

- Dušek J., Láška P.* Beitrag zur Kenntnis einiger unbekannter aphidophager Syrphiden-Larven (Diptera, Syrphidae) // Acta Soc. entomol. Bohemoslov.— 1959.— 56.— S. 279—292.
- Dušek J., Láška P.* Weitere unbekannte Syrphiden-Larven (Diptera, Syrphidae) // Ibid. 1960.— 57.— S. 371—380.
- Goeldlin de Tiefenau P.* Contribution a l'étude systematique et ecologique des Syrphidae (Dipt.) de la Suisse occidentale // Mitt. Schweiz. entomol. Ges.— 1974.— 47.— P. 151—252.
- Heiss E. M.* A classification of the larvae and puparia of Illinois exclusive aquatic forms // Illinois biol. Monogr.— 1938.— 16, N 4.— P. 1—142.
- Hennig W.* Die Larvenformen der Dipteren (3. Teil).— Berlin: Akad. Verl., 1952.— S. 159—190.
- Hennig W.* Diptera (Zweiflügler) // W. Kükenthal. Handbuch der Zoologie.— 1973.— 4, Lf. 2.— S. 1—337.
- Krüger F.* Biologie und Morphologie einiger Syrphiden-Larven // Z. Morph. Ökol. Tiere.— 1926.— 6.— S. 83—149.
- Metcalf C. L.* Life-histories of Syrphidae 5 // Ohio Nat.— 1913.— 13.— P. 81—91.
- Metcalf C. L.* Syrphidae of Maine // Bull. Me. agric. Exp. Stn.— 1916.— 253.— P. 193—264.
- Metcalf C. L.* Syrphidae of Maine — Second report: Life history studies // Ibid.— 1917.— 263.— P. 153—176.
- Scott E. I.* An account of the developmental stages of some aphidophagous Syrphidae (Dipt.) and their parasites (Hymenopt.) // Ann. appl. Biol.— 1939.— 26.— P. 509—532.
- Teskey H. J.* Morphology and terminology — larvae // Mc Alpine J. F., Peterson B. V., Shewell G. E. a. o. Manual of Nearctic Diptera. Vol. 1.— Quebec: Canad. Government Publ. Centre, Hull, 1981.— P. 65—88.

Латвийский университет (Рига)

Получено 09.04.86

УДК 612.8.02

Н. Г. Самойлов

ФУНКЦИОНАЛЬНО-МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ОРГАНИЗАЦИИ НЕРВНОГО ВОЛОКНА

Общепризнанным является факт зависимости скорости распространения нервных импульсов от диаметра нервного волокна. Еще со времени Эрлангера и Гассера (Erlanger, Gasser, 1937) принято делить все нервные волокна на три группы (А, В и С) в зависимости от их диаметра, толщины миелиновой оболочки и скорости проведения возбуждения. Установлено: чем толще слой миелина на нервном волокне, тем быстрее проходит по нему нервный импульс. Однако работами Шмитта (Schmitt, 1940) и Коштыянца (1957) было показано, что скорость передачи возбуждения зависит от вида животного. Так, волокно у кошки проводит импульс со скоростью 108—111 м/сек, а такое же волокно кролика — 69 м/сек. Кроме того, еще Ранвье (Ranvier, 1872) показал, что межперехватный участок увеличивается пропорционально длине тела животного. Установлена также прямая зависимость между скоростью распространения импульсов и длиной нервного ствола (Holubar, 1951).

В последние три десятилетия много внимания уделялось расшифровке механизмов проведения возбуждения по нервам (Тасаки, 1957; Ходжкин, 1965; Катц, 1968; Ходоров, 1969 и др.). При этом, если для исследования брались миелинизированные нервные волокна, то в расчетах размеры межперехватных участков и самих перехватов Ранвье принимались постоянными, т. е. их варибельностью пренебрегали. Не учитывалась также длина тела животного и соотношение толщины миелиновой оболочки и осевого цилиндра у разных видов животных. Только в работах Хаксли (Huxley, 1949), Ходжкина (1965) определялась связь между скоростью проведения нервного импульса, площадью перехватов Ранвье и длиной межперехватных участков. Нет литературы по анализу особенностей организации нервов, иннервирующих мышцы с разной функцией (флексоры и экстензоры), быстрые и медленные, а также разные по происхождению. Хотя значение нервной системы в дифференцировке мышц можно считать доказанным (Жуков и др., 1974; Улумбеков и др., 1980; Мандельштам, 1983). Поэтому целью настоящего исследования было изучение зависимости скорости прове-

дения надпорогового возбуждения нервными волокнами животных разного уровня организации от микрогеометрии их компонентов и длины тела.

