

П Р И О Р И Т Е Т
ОТЕЧЕСТВЕННЫХ ОТКРЫТИЙ В МЕДИЦИНЕ

Н. Э. Введенский, А. А. Ухтомский

УЧЕНИЕ
О КООРДИНАЦИОННОЙ
ДЕЯТЕЛЬНОСТИ
НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ



637262

ВОЛОГОДСКАЯ
областная библиотека
им. И. В. Бабушкина

ГОСУДАРСТВЕННОЕ ИЗДАТЕЛЬСТВО
МЕДИЦИНСКОЙ ЛИТЕРАТУРЫ
1950

5A2
B24

5A2.991.71

+Kp

СО ВСТУПИТЕЛЬНОЙ СТАТЬЕЙ
проф. И. А. АРШАВСКОГО

К ИСТОРИИ ВОЗНИКНОВЕНИЯ УЧЕНИЯ О КООРДИНАЦИОННОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ ЦЕНТРАЛЬНОЙ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ

Вопрос о физиологических механизмах координационной деятельности центральной нервной системы впервые в истории физиологии был поставлен на действительно научной основе лишь после того, как в 1863 г. И. М. Сеченовым было установлено, что в центральной нервной системе, наряду с процессами возбуждения, одновременно осуществляются процессы торможения. Проблему координации И. М. Сеченов поставил не только в физиологическом плане, но и как проблему общебиологическую.

Мировая физиология обязана И. М. Сеченову и его ученикам и продолжателям, особенно И. П. Павлову и Н. Е. Введенскому, не только формулированием, но и первым экспериментальным обоснованием основных принципов координационной двигательной деятельности животных и человека.

Открытие реципрокного торможения в центральной нервной системе принадлежит одному из корифеев нашей отечественной физиологии Н. Е. Введенскому.

Еще И. М. Сеченов полагал, что в ходе эволюции у млекопитающих животных, а тем более у человека высшие нервные и нервно-психические функции перемещаются в кору больших полушарий. В связи с этим естественно было полагать, что и тормозящие функции в ходе эволюции перемещаются к коре — «органу психики» высших животных.

В 1896 г. Н. Е. Введенский устанавливает факт возможности получения не только возбуждения, но и торможения при раздражении одних и тех же «двигательных точек» коры.

Н. Е. Введенский сразу же оценил координационное значение сопряженного торможения в одних мышцах при осуществлении возбуждения в других.

До Н. Е. Введенского наш русский ученый Бубнов в совместной работе с Р. Гейденгайном (1881), а затем Шеррингтон (1894) обнаружили, что при раздражении «двигательных точек» коры мозга можно наблюдать, наряду с эффектами сокращения, также эффекты расслабления некоторых мышц. В этих работах, однако, отсутствуют указания как на физиологический смысл, так и на условия, при которых получаются то эффекты сокращения, то прямо противоположные им эффекты расслабления.

В публикуемой работе Н. Е. Введенского «О взаимных отношениях между психомоторными центрами» впервые устанавливаются факты взаимно обратной, взаимно сочетанной, соотносительной, или, как позднее стали обозначать, реципрокной, иннервации мышц-антагонистов.

В работе 1897 г. Н. Е. Введенским было установлено, что раздражение одного из кортикальных центров, допустим, иннервирующего группу мышц-сгибателей передней конечности, сопровождается одновременным понижением возбудимости одноименного центра на другом полушарии и повышением возбудимости центра, антагонистического последнему.

Таким образом, впервые в науке устанавливается самый факт соотносительного или реципрокного изменения возбудимости в так называемых антагонистических центрах. Данные, полученные в самых разнообразных опытах, распределенных в специальных 5 сериях, позволили Н. Е. Введенскому прийти к следующему общему заключению: «Каждый раз, как раздражается один из кортикальных центров для передней конечности, это сопровождается понижением раздражительности одноименного центра на другом полушарии и повышением раздражительности центра, антагонистического этому последнему».

Для характеристики соотносительного изменения возбудимости в так называемых антагонистических центрах

обычно принято приводить опыты с раздражением центростремительного нерва, при котором на ипсилатеральной стороне сокращение мышц-сгибателей сопровождается одновременным расслаблением мышц-разгибателей. В отличие от этих опытов, позднее поставленных и косвенно устанавливавших изменение возбудимости в антагонистических центрах, Н. Е. Введенский прямыми наблюдениями устанавливает этот факт регистрацией изменения возбудимости непосредственно на центрах.

Н. Е. Введенский впервые устанавливает физиологический смысл реципрокного торможения, возникающего в соответствующих центрах тогда, когда в центрах антагонистических осуществляются процессы возбуждения. Смысл этот заключается в таком упорядочении и согласовании как в пространстве, так и во времени процессов возбуждения и торможения в нервных центрах, иннервирующих различные мышечные группы, при котором достигается возможность осуществления определенного, строго координированного двигательного эффекта.

Н. Е. Введенским были установлены реципрокные связи не только между нервными центрами, иннервирующими антагонистические мышцы одной и той же конечности, но и реципрокные, взаимно обратные связи между нервными центрами, иннервирующими мышечные группы одного и того же функционального значения, но не на одной, а на двух передних конечностях.

Несколько позднее, в дополнениях к русскому изданию учебника физиологии Фредерика и Ньюэля («Основы физиологии человека», СПб, 1897—1899, т. II, стр. 504, 533—537, 593—596), Н. Е. Введенский, обсуждая физиологический смысл обнаруженных им фактов, писал следующее:

«Во всяком случае явления торможения надо признать повсеместно распространенными и постоянно пускаемыми в ход при всех отравлениях нервной системы, рядом с явлениями возбуждения. В самом деле, без этого допущения невозможно было бы объяснить крайне сложные и вместе с тем совершенно отчетливые действия центральной нервной системы, не представляющей к тому же в своих частях полной изоляции для распространения возбуждений».

Факты, свидетельствующие о соотносительных и взаимно обратных связях между нервными центрами и о реципрокном торможении, были доложены Н. Е. Введенским на III Международном конгрессе психологов в Мюнхене летом 1896 г.

Публикуемая ниже работа была напечатана в журнале Русского общества охранения народного здоровья, № 1, январь 1897 г.

На докладе Н. Е. Введенского присутствовал Г. Геринг. Через год в совместной работе с Шеррингтоном он опубликовал те же самые факты, которые приводились в докладе Н. Е. Введенского, но для случая раздражения коры полушарий у обезьяны. При раздражении той «двигательной точки» коры у обезьяны, которая вызывает флексию передней конечности в локтевом сочленении, сокращение мышц-сгибателей сопровождается одновременным расслаблением мышц-разгибателей. Точно так же при раздражении той «двигательной точки» коры, которая вызывает экстензию передней конечности в локтевом сочленении, сокращение мышц-разгибателей сопровождается одновременным расслаблением сгибателя (*m. bicipitis brachii*). Г. Геринг и Шеррингтон производили свои наблюдения наощупь. Держа в одной руке предплечье, пальцами другой руки авторы ощупывали тело исследуемой мышцы, допустим, сгибателя, в тех случаях, когда раздражением коры вызывалась двигательная реакция разгибания в локтевом сочленении. Авторы при этом ясно и отчетливо ощущали, каким образом напряженная до того мышца-сгибатель внезапно размягчалась; она как бы расплавлялась под пальцем, в то время как сократительное напряжение мышцы-разгибателя при этом значительно увеличивалось.

В большинстве опытов Н. Е. Введенский также оценивал наблюдаемые двигательные реакции лишь с помощью глаз.

Однако в отличие от исключительно субъективного метода оценки, которым пользовался Г. Геринг и Шеррингтон, Н. Е. Введенский регистрировал обнаруженные им факты объективно, пользуясь графическим методом. Лишь позднее Шеррингтон представил графическую регистрацию реципрокных отношений мышц-антагонистов.

Реципрокные отношения, обнаруженные Г. Герингом и Шеррингтоном на передних конечностях у обезьяны, были также обнаружены при раздражении соответствующих «двигательных точек» коры на мышцах-антагонистах задних конечностей.

Свою работу Г. Геринг и Шеррингтон опубликовали сначала в *Pflüger's Archiv* (Bd. 68, S. 222, 1897), а затем в *Journ. of Physiol.* (v. 23, supplement, p. 31, 1899). Ни в той, ни в другой работе Г. Геринг и Шеррингтон не упоминают о подобных же исследованиях, выполненных до них Н. Е. Введенским, хотя об этих исследованиях они были хорошо осведомлены. Шеррингтон и позднее замалчивал об этих исследованиях Н. Е. Введенского, признанного физиологом мирового значения. Эти ссылки отсутствовали даже после того, как Н. Е. Введенский в своей книге «Возбуждение, торможение и наркоз» как в русском, так и в немецком издании выразил недоумение по поводу игнорирования его исследований по реципрокной иннервации мышц-антагонистов в работах Шеррингтона и Г. Геринга.

Во всяком случае игнорирование Шеррингтоном исследований Н. Е. Введенского способствовало тому, что приоритет открытия фактов реципрокной иннервации мышц-антагонистов закрепился в физиологической литературе не за именем Н. Е. Введенского, а за Шеррингтоном.

Публикуемые здесь работы самого Н. Е. Введенского и его работа совместно с А. А. Ухтомским имеют задачу восстановить подлинный приоритет открытия фактов реципрокной иннервации мышц-антагонистов, незаслуженно приписываемого Шеррингтону.

Какова природа явлений торможения, установленно-го Н. Е. Введенским на центрах?

Эта постановка вопроса была мотивирована теми работами Н. Е. Введенского, которые были посвящены анализу природы возникновения процессов торможения на нервно-мышечном препарате.

Н. Е. Введенский устанавливает неожиданный для своего времени факт: с одного и того же нерва можно получить как возбуждение мышцы, так и торможение ее деятельности, в зависимости от ритма и силы раздражений, наносимых на нервный проводник.

До Н. Е. Введенского и в значительной мере до настоящего времени продолжают сохраняться представления, согласно которым торможение деятельности органа всегда обязано специальным тормозящим нервам и вырабатываемым ими особым тормозящим химическим веществам, подобно тому как возбуждение органа обязано специальным возбуждающим нервам и вырабатываемым ими особым возбуждающим химическим веществам.

Н. Е. Введенский отрицает существование особых изначально тормозящих процессов в центральной нервной системе или в эффекторных органах, которые существуют якобы параллельно с процессом возбуждения и независимо от него.

Н. Е. Введенский устанавливает, что торможение генетически развивается из процесса возбуждения в микроинтервалах времени, в зависимости от изменения лабильности соответствующего звена — мионевральной области или синапса.

Торможение есть не что иное, как модификация процесса возбуждения. Если в органном синапсе, т. е. в месте перехода нерва в мышцу, торможение осуществляется как модификация процесса возбуждения, то не осуществляется ли торможение по этому же типу и в синапсах центральной нервной системы, т. е. в местах контакта одного нейрона с другим?

Открытие Н. Е. Введенского исключает, кроме того, возможность существования особых тормозящих центров, так как торможение может возникнуть только из возбуждения и в зависимости от характеристик приходящих афферентных импульсов. Оно может возникнуть в любой части центральной нервной системы, а не только в строго определенных разделах ее, как об этом думал И. М. Сеченов.

Согласно Н. Е. Введенскому, торможение не есть процесс *sui generis*, который принципиально и субстанционально противоположен процессу возбуждения и который уже изначально дан в организме. То новое качественное состояние, которое мы имеем в торможении, возникает из возбуждения в микроинтервалах времени количественными переходами тех же самых процессов, которые лежат в основе возбуждения.

Торможение, открытое Н. Е. Введенским в мионевральном синапсе, было названо им пессимальным в отличие от оптимального состояния мионевральной области, когда в меру ее лабильности она пропускает то наибольшее число возбуждений в единицу времени, которое обеспечивает наиболее оптимальную деятельность конечного рабочего органа.

Распространенным является представление о близости теории торможения Н. Е. Введенского к теории интерференции И. Ф. Циона. Цион полагал, что торможение обуславливается тем, что в нервных центрах происходит интерференция волнообразных возбуждений, одновременно приходящих в нервные центры из различных афферентных путей. Представим нервную клетку, к которой по одному центростремительному волокну идет возбуждающий импульс в определенном направлении; с другой стороны к этой же клетке по другому центростремительному волокну одновременно идет новое возбуждение. Цион считал, что оба эти возбуждения будут интерферировать как звуковые или световые волны, вследствие чего может происходить как бы затухание их, т. е. в результате — отсутствие рефлекса. Не принимая специального «тормозящего центра», как вначале это делал И. М. Сеченов, И. Ф. Цион допускал, что затухание рефлексов происходит по типу интерференции двух колебательных процессов, идущих из разных источников.

Н. Е. Введенский считал, что теория интерференции не может удовлетворительно объяснить явлений торможения рефлексов. В самом деле, указывал Н. Е. Введенский, из физики известно, что для получения интерференции надо, чтобы волны, например, звуковые или световые, были прямо противоположны по направлению колебаний и равны друг другу по амплитуде и длине периода; иначе не произойдет затухания, а будут происходить периодические ослабления и усиления звуковых или световых волн.

Чтобы применить эту теорию для объяснения явлений торможения рефлексов, нужно допустить, что возбуждения, тормозящие друг друга, всегда удовлетворяют указанным точным условиям, т. е. они должны быть равны по частоте и силе колебаний, и вместе с тем одна волна возбуждения должна отставать от другой на пол-

волны. Трудно сделать такого рода допущение, так как при раздражении центростремительных нервов в разных областях с одной стороны идут слабые возбуждения, с другой — сильные, так что ритм возбуждений отнюдь не одинаков. При встрече этих возбуждений в нервном центре в результате никоим образом не может получиться нуля, т. е. затухания.

Н. Е. Введенский по принципиальным мотивам не считал возможным говорить о простом распространении правил физической интерференции на процессы взаимодействия физиологических ритмов возбуждений в тканях и органах. Процессы столкновения отдельных возбуждений в одном и том же физиологическом субстрате в один и тот же момент времени подчиняются вполне самостоятельно физиологическим законам, а не физическим, и требуют специального изучения.

В отношении нервных центров Н. Е. Введенским (1896) было обнаружено, что такие действия тормозящего характера можно вызвать с самых разнообразных точек коры чуть ли не на всякую мышцу тела, независимо от того, находится ли она в состоянии активности или покоя. Если мышца находится в состоянии покоя, то раздражение двигательной точки коры вызывает в ней деятельность; если же она находится в состоянии активности, то такое же раздражение вызывает расслабление мышцы.

В 1901 г. Н. Е. Введенский ставит следующие вопросы: неужели надо предположить, что любая точка коры связана с любым двигательным аппаратом — прямо или не прямо — посредством нервных волокон, имеющих специальное назначение производить тормозящее действие? Но тогда таких специальных волокон пришлось бы допустить невероятное множество, ибо тормозящие действия можно вызывать не только раздражением коры, но и раздражением разнообразных рецепторов. И как при таком чрезмерном обилии специальных нервов возбуждающего и тормозящего характера центральная нервная система могла бы выполнять свою роль нормального регулятора очень тонких и сложных процессов?

