

8. Ненормальные волны Т.

Многие случаи обнаружили различные ненормальности волн Т; чаще всего наблюдались двуфазные волны, начинающиеся с инверсии интервалов S—Т под влиянием дигиталиса. Плоские, с инверсией или высоким началом волны Т встречались большей частью при заболеваниях миокарда, особенно коронарного происхождения. Типичный симптом Парди (высокое начало волны Т с последующей инверсией при всяком отведении), находимый при остром коронарном тромбозе, был отмечен в заметной степени только в 13 случаях, однако, цифра эта не представляет собой даже малой доли случаев, имеющих место в действительности, так как большинство страдающих острым коронарным тромбозом лежит в постели дома и слишком больны, чтобы посетить больницу, где были получены те электрокардиограммы, которые служат предметом настоящего обзора. В ряде случаев мы получили электрокардиограммы, демонстрирующие это явление, пользуясь переносным гальванометром на дому у пациента. Наблюдались многочисленные случаи «острой коронарной волны Т» меньшей степени, но часто до того слабой, что они представляются сомнительными.

9. Низкий вольтаж.

Наконец, низкий вольтаж или амплитуда (меньше, чем 5 мм. всех комплексов при всех отведениях) совсем не являлся редким, будучи обнаружен в 269 случаях (2,69%). Он почти неизменно оказывался результатом серьезного поражения миокарда или гипотиреозидизма. В нескольких случаях это явление наблюдалось при перикардиальных выпотах, обширных отеках и у нормальных в других отношениях индивидов.

(Из Физиологической лаборатории физико-математического факультета Казанского гос. университета).

Работа выполнена при непосредственном и самом активном участии дорогого учителя, безвременно скончавшегося проф. А. Ф. Самойлова, которому автор и посвящает свой труд.

К вопросу о центральных процессах торможения.

М. Киселева.

(С 10 рис.).

Наряду с процессами возбуждения, которые известны физиологам с давних пор и хорошо обследованы, в центральной нервной системе имеют место и прямо противоположные им процессы—торможения. Возбуждение и торможение в центральной нервной системе идут рука об руку: всякий раз когда происходит возбуждение каких-либо нервных центров, целый ряд других—испытывает угнетение.

Торможение проявляется в уменьшении, а иногда и полном исчезновении рефлекторномышечной реакции; угнетение получается в результате раздражения определенных афферентных нервов или определенных участков нервной системы.

Необходимым условием для обнаружения торможения является определенный фон или уровень в виде имеющегося налицо состояния возбуждения или, напр., в частном случае децеребрационной ригидности у децеребрированного животного (decerebrate rigidity); это обстоятельство и служит большим препятствием при изучении торможения. Поэтому и история этого вопроса сравнительно свежа и существенные достижения в этой области являются лишь достоянием наших дней.

Вопрос о торможении был выдвинут исследованиями бр. Вебер, открывших угнетающее действие п. vagi на сердце. По отношению же к центральной нервной системе родоначальником учения о торможении

был русский физиолог И. М. Сеченов, открывший в 1863 г. тормозящие центры в головном мозгу лягушки ¹⁾). Производя послойные перерезки головного мозга на различных высотах, а также подвергая различные части спинно-мозговой оси химическому и электрическому раздражению (при исследовании рефлексов по методу Тюрка) И. М. Сеченов установил „угнетение рефлексов с разрезом зрительных чертогов, не объяснимых ни обезкровлением пораненного органа, ни вмешательством в явление чувства боли“. В связи с результатом этих опытов И. Сеченов принимал в зрительном чертоге наличие особенного угнетающего центра. Через несколько лет им был показан также и факт торможения рефлекса сильным или продолжительным раздражением чувствительного нерва ²⁾).

Открытие И. М. Сеченова привлекло к себе внимание выдающихся физиологов и с этого времени начинается систематическая разработка вопроса.

Центральными процессами торможения занимались дальше особенно обстоятельно Goltz ³⁾ и его ученик Freusberg ⁴⁾. По Goltz „всякий рефлекторный центр теряет нормальную возбудимость, если одновременно к нему притекает раздражение по другим нервным путям, не принимающим непосредственного участия в рефлексе“. Бубнов и Гайденгайн ⁵⁾ полагают, что как возбуждение, так и торможение зависят от функционального состояния центральной нервной системы. Если она находится в покое, то слабое раздражение вызывает возбуждение, если же она находится в возбужденном состоянии, то всякое новое добавочное возбуждение влечет за собой ее торможение. „Если сравнить действие слабых чувствительных раздражений на покойную и на возбужденную ганглиозную клетку, можно сделать вывод, как будто каждое раздражение в каждый данный момент вызывает то явление, которое именно в данный момент выражено слабо: в покойной нервной клетке раздражение вызывает возбуждение, а в деятельной угнетение возбуждения. Таким образом раздражение устраняет то состояние, которое имело место в клетке и заменяет его противоположным состоянием“.

Знаменитый русский физиолог И. П. Павлов ⁶⁾, объясняет торможение одного рефлекса другим—таким образом „что, когда производится другой рефлекс, то в центр этого рефлекса отвлекается, оттягивается, направляется энергия от центра первого рефлекса и там этой энергии остается меньше, а потому и проявление ее слабеет или совсем упраздняется, если ответвление очень велико“.

Как это уже было отмечено нами выше, процессы угнетения всегда идут параллельно с процессами возбуждения. Английский физиолог Шеррингтон установил, что при возбуждении одних мышечных групп, напр. флексоров, их антагонисты—экстензоры—тормозятся. В этом и состоит данный им принцип реципрокной иннервации.

В настоящее время реципрокная иннервация найдена не только для всех мышц конечностей (Шеррингтон, Введенский и Ухтомский, Беритов и др.), спинальных, бульбарных и кортикальных центров, но и для центров автономно иннервируемых органов (центры блуждающих и ускоряющих нервов, центры вазоконстрикторов и вазодилататоров, дых. центр и т. д. ⁷⁾). Помимо участия в реципрокной иннервации, роль торможения в спинномозговых рефлексах, по Шеррингтону,

закljučается еще в следующем. Торможением градуируется степень сокращения мускулов. Очень часто одна и та же м-ца испытывает на себе одновременное влияние и торможения, и возбуждения, (т. н. „двойственная иннервация“). Напр. *m. semitendinosus* в рефлексе потирания на ипсилатеральной стороне вместо чистого торможения дает небольшое заторможенное сокращение ⁸⁾. *M. triceps* соответствующей стороны часто отвечает вместо чистого возбуждения—возбуждением и торможением одновременно ⁹⁾. По Шеррингтону примером двойственной иннервации является чесательный рефлекс. Во всех этих случаях присутствием возбуждения и торможения дается необходимая степень градации сокращений и приспособление одних реакций к другим. При этом замечательным является то, что „в большинстве случаев двойственной иннервации антагонистические м-цы в общем сохраняют обычную для соответствующего рефлекса реципрокную связь: в одной м-це господствует возбуждающая иннервация, в другой—антагонистической—тормозящая“ ¹⁰⁾. Торможение дальше не только может прекратить тот или иной рефлекс, вызванный раздражением соответствующих афферентных нервов, но оно может прекратить и последствие рефлекса. Это последнее обстоятельство играет большую роль в случае фазовых движений, быстро следующих одно за другим.

Для объяснения процессов угнетения мы имеем большое количество теорий. Многие из них теперь имеют только исторический интерес. В настоящее время наибольшим распространением пользуются две: теория интерференции и гуморальная теория. На них мы и остановим наше внимание.

Большинство авторов в основу первой теории кладет хорошо известные факты из области физиологии нервного ствола и общие свойства возбуждения. При этом ссылаются на наиболее простые факты периферического торможения (действие *vagus*'а на сердце, феномен Введенского) и переносят результат анализа этих явлений на торможение, происходящее в центральной нервной системе. Особенно большое значение для них имеет феномен Введенского, который заключается в следующем. При раздражении нерва нервно-мышечного препарата получают сокращение мышцы только при определенных силах и частотах раздражений. Если частота или сила их будет увеличена выше некоторого предела, то вместо усиления мышечного сокращения получают его ослабление или по Н. Е. Введенскому „пессимальный эффект“. Пессимальный эффект в феномене Н. Е. Введенского в настоящее время, толкуется К. Lucas'ом ¹⁴⁾, Adrian'ом ¹⁵⁾, Forbes'ом, Беритовым и др. как следствие рефракторной фазы и свойств мионевральной передачи.

При небольшой частоте раздражения каждый новый импульс падает на нерв после того как закончилась рефракторная фаза от предыдущего раздражения и может попасть даже в экзальтационную фазу. Поэтому такие раздражения и дают оптимальный эффект мышечного сокращения. При раздражениях более частых, каждое новое раздражение, попадая в относительный рефракторный период предыдущего, дает неполное возбуждение, а это последнее, проходя через область декрементного проведения в мионевральной связи, может погаснуть совершенно, не вызывая никакого мышечного эффекта или только „пессимальный эффект“. Дейст-

ние учащения раздражений хорошо заметно на токах действия как м-цы, так и нерва. Во время пессимального состояния частота токов действия увеличивается, в то время как амплитуда их уменьшается (И. Беритов).

Пессимальный эффект при увеличении силы раздражения точно также может быть объяснен участием рефракторной фазы. K. Lucas и Adrian показали, что усиление тетанического раздражения ведет к повышению ритма импульсов в нерве. Таким образом усиление раздражения совершенно эквивалентно увеличению частоты и явления, наблюдающиеся здесь, вполне соответствуют вышеописанным.

Необходимо отметить, что первое толкование, которое дал Н. Е. Введенский явлениям пессимума в его феномене, покоилось именно на рефракторной фазе ¹¹⁾. Впоследствии он отказался от этого объяснения и считал пессимум и торможение в ц. н. с. следствием особого „стойкого неколеблющегося возбуждения“ ¹²⁾. Этих же взглядов держится и его школа, возглавляемая проф. Ухтомским ¹³⁾.

Кладя в основу упомянутый выше феномен Введенского, сначала Frölich ¹⁶⁾, а затем Verworn представили теорию интрацентрального торможения. По этой теории весь вопрос торможения сводится к интерференции *) в ц. н. с. качественно одинаковых волн возбуждения. В зависимости от их частоты получается или возбуждение или торможение. Рефракторная фаза по Verworn'у есть следствие возбуждения. Последнее — трата потенциальной энергии — процесс диссимиляторный, в то время как рефракторная фаза есть процесс восстановления — ассимиляторный. Тратой запасов ткани, с одной стороны, и восстановлением их, с другой, объясняется и абсолютная, и относительная рефракторная фазы. Торможение по Verworn'у — паралич диссимиляции. Основные опыты, на которых базируется Verworn'овская теория, принадлежат Tiedemann'у ¹⁷⁾, P. Hoffmann'у ¹⁸⁾, Veszi ¹⁹⁾ и Haastert'у ²⁰⁾.

С иной точки зрения, но тоже стоя на интерференции возбуждений друг с другом, объясняют торможение K. Lucas, Adrian ²¹⁾ и Forbes. В пользу последней теории часто приводят опыты Brücke ²²⁾ по методу „биений“ раздражений. На основании фактов, полученных при исследовании, автор приходит к заключению, что раздражающие и угнетающие волны возбуждения имеют в ц. н. с. один общий путь. Торможение наступает всякий раз, когда возбуждающие раздражения попадают в рефракторный период тормозящих и прекращается, когда тормозящие падают в рефракторный период возбуждающих. Волны, действующие один раз возбуждающе, другой раз угнетающе — качественно однородны, т. е. что никаких специфических процессов угнетения нет.

В учение о торможении много нового внесли опыты И. С. Беритова ²³⁾, применившего электромиографический метод. Беритов приходит также к заключению, что „как реципрокное возбуждение, так и реципрокное торможение м-цы предполагают в спинном мозгу своеобразные возбуждающие и тормозящие процессы — *sui generis*, противоположные по

*) Имеется в виду не физическая интерференция 2-х волн возбуждения, а влияние рефракторной фазы одного возбуждения на другое.

своему проявлению на периферии и одинаково сопряженные с тратой запасной энергии из одного общего источника“.

Исследуя температурный коэффициент нервного волокна и мионевральной связи проф. А. Ф. Самойлов²⁴⁾ приходит к заключению, что в основе передачи возбуждения с нерва на мышцу лежат химические процессы и что передача возбуждения с клетки на клетку в центральной нервной системе состоит в том, что „на границе двух клеток одной из них выделяется какое-то, ближе неизвестное вещество, и это вещество служит раздражающим агентом для другой клетки“.

В этой работе впервые выдвинута гуморальная теория центральных нервных процессов возбуждения. (Гуморальные теории *периферического торможения* существовали сравнительно давно. Упомянем о работах Howell'a, Loewi, Brinkman'a и v. Dam'a и др.).

Годом позднее, независимо от проф. А. Ф. Самойлова, на основании совершенно других опытов к подобному же представлению, но только по отношению к процессам угнетения, пришел и Шеррингтон²⁵⁾. Базируясь на гуморальной теории торможения, Шеррингтон впоследствии должен был признать и гуморальную природу процессов возбуждения. По Шеррингтону, каждое чувствительное волокно при своем вступлении в ц. н. с. дает громадное количество терминалей, которые заканчиваются у поверхностей клеток интрацентральных нейронов. Смотри по тому, какого места клетки они касаются,—при их раздражении в клетке происходит выделение или возбуждающего, или тормозящего вещества. Ко всякой клетке подходит несколько терминалей, выделяющих в различных количествах возбуждающее и тормозящее вещество. Конечный эффект данной клетки на притекающие к ней раздражения поэтому представляет алгебраическую сумму всех выделившихся здесь веществ. Возбуждающее и тормозящее вещество по своему действию противоположны и могут нейтрализовать друг друга. В схемы, данные Шеррингтоном, хорошо укладываются главные факты из области центрального торможения.

В 1925—27 году вопрос о центральном торможении был пересмотрен еще раз проф. А. Ф. Самойловым и мной²⁶⁾. Главная цель нашего исследования заключалась в определении длительности действия одного тормозящего эффекта, вызванного одиночным размыкательным ударом. Мы пришли к заключению, что эффект одиночного угнетающего импульса, в тех случаях когда он не осложнен добавочными волнами, в среднем длится около 0,2—0,3", т. е. в сотни раз больше длительности рефракторной фазы! „Эту длительность трудно согласовать с представлением о том, что угнетающие и возбуждающие влияния представляют собой тождественные процессы, и что угнетение может быть рассматриваемо только как результат особенных соотношений в временной последовательности угнетающих и возбуждающих импульсов в том общем участке, который проводит с декрементом; тем более, что и учение о декременте, в последнее время, сильно поколеблено исследованиями G. Kato²⁷⁾. Опираясь на результаты, добытые проф. А. Ф. Самойловым прежде по отношению к переходу возбуждения с двигательного нерва на мышцу, мы и здесь, при процессах угнетения допускаем возможность выделения в синапсах особого тормозящего вещества. К подобному же заключению

приходят и Ballif, Fulton и Liddel²⁸), изучавшие влияние отдельных тормозящих импульсов на пателлярный рефлекс.

После того как нами было установлено, что одиночный тормозящий импульс действует сравнительно долго (около 0,2—0,3"), было интересно выяснить более подробно: способны ли состояния угнетения, вызванные несколькими одиночными ударами, комбинироваться друг с другом (суммация торможений), на какое число возбуждающих импульсов может распространяться действие одного тормозящего, а также было важно определить более точно и минимальное время, на которое необходимо отставить тормозящий импульс от возбуждающего, чтобы еще получить эффект торможения.

Изучением этих вопросов, по предложению проф. А. Ф. Самойлова, занялся я и здесь привожу полученные результаты.

Методика.

Так же, как и в нашей вышецитированной работе, я пользовался исключительно децеребрированными по Шеррингтону кошками.

Изолирование задних конечностей происходило также по Шеррингтону. С внутренней стороны бедра перерезаются м-цы: psoas magnus et psoas minor, все ветви n. cruralis (nn. sartorii, saphenus, quadriceps), n. obturatorius, n. pudendi. С наружной стороны бедра, между tuber ischii и trochanter major отпрепаровывается «hamstring» и перерезываются в нем все ветви за исключением ветвей к m. semitendinosus. Перерезаются все м-цы, связывающие бедренную кость с тазом, в месте прикрепления к бедру. Перерезается m. tensor fasciae latae и n. cutaneus fem. posterior. В подколенной впадине препаруются n. tibialis ant. и n. peroneus оба перерезаются и на последний накладываются Шеррингтоновские электроды для раздражения.

Отпрепаровывается m. semitendinosus и его сухожильный дистальный конец соединяется с оптическим, пружинным, изометрическим миографом. На другой стороне животного производится полная иммобилизация и на n. peroneus накладываются такие же э-ды для раздражения. Разрезы закрываются наложением кожных швов. Э-ды фиксируются под кожей между m. biceps fem. и vastus ext. quadricepsitis.

Бедренная кость в двух местах просверливается крепкими сверлами и укрепляется в специальной стойке. В течение всего опыта животное лежит на спине на особом столике с электрическим подогреванием. После операции мы давали животному отдых на некоторое время (около 2-х часов) и только затем приступали к опытам.

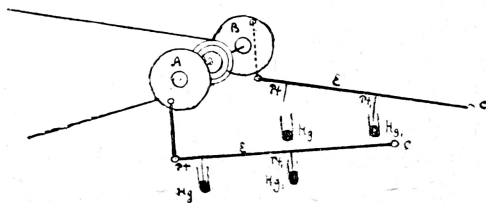


Схема ртутного прерывателя
А. Ф. Самойлова.

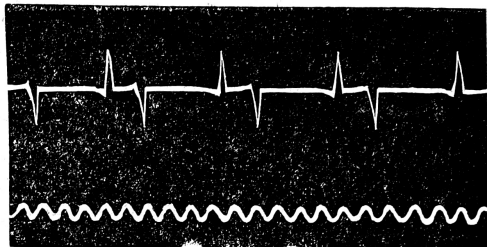
Для раздражения служили индукционные катушки Дю-Буа-Реймонта без железного сердечника. В их первичную цепь включался особый ртутный прерыватель, позволяющий пользоваться только одними размыкательными индукционными ударами. После продолжительных проб различных систем прерывателей я остановился на одном из них, работавшем безукоризненно, именно на ртутном прерывателе, с давних пор применявшемся в лаборатории проф. А. Ф. Самой-

лова. Сущность этого прерывателя заключается в следующем: на оси «Д» укреплено два колеса «А» и «В». Каждое из колес имеет по эксцентрику, соединенному с шатуном «Е» с точкой вращения в «С». При каждом обороте колеса шатун поднимается и опускается. Вместе с ним поднимается и опускается платиновый контакт «Р+», который то входит, то выходит из ртутной чашечки «Нг». Плати-

новый контакт и ртутная чашечка на одной стороне прерывателя включаются в первичную цепь индукционной катушки и служат, таким образом, для получения замыкательных и размыкательных индукционных ударов. Для уничтожения замыкательных индукционных ударов служит вторая половина прерывателя, устроенная совершенно так же, как и первая. Вся разница заключается лишь в том, что круг «В» смещен по отношению к кругу «А» и именно с таким расчетом, чтобы замыкание и размыкание контактов второй половины прерывателя происходило всегда раньше соответствующего замыкания и размыкания первой половины. Платиновый контакт и ртутная чашечка второй половины прерывателя включались во вторичную цепь индукционной катушки. Всякий раз, когда происходило замыкание первичной цепи, вторичная уже была замкнута на-коротко (этим погашался замыкательный индукционный удар), при размыкании же первично, вторичная оказывалась разомкнутой, благодаря чему размыкательный индукционный удар беспрепятственно доходил до препарата.

Частота перерывов изменялась с изменением скорости вращения оси «Д». В среднем она колебалась около 10—20 раз в 1". Прерыватель был соединен с электрическим мотором, снабженным центробежным регулятором.

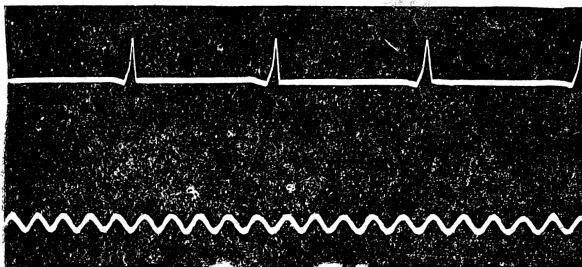
Для испытания прерывателя во вторичную цепь индукционной катушки включался струнный гальванометр Энтховена, показания которого фоторегистрировались. В качестве образца подобных опытов может служить кривая № 1.



Кривая № 1.

Верхняя линия — запись камертона 100 колебаний в 1", нижняя линия струна гальванометра. В этом опыте побочное замыкание вторичной катушки (вторая половина прерывателя) включено; кривая показывает замыкательные и размыкательные индукционные удары, направленные в разные стороны (замыкательные вызывают отклонение

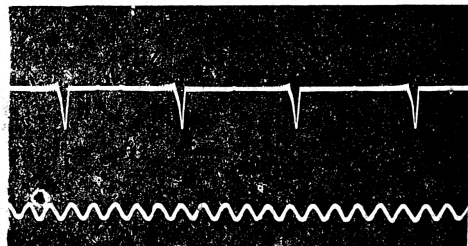
струны вверх, размыкательные — вниз). Прерыватель работает совершенно равномерно, давая 20 замыканий и размыканий в 1". Промежуток времени между замыканием и соответствующим ему размыканием равен 15 сигмам. В следующей кривой № 2 представлена работа прерывателя со включенной второй его половиной. Здесь имеются отклонения струны только в одну сторону и именно вниз. Никаких следов замыкательных индукционных ударов не имеется. Частота перерывов та же самая, что и выше. В третьем опыте колесо прерывателя «В» поставлено с таким расчетом, что замыкание вторичной цепи происходит после соответствующего замыкания первичной, т. е. к гальванометру направляются только одни замыкательные удары (струна отклоняется вверх). Кривая № 3.



Кривая № 2.

По задуманному мною плану, в некоторых опытах мне было желательно иметь раздражение ипсилатерального и контралатерального нерва одной и той же частотой притом так, чтобы раздражения были несколько смещены одно относительно другого. Смещение должно было быть чрезвычайно незначительным и совершенно одинаковым при целой серии раздражений.

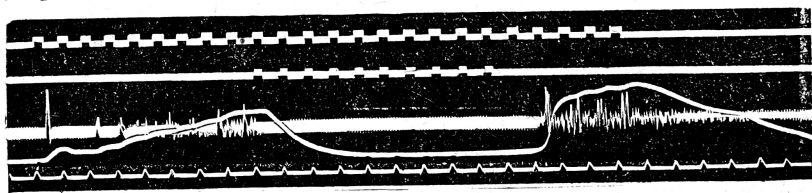
Это мне удалось достигнуть с помощью вышеописанного прерывателя А. Самойлова, в который я внес следующие добавления: к тому и другому



Кривая № 3.

платину было приделано еще по два платиновых контакта Pt с соответствующими ртутными чашечками Hg, которые могли подниматься и опускаться. Один из контактов Pt₂ включался в первичную цепь, другой, для погашения замыкательного удара, во вторичную точно таким же образом, как это было описано выше. Подниманием и опусканием ртутной чашечки «Hg₂» подбиралось необходимое запаздывание в размыкании 2-й катушки. Время запаздывания изменялось с изменением расстояния между Pt₂ и Hg₂ и скоростью вращения прерывателя. Т. к. скорость вращения прерывателя благодаря центробежному регулятору системы А. Самойлова при данной установке оставалась постоянной, точно так же, как и расстояние между Pt контактом и ртутной чашечкой, то и время запаздывания при раздражении нервов при данной установке оставалось всегда одним и тем же. Начало и конец раздражений как нерва возбуждающего рефлекс, так и тормозящего производилось автоматически полиреотомом Engelman'a. Контакты его были установлены таким образом, что сначала шло несколько возбуждающих импульсов, затем к ним присоединялись тормозящие, которые через некоторое время выключались и тогда опять оставались только одни возбуждающие импульсы. Мышца соединялась со струнным гальванометром Einthoven'a при помощи неполяризующихся электродов Дю-Буа-Реймонда (Zn—ZnSO₄—глина—шерстяные нитки, смоченные физиологическим раствором). Увеличение гальванометра 800 раз 1,0 см. ординаты соответствует 1 mv. Отклонение миограммы на 1 см. — указывает увеличение напряжения мышцы на 100,0 gr. Моменты раздражения регистрировались струнным отметчиком проф. А. Самойлова²⁹). Преимущество этого отметчика перед другими заключается в том, что он работает без всякого запоздания так же, как и струнный гальванометр, модель которого он, в сущности, и представляет. Этот отметчик с двумя струнами укрепляется в окуляре проекционного микроскопа струнного гальванометра; тень струн. отметчика, вместе с тенью струны гальванометра, проецируется на щель фоторегистрационного аппарата.