Методика. Одиночные нервные волокна выделяли по методу Тасаки (Tasaki, 1955) в модификации Сотникова (1976, 1985). Для определения скорости прохождения нервного импульса использовали осциллограф С1-83. Частота раздражения равнялась 150 имп/сек. В дальнейшем осуществляли морфометрию каждого волокна (определяемые показатели перечислены в табл. 1 и 2). Для выяснения роли микрогеометрии волокна в его функции все измерения проведены на волокнах примерно одинакового диаметра. Температура среды в опытах с холоднокровными равнялась 18°, а с теплокровными — 36 °С. Во второй серии экспериментов взяты нервы, иннервирующие мышцы разные по функции (флексоры и экстензоры), происхождению (вентральные и дорсальные) и морфофункциональной организации (медленные красные и белые быстрые) у животных одного семейства (крыса белая и серая). Для анализа использованы нервы передней (мышечно-кожный и лучевой) и задней (большеберцовый и общий малоберцовый) конечностей. Для опыта брали животных с одинаковой длиной тела — 18 см, отбирали и нервы одного диаметра.

Обсуждение результатов. Анализ полученных данных позволяет отметить, что практически любое изменение в микрогеометрии волокна отражается на его функции. При одинаковой толщине волокна и его оболочки у различных холоднокровных животных наблюдается разная скорость проведения потенциала действия (ПД). Например, у зеленой жабы скорость распространения ПД меньше, чем у ящерицы (табл. 1). Оказывается, что у этих животных отличаются длина межперехватных участков (у ящерицы она больше на 0,14 мм), а также длина перехватов Ранвье и их площади (они намного меньше у ящерицы). А ведь хорошо известно: чем больше рабочая площадь перехватов Ранвье, тем меньше скорость распространения возбуждения по нервным волокнам. Поэтому толщина нервного волокна и его миелиновой оболочки не может служить абсолютным критерием в оценке скорости передачи нервных импульсов.

Если сравнить нервные волокна теплокровных животных, имеющих одинаковые размеры тела, то окажется, что у млекопитающих скорость передачи ПД в целом выше, чем у птиц. Так, у дятла и крысы размеры тела равны, диаметр исследованного нервного волокна у дятла даже больше, но максимальная длина межперехватных участков, толщина миелиновой оболочки и длина перехватов Ранвье меньше, чем у крысы. Иначе говоря, скорость ПД у крысы возросла за счет увеличения толщины миелиновой оболочки, укорочения межсегментарной щели и, соответственно, уменьшения площади перехватов Ранвье.

Таким образом, скорость распространения ПД по нервным волокнам зависит от диаметра нервного волокна; толщины миелиновой оболочки; длины межперехватных участков; площади перехватов Ранвье; отношения межперехватных участков к длине тела; отношения межперехватных участков к диаметру волокна; от длины перехватов Ранвье.

Скорость потенциала действия растет, если увеличиваются диаметр нервного волокна; толщина миелиновой оболочки; длина межперехватных участков и, соответственно, растет отношение длины межперехватных участков к диаметру волокна.

Скорость потенциала действия уменьшается, если увеличиваются площадь перехватов Ранвье, длина перехватов Ранвье и, соответственно, растет отношение межперехватных участков к длине тела.

Во второй серии экспериментов (табл. 2) выяснено, что несмотря на одинаковую толщину волокон нервов и генетическую общность животных, все показатели и микрогеометрии и функции волокон разнятся: все исследованные волокна серой крысы обладают более быстрой скоростью проведения нервных импульсов, чем у белой, естественно, при соответствующих изменениях их микрогеометрии; скорость распространения импульсов, идущих по нервам, иннервирующим мышцы сги-

Таблица 1. Качественные показатели микрогеометрии компонентов нервных волокон и скорости распространения по ним возбуждения

