

А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р

ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ СССР

И М Е Н И И . М . С Е Ч Е Н О В А



Том XXXVIII, № 2

МАРТ — АПРЕЛЬ



ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР
МОСКВА 1952 ЛЕНИНГРАД

ВСЕСОЮЗНОЕ ОБЩЕСТВО ФИЗИОЛОГОВ, БИОХИМИКОВ И ФАРМАКОЛОГОВ

ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ СССР им. И. М. СЕЧЕНОВА

Основан И. П. ПАВЛОВЫМ в 1917 г.

Редакционная коллегия:

Д. А. Бирюков (главный редактор), Д. Г. Квасов (зам. главного редактора),
И. И. Голодов и Т. М. Турпаев (секретари), С. Я. Арбузов,
И. А. Булыгин, Г. Е. Владимиров, А. А. Волохов, В. Е. Делов,
В. С. Русинов, А. В. Соловьев



Н. Е. Введенский
(1852 - 1922)

ПОСВЯЩАЕТСЯ ПАМЯТИ
ВЫДАЮЩЕГОСЯ РУССКОГО ФИЗИОЛОГА
НИКОЛАЯ ЕВГЕНЬЕВИЧА ВВЕДЕНСКОГО
ОДНОГО ИЗ ОСНОВОПОЛОЖНИКОВ
ОТЕЧЕСТВЕННОЙ ФИЗИОЛОГИИ,
В СВЯЗИ СО 100-ЛЕТИЕМ СО ДНЯ РОЖДЕНИЯ

Научная общественность нашей страны отмечает в апреле месяце текущего года 100-летие со дня рождения выдающегося русского физиолога Николая Евгеньевича Введенского. Ученик и преемник И. М. Сеченова по кафедре физиологии в Петербургском университете, Н. Е. воспринял от своего учителя, открывшего явление центрального торможения, интерес к проблеме торможения. Разработке этой проблемы он посвятил значительную часть своей творческой жизни и создал новое учение о взаимоотношениях основных нервных процессов — возбуждения и торможения.

Уже в первом периоде своей научной деятельности Н. Е. Введенский сделал важное открытие, установив возможность применения телефона для выслушивания ритмов деятельности не только в мышцах, но и в нервах. Своими исследованиями в этом направлении Введенский на десятки лет опередил западноевропейскую науку, которая только значительно позднее, после введения в практику физиологических исследований капиллярного электрометра и струнного гальванометра, подошла к тем же вопросам, подтвердив основные результаты, ранее полученные Введенским.

Телефонические исследования Н. Е., проводившиеся преимущественно на нервно-мышечном аппарате, позволили ему проникательно вскрыть значение фактора времени в развитии элементарных процессов, лежащих в основе возбуждения. Так было создано им учение об относительной функциональной подвижности (лабильности) различных возбудимых образований (нерва, мышцы, концевых нервных аппаратов, нервных центров). И здесь Введенский намного опередил западную физиологию, которая только 20—30 лет спустя формулировала понятия, касающиеся значения фактора времени, и то не в отношении всего периода возбуждения, а только в применении к скорости возникновения возбуждения (хронаксия по Лапику, полезное время по Гильдемейстеру).

Венцом творческих исканий Введенского является, несомненно, его учение о парабиозе как о местном стойком возбуждении, утратившем способность распространяться. Понижая лабильность нервного проводника действием на него различными химическими и физическими агентами, Введенский устанавливает переходные стадии от полномерной распространяющейся волны возбуждения до застойного, локально ограниченного возбуждения, и это своеобразное возбуждение он рассматривает как реакцию более общую по сравнению с распространяющимся возбуждением. В возникновении очага парабиотического возбуждения Введенский и видит механизм торможения, проявляющийся каждый раз, когда сильные и частые раздражения действуют на малолабильный субстрат. Как пример физиологического парабиоза он рассматривает и те явления пессимума силы или частоты раздражения, которые были им установлены на нервно-мышечном аппарате еще в 1885 г. Признаки парабиотического состояния Н. Е. находит позднее и в деятельности центральных аппаратов.

Представления Введенского о взаимных переходах возбуждения и торможения в зависимости от лабильности субстрата, с одной стороны, и от частоты и силы действующего раздражения — с другой, позволяют понять генетическую связь между возбуждением и торможением и видеть в них различные проявления единого процесса.

Важной чертой в воззрениях Введенского является глубоко понимаемый им историзм в жизненных явлениях: в живой системе процессы протекают не изолированно во времени, но каждая данная деятельность несет на себе следы предшествующих деятельностей и влияет на последующие.

Великий Павлов высоко оценивал заслуги Н. Е. Введенского перед русской физиологией. По представлению И. П. Павлова, поддержанному другими академиками, Н. Е. был избран в 1908 г. членом-корреспондентом Академии Наук. В особенности конкретизировалась связь между двумя направлениями отечественной физиологии, когда в лабораториях Павлова было установлено, что и в высшей нервной деятельности животных наблюдаются в определенных условиях типичные стадии, установленные Введенским на двигательном аппарате.

Мы отмечаем юбилейную дату Н. Е. Введенского в годы, когда наша физиологическая наука, а вместе с ней и медицина успешно перестраиваются на материалистических основах павловской физиологии. Эта перестройка ставит определенные задачи перед проблематикой Введенского, которая в дальнейшем, как известно, была значительно расширена А. А. Ухтомским.

Продолжая изучение интимных механизмов перехода возбуждения в торможение в нормальных и патологических условиях, а также на разных уровнях развития организма, необходимо обратить специальное внимание на установление роли и значения открытых Введенским закономерностей в рефлекторной деятельности целостного организма. Тем самым проблематика Введенского—Ухтомского волеется в общее русло павловской физиологии, способствуя дальнейшему расцвету отечественной физиологии и неразрывно связанной с ней медицины.

К. Быков

НАУЧНАЯ ДЕЯТЕЛЬНОСТЬ Н. Е. ВВЕДЕНСКОГО И ЕЕ ЗНАЧЕНИЕ ДЛЯ РАЗВИТИЯ ПАВЛОВСКОЙ ФИЗИОЛОГИИ

М. И. Виноградов

Ленинград

Поступило 29 II 1952

Николай Евгеньевич Введенский по праву принадлежит к славной плеяде творцов русской физиологической науки, заложенной в своей первооснове И. М. Сеченовым и получившей столь блистательное развитие в трудах великого И. П. Павлова. Акад. К. М. Быков хорошо выразил ближайшую связь трех корифеев отечественной физиологии — И. М. Сеченова, И. П. Павлова и Н. Е. Введенского, — отметив, что на современном, павловском, этапе советской физиологии „исходным положением должно служить учение Сеченова—Павлова—Введенского о ведущем звене всех процессов, протекающих в целостном организме, а именно о нервном механизме, и о диктующем факторе поведения — условиях существования животного организма“¹.

Мировоззрение Н. Е. Введенского складывалось в 60—70-х годах прошлого века под влиянием передовой философии воинствующего материализма русских революционных демократов, боровшихся в естествознании против идеализма и фидеизма, а в политике — против царизма. Н. Е. Введенскому близки были общественные и философские воззрения А. И. Герцена, В. Г. Белинского, Д. И. Писарева, Н. Г. Чернышевского и Н. А. Добролюбова. Как известно, это получило отражение и в его общественной деятельности, приведшей его к трем с лишним годам царской тюрьмы по делу 193-х.

Если учесть условия формирования философского мировоззрения Н. Е. Введенского, то становится понятным, что по своим естественнонаучным воззрениям он должен был стать и действительно стал активным сочленом славного отряда русских биологов-материалистов, соратником И. М. Сеченова, И. П. Павлова, К. А. Тимирязева, И. И. Мечникова, А. О. и В. О. Ковалевских.

Будучи последовательным материалистом, Н. Е. Введенский считал всякое идеалистическое и механистическое уклонение тормозом, препятствующим развитию науки. В своем докладе, прочитанном на открытии I Съезда русских физиологов в 1917 г., Н. Е. Введенский с большой отчетливостью и убежденностью говорил о том, что накапливающиеся в физиологии факты говорят „против простого физико-химического или механического толкования жизненных явлений... Первоначальная физико-химическая схема жизни оказалась слишком тесной: при строгом применении она могла бы оказаться для физиологии прокрустовым

¹ К. М. Быков, Докл. на научн. сессии, посвящ. пробл. физиолог. учения акад. И. П. Павлова, Стеногр. отчет, 1950, стр. 20.

ложем. Конечно, материя живого вещества подчиняется тем же законам, которые установлены и для мертвой материи; но она представляет, кроме того, такие осложнения, вариации и направления, о которых не знает физика и химия, по крайней мере в их настоящем состоянии".¹ И еще раньше он писал: „Гордиев узел, предлагаемый натуралисту живой природой, не может быть разрушен каким-нибудь одним простым принципом, заимствованным из физики или химии".² По убеждению Н. Е. Введенского, ни витализм, ни механицизм не могут привести к разрешению сложных биологических вопросов и обеспечить творческое развитие науки. Общебиологическая точка зрения, по Введенскому, „требуется рассмотрения всякого физиологического явления, как выработавшегося в известных общебиологических условиях. С этой точки зрения функциональная деятельность является результатом многовековой деятельности живых организмов в известных условиях существования на земле, в условиях приспособления к окружающей среде и наследственной передачи приобретенных морфологических и физиологических свойств".³

Таким образом, в вопросах эволюционной теории Н. Е. Введенский стоял на передовых материалистических позициях русского естествознания. В то время как большинство зарубежных физиологов, стоявших на позициях вейсманизма, пыталось трактовать причины эволюционного процесса идеалистически, в духе автогенеза, Введенский указывал, что движущим фактором эволюции являются противоречивые взаимоотношения между организмом и его средой. „Вот что типично, — писал Введенский, — чрезвычайная отзывчивость живого организма на всякие переживания рядом с его устойчивостью в основных отправлениях и целесообразностью деятельностей в смысле сохранения индивида и рода. В то же время живое вещество рядом с устойчивостью его основных родовых свойств способно, однако, к известной условной изменчивости, в зависимости от изменения внешних условий. Нисейские исследования... указывают, что, изменяя условия существования в двух-трех поколениях, можно достигнуть того, что соответственно новым условиям в организмах образуются новые предрасположения, навыки и даже видимые морфологические изменения, способные передаваться далее по наследству".⁴

Материалистическое разрешение с позиций дарвинизма получает у Н. Е. Введенского и вопрос о биологической целесообразности. Он рассматривает последнюю как результат длительного исторического приспособления организмов к определенным условиям их существования, отмечая, что „чем дальше углублялось физиологическое исследование, тем более являлось необходимым считаться с двумя фактами: с приспособляемостью живого вещества к условиям его существования и с целесообразностью отправления в интересах поддержания жизни индивида и жизни вида".⁵ Учитывая эволюционное развитие животного и растительного мира, следует „рассматривать приспособляемость и целесообразность уже не как метафизические понятия, но как свойства, выстраданные живыми организмами в многовековой борьбе за существование и передаваемые по наследству".⁶

¹ Н. Е. Введенский, Русск. физиолог. журн., т. I, в. 1—2, 1917, стр. 98, 100.

² Н. Е. Введенский, Собр. соч., т. IV₁, 1935, стр. 133.

³ Н. Е. Введенский. Предисловие (см.: Курс физиологии животных и человека по лекциям проф. Н. Е. Введенского. Сост. студенты Д. Рудзат и Л. Паутов. На правах рукописи. СПб., 1913 и 1914).

⁴ Н. Е. Введенский, Русск. физиолог. журн., т. I, в. 1—2, 1917, стр. 99, 100.

⁵ Там же, стр. 98.

⁶ Там же.

Главным делом жизни Н. Е. Введенского, которому он предавался с неистощимой энергией и в котором достиг огромных успехов, были исследования в области физиологии нервной деятельности. Свой научный путь он начал еще студентом, работая под непосредственным руководством и по заданиям И. М. Сеченова. Первые же результаты исследований молодого сотрудника Сеченова дали замечательные по тому времени результаты и, вероятно, внутренне определили его интересы на дальнейший период. Как высоко оценивал их Сеченов, видно из того, что сразу же в 1878/79 учебном году, он представил на соискание премии в память I Съезда русских естествоиспытателей и врачей обе первые работы Введенского: „О дыхательной периодичности и иннервации дыхательных движений *Ranae temporariae*“ и „О влиянии света на возбудимость животных“. Второе исследование было тотчас же опубликовано в виде краткого сообщения,¹ первое же, видимо, подверглось тщательной обработке и появилось в печати несколько позже (1881) и под другим, более простым заглавием: „О дыхании лягушки (*Rana temporaria*)“.²

Однако первое название этой работы Введенского представляет интерес особенный: оно прямо указывает на то, что в основу исследования был положен сеченовский замысел. Это ведь было в ту пору, когда у Сеченова, несомненно в связи с его обширными исследованиями по химии дыхания, поднимался интерес к периодическим процессам в продолговатом мозгу, приведший к открытию явления периодического возникновения электрических колебаний в мозговом стволе. Отсюда — и тема для Введенского: каково значение этих регулярных подъемов центральной деятельности, в каком отношении они находятся к периферическим иннервациям?

Введенский превосходно разрешил поставленную ему Сеченовым задачу. Наиболее важный общий результат его исследования лучше всего выразить его же словами: „Когда оба блуждающих нерва или оба верхнегортанных нерва находятся в тоническом возбуждении, то краткое умеренное раздражение в это время чувствительных нервов дает такой же результат, как если бы раздражение наносилось самим тонически возбужденным нервам“.³ Таким образом, предварительная установка центров продолговатого мозга на ту или иную реакцию предопределяет направление рефлекторных эффектов от различных поступающих извне раздражений. Это есть следствие длительно поддерживаемого тонического возбуждения. Им определяется повышенная реактивность центров в сторону определенного эффекта.

Смысл этого замечательного наблюдения раскрылся значительно позднее, а в то время оно не привлекло внимания физиологов, да и сам Введенский в дальнейшем не возвращался к его детальному анализу. Глубокий интерес к такого рода явлениям возродился только тогда, когда начал свой великий путь И. П. Павлов, не уставший подчеркивать значение „очень возбудимого состояния известного пункта центральной нервной системы“ как важнейшего условия образования условного рефлекса. А еще позже А. А. Ухтомский отметил факт Введенского как хронологически первый пример доминанты.

Другая работа молодого Введенского показала, что такая длительно повышенная возбудимость в центрах (спинно-мозговых) может создаваться слабыми подпороговыми влияниями среды, например действием света. Если расположить лягушку так, что одна сторона ее будет

¹ Н. Е. Введенский, Собр. соч., т. I, 1951, стр. 125.

² Там же, стр. 126.

³ Там же, стр. 139.

освещена дневным диффузным светом, а другая затемнена, то определение рефлекторной возбудимости лапок лягушки покажет повышенную раздражительность освещенной лапки и пониженную возбудимость затемненной лапки. Насколько повышается раздражительность в одной лапке, настолько она понижается в другой. Этот факт приобретает интерес еще и потому, что он является одной из первых демонстраций реципрокных отношений в центральной нервной системе, что было впоследствии подробнее показано Введенским для коры головного мозга в условиях электрического раздражения.

Следующей работой Введенского были телефонические наблюдения „над гальванической мышечной активностью во время произвольного тетануса“ (1882),¹ после чего он глубоко входит в изучение периодики нервных процессов на изолированном нервно-мышечном препарате. Законен вопрос, почему и как, начав с исследований в области центральной нервной системы, Введенский затем надолго остановил свое внимание на изучении деятельности относительно элементарного периферического прибора. Восстановить ход его мыслей сейчас, конечно, нельзя, а сам он никогда об этом не говорил. Зная, однако, обстановку работы Введенского и общий смысл сеченовских заданий, можно догадываться, что на очередных работах его объединялись искания и учителя и ученика — Сеченова и Введенского. Для Сеченова, уже открывшего к тому времени периодические изменения электрического состояния мозга и торможение их внешними раздражениями, было важно расследовать отражение этих явлений в деятельности исполнительного прибора, почему он и предложил Введенскому исследовать ритмы возбуждения при волевом сокращении мышц у человека. Однако Введенский вскоре обнаружил, что характер работы мышечного, так же как и нервного субстрата чрезвычайно своеобразен и проанализировать его в условиях сложной физиологической системы затруднительно. С другой стороны, стали обнаруживаться, в зависимости от ритма раздражения, явления угнетения деятельности, которые в свете открытых Сеченовым процессов торможения приобретали принципиальное значение. Проникнуть в сущность всех этих состояний, в их физиологические механизмы, по ограниченности тогдашних методов исследования целостного организма, было нельзя, и Введенский предпринимает далекую экскурсию в область периферической иннервации, в изучение явлений в более простых условиях и на более простых объектах с тем, чтобы затем снова вернуться к исследованию центральных процессов. Так можно, на наш взгляд, понять путь Введенского, начавшийся с заданной Сеченовым проблемы колебательной природы натурального возбуждения, продолжавшийся в этом плане десятилетия и приведший к открытию ряда общих закономерностей основных нервных процессов.

Излагая основные этапы развития учения Н. Е. Введенского, мы должны прежде всего задать себе вопрос: какова была главная мысль его, что именно явилось ведущим во всех экспериментальных и теоретических исканиях этого замечательного физиолога? На это можно ответить так: наиболее общая и принципиальная мысль Введенского, сопутствовавшая ему на всем его творческом пути, заключалась в том, что основные нервные процессы — возбуждение и торможение — в их взаимосвязи и взаимозависимости определяются, с одной стороны, меняющимся по ходу деятельности функциональным состоянием рабочего органа и, с другой стороны, внешними воздействиями, имеющими различные количественные и качественные характеристики.

¹ Н. Е. Введенский, Собр. соч., т. I, 1951, стр. 168.

Плодотворная разработка этой общей проблемы требовала прежде всего, чтобы был правильно избран ведущий критерий для точной характеристики функционального состояния возбудимого образования. Н. Е. Введенский пронизательно усмотрел этот критерий в колебательной природе натурального возбуждения, и все, что мы знаем о конкретном содержании учения Введенского, в конечном счете исходит именно отсюда, все связано с раскрытием роли этого основного критерия состояния ткани. И когда мы подойдем к замечательным работам Введенского, открывающим новую область стойкого возбуждения неколебательного характера, то увидим, что и это, в конце концов, явилось результатом разработки проблемы о колебательной природе возбуждения.

К этой проблеме физиологическая наука подошла уже давно, но только И. М. Сеченову и Н. Е. Введенскому выпала честь дать первые бесспорные и прямые доказательства прерывистости естественного возбуждения.

Исследования Сеченова над периодически возникающими потенциалами мозга и открываемые ими перспективы развития учения о ритмах возбудительного процесса обладали для вдумчивого физиолога огромной убеждающей силой, и неудивительно, что они, по существу, определили творческий путь ближайшего ученика и преемника Сеченова — Н. Е. Введенского — одного из крупнейших и оригинальнейших творцов физиологической науки, намного опередившего современников. Именно Введенский сумел глубоко понять замечательные факты и предвидения Сеченова в этой области и выработать, отправляясь от них, законченную концепцию, в основу которой легли многочисленные и глубокие исследования над ритмической активностью возбудимых тканей. Вклад, сделанный в науку Введенским, — яркое проявление творческой русской научной мысли. Вместе с тем не подлежит сомнению решающее влияние Сеченова на все направление научного творчества Введенского. Н. Е. Введенский — весь от Сеченова и по острой наблюдательности, и по строгости и независимости мысли, и по склонности к точной физиологической метрике, словом по всему стилю своего научного творчества.

Год, когда Введенский приступил к своим телефоническим исследованиям, стал непосредственным началом того славного пути, которым он шел в течение последующих 40 лет, и вместе с тем началом новой линии в нашем познании физиологических механизмов возбуждения и торможения.

Введенский начал физиологические наблюдения с помощью телефона в 1882 г.¹ Разработанная и примененная им тонкая методика и высокое экспериментальное искусство позволили ему сделать открытие огромной важности, ставшее, в сущности говоря, отправной точкой всего его дальнейшего творческого пути и, следовательно, фактическим началом того, что в дальнейшем составило содержание его учения.

Оказалось, что, вопреки господствовавшим тогда воззрениям, мышца способна воспроизводить ритм возбуждений, выслушиваемый с помощью телефона в виде музыкального тона, изохронно с раздражением лишь при относительно низких значениях его: 20—50 в 1 сек. При частотах раздражения 100—200 в 1 сек. можно слышать лишь начальный музыкальный тон, быстро трансформирующийся в тон на октаву ниже. Эти факты привели Введенского к решающему выводу об ограниченной способности мышцы воспроизводить периодические вибрации, о наличии

¹ Н. Е. Введенский. Телефонические исследования над электрическими явлениями в мышечных и нервных аппаратах. СПб., 1884.

для мышцы своих собственных условий периодики возбуждения: когда число поступающих импульсов становится большим, „она начинает сливать их в периоды более продолжительные, чем период самих импульсов“.¹ Иначе обстоит дело для нерва. Телефонический метод позволил Введенскому впервые в истории физиологии дать прямое доказательство колебательного характера его активности и установить, что нерв далеко оставляет за собой мышцу по способности к изохронному воспроизведению ритма раздражения: устойчивый музыкальный тон наблюдается в этом случае и при 250 раздражениях в 1 сек. Таким образом, мышца и нерв резко различаются по своим ритмообразовательным характеристикам, и нет никакой возможности судить о периодике одного образования по периодике другого. Этот вывод решительно отвергал общепринятое в то время убеждение об обязательной изохронности работы нерва и мышцы (Гельмгольц).² Проблема колебательной природы как искусственного, так и естественного возбуждения (Введенским была впервые доказана колебательная природа волевого сокращения) ставилась наблюдениями и выводами Введенского на совсем новую почву с широчайшими перспективами для анализа действительного многообразия проявлений двигательной деятельности.