«В самом деле, как бы рельефно ни говорили некоторые факты за совместное участие в актах иннервации рядом возбуждающих и тормозящих влияний, все-таки,

ввиду многих случаев, позволительно задать себе вопрос: да необходимо ли допускать каждый раз вмешивание специального тормозящего образования, как только мы наблюдаем тормозящий эффект? Не следует ли в некоторых случаях, как, например, у Бубнова и Гейденгайна и в первых наблюдениях Шеррингтона, спросить себя, что, может быть, подавление контрактуры могло бы явиться результатом известного особого состояния элементов нервной системы, при котором обычно стимулирующие аппараты начинают развивать противоположное влияние. Нельзя ли предположить, что по одному и тому же пути на один и тот же концевой элемент могут приходить в известных условиях возбуждающие, в других — тормозящие влияния?»¹.

Н. Е. Введенский считал, что торможение в центральной нервной системе осуществляется по типу пессимального торможения, установленного им на нервно-мышечном препарате. Когда более или менее сильные и частые возбуждения, идущие по центrostремительному нерву, действуют на нервные клетки, уже находящиеся в состоянии возбуждения от импульсов, идущих из другого центrostремительного нерва, то нервные клетки при этом впадают в стойкое и неколеблущееся состояние своеобразного стационарного возбуждения. При этом колебания, сопровождающие обыкновенный процесс возбуждения в нервных клетках, прекращаются и тем самым прекращается отправка импульсов, шедших из этих клеток, по центробежным аксонам в соответствующий иннервируемый им орган.

В естественных физиологических условиях таким именно путем осуществляется прекращение или задержка деятельности соответствующего периферического эффекторного органа, вследствие возникновения центрального торможения.

Торможение как стационарное возбуждение в нервных клетках Н. Е. Введенский вначале отождествлял с состоянием временного «наркоза», «обмирания» или «паралича» и обозначал понятием «парабиоз».

¹ Н. Е. Введенский, Возбуждение, торможение и наркоз, 1901, Собр. соч., т. IV (1), стр. 15, 1935.

В работе «О взаимных отношениях между психомоторными центрами» Н. Е. Введенский ставил следующий вопрос: «Еще менее изучен, можно сказать, даже не затронут вопрос о взаимных отношениях друг к другу центров двигательной области. Как возбуждение одного центра изменяет раздражительность других?» В 1897 г. Введенский полагал, что взаимные отношения между центрами достигаются при помощи импульсного типа сигнализации. В цитируемой работе Н. Е. Введенский писал: «... известная точка одного полушария, находясь под влиянием раздражения, одновременно с импульсами к своим спинномозговым центрам посылает по одним ассоциационным волокнам импульсы, имеющие результатом торможение, по другим — импульсы, сказывающиеся повышением раздражительности, что можно было бы назвать прямым воздействием одного полушария на другое».

Возможность понять более интимную природу сопряженных изменений возбудимости и лабильности в центрах при межцентральных отношениях наметилась в особенности после работы Н. Е. Введенского о периелектро-тоне (1920).

Пессимальная или парабииотическая природа реципрокного торможения, вначале не принятая А. А. Ухтомским (1911), была затем экспериментально доказана им в ряде собственных трудов и работ его сотрудников (А. А. Ухтомский и И. А. Ветюков, 1925; А. А. Ухтомский, 1927; Н. В. Голиков, 1930, и др.).

Парабииотическая природа реципрокного торможения была также доказана в ряде работ А. Н. Магницкого и его сотрудников (1938, 1941, 1947, 1948).

В настоящее время пессимальная природа реципрокных торможений в основном принимается Лоренте де Но (1936, 1938), Гассером (1937, 1939) и др. Однако в работах этих авторов заслуги Н. Е. Введенского в анализе природы центрального торможения либо совсем не отмечаются, либо упоминаются вскользь.

Основным в учении о координационной деятельности и о реципрокных иннервациях является вопрос о принципах работы нервной системы, позволяющих организму в ответ на многообразные воздействия среды, воспринимающиеся различными рецептивными областями, осу-

шествовать строго координированные приспособительные реакции: в одно и то же время осуществлять реакции лишь на действие одних определенных раздражений и не осуществлять, т. е. тормозить, реакции на прочие раздражения.

В настоящее время можно говорить о двух принципах деятельности нервной системы: один из них предложен Шеррингтоном, другой — А. А. Ухтомским.

Принцип общего конечного пути Шеррингтона лишь описательно устанавливает факт, что из многочисленных афферентных импульсов, конвергирующих к общему конечному пути из различных рецептивных полей, овладевают конечным путем в борьбе за него афферентные импульсы, идущие лишь из одного определенного рецептивного поля.

Какой же физиологический механизм обеспечивает доступ к конечному пути для одних афферентных импульсов и исключает возможность завладения им для других? Ответ на этот вопрос дает то правило деятельности нервной системы, которое было названо А. А. Ухтомским принципом доминанты.

Принцип доминанты является механизмом, определяющим не только текущее поведение организма, но и образование новых реакций на изменения в среде в связи с меняющимися формами взаимодействия организма со средой как в онтогенезе, так и в филогенезе.

Основное значение учения Н. Е. Введенского, развитого дальше А. А. Ухтомским, именно в том и заключается, что в нем даны принципы физиологических механизмов, обеспечивающих единство сложного организма со средой.

В настоящее время, после победы мичуринской биологии и укрепления павловского физиологического направления в биологии и медицине, это учение приобретает особый смысл.

Учение Н. Е. Введенского и А. А. Ухтомского о координационной деятельности в той мере, в какой оно раскрывает реальный физиологический механизм, обуславливающий возможность осуществления приспособительных реакций на изменения среды, имеет не только физиологическое, а общепроизводственное значение.

Публикуемые ниже работы Н. Е. Введенского «О взаимных отношениях между психомоторными центрами» и Н. Е. Введенского и А. А. Ухтомского «Рефлексы антагонистических мышц при электрическом раздражении чувствующего нерва» отражают важную ступень в развитии этого передового учения.

И. А. Аршавский

О ВЗАИМНЫХ ОТНОШЕНИЯХ
МЕЖДУ ПСИХОМОТОРНЫМИ ЦЕНТРАМИ

ФИЗИОЛОГИЧЕСКАЯ ЛАБОРАТОРИЯ С.-ПЕТЕРБУРГСКОГО
УНИВЕРСИТЕТА

Доклад I секции Русского общества охранения народного здоровья¹
3 октября 1896 г.



ЕТ ничего легче, как, приложив электрический ток к известным точкам коры больших полушарий, вызвать двигательные реакции в тех или других определенных мышцах на противоположной стороне тела. В самом деле, если вскрытие полушарий и выбор силы раздражения произведены правильно, то вызываемые явления принадлежат к одним из самых постоянных, какие можно наблюдать в опытах над нервными центрами.

Однако значение наблюдаемых эффектов истолковывается до сих пор далеко не согласно разными авторами. Между тем как одни из них (прежде всего Landois) видят в вызываемых мышечных сокращениях обнаружение деятельности тех центров, посредством которых освобождаются волевые двигательные импульсы, другие авторы, произведшие впервые опыты этого рода (Hitzig и Fritsch), вовсе не рассматривали получаемые движения как результат прямого возбуждения двигательных импульсов, а ставили их в первичную зависимость от возбуждений в сфере мышечного чувства. С другой стороны, Schiff видит тоже в вызываемых движениях результат своеобразного церебрального рефлекса, ставя их по происхождению в зависимость от возбуждений в сфере осязательного чувства. Наконец, третьи авторы относят

¹ Сообщено также на III Международном конгрессе психологии в Мюнхене, Журнал Русского общества охраны народного здоровья, № 1, 1897.

вызываемые движения не к возбуждению собственно коры, а путей проведения, лежащих под ней. Ввиду всего этого, более осторожные авторы теперь говорят просто о «двигательных точках» коры, не называя их даже центрами. Термин «психомоторные центры» остается более популярным термином, но не строго научным.

Итак, существуют еще несогласия относительно самой природы этих точек коры. Но, кроме того, сделалось известным, в особенности после исследований Бубнова и Heidenhain'a ¹, а позднее Sherrington'a ², что те же самые точки коры, которые служат для вызова двигательных реакций, те же точки могут служить и для вызова противоположных эффектов — эффектов торможения. Однако физиологический смысл и условия появления то одних, то противоположных действий не представляются достаточно изученными. По названным сейчас авторам, последние, т. е. тормозящие, действия получаются в том случае, когда раздражение падает на точку коры, для которой соответственные мышцы находятся уже в состоянии контрактуры или же сильного тонуса, как это было в опытах Sherrington'a. Но оказывается, что правило это не может быть признано общим для всех случаев. И, кроме того, непонятно, почему данная точка должна непременно тормозить сокращение мышцы, а не усиливать его, что тоже должно было бы, по видимому, лежать в природе вещей.

Еще менее изучен, можно сказать, даже не затронут вопрос о взаимных отношениях друг к другу центров двигательной области. Как возбуждение одного центра изменяет раздражительность других? Если подвергается раздражению один центр, то отражается ли это на других повышением раздражительности или ее понижением?

Понятно, что решение вопросов этого последнего рода крайне затруднено по отношению к центрам одного и того же полушария. И причина этого проста. Раздражитель, служащий для опытов этого рода — электрический ток, ветвится в околележащих частях. Следовательно, с определенностью нельзя говорить, что будет в наблюдаемых явлениях падать на долю распространения физиче-

¹ Pfüger's Archiv, m. XXVIII, стр. 137, 1881.

² Journal of physiology, m. XVII, стр. 27, 1894.

ского деятеля в окололежащих частях и что должно быть отнесено на долю физиологического влияния одних центров на соседние.

Ввиду этого затруднения я решил поставить опыты в следующей форме. Обнажаются параллельно оба полушария. Для раздражения одного из них служит один индукционный прибор, для раздражения другого — другой такой же прибор. В то время как раздражение от первого из них будет действовать на известный центр одного полушария, будем исследовать за это время изменения раздражительности центров другого полушария.

Объектом для первых моих наблюдений я избрал центры для передней конечности. И это вот на каком основании. Центры для этой конечности представляются лучше расчлененными, чем центры для задней конечности.

Как известно уже из опытов Hitzig'a и Fritsch'a, прикладывая на собаке электрическое раздражение к известной точке выше несколько *sulcus cruciatus*, получают на передней лапе противоположной стороны разгибание и отведение; прикладывая раздражение к другой точке ниже той же борозды, вызывают сгибание и вращение той же лапы. Следовательно, можно по желанию обращаться к тем или другим антагонистам. Точно так же и изменения в раздражительности другого полушария можно наблюдать на двух антагонистических центрах. А это представляет известный теоретический интерес. В самом деле, все известное об иннервации локомоторного аппарата со стороны спинного мозга дает повод думать, что в наших опытах раздражение известного центра на одном полушарии может далеко не одинаково отзываться на раздражительности двух антагонистических центров другого полушария.

Чтобы сократить описание раздражаемых центров и вызываемых эффектов, в последующем будут обозначаться через:

А — двигательная точка для разгибающих и отводящих мышц правой передней лапы	<div style="display: inline-block; vertical-align: middle;"> <div style="display: inline-block; vertical-align: middle;"> α — одноименная точка для левой лапы </div> <div style="display: inline-block; vertical-align: middle;"> β — одноименная точка для левой лапы </div> </div> <div style="display: inline-block; vertical-align: middle; margin-left: 10px;"> <div style="display: inline-block; vertical-align: middle;">левое полушарие</div> </div>	<div style="display: inline-block; vertical-align: middle;"> <div style="display: inline-block; vertical-align: middle;">правое полушарие</div> </div>
В — двигательная точка для сгибающих и вращающих мышц правой передней лапы		

Когда вызываемые эффекты имеют обычный характер, то я буду их обозначать буквами соответствующих центров, т. е. эффект А обозначает разгибание и отведение правой передней лапы, эффект β — сокращение сгибателей левой передней лапы и т. д.

Как упомянуто уже, опыты мною производились на собаке. Для наркотизации служили в одних опытах хлороформ, в других — морфин. Когда вскрытие больших полушарий было закончено, я стремился держать затем животное в состоянии самого слабого наркоза или даже бодрствования, если животное не мешало опыту собственными произвольными движениями.

В первых моих опытах я записывал (при посредстве миографа с передачей) сокращения мышц или одной какой-либо передней лапы, или обеих передних лап параллельно. В дальнейших исследованиях я оставил записывание и обратился к прямому наблюдению над сокращением конечностей. Если следить за ними обеими одному лицу было неудобно, то наблюдение распределялось между двумя лицами. Обращалось особенное внимание на то, чтобы перед началом раздражения та и другая конечность находились в возможно непринужденном положении, так сказать, среднем между сгибанием и разгибанием. Это делалось ввиду следующего соображения.

Для опытов этого рода имеет громадное значение состояние раздражительности, в котором застаёт искусственное раздражение как кортикальный центр, так и самую конечность. Такие обстоятельства, как фиксирование известной конечности, соединение ее мышц с миографом, должны оказывать уже некоторое влияние на эффекты раздражения. Но еще большее влияние оказывают предшествовавшие раздражения, действовавшие на ту или другую точку коры больших полушарий. Чтобы дать пример, чтобы показать, какое громадное влияние оказывает действие предшествовавших раздражений, я приведу наблюдение, которое встречается иногда в опытах этого рода. Положим, мы раздражали несколько раз центр А. Если вскоре после этого приложить раздражение к центру α (т. е. одноименному другой гемисферы), то получается парадоксальное явление: наблюдается не эффект, соответствующий

ший раздражению этого центра, а эффект как раз противоположный, т. е. как будто бы мы приложили раздражение к центру β , — вместо выпрямления и отведения конечности вызывается ее сгибание. Но что в этом случае все дело объясняется остающимся влиянием от предшествовавших возбуждений центра А, это видно из следующего: приложение во второй раз того же раздражения к центру α дает извращенный эффект, т. е. эффект β , но уже в более слабой степени; третье, четвертое и т. д. раздражения точки α начинают давать уже правильные эффекты, т. е. именно соответствующие раздражению этого центра. Другими словами: по мере того как последствие от прежних раздражений центра А исчезает, другое полушарие начинает отвечать правильными реакциями. Как известно, нечто подобное встречается иногда в пределах одной и той же гемисферы: когда, например, сначала много обращались с раздражением к центру А и затем переходят к центру В, то получают первое время от этого последнего такой эффект, как будто бы продолжали попрежнему прикладывать раздражение к центру А, а не к центру В. Наблюдения этого последнего рода заставляли некоторых исследователей (например, Couly) сомневаться в самом факте локализации центров двигательной области.

Этот пример показывает, какое громадное значение в произведении тех или других эффектов играет состояние раздражительности самих нервных центров. Этот же пример дает намек на то, с какими осложнениями, совершенно извращающими дело, можно встречаться в опытах этого рода. Я не буду входить в подробное описание всех явлений, обязанных этому обстоятельству, т. е. состоянию раздражительности, в котором всякое новое раздражение застигает центры или, наконец, реагирующую лапу. Я скажу только, что в видах возможного исключения этого обстоятельства, в интересах достижения возможно постоянных и правильных результатов, мною принято было в дальнейших опытах за правило: производить операцию обнажения того и другого больших полушарий совершенно параллельно, т. е. делать трепанацию на одной стороне черепа и затем тотчас же на другой, расширять в несколько приемов отверстие в черепе поочередно на той и другой

стороне, раздражать одно полушарие, а затем раздражать и другое, если не встречалось к тому каких-либо специальных затруднений. Другими словами, было принято за правило не вести опыты таким образом, чтобы одно полушарие подвергалось многим и разнообразным раздражениям, а другое за это время оставалось в покое.