Вид/Н, см	Нерв	l, мм	v, м/сек	l/H	l/d	d, мкм	m, мкм	h, мкм	S, мкм ²
Окунь/30	Вентральный грудного плавника	1,19	16,2	0,0595	0,0595	20	0,65	0,8	46,96
Карп/32	То же	1,21	17,7	0,378	0,0636	19	0,55	0,9	50,58
Огненная саламан-дра/17	Длинный верхний плечевой	1,92	19,5	0,1129	0,0960	20	0,90	1,4	80,00
Тритон обыкновенный/10	То же	1,90	19,2	0,1900	0,0950	20	0,90	1,5	85,72
Чесночница/4	—	1,67	17,0	0,4175	0,0927	18	1,2	1	52,12
Серая жаба/12	—	2,51	29,1	0,2091	0,1255	20	1	1	56,52
Зеленая жаба/8	—	2,14	27,8	0,2675	0,1126	19	0,8	1	54,63
Лягушка озерная/10	—	1,88	26,9	0,1880	0,0940	20	1,2	1	55,26
Лягушка прудовая/7	—	1,62	25,3	0,2310	0,0852	19	1	1,1	58,71
Ящерица прыткая/16	Длинный верхний плечевой	2,28	40,3	0,1425	0,1140	20	1,2	0,8	44,20
Черепашка болотная/24	То же	1,87	36,2	0,0779	0,0984	19	0,8	1,6	87,41
Черепашка степная/25	Длинный верхний плечевой	1,94	38,4	0,0776	0,1077	18	0,7	1,4	80,88
Домашняя курица/32	Верхний плечевой	1,15	61,5	0,0359	0,0575	20	0,8	1,2	69,33
Бронзовый индюк/72	То же	1,48	60,1	0,0205	0,0778	19	0,9	1,4	75,61
Сизый голубь/25	—	1,08	72,5	0,0432	0,054	20	0,7	0,8	46,72
Домовой воробей/8	—	1,01	62,0	0,1262	0,531	19	0,6	1	55,89
Большой пестрый дятел/18	—	1,10	62,8	0,0611	0,0550	20	0,6	0,9	53,12
Ворон/33	—	1,26	74,2	0,0381	0,0663	19	0,7	0,8	44,20
Грач/30	—	1,24	73,9	0,0413	0,0620	20	0,6	0,8	47,22
Сорока/24	—	1,23	71,4	0,0512	0,0647	19	0,6	1	55,88
Черный стриж/17	—	1,20	74,9	0,0705	0,0678	19	0,8	0,8	43,70
Еж обыкновенный/19	Кожный мышечно-кожный	1,23	98,2	0,0647	0,0683	18	0,8	1,0	51,48
Мартышка зеленая/46	То же	1,38	119,1	0,0300	0,0726	19	1	0,8	42,70
Обыкновенная полевка/6	—	1,13	95,0	0,1883	0,0594	19	1,2	1	52,08
Ондатра/24	—	1,26	102,4	0,0525	0,0630	20	0,7	0,8	46,72
Крыса серая/18	—	1,24	110,0	0,0688	0,0688	18	0,8	1	51,48
Косуля/128	—	1,57	120,9	0,0122	0,0785	20	1	0,7	39,56
Лев африканский/165	—	1,52	121,7	0,0092	0,0760	20	1,3	0,7	38,24

Примечание. В табл. 1 и 2 даны следующие обозначения: Н — длина тела животного, l — максимальная длина межперехватного участка, d — диаметр нервного волокна, m — толщина миелиновой оболочки, h — длина перехвата Ранвье, S — площадь перехвата, v — скорость проведения потенциала действия (ПД).

Таблица 2. Морфофункциональные показатели организации нервного волокна

Крыса, Н=18 см	Нерв	l, мм	l/H	d, мкм	l/d	m, мкм	h, мкм	S, мкм ²	v, м/сек
Серая	Мышечно-кожный	1,24	0,0688	18	0,0688	0,8	1	51,48	110
Белая	—	1,23	0,0683	18	0,0683	1	1,1	55,26	99,6
Серая	Лучевой	1,23	0,0683	18	0,0683	1,2	0,8	45,21	118,4
Белая	—	1,20	0,0666	18	0,0666	0,8	0,9	50,86	108,2
Серая	Большеберцовый	1,20	0,0666	18	0,0666	0,7	1,1	57,33	103,5
Белая	—	1,18	0,0655	18	0,0655	0,7	1,3	67,76	98,4
Серая	Общий малоберцовый	1,22	0,0677	18	0,0677	1	1	50,24	113,5
Белая	—	1,20	0,0666	18	0,0666	1,1	1,2	59,53	102,5

батели выше, чем нервоснабжающим разгибатели; распространение ПД в нервах передней конечности выше, чем в задней; скорость распространения ПД выше в нервах, идущих к белым мышцам, чем к красным; нервные импульсы быстрее проходят по первым, иннервирующим вентральные мышцы по сравнению с дорсальными.