Важно отдать себе полный отчет в принципиальном содержании телефонических исследований, так как именно в них истоки того, что впоследствии составило ведущую концепцию монистического учения Введенского о функциональной подвижности (лабильности) возбудимых образований. Именно эти телефонические данные с неизбежностью вынуждали ставить более общий и принципиальный вопрос: каким образом в гетерогенной (и гетерохронной) физиологической системе более протяженные во времени последовательные возбуждения одних ее элементов (мышцы) сочетаются с возбуждениями относительно более высокого ритма, притекающими по нервным проводникам, то обеспечивая полноценный рабочий эффект, то приводя к трансформации возбуждений и спадению эффекта вплоть до полного его угасания? Можно догадываться, что именно тогда, в начале 80-х годов, и был поставлен этот кардинальный вопрос, быть может в несколько иной формулировке, но несомненно в этом смысле, ибо отсюда, от этого вопроса — весь Введенский.

Мысли и ожидания, возникшие по поводу телефонических исследований, диктуемая ими проблема общего значения уже через два года получили глубокое освещение в классическом труде Введенского о тетанусе (1886).³ Именно здесь впервые были установлены на исполнительской части двигательного аппарата детальные условия оформления противоположных эффектов и намечено принципиальное решение проблемы. Фактическая основа этого решения заключалась в разработке установленного Введенским парадоксального явления: сильное или частое раздражение нерва вызывает при определенной длительности действия быстрое падение тетануса, при ослаблении или урежении раздражения мышечные сокращения усиливаются. Подробнейший экспериментальный и теоретический анализ соотношения между силой и частотой раздражения, с одной стороны, и характером ответной реакции — с другой, показал, что результат представляет собой лишь иное (сократительное) выражение того же самого факта (различной способности воспроизводить ритмы возбуждения разными физиологическими

¹ Н. Е. Введенский. Телефонические исследования над электрическими явлениями в мышечных и нервных аппаратах. СПб., 1884, стр. 26.

² Н. Helmholtz, Arch. f. Anat. u. Physiol., 766, 1864.

³ Н. Е. Введенский. О соотношениях между раздражением и возбуждением при тетанусе. СПб., 1886.

приборами), который лежал в основе прежних телефонических исследований.

В гетерогенной системе, какою является система нерв—мышца, второе (мышечное) звено оказывается более инертным, менее способным воспроизводить высокие ритмы возбуждений, поступающих с нерва. Спрашивается: когда с нерва поступают ряды импульсов различной частоты, то чем, какими условиями определяется конечный эффект? Введенский дает на это такой ответ: осуществится ли положительная рабочая реакция или она будет отсутствовать, конечный результат определится соотношением интервалов раздражения, с одной стороны, и периодов возбуждения—с другой. По словам Введенского, „при явлениях тетануса все дело сводится к периоду возбуждения“, причем „период возбуждения весьма часто вовсе не есть период раздражения“.¹ В зависимости от определяемого физиологическим интервалом взаимовлияния импульсов возбуждения, будут создаваться то благоприятные условия для передачи возбуждения с нерва на более инертный мышечный прибор, то неблагоприятные. Именно, умеренные силы и частоты раздражения дают высокие сокращения (реакция оптимум), а высокие частоты и большие силы раздражения снижают мышечную реакцию до полного ее исчезновения (реакция пессимум); и каждый раз, как раздражение снижается до района оптимума, вновь будут возникать тетанические реакции. Закон оптимума, открытый Введенским, действителен не только для частного случая—реакции нервно-мышечного аппарата: он оказывается общебиологическим законом, проявляющимся везде, где дело идет о смене интенсивности раздражающего воздействия. Таким образом, характер реакции определяется соотношением частот и сил раздражения, с одной стороны, и периодом отдельных возбуждений, с другой стороны; полномерная тетаническая реакция будет результатом определенного, наиболее выгодного соотношения этих факторов, а угасание реакции оказывается лишь качественной модификацией процесса возбуждения.

Пожалуй, наиболее своеобразной и принципиальной чертой концепции Введенского является решительный отказ от того имеющего и сейчас хождение в физиологии взгляда, что реальный процесс возбуждения можно полностью понять, отправляясь от постоянной в своих характеристиках одиночной, элементарной волны возбуждения: одиночная волна, одиночный импульс и есть-де тот самый ключ, которым открывается тайна комплекса возбуждений любой сложности, стоит только допустить, что этот последний является результатом простого суммирования и суперпозиции одиночных, неизменных волн, что каждый такой одиночный акт ведет себя и в сложном комплексе так, как будто он протекает совершенно изолированно. Примером этой чисто механистической установки в физиологии является, как известно, гельмгольцевская теория тетануса. Между тем, в условиях естественного, даже самого краткого возбуждения мы обычно имеем дело не с одиночной элементарной волной, а с ритмическим рядом волн большей или меньшей сложности. Поэтому всякие операции с искусственно выделенной постоянной единицей, не имеющей себе места в действительности, не закономерны. Отлично понимал это Введенский уже в начале своей деятельности: для него реален и подлежит специальному изучению не абстрактный одиночный импульс, а ритмический ряд импульсов, в котором каждая составляющая не является неизменной в своих характеристиках единиц, но закономерно изменяется, испытывая на себе влияние предшествующих составляющих и сама влияя на последующие. Отсюда следует,

¹ Там же, стр. 316.

что естественный сложный ансамбль возбуждений подлежит самостоятельному изучению как целостное явление, обладающее своими собственными закономерностями протекания, не выводимыми из характеристик всегда неизменных составляющих „классической“ физиологии. Вот почему явление суперпозиции „ни в каком случае нельзя целиком сводить к складыванию двух механических эффектов“.¹ Общую теорию тетануса можно строить, только принимая во внимание „полярные действия каждой предшествующей волны возбуждения на последующую в тетанизированной мышце“.² По Введенскому, за каждым отдельным возбуждением следует сначала фаза пониженной возбудимости (рефракторная), а затем фаза повышенной впечатлительности к последующим раздражениям (впоследствии он назвал ее экзальтационной). Закон оптимума и предусматривает тот случай, когда каждое последующее, умеренное по силе раздражение падает на экзальтационную фазу, отчего суммированный эффект может значительно превысить ту величину тетануса, которая предусматривается механистической схемой Гельмгольца. Напротив, чрезмерно сильное раздражение или пришедшее слишком рано после предыдущего произведет угнетающий эффект (пессимум).

Значение принципиальной установки молодого Введенского велико еще и потому, что она вплотную подводит его к другому положению огромной важности. Как было сказано, физиология XIX в. в анализе сложных физиологических явлений возбуждения прибегала к простым закономерностям классической механики и геометрии, предполагая неизменность элементов процесса, независимость их от текущих состояний системы, от истории системы. Эта механистическая (и метафизическая) точка зрения, этот принципиальный историзм в понимании физиологических событий абсолютно чужды Введенскому. Принимая взаимовлияние импульсов в естественном ритмическом ряду и результирующую изменчивость конечных эффектов, он неизбежно должен был притти к представлениям, обратным тем, каких держались виднейшие представители физиологической науки, — к признанию принципиальной изменчивости самой возбудимой системы по ходу ее рабочего действия.

Необыкновенно богатый фактическим содержанием и теоретическими выводами труд Введенского о тетанусе, быть может, наиболее ярко демонстрирует одну из драгоценных особенностей его творческого метода — умение в малом факте усмотреть большое и принципиальное. На всем его славном пути проявляется эта характерная черта: способность вскрыть общие закономерности там, где для инертного, консервативного ума — лишь „феномен“, — исключительность, коей следует пренебречь в угоду господствующей теории, поддерживаемой авторитетами. Как писал Введенский несколько позже (1901): „Существовало не только в физиологии, но и в других науках, изучающих явления более простые, немало общих формул, которые в силу их простоты держались иногда долго и находили обширное распространение, а потом оказывались и несодержательными по существу и, главное, не отвечающими широкому фактическому материалу. По отношению к биологическим явлениям надо быть в этом случае в особенности осторожным. Здесь нет в действительности мелочных явлений или незначущих частных“.³ „Поэтому кажущиеся мелочи могут иногда играть очень важную роль, и пока их смысл и место не

¹ Н. Е. Введенский. О соотношениях между раздражением и возбуждением при тетанусе. СПб., 1886, стр. 256.

² Там же, стр. 333.

³ Н. Е. Введенский, Собр. соч., т. IV₁, 1935, стр. 108.

определены, нельзя говорить, что мы овладели явлением, что оно подведено под известный закон".¹ В науке, учил Введенский, нет малого: то, что сегодня кажется незначущей частностью, в следующий момент может стать ведущим звеном. Теория не должна быть шорами на глазах ученого. Она помогает ставить вопросы, но она не должна мешать оценке по существу фактов, когда они выходят из границ, предусмотренных ею. Надо сметь пересмотреть теоретическую концепцию ради реальности, уметь видеть реальные закономерности, давать им предпочтение перед претензиями своей теории. Введенский так и поступал на всем протяжении своего научного пути, и в этом проявлялась столь типичная для него и столь плодотворная смелость новаторской теоретической мысли.

В учении о тетанусе Введенский в самом деле заложил краеугольный камень своей глубокой концепции об основных функциях возбудимых образований. Однако потребовалось шесть лет для того, чтобы мысли и предвидения его были доведены до полной ясности и получили достаточно точное и строгое выражение (1892).² Это коснулось прежде всего того особого состояния, исходного для его экспериментальной и теоретической разработки, которому он присвоил название пессимального состояния. Теперь, в окончательном представлении оно определилось как состояние торможения, и уже отчетливо обозначилась та связь, которая существует между явлениями торможения и явлениями возбуждения. Это было заключение огромного принципиального значения. Исследование физиологических ритмов приводило к неизбежному заключению, что невозможно понять все многообразие реакций двигательного прибора — от мощного тетануса до полного торможения, — если не подойти к ним с единым критерием. С характерной для него самостоятельностью и смелостью мысли Введенский пошел вразрез с уже прочно установившимся в зарубежной физиологии представлением о принципиальной противоположности процессов возбуждения и торможения, настаивая на генетической связи между ними.

Мысль о едином критерии функциональных состояний Введенский пронес от телефонических исследований к учению о тетанусе и, наконец, в 1892 г. придал ей окончательную формулировку. В самом деле, уже в ранних исследованиях внимание его привлекало то, что звенья сложной физиологической системы различаются по своей способности воспроизводить ритмы притекающих возбуждений. В учении о тетанусе Введенский, углубив и расширив свои наблюдения, обозначил эту способность применительно к мышце как степень ее подвижности. Наконец, в окончательной форме она определилась как ведущий критерий функциональных состояний — физиологическая лабильность (функциональная подвижность) возбудимых образований, и был сформулирован закон относительной лабильности, управляющий как проявлениями, так и остановкой функциональной активности. „Под именем лабильности я понимаю большую или меньшую скорость элементарных реакций, сопровождающих рабочую активность. Чтобы упростить дело, я принимаю за меру лабильности наибольшее число электрических осцилляций, которое может воспроизводиться данным физиологическим прибором в секунду в полном количественном соответствии с ритмом максимальных раздражений“.³ Именно закон относительной лабильности нервно-мышечного прибора регулирует все явления, вызываемые электрическим прерывистым раздражением,

¹ Там же, стр. 86.

² N. E. Wedensky, Arch. de physiol. norm. et pathol., 1892, № 1, стр. 50—59.

³ Там же.

будут ли это эффекты рабочей активности или ее остановка в состоянии торможения. Когда стимуляция нерва учащается до пессимума, сохраняя прежнюю силу, нервные окончания впадают в состояние полной невозбудимости; мышца в этот момент становится недоступной для импульсов с нерва, расслабевает полностью и переходит к восстановлению своих сократительных сил. Наибольшей лабильностью (скоростью элементарных реакций) обладает нерв; дальше последовательно идут: мышца, нервные окончания в мышце, нервные центры.

Судьба конечного результата возбуждения будет определяться временными характеристиками возбуждения в соседствующих звеньях проводящей системы. Все качественное многообразие функциональных проявлений (от экзальтации до торможения) в конечном счете определится тогда большей или меньшей способностью субстрата осуществлять реакцию синхронно с ритмом подходящих к нему импульсов, т. е. лабильностью его.

Таким образом, по Введенскому, торможение на нервных путях есть модификация и продукт возбуждения, и качественная противоположность во внешних эффектах отнюдь не скрывает в себе качественной противоположности осуществляющих их физиологических механизмов. Монолитная монистическая концепция Введенского является бесспорно одним из крупнейших достижений физиологии.

Только теперь, при современном состоянии физиологической науки мы можем в достаточной степени оценить всю глубину и перспективность поднятого Введенским идейного массива. Но в его время идеи его оказались не по плечу современникам и не вызвали того внимания, на которое они бесспорно имели право рассчитывать. Мало того, даже в собственной лаборатории Введенского они долгое время лежали под спудом, замещенные общераспространенной концепцией возбудимости, и только в 1927—1928 гг. А. А. Ухтомский вновь „открыл“ все решающее значение лабильности для идейного содержания учения Введенского.

Если бы мы пожелали отдать себе отчет в общефизиологическом смысле концепции лабильности, то выразили бы его следующим образом: лабильность — это решающий фактор взаимодействия возбудимых систем, лежащий в основе всякого рода регуляций, как периферических, так и центральных. Характерное различие уровней лабильности для разных звеньев сложной физиологической системы оказывается не помехой, но необходимым условием регуляции процесса возбуждения. В особенности теперь становится очевидным, что регуляционные процессы облегчения и торможения наилучшим образом развертываются на фоне сравнительно низкой лабильности, тогда как высокие уровни лабильности необходимы там, где дело идет лишь о достаточно точном воспроизведении однажды заданных ритмов деятельности; такой прибор должен, естественно, обладать достаточно широким диапазоном лабильности и безотказно продвигать вперед заданное ему до конечного выражения.

Возникает вопрос: если отдельные звенья сложной физиологической системы так сильно разнятся по свойственным им уровням лабильности, то каким же образом осуществляется нормальный процесс беспрепятственного продвижения возбуждения по подобной гетерогенной системе? Как известно, Л. Лапик впоследствии усмотрел решение этого вопроса в признании закона изохронизма, т. е. обязательности относительного равенства хронаксий проводящих участков. Учение Лапика о хронаксии, также предусматривающее значение фактора времени для течения физиологических событий, в некоторых отношениях близко

учению о лабильности, но приоритет Введенского странным образом был признан Лапиком только в 1935 г. на XV Международном конгрессе физиологов, хотя специальная статья Введенского о лабильности была напечатана в наиболее распространенном французском физиологическом журнале в 1892 г. Однако положение об изохронизме не является исчерпывающим, так как оно основано, в первую очередь, на постоянстве средней характеристики возбудимого участка системы и не предусматривает широкой изменчивости ее.

Классическое учение о лабильности отвечает на поставленный вопрос так. Когда осуществляется нормальное возбуждение, дело идет вовсе не об использовании всего намеченного запаса лабильности отдельных звеньев системы. Напротив, рабочий процесс, приводящий к положительному эффекту возбуждения, довольствуется обычно относительно низким уровнем лабильности, отнюдь не предельными его значениями: нормальная деятельность физиологических аппаратов, по Введенскому, „обходится очень скромными частотами“.¹ Однако нормальное проведение возбуждения может осуществляться и в том случае, когда ритм приходящих импульсов превышает наличную физиологическую подвижность звеньев. Дело в том, и это с новой стороны раскрывает нам концепцию лабильности, что лабильность не есть раз навсегда закрепленная параметрическая характеристика ткани, но закономерно изменяется в зависимости от условий осуществления акта возбуждения. „Одна из наиболее существенных для нашей школы теорем, — писал А. А. Ухтомский, — заключается в положении, что лабильность ткани есть величина изменчивая и, притом, на ходу реакции, то есть под влиянием приходящих импульсов. Покамест не понятна и не принята эта теорема, до тех пор не усвоено учение Введенского“.² В зависимости от условий, — например при набегах слишком частых импульсов на малоподвижное, высокоинертное звено системы, — физиологические интервалы могут затягиваться, лабильность снижается, что приведет к угасанию рабочего эффекта. Это — та именно область изменчивости системы, в которой преимущественно работал Введенский. Но при других условиях — при умеренном повышении ритма стимуляции и настаивании на нем — физиологический прибор способен поднять свою подвижность на ходу реакции и воспроизводить ритмы возбуждений, казавшиеся ранее предельными и невоспроизводимыми. Это — та область изменчивости физиологической системы, которую в особенности раскрыл нам А. А. Ухтомский под именем „усвоения ритма“ (1928). Следует, впрочем, указать, что в отношении мышц возможность изменения (увеличения) ее подвижности в процессе деятельности была предусмотрена Введенским еще в 1886 г., когда он отметил, что „простое мышечное сокращение во время тетануса может протекать в 10 раз скорее, чем одиночное максимальное сокращение“.³ Совершенно очевидно, что повышение лабильности проводящего участка под влиянием и по поводу притекающих импульсов существенно увеличивает диапазон используемых лабильностей и в широкой степени способствует приравниванию их друг к другу для обеспечения беспрепятственного проведения возбуждений в гетерогенной физиологической системе. Именно сдвигаемость лабильностей в ту или другую сторону позволяет синхронизировать деятельность системы, давая им определенную направленность для выполнения конкретного рабочего задания.

¹ Н. Е. Введенский, Собр. соч., т. IV, 1935, стр. 116.

² А. А. Ухтомский, Физиолог. журн. СССР, т. XVI, 1933, стр. 64—65.

³ Н. Е. Введенский. О соотношениях между раздражением и возбуждением при тетанусе. СПб., 1886, стр. 280.

В представлении о широкой изменчивости лабильности заложено, однако, большее, нежели только решение регуляционной задачи. В общем и принципиальном своем значении это положение является конкретным выражением основной мысли Введенского, что отправление органа есть функция от его текущего состояния. Ее же подразумевает и утверждение его, что оптимум и пессимум силы и частоты раздражения суть понятия относительные, имеющие значение для данного, определенного состояния мышцы и изменяющиеся в зависимости от изменений способности ее к деятельности. Эволюционная точка зрения, предусматривающая значение истории, пережитой и переживаемой физиологической системой, для направления рабочего эффекта в ту или другую сторону, нашла себе полную и обоснованную реализацию в учении Введенского.

Проблема соотношения между положительным проявлением ритмической активности и остановкой ее продолжала глубоко интересовать Введенского и после того, как им был установлен закон относительной лабильности возбудимых образований. Пожалуй, она стала волновать его теперь еще больше, но и совсем по-другому. Ведь то, что им было сделано до сих пор, сводилось, главным образом, к утверждению и обобщению фактов оптимальных эффектов возбуждения и тормозных состояний, по поводу раздражений определенных количественных характеристик, и к выяснению условий образования феноменов. Но простое обобщение новых и своеобразных фактов, даже выраженное в форме эмпирической закономерности, еще не было полноценной теорией и не могло в достаточной мере обеспечить предвидение событий и управление ими. Чтобы превратить эмпирическую закономерность в разработанную теорию, надо было проникнуть в природу охватываемых ею состояний и прежде всего тех, которые были раскрыты и обозначены Введенским как состояния пессимум—торможение.

Правда, как мы видели, он уже установил тесную зависимость торможения от возбуждения по определенным количественным характеристикам, но характер этой зависимости продолжал оставаться очерченным очень расплывчатыми контурами; в смутных еще очертаниях провидел Введенский все своеобразие будущего решения задачи, ставшее величайшим памятником мощи его творческой мысли.

Первоначальная, еще ориентировочная наметка решения все время мучившей его задачи, видимо, зрела еще в пору работы над тетаническими эффектами мышцы и связывалась в его уме с электротоническими состояниями ткани, возникающими при определенном соотношении двух следующих друг за другом волн возбуждения, когда „это соотношение не выражается уже никакими внешними эффектами возбуждения, переходит, так сказать, в область совершенно скрытых соотношений“.¹

Это зародившееся в 1886 г. еще смутное представление о природе пессимума вскоре вновь всплыло в связи с установлением закона относительной лабильности, но уже в гораздо более определенных очертаниях: „В отношении нервных окончаний, по всей вероятности, мы имеем дело со стабильным электротоническим изменением, с временным прекращением электрических осцилляций, сопровождающих функциональную активность, следствием чего и является констатируемая невозбудимость“.² Это был первый более или менее определенный прообраз будущего учения о стационарном возбуждении; он уже предусматривал

¹ Н. Е. Введенский. О соотношениях между раздражением и возбуждением при тетанусе. СПб., 1886, стр. 267.

² N. E. Wedensky, Arch. de physiol. norm. et pathol., 1892, № 1, стр. 50—59.



Н. Е. Введенский

90-е годы XIX в.

две характернейших черты последнего: стабильность и утерю колебательного характера. Предстояло детально рассмотреть условия образования предположенного состояния и дать исчерпывающую характеристику природы его.

Это и было осуществлено Введенским в его знаменитой монографии „Возбуждение, торможение и наркоз“ (1901)¹ — этой жемчужине русской научной мысли.

Относительная сложность нервно-мышечного аппарата, с которым до сих пор приходилось иметь дело Введенскому, и вытекающая отсюда сложность получаемых результатов подсказывали ему необходимость упростить обстановку опыта. Нужно было обеспечить такие условия его, при которых возбуждающим импульсам не приходилось бы продвигаться через гетерогенную систему, каждое из трех звеньев которой обладало особым гистологическим строением и особой пропускной способностью. Надо было предусмотреть для опыта однородный по строению и по исходному уровню лабильности проводящий физиологический аппарат, с тем, однако, чтобы лабильность его на том или другом участке было возможно изменять по произволу подходящими средствами.

Мысль об упрощенной физиологической модели гетерогенной системы получила осуществление в форме опыта с нервным стволом, срединный участок которого подвергался действию какого-либо наркотика (по первоначальному). Действительно, под влиянием наркотика в обработанном им участке нерва происходит изменение основных функциональных свойств, и тем самым двигательный нерв в целом превращается в своеобразную систему, однородную по строению, но неодинаковую на разных участках по способности возбуждаться и проводить возбуждение; свойства такой системы — всецело в руках экспериментатора: „... нормальному нерву мы создаем путем наркотизации как бы искусственный концевой аппарат, образованный из него самого“, — писал Введенский.²

В этой экспериментальной обстановке рядом изящных опытов Введенский прежде всего показал, как изменяются свойства обработанного наркотиком участка нерва по мере углубления его действия. Эти изменения проходят через три классических последовательных стадии: 1) трансформирующая или провизорная стадия, когда эффекты от сильных и умеренных раздражений уравниваются; в это время, по показаниям телефона, происходит трансформация ритма, связанная не с ослаблением возбуждения, а с переделкой ритмической природы его, подобно тому как раньше было обнаружено для случая прохождения возбуждений через участок, который сам находится в состоянии возбуждения (1893);³ 2) парадоксальная стадия, во время которой сильные раздражения оказываются недействительными, тогда как умеренные раздражения все еще вызывают значительный сократительный эффект в мышце; дольше всего сохраняется эффективность слабых раздражений; 3) тормозящая стадия, когда возбуждения, приходящие из нормальных частей нерва в наркотизированный участок, производят здесь тормозящее действие; в порядке взаимовлияния он погашает эффект притекающих возбуждений, а эти последние, в свою очередь, углубляют его заторможенное состояние.

Таким образом, обнаруживается тормозящее влияние возбуждений, поступающих из одного участка нерва на другой, и, значит, „причину торможения в настоящем случае надо относить не к вмешательству

¹ Н. Е. Введенский, Собр. соч., т. IV₁, 1935.

² Там же, стр. 31.

³ Н. Е. Введенский, Мед. обозр., № 20, 1893, стр. 755.

особых волокон, ... а исключительно к разнице в функциональных свойствах, с одной стороны, участка нормального, с другой — приведенного в известную степень наркоза".¹ Этот прочно обоснованный вывод Введенского окончательно похоронил распространенное мнение об обязательности существования специальных тормозящих приборов для развития тормозящего действия. Вспомним в связи с этим, что Германн (1900) даже пессимум Введенского пытался свести к действию специальных тормозящих волокон: настолько прочно держалось всеобщее убеждение в необходимости для этого особых аппаратов. Позже Введенский писал о себе: „Лично я не являюсь сторонником таких объяснений, которые стремятся для каждой новой физиологической реакции искать специальный нервный элемент“.²

Тщательное сопоставление наблюдаемых фактов, демонстрирующих тесную связь между возбуждением и торможением, неизбежно приводило Введенского к представлению о деятельном характере обоих этих состояний: торможение не есть прекращение деятельности из-за утомления или истощения, а лишь иное состояние возбуждения. Можно сказать, что „возбуждение, торможение и наркоз... сталкиваются бок о бок друг с другом или, даже больше, взаимно переходят друг в друга“.³

Тому состоянию, в которое под влиянием наркоза впадает нерв, пройдя характерные подготовительные стадии развития, Введенский присвоил название „парабиоз“ (пара — около, биос — жизнь). Оказалось далее, что не только наркотики, но и любые другие раздражающие воздействия (сам Введенский испытывал наркотики, различные химические агенты, термические факторы, действие постоянного и индукционного тока) способны вызвать подобное парабиотическое состояние, и если своевременно не устранено примененное воздействие, то состояние это может перейти в смерть ткани.

Отсюда следует, что способность вызывать парабиотическое состояние не является свойством, присущим какому-либо определенному физическому или химическому воздействию, или группе их: это реакция живой ткани, общая для любых видов раздражающих воздействий. Поэтому Введенский и имел основание заключить, что „парабиоз нерва должен быть признан всеобщей реакцией его на самые разнообразные воздействия, реакцией более общей, чем его состояние возбуждения или деятельности в ходячем значении этого слова“,⁴ более общей потому именно, что в содержание ее входят оба основных проявления нервной функции: и возбуждение и торможение.

Какова же внутренняя природа парабиоза? Все экспериментальные данные приводили к заключению, что по пути к парабиозу живая ткань находится в состоянии нарастающего возбуждения. Отсюда становится неизбежным вывод — и Введенский сделал его, — что конечное состояние полного парабиоза должно рассматриваться также как состояние возбуждения, но возбуждения совсем особого рода, резко отличного от обычного колебательного процесса, единственного известного в то время физиологии. Это — своеобразная модификация возбуждения, когда оно становится стойким и неколеблущимся, сосредоточенным в месте своего возникновения и нераспространяющимся. Всякое стороннее возбуждение, поступающее в парабиотическую область, углубляет возникающее в ней состояние, само же

¹ Н. Е. Введенский, Собр. соч., т. IV₁, 1935, стр. 30—31.

² Там же, т. IV₂, 1938, стр. 145.

³ Там же, т. IV₁, 1935, стр. 31.

⁴ Там же, стр. 54.

гасится в ней. Отсюда следует, что парабиотическая область становится областью торможения набегающих волн возбуждения. Таким образом, своеобразное парабиотическое возбуждение оказывается „стационарным“ состоянием; оно утрачивает свойственный распространяющемуся возбуждению колебательный характер, а это означает, что физиологический субстрат в состоянии парабиоза полностью теряет свою функциональную подвижность (лабильность).

Представлением о нераспространяющемся стационарном возбуждении Введенский внес принципиально новые черты в учение о возбуждении: оно подчеркивало, что нормально возбуждение может проявляться в различных модификациях и что волнообразно распространяющийся по проводящим путям нервный импульс вовсе не является единственным выразителем активности возбудимых образований: есть другая, более общая форма активности типа стойкого, неколеблущегося возбуждения с ярко выраженной способностью к грациям по интенсивности и длительности.

Выводы Введенского о стационарном возбуждении, о генезисе его, о закономерностях его возникновения и угасания, открываемый ими путь к пониманию природы координационных процессов как выражения сдвигов лабильности — все это было и необычайным и неожиданным для физиологов, требовавшим полного пересмотра прежних, освященных именами „авторитетов“ понятий. Вот почему новаторские идеи Введенского, предвидевшего дальнейшее развитие учения о возбуждении, были приняты с явным недоверием, и долгое время Введенский оставался одиноким в своих утверждениях. Лишь тогда, когда, с усовершенствованием методов физиологического исследования, были подвергнуты детальному изучению процессы возбуждения в различных звеньях рефлекторной дуги, стало ясно все огромное значение открытия Введенского: через 30 лет стационарное возбуждение как важная и обязательная форма активности получило полное и безусловное признание.

К числу важнейших характеристик стационарного возбуждения относится то, что развитие его находится в непосредственной связи с прогрессирующим затягиванием приступов возбуждения во времени, вплоть до полного угашения их колебательного характера при полном парабиозе: скорость протекания возбуждения (т. е. лабильность ткани), непрерывно снижаясь, принимает, наконец, нулевое значение — возбуждение застывает на месте, воспроизведение и проведение волнового процесса прекращается, и субстрат переходит в состояние торможения. Так, накапливающиеся количественные изменения придают новое качество функциональному отравлению. Торможение оказывается производным от возбуждения, иной его модификацией. Отсюда — учение об основных нервных функциях получает единую основу; возбуждение и торможение как проявления функционального состояния оказываются не разделимыми непроходимой пропастью, не противопоставленными изначально друг другу, не предсуществующими, как это постулировалось „классической“ физиологией, а лишь двумя различными выражениями одной и той же сущности — возбуждения. Нужно признать огромной заслугой Введенского решительное и обоснованное преодоление ходячего дуализма в физиологии.

То обстоятельство, что экспериментальная основа концепции Введенского состояла из наблюдений над изменениями функционального состояния ткани при воздействии на нее наркотиков и отравляющих веществ, и то, что достигавшееся конечное состояние (парабиоз) характеризовалось как состояние, граничащее со смертью при чрезмерной продолжительности примененного воздействия, наконец, подчеркнутое самим Введенским перспективное значение его концепции

для понимания (и диагностирования) некоторых явлений, входящих в область невропатологии, — все это привело, к сожалению, к довольно распространенному поверхностному представлению о парабиозе как о явлении исключительно патологическом, всегда связанном с органическими повреждениями ткани. Это глубоко ошибочное мнение могло явиться лишь результатом незнания с концепцией Введенского во всей ее глубине и исторической обусловленности.

Конечно, закономерности парабиоза могут быть весьма отчетливо обнаружены и использованы в ряде патологических состояний. Но для Введенского они потеряли бы в значительной мере и принципиальный смысл и практический интерес, если бы дело ограничивалось только этим. Обстановка опыта с отравлением нерва была необходима и полезна лишь постольку, поскольку она на упрощенной физиологической модели в наглядной форме демонстрировала искомые соотношения между возбуждением и торможением и тем самым помогала через частное и простое вскрыть общее и жизненно многообразное. Было бы, поэтому, решительным заблуждением думать, что содержание модельного опыта в нарочито созданной обстановке исчерпывает ту общефизиологическую проблему, которая все время была в поле зрения Введенского. Он шел от физиологических условий, определяющих соотношение между раздражением и возбуждением при тетанусе, и, вскрыв природу этих соотношений на модельном опыте, вновь возвращался к физиологическим условиям реализации возбуждения в гетерохронной системе. Важнейшим в концепции парабиоза было не то, что отравление нерва вызывает в нем определенные изменения функционального состояния, а то, что летучие, легко обратимые изменения подобной же природы естественным образом возникают в возбудимом образовании в физиологических условиях всякий раз, как периодика возбуждений в нем не в состоянии воспроизвести периодику набегающих импульсов.

Первым конкретным случаем парабиоза в физиологических условиях — физиологического парабиоза — является то пессимальное состояние нервного окончания в мышце, которое служило предметом главного внимания Введенского в предшествующих работах. Тогда было признано, что пессимум есть состояние истинного торможения; теперь стало ясно, что и парабиоз есть типичное состояние торможения; природа того и другого состояния, условия и порядок их формирования оказываются одинаковыми. Значит, пессимум действительно имеет облик и природу парабиоза, но парабиоза функционального, и как таковой его следует рассматривать как нормальный фактор регуляции текущей функциональной дееспособности. Это заключение есть нечто гораздо большее, чем просто логическое следствие экспериментальных изысканий и сделанных по поводу них выводов; это — завершение многолетних исканий и оправдание принципиальной установки о сущности и закономерностях проявления натуральной активности возбудимых систем. Доведено было, наконец, до точного выражения и совершенной ясности положение об интимном родстве между возбуждением и торможением, волновавшее Введенского, пожалуй, с первых же шагов его научной жизни, сначала как смутная догадка, потом как стройная монистическая концепция, получившая совершенное и убедительное выражение.

Приближаясь к конечному этапу своих исследований в области парабиоза, столь богатых фактами и глубокими предвидениями, Введенский обращается, наконец, к нервным центрам, правда, главным образом, в порядке теоретических соображений и сопоставлений.

Сопоставляя свои факты и факты И. М. Сеченова, Введенский решает высказать заключение: „Двигательное нервное волокно дей-

ствуется на измененную до известной степени влиянием кураре концевую пластинку очень сходно с тем, как чувствительный нерв в нормальных условиях действует на нервную клетку: оба обнаруживают аналогичное отношение к последовательности и силе раздражения".¹ Это заключение можно назвать предварительным, но „отсюда открывается естественный переход к исследованиям над нервными центрами“.²

Введенский считал в этот период своей работы, что распространить учение о парабииозе на область центральной нервной деятельности не представится затруднительным. Правда, история показала, что к этому вел путь трудный и долгий, путь отвергания и признания.

Но в ту пору Введенский думал, что вопрос решается сравнительно просто. С его точки зрения это вытекало прежде всего из того, что функциональная подвижность (лабильность) нервной клетки должна стоять очень низко, так как нервные центры даже высших животных не могут воспроизводить с точным соответствием в ритме даже небольшое число раздражений, но тотчас же трансформируют их. Поэтому Введенский считает, что среди изученных им возбудимых образований нервная клетка стоит на последнем месте по лабильности.

Низкий уровень функциональной подвижности центральных аппаратов отвечал некоторым типичным характеристикам их деятельности. В самом деле, все известное к тому времени о работе нервных центров заставляло считать их аппаратами мало подвижными, даже косными, неспособными возбуждаться одиночными толчками индукционного тока. Далее, со времени Сеченова было известно, что нервные центры обладают высокой способностью суммировать слабые возбуждения.

Наконец, опыты Введенского показывали, что центральный аппарат, однажды приведенный в деятельное состояние, реагирует уже своим собственным ритмом, и эффект не стоит в строго определенном отношении (по силе и продолжительности) к вызвавшему его раздражению; происходит трансформация ритма в соответствии с характерной для нервных центров низкой периодической возбуждения, низкой лабильностью. Отсюда следует, что „если смотреть на нервные центры, как на аппараты сравнительно мало лабильные, то понятно, насколько здесь должны быть благоприятны условия для перехода от возбуждения к торможению“.³

Все эти данные действительно позволяли проводить аналогию между состоянием нервно-центрального образования (нервной клетки) и теми состояниями, которые возникают при парабииотизации нерва и при пессимуме нервно-мышечного препарата. И Введенский решается высказать такое соображение: „...если мы там связывали теоретически эти изменения с особым состоянием возбуждения в измененных аппаратах, то не дается ли нам намек на то, чтобы считать нервные центры всегда находящимися в некоторой степени своего собственного возбуждения“.⁴ Это было замечательным предвидением будущего учения о длительных процессах в центральной нервной системе, которые отчасти находят себе выражение в „медленных волнах потенциала“.

Таковы были те основания, на которые опирались соображения Введенского о безусловной применимости учения о парабииозе к регулируемым процессам в центральной нервной системе.

Теоретические предвидения Введенского относительно приложимости учения о парабииозе к центральным нервным процессам надо было

¹ Н. Е. Введенский, Собр. соч., т. IV, 1935, стр. 114.

² Там же.

³ Там же, стр. 117.

⁴ Там же.

оправдать экспериментально, и Введенский приступил к этому в 1906 г. К тому времени он уже не был новичком в изучении центральных процессов. Кроме своих юношеских работ, давших основу для наших представлений об условиях, определяющих направленность текущих рефлекторных реакций организма, а также телефонических исследований над волевым мышечным сокращением, он успел сделать важнейшее открытие корковой индукции, которое легло в основу наших современных представлений о реципрокной иннервации. Исследуя в 1896 г. возбудимость „психомоторных“ центров коры головного мозга, Введенский впервые в физиологии отметил: „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“. И далее: „В некоторых опытах одно единственное раздражение, приложенное к какой-либо точке (коры)... вызывает не только соответственное сокращение на противоположной стороне, но также и сокращение антагонистических мышц другой стороны“.¹ Таким путем корковая флексия правой лапы подавляется корковым стимулом для флексии левой лапы и усиливается корковым стимулом для экстензии левой лапы.

Для истории полезно вспомнить одно обстоятельство. Введенский сделал свое открытие в 1896 г. и в том же году доложил о нем на III Международном конгрессе физиологов в Мюнхене. На заседании присутствовал известный в то время физиолог Геринг. Опубликовал свою работу Введенский в следующем 1897 г. в русском журнале под названием „О взаимных отношениях между психомоторными центрами“. В том же 1897 г. Геринг и Шеррингтон опубликовали такие же результаты опытов, произведенных на обезьяне, причем ни словом не обмолвились о работе Введенского, на докладе которого за год до этого присутствовал Геринг. Сам Введенский деликатно назвал этот случай „недоразумением“; на самом же деле это была откровенная попытка присвоить бесспорный приоритет Введенского в открытии реципрокности в центральной нервной системе.

Много лет спустя, в самом конце своей плодотворной деятельности, Введенский исследовал явление, которое можно рассматривать как периферический прообраз индукционных отношений в нервной системе. Это было явление периелектротона, поставившее новую проблему безимпульсной формы нервной сигнализации.² Оказалось, что, при образовании очага повышенной возбудимости в каком-либо участке нерва в отдалении от него почти тотчас же возникает очаг пониженной возбудимости. И наоборот: очаг угнетения (пониженной возбудимости) развивает отдаленное влияние противоположного знака.

Реализации своих замыслов — доказать подчиненность центральных нервных процессов парабиотическим закономерностям — Введенский посвятил две специальных работы. В одной он исследовал взаимоотношения между возбуждением и торможением в рефлекторном аппарате при стрихнинном отравлении,³ в другой (совместно с А. А. Ухтомским) исследовал реакции антагонистических мышц у теплокровного при раздражении чувствующего нерва.⁴

Данные, полученные при исследовании рефлекторных реакций стрихнинизированного животного, позволили Введенскому установить два

¹ Н. Е. Введенский, Журн. Русск. общ. охр. народн. здр., № 1, 1897, стр. 1.

² Н. Е. Введенский, Собр. соч., т. IV₂, 1938, стр. 159.

³ Там же, стр. 5.

⁴ Н. Е. Введенский и А. А. Ухтомский (см.: там же, стр. 90).

основных положений: 1) меняя силу и частоту раздражения, „с любого чувствующего нерва можно вызвать как явления возбуждения, так и явления торможения во всем рефлекторном аппарате“;¹ 2) порядок возникновения тормозных процессов в нервных центрах бесспорно соответствует (хотя и с некоторыми особенностями) параболотическим закономерностям; торможение — не паралитическое состояние, сопровождающееся прекращением жизненных процессов, а состояние своеобразного стойкого и неколеблющегося возбуждения.

Исследование реакций антагонистов при раздражении чувствующего нерва расширило выводы предыдущей работы и привело Введенского к новым положениям, которые, как стало ясно впоследствии, оказались важными не только для данных условий, но и для понимания регуляционных процессов в центральной нервной системе вообще. Прежде всего стало возможным утверждать, что в центральной нервной системе иррадиация возбуждений оказывается явлением гораздо более распространенным, чем это обычно принималось. Можно говорить о „диффузной волне возбуждения“, способной проникать в самые отдаленные районы центральной нервной системы с тем, чтобы вызвать при подходящих условиях рефлекторное действие: „... одна единственная волна возбуждения, приходящая в центральную нервную систему, может обнаружить свое действие... на очень отдаленных ее центрах, если эти последние были предварительнo подготовлены к этому теми или другими влияниями“.² Нельзя не отметить, что мысль эта была впервые высказана Введенским еще в 1899 г.³

Другое положение, принятое Введенским, заключалось в том, что „закономерная, так сказать целесообразная деятельность антагонистов вступает в свою роль лишь с того момента, когда один из антагонистических центров достигнет уже более или менее значительной степени возбуждения“.⁴

Это положение имеет очень глубокое принципиальное значение. Оно говорит о том, что реципрокность реакций определяется не предсуществующим антагонизмом центров, а степенью активности того или другого центра. Этим выдвигается новый, функционально-динамический, принцип реципрокности — прямой предшественник принципа доминанты: характер реакции рабочего органа определяется не изначально заданным соотношением, а функциональным состоянием нервного центра или группы нервных центров в данный момент. Это — прямой удар по концепции Шеррингтона о статичности реципрокных отношений.

Вместе с тем оба исследования Введенского положительно отвечают и на его основной вопрос: центральный нервный аппарат, который находится в состоянии постоянной и достаточно сильно выраженной деятельности, легче впадает в состояние торможения, чем тот аппарат, который покоится и не проявляет деятельности; это положение соответствует представлению о торможении как о функциональном парализме.

Таким образом, принципиальная установка Введенского, утверждающая родственную связь возбуждения и торможения нашла себе отчетливое выражение и в области центрально-нервной деятельности и позво-

¹ Н. Е. Введенский, там же, стр. 62.

² Н. Е. Введенский и А. А. Ухтомский (см.: там же, стр. 113).

³ Н. Е. Введенский. Дополнения (см. в кн.: Фредерик и Ньюэл. Основы физиологии человека. Перев. с 3-го франц. изд. под ред. и с дополн. Н. Е. Введенского, т. II, 1899, стр. 535).

⁴ Н. Е. Введенский и А. А. Ухтомский (см.: Н. Е. Введенский, Собр. соч., т. IV₂, 1938, стр. 113).

лила ответить на ряд сложных вопросов центральной регуляции двигательной функции.

На первый взгляд как бы особняком стоит последняя работа Введенского по физиологии центральной нервной системы, посвященная исследованию влияния длительного раздражения чувствующего нерва на рефлекторные эффекты.¹ Но это — только на первый взгляд. На самом деле некоторые теоретические соображения давно уже приводили его к мысли, что в этих условиях тормозящее действие раздражения, наблюдавшееся еще Сеченовым, должно изменить свой характер.

И действительно, острая пытливость и экспериментальное мастерство Введенского дали ему возможность обнаружить новое удивительное явление.

Если тетанизировать чувствительный нерв очень долго, то в конце концов раздражение его само по себе перестает вызывать какой-либо эффект. Получается впечатление, как будто нерв не раздражается вовсе. На самом же деле влияние этого раздражения на состояние центральной нервной системы не только не прекращается, но даже усиливается, выражаясь теперь совершенно своеобразно: пробное раздражение другого чувствительного нерва сразу дает эффект огромной силы, значительно больший, чем вообще этот нерв способен был давать в норме.