Итак, поддержание одинаковой раздражительности в сравниваемых центрах я считаю основным условием для того, чтобы избежать громадной путаницы и изменчивости в наблюдаемых явлениях.

Но и при этом условии эффекты раздражений представляют все-таки еще большое разнообразие. Однако все они могут быть подведены под следующую формулу: каждый раз, как раздражается один из кортикальных центров для передней конечности, это сопровождается понижением раздражительности одноименного центра на другом полушарии и повышением раздражительности центра, антагонистического этому последнему.

Это положение выведено мною из следующих наблюдений. Последние, ввиду их разнообразия, удобнее распределить в отдельные серии.

1-я серия. Если на точку А действует слабое раздражение и вызывает соответственное сокращение в правой передней лапе, то за это время приложение к точке α слабого раздражения подавляет эффект первого раздражения.

Совсем обратное получится, если к раздражению А присоединить раздражение β , — теперь эффект А явится усиленным. Это основные явления в опытах этого рода. Как указано, они получаются при употреблении очень слабых токов.

2-я серия. Если, оставляя раздражение А при прежней силе, мы будем прикладывать к центру α раздражение несколько более сильное, то обычно наблюдаемый эффект будет другой: это второе раздражение не только подавляет эффект А, но и переводит его в прямо противоположный (т. е. в реакцию В). В некоторых опытах и самое слабое раздражение α производило уже

это, т. е. оно не только тормозило, но и приносило противоположный эффект.

3-я серия. Очевидно, тот же смысл заключает и следующее явление: в некоторых опытах одно единственное раздражение, приложенное к какой-либо точке, например, к В, вызывает не только соответственное сокращение на противоположной стороне, но также и сокращение антагонистических мышц одноименной стороны. Это явление повторялось в некоторых опытах с большою правильностью: например, приложим раздражение к центру В, вызовем сгибание правой передней лапы и выпрямление левой; приложим вслед за тем раздражение к центру β , вызовем сгибание левой передней лапы и выпрямление правой.

Что раздражение при значительной силе вызывает мышечные сокращения не только на противоположной стороне тела, но также и на одноименной, это наблюдалось, конечно, всеми исследователями в опытах этого рода. Но, очевидно, у нас дело идет не об общем возбуждении, охватывающем множество разнообразных мышц. Близкое к сейчас описанному наблюдение было сделано Левашевым¹ в лаборатории Гейденгайна.

Раздражая двигательную точку для правой задней конечности, он вместе с сгибанием этой конечности вызывал и вытягивание левой. Однако автор наблюдал этот последний добавочный эффект только при приложении электрического тока значительной силы. Да это так и должно быть, если обращаются с раздражениями преимущественно к одному полушарию или в силу каких-либо других условий второе полушарие остается в состоянии пониженной раздражительности. Если же держать обе стороны тела в условиях одинаковой раздражительности, как я принял за правило, то переход возбуждения также и на мышцы одноименной стороны, но антагонистические мышцам, сокращающимся под влиянием соответственной точки, совершается с большою легкостью, иногда около самого порога раздражения. Я настаиваю на этом факте, придавая ему большое значение в предстоящем толковании всех явлений. При указанном усло-

¹ Lewaschew, Pflüger's Archiv, XXXVI, стр. 279, 1885.

вии можно с помощью одного раздражителя буквально играть сразу обеими симметричными конечностями: приложим его к точке А — распрямление правой передней лапы и сгибание левой; приложим, наоборот, к центру α — выпрямление левой лапы и сгибание правой. Мои прежние опыты над моторными точками¹, а равно и опыты, производимые с целью демонстрации студентам, никогда не давали мне намека на такую легкость перехода возбуждения на определенные мышцы одноименной стороны. И если я в моих настоящих опытах получал это, то объяснение я могу находить только в принятых мною теперь условиях.

4-я серия. Чтобы доказать себе, что в наблюдениях 1-й и 2-й серий дело не сводится к какому-либо особенному взаимодействию между физическими и токами, прикладываемыми с одной стороны, и токами, прикладываемыми с другой стороны от другого индукционного аппарата, я производил еще опыты в следующей форме.

К какому-либо из центров, например, к А, прикладывалось раздражение настолько сильное, чтобы оно могло оставить за собою эпилептические судороги. Когда судороги по прекращении раздражения ослабевали настолько, что наблюдались только слабые сокращения в мышцах, центр которых раздражался, прикладывалось теперь раздражение к центру α : оно успокаивало оставшиеся еще судороги. Напротив, то же раздражение, приложенное к точке β , имело все шансы усилить остававшиеся слабые сокращения.

Этим противоположным влияниям двух антагонистических центров на остающиеся судороги необходимо будет отвести серьезное внимание в окончательном толковании результатов. Я замечу теперь только, что и здесь явления далеко не укладываются в ту схему, которая дана в работе Бубнова и Heidenhain'a.

5-я серия. Все предыдущие наблюдения были сделаны при комбинировании двух сравнительно слабых раздражений. Но представляется крайне любопытным вопрос: что будет получаться, если мы приложим одновременно довольно сильные раздражения к каким-либо двум одноименным центрам, например, к В и β ? Интерес

¹ Archives de physiologie, стр. 253, 1891.

этого вопроса, как можно заметить, вытекает главным образом из следующего соображения. Одноименные точки оказываются стоящими друг к другу во взаимно угнетающих отношениях. При употреблении слабых токов это и выражается просто тем, что какая-либо одна из сравниваемых точек угнетает эффект раздражения другой или даже переводит его в обратный. И последнее объясняется крайне легко, ввиду всех изложенных наблюдений. В самом деле, если раздражение известной точки, например, В, понижает раздражительность точки α , то не мудрено, что одновременно с ним действующее раздражение не только утратит свое действие, но и будет давать как будто противоположный эффект (т. е. эффект α). Мы видели, что раздражение В само по себе может уже вызывать этот последний эффект. Но он (эффект) может произойти и таким образом. Когда прикладывают электрическое раздражение к коре больших полушарий, то оно должно оказать, конечно, прежде всего действие той точки, к которой приложено. Однако электрический ток ветвится и на области, более или менее близко лежащие. При обыкновенных условиях действие этих ветвей тока может совсем не сказываться. Но если в силу каких-либо условий раздражительность точки β , лежащей под электродами, понижена, а раздражительность соседней точки (γ) повышена, то ветви тока, заходящие в область этой последней точки, могут оказаться действующими и дать эффект именно этой последней точки. В самом деле, повидимому, так только и можно объяснить тот парадоксальный факт, который мы привели выше впереди серии всех наших наблюдений, говоря о значении состояния раздражительности нервных центров в деле получения тех или других эффектов.

Очевидно, все эти соображения не могут нам дать, однако, никакой определенной нити для того случая, когда на одноименные центры обоих полушарий мы заставим действовать раздражения настолько сильные, что каждый из них должен производить соответственный ему сильный эффект. Поэтому, чтобы решить поставленный здесь вопрос, я устраивал дело следующим образом: предварительно изучались в отдельности эффекты раздражения той и другой одноименных точек; отыскивалась такая сила раздражения для каждой из них, при которой

они давали в соответствующих мышцах не слабые или клонические сокращения, а уже равномерный и достаточно сильный столбняк; затем, когда все это было установлено, в известный момент сразу начинали действовать этими последними токами на ту и другую одноименные точки полушарий.

Мне казалось сначала непонятным то, что при этом наблюдается. Сокращения той и другой передней конечности, повидимому, становились гораздо сильнее. Эффект этот представлялся совершенно противоречащим тому, что изложено выше. Однако, изучив ближе явления, я мог дать себе в них более определенный отчет. Дело заключается в том, что при одновременном сильном раздражении двух одноименных точек мышечные сокращения в той и другой конечности теряют характер равномерного столбняка и получают более или менее резко выраженный клонический характер.

В этом я убедился потом не только прямым наблюдением, но и применением к делу графического метода.

Следовательно, эффекты, наблюдаемые при применении более сильных раздражений, являются не только не противоречащими выставленному выше основному нашему положению, но и они сами могут быть толкуемы именно при помощи его. А именно: клонические сокращения, появляющиеся на смену правильного столбняка при одновременном раздражении одноименных точек, должны быть рассматриваемы как результат перемежающихся возбуждающих и тормозящих взаимодействий, о которых говорит наше основное положение.

Замечу к этому, что общая картина явлений, наблюдающихся при комбинации двух довольно сильных раздражений, много напоминает мне те явления, которые получались мною на мышце при приложении к двигательному нерву двух тетанизирующих раздражений и которые мною рассматривались как результат интерференции в том значении этого слова, как я его понимаю¹.

¹ О соотношениях между раздражением и возбуждением при тетанусе, стр. 295—315, СПб, 1886. — Archives de physiologie, стр. 694, 1891.

— Об интерференции возбуждений в нерве (Медицинское обозрение, № 20, 1893; то же в Comptes rendus, 24 Juillet, 1893).

Я далек, конечно, от мысли по сходству общей картины отождествлять самые явления. В настоящем случае дело стоит, очевидно, гораздо сложнее уже потому, что здесь речь может идти не только о взаимодействиях между двумя раздражаемыми центрами, но надо еще предположить, что к происхождению явлений не остаются совершенно индифферентными и центры, антагонистические раздражаемым.

Изложенные наблюдения показывают, что раздражение известной двигательной точки коры отражается неодинаково на раздражительности различных двигательных точек другого полушария. Как замечу еще раз, явления далеко не укладываются в ту схему, которая дана Бубновым и Heidenhain'ом.

Напротив, они напоминают скорее те отношения, которые известны для центров спинного мозга.

Теперь, естественно, представляется вопрос: где определяются те изменения раздражительности в центрах другого полушария, когда раздражается двигательная точка одного полушария?

Для объяснения допустимо предположить по крайней мере две возможности.

Во-первых, известная точка одного полушария, находясь под влиянием раздражения, одновременно с импульсами к своим спинномозговым центрам посылает по одним ассоциационным волокнам импульсы, имеющие результатом торможение, по другим — импульсы, сказывающиеся повышением раздражительности, что можно было бы назвать прямым воздействием одного полушария на другое.

Во-вторых, та же точка одного полушария, находясь под влиянием раздражителя, может изменять раздражительность другого косвенно, именно действуя на центры спинного мозга, через которые должно действовать другое полушарие. Кроме того, при этом втором предположении возможны еще две вариации: или а) раздражаемая точка коры, например, А, может посылать противоположные по эффекту импульсы непосредственно к спинномозговым центрам, через которые должны обнаруживать себя точки α и β ; или б) раздражение точки

А, возбуждая к деятельности соответственный центр в спинном мозгу противоположной стороны, только через посредство этого последнего понижает и повышает возбудимость центров спинномозговых первой стороны, через которые должны действовать точки α и β .

Последний способ (б) изменения раздражительности одного полушария под влиянием другого можно было бы назвать вдвойне косвенным. Левашев в цитированной работе объясняет свое наблюдение именно этим последним путем и объясняет на основании опыта с половинной перерезкой спинного мозга. Но перерезка спинного мозга представляет ли такой безразличный факт для состояния раздражительности центров самого спинного мозга, в особенности если наблюдения производятся вскоре после перерезки? С другой стороны, наблюдавшийся мною крайне легкий переход возбуждений на мышцы одной с раздражением стороны, но антагонистические, заставляют меня предполагать взаимодействия между центрами более близкие, чем эти вдвойне-косвенные. О том же заставляют меня думать и другие мои наблюдения, как, например; наблюдения серии 4-й.

Поставленные вопросы могут быть разъяснены, конечно, только опытным путем. С этой целью мною предположен длинный ряд опытов. Одни из них имеют задачей изолировать функционально одно большое полушарие от другого, насколько это возможно в пределах опыта; другие направлены на то, чтобы искусственно повышать (например, смазыванием раствором стрихнина) или понижать (например, действием кокаина по примеру Тумаса) раздражительность известных участков коры; третьи имеют задачей исследовать влияние раздражительности самого спинного мозга на изучаемые мною явления и т. д.

Некоторые опыты мною уже сделаны в этом направлении. Однако я еще далек от того, чтобы считать их законченными, чтобы овладеть вполне явлениями, с которыми здесь приходится встречаться, а равно и со всеми условиями, в которые всего целесообразнее ставить опыты. Пока не овладеешь этими условиями, приходится иметь дело в таких опытах с явлениями крайне запутанными и, наконец, с такими, которые иногда кажутся совершенно несуразными.

В заключение я скажу два слова об одном наблюдении, которое мне пришлось сделать в самых моих первых опытах, о которых идет теперь речь. Некоторые из этих опытов были неудачны потому, что на моих животных крайне легко после самых слабых раздражений развивались общие судороги. И, что замечательно, в противоположность обычно вызываемым сильным раздражением коры судорогам судороги в этих опытах не только не обнаруживали склонности ослабевать и исчезнуть с течением времени совсем, когда животное предоставляет себе и не подвергается никаким искусственным раздражениям, а, наоборот, судороги иногда возобновлялись сами собою в течение целых часов и в новых приступах были не слабее, а скорее обнаруживали склонность появляться легче. Всего естественнее было бы поставить их в зависимость от подсыхания коры полушарий. Но против этого тщательно принимались меры. При чтении физиологической литературы мне нигде не пришлось встретиться с указаниями на такую легкую появляемость общих судорог, притом не ослабевавшую с течением времени. Я могу на основании моих впечатлений поставить ее только в зависимость от обширного вскрытия обоих полушарий и связанного с этим их воспалительного состояния тоже на очень большом протяжении. В самом деле, когда в позднейших опытах вскрытие полушарий делалось по возможности менее обширным, легкой появляемости общих судорог не замечалось. Мне кажется, это замечание имеет интерес по крайней мере в смысле методики исследований этого рода.



Н. Е. ВВЕДЕНСКИЙ и А. А. УХТОМСКИЙ

РЕФЛЕКСЫ АНТАГОНИСТИЧЕСКИХ МЫШЦ ПРИ ЭЛЕКТРИЧЕСКОМ РАЗДРАЖЕНИИ ЧУВСТВУЮЩЕГО НЕРВА ¹



ВЛЕНИЯ центральной иннервации характеризуются чрезвычайно сложными отношениями как между отдельными частями самой центральной нервной системы, так и теми периферическими влияниями, которые постоянно вмешиваются в те или другие отправления последней. Когда мы наблюдаем какое-либо координированное движение, отличающееся в то же время большою точностью и тонкостью в своем выполнении, мы должны предположить очень тонкие и сложные отношения между всеми частями нервной системы, участвующей в произведении данного акта. Давно уже существует в физиологии взгляд, по которому в деятельности нервной системы рядом с положительными ее действиями, выражающимися в стимулировании тех или других периферических аппаратов, должны участвовать нервные акты совершенно противоположного, отрицательного характера, сказывающиеся торможением тех или других аппаратов; и только при этих условиях данный иннервационный акт может получить в окончательном своем развитии более полное и совершенное выражение. Об этой второй половине дела в явлениях иннервации давно уже высказывались предположения и указывались более или менее определенные факты. Уже Descartes (1662), желая объяснить действие наружных мышц глаза, высказал гипотезу, что в движении глаз рядом с сокращением одних мышц должно происходить расслабление мышц антагонистических. К тому

¹ Работы физиологической лаборатории Санкт-Петербургского университета, т. 3, стр. 143, 1909.