В качестве примера опытов, проведенных с вышеописанной методикой, привожу кривую № 4. Верхняя линия на этой кривой есть отметка раздражения



Кривая № 4.

n. peron. dex. Вторая линия сверху — отметка раздражения n. peron. sin. Сила раздражения для того и другого нерва приблизительно одинакова. Отметчики поставлены таким образом, что струна поднимается вверх при замыкании первичной цепи и опускается при размыкании. Как в той, так и другой цепи действуют только замыкательные индукционные удары (опускание отметчика). Еще ниже находится струна гальванометра, регистрирующая ток действия m. semitendinosi dextri. Четвертая линия сверху — механограмма этой мышцы и, наконец, последняя линия — отметчик времени Жакэ — 0,2". Опыт происходит спустя 2 1/2 часа после операции.

Всего в этом опыте произведено 24 раздражения ипсилатерального n. peronei для получения сгибательного рефлекса (возбуждающие импульсы) и 10 раздражений контралатерального нерва для получения перекрестного разгибательного рефлекса (тормозящие импульсы).

На кривой видно, что, в ответ на первое раздражение, мышца рефлекторно дает ток действия с большой амплитудой (14 мм.) и, соответственно этому, сильное мышечное сокращение. Второе раздражение дает ток действия (1 мм.) и сокращение гораздо меньшей величины. Каждое последующее раздражение вызывает заметное нарастание и напряжения и токов действия м-цы. Кроме того, после четвертого раздражения появляются ясно выраженные добавочные волны, также увеличивающиеся в амплитуде и числе. Напряжение м-цы после 10-го раздражения достигает 160,0 gr. Теперь присоединяется раздражение контралатерального n. peronei. Прерыватели установлены таким образом, что каждому воз-

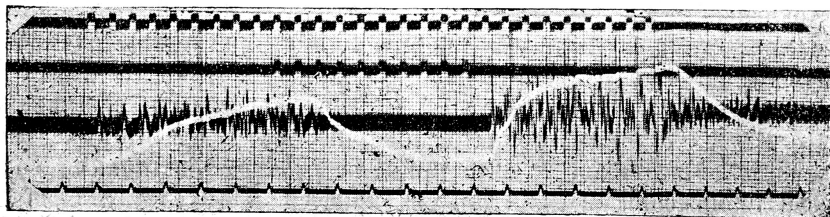
буждающему импульсу предшествует на $5\frac{1}{2}$ сигм один тормозящий¹⁾. Первое же тормозящее раздражение полностью уничтожает очередной (10-й) возбуждающий импульс. На кривой тока действия исчезают и главные добавочные волны. Струна находится в полном покое в течение всего ряда тормозящих ударов. Кривая изометрического сокращения падает до нуля. После того как тормозящее рефлекс раздражение устранено, возбуждение обнаруживается еще не сразу. Двадцатый возбуждающий импульс, который отстоит от последнего тормозящего на $0,2''$, не дает никакого эффекта и только 21-й через $0,39''$ вызывает токи действия с большой амплитудой, большим количеством добавочных волн и соответствующее напряжение м-цы.

Таким образом в этом опыте полное торможение наступило внезапно после первого же тормозящего импульса и имело длительное последствие—не менее $0,2''$. Особенно замечательно то, что добавочные волны появляются раньше 21-го очередного раздражения, именно через $0,33''$ после последнего тормозящего импульса. Этот момент мы и должны считать концом действия торможения.

При рефлексорном возбуждении *m. semitendinosus*, в особенности если раздражение наступает после продолжительного отдыха препарата, первое сокращение мышцы и его ток действия получаются значительно сильнее последующих. Это явление было подмечено несколькими авторами и описано нами в предыдущей работе о торможении рефлекса. Здесь я обращаю внимание лишь на следующее. Очень часто (но не всегда!) скрытый период для этого первого сокращения короче следующих за ним. Для образца привожу ниже таблицу, в которой приведены результаты вычислений двух опытов.

№№ раздраж. по порядку	Высота 1-й ф. тока действ. в мм.	Время рефлекса	
1	15,0	0,014''	I-й опыт
2	1,0	0,044''	
3	3,0	0,036''	
4	4,0	0,044''	
5	3,5	0,044''	
1	10,0	0,006''	II-й опыт
2	1,5	0,012''	
3	4,0	0,012''	
4	6,0	0,012''	

На рис. № 5 представлена кривая другого опыта. (Препарат тот же, что и в опыте № 1-й). Обозначения в кривой те же самые, что и выше.

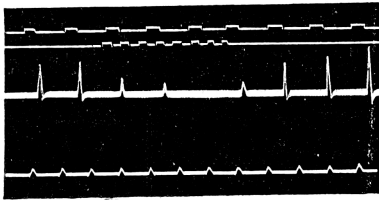


Кривая № 5.

¹⁾ Все вычисления кривых для большей точности производились под слабым увеличением микроскопа с помощью окулярного микрометра.

В условиях опыта изменена сила раздражения п. *peronei dextri*. (Вместо 193 мм.—190 мм.) и скорость вращения прерывателя. Частота раздражений повысилась до 8 в 1". Тормозящие импульсы предшествуют возбуждающим на 2 1/2 сгигмы. Произведено 28 раздражений ипсилатерального нерва и 10 раздражений—контралатерального. Первые возбуждающие раздражения в этом случае дают сильные токи действия, как главные, так и добавочные, причем добавочные значительно приближаются в своей величине к главным. Механограмма круто поднимается вверх. Как и в прежнем опыте, к 10-му возбуждающему раздражению присоединяется первое тормозящее. Этот тормозящий импульс видимого эффекта не производит. Кривая механограммы и кривая тока действия не показывают никаких признаков торможения. Не оказывая никакого влияния на непосредственно следующий за ним возбуждающий импульс—торможение, однако, оставляет после себя след, с которым суммируется второй тормозящий удар: 11-ое возбуждение явно заторможено (главный ток действия уменьшен на 2 мм. против предыдущего, напряжение м-цы начинает падать). Второй тормозящий импульс оставляет после себя еще больший след, т. ч. 12-й возбуждающий не дает почти никакого эффекта. Начиная с четвертого тормозящего раздражения, струна находится в полном покое, а напряжение м-цы падает до нуля. Время последствия в этом опыте меньше, чем в предыдущем. 20-й раздражающий индукционный удар, спустя 0,14" после последнего тормозящего уже вызывает рефлекс.