Не входя в дальнейшее рассмотрение наблюдаемых явлений, Введенский ограничивается указанием, что, кроме зон гиперэстезии, могут наблюдаться также зоны анестезии, проходящие контрактуры, параличи и т. д. Все это создавало впечатление, что дело идет о синдроме соматических явлений истерии. С другой стороны, явления эти напоминают результаты локального отравления нервных центров стрихнином. Так как наблюдавшееся Введенским явление представляло известную аналогию с истерическим состоянием, то он и назвал его истерическим, подразумевая под этим патологическое состояние, вызываемое длительным непрерывным раздражением чувствующего нерва.

Это была последняя работа Введенского в области центральной нервной системы. После этого он уже к ней не возвращается, отдав все время исследованию чрезвычайно интересовавших его тогда вопросов регуляции сердечной деятельности и явлений периелектротона.

Ознакомление с эволюцией воззрений Н. Е. Введенского показывает, что в основе всех его концепций и предвидений бесспорно лежало признание и утверждение руководящего значения принципа нервизма, выдвинутого И. М. Сеченовым и С. П. Боткиным, и гениально обоснованного в замечательных трудах И. П. Павлова. Как ни различны были непосредственные экспериментальные задачи, которые ставили перед собой И. П. Павлов и Н. Е. Введенский, и практические средства, которыми они пользовались, все же, хотя и в разных планах и разными средствами, они решали общую задачу русской физиологической науки: познать основные закономерности жизненных процессов, как они определяются деятельностью нервной системы.

И. П. Павлов поставил перед собою наиболее важную и всеобъемлющую задачу — исследовать работу нервной системы целостного организма в его взаимосвязи со средой и вскрыть законы нервной деятельности на основе анализа взаимоотношений между раздражительными и тормозными процессами, беря эти процессы как данные. Н. Е. Введенский, после первых своих наблюдений над реакциями организма на

¹ Н. Е. Введенский, Собр. соч., т. IV, 1934, стр. 124.

воздействия внешней среды, главное внимание обратил на исследование физиологических механизмов возбуждения и торможения, на исследование генетической связи и взаимных переходов между ними в зависимости от особенностей раздражения и от предыдущих состояний, пережитых возбудимой системой. Если Павлов подходил к решению задачи от общего и целого, то Введенский шел, главным образом, от частного и дифференциального.

Конкретные пути научного исследования могут быть различны, но при методологически правильной установке они неминуемо должны привести к согласным результатам. Подчинив свои исследования принципу нервизма, Павлов и Введенский и в самом деле пришли к весьма близким, почти совпадающим выводам касательно важнейших вопросов физиологии — природы и взаимоотношений основных нервных процессов. Ведя свой тонкий и точный анализ на относительно простых физиологических образованиях, Н. Е. Введенский прекрасно понимал, что обнаруженные им закономерности могут иметь значение лишь „общей схемы“, которая при усложнении объекта и условий исследования подвергается известному изменению и дополнению. Но вместе с тем он отдавал себе отчет о всем значении вскрытых закономерностей для работы центральной нервной системы, регулирующей все внешние и внутренние проявления деятельности организма в его взаимоотношении со средой. Примечательно в этом отношении то, что свой классический труд „Возбуждение, торможение и наркоз“, являющийся как бы итогом его многолетних исследований, произведенных на нервно-мышечном препарате, Н. Е. Введенский начинает с вопросов центральной иннервации, ее стимулирующей и тормозящей функции: „...мы должны смотреть на центральную нервную систему, как на регулятор всех отправлений в нормальных условиях“, — пишет он.¹ Это типичное для Н. Е. Введенского выражение идеи нервизма в несоответствующем, казалось бы, месте — в монографии, посвященной периферической иннервации, не случайно; оно говорит о том, что исследование парабитических закономерностей являлось для Н. Е. Введенского лишь переходным, хотя и длительным этапом его творческого пути. Если не учесть этого важнейшего обстоятельства, то ускользнет от внимания главная ценность достижений Введенского для развития отечественной физиологии. Идя долгим путем изучения природы основных закономерностей нервных процессов на относительно простых физиологических образованиях, Н. Е. Введенский никогда не упускал своей конечной задачи: подойти к проблеме центральной регуляции функций. Это и нашло свое выражение в ряде открытых им закономерностей центральной иннервации. Хорошо сказал об этом И. П. Павлов: „Свои факты Н. Е. Введенский поставил главным образом на нервном волокне. Мы эти факты нашли в центральной нервной системе (о чем он мечтал, но умер прежде времени). У него были соображения приложить этот оптимум, максимум, парадоксальность к центральной нервной системе, но он не успел этого сделать. Это выпало на нашу долю. Мы прибавили также к фактической части то, что бывает еще ультрапарадоксальная фаза, т. е. пошли дальше его парадоксальной фазы“.²

Данные, полученные Введенским на избранном им пути, высоко оценивались И. П. Павловым. Еще в 1908 г., говоря об исследованиях Введенского по вопросу о взаимоотношениях возбуждения и торможения, И. П. Павлов указывал, что они „по справедливости должны быть признаны за виднейшие, исполненные за последние 2—3 десятилетия“.

¹ Там же, стр. 12.

² Павловские среды, т. II, 1949, стр. 92.

С одной стороны, применение телефона к изучению деятельности нервной системы, с другой — открытие таких фактов, как неутомляемость нерва, особенно при некоторых условиях, отношение между силой раздражения и его эффектом, трансформирование нервными приборами ритма искусственного раздражения, явление, названное автором парабозом и изучение которого образует собою наиболее солидный фундамент для теории важного в нервной деятельности процесса торможения, — все это существенно подвинуло уже и теперь наше знание о нервной системе и обещает еще более плодотворное приложение и развитие в будущем.¹ Аналогичная оценка работ Введенского давалась Павловым и впоследствии.

Центральным в концепции Н. Е. Введенского является признание ближайшей связи между процессами возбуждения и торможения. Своими исследованиями парабоза и лабильности Введенский стремился открыть путь к познанию природы основных нервных процессов в их становлении, в их развитии и в их взаимосвязи, и ему действительно удалось найти и определить закономерности их взаимопереходов, т. е. выразить в конкретной форме их диалектическое единство. Эта принципиальная установка Н. Е. Введенского отвечает подчеркнутой И. П. Павловым внутренней близости процессов возбуждения и торможения: „Раздражение и задерживание, — говорит он в одной из своих статей, — это — лишь разные стороны, разные проявления одного и того же процесса“.² Нельзя сказать яснее! Под этой формулировкой без сомнения подписался бы и Н. Е. Введенский. Подобного рода высказывания И. П. Павлова не были, конечно, результатом абстрактных соображений; они отражали смысл имевшегося в его распоряжении богатого фактического материала, так как ряд работ его учеников определенно указывал на внутреннюю связь процессов возбуждения и торможения, на закономерные переходы между ними. Так, например, все фазы тормозной формы экспериментального невроза, по выражению А. Г. Иванова-Смоленского, „как бы стирают абсолютную грань между раздражительным и тормозным процессами, соединяя их рядом переходных ступеней и заставляя думать, что корковые возбуждение и торможение представляют собой лишь различные фазы, различные состояния единого нервного процесса, подобно тому как это было в свое время доказано для периферической нервной системы Н. Е. Введенским (парабоз)“.³ Этим как бы дается ответ на многозначительный вопрос И. П. Павлова: „Почему бы при определенных условиях не происходить превращению энергии раздражительного процесса в энергию тормозного, и наоборот?“⁴ Это говорит о том, что проблема диалектического единства возбуждения и торможения оказывается общей проблемой Н. Е. Введенского и И. П. Павлова.

Несмотря на многообразие видов торможения, установленных И. П. Павловым и его сотрудниками, в основе всех их лежит один и тот же принцип. Так, рассматривая характер безусловного (внешнего) и условного (внутреннего) торможения, И. П. Павлов отмечает, что „есть основания все эти виды торможения в их физико-химической основе считать за один и тот же процесс, только возникающий при различных условиях“.⁵

¹ Рукописные материалы И. П. Павлова в Архиве Академии Наук СССР, Изд. АН СССР, М.—Л., 1949, стр. 98.

² И. П. Павлов, Полн. собр. трудов, т. III, 1949, стр. 137.

³ А. Г. Иванов-Смоленский. Основные проблемы патофизиологии высшей нервной деятельности. 1933, стр. 289.

⁴ И. П. Павлов, Полн. собр. трудов, т. III, 1949, стр. 564.

⁵ Там же, стр. 566.

Отсюда следует, что разные виды торможения должны иметь общие черты, и оказалось, что эти общие черты удивительным образом совпадают с известными парабихотическими стадиями Н. Е. Введенского. Впервые это было обнаружено И. П. Разенковым при изучении корковых процессов в условиях классической „сшибки“ (столкновения) возбуждения и торможения. Произошло нарушение деятельности коры, а через некоторое время последовательно в обратном порядке наблюдались типичные стадии Введенского: тормозящая, парадоксальная, уравнивающая. Подобное сходство и дало основание И. П. Павлову в свое время (1923) сказать: „Введенский сделал очень много в нервной физиологии, ему посчастливилось найти здесь крупные факты... Ему, между прочим, принадлежит книга «Возбуждение, торможение и наркоз», в которой он устанавливает изменения нервного волокна под влиянием сильных раздражителей и различает при этом несколько фаз. И вот оказывается, что эти своеобразные фазы целиком воспроизводятся и на нервных клетках, когда вы сильно напрягаете борьбу между раздражительным и тормозным процессами. Не сомневаюсь, что после такого совпадения работы Введенского будут, наконец, оценены по достоинству“.¹ Впоследствии парабихотические стадии (фазовые состояния) были установлены при внешнем торможении, при развитии сна, при условном торможении и в других случаях. Так фактические закономерности Введенского нашли свое место в учении И. П. Павлова о высшей нервной деятельности.

Значение достижений Н. Е. Введенского для павловской физиологии далеко не исчерпывается сказанным. Его замечательные соображения о биологическом смысле и координационном значении торможения, данные об очаге возбуждения, регулирующем текущие рефлекторные реакции организма, об индукционных отношениях в коре головного мозга и другие полностью созвучны положениям павловской физиологии и вливаются в ее содержание. Несомненно, что углубленная разработка поднятых Н. Е. Введенским проблем, и прежде всего проблем парабихотизма и лабильности, применительно к корковым процессам даст много нового и важного для развития учения о высшей нервной деятельности и, следовательно, для прогресса отечественной павловской физиологии. Научное направление Н. Е. Введенского является неотъемлемой составной частью ее.

¹ Там же, стр. 331—332.

ЗНАЧЕНИЕ УЧЕНИЯ Н. Е. ВВЕДЕНСКОГО В РАЗРАБОТКЕ ПРОБЛЕМ ЭВОЛЮЦИОННОЙ И ВОЗРАСТНОЙ ФИЗИОЛОГИИ

И. А. Аршавский

Москва

Поступило 7 I 1952

В дни, когда мы отмечаем 100 лет со дня рождения великого русского физиолога Н. Е. Введенского, естественно поставить вопрос: какую роль сыграл он в создании того нового этапа в истории мировой физиологической науки, который является павловским этапом, или этапом русской материалистической науки?

Начало создания русского этапа в мировой физиологической науке связано с именем И. М. Сеченова. И. М. Сеченов впервые в истории науки обосновал материалистическое положение о единстве организма с условиями среды, в которой он существует.

Поставив кардинальнейшую проблему биологии — анализ роли условий среды в качестве факторов, формирующих и определяющих особенности физиологических и психических реакций животных и человека, И. М. Сеченов считал, что формирование реакций под влиянием изменений среды осуществляется опосредствованно через нервную систему.

Таким образом, И. М. Сеченов — первый физиолог, вплотную подошедший к физиологическому обоснованию одного из основных тезисов передовой эволюционной мичуринской биологии, а именно тезиса о единстве организма и необходимых для его жизни условий.

Дальнейшая физиологическая разработка и обоснование этого тезиса были продолжены, с одной стороны, непосредственным учеником Сеченова — Введенским, с другой — великим Павловым. У Введенского это нашло выражение в создании учения об относительной физиологической лабильности, у Павлова — в создании учения об уравнивании как основном принципе осуществления единства организма с условиями среды.

Первые работы Н. Е. Введенского посвящены изучению физиологии нервных центров.

Работа, посвященная изучению действия света на возбудимость кожи у лягушки (1879), представляет интерес потому, что в ней Введенский впервые обнаружил факты реципрокного или сопряженного изменения возбудимости в спинномозговых центрах иннервации задних конечностей. Особенный интерес представляет работа (1880) „О дыхательной периодичности и иннервации дыхательных движений“. В ней впервые получены факты, свидетельствующие о возможности создания стойких рефлекторных установок, вызываемых длительным и слабым раздражением соответствующего центростремительного нерва. Мы подчеркиваем особенное значение этой работы потому, что факты, в ней обнаруженные, а также полученные позднее в условиях другой экспериментальной обстановки и на других животных, позволили А. А. Ух-

томскому сформулировать принцип доминанты как основное правило деятельности нервной системы. Раскрыть физиологические механизмы осуществления двигательных координационных актов, означало вместе с тем понять физиологическую природу и механизм осуществления приспособительных реакций организма на изменения в среде. Столкнувшись при выполнении первых работ с весьма сложными закономерностями реагирования нервных центров, Н. Е. Введенский, в целях более глубокого анализа сеченовской проблемы опосредствованного через нервную систему преобразования и формирования новых реакций организма в соответствии с изменениями в среде, обратился к изучению интимного и дифференциального возбуждения на изолированном физиологическом субстрате. Нервно-мышечный препарат представлял особенно большие удобства для наиболее полного изучения процесса возбуждения — основной реакции, которой отвечает живая система на изменения в среде. Обращение к детальному и дифференциальному имело для Н. Е. Введенского единственный смысл, дабы затем вновь вернуться к общему и целому, но уже более полному пониманию этого процесса.

Хотя впоследствии Н. Е. Введенский неоднократно обращался к повторному изучению закономерностей деятельности нервной системы, избранный им путь оказался столь плодотворным, что ему, по существу, была посвящена вся последующая жизнь ученого. На избранном пути Н. Е. Введенским было создано учение о лабильности, учение о парабозе и учение о перизлектротоне. Все три раздела столь органически связаны между собою, что, по существу, составляют одно единственное учение, общебиологическая значимость которого уже неоднократно подчеркивалась в литературе.

Какое же значение имеет учение, созданное Н. Е. Введенским, для разработки проблем эволюционной физиологии? Ведь сам Н. Е. Введенский не занимался изучением сравнительно-физиологических или онтогенетических проблем. И. П. Павлов также специально не занимался изучением сравнительно-физиологических или онтогенетических проблем. Однако совершенно очевидно, что без учения, созданного И. П. Павловым, нельзя мыслить себе не только возможности создания основ эволюционной физиологии, но и возможности дальнейшей плодотворной разработки проблем эволюционной биологии вообще.

Поставленный вопрос уместно сочетать с вопросом о причинах отрыва современной зарубежной физиологии от основных проблем эволюционной биологии. Вопрос этот ставился неоднократно. В последнее время, как и раньше, на вопрос этот дается один и тот же, с нашей точки зрения, неправильный ответ.

Так, например, в своей книге А. А. Волохов пишет следующее: „Исторически дело сложилось таким образом. В середине прошлого столетия физиология в ходе борьбы за экспериментальный метод и за количественный подход при оценке жизненных явлений значительно отстала от морфологии в применении сравнительного метода. В то время мало сознавалось, что использование этого метода могло бы дать материал о сходстве и различии физиологических процессов у многообразных форм животных и, таким образом, позволило бы судить об известной степени об эволюции функциональных признаков организмов“.¹ С этим утверждением нельзя согласиться. Начиная с Иоганнеса Мюллера, которого принято считать основоположником сравнительной физиологии, за рубежом накопился огромный сравни-

¹ А. А. Волохов. Закономерности онтогенеза нервной деятельности, Изд. АН СССР, 1951, стр. 15.

тельно-физиологический материал, неоднократно обобщавшийся в больших сводках и руководствах. Материал этот, однако, не послужил основанием для создания эволюционной физиологии и, кроме того, не способствовал использованию его при решении основных проблем эволюционной биологии.

Мы полагаем, что основная причина, обусловившая отрыв физиологии от участия ее в решении проблем эволюционной биологии, заключается в тех идеалистических положениях, которые определяют методологические позиции современной зарубежной физиологии.

В понимании взаимоотношений живой системы с раздражениями среды современная зарубежная физиология опирается на „закон специфической энергии“ и „закон все или ничего“. Мы уже имели повод указать на то, что „закон все или ничего“ как методологический принцип преимущественно связан с „законом специфической энергии“ и вместе с последним определяет методологические позиции современной зарубежной физиологии.

„Закоу специфической энергии“ чужда идея развития. Специфичность реагирования, по И. Мюллеру, является не результатом исторического дифференцирования тканей и органов в связи с приспособлением организмов к определенным условиям среды, а результатом действия жизненной силы. Если качественная сторона реакции того или иного органа предопределена „законом специфической энергии“, то количественная сторона ответной реакции предопределяется „законом все или ничего“. Независимо от качественных и количественных характеристик действующего раздражителя, ответная реакция ткани постоянна как по своему качественному содержанию, так и по величине. Раздражитель — не определяющий и не формирующий, а разрешающий фактор реакции. В соответствии с „законом все или ничего“ и вытекающим из него толкованием рефракторной фазы длительность каждого приступа возбуждения является неизменной, вследствие чего при повторении приступов возбуждения в ритмическом ряду имеет место простое сложение и повторяемость процессов возбуждения. Ткань, осуществившая приступ возбуждения, обязательно возвращается к исходному состоянию покоя, от которого она начинала свою реакцию при нанесении раздражения. Отсюда признание обязательной и принципиальной обратимости физиологических отправлений в микроинтервалах времени.

Принципиально иную и прямо противоположную позицию в понимании взаимоотношений живой системы с раздражениями среды заняли Н. Е. Введенский и его ученики. Дабы избежать повторений, мы позволим себе охарактеризовать основные положения учения Н. Е. Введенского в порядке сопоставления их с основными положениями передовой эволюционной биологии.

В статье „Эволюция и психика“ один из корифеев нашей отечественной биологии, А. Н. Северцов, писал следующее: „Важным и весьма прочно установленным результатом эволюционного учения в его современной форме является положение, что эволюция животных есть эволюция приспособительная, т. е. что она состоит в развитии признаков, соответствующих той среде, в которой живут данные животные. Другим таким же важным результатом мы можем считать положение, что эволюционный процесс имеет эктогенетический характер, т. е. что он происходит под влиянием изменений внешней среды, в которой живут животные“. ¹ Этот же вывод, как известно, является основным и для мичуринской биологии.

¹ А. Н. Северцов, Собр. соч., т. III, Изд. АН СССР, 1945, стр. 289.

Таким образом, передовая эволюционная биология должна была признать за раздражителями среды роль фактора, преобразующего функционально и структурно живые организмы в соответствии с теми условиями, в которых они существуют.

Как только что указывалось, согласно основным положениям мюллеровской физиологии, раздражитель принципиально не может изменить качественно и количественно содержание ответной реакции ткани. Последняя качественно и количественно преформирована в самой живой системе, а внешнее раздражение создает лишь условие для ее проявления.

В отличие от этого Н. Е. Введенский на основании своих исследований пришел к выводу, согласно которому раздражитель является фактором, не разрешающим, а принципиально определяющим и формирующим ответную реакцию живой системы. Н. Е. Введенским было установлено, что ответные реакции живой системы определяются, с одной стороны, ее исходной лабильностью, а с другой — качественными и количественными характеристиками действующего раздражителя. Исходная лабильность не преформирована „законом специфической энергии“, а является следствием истории взаимодействия реагирующей живой системы с теми особенными условиями среды, в которых происходило ее реальное развитие не только в онтогенезе, но и в филогенетическом прошлом. Для каждой живой системы содержание ответной реакции является исторически обусловленным и, таким образом, представляет собой нечто развивающееся из предыдущего в процессе взаимодействия с текущим. Качественные и количественные характеристики действующих раздражений, с которыми взаимодействует живая система в каждый текущий период времени, находят свое отражение в изменении лабильности. Согласно Н. Е. Введенскому, относительная лабильность является основным аргументом, определяющим особенности и характер текущих ответных реакций физиологического субстрата.

Таким образом, в то время как передовая эволюционная биология должна была признать за условиями среды, т. е. за совокупностью раздражений, роль фактора, преобразующего организмы в макроинтервалах времени, Н. Е. Введенский должен был признать за раздражителем роль фактора, преобразующего живые системы в микроинтервалах времени.

Из сказанного понятно принципиальное отрицание Н. Е. Введенским и его последователями как „закона специфической энергии“, так и „закона все или ничего“.

В вышеупомянутой статье „Эволюция и психика“ А. Н. Северцов далее писал: „При только что сделанной характеристике эволюционного процесса я не коснулся важного фактора, имеющего громадное влияние и на ход эволюции и на конечные результаты ее в каждую данную эпоху, а именно «фактора времени» (стр. 294). Время — фактор, преобразующий организмы в связи с изменением условий среды. Мюллеровская физиология принципиально отрицает за временем роль определяющего фактора в изменении характера текущих ответных реакций, в связи с изменением условий среды. В отличие от этого Н. Е. Введенский признавал за временем роль фактора, преобразующего живые системы уже в пределах микроинтервалов времени. Механизм такого преобразования стал понятен позднее в свете учения А. А. Ухтомского об усвоении ритма. Усвоение ритма, по существу, представляет эволюционный процесс, в течение которого происходит функциональное преобразование живой системы. Определяющим фактором преобразования являются при этом не только особенности действующего раздражителя, но и время. Время это будет различным в зависимости от исходной

лабильности живой системы. Оно будет более длительным для образований низкой лабильности и более быстрым для образований более высокой лабильности.

