1-ին ամսի վերջից տարածող մկան-  
ների պրոպրիոսպեկտորները կորչում են աղապտացիայի ենթարկվելու  
հատկությունը և դառնում են պրակտիկորեն չաղապտացվող ոեցեպտորներ:

Մեր օպիլոդրաֆիական հետազոտությունները թույլ են տալիս ասե-  
լու, որ երեխան, սկսած առաջին տարվա կեսերից՝ կայուն կանդնման ոեֆ-  
լեքսից դուրկ է, ոչ թե նրա շնորհիվ, որ նրա տարածող մկանները թույլ  
են և այդ պատճառով ընդունակ չեն նրա ուղղաձիղ զիրքը պահպանել,  
կամ թե հողնում են, այլ նրա շնորհիվ, որ այդ մկաններում գործող  
պրոպրիոսպեկտորները երեխայի զարգացման այդ ժամանակաշրջանում արագ  
աղապտացիայի են ենթարկվում:

Մյուս կողմից մեր հետազոտությունները թույլ են տալիս ենթադրե-  
լու, որ պանադան շիվանդությունների ժամանակ երեխայի կանդնման  
ոեֆլեքսը և քայլելը իր ժամանակին չեն իրականացվում մասամբ նրա  
շնորհիվ, որ շիվանդությունը ըստ երևույթին խոչընդոտ է հանդիսանում  
տարածող մկանների ոեցեպտորների գործունեությունը՝ և պանդաղեցնում  
է այդ ոեցեպտորների ֆունկցիոնալ փոխանցումը արագ աղապտացիայից  
յեպի դանդաղ աղապտացիան, որը պրակտիկորեն հավասար է աղապտա-  
ցիայի լրիվ կորուստին: