

Отдел I. Оригинальные статьи.

Из Физиологической лаборатории Медфака Казанского Университета
(зав. проф. Н. А. Миславский).

К вопросу о торможении.

Проф. Н. А. Миславского и д-ра М. В. Сергиевского.

Ученик Verworn'a Veszi указал, что присоединение к IX центrostремительному корешку раздражения с X центrostремительного корешка можно получить торможение. Мы повторили опыты Veszi. Оказалось, что торможение легче всего получается тогда, когда частота тока для обоих корешков разная, но вообще оно получается и тогда, когда сила токов различна, и тогда, когда сила и частота тока для обоих корешков одинаковы. В последнем случае явление торможения легче получается с утомленного препарата. Следует отметить при этом, что важен порядок изменения ритмики: если крепким раздражением с одного корешка мы прибавляли более частые с другого, то торможение получалось значительно чаще, нежели при обратной постановке опыта; в последнем случае прибавление или вызывало суммацию, что наблюдалось в большинстве опытов, или же оставалось без всякого видимого эффекта, и только реже получалось явление торможения. Конечно, здесь также имеет значение и состояние препарата, но значение это — не абсолютное; лучше всего получается торможение с несколько утомленного препарата.

Если в чистом виде торможение является процессом, где развившаяся деятельность подавляется той или иной причиной, и с устранением этой причины первоначальная деятельность восстанавливается, то, кроме такой чистой формы торможения, мы встречали и видоизменения ее. Это было тогда, во-первых, когда прибавление раздражений с другого корешка вызывало быстрое понижение мышечного тетануса, но с прекращением раздражения этого корешка первоначальная кривая не восстанавливалась, а оставалась на том же уровне, или даже поднималась на незначительную высоту; после же известного отдыха первоначальная деятельность препарата восстанавливалась. Во-вторых, это было тогда, когда раздражение каждого корешка в отдельности вызывало мышечный тетанус, но присоединение раздражений с одного к другому оставалось без видимого результата. Подобное явление, как уже указывалось, всего чаще наблюдается при прибавлении к раздражению с большей частотой раздражения с меньшей частотой. В очень демонстративных опытах мы видели, как при увеличении частоты на одном корешке присоединение раздражений с другого оставалось без видимого результата, но стоило уменьшить частоту на любом из корешков, как это присоединение начинало давать суммацию. Приходилось наблюдать и такое явление, что на раздражения одного корешка с частотой 100 в 1 секунду,

или несколько большей, препарат не отвечал, но как только частота уменьшалась,—получался хороший тетанус.

В некоторых опытах рефлексе при раздражении корешков в отдельности получался очень слабый, даже совершенно отсутствовал, но при одновременном раздражении обоих корешков с такой же силой и частотой, как и одного, рефлекторная деятельность получалась значительно сильнее. Мы не можем указать точного соотношения частоты раздражений двух корешков, при которой всегда получалось-бы торможение. Отметим только, что, если число раздражений с одного корешка не превышало 3 в секунду, то другой корешок для получения торможения нужно было раздражать не с меньшей частотой, как 35 в 1 секунду. Когда же частота раздражений одного корешка превышала 3 в секунду, то совершенно нельзя точно указать цифру частоты раздражений другого, нужной для получения торможения.

Наши опыты были поставлены в двух модификациях: с прямыми рефлексам и с перекрестными. Существенной разницы между этими модификациями в отношении получения торможения не замечалось,—разве только для получения перекрестного рефлекса требовалась большая сила тока.

Таким образом на основании проделанных нами опытов мы видим, что явление торможения нельзя вполне объяснить с точки зрения одной какой либо теории. Против гипотезы Verworn'a говорит то, что торможение вызывается различными сочетаниями частоты и, в то же самое время, одно и то же сочетание частоты и силы не всегда вызывает его. Открытым периодом такое явление объяснить не всегда возможно: торможение можно получить как в самом начале опыта, так и в конце его. Особенно с точки зрения этой теории нельзя объяснить торможения, когда оно вызывалось неоднородными раздражителями. Так, напр., Домрачев, работая с предстательной железой, а один из нас (Сергиевский)— со слюнными железами, получали торможение, применяя пилокарпин и электрическое раздражение того или иного секреторного нерва, симпатического или парасимпатического.