же вопросу с большей определенностью подходил Ch. Bell (1826), перерезая дистальные сухожилия антагонистических мышц и констатируя, что одновременно с сокращением известной мышцы наступает расслабление ее антагониста. Когда братья Weber (1846) открыли тормозящее действие блуждающего нерва на сердце, а затем другими исследователями были описаны и другие тормозящие нервы, стало возможным говорить уже об определенных тормозящих нервах. Что касается центральной нервной системы, то вопрос об участии торможения в актах иннервации впервые был введен в физиологию Сеченовым (1863). Мы не будем излагать последовательного развития относящихся сюда вопросов в дальнейшей физиологической литературе, так как изложение этого предмета можно найти в достаточной полноте в статьях Н. Hering'a, Sherrington'a и Beevor'a¹.

Вместе с изучением явлений торможения в организме рассматривался, конечно, вопрос и о самой природе торможения. Этот вопрос представляет не только теоретический интерес, но в известной степени и практическое значение в смысле направителя в изучении самих явлений торможения. Что касается теоретических воззрений, то здесь можно отметить два главных течения. Одни из физиологов считают явления торможения за явления, по самой своей природе противоположные явлениям возбуждения, и поэтому приписывают их происхождение совершенно особым, специфическим тормозящим нервам и центрам. Повидимому, так смотрели на дело уже братья Weber, но более решительно высказался в этом смысле Rosenthal (1862) по поводу тормозящего действия верхнегортанного нерва на дыхательные движения; затем Сеченов (1863) признал существование в средних частях головного мозга специального тормозящего центра. Наконец, в наиболее категорической форме этот взгляд был формулирован Е. Hering'ом (1872) и затем Gaskell'ом (1884). По их представлению в основе торможения лежит

¹ Н. Е. Hering, Die intracentralen Hemmungsvorgänge. Ergebnisse der Physiol., B. I. Abt., II Abt., S. 500. Wiesbaden, 1902.

C. S. Sherrington, The integrative Action of the Nervous System, p. 83—113, 119—214, 279—299, New York, 1906.

Ch. E. Beevor, Ueber die Koordination und Repräsentation der Muskelbewegungen im zentralen Nervensystem, Ergebnisse d. Physiol., VIII Jahrg., S. 326, Wiesbaden, 1909.

процесс, совершенно противоположный процессу, лежащему в основе возбуждения, именно процесс ассимиляторный или катаболический, в то время как возбуждение сопровождается процессом диссимиляции или анаболизма¹.

Другое направление во взглядах на торможение выразилось в попытках объяснить его как некоторую модификацию обыкновенного возбуждения. Вскоре после открытия тормозящего влияния п. vagi на сердце Budge (1846), а затем в особенности Schiff (1849) пытались объяснить это явление как результат истощения нерва сильными раздражениями. Однако сам горячий сторонник этого воззрения Schiff признал позднее несостоятельность этого взгляда и опубликовал свою статью «Abschied von der Erschöpfungstheorie» (1876). Позднее он перешел к теории интерференции возбуждений. Эта последняя теория была высказана Ционом (1865). Однако и некоторые сторонники этой теории, как, например, Wundt, скоро увидели невозможность объяснить торможение как результат интерференции двух серий возбуждений, если оставаться на чисто физическом представлении об этом явлении; поэтому им пришлось допустить существование какой-то особой физиологической интерференции. О несостоятельности этой теории один из нас имел уже случай высказаться². Однако эта теория имела уже то преимущество, что она давала повод к совершенно определенной постановке экспериментальных исследований по отношению к природе торможения, каковой выгоды совершенно не представляет первый взгляд, рассматривающий торможение как явление *sui generis*. В самом деле, хотя Goltz никогда с определенностью не высказывался защитником этой теории, но все его исследования, как и работы его учеников, могут считаться в известной степени примыкающими к взглядам, связанным с интерференцией возбуждений.

Одним из нас был развит взгляд, по которому всякий возбуждающий нерв может превратиться в тормозящий по отношению к своему концевому аппарату, если этот

¹ Примечание редактора. В оригинальный текст статьи вкралась ошибка, следует читать: ассимиляторный или анаболический» и «процессом диссимиляции или катаболизма».

² Н. Введенский, Archives de physiologie, p. 694—695, 1891. Возбуждение, торможение и наркоз, стр. 107, СПб, 1901 (то же на немецком в Pflüger's Archiv, Bd. 100, S. 139).

нерв посылает к нему сильные и вместе с тем довольно частые возбуждения. И это последнее обстоятельство играет здесь важную роль. В основе его лежит «закон относительной подвижности»¹. Нервное волокно представляет образование более подвижное в функциональном отношении, чем концевая пластика: именно оно может воспринять и воспроизвести в виде своих собственных возбуждений гораздо большее число раздражающих толчков, чем эта последняя. И вот когда с нерва приходят в концевой аппарат настолько частые возбуждения, что они значительно превосходят функциональную подвижность периферического аппарата, то этот последний впадает в состояние своеобразного возбуждения, стойкого и колеблющегося, в результате чего должно получиться здесь временное по внешности (т. е. по действию на мышечное волокно) как бы паралитическое состояние. От более или менее малой функциональной подвижности периферического аппарата будет зависеть то, насколько он легко и скоро будет впадать в это состояние, тождественное или аналогичное с типичным торможением. Этот взгляд мы не излагаем подробнее потому, что он уже был достаточно полно изложен автором в прежних работах. Взгляд этот сначала был установлен на основании опытов на обыкновенном нервно-мышечном препарате, но позднее распространен и на рефлекторный аппарат². В этой новой работе автор изучал эффекты раздражения чувствующего нерва электрическим током на стрихнинизированной лягушке и только по отношению к одной единственной мышце, именно икроножной.

Задачей наших общих исследований мы поставили, во-первых, изучить влияние электрического раздражения нерва не на одну какую-либо мышцу, а одновременно на две каких-либо антагонистических мышцы. В самом деле, можно и следует ожидать, что один и тот же чувствующий нерв при своем возбуждении действует далеко не одинаково на антагонистические мышцы. С другой сторо-

¹ Archives de physiologie, p. 50, 1892, Возбуждение, торможение и наркоз, стр. 87—110.

² Н. Введенский, Возбуждение и торможение в рефлекторном аппарате при стрихнинном отравлении, Работы физиологической лаборатории СПб университета, год I, СПб, 1906.

ны, мы решили изучать явления не только в условиях стрихнинного отравления, но и на животных, не отравленных стрихнином. Ведь можно думать, как это и делали некоторые авторы, например, Sherrington, что стрихнин вносит с собою нечто совершенно особенное в условия центральной иннервации; и думать так было тем естественнее, что, как известно, при стрихнинном отравлении у животного расстраивается способность реагировать координированными движениями и на первый план выступают общие судорожные явления. Таким образом, производя параллельно наблюдение, с одной стороны, над ответными реакциями антагонистических мышц, с другой стороны, сравнивая явления на нормальном и стрихнинизированном животном, мы имели в виду приблизиться гораздо больше к изучению явлений центральной иннервации, чем это было сделано в цитированной сейчас работе, и вместе с тем подвергнуть намеченную там теоретическую точку зрения новой экспериментальной проверке.

Мы решили поставить эти опыты на теплокровном животном (кошке), так как реакции центральной нервной системы отличаются здесь более высокой выразительностью и, может быть, расчлененностью.

I

В наших опытах велась одновременная регистрация возбуждений двух мышц кошки, являющихся с общей анатомической точки зрения антагонистами в смысле движения ноги в коленном сочленении: с одной стороны, флексора (*semitendinosus* или *semimembranosus*), с другой стороны — экстензора (из группы *m. quadriceps extensor cruris*).

Для того чтобы миографические кривые соответствовали действительным изменениям длины мышц при возбуждении последних и чтобы на ходе этих кривых не отражались посторонние влияния, необходимо прежде всего обеспечить неподвижность мест проксимального прикрепления мышц к костному скелету, а затем исключить, насколько это возможно, влияния со стороны прилежащих мышечных групп. В этом заключается первое и весьма серьезное затруднение в опытах этого рода. Чтобы ис-

ключить влияние этих посторонних факторов и обеспечить неподвижность костных частей, приходится прибегать к довольно обширной подготовительной операции. Необходимо, разумеется, учитывать влияние этой операции (а затем и самого факта прикрепления животного к опытному столу) при оценке регистрируемых рефлексов. Мы отнюдь не думаем, что те формы рефлекторных возбуждений, которые получаются в наших опытах, говорят непосредственно о том, что совершается в организме при нормальных условиях. Тем не менее общая последовательность возбуждений антагонистов, меняющихся в зависимости от различных условий раздражения, дает возможность понять основные законности, управляющие этими возбуждениями.

Чтобы была возможна одновременная регистрация сокращений антагонистов, приходится освобождать от костей дистальные сухожилия последних. Этим само собою исключается механическое влияние антагонистов друг на друга; но вместе с тем нарушаются, конечно, и те взаимные иннервационные влияния антагонистов, которые происходят при их механическом взаимодействии через посредство органов глубокой чувствительности, заложённых в самих мышцах, их сухожилиях и апоневрозах (мышечно-сухожильные органы Golgi). Это опять говорит о том, что формы рефлексов, получающиеся в наших экспериментальных условиях, не могут говорить непосредственно о том, как протекают рефлексы антагонистов в нормальных условиях. Как отражаются в нашей обстановке опытов влияния глубокой мышечно-сухожильной чувствительности? Насколько новые условия изменяют ее влияния на течение рефлексов? Это очень трудный вопрос, составляющий, конечно, предмет совершенно специального экспериментального исследования. Во всяком случае мы можем сказать, что когда в нашей экспериментальной обстановке, несмотря на нарушение вспомогательных влияний со стороны глубокой мышечно-сухожильной чувствительности антагонистов, эти последние все-таки реагируют так, что положительное возбуждение одного из них сопряжено с торможением другого, то эта связь между эффектами антагонистов обусловлена в наших опытах по преимуществу теми центральными возбуждениями, которые возникают от при-

Меняемого нами внешнего стимула. Мы имеем право высказать это тем более, что вышеназванная связь между реакциями антагонистов в общем сохраняется и тогда, когда перерезаны все чувствительные корешки спинного мозга, соответствующие исследуемой ноге.

Из предыдущего видно, что наша операция на животном естественно распадается на две части:

1) подготовительную операцию для фиксирования ноги во время опыта,

2) препаровку мышц, подлежащих регистрации, и нервов, предназначенных для раздражения.

1. Подготовительная операция. Животному, лежащему на спине, наносился кожный разрез по паховой складке, продолжающийся затем к колену параллельно *m. sartorii*. Через этот разрез пересекались мышцы: *pectineus*, *sartorius*, *gracilis* и нервы: *cutaneus externus*, *obturatorii*, *sartorius*, *gracilis* и *pudicus*. После этого животному придавалось боковое положение, паховый кожный разрез продолжался по направлению к *trochanter major femoris* и по *crista iliaca*. Приподняв край кожного разреза над мышцами, пересекались: *fascia tensoris vaginae femoris*, *m. biceps femoris* (поперечно на половине длины), *mm. tenuissimus* и *glutaeus maximus*, а также по месту прикрепления к *trochanter major*: *mm. piriformis*, *gemelli*, *quadratus femoris* и *glutaeus medius*. На обнажившейся таким образом *articulatio coxae* пересекались все связки, и *caput femoris* освобождался из сочленовной ямки *acetabuli*. При этом перерезались *pp. glutaei inferiores*, *clunii inferiores* и иногда веточки *bicipitis*. Через кожный разрез, продолженный по *crista iliaca*, пересекались перпендикулярно направлению волокон *mm. obliqui abdominis*. Проникая через эту рану, перерезались: *mm. iliacus*, *psoas major*, *psoas minor* и *n. genitofemoralis*. Затем после тщательной перевязки по частям пересекались: *mm. quadratus lumborum* и *sacrospinalis*, а также *n. ilio-hypogastricus*.

2. Препаровка регистрируемых мышц и раздражаемых нервов. а) *Экстензор*. Перевязывался прочной лигатурной нитью *lig. patellae* приблизительно на 1 см ниже чашки. Рядом с лигатурой и дистальнее ее *ligamentum* перерезался и затем выпрепаровывался вместе со всем дистальным концом *quadricipitis*

ext. cruris от прилежащих тканей и кости. Смотря по тому, какая из 4 мышц quadriceps избиралась для регистрирования, сухожилия трех остальных перерезались. Когда для регистрирования избирался m. vastus medius (vastus cruralis), то пересекался прежде всего m. rectus femoris и соответствующий ему нерв, обнаруживаемый под его проксимальным отрезком; mm. vastus externus и vastus internus перерезались у дистальных сухожилий и, таким образом, в связи с lig. patellae оставался только один глубокий экстензор — vastus medius. Лигатурная нить соединялась с миографом.

б) *Флексор*. Выпрепаровывалось дистальное сухожилие m. semitendinosi, и на него накладывалась прочная лигатура. Перерезанное сухожилие и дистальный конец флексора освобождались от прилежащих тканей, а лигатура соединялась с миографом.

с) *Нервы*. Для электрического раздражения мы выпрепаровывали обыкновенно следующие нервы: из брахиальной области — nn. ulnares dext. и sin., musculocutanei brachii dext. и sin.; из люмбо-сакральной области — nn. popliteus externus, saphenus internus и suralis internus (на той или на другой стороне).

Для того чтобы исключить влияния головного мозга на рефлексы в изучаемых мышцах, мы обыкновенно перевязывали обе aa. carotis в шейной области. В других случаях производилась перерезка по среднему мозгу на уровне tentorii.

Перед опытом os femoris исследуемой ноги фиксировалась двумя винтами, ввинчиваемыми один в массу кости несколько ниже trochanteri majoris, другой — в fossa intercondylea. Винты укреплялись на массивных штативах. Кроме того, таз животного фиксировался к опытному столу тугою перевязкою (в виде полотняной ленты) с таким расчетом, чтобы давление перевязки приходилось главным образом на кости spinae iliacaе anterioris.

Регистрируемые мышцы соединялись при помощи нитей с записывающим аппаратом. В качестве последнего применялись два прямых миографа Marey'я с отягощениями около 150 gramm для более крупной мышцы (например, для rectus femoris, semitendinosus) и меньшими отягощениями для меньших мышц (например, для vastus medius около 90 gramm). В других случаях применялись

две воздушные капсулы Mageu'я с пружинным приспособлением François-Franc'a и с воздушной передачей. В этих случаях напряжения пружины для различных мышц брались приблизительно в тех же отношениях, что грузы при прямых миографах. Регистрация велась на цилиндре Baltzar'a при различных скоростях вращения. Для того чтобы проследить все особенности одновременных колебаний миографических кривых флексора и экстензора, разумеется, выгодно брать быстрые вращения цилиндра. В других случаях мы ставили цилиндр на значительно меньшую скорость вращения. В наших миограммах, где отмечено «быстрое вращение», каждый сантиметр абсциссы соответствует приблизительно 0,2 секунды; на миограммах же, где отмечено «медленное вращение», сантиметр абсциссы соответствует около 0,6 секунды. В тех случаях, когда при воспроизведении миограмм масштаб их уменьшен, указаны отношения уменьшенной миограммы к действительной ее величине.

На всех миограммах верхняя кривая соответствует флексору, нижняя — экстензору.

Когда применялось электрическое раздражение чувствующего нерва, время раздражения отмечалось на миограммах электромагнитным сигналом. Для раздражения мы употребляли индукторий Du-Bois-Reymond'a с двумя Даниэлями; применялись или одиночные индукционные удары, или ряд последовательных индукционных ударов, производимых метрономом, а также тетанизация чувствительного нерва при включении камертона той или другой частоты колебаний в первичную цепь.

На миограммах над линией сигнала, отмечающего время раздражения, указывается сначала раздражаемый нерв, затем в скобках частота раздражения: (M) — метроном, (Hls) — прерыватель Halske с 20—30 перерывами в секунду, (100) — камертон с 100 перерывами в секунду и т. д. Последняя следующая за этим цифра обозначает в сантиметрах расстояние вторичной катушки от первичной. Например, «U. s. (M) 20» означает, что раздражался п. ulnaris sinister отдельными индукционными ударами от метронома при расстоянии катушек в 20 см. «Poplit. d. (100) 18» означает, что раздражался п. popliteus extern. dext. с частотой индукционных ударов 100 раз в секунду и при расстоянии катушек в 18 см.

Для раздражения нервов мы применяли фиксированные платиновые электроды с интраполярным расстоянием около 0,5 см. Кроме того, иногда мы применяли раздражения различных частей тела животного переносными платиновыми электродами.

Помимо этого, мы прибегали к другим, более естественным раздражениям: к тактильным, химическим, температурным. Этого рода раздражения давали нам подчас весьма важные указания для суждений о степени рефлекторной возбудимости животного и для проверки некоторых заключений, которые можно сделать на основании опытов с электрическим раздражением. Тем не менее главная роль в наших опытах отводилась все-таки электрическому раздражению обнаженных нервных стволов, потому что до сих пор нет других способов раздражения, которые допускали бы более или менее точное градуирование силы и частоты применяемых импульсов, равно как и продолжительности приложения этих последних.

Наше внимание было обращено преимущественно на рефлекс флексии; вследствие этого раздражение прикладывалось главным образом к тем чувствительным нервам, которые производят чаще всего рефлекторное сокращение изучаемого нами флексора и ту или другую, как мы увидим, изменчивую реакцию экстензора. Такими нервами из перечисленных выше являются *popliteus ext.*, *saphenus int.* и *suralis int.* на той же ноге, где изучались мышцы, а также *p. ulnaris* той же стороны. Наичаще наши опыты велись с раздражением *p. ulnaris*. Эта длинная рефлекторная дуга утомляется за время опыта значительно медленнее, чем короткие дуги. Кроме того, она имела в наших глазах еще одно преимущество. Когда раздражается электричеством обнаженный нервный ствол, возбуждение охватывает сразу целый пучок чувствующих волокон и, следовательно, распространяется сразу на ряд центров. Вследствие этого в непосредственной близости от раздражаемых чувствующих центров весьма редко получается изолированный, определенный рефлекс; более вероятно получить такой рефлекс на длинных рефлекторных дугах, когда место раздражения отдалено от моторных центров, на которых наблюдаются рефлекторные эффекты.

II

Следует отметить прежде всего, что в громадном большинстве случаев эффекты на изучаемых антагонистических мышцах, независимо от формы, в которой они выражаются (сокращения или расслабления), возникают одновременно. Это ясно в особенности в тех случаях, когда при электрическом раздражении чувствующего нерва скрытый период рефлекса вообще почему-нибудь продолжителен, или в тех случаях, когда при спонтанных возбуждениях животного эффекты возникают от времени до времени, через более или менее продолжительные паузы покоя. В обоих этих случаях появление реакции той или иной формы на одном из антагонистов в громадном большинстве случаев сопровождается появлением некоторой реакции и на другом антагонисте. Правда, мы не производили точных измерений скрытого времени рефлекса для той и другой мышцы; и многие наши миогаммы заставляют предполагать, что при точном измерении скрытые периоды рефлекторных реакций антагонистов окажутся неабсолютно одинаковыми. Но в общем, суммарном своем значении остается в силе то правило, что при свежем, хорошо возбуждимом рефлекторном аппарате и при умеренных силах раздражения антагонисты вовлекаются в сферу реакции приблизительно одновременно.

Ввиду того что в наших опытах дистальные концы мышц были выделены и регистрирующие мышцы не могли влиять друг на друга механически, описанный синхронизм начальных реакций антагонистов должен быть приписан более или менее одновременному воздействию на их центральные нервные аппараты: при условии достаточной свежести центральной нервной системы центры экстензоров колена не остаются индифферентными по отношению к волне возбуждения, достигнувшей центров флексоров.

Типической формой реакции избранных нами антагонистов в ответ на раздражение nn. ulnaris, poplitei ext., sapheni int. и suralis int. той же стороны является следующая.

По истечении скрытого периода рефлекса наступает одновременное сокращение обоих антагонистов, но затем на флексоре это сокращение переходит в быстро уси-

вающийся тетанус, в то время как на экстензоре оно переходит в расслабление. Расслабление экстензора соответствует по времени усиленному тетанусу флексора.

Примерами описанной формы реакций антагонистов служат рис. 1, а также рис. 2 и 3.



Рис. 1. Мышцы: *semitendinosus* и *rectus femoris* левой стороны. Рефлекс, вызванный прикосновением руки к бокам животного (тактильный стимул). Быстрое вращение.



Рис. 2. Мышцы: *semitendinosus* и *vastus medius* правой стороны. На этой миограмме записаны возбуждения мышц после ряда довольно сильных и частых индукционных ударов на п. *popliteus externus sinister* (расстояние катушек 12 см). Во время приложения раздражения видимого рефлекторного эффекта не было (торможение). По прекращении же раздражения наступили возбуждения, начало которых здесь представлено. Быстрое вращение.

Во всех трех миограммах, полученных при различных условиях раздражения и на различных антагонистах колена, мы видим общие черты в том, что рефлекс начинается одновременным сокращением того и другого антагониста (фаза а); затем флексор сокращается еще сильнее, на экстензоре же наступает расслабление ниже первоначальной абсциссы (фаза б). Расслабление экс-

тензора прекращается приблизительно в то же время, когда падает тетанус флексора (фаза с).

Нередко можно наблюдать, что первоначальное более слабое сокращение флексора, соответствующее фазе а, не выступает как таковое в ясной форме, а сокращение флексора почти сразу развивается со значительной быстротой, тогда как начальное сокращение экстензора, со-

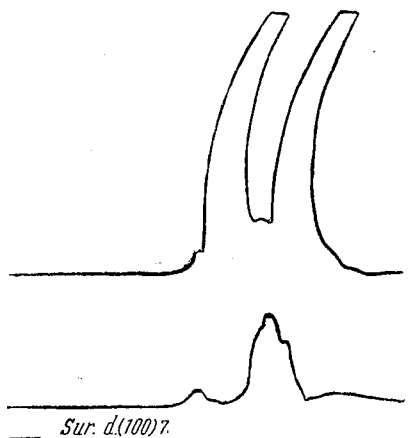


Рис. 3. Мышцы: *semitendinosus* (сверху) и *rectus femoris* (снизу) левой стороны. Опускание сигнала отмечает время раздражения *n. suralis interni dextri*. Прерыватель—камертон 100 колебаний в секунду; расстояние катушек 7 см. Быстрое вращение цилиндра.

ответствующее этой фазе, все-таки имеет место. Пример такого также довольно часто наблюдаемого рефлекса антагонистов представлен на рис. 4.

Таким образом, именно это начальное сокращение экстензора, предшествующее его расслаблению, приходится считать весьма распространенным и характерным явлением при рефлекторной реакции антагонистов колена.

Что касается расслабления экстензора, относящегося к названной выше фазе b, то оно должно быть рассматри-

ваемо как выражение торможения. В самом деле, за время этого расслабления кривая экстензора опускается заметно ниже того, чем это было до тетанизации и до вызванного ею начального подскока кривой. Это сказывается не только при электрическом раздражении, но и при других условиях возбуждения антагонистов, при-

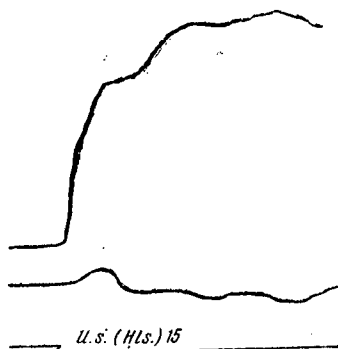


Рис. 4. Мышцы: *semitendinosus* и *rectus femoris* левой стороны. Как видно, флексор весьма быстро впадает в тетанус, который и удерживается затем в продолжение раздражения. Экстензор же после начального подскока расслабляется ниже первоначальной абсциссы. Быстрое вращение.

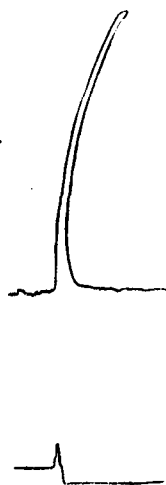


Рис. 5. Мышцы: *semitendinosus* и *rectus femoris* левой стороны. Рефлекс от очень легкого прикосновения к бокам животного. Медленное вращение.

мером чего служит рис. 5. Здесь рефлекс был вызван легким прикосновением к бокам животного. Как видно, кривая экстензора после начального подскока представляет резкое падение, в то время как флексор производит размах значительной высоты. Здесь это расслабление экстензора длится довольно долго.

Но обыкновенно, когда флексор после сильного своего сокращения расслабляется, наступает более или менее

значительное сокращение экстензора, что выше по поводу кривых рис. 3, 1 и 2 обозначено как фаза с.

Указанная сейчас последовательность действия антагонистов представляет вообще очень типичное явление. Для иллюстрации этих отношений приводится еще рис. 6. Здесь до очевидности ясно, что всякое сильное сокращение флексора сопровождается расслаблением экстензора, и, с другой стороны, при всяком более или менее сильном сокращении экстензора флексор находится в значительной степени расслабления; наоборот, сравнительно

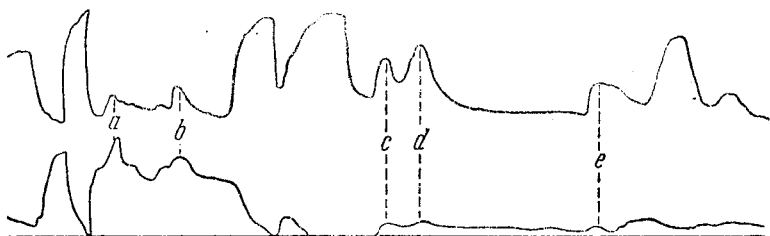


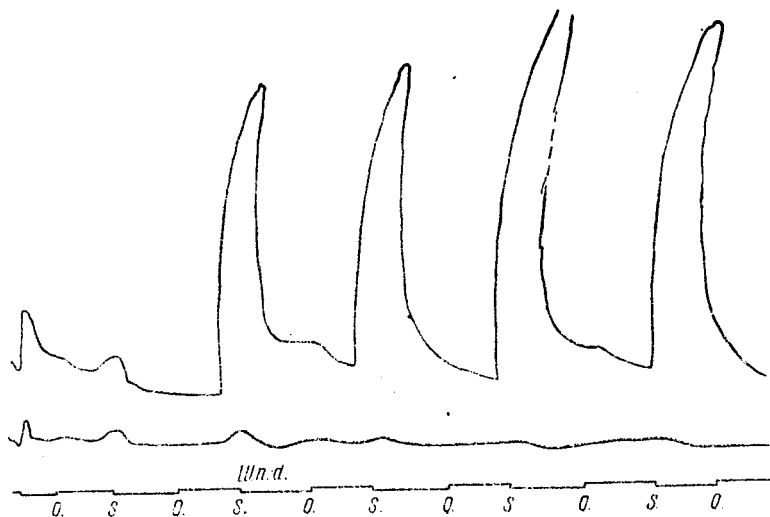
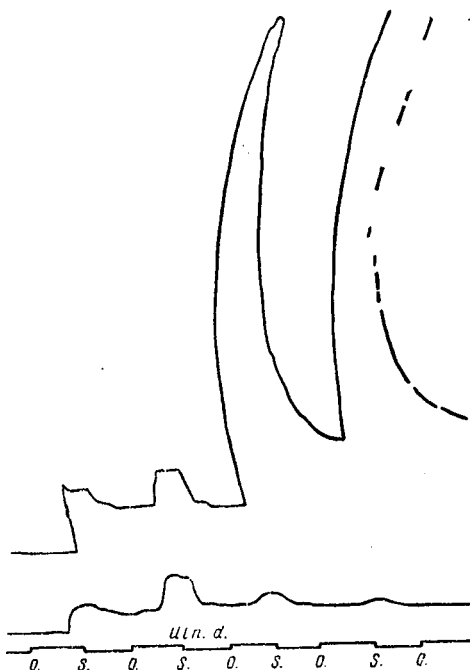
Рис. 6. Сокращения антагонистических мышц *semitendinosus* и *rectus femoris*, наблюдавшиеся при спонтанном возбуждении животного. Быстрое вращение.

слабые сокращения той и другой мышцы протекают почти вполне параллельно (а — е).

Следующие за этим рис. 7 и рис. 8 позволяют проследить то же самое отношение между двумя антагонистами в условиях электрического раздражения нерва. Тут нерв раздражается отдельными индукционными ударами при помощи метронома. До очевидности ясно, что, пока флексор производит сокращения незначительные, экстензор сокращается каждый раз одновременно с ним, довольно значительно для него; но когда при дальнейшем повторении индукционных ударов флексор путем суммирования доходит до значительных размахов, сокращения экстензора становятся не только не сильнее, но, наоборот, все яснее уменьшаются в своем размере и после короткого подскока обнаруживают каждый раз решительную склонность перейти в расслабление, что в особенности заметно в конце рис. 8.

На основании всех изложенных наблюдений мы приходим к выводу: как в условиях электрическо-

Рис. 7 и рис. 8. Записываются сокращения *semi-tendinosus* и *vastus medius* левой стороны. Раздражается п. *ulnaris dexter* замыкательными и размыкательными индукционными ударами при расстоянии катушек в 3 см. Линия сигнала опусканием отмечает момент замыкания первичного тока, а поднятием — момент размыкания его при помощи метронома. На рис. 7 метроном делает 70 полных колебаний в минуту, а на рис. 8 — 100 полных колебаний. Эффект здесь вызывается только размыкательными индукционными ударами и, как видно, после довольно продолжительного времени скрытого раздражения. Быстрое вращение.



го раздражения нерва, так при тактильных раздражениях и при спонтанном возникновении возбуждений флексоры и экстензоры приходят в деятельность обыкновенно одновременно и не представляют большой разницы в силе производимых ими сокращений, пока сокращения той и другой мышцы являются относительно очень умеренными. Расхождение в их реакциях (т. е. расслабление одной из них в то время как другая сокращается) выступает в ясной и решительной форме лишь тогда, когда одна из этих мышц приходит в состояние очень сильного сокращения. В особенности это рельефно выступает, когда именно флексор приходит в состояние энергичного сокращения.

Над теоретическим толкованием этих отношений между антагонистическими мышцами мы остановимся подробнее в конце нашего изложения.

III

На животном, отравленном стрихнином, картина рефлекторной реакции на электрическое раздражение нерва изменяется по сравнению с нормальным животным очень характерным образом.

Для отравления мы пользовались слабым раствором *Strychnini hydrochlorici*: 0,04 gramm на 100,0 воды; на каждое кило животного вводилось в *vena cruralis* $\frac{2}{10}$ правцовского шприца, содержащего 1 см³ этого раствора.

В других случаях инъекция производилась под кожу, и тогда доза увеличивалась в 2 и иногда в 3 раза. Инъекция под кожу выгоднее в том отношении, что отравление развивается от нее более постепенно, и тогда легче проследить переходные стадии опыта. При названных дозах стрихнина судороги появляются только в исключительных случаях.

Первое действие стрихнина сказывается в том, что экстензор начинает производить гораздо более значительный начальный подскок, чем это было до отравления; но

Этот подскок переходит затем в ясно выраженное рас-
слабление мышцы в то время, как флексор производит
сильное сокращение. Примером этого служат рис. 9 и 10.
Из них первая записана вскоре после инъекции стрихни-
на, вторая—приблизительно через 10 минут после первой.
Из сличения этих двух фигур видно, в чем сказалось
влияние стрихнина на миограммы экстензора: в то время

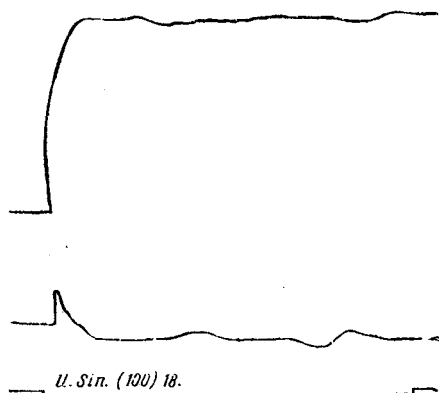


Рис. 9. Мышцы: *semitendinosus* и *rectus femoris* левой стороны. Раздражение *ulnaris sinistri*. Частота и сила раздражения обозначены на рисунке. Быстрое вращение.



Рис. 10. Те же мышцы и тот же нерв, что и на предыдущем рисунке. Записана при дальнейшем действии стрихнина приблизительно через 10 минут после предыдущего рисунка. Быстрое вращение.

как реакция флексора почти не изменилась (сделалась разве только немного ниже), экстензор во втором случае произвел уже значительно более сильный подскок в начале раздражения.

Следующие рис. 11 и 12 записаны еще в более поздних стадиях действия стрихнина.

На рис. 11 мы видим, что флексор отвечает теперь гораздо более низким сокращением, чем ранее; в то же время экстензор отвечает сокращением, хотя также более низким, но в то же время гораздо более продолжитель-

ным, и только при первом раздражении на этой фигуре сокращение его переходит в расслабление, падающее ниже абсциссы; при втором раздражении и этого нет.

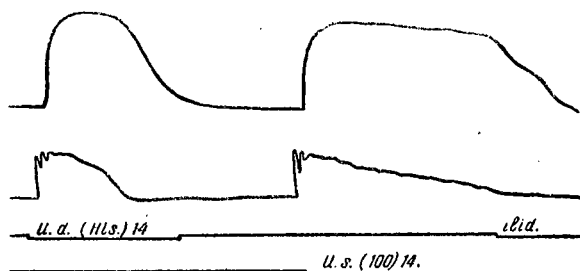


Рис. 11. Те же мышцы и на том же самом животном, что и в двух предыдущих случаях. Быстрое вращение.

Следующая миограмма, записанная на другом животном, относится к еще более поздней стадии действия стрихнина (рис. 12).

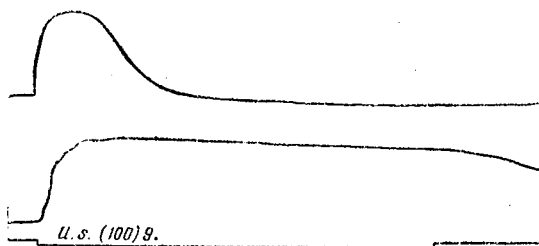


Рис. 12. Мышцы: *semitendinosus* и *rectus femoris* левой стороны. Нерв *ulnaris sinistri*. Пример рефлекса из еще более дальней стадии стрихнинного отравления. Быстрое вращение.

Здесь сокращение флексора и мало значительно, и скоро прекращается за время раздражения; оно переходит даже в опускание кривой того уровня, который предшествовал приложению раздражения. Экстензор в то же время сокращается за все время тетанизации чувствующего нерва.

Как же формулировать и объяснить характер изменений в рефлекторной реакции под влиянием стрихнинного отравления? Совершенно ясно, что реакция флексора под влиянием стрихнина теряет постепенно и в своей силе, и в своей продолжительности. Параллельно с этим изменением экстензор все более выигрывает в силе и в продолжительности рефлекторного сокращения и вместе с тем теряет способность переходить за время раздражения в расслабленное состояние. Другими словами, мы можем сказать, что тормозящее влияние на него со стороны чув-

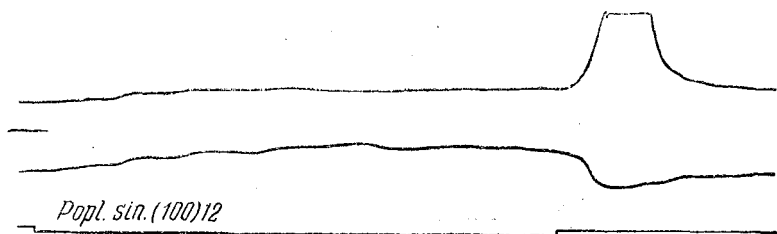


Рис. 13. Мышцы: *semitendinosus* и *vastus medius* правой стороны. Миограмма из той стадии стрихнинного отравления, когда оба антагониста сокращаются одновременно. Быстрое вращение.

ствующего нерва выпадает совсем после того, как флексор утратил способность к сильным сокращениям.

Стало быть, и на стрихнинизированном животном получается тот же существенный вывод, который был нами сделан на нормальном животном, т. е. тормозящее влияние на экстензор развивается лишь при известной сильной реакции со стороны флексора.

Этим мы не хотим сказать, что экстензор на стрихнинизированном животном совсем не выпадает в состояние торможения. Мы принимаем, что он теперь тоже способен впадать в состояние торможения, но испытывает это состояние теперь в меньшей степени, чем флексор. Для пояснения нашей мысли мы приводим рис. 13. Здесь за время электрического раздражения нерва как флексор, так и экстензор производят лишь слабые сокращения, и притом сокращение последнего несколько сильнее в противоположность тому, что является типичным для нормального животного. И замечательно здесь вот что: когда

было прекращено электрическое раздражение нерва, флексор тотчас же начинает обнаруживать значительное сокращение и, как только развивается это последнее, кривая экстензора сейчас же обнаруживает резкое расслабление. Отсюда мы заключаем, что оба центра, соответствующие этим мышцам, испытывали в известной степени депрессию, притом центр флексора более сильную, чем центр экстензора. Как только прекратилось раздражение, центр флексора из состояния угнетения переходит в состояние более повышенной деятельности, а как

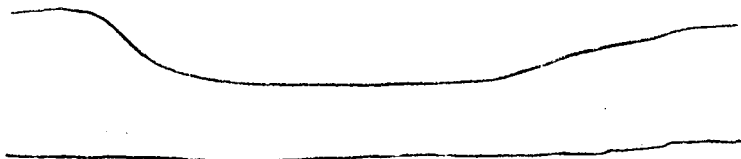


Рис. 14. Мышцы: semitendinosus и rectus femoris левой стороны. Спонтанные расслабления мышц при глубокой стадии стрихнинного отравления. Торможение гораздо резче выражено на флексоре, чем на экстензоре. Быстрое вращение.

только это совершилось, центр экстензора, как и на нормальном животном, отвечает состоянием торможения.

Итак, в сущности и этот последний пример говорит нам за то выше выставленное положение, что торможение экстензора развивается именно при условии, когда флексия достигает более или менее значительной степени. Затем вся совокупность сейчас приведенных кривых указывает на то, что первичным образом торможение развивается на стрихнинизированном животном и раньше и сильнее для флексора, чем для экстензора.

В этом нас убеждает и пример, наблюдаемый на рис. 14. Здесь в очень поздней стадии стрихнинного отравления мы имеем случай спонтанного появления эффектов торможения, т. е. мы хотим сказать, что в этой стадии стрихнинного отравления вместо положительных эффектов возбуждения появляются спонтанно эффекты торможения. Кривые обеих мышц испытывают довольно внезапно опускание, и, что замечательно, кривая флексора испытывает это опускание в очень сильной и резкой степени, в то время как на экстензоре оно выражено лишь

в слабой степени. В согласии со всем вышеизложенным мы видим в этом примере выражение более глубокой тормозимости центра флексии, чем центра экстензии за время стрихнинного отравления.

IV

Если сравнивать в общих чертах эффекты электрического раздражения нерва, с одной стороны, на нормальном животном, с другой стороны, на стрихнинизированном, то получается такое впечатление: на нормальном животном раздражение вышеназванных чувствующих нервов вызывает всегда более или менее сильное возбуждение флексора и параллельно с этим более или менее значительное расслабление экстензора после короткого и слабого его сокращения вначале; на стрихнинизированном животном выступает, наоборот, на первый план положительная реакция экстензора, в то время как положительная реакция флексора отступает как бы на задний план.

Следовательно, по первому впечатлению можно было бы думать, что влияние стрихнина вносит с собою нечто совершенно новое в иннервацию рефлекторного аппарата. К такому заключению приходит Sherrington в ряде своих работ. В опытах этого автора на спинальной кошке или на кошке с перерезкою по среднему мозгу раздражение *n. sapheni interni* или *n. musculo-cutanei peronei* вызывает, как общее правило, рефлекс флексии соответствующей ноги в колене, т. е. сокращение флексора *semitendinosi* и торможение экстензора *vasti medii*. Уже через 2—3 минуты после введения в вену 0,08 мг стрихнина на кило веса животного раздражение тех же нервов вызывает одновременное сокращение обоих антагонистов, т. е. характер рефлекторной реакции на экстензоре от стрихнина совершенно извращается: эффект торможения замещается эффектом сокращения. Слабое хлороформирование или этеризация отравленного животного может восстановить нормальный тип рефлекса флексии, — под влиянием наркотиков экстензор опять отвечает на раздражение поименованных нервов торможением. Но тотчас по удалении наркотиков вновь обнаруживается характерная для стрихнинизированного жи-

вотного одновременность рефлекторных сокращений антагонистов¹. Автор приходит к заключению, что «действие стрихнина выражается в превращении в спинном мозгу процесса торможения, какого бы происхождения он ни был, в процесс возбуждения, какого бы происхождения он ни был»².

На основании наших опытов мы приходим к выводу, что между нормальным и стрихнинизированным животным нет глубокого, так сказать, принципиального различия, а дело сводится лишь к количественным отношениям в реакции антагонистических мышц. Это можно усмотреть уже из последовательного изменения реакции при постепенном развитии стрихнинного отравления, как это было изложено нами по поводу рис. 9—12.

К этому заключению мы придем также, если будем анализировать детальнее картину рефлекторных реакций и на нормальном животном. И здесь эта реакция представляется далеко не такой простой и однородной, как это представлено было нами выше на первых наших рисунках. Если варьировать шире силу электрического раздражения, если прикладывать его к одному и тому же чувствующему нерву повторно много раз, если иметь затем дело с животным, центральная нервная система которого испытала под влиянием тех или других влияний функциональные изменения, то можно и здесь встретить с рефлекторными реакциями, далеко уклоняющимися от того типа, который представлен нами вначале, и также с реакциями, близкими к тому, что мы наблюдаем на стрихнинизированном животном. Над этими вариациями при электрическом раздражении на неотравленном стрихнином животном мы считаем нужным остановиться подробнее. Эти вариации получают для нас теперь особый интерес по сопоставлению их с картиной, наблюдаемой на животном, отравленном стрихнином.

Прежде всего следует обратить внимание на то, что, прикладывая на свежем животном довольно сильное электрическое раздражение, мы можем наблюдать тотчас

¹ On reciprocal Innervation of Antagonistic Muscles, Eighth Note, Proceedings of the Roy. Soc. of London, v. 78—B, p. 287, 1905.

Strychnine and reflex inhibition of Skeletal muscle, Journ. of Physiol., v. 36, p. 185, 1907.

² The integrative Action of the Nervous System, p. 111, 1906.

рефлекторную реакцию, далеко уклоняющуюся от того, что мы описали выше, как типичную для нормального животного. Примером этого может служить рис. 15.

Здесь электрическое раздражение вызывает совершенно другую картину, чем та, которую мы описали выше, как тип. Здесь все время раздражения наблюдаются положительные реакции как со стороны флексора, так и со сто-

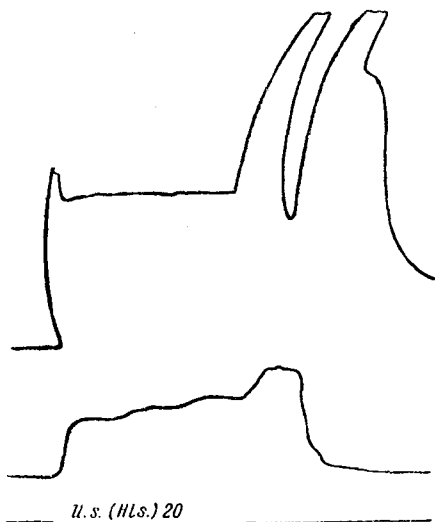


Рис. 15. Мышцы: *semitendinosus* и *rectus femoris* левой стороны. Сеченовский рефлекс на теплокровном животном при электрическом раздражении чувствующего нерва.

роны экстензора. Однако замечательно здесь то, что наиболее энергичные реакции выступают на той и другой мышце лишь по прекращении тетанизации. Это дает нам намек на то, что мы имеем дело с явлением, которое давно уже было описано Сеченовым¹ на лягушке как эффект раздражения чувствующего нерва сильными индукционными токами. Им же эта реакция и была истол-

¹ Об электрическом и химическом раздражении чувствующих спинномозговых нервов лягушки, стр. 13, 17, 30, СПб, 1868.

кована совершенно убедительно, вследствие чего рефлекс этого рода должен быть назван по имени автора как сеченовский рефлекс. Именно этот автор принимал, что сильное электрическое раздражение чувствующего нерва вызывает ясный положительный эффект только в начале своего раздражения (слабое начальное вздрагивание), а потом за время раздражения наступает более или менее глубокое торможение в рефлекторном аппарате; сильные же положительные реакции наступают только после того, как электрическое раздражение перестает действовать. В самом деле, по существу дела мы наблюдаем в нашем случае те же отношения с той лишь разницей, какую следует ожидать вперед ввиду того, что мы имеем дело с центральной нервной системой высшего животного, где принимаемые нами теоретические условия для возникновения торможения слагаются не с такой легкостью, как это имеет место на лягушке. (Известно, что на лягушке блуждающий нерв вызывает и с большой легкостью и более глубокое состояние торможения в сердце, чем это имеет место при раздражении того же нерва на теплокровном животном: на этом последнем для вызова торможения требуются электрические токи более частые, как это давно уже установили Optus и Legros¹.) Действительно, мы видим на нашем рисунке, что вначале флексор производит известной высоты сокращение, которое затем тотчас же ослабевает в своей величине и остается ослабленным до конца тетанизации; флексор начинает сильно сокращаться тотчас по прекращении тетанизации. Экстензор, в противоположность описанной выше реакции как типичной, все время производит сокращения и эти последние даже усиливаются немного за время тетанизации; следовательно, и реакция экстензора является противоположной той, которая принята нами за типичную, именно в том смысле противоположной, что здесь одновременно с сокращением флексора не только не развивается расслабление экстензора, а, напротив, он как бы выигрывает постепенно в своей положительной реакции. Однако мы должны принять, что и центр экстензии испытывает здесь в известной степени

¹ Recherches sur la physiologie des n. pneumogastriques, Journ. de l'anatomie et de physiol., 1862.