Таким образом усиление раздражения возбуждающего нерва ограничивает действие торможения, а в некоторых случаях может даже свести его к нулю.



Кривая № 6.

Еще более резкое явление суммации и последствия торможения можно наблюдать в опытах с редкими возбуждающими раздражениями при небольшой их силе, когда в токах действия совершенно отсутствуют добавочные волны.

Примером такого опыта может служить кривая № 6, представляющая собою копию, уменьшенную приблизительно вдвое против оригинала.

Частота раздражающих импульсов 4 в 1", а тормозящих 9. Мы видим, как первый же тормозящий удар, затормаживает очередной возбуждающий импульс. Следующее торможение еще больше парализует возбуждение и наконец возбуждение затухает совершенно. Замечательно, что после прекращения действия торможения, возбуждающие импульсы приобретают свою первоначальную силу не сразу, а эта способность возвращается к ним постепенно. Каждый последующий ток действия выше своего предыдущего. Этот опыт повторялся нами несколько раз с неизменным результатом.

Возвращаясь к кривым № 1 и 2-й, остановимся более подробно на явлениях возбуждения после торможения. Во всех опытах торможения бросается в глаза следующее: обычно, тотчас после прекращения торможения токи действия от первого же действительного раздражения приобретают значительную величину, кроме того струна показывает большое количество волн добавочных. Кривая напряжения мышцы очень круто поднимается вверх (и то и другое хорошо выражено в приведенных кривых). В этих случаях принято говорить об „экзальтации вслед за торможением“. Мне кажется, что причина резкого увеличения сокращения после торможения в моих опытах кроется в другом, а экзальтация здесь—явление кажущееся.

Допустим, что (см. рис. № 7) возбуждение проходит несколько промежуточных нейронов, а торможение направляется прямо к последнему двигательному нейрону данного рефлекса. Здесь у поверхности этой клетки и происходит борьба возбуждающих и тормозящих влияний

за последний общий путь. Если берет перевес торможение—гасится возбуждение в последнем двигательном нейроне и закрывается доступ для всех возбуждающих импульсов к афферентному органу.

Возбуждения, однако, продолжают (вследствие раздражения чувствительного нерва) притекать к промежуточным нейронам и производят здесь свое обычное действие: раздражение суммируется, повышается чувствительность нервной клетки, вырабатываются добавочные импульсы и т. д. Как только торможение устранено, возбуждающие импульсы, на той стадии своего развития, которой они достигли к данному моменту—устремляются к мышце и вызывают в ней сокращение, конечно, гораздо большей величины, чем перед-торможением (тем большее, чем дольше длилось торможение и чем сильнее и чаще возбуждающие раздражения)—симулируя этим экзальтацию.

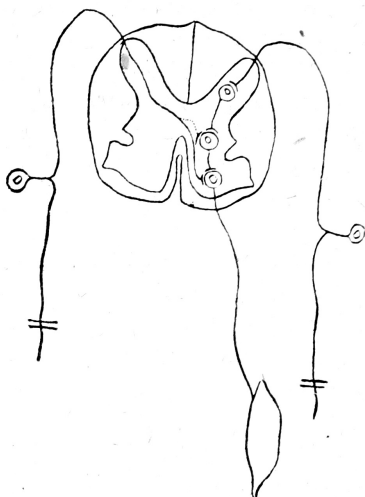
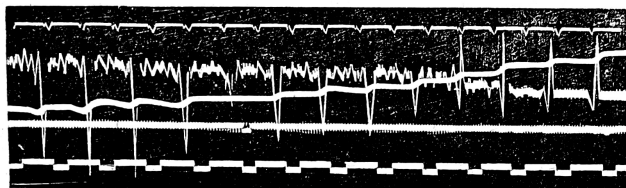


Рис. № 7.

Что торможение в самом деле идет более коротким путем и что встреча возбуждения и торможения весьма вероятно происходит у последнего двигательного нейрона, я постараюсь показать в дальнейшем.

Теперь перейдем к опыту, в котором на фоне раздражающих импульсов произведем только один тормозящий удар.



Кривая № 8.

Кривая № 8. Обозначения в кривой те же самые, что и в прежних опытах. Кошка через 4 часа после операции. Расстояние катушек при раздражении n. peronei dexteri 120 мм., n. peronei sinistri 80 мм. Начиная с первого раздражения, каждый новый индукционный удар вызывает более сильный ток действия и увеличение напряжения, совершенно так же, как и в первых опытах. Высота тока действия и увеличение напряжения м-цы в этой кривой нарастают следующим образом:

№№ раздраж. по порядку	Высота 2-й ф. т. д. в мм.	Напряжение в граммах	
1	5,0	15	
2	5,5	25	
3	10,0	50	
4	9,0	75	
5	13,0	100	
6	20,0	115	
7	23,0	125	
8	27,0	140	
9	29,0	135	
10	30,0	165	
11	35,0	175	

вместо 150—155
предшествует
тормозящий им-
пульс.

Действие тормозящего удара в этом опыте кратковременно: оно распространяется всего лишь на один очередной главный ток действия, обе фазы которого резко уменьшены. Экзальтации ни на добавочных волнах, ни на последующих главных—нет. Правда, токи действия после тормозящего импульса выше предыдущих, но их увеличение не имеет ничего общего с торможением. Это есть действие притекающих к центру *m. semitendinosi* все новых и новых возбуждающих раздражений. Что торможение не внесло ничего нового в смысле нарастания сокращения м-цы, хорошо видно из приложенной таблицы увеличения ее токов действия и напряжения.