В то время как мюллеровская физиология считает физиологические отправления принципиально обратимыми, Н. Е. Введенский исключает возможность полного возвращения к исходному состоянию, считая физиологические отправления принципиально необратимыми уже в микроинтервалах времени.

Представление о необратимости процессов в микроинтервалах времени дано уже в самом понятии лабильности. В этом понятии подчеркивается, что при осуществлении приступов возбуждения в ритмическом ряду каждое элементарное возбуждение изменяет свое протекание вследствие того, что ритмический ряд представляет не сумму отдельных возбуждений, а некую целостную реакцию или, как выражался А. А. Ухтомский, ансамбль, в котором отдельные приступы возбуждения подчиняются закономерностям целостной реакции. Отдельные волны возбуждения и по величине и по длительности зависят от места, которое они занимают в ряду, составляющем ансамбль.

Согласно учению Н. Е. Введенского, раздражитель как искусственный, так и естественный — нервный импульс, не только вызывает в живой системе процесс возбуждения, но одновременно в большей или меньшей степени изменяет характер ее реакций на последующие воздействия. В то время как для мюллеровской физиологии действие раздражителя, изменяющее состояние системы, является лишь досадной помехой, усложняющей измерения и теоретические расчеты, для Н. Е. Введенского и его последователей этот факт имеет глубокое биологическое значение: непрерывное изменение свойств живой системы вследствие меняющихся форм взаимодействия ее с условиями среды является фактором, обуславливающим дальнейшее развитие, и, тем самым, фактором, меняющим характер реакции живой системы на последующее действие того же самого раздражителя.

Согласно данным мичуринской биологии, единство организма с условиями среды осуществляется путем обмена веществ и ассимиляции условий существования.

Н. Е. Введенский же занимался анализом изменений обмена веществ в связи с изучением проблемы лабильности. Определяя в 1892 г. понятие лабильности, Н. Е. Введенский писал: „Под лабильностью я понимаю большую или меньшую скорость элементарных реакций, сопровождающих функциональную деятельность“. Мы полагаем, что в этой формуле дана основная суть того содержания, которое Н. Е. Введенский вкладывал в понятие лабильности. Для регистрации и характеристики скорости осуществления элементарных реакций, сопровождающих функциональную деятельность, Н. Е. Введенский весьма плодотворно, в связи с создаваемым им учением, использовал метод учета числа токов действия, осуществляемых физиологическим субстратом в единицу времени и регистрируемых с помощью телефона. Продолжая определение лабильности, Н. Е. Введенский далее писал: „Для упрощения я принимаю за меру лабильности наибольшее число электрических осцилляций, которое данный физиологический аппарат может воспроизвести в 1 секунду в полном количественном соответствии с ритмом максимальных раздражений“.¹ В данном определении мы хотели бы обратить внимание на следующую часть фразы: „Для упрощения я принимаю...“. Из этой весьма существенной оговорки сле-

¹ N. E. Wedensky, Arch. de physiol. norm. et pathol., т. 4, № 1, 1892, стр. 50.

дует, что учет максимального числа токов действия может рассматриваться как один из критериев, но не единственный, для характеристики скорости осуществления элементарных реакций в том или ином физиологическом субстрате. Из этой оговорки следует, что для характеристики скорости осуществления элементарных реакций могут быть использованы и другие критерии, в частности учет не максимальной, а оптимальной частоты токов действия.¹ Хорошо известно использование таких косвенных показателей функциональной подвижности, как хронаксия, рефракторная фаза и пр.

Н. Е. Введенский, А. А. Ухтомский и их ученики связывали с элементарными реакциями, лежащими в основе функциональной деятельности, физико-химические и биохимические превращения в тканях и органах. С этой точки зрения предложенное Н. Е. Введенским понятие лабильности, как критерия меняющегося функционального состояния ткани, мы рассматриваем как обобщенное физиологическое выражение скорости метаболических процессов, лежащих в основе осуществления специфических форм деятельности в соответствующем органе.

Выше мы указывали, что единство или уравнивание организма с условиями среды является относительным и тем самым временным. В „Диалектике природы“ Ф. Энгельс пишет: „Наконец, в живом организме мы наблюдаем непрерывное движение как всех мельчайших частиц его, так и более крупных органов, которое имеет своим результатом, во время нормального периода жизни, постоянное равновесие всего организма, и тем не менее никогда не прекращается, — живое единство движения и равновесия. Всякое равновесие лишь *относительно и временно*“.²

В речи „Естествознание и мозг“ И. П. Павлов пишет: „Вся жизнь от простейших до сложнейших организмов, включая, конечно, и человека, есть длинный ряд все усложняющихся до высочайшей степени уравниваний внешней среды“.³

Какими же физиологическими механизмами достигается возможность перехода от одних форм уравнивания при жизни в одних условиях среды, к которым организм полностью приспособлен, к жизни в других, изменившихся условиях среды, по отношению к которым должны быть достигнуты новые формы уравнивания или единства. Вопрос этот является едва ли не самым основным и вместе с тем самым трудным в эволюционной биологии.

В 1917 г. в докладе „О современных течениях в физиологии“, сделанном на I Съезде русских физиологов, Н. Е. Введенский говорил следующее: „Вот что типично: чрезвычайная отзывчивость живого организма на всякие переживания рядом с его устойчивостью в основных направлениях (разрядка наша, — И. А.) и целесообразностью деятельности в смысле сохранения индивида и рода. В то же время живое вещество рядом с устойчивостью его основных родовых свойств способно, однако, к известной условной изменчивости в зависимости от изменения внешних условий. Новейшие исследования (Поль Бер, Гютри, Камсрер, Шредер и др.) указывают, что, изменяя условия существования в двух-трех поколениях, можно

¹ Л. В. Латманисова, Бюлл. экспер. биол. и мед., т. VIII, в. 6, 1939, стр. 425; Закономерности Введенского в электрической активности возбудимых единиц. Л., 1949 — И. А. Аршавский, Физиолог. журн. СССР, т. XXVI, в. 1—2, 1938, стр. 199.

² Ф. Энгельс. Диалектика природы. 1949, стр. 196.

³ И. П. Павлов, Полн. собр. трудов, т. III, 1949, стр. 103.

достигнуть того, что соответственно новым условиям в организмах образуются новые предрасположения, навыки, даже видимые морфологические изменения, способные передаваться дальше по наследству".¹

Многолетние исследования, посвященные анализу становления и преобразования физиологических отправлений в процессе онтогенеза, позволили нам подойти к пониманию физиологических механизмов, благодаря которым осуществляется возможность перехода от одних форм уравнивания к другим, в связи с переходом с одного этапа индивидуального развития на последующий, когда формы взаимодействия с условиями среды существенно меняются.

Систематическое изучение особенностей физиологических отправлений развивающегося организма позволило нам обнаружить, что в процессе индивидуального развития, прежде чем достигается половозрелое состояние, организм должен последовательно пройти ряд отдельных, более или менее строго очерченных этапов, каждый из которых характеризуется специфической формой взаимодействия организма с условиями среды.

Вывод этот, намечившийся в наших работах еще в 1937 г., позднее был более подробно сформулирован в 1944 и последующих годах.

Понятие „этап“ или „возрастной период“ в нашем понимании совпадает с понятием „стадия“ в том смысле, как это понятие обосновано в теории стадийного развития, созданной акад. Т. Д. Лысенко, и как оно применяется в работах Васнецова,² посвященных изучению индивидуального развития у рыб.

С понятием „этап“ мы связываем такой возрастной период в индивидуальном развитии, в течение которого содержание физиологических отправлений организма характеризуется своим особым качественным своеобразием, вытекающим из того способа взаимодействия с условиями среды, который является специфическим для данного этапа.

Последовательная смена отдельных этапов, характерная для организмов того или иного вида, определяется прежде всего наследственностью, присущей представителям данного вида. В наследственной природе оплодотворенной яйцеклетки представлены возможности реализовать последовательную смену отдельных этапов, образующих жизненный цикл или процесс индивидуального развития, при условии, однако, если для каждого этапа будут обеспечены те условия среды, которые являются для него специфическими и обязательными.

Наследственность организма проявляется в том, что без наличия необходимых условий, различных для разных этапов онтогенеза, организмы существовать не могут. „Наследственность есть свойство живого тела требовать определенных условий для своей жизни, своего развития и определенно реагировать на те или иные условия“.³

Этапность индивидуального развития является выражением рекапитуляции истории, которая характеризует особенности последовательной смены тех конкретных условий среды, с которыми взаимодействовали в филогенетическом прошлом предки представителей соответствующего вида. В процессе онтогенеза представителями соответствующего вида рекапитулируются те этапы, которые последовательно осуществлялись, главным образом, ближайшими предками. Можно полагать, что рекапитуляция физиологических отправлений на каждом этапе индивидуального развития от поколения к поколению была бы совершенно полной,

¹ Н. Е. Введенский, Русск. физиол. журн., т. I, в. 1—2, 1917, стр. 99.

² В. В. Васнецов, Зоол. журн., т. XXV, 1946, стр. 185.

³ Т. Д. Лысенко. О положении в биологической науке. Стеногр. отчет сессии ВАСХНИЛ, 1949, стр. 28.

если бы в каждом последующем поколении полностью повторялась последовательная смена тех условий среды, с которыми взаимодействовали на соответствующих этапах предыдущие поколения. Однако полное повторение условий среды от поколения к поколению совершенно невозможно, так как окружающая среда не находится в состоянии покоя и неподвижности, застоя и неизменяемости, но, так же как и организм, находится в состоянии непрерывного движения и изменения, непрерывного обновления и развития. „В противоположность метафизике диалектика рассматривает природу не как состояние покоя и неподвижности, застоя и неизменяемости, а как состояние непрерывного движения и изменения, непрерывного обновления и развития, где всегда что-то возникает и развивается, что-то разрушается и отживает свой век“.¹

Условия среды, являющиеся неотъемлемым компонентом понятия жизни, образуют вместе с развивающимся организмом на всех этапах его онтогенеза единство. Поскольку единство относительно, источником, определяющим развитие в онтогенезе, являются противоречия, в которые вступает развивающийся организм с меняющимися условиями среды. Противоречия с условиями среды порождают противоречия в самом организме. Эти противоречия разрешаются либо возникновением новых приспособительных реакций, вследствие преобразования организма, на новые особенности обмена веществ и тем самым на новый уровень лабильности, либо уклонением от нормального развития или даже элиминацией его.

Какие этапы или возрастные периоды в индивидуальном развитии млекопитающих и человека могут быть вычленены и какие критерии должны быть положены в основу деления на этапы?

В начале наших исследований, посвященных физиологической характеристике меняющегося функционального состояния различных органов и систем органов (сердечно-сосудистой, дыхательной, скелетно-мышечной и пищеварительной) в процессе их онтогенеза, деление на этапы явилось естественным следствием, как результат значительного изменения их состояния в определенные периоды индивидуального развития.

Мы обнаружили, что лабильность отдельных органов и систем органов испытывает существенные изменения своей величины в некоторые определенные, переломные для организма периоды его индивидуального развития.

Мы обратили внимание на то, что на ранних стадиях переломные периоды совпадают с переходом от одного типа питания к другому. Полученные материалы позволили нам прийти к заключению, что одним из существеннейших критериев для обоснования деления индивидуального развития на отдельные этапы должен служить способ взаимодействия организма со средой, определяемый характером питания, в соответствии с особенностями текущего обмена веществ на данном этапе.

В речи „Естествознание и мозг“ (1909) И. П. Павлов писал: „Существеннейшей связью животного организма с окружающей природой является связь через известные химические вещества, которые должны постоянно поступать в состав данного организма, т. е. связь через пищу“.² Если в основу деления индивидуального развития на отдельные этапы привлечь в качестве критерия способ взаимодействия со средой, определяемый характером питания, то, очевидно, можно выделить следующие этапы или периоды:

¹ История ВКП(б), Краткий курс, 1950, стр. 101.

² И. П. Павлов, Полн. собр. трудов, т. III, 1949, стр. 97, 98.

1-й этап — развитие зародыша до начала закладки сердца и возникновения желточного кровообращения;

2-й этап — период желточного кровообращения;

3-й этап — период связи с матерью через плацентарное кровообращение (гемотрофный период);

4-й этап — период новорожденности, соответствующий питанию молозивом;

5-й этап — период питания молоком матери (лактотрофный период);

6-й этап — период обычного питания смешанной пищей, типичной для взрослых; в пределах этого этапа напрашивается деление на период, соответствующий молочным зубам и на период постоянных зубов.

При обосновании деления индивидуального развития на отдельные этапы необходимо, кроме того, иметь в виду такие критерии, как отношение к гигиеническим условиям среды, как, например, температура, влажность, свет, газовый состав среды и др. Весьма существенным критерием является отношение к микробам, с которыми нормально взаимодействует организм и которое является различным на разных этапах онтогенеза.

В пределах каждого этапа индивидуального развития физиологические характеристики отдельных органов и систем органов, оцениваемых нами в основном по показателю лабильности Н. Е. Введенского, являются более или менее однозначными и на протяжении отдельного этапа не испытывают существенных изменений своей величины.

Текущий уровень лабильности в той мере, в какой он отражает особенности обмена веществ в соответствующем возрастном периоде, детерминирует определенный специфический тип функционирования, являющийся выражением приспособления к более или менее определенным, а на ранних этапах онтогенеза даже и строго определенным условиям среды. Ранние этапы можно охарактеризовать как выражение приспособленности к определенным условиям среды. По мере развития, особенно во внеутробном периоде, увеличиваются возможности осуществления приспособительных реакций к изменению условий среды в границах, все более и более расширяющихся. Соответственно этому на ранних этапах лабильность того или иного органа меняется в сравнительно узких пределах. По мере развития диапазон изменения лабильности увеличивается в соответствии с увеличивающимися возможностями взаимодействия с условиями среды. Каждый этап индивидуального развития характеризуется своим качественным своеобразием физиологических отправления, требующих определенных условий среды, без которых невозможно „нормальное“ и „физиологически полноценное“ существование и развитие организма на соответствующем этапе. Из сказанного является понятной важность осуществления требования, предъявляемого акад. Т. Д. Лысенко, о необходимости „угождения“ организму на каждом этапе теми специфическими условиями среды, которые соответствуют своеобразие физиологических отправления на том или ином этапе. Это требование является весьма актуальным для животных организмов и в особенности для ранних этапов их развития.

Переход с одного этапа на следующий является переломным в индивидуальном развитии организма. Он знаменует собой осуществление приспособления к новым условиям среды. Для того, чтобы приспособление осуществилось, необходимо преобразование деятельности различных систем органов целостного организма на новый уровень лабильности и тем самым на новый специфический тип функционирования.

Как текущие реакции организма, так и новые, возникающие в связи с меняющимися формами взаимодействия организма с условиями среды, опосредствуются через нервную систему. С этой точки зрения пре-

образование деятельности различных систем органов на новый уровень лабильности и тем самым на новый тип функционирования имеет нервно-рефлекторное происхождение.

Как показали исследования нашей лаборатории, иннервационные механизмы, регулирующие деятельность различных систем органов (сердечно-сосудистой, дыхательной, скелетно-мышечной, пищеварительной) при переходе с одного этапа онтогенеза на следующий меняют и преобразуют характер своих влияний на деятельность этих систем (В. Д. Розанова, С. И. Еникеева, Э. И. Аршавская, Л. С. Галева, Е. В. Морачевская, А. П. Крючкова и др.).

Совершенно очевидно, что преобразование в состоянии лабильности, происходящее в процессе онтогенеза в нервных путях и иннервируемых ими системах, происходит в связи с преобразованием нервных центров, меняющих характер своих субординирующих влияний на деятельность эффекторных систем органов в связи с созданием новых форм уравнивания с условиями среды.

В свою очередь преобразование лабильности нервных центров достигается афферентной импульсацией из многочисленных нервных рецепторов организма, сигнализирующих о характере текущих условий среды и об их изменении.

Изменения в среде воспринимаются через нервные рецепторы прежде всего корой головного мозга. Из сказанного понятно, что образование новых форм поведения, обеспечивающих приспособление организма к новым условиям среды, осуществляется не иначе, как через выработку новых временных рефлекторных связей.

Подчеркивая значение коры головного мозга в качестве основного органа, определяющего осуществление новых форм уравнивания и поведения организма в среде, А. А. Ухтомский писал: „Роль коры в целом совсем кратко можно характеризовать как роль посредника между двумя рядами фактов: с одной стороны — последовательным рядом фактов внешней среды, с другой стороны — рядом событий во внутреннем хозяйстве организма. Оба ряда протекают по своим достаточно упрямым закономерностям, и у коры нет средств мгновенно перестроить их. Но ей предстоит находить вновь и вновь такое соподчинение и увязку между этими рядами событий, которые бы обеспечивали существование данного зоологического вида и индивидуума в нормальной для него среде. Дело идет об обоюдном процессе подчинения темпов и сроков жизнедеятельности темпам и срокам сигналов из внешней среды, равно как о подчинении сроков в постепенно осваиваемой среде потребностям организма. Организм представляет собою систему тканей и органов различной лабильности, различных рабочих ритмов, способных в достаточно широких пределах изменяться под действием импульсов возбуждения. На кору ложится общее гармонирование ритмов в организме, укладывание событий во времени, срочность правильной оценки текущей стратегической обстановки в среде, чтобы во время найти подходящий ответ на внешние события“.¹

А. А. Ухтомский полагал, что принципу доминанты, основному правилу деятельности нервной системы принадлежит существенное значение в физиологическом механизме образования новых временных рефлекторных связей или новых форм уравнивания и единства.

Нами было отмечено то значение, какое имеет учение Введенского в наших представлениях о механизмах осуществления интеграции и

¹ А. А. Ухтомский, Собр. соч., т. IV, 1945, стр. 107.

координации зародыша в донервном периоде.¹ С позиций учения Введенского—Ухтомского нами была дана критика теории физиологического градиента Чайлда и критика теории биологического поля А. Г. Гурвича — теорий индивидуального развития, являющихся наиболее популярными за рубежом.

В заключение естественно поставить вопрос, что отличает новый, павловский, этап в истории физиологической науки от предшествовавшего ему мюллеровского направления в физиологии? В философском плане мюллеровское направление явилось физиологическим обоснованием философии субъективного идеализма и агностицизма. В биологическом плане оно явилось физиологическим обоснованием вейсмановско-моргановской формальной генетики, методологические позиции которой в понимании роли условий среды и фактора времени полностью совпадают с идеалистическими положениями мюллеровской физиологии.

Новый, павловский, этап в физиологии в философском плане является физиологическим и естественно-научным обоснованием марксистско-ленинской теории отражения. В общебиологическом плане павловский этап смыкается с мичуринской биологией, давая физиологическое обоснование ее передовым эволюционным идеям.

Выдающееся значение Н. Е. Введенского для павловского этапа физиологии заключается прежде всего в том, что им разработаны пути для понимания наиболее глубоких и интимных физиологических механизмов эволюционного преобразования организмов в связи с изменениями в среде. Вот почему дальнейшая разработка научного наследства, оставленного Н. Е. Введенским, дает возможность не только объяснить физиологические механизмы эволюции, но и направленно изменять ее в соответствии с текущими задачами построения коммунистического общества в нашей стране.

¹ И. А. Аршавский, Вестн. Лен. унив., № 12, 1947, стр. 1; Физиолог. журн., т. XXXV, 1949, стр. 34 и 199.

ЭЛЕКТРОНАРКОЗ И ЕГО ТЕОРИЯ В СВЕТЕ УЧЕНИЯ Н. Е. ВВЕДЕНСКОГО О ПАРАБИОЗЕ

А. А. Васильев

Ленинград

Поступило 15 II. 1952

Попытки применить электронаркоз как обезболивающий прием при хирургических операциях [Неергард (Neergard, 1922)] и при родах (Яковлев и Петров, 1938) хорошо известны. Начиная с середины 30-х годов электронаркоз стал применяться и как лечебное средство при некоторых нервно-психических заболеваниях. Так, В. А. Глазов, основательно познакомившись с электронаркозом в опытах на теплокровных животных, в 1935 г. попробовал применить прерывистый постоянный ток Ледюка при депрессивных состояниях разного рода. Для погружения человека в состояние полного электронаркоза требуется сила тока не менее 7—8 ма. Глазов (1947) применял ток в 2—3 раза слабее (всего 2—3 ма), восходящего или нисходящего направления при лобно-спинном или височном (бitemпоральном) расположении электродов. Автор описывает „растормаживающее действие“ такого тока, выводящее больных из депрессивного состояния, особенно в случаях циркулярного психоза, а также при неврозах и психозах реактивного характера. При шизофрении, по данным того же автора, удается иногда добиться лишь кратковременного улучшения состояния больного. Сходные результаты были затем получены и другими авторами.

Лечение электронаркозом следует строго отличать от таких осужденных советской медициной лечебных приемов, как электрошоковая и электросудорожная терапия. При применении электронаркоза врач стремится по возможности избежать судорожных явлений, добиваясь спокойного сна. При электрошоковой и электросудорожной терапии, наоборот, нарочито применяется ток такой большой силы, которая вызывает судорожные явления, весьма сходные с эпилептическим припадком. Примером смещения этих двух методов лечения может служить работа Серейского и Ротштейна, озаглавленная „Электронаркоз в терапии психических заболеваний“ (1947). Авторы применяли ток силою до 200 ма, вызывавший у больных-шизофреников эпилептоидный приступ с тоническими и клоническими судорогами; они пропускали этот ток в течение полуминуты, после чего снижали его до 50 ма и поддерживали на этом уровне еще 15 мин. Разумеется, об электронаркозе здесь не может быть и речи: это типичный образчик электросудорожной терапии.