Таким образом, в процессе эволюции повышение скорости распространения ПД шло двумя путями: при увеличении размеров тела росли показатели l и $\frac{1}{d}$; если размеры тела не увеличивались, то скорость распространения ПД увеличивалась за счет уменьшения h и S . Кроме того, существовал еще один путь, независимый от размеров тела и, соответственно, длины нервных проводников — это увеличение d и, со. Полученные данные свидетельствуют, что организация микрогеометрии нервных волокон зависит от филогенетического уровня организации животных, а функции нервных волокон определяются особенностями организации их микрогеометрии.

- Жуков Е. К., Итина Н. А., Магазаник Л. Г. и др.* Развитие сократительной функции мышц двигательного аппарата.— Л.: Наука, 1974.— 399 с.
- Катц Б.* Нерв, мышца и синапс.— М.: Мир, 1968.— 221 с.
- Кожьяниц Х. С.* Основы сравнительной физиологии.— М.: Изд-во АН СССР, 1957.— Т. 2.— 635 с.
- Мандельштам Ю. Е.* Нейрон и мышца насекомого.— Л.: Наука, 1983.— 169 с.
- Сотников О. С.* Функциональная морфология живого мякотного нервного волокна.— Л.: Наука, 1976.— 100 с.
- Сотников О. С.* Динамика структуры живого нейрона.— Л.: Наука, 1985.— 160 с.
- Тасаки И.* Проведение нервного импульса.— М.: Изд-во иностр. лит., 1957.— 187 с.
- Улумбеков Э. Г., Резвяков Н. П.* Нейротрофический контроль фазных мышечных волокон // Нервный контроль структурно-функциональной организации скелетных мышц.— М.: Наука, 1980.— 167 с.
- Ходжкин А.* Нервный импульс.— М.: Мир, 1965.— 126 с.
- Ходоров Б. И.* Проблема возбудимости.— Л.: Медицина, 1969.— 303 с.
- Erlanger V., Gasser H. S.* Electrical signs of nervous activity (Chap. II. The comparative physiological characteristics of nerve fibres).— Philadelphia Univ. Penna Press, 1937.— 206 P.
- Holubar I., Kohlik E., Saravec M.* Relations entre la vitesse de conduction des fibres nerveuses peripheriques et leur longueur // Arch. Internat. Physiol.— 1951.— 59.— P. 1—9.
- Huxley A. F., Staempfli R.* Saltatory transmission of the nervous impulse // Arch. Sci. Physiol.— 1949.— 3.— P. 435—448.
- Ranvier L.* Des étranglements annulaires et des segments interannulaires chez les Raies et les Torpilles // C. r. Acad. Sci., 1872.— 75.— P. 1129— 1132.
- Schmitt F. O., Schmitt O. H.* Partial excitation and variable conduction in the squid giant axon // J. Physiol.— 1940.— 98.— P. 26.
- Tasaki I.* New measurements of capacity and resistance of myelin sheath and the nodal membrane of the isolated frog nerve fibre // Amer. J. Physiol.— 1955.— 131.— P. 639—650.

Харьковский пединститут

Получено 09.01.86

УДК 591.482

В. А. Савро

СРАВНИТЕЛЬНАЯ ЦИТОАРХИТЕКТОНИКА ВЕНТРАЛЬНЫХ РОГОВ СПИННОГО МОЗГА ПОЗВОНОЧНЫХ

Известно, что А. Н. Северцов при решении вопросов эволюции особенно большое значение придавал сравнительно-анатомическим данным. Он и его последователи подвергли сравнительно-анатомическому анализу ряд органов, уточняя систематику и филогенетику. Однако очень мало внимания уделялось анализу центральной нервной системы и особенно спинного мозга. П. Г. Костюк считает, что развитие нисходящих кортико-спинальных проводящих путей является новым этапом эволюции мозга и