Не имеем-ли мы здесь дело с отдельными тормозящими приборами,—по нашим опытам судить трудно. Во всяком случае приходится задуматься над соображением, которое высказал в свое время Введенский. „Неужели,—говорит он,—нужно предположить, что любая точка коры связана с двигательным аппаратом—прямо или не прямо посредством нервных волокон, имеющих назначение проводить тормозящие импульсы? Но таких волокон пришлось-бы допустить невероятное количество“. Если, однако, вместо теории отдельных тормозящих нервов и центров принять гипотезу самого Введенского в том виде, в котором он ее оставил, что торможение есть перевозбуждение, то и эта гипотеза не всегда объясняет все факты и дает конкретный ответ. По этой гипотезе наступившее перевозбуждение должно с усилением частоты или силы тока еще более усиливаться, в действительности же можно наблюдать и обратное явление: с увеличением частоты на любом из корешков торможение может сменяться суммацией.

Sherrington торможение ставит в зависимость от изменения поверхности соприкосновения (sinaps) двух систем, Langley же считает, что каждая клетка снабжена двоякого рода рецепторами: двигательными

и тормозящими. Если согласиться с мнениями этих авторов, то нужно выяснить, благодаря каким моментам приходит в деятельность то один, то другой рецептор, и какие моменты обуславливают изменение поверхности соприкосновения то в сторону деятельности клетки, то в сторону ее затормаживания. Проф. А. Ф. Самойлов полагает, что, если между мышцей и нервом заложен особый механизм, скорость работы которого зависит от t^0 , то можно принять, что здесь на границе выделяется какое-то ближе неизвестное вещество. Это вещество и есть раздражитель для другой клетки.

Физическая химия освещает вопрос таким образом: Owerton нашел, что для возбуждения необходим обмен между находящимися в мышечных фибриллах калий-ионами и натрий-ионами, находящимися в плазме. Loeb отметил, что протоплазма клеток состоит из коллоидных веществ, и жизненные функции клетки обусловлены изменением состояния этих коллоидных растворов; все частицы их, по Loeb'у, заряжены электричеством, причем изменение этого заряда и дает процессы иннервации, сокращения, движения и т. д. Mac-Donald полагает, что торможение является следствием изменения протениновых тел, благодаря чему происходит увеличение поверхности соприкосновения их с солями, и подвижность солей уменьшается; переход возбуждения к торможению сводится таким образом, по Mac-Donald'у, к колебанию количества свободных солей. Воронцов указывает для нерва, что возбуждение и торможение непрерывно связано с изменением ионизации входящих в его состав веществ, причем повышение ионизации вещества нерва обуславливается образованием протенинатов калия и натрия, понижение же—образованием протенинатов кальция и магния.

В последнее время ученики Введенского для объяснения феномена, отмеченного их учителем, встают тоже на физико-химическую точку зрения. Так, Виноградов констатирует, что явление изменения проницаемости при изменении функционального состояния вообще не противоречит теории парабиоза. Магницкий установил, что присутствие кальция необходимо и достаточно для развития *pessimum'a*, калий же играет дополнительную или викарную роль; в растворах одного NaCl (0,65%) иногда мышечный препарат совершенно не впадает в *pessimum*, и во всяком случае порог последнего повышается. Loeb дал схему, по которой он все ионы делит на две группы: возбуждающие и угнетающие; к первым он относит одновалентные, ко вторым—двухвалентные. Хотя в настоящее время мы знаем, что такое подразделение страдает схематичностью и не так просто, однако в основе оно все же верно (см. работы Рубинштейна и Сергиевского).

Имея в виду все сказанное, мы попытались исследовать, как растворы некоторых солей влияют на явление торможения в опытах Veszi. Для этого мы брали соли NaCl, CaCl₂ и KCl, причем в части опытов просто смачивали раствором той или иной соли спинной мозг лягушки. Это отражалось лишь на жизнедеятельности препарата: если брались изотонические растворы KCl и CaCl₂, то препарат быстрее отмирал по сравнению с препаратом, смачиваемым раствором Ringer'a; если же брался раствор NaCl, то жизнедеятельность, хотя и уменьшалась, но не так значительно. В другой части опытов мы вводили 2—5% растворы соли и смеси растворов в лимфатический мешок или в брюшную полость после отделения голов-

ного мозга от спинного и препаровки лапки. Какого-либо особенного эффекта при этом тоже не приходилось наблюдать. В третьей части опытов растворы вводились после перерезки мозга, но без предварительной препаровки лапки; результаты получились те же. Наконец, в четвертой части своих опытов мы вводили растворы до перерезки и препаровки минут за 5.