Противоположной крайностью является метод электротерапии депрессивных больных, применяемый Г. Ю. Белицким (1941). Здесь сила прерывистого постоянного тока (частотой 10 в 1 сек.) равняется всего нескольким десяткам долям миллиампера (не более 0.5 ма), при этом один электрод накладывается на веки закрытых глаз, а другой на затылок. В этом случае опять-таки нельзя говорить об электронаркозе. Здесь ток, вероятно, играет роль слабого гипногенного раздражителя, вроде фиксации блестящей точки или ударов метронома, применяемых при гипнотическом усыплении.

В связи с возрастанием интереса к практическому применению наркотизирующего тока повысилась потребность в построении экспериментально обоснованной теории электронаркоза. В 1937 г. автором этой статьи было высказано предположение о парабихотической природе как местной электроанестезии, так и общего электронаркоза. В дальнейшем это предположение было экспериментально подтверждено и существенно дополнено данными ряда настоящих и бывших сотрудников автора (Глазов, Календаров, Лапицкий, Петров, 1937; Белицкий, 1941; Мовчан, 1938).

Как известно, первые теоретические соображения о физиологической природе электронаркоза были высказаны еще Ледюком (Leduc, 1907), открывшим это явление у высших животных и человека в 1902 г.¹ Причину „электрического сна“ Ледюк видел в угнетающем действии примененного им прерывистого постоянного тока на центральную нервную систему, в частности на кору больших полушарий. Однако уже в следующем году Циммерн и Димье (Zimmern et Dimier, 1903) стали усматривать причину электронаркоза в первичном действии тока на мозговые сосуды. Ток вызывает сокращение гладких мышц кровеносных сосудов; сосуды сжимаются, что приводит к анемии мозга и, вследствие этого, к выпадению мозговых функций.

Существенно иную точку зрения на природу электронаркоза выдвинул В. А. Глазов (1947). Можно полагать, что наркотизирующий ток преимущественно проходит через наполняющую мозговые желудочки и каналы цереброспинальную жидкость, которая по сравнению с другими средами мозга обладает наибольшей электропроводностью. Вследствие этого наркотизирующий ток должен действовать, главным образом, на непосредственно прилегающие к мозговым желудочкам и каналам подкорковые и стволовые части мозга. Глазов описал шесть последовательно развивающихся стадий электронаркоза, из которых стадия „каталептическая“ и стадия „децеребрационной ригидности“ несомненно обязаны своим происхождением действию тока на диэнцефалические и стволовые центры. Об этом же свидетельствуют опыты В. А. Глазова с отведением тока к зеркальному гальванометру через игольчатые электроды, вкалываемые на различную глубину в вещество больших полушарий кролика, который в то же время подвергался действию наркотизирующего тока. Оказалось, что по мере углубления электродов сила ответвляемого в гальванометр тока увеличивалась.² Наконец, тем же автором было показано, что ток Ледюка умеренной силы усиливает действие „стволовых наркотиков“ и ослабляет (особенно при нисходящем направлении) наркоз, вызванный хлороформом или эфиром. Последнее явление было ранее описано Еллинеком (Jellinek, 1918).

С этой точки зрения электронаркоз является особой разновидностью „пассивного сна“, возникающего вследствие вызываемой током блокады тех таламических центростремительных путей, которые соединяют с корой периферические органы чувств.

Наряду с указанными первичными функциональными изменениями, возникающими в самой центральной нервной системе под влия-

¹ Оглушение водных животных (рыб) при пропускании тока через воду было установлено значительно раньше. Такие опыты ставил русский академик В. В. Петров еще в самом начале XIX века. Затем это явление было подробно описано Блазиусом и Швейцером (Blasius u. Schweizer, 1893) и др.

² Впрочем, этот результат может быть объяснен и чисто физическими условиями опыта. С погружением электродов увеличивается поверхность их соприкосновения с тканью мозга, что ведет к уменьшению так называемого переходного сопротивления. Этот опыт следовало бы повторить с применением электродов, покрытых изолирующим лаком за исключением самого их острия.

нием проходящего через нее наркотизирующего тока, изменяется функциональное состояние и периферических органов, через которые наркотизирующий ток непосредственно не проходит. Так, например, при пропускании через головной и спинной мозг кролика наркотизирующего тока восходящего направления хронаксия мышц задних конечностей укорачивается, а при токе нисходящего направления — удлиняется (Васильев и Мовчан). Закономерные сдвиги хронаксии сгибателей пальцев кисти наблюдались и у здоровых испытуемых при пропускании через головной и спинной мозг постоянного тока того или другого направления, силой в 3 ма (Смирнов, 1950).

Такие функциональные изменения можно назвать вторичными, обусловленными субординационными отношениями между центрами и периферией. Эти вторичные изменения, накладываясь на первичные, дают весьма сложную картину развития электронаркоза в целостном организме.

Какова же интимная природа первичных функциональных изменений, вызываемых в нервной ткани наркотизирующим током? Как раз в те годы, когда Ледюк и его последователи ставили первые опыты по электронаркозу, Н. Е. Введенский (1901) создал свое замечательное учение о парабюзе. Именно этому учению и суждено было стать основанием истинной теории электронаркоза.

Первые данные по наркотизирующему действию электрического тока были получены на изолированном нервно-мышечном препарате лягушки. В 1883 г. Б. Ф. Вериге открыл явление катодической депрессии, т. е. подавления возбудимости и физиологической проводимости участка нерва, подвергнутого действию катода достаточно сильного постоянного тока. Год спустя Н. Е. Введенский (1884) сделал важное дополнение к этому открытию, установив явление минимальной поляризации нерва. Он показал, что блок проводимости, вызванный сперва относительно сильным постоянным током, может затем поддерживаться на минимуме током все более слабым; по размыкании такого тока минимальной силы, как раз достаточной для того, чтобы поддерживать блок проводимости, последняя тотчас же и полностью восстанавливается. Действуя таким образом, удается поддерживать катодическую депрессию нерва на одном и том же уровне в течение многих часов подряд.

Дальнейшие шаги были сделаны в лаборатории Н. Е. Введенского уже после создания им теории парабюза. Н. Я. Пэрна (1913) показал, что, действуя на нерв достаточно сильным постоянным током, можно последовательно получить три депрессивных состояния: тотчас же по замыкании тока в области приложения анода возникает первичная анодическая депрессия, характеризующаяся глубоким, но быстро проходящим падением возбудимости и проводимости анодного участка нерва; затем в области приложения катода развивается уже упомянутая катодическая депрессия; наконец, при дальнейшем действии тока, в анодном участке возникает вторичная анодическая депрессия, развивающаяся приблизительно в десять раз медленнее, чем депрессия катодическая.

Из этих трех депрессивных состояний второе и третье развиваются с наличием парабютических стадий Введенского и, следовательно, по своей природе являются парабюзом, т. е. состоянием длительного, местного, неколебательного, градуально меняющего свой уровень возбуждения. Первичная анодическая депрессия, представляющая собой высшую степень развития анаэлектротона, напротив, ничего общего с возбуждением не имеет. Она возникает и убывает без прохождения парабютических стадий и, более того, способна устранять катодическую

депрессию, как и всякое другое парабиотическое состояние нерва. Это своеобразное состояние угнетения нервных функций Н. Я. Пэрна назвал „успокоением“, А. А. Васильев — „антипарабиозом“, Н. В. Голиков в новейшее время — „активным покоем“.

Суть дела, однако, не в названиях, а в том несомненном факте, что местное угнетающее наркотизирующее действие оказывают как катод, так и анод постоянного тока, что следует различать католический и анодический электронаркоз нерва, причем первый резко отличается от второго по своей физиологической природе. Несомненно также, что при гальванизации нерва главная роль принадлежит католическому электронаркозу. Анодические разновидности местного электронаркоза нерва дают себя знать лишь в экстренных случаях: при более сильном наркотизирующем токе (первичная анодическая депрессия) и при достаточно длительном его действии (вторичная анодическая депрессия).

В лаборатории Н. Е. Введенского были начаты работы по изучению влияния постоянного тока и на рефлекторную деятельность спинномозговых лягушек (Кларк). Эти исследования были продолжены в лаборатории автора данной статьи (Эльконин, 1929; Могендович, 1932). В общем было показано, что при активном катоде, наложенном на спинной мозг, постоянный ток (от 50 до 200 мка) вызывает последовательные парабиотические стадии рефлекторной проводимости, а затем и полное ее прекращение. Ослабляя ток, удается вернуть спинной мозг к той или иной стадии парабиоза и по желанию длительно поддерживать ее на одном уровне.

Затем В. Е. Деловым (1933) было изучено наркотизирующее действие различных форм тока на свободно плавающих в аквариуме рыб. В действии постоянного тока на водных животных можно различить три стадии: стадию возбуждения (при пороговой плотности тока в воде от 0.02 до 0.05 ма на 1 см²), стадию электротаксиса, при которой рыба принимает положение по направлению тока, головой к аноду, и при дальнейшем усилении тока (до 0.2—0.5 ма на 1 см²) обратимую стадию электронаркоза, характеризующуюся потерей чувствительности и способности к движениям — рыба опрокидывается на бок или спину. При действии прерывистого постоянного тока, а также тока индукционного, резко выражена стадия возбуждения и менее резко — стадия электротаксиса, причем рыба устанавливается, большей частью, головой к катоду. Эти данные имеют значение и для электрического лова рыбы.

В дальнейшем сотрудники автора (Лапицкий и Петров, 1937) выполнили целую серию работ по сравнительному изучению наркотизирующего действия различных форм тока на лягушек и на теплокровных животных. Полученные результаты, сопоставленные с фактическими данными по гальваническому и фарадическому парабиозу нервного ствола, позволили выдвинуть положение о единстве природы общего электронаркоза, с одной стороны, и местного католического парабиоза нерва — с другой. В том и в другом случае мы имеем следующие характерные явления:

1) трехфазный ход развития электронаркоза при постепенном усилении тока; сперва возникает состояние более или менее выраженной заторможенности, состоящей в полном или частичном подавлении рефлексов (стадия первичного торможения, соответствующая первичной анодической депрессии нерва); при усилении тока эта первая стадия сменяется восстановлением рефлекторной деятельности или даже стадией экзальтации (соответствующей каталектотону в опытах на нерве), после чего, при дальнейшем усиле-

нии тока, наступает уже устойчивый, полный электронаркоз (соответствующий катодической депрессии нерва); у лягушек стадия первичной заторможенности выражается в том, что при токе около 1.5 ма животное перестает подтягивать к туловищу отведенные экспериментатором задние конечности; при 2 ма обычно наблюдается стадия экзальтации, а при 3 ма наступает уже полный электронаркоз (Брызгалов и Бабкин, 1941); аналогичные стадии электронаркоза В. А. Глазов (1947) описал у теплокровных животных, у которых между второй и третьей стадиями вклиниваются уже упомянутые промежуточные стадии — „каталептическая“ и „децеребрационная ригидности“;

2) более быстрое развитие электронаркоза в случае активного катода, наложенного на головной мозг, чем в случае активного анода при одной и той же силе действующего тока; в нерве катодическая депрессия также развивается гораздо скорее, чем вторичная анодическая депрессия;

3) явление минимальной поляризации, состоящее, как уже указывалось, в том, что общий электронаркоз (как и парабииоз нерва), вызванный первоначально сильным током, может затем поддерживаться током все более слабым;

4) явление сенсibilизации к действию тока, выражающееся в ускорении подавления мозговых и нервных функций при повторном замыкании наркотизирующего тока того же направления и той же силы;

5) быстрое и полное восстановление подавленных мозговых и нервных функций, наступающее по размыкании наркотизирующего тока, если только действие его не было чрезмерным.

Перечисленные явления наблюдаются как при восходящем (катод на голове, анод на конце позвоночника), так и при нисходящем (на голове анод) направлении наркотизирующего тока. Известны, однако, и такие явления, которые более характерны или для восходящей, или для нисходящей электронаркотизации. Так, еще старинные авторы Легро и Онимус (Legros et Onimus, 1868), Германн (Hermann, 1885), Чаговец (1906) и другие отмечали повышение возбудимости всей центральной нервной системы при восходящем постоянном токе и понижение возбудимости при токе нисходящего направления. В настоящее время лучше сказать, что восходящий ток усиливает, а нисходящий ослабляет проявление второй (экзальтационной) стадии электронаркоза. Недавно Г. Ю. Белицкий (1941) нашел другое существенное различие: при „анэлектронаркозе“ (нисходящем токе) усиливается итеративность рефлекторного проведения импульсов через спинной мозг (ритмические импульсы проходят, одиночные — нет); при „катэлектронаркозе“ (восходящем токе), напротив, начинает проявляться анитеративный тип рефлекторного проведения (первые импульсы ритмического ряда проводятся, последующие тормозятся).

Итеративное проведение характерно для анодного участка нерва, анитеративное — для катодного участка. Вообще говоря, эффект поляризации центральной нервной системы, как правило, имеет черты, свойственные характеру влияния верхнего полюса — анода или катода, приложенного к головному мозгу.

Это важное правило электронаркоза должно иметь свое объяснение. Шеминцкий (Scheminckzy, 1938) и вслед за ним Г. Ю. Белицкий (1941) находят его в функциональной поляриности спинного мозга. Если отвести к достаточно чувствительному зеркальному гальванометру два участка обнаженного спинного мозга лягушки, то окажется, что выше расположенный участок всегда будет заряжен положительно по сравнению с ниже лежащим участком. Головной мозг

электроположителен по отношению к спинному мозгу. Таким образом, функциональная полярность спинномозговой оси имеет нисходящее направление. Понятно, что нисходящий наркотизирующий ток будет ее усиливать, подкреплять, — отсюда отмеченное в опытах успокоение, понижение возбудимости рефлекторных центров. Восходящий наркотизирующий ток, наоборот, должен ослаблять, компенсировать полярность спинномозговой оси, что, как показывают опыты, ведет к повышению возбудимости, к экзальтации.

Надо заметить, что такое представление согласуется с электротонической теорией субординации, предусматривающей анэлектротоническое влияние центров головного мозга на спинальные центры и, далее, на нервно-мышечную периферию. В соответствии с этим анодизация головного мозга лягушки усиливает субординирующее влияние центров на периферию, а катодизация ослабляет и аннулирует это влияние (Лапицкий, 1941; Гальвас, 1947).

Дальнейшие доказательства парабиотической природы электронаркоза целостного организма тесно связаны с разработкой методов количественного изучения порогового парабиоза нерва (Васильев, 1929) и порогового электронаркоза целостного организма (Мовчан, 1947, 1950). В основу этих методов была положена уже упомянутая минимальная поляризация нерва, примененная впервые Н. Е. Введенским для установления факта неустойчивости нерва.

Опыты, поставленные мною на седалищном нерве изолированного нервно-мышечного препарата лягушки, привели к установлению количественного закона порогового катодического парабиоза или, что то же самое, местного электронаркоза нервного ствола. Было показано, что эмпирическая кривая, выражающая изменение величины порога катодического парабиоза во времени, имеет характер гиперболы

типа: $i = \frac{a}{t} + b$ (где i — сила наркотизирующего тока, выраженная в микроамперах; t — время действия тока в минутах от начала опыта; a и b — константы гиперболы). Эта кривая вполне совпадает с так называемой кривой напряжения — времени, выражающей соотношение между силой и длительностью тока, необходимое для достижения порога раздражения. Следовательно, приведенное уравнение гиперболы оказалось равным образом применимым как к явлению порогового раздражения, так и к явлению порогового парабиоза.

В опытах, проводимых на целостном интактном организме, при действии восходящего тока (катод на голове, анод на конце позвоночника) пороговый электронаркоз центральной нервной системы подчиняется той же гиперболической закономерности, которая была установлена в опытах с пороговой парабиотизацией нерва. При электронаркозе, вызываемом нисходящим током, гиперболический ход кривой осложняется одним или несколькими подъемами („горбами“). Это было установлено в опытах, проведенных на лягушках, с применением постоянного непрерывного тока (Мовчан, 1947, 1950), и в опытах с кроликами при применении постоянного прерывистого тока Ледюка (Васильев и Мовчан). Возникновение „горбов“ при нисходящем токе объясняется тем, что анодизация головного мозга, как уже упоминалось, усиливает его субординирующее влияние на рефлекторные центры спинного мозга, а тем самым повышается и функциональная устойчивость, адаптация этих центров к парабиотизирующему действию катода пропускаемого тока.

Такие же „горбы“ можно получить на кривых порогового катодического парабиоза седалищного нерва лягушки, если оставить этот

нерв связанным с мозгом, и даже в опытах с изолированным нервом, если предварительно его обогатить ионами кальция. В обоих указанных случаях повышается адаптация нерва к парабииотизирующему действию катода постоянного тока (Васильев и Мовчан, 1938).

Известно, что участок нерва, находящийся в состоянии порогового катодического парабииза, проявляет чрезвычайную чувствительность к слабым побочным влияниям альтерирующего характера (Мовчан, 1938). Так, например, повышение температуры воздуха вблизи катодического участка нерва всего на несколько десятых долей градуса уже вызывает подъем уровня кривой порогового парабииза. Такое же охлаждение приводит к заметному опусканию уровня кривой (Л. Л. Васильев, 1939). Аналогичные явления были установлены и в опытах с пороговым электронаркозом теплокровных животных. Так, согревание организма (а следовательно и центральной нервной системы) вливанием через рот нагретой воды (до 45°) выводит кролика из состояния порогового электронаркоза. Охлаждение вливанием холодной воды ($0-7^{\circ}$), напротив, углубляет состояние электронаркоза. В другой серии опытов углубление порогового электронаркоза у кролика достигалось вдыханием паров хлороформа или эфира (Л. Л. Васильев и Н. П. Мовчан). Эти опыты показывают, что центральная нервная система, находящаяся в состоянии порогового электронаркоза, столь же чувствительна к побочным влияниям, как и участок нерва, приведенный в состояние порогового катодического парабииза. Факторы, снимающие пороговый парабииз, выводят и из состояния порогового электронаркоза. Факторы, углубляющие пороговый парабииз, таким же образом влияют и на пороговый электронаркоз.

В основном электронаркоз развивается по типу катодического парабииза тех или иных отделов центральной нервной системы. При этом выше лежащие отделы могут оказывать в порядке субординации депарабиотизирующее влияние на ниже лежащие отделы, приведенные в состояние электронаркоза. Анодизация головного мозга усиливает это влияние, катодизация ослабляет его, чем в значительной мере и объясняется специфическое различие в наркотизирующем действии нисходящего и восходящего тока.

В заключение надо сказать, что законченной теории электронаркоза мы еще не имеем. Факты и соображения, приведенные в этой статье, — это всего лишь фрагменты постепенно создаваемой советскими учеными теории электронаркоза; но уже и теперь несомненно, что учение Н. Е. Введенского о парабиизе займет в этой теории фундаментальное положение.

Экспериментальное овладение процессом порогового электронаркоза, выявление его закономерностей и особенностей, возможность поддерживать состояние порогового электронаркоза длительное время без видимого вреда для организма — все это делает метод пороговой электронаркотизации ценным для клиники. В свое время Н. П. Резвяков писал о „неутомляемости нерва при парабиизе“, разумея при этом минимальную поляризацию нерва по Введенскому. В известной мере мы можем говорить и о „неутомляемости центральной нервной системы при пороговом ее электронаркозе“. Наряду с другими гипногенными приемами пороговый электронаркоз, повидимому, может быть применяем как фактор, вызывающий и поддерживающий в центральной нервной системе состояние охранительного торможения, которое, согласно учению И. П. Павлова, играет такую, значительную роль в оздоровлении больного организма.