То же самое происходит и в случае длительного торможения, где разница между сокращениями м-цы перед торможением и после него может быть еще более контрастной.

Перейдем теперь к изложению тех опытов, в которых мною определялось минимальное расстояние во времени между тормозящими и возбуждающими импульсами, когда еще получалось ясно выраженное торможение.

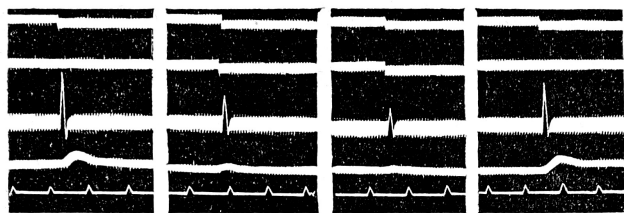
A priori можно было предполагать, что это время должно быть, приблизительно, равным времени перекрестного разгибательного рефлекса. (Непосредственные определения времени перекрестного разгибательного рефлекса по токам действия дали 26—30 с.). В этих же пределах должны лежать и границы действия одиночного тормозящего удара. На самом же деле результат исследования был совершенно неожиданным: это время оказалось гораздо более коротким. Забегая вперед, скажу, что торможение происходит не только тогда, когда тормозящий импульс предшествует возбуждающему, но даже и тогда, когда они идут одновременно, и даже более того, когда тормозящий импульс послан спустя некоторое время после возбуждающего.

Первая серия работ этой группы производилась по вышеописанной методике с тем же самым ртутным прерывателем для уничтожения замыкательных индукционных ударов. Контакты прерывателей устанавливались с таким расчетом, чтобы торможение на несколько сигм предшествовало возбуждению. В качестве примера подобных опытов могут служить приведенные выше кривые № 1 и 2-й. В одной из них торможение предшествует возбуждению на $5\frac{1}{2}$ сигм, во второй—на $2\frac{1}{2}$ сигмы. После записи такого опыта, перекидыванием випп, менялось положение прерывателей: тот, который служил для размыкания первичной цепи возбуждающих импульсов, теперь становился в цепь тормозящих и наоборот. Этим я достигал того, что тормозящие импульсы не предшествовали возбуждающим, а шли позади них, как раз с тем же самым интервалом.

Таким образом были обследованы различные временные отношения и было выяснено, что торможение действует даже в тех случаях, когда оно идет позади возбуждения на несколько сигм. На первых порах можно было думать, что этот результат есть выражение какой-либо методической ошибки (например, неправильной работы прерывателя, когда он пропускает отдельные замыкательные удары. Этим, конечно, были бы нарушены все расчеты). Для окончательного разрешения вопроса я прибегнул к той же методике, которой мы пользовались в нашей прежней работе, сделанной с проф. А. Самойловым, о процессах угнетения. Я манипулировал всего лишь с двумя раздражениями (размыкательные

индукционные удары), расставляемыми друг от друга по произволу. Размыкание той и другой цепи производилось автоматически, вращающимся барабаном.

На кривой № 9 представлен подобный опыт.



Кривая № 9.

Децеребрированная кошка через 5 h. после операции. Верхняя линия раздражения n. peroneus dextri размыкательным инд. ударом. Расстояние катушек 180 мм. Вторая линия сверху раздражение n. peronei sinistri размык. инд. ударом p. k. 110 мм. Третья линия

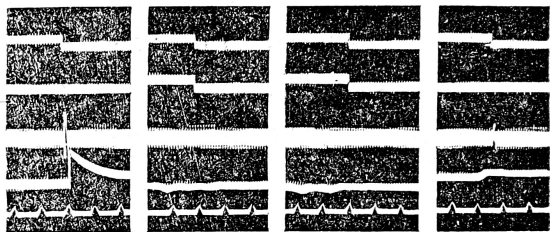
сверху—ток действия m. semitendinosi. Ниже механограмма м-цы и время—0,2".

На рис. 1 дается контрольное раздражение ипсилатерального нерва, вызывающее ток действия в 14 мм. и поднятие напряжения м-цы до 30,0 gr.

Во втором рисунке—возбуждающему раздражению на 5,2 э. предшествует тормозящее раздражение контралатерального n. peronei. Здесь мы видим ясно выраженный тормозящий эффект: ток действия 8 мм. и напряжение 10,0 gr. В третьем рисунке тормозящее раздражение идет одновременно с возбуждающим и дает, несмотря на это, еще более резко выраженное торможение (ток действия—5 мм. а напр. около 5,0 gr.). В рисунке четвертом—контрольная кривая ток действия 11,5 мм. и напряжение 25,0 gr.

Кривая № 10 получена совершенно таким же образом, как и предыдущая. Обозначения кривой те же самые. Условия опыта следующие. Децер. кошка через 4 h. после операции. Разд. n. peronei dextri размык. инд. ударами—p. k. 90 мм. Раздражение n. peronei sinistri 60 мм.

На рисунке первом дается контрольная кривая: раздражение ипсилатерального нерва. Высота тока действия 6 мм. и величина напряжения—90,0 gr. Во втором рисунке возбуждающее и тормозящее раздражения посланы одновременно. Кривая напряжения и тока действия остаются в полном покое, свидетельствуя о наступившем торможении. То же самое мы видим и на третьем рисунке, где тормозящий удар идет вслед за возбуждающим на 1,5 э. (Видны едва заметные следы тока действия).



Кривая № 10.

Результаты последних опытов могут быть истолкованы двояким образом; во-первых, можно думать, что процесс торможения распространяется по нервам гораздо быстрее возбуждения и во-вторых, что процессы угнетения в разобранный рефлекс имеют более короткий путь. Все то, что нам известно относительно процессов возбуждения и торможения, заставляет откинуть первое предположение, как не имеющее под собой решительно никаких оснований, и остановиться на единственном возможном выводе о том, что торможение проходит более короткий путь, чем возбуждение.

Скорость распространения нервного возбуждения теплокровных животных принимается равной 80 м. в 1". (По моим ориентировочным опытам в условиях децеребрации, эта величина колеблется от 60 до 80 м. в 1").