угнетающие влияния, так как и экстензор по прекращении тетанизации тотчас же оказывается способным к более сильному сокращению; он впадает в состояние ясного расслабления лишь в то время, когда флексор по прекращении раздражения делает второе сильное и более продолжительное сокращение, т. е. только с этого момента выступает характерная противоположность в реакциях двух антагонистов.

Итак, в описанном случае мы имеем дело с рефлекторной реакцией, по виду совершенно противоположной

Sur. sin.(100) 12

Рис. 16. Мышцы: *semitendinosus* и *rectus femoris* левой стороны. Быстрое вращение.

той, которую мы указали выше как типическую для неотравленного животного; здесь за время раздражения рефлекторный эффект на обеих мышцах является как бы подавленным; напротив, положительные эффекты возбуждения достигают наибольшего развития только после того, как раздражение перестает действовать.

Эффекты торможения антагонистов можно наблюдать на неотравленном животном и в еще более решительной и выразительной форме.

Это видно на рис. 16. Здесь чувствующий нерв при раздражении сразу начинает развивать эффекты торможения на обеих антагонистических мышцах, несколько сильнее на экстензоре, чем на флексоре; по прекращении раздражения кривые обеих мышц начинают подыматься и обнаруживают в дальнейшем некоторую наклонность к расхождению.

Как видно, эта кривая представляет большое сходство с рис. 14, записанным на стрихнинизированном животном в условиях спонтанного возбуждения. Мы должны сказать, что сейчас приведенный пример представляет на неотравленном животном сравнительно очень редкое

явление. Оно было констатировано на кошках, отличающихся вообще большою вялостью рефлекторного аппарата. В этом случае теплокровное животное как бы сближается с животным хладнокровным. Аналогичные случаи были описаны одним из нас на лягушках, отличающихся тоже значительной вялостью реакций¹. Именно в общей вялости рефлекторного аппарата мы видим условие, ведущее к тому, чтобы за время раздражения могли сказываться очень легко эффекты торможения на обеих антагонистических мышцах. Однако, рассматривая последний случай по существу, мы считаем его представляющим только в более резкой и решительной форме то, о чем говорит нам пример, представляемый предыдущим рис. 15.

Иногда и на животных, не характеризующихся особенною вялостью реакции, можно наблюдать следующего рода явление: электрическое раздражение чувствующего нерва прежде, чем дать какой-либо положительный эффект, обнаруживает себя сначала тормозящим влиянием. Это мы видим на рис. 17. Здесь обе антагонистические мышцы реагируют на раздражение сначала некоторым расслаблением и только потом обе начинают развивать положительные эффекты. В конце этого рисунка видно, что и здесь параллелизм в положительной реакции сменяется известным нам расхождением в действиях обеих мышц лишь тогда, когда флексор приходит в состояние очень энергичного сокращения.

Последний случай — торможение, предшествующее появлению положительных реакций за время раздражения, — был записан при раздражении чувствующего нерва редкими индукционными ударами, получаемыми при посредстве метронома. Такого рода случаи наблюдались нами и при тетаническом раздражении чувствующего нерва. Поэтому, описывая вариации наблюдающихся явлений, мы должны отметить и этот факт, хотя с изложенной ниже нашей теоретической точки зрения мы не можем ему отвести в настоящее время определенного значения.

Приводим еще одну вариацию ответной реакции на раздражение чувствующего нерва на неотравленном жи-

¹ Введенский, Возбуждение и торможение в рефлекторном аппарате при стрихнинном отравлении. Работы физиологической лаборатории СПб университета, I, СПб, 1906.

вотном (рис. 18). В начале раздражения обе антагонистические мышцы начинают сокращаться одновременно, а дальше между тем как флексор переходит в состояние более сильного сокращения, экстензор испытывает ослабление на короткое время, но затем снова начинает сокращаться, и его сокращение становится все сильнее

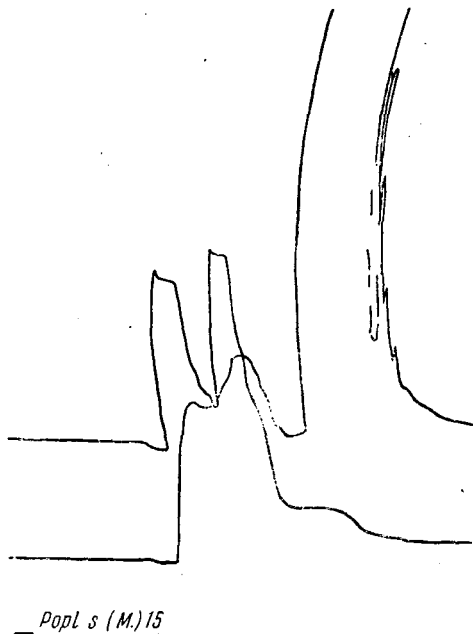


Рис. 17. Мышцы: *semitendinosus* и *vastus medius* левой стороны. Быстрое вращение.

по мере того, как флексор ослабляет энергию своего сокращения. Очевидно, здесь мы имеем знакомую нам типичную картину реакции антагонистических мышц, т. е. одновременное их сокращение вначале и расхождение в дальнейшем обоих антагонистов. Но в этом случае все это протекает уже за время раздражения нерва. Обыкновенно такие явления наблюдаются в том случае, когда к чувствующему нерву прикладывается электрическое раздражение более сильное, т. е. такое, которое

при своем дальнейшем действии способно развить угнетение в центре флексора, и тогда параллельно с ослаблением реакции со стороны флексора ослабевает тормозящее влияние на центр экстензии, как это принято нами за правило уже по поводу первых наших миограмм. Только в этом случае все эти изменения в отношениях антагонистов развиваются за самое время электрического раздражения нервов.

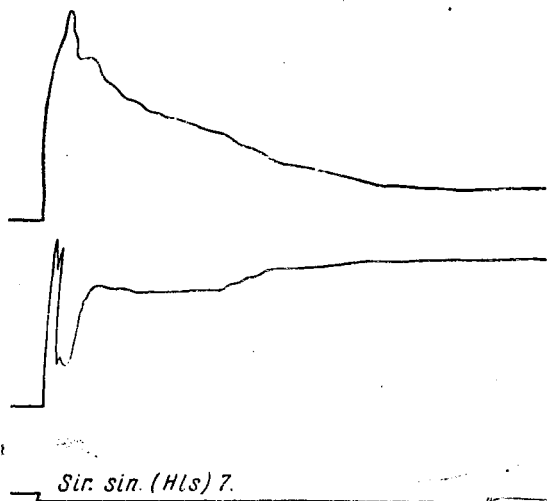


Рис. 18. Мышцы: *semitendinosus* и *rectus femoris* левой стороны. Быстрое вращение.

Расхождение в реакции антагонистов в чистой форме, именно без начального одновременного их сокращения, мы наблюдали лишь при следующем условии: если экстензор в силу тех или иных обстоятельств находится в состоянии значительного тонического сокращения, то как при искусственном раздражении нерва, так и при условиях спонтанного возбуждения он начинает расслабляться вместе с началом сокращения флексора. Такой случай и демонстрируется на рис. 19, записанном в условиях спонтанного возбуждения. Тут мы видим, что действительно сразу развивается полная противоположность в деятельности антагонистов. Однако и здесь не мешает отметить,

что расслабление экстензора соответствует сильному развитию флексии.

Говоря вообще, как правило, такого рода отношения наблюдаются в особенности ясно после перерезки на уровне среднего мозга.

Из перечисленных сейчас случаев можно видеть, с какими вариациями мы можем встретиться уже на неотравленном животном. Этих вариаций наблюдается, конечно, еще больше, но мы не находим нужным входить

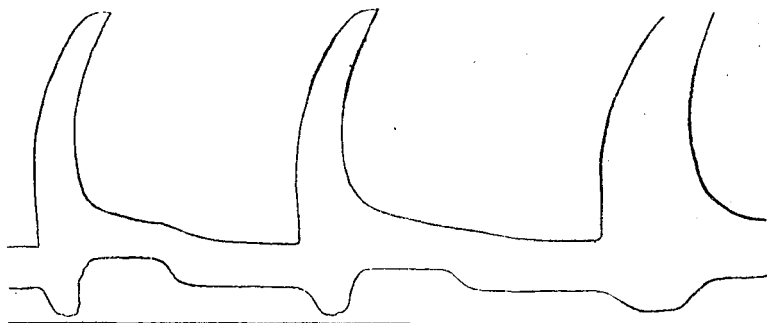


Рис. 19. Мышцы: *semitendinosus* и *rectus femoris*. Спонтанные возбуждения антагонистов. Быстрое вращение.

в дальнейшее их описание. Теперь считаем полезным остановиться еще на следующем факте. И на неотравленном животном при электрическом раздражении того же самого нерва можно вызывать реакцию, в известной степени совершенно противоположную той, которую мы приняли вначале за типичную. Именно можно наблюдать, что тот же самый нерв, который ранее вызывал сильную флексию и соответственно ей сильное расслабление экстензора (за начальным слабым сокращением), позднее начинает давать совсем другой эффект: торможение флексора и одновременно с этим появление более или менее значительной экстензии. Это наблюдается в следующих условиях после повторного приложения к одному и тому же чувствующему нерву более или менее длительных и значительных тетанизирующих раздражений, стало быть, при утомлении нервных центров, стоящих в ближайшем отношении к раздражаемому чувствующему

нерву. Но затем то же самое замечание может быть перенесено и на всю рефлекторную систему животного, именно когда она, вследствие повторных и частых раздражений, находится, с одной стороны, как бы в состоянии повышенной возбудимости, с другой — в состоянии быстрой истощаемости рефлекторного аппарата. Такого рода реакцию, наблюдаемую при раздражении чувствующего нерва, мы называем, в противоположность типичной, реакцией извращенной. Мы не приводим здесь примеров этого, потому что пришлось бы привести целый ряд последовательных миограмм (как это сделано в известной степени для стрихнинного отравления), где можно было бы проследить, как постепенно совершается указанное извращение в реакции. Но этот факт необходимо с настоятельностью отметить, потому что он указывает на то, как реакция одного и того же чувствующего нерва при одних и тех же физических условиях раздражения может существенно изменяться в своем характере, в зависимости от состояния нервных центров в данное время и от других предшествующих условий. Этот факт, как нам кажется, имеет большое теоретическое значение, указывая на то, что не только влияние какого-либо яда вроде стрихнина, но и все изменения, происходящие в центральной нервной системе под влиянием экспериментальных условий опыта, могут изменять глубоким образом рефлекторные реакции, наблюдаемые на животном.

V

Чтобы привести наблюдаемые нами разнообразные явления в деятельности рефлекторного аппарата к одному теоретическому освещению, нам представляется необходимым принять два следующие положения¹.

¹ Примечание редактора. В настоящей работе авторы устанавливают совершенно новый в физиологии факт, свидетельствующий о том, что возбуждение, возникающее в условиях эксперимента при раздражении того или иного центrostремительного нерва, а в естественных условиях при раздражении того или иного нервного рецептора, поступая в центральную нервную систему, характеризуется способностью широко распространяться в виде диффузной волны по всей нервной системе.

Опираясь на этот факт, А. А. Ухтомский впоследствии неоднократно развивал мысль о том, что нервную систему в физиологиче-

1. Возбуждение, возникающее в центральной нервной системе, способно в крайне широкой степени разливаться в ней по самым отдаленным ее частям. Стало быть, надо признать существование иррадиации возбуждений в центральной нервной системе гораздо более распространенным, чем это принимается обыкновенно.

Не говоря о давно известных явлениях, говорящих в пользу этого, как явления, описанные Экпер'ом и др. под именем «*Bahnung*», мы принимаем это положение и на основании тех опытов, которые описал один из нас¹ и затем констатировала в своих исследованиях г-жа Шишова². В самом деле, надо признать, что одна единственная волна возбуждения, приходящая в центральную

ском отношении следует представлять как своего рода диффузную нервную сеть, в которой элементы ее, образующие нервные клетки и нервные волокна как в центральной части, так и на периферии, составляют единое и неразрывное целое.

Если возбуждение, поступающее в центральную нервную систему из того или иного нервного рецептора, воспринимающего раздражения среды, способно в крайне широкой степени разливаться по всей нервной системе, то естественно ожидать, что на любое раздражение организм всякий раз должен отвечать некими хаотическими реакциями, в которые вовлекаются все органы, так или иначе иннервируемые нервной системой.

До этого в физиологии господствовало представление, согласно которому простой рефлекс осуществляется благодаря тому, что возбуждение проходит лишь через определенный сегмент нервной системы. Благодаря такой сегментарной реакции на раздражение рецептора отвечает лишь один эффекторный орган, причем предполагалось, что все прочие части нервной системы, и тем самым организм в целом, являются индифферентными и в этой реакции не участвуют (Ч. Шеррингтон, 1906). Каким же образом возбуждение, придя в центральную нервную систему и разливаясь в ней в виде диффузной волны, приводит в деятельное состояние лишь определенные нервные центры, в то время как другие отделы нервной системы под влиянием той же диффузной волны возбуждения не только не приводятся в деятельное состояние, но, более того, тормозятся ею?

Ответ на этот вопрос был получен в основных чертах в одной из главных работ А. А. Ухтомского, в его диссертации «О зависимости двигательных кортикальных эффектов от побочных центральных влияний» и позднее в учении о доминанте.

Следует отметить, что представление о диффузном проведении возбуждения не только не отрицает, а требует изучения специфических особенностей различных уровней центральной нервной системы.

¹ Введенский, Возбуждение и торможение в рефлекторном аппарате при стрихнинном отравлении, цит. выше.

² Работы физиологической лаборатории СПб университета, II год, стр. 185, СПб, 1907.

нервную систему, может обнаружить свое действие уже на нестрихнинизированном животном на очень отдаленных ее центрах, если эти последние были предварительно подготовлены к этому теми или другими влияниями: одним словом, здесь может наблюдаться то, что до сих пор считалось типичным лишь для отравления стрихнином или аналогичными ему ядами.

К принятию этого первого положения мы приведены тем, что оно проще всего объясняет самый первый отмеченный нами факт, что электрическое раздражение какого-либо чувствующего нерва сначала сказывается безразличным возбуждением разных антагонистических мышц. И это явление наблюдается не только при электрическом раздражении нервного ствола, но и при механическом, а также и при условиях спонтанного возбуждения животного.

2. Закономерная, так сказать, целесообразная, деятельность антагонистов вступает в свою роль лишь с того момента, когда один из антагонистических центров достигает уже более или менее значительной степени возбуждения.