ЛИТЕРАТУРА

- Белицкий Г. Ю., Тр. Гос. инст. по изуч. мозга им. В. М. Бехтерева, 14, 33, 1941.
 Брызгалов С. и Г. Бабкин, Уч. зап. Лен. педагог. инст. им. Н. К. Крупской, 1, 127, 1941.
 Васильев А. А., сб. „Новое в рефлексологии и физиологии нервной системы“, 3, 31, 1929; Тр. научн. сессии Лен. инст. мозга, 162, 1939.
 Васильев А. А. и Г. С. Календаров, сб. „Электрический наркоз“, М., 53, 1937.
 Васильев А. А., Д. А. Лапицкий и Ф. П. Петров, сб. „Электрический наркоз“, М., 81, 1937.
 Васильев А. А. и Н. П. Мовчан, Бюлл. exper. биол. и мед., 6, № 6, 627, 1938.
 Введенский Н. Е. Телефонические исследования. СПб., 123, 1884; Возбуждение, торможение и наркоз. СПб., 1901.
 Гальвас Е. Т., Тр. Гос. инст. по изуч. мозга им. В. М. Бехтерева (сб. „Институт мозга в 1941—1946 гг.“), 18, 85, Л., 1947.
 Глазов В. А., Невропатология и психиатрия, 16, в. 6, 77, 1947.
 Глазов В. А., Г. С. Календаров, Д. А. Лапицкий и Ф. П. Петров, сб. „Электрический наркоз“, М., 109, 1937.
 Делов В. Е., Изв. Всесоюзн. Инст. рыбного хозяйства, 16, 5, 1933.
 Лапицкий Д. А., Уч. зап. Лен. педагог. инст. им. Н. К. Крупской, 1, 82, 1941.
 Лапицкий Д. А. и Ф. П. Петров, сб. „Электрический наркоз“, М., 67, 73 и 101, 1937.
 Мовчан Н. П., Бюлл. exper. биол. и мед., 6, 320, 1938; Тр. Гос. инст. по изуч. мозга им. В. М. Бехтерева (сб. „Институт мозга в 1941—1946 гг.“), 18, 85, Л., 1947; Уч. зап. Лен. Гос. ун-в., сер. биол. наук, в. 22, 276, 1950.
 Могендович М. Р., сб. „Исследования в области физико-химической динамики нервных процессов“, Л., 45, 1932.
 Пэрна Н. Я., Работы физиолог. лаборат. СПб. ун-в., 6—8, Юрьев, 36, 1911—1913.
 Серейский М. Я. и Г. А. Ротштейн, Невропатология и психиатрия, 16, в. 6, 84, 1947.
 Смирнов В. Е., сб. „Механизмы патологических реакций“, в. 16—20, 373, 1950.
 Чаговец В. Ю., Обзор. психиатр. и невр., 1, 18, 1906.
 Эльконин Д. Б., сб. „Новое в рефлексологии и физиологии нервной системы“, 3, 124, 1929.
 Яковлев И. И. и В. А. Петров. Применение электричества для обезболивания и наркоза. Л., 1938.
 Blasius E. u. F. Schweizer, Pflüg. Arch., 53, 493, 1893.
 Jellinek S., Wien. klin. Wschr., 191, 1207, 1918.
 Hermann L., Pflüg. Arch., 37, 457, 1885.
 Legros Ch. et E. Onimus, C. R. Soc. biol., 20, 57, 1868.
 Leduc S., Presse médicale, 15, 129, Paris, 1907.
 Neergard K., Arch. f. klin. Chir., 122, 100, 1922.
 Scheminzy F., XVI Интернац. физиолог. конгр., Kongr. Ber., 2, 331, Zürich, 1938.
 Zimmern A. et G. Dimier, Arch. d'électr. méd., 2, 563, 1903.

О ТОРМОЖЕНИИ НЕРВНОГО ИМПУЛЬСА АНОДОМ И УСИЛЕНИИ ЕГО КАТОДОМ КРАТКОВРЕМЕННОГО ТОКА

Д. С. Воронцов

Институт физиологии животных при Киевском Государственном университете

Поступило 7 I 1952

Н. Е. Введенский на основании своих обширных исследований разработал стройную теорию торможения, в основу которой было положено открытое им явление парабриоза. В основных чертах сущность этой теории сводится к тому, что если к какому-либо возбудимому образованию приходят сильные и частые импульсы, превышающие его лабильность, то в этом образовании развивается „стойкое и неколеблущееся возбуждение“, или „физиологический парабриоз“, который, как и обычное возбуждение, при определенной степени своего развития создает рефракторность, в силу чего дальнейшие импульсы перестают его раздражать, деятельность его прекращается, наступает торможение. Характерной особенностью этой теории является то, что она рассматривает торможение не как нечто диаметрально противоположное процессу возбуждения, а как результат особой формы возбуждения. С этой точки зрения, торможение должно наступить в результате действия на мало лабильное образование более или менее значительного количества часто следующих друг за другом импульсов, и так как Н. Е. Введенский своими телефоническими исследованиями показал, что элементы центральной нервной системы (нервные клетки) отличаются очень низкой лабильностью, то и естественно, что здесь легче всего и скорее всего может наступить и действительно наступает торможение.

Однако А. Ф. Самойлов и М. А. Киселев в 1927 г. показали, что и один нервный импульс, входящий в спинной мозг, развивает там наряду с возбуждением и процесс торможения, который длится довольно долго. Так как для получения торможения в центральной нервной системе необходимо приложить раздражение к определенному чувствительному нерву, в котором при этом возникает такой же нервный импульс, как и в нервных волокнах, производящих возбуждение в нервных центрах (причем один и тот же нервный импульс, входя в спинной мозг, одни нейроны возбуждает, а другие тормозит), следует заключить, что нервный импульс включает в себе и возбуждающие и тормозящие свойства.

В настоящее время вряд ли можно сомневаться в том, что раздражающие свойства нервного импульса представлены его электрической реакцией, током действия. Не может ли эта электрическая реакция вызывать и торможение нервного процесса?

Еще в 1927 г. я обнаружил, что нервный импульс в наркотизированном или вообще альтирированном нерве очень легко затормаживается.

вается анодом индукционного тока, если этот анод действует на нервный импульс в период так называемой абсолютной рефракторной фазы. Но такое торможение имеет место и в нормальном нерве, например при „пробелах“ Фикка или когда нервный импульс является ослабленным (Трофимов, 1932). С другой стороны, нервный импульс в альтерированном нерве легко усиливается катодом индукционного тока, даже настолько слабого, что сам по себе он не обнаруживает заметного раздражающего действия, если катод действует на нервный импульс в период „абсолютной рефракторности“. Эти свойства нервного импульса открывают возможность для понимания как явлений торможения, так и явлений суммации в центральной нервной системе, если принять во внимание, что при альтерации нерва нервный импульс в нем ослабляется и удлиняется в своем развитии, т. е. в этих отношениях приближается к свойствам нервного процесса в центральной нервной системе.

Тормозящее действие анода и усиливающее действие катода на нервный импульс мы изучали на основании мышечных сокращений, которые выявляют лишь конечный результат, но не дают указаний, каким образом анод развивает торможение, а катод усиливает нервный импульс. Для этого надо было наблюдать непосредственно за нервным импульсом, который подвергается действию анода или катода. В совместной работе с Юденичем (1930) мы пытались произвести и непосредственные наблюдения над нервным импульсом, но так как мы применяли сравнительно мало подвижный прибор для наблюдений за током действия нерва, именно — струнный гальванометр, то мы и не получили ясных результатов. Нам казалось, что усиливающее действие катода заключается в том, что он в период „абсолютной рефракторности“ вызывает второй импульс. Не удалось нам выяснить также, с какой фазой развития нервного импульса связано и тормозящее действие анода.

В настоящей работе я пытался более подробно изучить как тормозящее действие анода, так и усиливающее действие катода на нервный импульс, пользуясь наблюдениями над токами действия нерва в ближайшем соседстве с анодом или катодом, при помощи катодного осциллографа.

МЕТОДИКА

Нервно-мышечный препарат лягушки помещался во влажную камеру. Мышца его соединялась с миографом, который записывал ее сокращения на неподвижном барабане. Нерв накладывался на три пары платиновых электродов. Одна пара с расстоянием между электродами около 3—4 мм располагалась у проксимального конца нерва и служила для вызова исследуемого импульса, вторая пара — с расстоянием между ними около 1.5—2 см помещалась дистальнее первой, примерно посередине нерва. Через эту пару проходил индукционный ток или разряд конденсатора, анод или катод которого должен был действовать на импульс, вызванный под проксимальными электродами. Наконец, третья пара прикладывалась к нерву дистальнее второй пары и служила для отведения токов действия к катодному осциллографу. Расстояние между электродами этой пары было около 2 см. Проксимальный электрод этой пары лежал на расстоянии 1.5—2 мм ниже дистального электрода второй пары, второй же электрод этой пары лежал ближе к мышце. Таким образом, отведение тока действия нерва было двухфазное. Проксимальный отводящий электрод мы всегда старались приложить к нерву ниже отхождения крупных бедренных ветвей.

На рис. 1 изображена схема расположения электродов на нерве. Промежутки времени между первым (через электроды А) и вторым (через электроды Б) индукционными ударами или разрядом конденсатора отмерялись при помощи маятника Гельмгольца.

Опыт начинался с определения абсолютной рефракторной фазы и по токам действия и по мышечному сокращению. Затем нерв под дистальным электродом второй пары и проксимальным третьей (отводящей) смазывался 0.5% раствором

кокаина или 1%-м раствором новокаина, и после этого производились наблюдения над действием анода или катода на нервный импульс в различные стадии действия наркотика.

РЕЗУЛЬТАТЫ ОПЫТОВ

При определении абсолютной рефракторной фазы на нормальном препарате обращает на себя внимание как совершенно закономерное явление, что эта фаза, определяемая по мышечным сокращениям, всегда продолжительнее, чем при определении по токам действия нерва. При одной и той же силе второго раздражения второй ток действия нерва появляется раньше, чем усиление сокращения мышцы. У разных препаратов эта разница рефракторной фазы бывает неодинаковой, но у некоторых доходит до 0.001 секунды. В среднем же она бывает около половины миллисекунды. Обуславливается ли это тем, что слабые нервные импульсы, которые возникают в относительной рефракторной фазе, не могут пройти через нервные окончания и вызвать сокращение мышцы, или тем, что нервные волокна, идущие к икроножной мышце, имеют более длинную рефракторную фазу, чем другие волокна седалищного нерва, этого нам не удалось выяснить.

При определении абсолютной рефракторной фазы нормального нерва нам приходилось несколько раз наблюдать явное угнетение тока действия нерва анодом второго индукционного удара. При этом первая фаза тока действия была в значительной мере искажена петлей второго раздражающего тока и поэтому судить

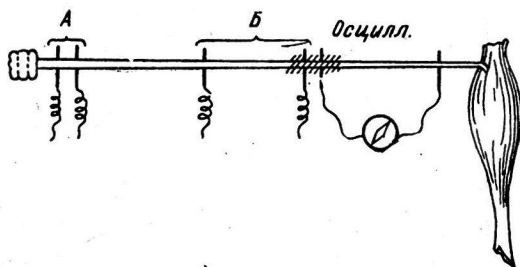


Рис. 1. Схема расположения электродов на нерве.

Заштриховано место приложения наркотика.
Объяснения в тексте.

об угнетении тока действия по первой его фазе нельзя, но вторая фаза позволяет ясно видеть это угнетение: она бывает явно уменьшена, хотя мышечный эффект остается без изменений. Этот факт указывает на то, что импульс в различных нервных волокнах является неодинаково чувствительным к тормозящему действию анода.

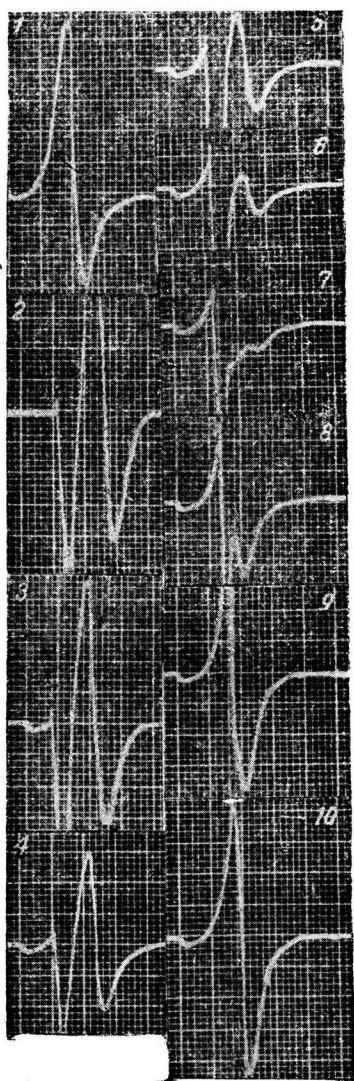
После определения рефракторной фазы нерв в указанном выше месте смазывался кокаином. Через 5—10 мин. после этого можно было ясно видеть, что ток действия нерва в наркотизируемой области удлиняется, первая фаза его становится продолжительнее, а вместе с тем нервный импульс получает способность тормозиться анодом. Если теперь раздражение в А (рис. 1) сочетать с восходящим индукционным ударом в Б так, чтобы анод второго удара попал на восходящее колено первой фазы тока действия, приходящего из точки А,¹ то получается значительное подавление этого тока действия, а также и ослабление мышечного сокращения на такое двойное раздражение. При дальнейшем действии наркотика первая фаза тока действия еще более растягивается во времени и наряду с этим уменьшается и по высоте, вторая же фаза также оказывается заметно удлиненной, но уменьшается еще в большей мере, чем первая, и в конце концов совершенно исчезает, так что получается чисто однофазный ток действия. Вместе с тем исчезает и проводимость: мышца не отвечает на раздражения в А. Здесь мы

¹ Ток действия от раздражения Б в этих условиях не возникает, так как оно попадает в рефракторную фазу от импульса, приходящего из точки А.

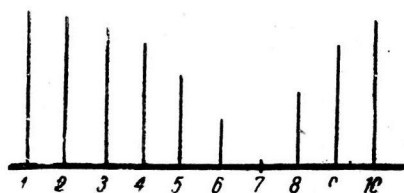
наглядно видим, что возбуждение входит в наркотизированный участок нерва, сильно ослабляется и растягивается во времени, но выйти из наркотизированного участка не может.

Вместе с этими изменениями нервного импульса в наркотизированном участке все более увеличивается его чувствительность к тормозящему действию анода. Еще до исчезновения проводимости, когда нервный импульс в наркотизированном участке, судя по его току действия, обнаруживает заметное ослабление и значительное удлинение, он может быть полностью подавлен анодом сравнительно не очень сильного индукционного тока или разряда конденсатора, так что мышца совершенно не отвечает на сочетание таких двух раздражений, на каждое из которых по отдельности она дает большие сокращения. Но такое полное подавление происходит лишь в том случае, когда анод второго раздражения падает на восходящее колено тока действия от первого раздражения.

На рис. 2 приведен ряд осциллограмм нерва, полученных в начальную стадию наркотизации, когда проводимость лишь немного ослаблена, при сочетании сильного раздражения в А с сильным индукционным ударом восходящего направления в Б при постепенно увеличивающемся интервале между этими раздражениями. Здесь же (рис. 2, б) представлены кривые мышечных сокращений, соответствующие этим



а



б

Рис. 2.

а — осциллограммы от наркотизированного участка нерва: 1 — при раздражении в А (см. рис. 1); 2 — при раздражении в Б (см. рис. 1) восходящим индукционным ударом; 3—10 — при сочетании этих раздражений при все увеличивающемся интервале между ними. 7 мм абсциссы соответствуют 0.002 сек. для всех осциллограмм в этой статье. б — высота мышечных сокращений, соответствующих осциллограммам на рис. 2, а.

осциллограммам. Первая осциллограмма (рис. 2, а, 1) — ток действия на раздражение в А. Он отличается от нормального тока действия этого же препарата до наркотизации тем, что его первая фаза стала примерно в два раза продолжительнее, чем она была до наркотизации.

Вторая осциллограмма (рис. 2, а, 2) — ток действия на раздражение *Б* (28 см при пороге 39 см). Вначале видна большая петля тока (отклонение вниз), за которой следует ток действия. Далее видны токи действия, вызванные действием этих двух раздражений с малыми интервалами между ними. Так как петля второго индукционного тока искажает первую фазу тока действия, то об эффекте надо судить по второй фазе. При очень малых интервалах между раздражениями (рис. 2а, 3) тормозящее действие анода по току действия не заметно, хотя мышечное сокращение немного уменьшено. При увеличении же интервала тормозящее действие выступает совершенно ясно и на осциллограммах и по мышечным эффектам. Вторая фаза тока действия круто уменьшается по мере того, как момент действия анода поднимается по восходящему колену первой фазы тока действия. В средней части этого колена тормозящее действие анода достигает максимума (рис. 2а, 7).

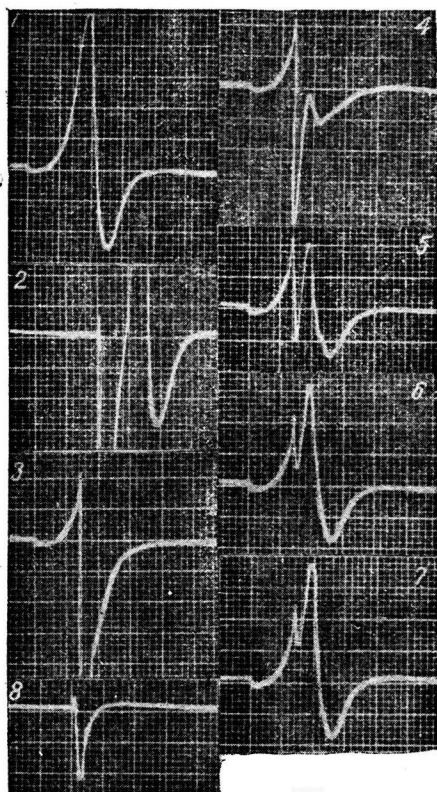
При дальнейшем увеличении интервала между этими раздражениями появляется и быстро увеличивается мышечное сокращение. На осциллограммах мы видим, что соответственно этому увеличивается и вторая фаза тока действия, которая становится даже больше, чем это соответствует току действия на раздражение в *А* (см. последние две осциллограммы, рис. 2). Это увеличение второй фазы при больших интервалах, когда второй удар падает на нисходящее колено первой фазы тока действия, обуславливается тем, что сильный второй индукционный удар в *Б* производит значительную анодическую поляризацию, которая и складывается со второй фазой тока действия.

Приведенные осциллограммы ясно показывают, что тормозящее действие анода связано с восходящим коленом первой фазы тока действия. В начале восходящего колена анод тормозит слабо, в средних частях восходящего колена тормозящее действие усиливается и достигает максимума, а затем это действие ослабляется по мере приближения к вершине первой фазы тока действия и в начале нисходящего колена становится незаметным. Таким образом, тормозящее действие анода совпадает лишь с определенной фазой развития нервного импульса, а именно с его нарастанием. В тот момент, когда нервный импульс круче всего нарастает, он более всего чувствителен к аноду. Эта его чувствительность выявляется и в том, что в этот момент его развития он затормаживается и анодом очень слабого тока.

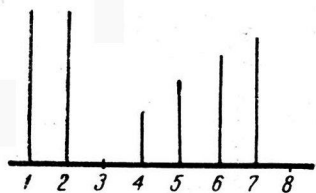
На рис. 3, а приведен ряд осциллограмм, полученных в несколько более позднюю стадию наркотизации, чем осциллограммы на предыдущем рисунке. Но и теперь проводимость еще сохранена. Применяется сочетание сильного раздражения в *А* с восходящим индукционным ударом в *Б* при одном и том же интервале между ними и именно при таком, когда анод развивает наиболее сильное тормозящее действие, но второй индукционный удар постепенно ослабляется, и каждый раз на 2 см расстояния между катушками индукционного аппарата. Раздражение в *А* дает большой двухфазный ток действия (рис. 3, а, 1), первая фаза которого в два с половиной раза удлинена во времени по сравнению с тем, что было до наркотизации. Раздражение в *Б* — восходящий индукционный удар при 28 см — вызывает большую петлю тока (отклонение вниз в начале), непосредственно за которой следует первая фаза тока действия (рис. 3, а, 2). Первая фаза этого тока действия меньше первой фазы тока действия на раздражение в *А*, что обуславливается компенсирующим влиянием петли раздражающего тока. Вторая же фаза этого тока действия больше второй фазы тока действия из *А*. Сочетание этого восходящего удара в *Б* с раздражением в *А* полностью подавляет импульс из *А*, мышца остается в покое, а ток действия не обнаруживает никаких признаков второй

фазы (рис. 3, а, 3); наблюдаемое в этом случае отклонение вниз связано с действием раздражения *Б*. Уменьшение второго удара на 2 см ведет к появлению слабого сокращения и небольшой второй фазы тока действия. Дальнейшее ослабление второго удара вызывает постепенное усиление сокращения и соответственное усиление второй фазы. Последняя осциллограмма была получена при силе второго индукционного удара в 42 см; сам по себе он дает лишь петлю тока, которая представлена на рис. 3, а, 8. Несмотря на то, что этот индукционный ток является допороговым не только теперь, но он был допороговым и до наркотизации, тем не менее он вызывает явное торможение импульса из *А*. Это торможение ясно заметно на мышечном эффекте, но еще лучше видно по току действия, который теперь почти на $\frac{1}{3}$ меньше, чем ток действия на раздражение в *А* в отдельности.

Приведенные факты ясно показывают, что при наркотизации нерва, когда развивающийся в нем импульс удлиняется и ослабляется, анод кратковременного тока оказывает сильное тормозящее действие на нервный импульс, особенно если анод падает на восходящее колено тока



а



б

Рис. 3.

а — осциллограммы наркотизированного участка нерва: 1 — при сильном раздражении в *А*; 2 — при раздражении сильным восходящим индукционным ударом в *Б*; 3 — при сочетании этих двух раздражений; 4—6 — при сочетании этих раздражений с одним и тем же интервалом между ними, но раздражение в *Б* каждый раз ослаблялось; 7 — при раздражении в *Б* 42 см (порог 39); 8 — при одном раздражении в *Б* 42 см. б — кривые мышечных сокращений, соответствующие осциллограммам на рис. 3, а.

действия. Чувствительность нервного импульса к аноду возрастает по мере углубления наркоза и доходит до такой степени, что анод даже столь слабых токов, которые являются гораздо более слабыми, чем пороговый ток, развивает значительное тормозящее действие. Особенно сильное тормозящее действие анод оказывает в средней части восходящего колена тока действия. В начале восходящего колена и в конце его анод тормозит в меньшей мере.