Когда нами вводился изотонический или 2—5% раствор KCl, то препарат давал вялую рефлекторную деятельность, и приходилось наблюдать чаще перерыв проводимости. После введения смеси $KCl + CaCl_2$, от 1 до 2 к. с., получалась всегда вполне определенная картина, а именно, присоединение раздражений одного корешка к другому (частота тут не играет большой роли) вначале в большинстве случаев давало очень живую суммацию; вторичное присоединение давало быстрый под'ём кривой, затем быстрое опускание ее, иногда до абсциссы покоящегося препарата; прекращение раздражений одного из корешков давало эффект опять в двух вариантах,—иногда сразу же восстанавливался первоначальный тетанус, иногда же кривая быстро спускалась еще ниже, но затем так же быстро восстанавливался первоначальный тетанус. Другими словами говоря, иногда у нас происходило типичное затормаживание. Оно наблюдалось во всех тех опытах, где препаровка продолжалась не более 15 минут. В дальнейшем в этих опытах можно было еще несколько раз получить феномен. В заключение присоединение раздражений начинало вызывать суммацию. На этом опыты и заканчивались.

Таким образом опыты с растворами, где резко нарушалось солевое равновесие, и нам дают право заключить, что явление торможения происходит не без участия ионов Ca и K. Если встать на ту точку зрения, что торможение, как и возбуждение, вызывается известными комбинациями ионов солей, то становится понятным, почему эти два процесса неразрывно сопутствуют один другому. Вполне понятно, что при возбуждении одного места другие должны затормаживаться, ибо обогащение одного места возбуждающими ионами ведет к обеднению другого. Далее, если принять факт, установленный Weiss'ом и др., что ионы солей обладают неодинаковой способностью проникать через животные перепонки, то становится понятной роль частоты и силы тока. Именно, беря какую-либо частоту, мы тем самым создаем благоприятные условия для проникновения или выхода через мембрану определенным ионам. Изменяя частоту или силу тока, мы или уплотняем, или, наоборот, чрезмерно разрыхляем оболочки клеток и тем самым, по Höber'у, создаем невозможность обмена ионами. При этом создается затормаживание, так как Höber показал, что возбуждение возможно лишь тогда, когда налицо имеется ограниченное разрыхление. В наших опытах затормаживание происходило в центральной нервной системе, а не на периферии. Отсюда, однако, отнюдь нельзя сделать вывода в том смысле, что оно свойственно только ей. Затормаживание, с нашей точки зрения, должно происходить везде, поскольку его обуславливают, с одной стороны, комбинация проникающих через перепонку клетки ионов, с другой состояние и строение самой клетки.

ЛИТЕРАТУРА.

Из всей огромной литературы по данному вопросу упомянем след. источники: 1) Verworn, Erregung und Lähmung.—2) I. Veszi. Zeit. f. allg. Physiol., 1910, Bd. IX.—3) Sherrington. Ergebnisse der Physiol., 1905, IV.—4) Sherrington. The integration action of the nervous system. New-York. 1906.—5) Langley. Автономная нерв. система.—6) Введенский. Возбуждение, торможение и наркоз.—7) S. Meltzer. New-York Med. Journ., 1899.—8) Белоусов. Возбуждение и торможение ант. мышц клешни рака. Физиол. Лаб. Петр. Универ. 1912—15 г.—9) Loëb. Динамика живого вещества.—10) Рубинштейн. Pflüg. Arch., Bd. 214, H¹/₂.—11) Сергиевский. Врачебное Дело, 1926, № 12—13.—12) Воронцов, 13) Виноградов и 14) Магницкий. Доклады на Всесоюзном Съезде Физиологов в Ленинграде.