Время рефлекса *m. semitendinosi*, как я уже указывал выше, равно в среднем 17 с. Если вычесть из этого времени 1,5 с., необходимые для распространения возбуждения по чувствительному нерву, 1,5 с. — для распространения по двигательному нерву и 3—3,5 с *) для перехода возбуждения с двигательного нерва на м-цу, то у нас останется время, затрачивающееся при переходе возбуждения с клетки на клетку в ц. н. с. Это время 10,5—11 с. — вполне достаточно для того, чтобы обеспечить переход возбуждения по крайней мере в двух, а может быть и в 3-х синапсах.

Отсюда мы делаем заключение о существовании в простом сгибательном рефлексе наличия одного или двух промежуточных нейронов, что совершенно сходится с имеющимися на этот счет литературными данными.

Если сопоставить временные отношения в тех опытах, где тормозящий удар идет вслед за возбуждающими (на 1,5 или, еще поразительнее, на 2—3 с., как это было в некоторых опытах) — приходится допустить, что путь торможения не имеет вставочных нейронов, и что встреча возбуждения и торможения происходит где-то у предпоследнего или, что всего вероятнее, у последнего двигательного нейрона.

Это заключение подтверждается опытами Fulton'a, произведенными на *m. quadriceps* е деперебрированной кошки в его исследовании о пателлярном рефлексе ³⁰⁾.

Резюме. Опыты производились на деперебрированных по методу Шеррингтона кошек. Раздражением ипсилатерального п. *peronei* вызывался сгибательный рефлекс *m. semitendinosi*, а раздражением контралатерального — тормозился. Опытами доказана суммация торможений: накопление „тормозящего вещества“ и его постепенное исчезновение. Представлено объяснение частного случая „экзальтации“ вслед за торможением и, наконец, опытами с двумя одиночными индукционными ударами, один из которых вызвал угнетение, а другой — возбуждение, показана возможность действия торможения, когда тормозящее раздражение идет на несколько тысячных долей секунды позади возбуждающего. Из сопоставления временных отношений при этом сделано предположение о прямом пути тормозящих импульсов к последнему или предпоследнему двигательному нейрону данного рефлекса, где и происходит их конфликт с возбуждением.

Литература: 1) И. Сеченов. *Physiologische Stud. ueb. d. Hemmungsmechanismen für die Reflextätigkeit des Rückenmarkes im Gehirne d. Frosches*. Berlin. 1863.—2) И. М. Сеченов. *Ueb. electr. u. chem. Reiz. d. sens. Rückenmarksnerven d. Frosches*. Graz. 1868.—3) Goltz, F. *Beiträge z. Lehre v. d. Funk. d. Nervencentra des Frosches*, Berlin. 1869.—4) Freusberg, A. *Pflüger's. Archiv*. B. 9, 1874.—5) Бубнов и Heidenhain. *Pfl. Arch.* 26, 1881.—6) И. П. Павлов. Двадцатилетний опыт. 1928. 171 стр.—7) Brücke E. *Hemmung. Handbuch d. norm u. pathol. Physiologie*. S. 647.—8) И. С. Беритов. *Изв. Петр. биол. лаб.* т. 12. 1912.—9) Beritoff. *Arch. f. Anat. u. Phys.* 1912.—10) И. С. Беритов. Учение об основных элементах центр. координации скелетной мускулатуры 1916.—11) Н. Е. Введенский. О соотношениях между раздражением и возбуждением при тетанусе, СПб., 1886, стр. 231.—12) Н. Е.

*) Опыты проф. А. Самойлова.

Введенский. Erregung, Hemmung u. Narkose. Pflüg. Arch. 100, 1903.—13) А. Ухтомский. Парииоз и доминанта. Изд. ком. Акад. Москва 1927.—14) Lucas K. On the transference of the propagated disturbance и т. д. J. of. Physiol 43, 1911.—15) Adrian E. Wedensky inhibition in relation to the all or none principle in nerve. J. of Phys. 1913.—16) Fröhlich, F. Med.-naturw. Arch. 1907.—17) Tiedemann A. Z. f. allg. Physiol. 10. 1910.—18) Hoffmann P. Arch. f. Anat. u. Phys. 1910.—19) Veszi J. Z. f. allg. Physiol. 11, 1910.—20) Haastert. Z. allg. Physiol. 17, 1918.—21) Lucas K. (Adrian). The conduction of nervous impulse. London. 1917.—22) Brücke E. Z. f. Biol. 77, 1922.—23) И. Беритов. Z. f. Biol. 62. 1913, ib. 64, 1914, ib. 80, 1924. Так же. Учение об основ. элем. 1916. 118—133 стр.—24) А. Ф. Самойлов. О переходе возбуждения с двигательного нерва на мышцу. Сбор. 75 л. И. П. Павлова 1925, Pfl. Arch. 1925.—25) Sherrington, C. «Remarks on some aspects of reflex inhibition» Proc. Roy. Soc., vol. 97 В pp. 519—543.—26) А. Самойлов и М. Киселев. Pflüg. Arch. 215 В, 1927, Журнал эксп. биол. мед. № 15, 1927.—27) Kato, G. «The theory of decrementless conduction in narcotized region of nerve» Tokyo, Nankōdō 1924; «The further studies on decrementless conduction» ibid, 1926.—28) Ballif, Fulton, Liddel. Proc. of the roy. soc. of London, Ser. B. 98, 1925.—29) A. Samojloff. A small string-galvanometer arranged as a signal apparatus. Quart Journ. Phys. 1915.—30) Fulton, Muscular Contraction, Baltimore, 1926.

From the Physiological Laboratory of the Physico-mathematical Faculty of the Kasan University.

With Reference to Central Block Processes. By Kisselev M. The author performed experiments with decerebrumized by Sherrington's method cats. By the irritation of the ipsilateral n. peronei a flexible reflex of the m. semitendinosus was attained, while the irritation of the contralateral n. peronei blocked it. The summation of the blocks was proved by the experiments: an accumulation of the «block substance» and its gradual disappearance. An explanation of an exceptional case of the «after block exaltation» was submitted. The feasibility of the block influence, when the stimulating irritation preceded that of the block by thousands parts of a second, was finally ascertained by experiments with two separate inductional shocks, of which one caused a depression and the other an excitement. Moreover by juxtaposing the provisional relations a direct way was supposed to exist from the block impulses toward the last or last but one motive neuron of a given reflex, where their conflict with irritations takes place.