Нам кажется, это положение вытекает с неизбежностью и наглядностью из тех фактов, которые приведены нами. В самом деле, мы видим, что экстензор начинает расслабляться (испытывает состояние торможения) лишь при условии, когда флексор развивает более или менее значительное сокращение. И мы отмечаем, что это наблюдается не только на нормальном животном, но и на стрихнинизированном: и тут экстензор испытывает состояние расслабления лишь при условии, когда флексо-ру удастся произвести сокращение более или менее значительной силы (рис. 1, 2, 3, 6, 7 и 8). Этим мы хотим сказать, что торможение экстензии связано с более или менее значительной высотой возбуждения центра флексии. И так как торможение экстензора достигает тогда резко выраженной формы, то мы можем отсюда прийти к заключению, что в иннервационном акте должны существовать условия, в особенности благоприятные для того, чтобы это тормозящее действие вступало в свою силу именно в такой выразительной форме. (Что касается обратного, т. е. влияния сокращения экстензора на торможение флексора, то в наших опытах для суждения

об этом не имеется достаточно данных, хотя имеются некоторые намеки. Поэтому мы будем говорить в дальнейшем только о влиянии флексии на расслабление экстензора.)

На этот раз мы не будем останавливаться над вопросом, где создаются условия для этих отношений между антагонистами, т. е. насколько они определяются периферическими влияниями, например, с чувствующих нервов самого флексора, его сухожилий и т. д. (вопрос, требующий совершенно специального экспериментального исследования), и насколько они определяются влияниями межцентрального характера. Что эти последние должны играть большую роль, это вытекает с несомненностью из того факта, что после перерезки чувствующих корешков, имеющих ближайшее отношение к данным рефлекторным центрам, основное отношение между реакциями антагонистов все еще сохраняется в довольно ясной форме. Однако эти вопросы мы оставляем открытыми.

Выставленные нами два положения не являются в их общей форме новыми в физиологической литературе. В самом деле, целый ряд исследователей наблюдал, что мышцы-антагонисты могут сокращаться и одновременно (Winslow, Duchenne, Brücke, Beaunis, Förster¹). С другой стороны, что сокращение одного из антагонистов сопровождается расслаблением другого, этот вопрос был предметом рассмотрения уже со времени Descartes и Ch. Bell'я. Наконец, он нашел очень детальную разработку в руках Sherrington'a.

Выставляя эти положения, мы хотим со своей стороны лишь определить точнее те условия, в которых, с одной стороны, проявляется одновременная сократительная деятельность антагонистов, и, с другой стороны, те условия, в которых антагонисты реагируют противоположными изменениями в своем функциональном состоянии. В этом смысле мы считаем наши положения имеющими свое специальное значение. Именно при нашей точке зрения примиряются в известной степени те противоречия, которые существуют у исследователей относительно

¹ Вопрос этот резюмирован у Beevor'a: Ueber die Koordination und Repräsentation der Muskelbewegungen im zentralen Nervensystem. Ergebnisse der Physiologie, VIII Jahrg., S. 326.

связи между сокращениями и расслаблениями антагонистических мышц. С другой стороны, становясь на точку зрения установленных нами фактов, мы можем, как нам кажется, примирить также два основных факта, относящихся к центральной иннервации, и, повидимому, совершенно исключают друг друга, именно — довольно распространенное иррадиирование здесь возбуждений по крайне разнообразным и отдаленным путям и, с другой стороны, возможность со стороны центральной нервной системы выполнения очень тонких координированных актов. Очевидно, в этом последнем случае должны играть громадную роль, с нашей точки зрения, те влияния, о которых говорит наше второе положение.

Это последнее положение прямо затрагивает вопрос о том, как представлять себе происхождение тормозящих влияний. Мы не беремся решать этот вопрос целиком и по существу, но желали бы высказать некоторые соображения, которые возникают ввиду наблюдавшихся нами явлений и которые были подсказаны в известной степени теоретическими соображениями, развитыми раньше одним из нас. Остановиться над этим вопросом нам кажется необходимым и для теоретического освещения наблюдавшихся нами фактов. Это в особенности представляется необходимым и ввиду того, что раздражение одного и того же чувствующего нерва при одних и тех же физических условиях может давать очень разнообразные и иногда противоположные эффекты, в зависимости от тех или других состояний животного, тех или других условий экспериментирования и т. д.

Переходя к рассмотрению этих условий, мы прежде всего останавливаемся над двумя наиболее выдающимися в наших глазах фактами: на нормальном животном при раздражении избранных нами нервов в резкой форме выступает расслабление экстензора, развивающееся в известной степени параллельно с усилением сокращений флексора; наоборот, на стрихнинизированном животном торможение экстензора ослабевает по мере развивающегося отравления, в то же время флексор все более и более теряет в своей способности отвечать сильными сокращениями и все более обнаруживает склонность впадать в состояние торможения, как о том говорят наши миограммы (рис. 13, 14).

Каким образом можно было бы толковать это изменение в характере реакции при переходе от нормы к животному, находящемуся под влиянием стрихнинного отравления? Нам кажется, мы не делаем никакой гипотезы, а просто формулируем наблюдаемые отношения, если мы скажем, что под влиянием стрихнинного отравления центр данного флексора становится все менее способным отвечать положительной реакцией и в то же время все легче впадает в состояние торможения (что косвенно должно отражаться и на тормозимости экстензора, если эта последняя обуславливается степенью развития флексии). Это последовательное изменение в реакции со стороны центра-флексора можно было бы объяснить таким образом. Стрихнин повышает в высокой степени возбудимость чувствующей половины рефлекторного аппарата и дальнейшую передачу возбуждений в центральной нервной системе вообще и в частности на двигательную половину рефлекторного аппарата, что признается почти бесспорно всеми физиологами. При этом условии возбуждения с известной рефлекторной дуги могут и должны приходить в известный двигательный центр (исключая из рассмотрения ради простоты промежуточные центральные образования) гораздо более сильными и, стало быть, более способными произвести здесь депрессию, если эту последнюю рассматривать, как это было предложено одним из нас, как состояние своеобразного стойкого и неколеблющегося изменения, развивающегося под влиянием возбуждений сильных (и достаточно частых). Таким образом, с этой точки зрения повышенное и облегченное распространение возбуждений в центральной нервной системе под влиянием стрихнинного отравления может повести, в конце концов, именно к ослаблению положительных реакций со стороны флексора. Но тогда, очевидно, возникает с неизбежностью вопрос: почему же то же самое стрихнинное отравление влияет на реакцию экстензора в совершенно противоположном смысле? Ближайший ответ на этот вопрос мы находим в том обстоятельстве, что как на нормальном, так даже и на стрихнинизированном животном торможение центра экстензии находится в ясной зависимости от силы флексорной реакции, и так как эта последняя теперь всегда более или менее ослаблена, то это обстоятельство и должно

на экстензоре выражаться именно в понижении эффектов торможения и вместе с тем в повышении сократительных реакций. Формулируя дело таким образом, мы говорим, конечно, только о центрах флексии и экстензии для тех мышц, которые мы изучали. Возможно, что на других рефлекторных аппаратах с другой структурно-функциональной организацией указываемые нами отношения могут быть совершенно обратными, так как, говоря таким образом, мы вовсе не хотим формулировать отношения для всех центров флексии и экстензии¹.

Идя от изложенного ближайшего толкования в область гипотез, можно предположить соответственно упомянутому вначале теоретическому представлению об от-

¹ Представляет интерес следующее обстоятельство. Если записывать рефлексы флексии на парах антагонистов:

- 1) *semitendinosus* и *vastus externus*,
- 2) » » *rectus femoris*,
- 3) » » *vastus medius*,

то можно усмотреть, что в первых двух случаях начальный подскок экстензора, предвещающий его расслабление и обозначенный нами как фаза а, будет получаться почти постоянно, как правило. Между тем в третьем случае этот начальный подскок наблюдается уже значительно реже: рефлекторное расслабление *m. vasti medii* часто наступает в тот же момент, как начинается сокращение *m. semitendinosi*.

Самое естественное предположение, которое возникает из этих сравнений, заключается в том, что мышцы *semitendinosus* и *vastus medius* являются более совершенными антагонистами, чем предыдущие пары мышц. В пользу этого говорит, повидимому, и анатомическое расположение этих мышц. *M. vastus medius* соединяет *tibia* и *os femoris* и действует только на одно коленное сочленение, тогда как *rectus femoris* и *vastus externus* соединяют *tibia* с костями таза и могут действовать на два сочленения: коленное и вертлюжное. Вследствие этого последние две мышцы могут действовать как синергисты *semitendinosi* по крайней мере в трех движениях: 1) при фиксировании в вертлуге ноги, выпрямленной в колене, 2) при сгибании ноги в вертлуге одновременно со сгибанием ее в колене, 3) при разгибании в вертлуге ноги, выпрямленной в колене. Из этих трех движений, в которых анатомические антагонисты могут действовать как функциональные синергисты, только третье приходится допустить для пары *vastus medius* и *semitendinosus*. Следовательно, *vastus medius* является функциональным антагонистом *semitendinosi* в большем количестве движений, чем *rectus femoris* или *vastus externus*.

Так как в нашей экспериментальной обстановке на миограммах отражаются по преимуществу центральные отношения антагонистов, мы приходим к тому заключению, что центральные иннервационные отношения мышц довольно строго соответствуют периферическим условиям их деятельности: из четырех экстензоров колена, входящих

носительной функциональной подвижности различных физиологических образований, что центр флексии обладает более низкой лабильностью, а центр экстензии — более высокой¹. С этой точки зрения центр флексии при стрихнинном отравлении под влиянием разливающихся в центральной нервной системе возбуждений и должен был бы легче впадать в состояние торможения, чем центр экстензии. Тогда могут заметить: почему же на нормальном животном может наблюдаться так легко и в такой выраженной форме торможение экстензоров? На этот вопрос мы в сущности уже ответили выше: надо полагать, что периферическими или, еще вероятнее, межцентральными отношениями обусловлено уже то, что сильное возбуждение флексора является моментом, создающим и сильное торможение центра экстензии; хотя бы этот последний обладал и более высокой лабильностью, тем не менее и он должен впадать в состояние угнетения под влиянием приходящих в него относительно сильных возбуждений.

С излагаемой точки зрения можно истолковать и те вариации в рефлекторных реакциях, которые мы описывали в главе IV для нормального животного.

В самом деле, миограмма рис. 15, напоминающая сеченовский рефлекс, объясняется сравнительно просто: здесь мы наблюдаем за время тетанизации чувствующего нерва флексию, более или менее подавленную, и она тотчас же усиливается по прекращении раздражения; в то же время экстензор сокращается, и параллельно с

в состав *quadriceps* в одних и тех же условиях тонуса и возбудимости, наиболее чистую картину рефлекторного торможения при рефлексе флексии склонен давать *m. vastus medius*, т. е. именно тот, который и по анатомическим отношениям наичаще является антагонистом *semitendinosi*.

Мы могли бы формулировать эти центральные отношения между антагонистами в том смысле, что центры, так сказать, наиболее полярные по своей функции в отношении к некоторому данному центру, испытывают и наиболее сильное торможение при возбуждении этого последнего. В такой общей форме это, конечно, только гипотеза, но, как мы думаем, гипотеза рабочая.

¹ Примечание редактора. К этому же выводу о более высокой лабильности центров разгибателей впоследствии пришел Бургибон (1923) и другие на основании данных измерений хронаксий на сгибателях и разгибателях ноги у человека.

пониженной реакцией флексора за время раздражения он даже усиливает постепенно свое сокращение; однако его сокращение тоже в резкой степени усиливается по прекращении тетанизации.

Толкование рис. 18 также представляется простым при изложенном взгляде: здесь мы видим в течение тетанизации сравнительно быстрое падение кривой флексора и параллельно с этим постепенно усиливающееся сокращение экстензора. Падение флексорной кривой в дальнейшем своем ходе может быть истолковано именно как результат торможения, развивающегося в центре флексии при продолжающемся действии тетанизирующих возбуждений.

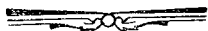
Очевидно, также легко объяснить и такие вариации в явлениях, как наблюдаемые на рис. 16. Здесь обе мышцы тормозятся за время раздражения и только по прекращении его обнаруживают более ясное положительное действие.

Более подробно следует остановиться на рис. 19. В нем антагонистические мышцы каждый раз обнаруживают резкую противоположность в своих реакциях — сильное сокращение флексора с одновременным столь же исключительным расслаблением экстензора и обратно — появление экстензии в моменты расслабления флексии. Но мы уже отметили существенное условие для происхождения этого явления. Как сказано было, оно заключается в том, что центр экстензора в таких случаях обнаруживает склонность поддерживать состояние значительного тонического сокращения в своей мышце. А, как известно уже со времени исследований Бубнова и Heidenhain'a¹, при этих условиях мышцы крайне легко впадают в состояние расслабления под влиянием уже слабых и разносторонних внешних воздействий. И это становится вполне понятным: известный аппарат, находящийся в состоянии постоянной и достаточно сильной деятельности, и должен легче впадать в состояние торможения, чем аппарат покоившийся и недейтельный. В самом деле предыдущее деятельное состояние, несомненно, должно ускорять наступление перехода от деятельности к торможению.

¹ Ueber Erregungs und Hemmungsvorgänge innerhalb der motorischen Hirncentren, Pflüger's Archiv, Bd. 26, S. 137, 1881.

Вместе с этим становятся понятными те явления, о которых мы говорили в конце предыдущей главы, именно: если повторно раздражать один и тот же чувствующий нерв одними и теми же индукционными токами, то с течением времени мы можем перейти к полному извращению эффектов. В самом деле, и на нормальном животном положительная реакция флексора должна с течением времени постепенно ослабевать, центр его все легче будет поддаваться тормозящему влиянию, а параллельно с этим все более и более должно выпадать тормозящее влияние флексии на экстензор и все более должна выступать положительная реакция со стороны этой последней мышцы.

В этой теоретической главе мы намечаем, но не даем в какой-либо окончательной форме схему для толкования изучаемых нами явлений. Действительно было бы преждевременно взять на себя эту последнюю задачу: явления центральной иннервации отличаются чрезвычайной сложностью и разнообразием; экспериментатор редко имеет дело с какой-либо простой рефлекторной дугой; всегда явления осложняются влияниями со стороны других нервных центров и притом изменчивыми состояниями тех и других. Однако представленную общую схему мы считаем полезным дать уже теперь. Дальнейшие исследования покажут, насколько эта схема должна быть дополнена или видоизменена; но в качестве направителя этих новых исследований она, несомненно, окажет очень важные услуги при анализе сложных явлений центральной иннервации.



СОДЕРЖАНИЕ

К истории возникновения учения о координационной деятельности центральной нервной системы. И. А. Аршавский	3
Н. Е. Введенский. О взаимных отношениях между психомоторными центрами	15
Н. Е. Введенский и А. А. Ухтомский. Рефлексы антагонистических мышц при электрическом раздражении чувствующего нерва	28

И

Редактор **М. Г. ДУРМИШЬЯН**

Техн. редактор **Т. И. Левина**

Корректор **М. Н. Веревкина**

Т05633. Подписано к печати 22/VII 1950 г. МН-51. Ф. б. 84/108/32 = 1,06 бум. л. — 3,48 п. л. + $\frac{1}{8}$ (вкл.). Уч.-изд. л. 3,60. Зн. в 1 п. л. 48 000. Тираж 5 000 экз. Цена 2 р. 20 к. Переплет 2 руб. Заказ 513.

Типография Государственного издательства медицинской литературы,
Москва, Ногатинское шоссе, д. 1