Особенно наглядно выступает действие анода в глубокую стадию наркотизации, после прекращения проводимости в наркотизированном

участке или перед прекращением проводимости. На рис. 4 представлено 5 токов действия наркотизированного участка нерва, когда в нем проводимость сильно ослаблена, первая фаза тока действия чрезвычайно растянута, а вторая фаза очень ослаблена. Применяется в *Б* сильный восходящий индукционный удар, который вызывает довольно значительное сокращение мышцы и дает большой двухфазный ток действия, которому предшествует петля тока (рис. 4, *а*, 1). В *А* применяется максимальное раздражение, которое также вызывает сокращение, но несколько меньшее, чем раздражение в *Б*. Ток действия на раздражение в *А* получается двухфазный, но вторая фаза его гораздо меньше второй фазы тока действия в *Б* (рис. 4, *а*, 5). Осциллограммы 2, 3 и 4 получены при сочетании этих двух раздражений с разными интервалами между ними. Когда действие анода падает на начальную часть восходящего колена тока действия, он слабо тормозит, но в середине и в верхней части восходящего колена его тормозящее действие значительно усиливается: второй фазы совершенно нет, а вместе с тем нет и сокращений, первая фаза уменьшена в 2 раза.

Этот пример я привел для того, чтобы показать, как анод сильного удара, который производит значительное раздражающее действие на наркотизированный участок, при столкновении с несомненно ослабленным нервным импульсом (как увидим ниже, такой импульс может быть в значительной мере усилен катодом) не только теряет свои раздражающие свойства, но вместе с тем затормаживает этот импульс. Как будто развиваемая нервным импульсом электроотрицательность алгебраически складывается с положительным потенциалом анода, и это ведет к их взаимному ослаблению: анод становится слабым для раздражения, а электроотрицательность нервного импульса уменьшается до такой степени, что теперь разница потенциалов между возбужденной частью и смежными невозбужденными настолько уменьшается, что вызываемые этой разницей токи действия уже не в силах раздражить смежные невозбужденные части нерва, и импульс замирает здесь, в наркотизированном участке. Об этом же говорит и сравнение величины петли тока. В первой осциллограмме (рис. 4, *а*, 1) (при действии одного только восходящего удара) петля

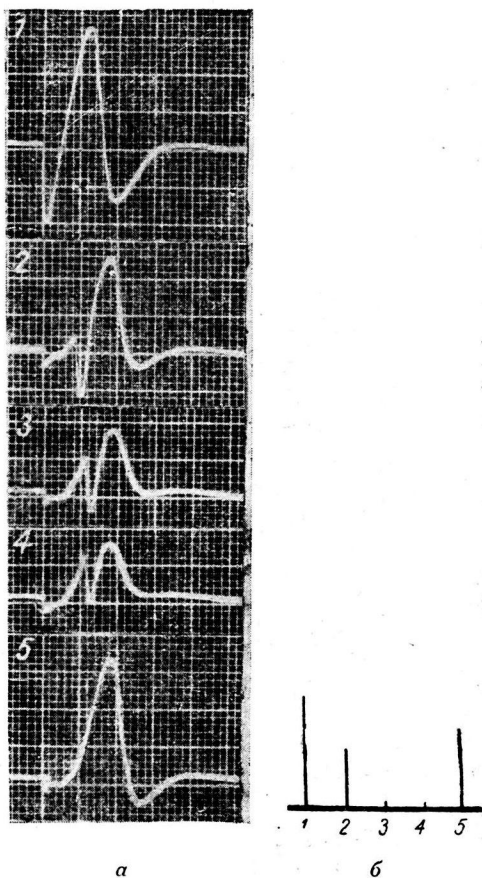


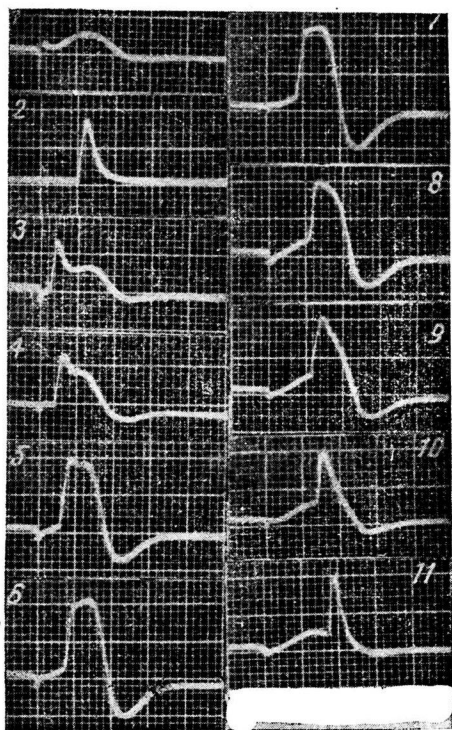
Рис. 4.

а — осциллограммы наркотизированного участка нерва: 1 — раздражение в *Б*, сильный восходящий индукционный удар; 5 — максимальное раздражение в *А*; 2—4 — получены при сочетании этих раздражений при разном интервале между ними. *б* — кривые мышечных сокращений, соответствующие осциллограммам рис. 4, *а*.

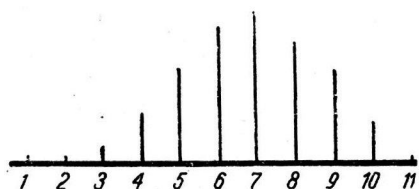
достигает 10.5 мм, во второй она—8 мм, в третьей—7.5 мм и в четвертой—7 мм, т. е. уменьшение петли тока идет параллельно с тормозящим действием.

Мы испытывали действие не только анода индукционного удара, но и разряда конденсаторов различной емкости, но не обнаружили существенной разницы. Разряды конденсаторов малой емкости (100—300 см) хуже тормозят своим анодом, чем конденсаторы средней емкости (1000—10 000 см).

Перейдем теперь к действию катода кратковременных токов на нервный импульс. В нормальном нерве катод не оказывает никакого заметного действия на нервный импульс, если последний вызван максимальным раздражением. Но при наркотизации нерва, как только нервный импульс начинает ослабляться в наркотизированном участке (уменьшается высота мышечных сокращений, ослабевают ток действия), так сейчас же выявляется усиливающее действие катода, если оно падает на восходящее колено тока действия в наркотизированном участке. Это усиливающее действие выявляется и в усилении сокращения мышцы и в усилении тока действия. Это усиливающее действие проявляют не только сверхпороговые удары, но и допороговые, которые сами по



а



б

Рис. 5.

а — осциллограммы наркотизированного участка после прекращения в нем проводимости: 1 — при максимальном раздражении в А; 2 — при допороговом индукционном ударе нисходящего направления в Б; 3—11 — при сочетании этих двух раздражений при все нарастающем интервале между ними. б — кривые мышечных сокращений, соответствующие осциллограммам рис. 5, а.

себе не имеют раздражающего действия. Важно то, что это усиливающее действие имеет место при максимальных и сверхмаксимальных раздражениях в А, т. е. когда в наркотизированный участок посылается несомненно максимальный импульс.

Таким образом, нервный импульс в наркотизированном участке нерва вместо свойственной ему в нормальном нерве рефракторности обнаруживает значительную экзальтацию. Эта экзальтация вместо абсолютной рефракторности особенно ярко выявляется в наркотизированном участке после того, как прекратилась его проводимость, когда раздражение в А любой силы не вызывает уже мышечного сокращения. Как я уже указал выше, в это время от середины наркоти-

зированной участка отводятся токи действия в ответ на раздражение в *A*, которые теперь являются совершенно однофазными. Следовательно, нервный импульс, хотя и не может пройти через наркотизированный участок, но, тем не менее, входит в него и развивается здесь так же, как и в нормальном участке нерва с той, однако, существенной разницей, что развитие его здесь сильно замедлено и интенсивность значительно ослаблена.

На рис. 5 приведен ряд осциллограмм, полученных от наркотизированного участка нерва после того, как проводимость его совершенно исчезла. Максимальное раздражение в *A* не вызывает никакого сокращения мышцы, в наркотизированном же участке оно дает слабый однофазный ток действия (рис. 5, *a*, 1). Теперь это раздражение в *A* сочетается со слабым раздражением в *B* — нисходящим индукционным ударом, катод которого будет действовать на импульс в разные периоды его развития в наркотизированном участке. Этот удар настолько слаб, что он не только теперь не вызывает никакого эффекта, кроме петли тока (рис. 5, *a*, 2), но он не вызывал сокращения мышцы и до наркотизации нерва. Токи действия, полученные при комбинациях этих двух раздражений с различными интервалами между ними, показывают (рис. 5, *a*, 3), что уже в самом начале развития нервного импульса в наркотизированном участке катод этого слабого удара вызывает чуть заметное усиление тока действия, в котором появляется и слабая вторая фаза, а вместе с тем получается и небольшое сокращение мышцы. По мере увеличения интервала между этими раздражениями, по мере того, как катод второго удара приходится на более высокие части восходящего колена тока действия, его усиливающее действие возрастает: сильно увеличивается первая фаза тока действия, возрастает вторая фаза, что указывает, что из наркотизированного участка при этом выходит все более сильный импульс, который соответственно этому дает все более сильные сокращения мышцы. Это усиливающее действие катода достигает максимальной величины в средних частях восходящего колена тока действия; при приближении к вершине тока действия усиливающее действие катода ослабевает, а при переходе на нисходящее колено тока действия оно становится ничтожным и, наконец, совершенно исчезает.

Представляет ли собою указанный эффект действительно усиление развивающегося в наркотизированном участке импульса, или же катод слабого тока теперь, на основе экзальтации, которую несет с собой ослабленный импульс, вызывает новый импульс?

Внимательное изучение токов действия на рис. 5 показывает, что мы имеем здесь именно усиление развивающегося импульса. За это говорит прежде всего практически одинаковая продолжительность всего тока действия, если мы будем его измерять от момента первого раздражения, независимо от того, в какой период развития тока действия от первого раздражения падает катод второго раздражения. Если бы, например, на рис. 5, *a*, 8 катод вызывал новый импульс, то общая продолжительность тока действия должна бы была быть равна продолжительности тока действия, вызванного катодом, плюс продолжительность той части тока действия из *A*, которая протекла до момента приложения катода. Однако этого нет. Продолжительность всего тока действия на этой осциллограмме такая же, как и продолжительность одного тока действия из *A* (рис. 5, *a*, 1) или любого другого тока действия на рис. 5. Затем, как известно, между моментом приложения тока и моментом возникновения импульса в этой же точке проходит некоторое, хотя и очень малое время, которое тем больше, чем слабее применяемый ток. Осциллограммы же на рис. 5 показывают, что

ток действия тотчас же усиливается и достигает своего максимума, как только прикладывается катод. Это особенно ясно выступает в тех случаях, когда катод падает на восходящее колено тока действия из А. Если бы действие катода обуславливалось лишь повышением раздражительности нерва в период развития в нем слабого импульса, то это повышение раздражительности надо было бы отнести на счет электроотрицательного потенциала, который сопровождает импульс. А в таком случае остается непонятным, почему, при одинаковом потенциале, в период восходящего колена катод вызывает большой эффект, а в период нисходящего колена либо совсем его не вызывает, либо вызывает очень слабый эффект. Все эти обстоятельства убедительно свидетельствуют о том, что катод, при своем действии на восходящее колено нервного импульса в наркотизированном участке, усиливает этот импульс.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Приведенные здесь факты относительно действия катода на нервный импульс приводят к следующему представлению о механизме прекращения проводимости в наркотизированном участке нерва и усиления развивающегося здесь импульса катодом. Под влиянием наркоза развитие нервного импульса замедляется, а вместе с тем замедляется и развитие связанной с ним электроотрицательности. В силу этого и ток действия, который течет между невозбужденной и возбужденной частями нерва, будет нарастать медленно, и поэтому его раздражающее действие будет ослабляться. Когда же скорость его нарастания станет равной, а, тем более, меньше скорости адаптации, тогда его раздражающее действие прекращается, а вместе с тем прекращается и проведение возбуждения. Это прекращение при наркотизации ускоряется тем, что наркоз ускоряет процессы адаптации, как это показал Костюк (1949). Когда же на восходящее колено импульса в наркотизированном участке падает действие катода, тогда отрицательный потенциал, который развивает катод, складывается с отрицательным потенциалом развивающегося здесь импульса; отрицательный потенциал в силу этого круто возрастает, а вместе с тем круто нарастает и ток действия между данной частью нерва и смежными ниже лежащими невозбужденными его частями и усиливается его раздражающее действие. В период нисходящего колена импульса катод теряет способность усиливать импульс, потому что гребень волны нервного импульса уже переместился ниже проксимального отводящего электрода, и связанные с импульсом токи действия развивают свое действие уже далеко от катода, куда его влияние теперь не доходит.

С этой точки зрения надо объяснять и тормозящее действие анода на нервный импульс. Когда в данной точке наркотизированного нерва начинает развиваться импульс, а вместе с ним и электроотрицательный потенциал, то падающий на эту точку положительный потенциал анода снижает или совсем устраняет разницу потенциалов между возбужденной частью и смежными невозбужденными частями и тем самым ослабляет или совсем устраняет раздражающий фактор для этих смежных частей — получается либо частичное, либо полное подавление импульса.

Некоторые затруднения представляет собою тот факт, что анод хуже тормозит в самом начале нервного импульса и лучше в средних частях его восходящего колена. Но это объясняется, повидимому, тем, что при малом расстоянии между электродами пары Б по сравнению с длиной волны нервного импульса (длина волны около 6 см, расстояние между электродами 1.5—2 см) анод развивает свое анэлектротони-

ческое действие на малом протяжении нерва, которое сильнее всего под самым электродом и круто снижается в обе стороны от электрода. Поэтому при действии анода на самое начало импульса он не только нейтрализует отрицательный потенциал здесь, но и создает несколько больший положительный потенциал по сравнению с тем, который был здесь до возникновения импульса. Это ведет к тому, что разница потенциалов между точкой нерва под анодом и вышележащими его частями, где развивается гребень волны, будет увеличена. Поэтому будет усилен и ток действия между этими частями нерва, и он произведет раздражение, несмотря на электротоническое понижение возбудимости под анодом, но эффект этого раздражения будет в силу анэлектротонического понижения возбудимости слабее. Когда же импульс продвинется вперед так, что теперь анод окажется по середине восходящего колена тока действия или даже ближе к его вершине, тогда анэлектротоническое действие анода распространится на все восходящее колено импульса, электроотрицательный потенциал его будет нейтрализован или значительно ослаблен, а вместе с тем будет ослаблено и раздражающее действие разницы потенциалов на смежные части нерва, получится торможение. Само собою разумеется, что когда гребень волны нервного импульса переместился ниже отводящего электрода, то анод, расположенный выше отводящего электрода, уже не может распространить так далеко свое влияние, и тормозящее его действие сильно ослабевает или совсем прекращается.

Электрофизиологический метод исследования влияния анода и катода на нервный импульс позволяет непосредственно наблюдать это действие и при этом обнаруживает новые свойства нервного импульса, которые ускользали от нашего внимания при использовании лишь мышечного сокращения как показателя тех изменений, которые нервный импульс испытывает под действием анода или катода. Тогда нам казалось, что так называемая абсолютная рефракторная фаза нерва не изменяется в своей продолжительности при наркотизации нерва, а изменяется лишь отношение нерва в период этой фазы к полюсам электрического тока. Теперь же выяснилось, что тот период развития нервного импульса, который соответствует абсолютной рефракторной фазе нормального нерва [он соответствует продолжительности электроотрицательности тока действия (пика) в данной точке нерва], при наркотизации распадается на две части: первая часть, которая соответствует восходящему колену тока действия, потеряла свои рефракторные свойства и, наоборот, стала очень чувствительной к электрическому току; вторая же часть, которая соответствует нисходящему колену тока действия, сохраняет свою рефракторность, а в отношении катода эта рефракторность оказывается при наркотизации значительно удлиненной и продолжающейся довольно долго после окончания тока действия. Так как при наркотизации, да и вообще при альтерации нерва, восходящее колено тока действия удлиняется во времени и к тому времени, когда тормозящее действие анода и усиливающее действие катода получают совершенно ясное выражение, восходящее колено тока действия по своей продолжительности становится почти равным продолжительности однофазного тока действия до наркотизации (т. е. абсолютной рефракторной фазе нерва до наркоза), то нам и казалось, что продолжительность этой фазы не изменяется. Что касается второй части нервного импульса, представленной нисходящим коленом тока действия, то она по своему отношению к катоду (по своей рефракторности к нему при развитии парабриоза) имеет важное значение в развитии торможения при парабриозе в ответ на частые импульсы, приходящие в парабриотический участок. Но здесь я ограничусь лишь упомин-

нанием об этом, так как более подробно этот вопрос был мною рассмотрен в предыдущих работах (Воронцов, 1937, 1938, 1939).

Описанные здесь свойства ослабленного и удлинненного в своем развитии нервного импульса имеют, конечно, важное значение для понимания таких основных явлений в центральной нервной системе, как суммация, облегчение и торможение. Процесс возбуждения в синапсах и в нервных клетках протекает значительно медленнее, чем в нервном волокне, и под влиянием одиночного стимула (одного лишь нервного импульса) не достигает максимальной величины. А это обстоятельство должно благоприятствовать суммации импульсов как временной, так и пространственной в центральной нервной системе, если только передача импульсов с одного элемента на другой здесь происходит так же, как и в нервном волокне, т. е. через посредство токов действия.

Теория гуморальной передачи нервных импульсов наталкивается на непреодолимые затруднения в объяснении ряда явлений, связанных с передачей этих импульсов как в периферических, так и, особенно, в центральных синапсах. Сюда относятся: явление пессимума, суммация нервных импульсов в нервно-мышечном препарате при кураризации и утомлении (Юденич, 1933), снятие утомления в нервно-мышечном препарате кальцием (Валидов, 1934) и другие факты в отношении периферических синапсов. Что касается центральных синапсов, то Костюк (1952), изучая процессы торможения и облегчения в моносинаптической рефлекторной дуге, нашел, что вслед за одиночным импульсом, прошедшим по этой дуге, для следующего за ним второго импульса сначала создается облегчение, а за ним следует довольно длительный период торможения. Эти и другие явления, как, например, влияние антидромного импульса в одной рефлекторной дуге на состояние соседних с ней рефлекторных дуг, не имеют удовлетворительных объяснений с точки зрения гуморальной теории, но легко объясняются теорией передачи посредством тока действия.

Явления облегчения и суммации, с точки зрения электрической передачи импульсов, в свете описанных здесь фактов становятся совершенно понятными. Если нервный импульс в окончании афферентного нерва действует на нервную клетку через синапс своим током действия и раздражает ее, то это может быть только в том случае и там, когда и где этот ток выходит из клетки, т. е. ток действия нервного окончания может раздражать лишь своим катодом. Так как одиночный нервный импульс вызывает в рефлекторной дуге обычно не максимальный эффект и процесс возбуждения в элементах центральной нервной системы протекает довольно длительно, то второй импульс, приходящий сюда вскоре за первым, найдет здесь вполне благоприятную почву для усиления раздражающего влияния катода его тока действия совершенно так же, как катод допорогового тока при действии на ослабленную и растянутую волну нервного импульса в наркотизированном участке нерва (рис. 5). Если же второй импульс приходит после первого позднее, когда процесс, вызванный первым импульсом, уже затухает, тогда он встретит здесь рефракторность и получится торможение.

Для правильного понимания центрального торможения необходимо иметь в виду, что торможение определяется не природой входящего в центральную нервную систему импульса, а характером тех связей, которые соединяют один нейрон с другим. Очевидно, что тот результат, который дает в нервных центрах данный нервный импульс, определяется свойствами центральных нервных окончаний, через которые данный импульс подходит к нейрону. Факт наличия торможения в моносинаптической рефлекторной дуге (торможение миотатического рефлекса,

вызванного одиночным раздражением нерва данной мышцы, одиночным же раздражением нерва ее антагониста) не оставляет никакого сомнения в том, что торможение действительно определяется характером центральных нервных окончаний. Поэтому нейрогуморальная теория принимает, что есть нервные окончания на нейроне, которые образуют и изливают на нейрон тормозящие вещества, и есть другого рода нервные окончания, которые образуют и изливают возбуждающие вещества.

Действительно, гистология обнаруживает на нейронах вообще и на мотонейронах в особенности нервные окончания различной величины и формы. Естественно допустить, что окончания различной формы имеют и различные функциональные свойства. Если допустить, что в одних центральных нервных окончаниях возбуждение более длительно развивается в той их части, которая принимает нервное волокно, и нескоро переходит на ту его часть, которая прилегает к телу нейрона или его дендриту, или даже совсем не переходит сюда, то такое нервное окончание неизбежно должно раздражать своим током действия тело нейрона или его дендрит, так как его ток действия будет входить в тело нейрона под самым нервным окончанием, а выходить из нейрона вокруг этого окончания, как это представлено на рис. 6 под буквами *а* и *в*, а ток, как известно, раздражает

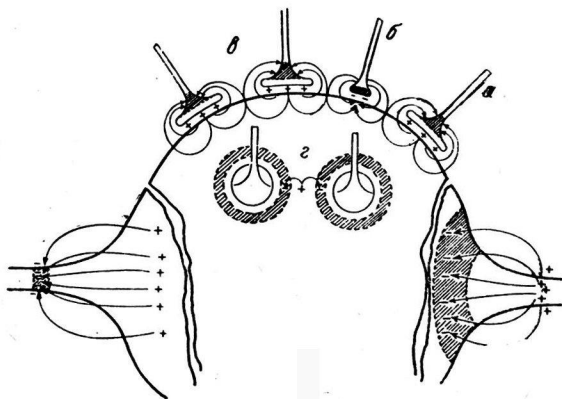


Рис. 6. Схема, иллюстрирующая влияние токов действия нервных окончаний на тело нейрона. *а, в* и *з* — возбуждающие окончания, *б* — тормозящее окончание. *Заштрихованы* возбужденные части нейрона. *Справа* показано выходение импульса из нейрона в аксон, *слева* — входение антидромного импульса в тело нейрона.

ткань там, где он из нее выходит. Если два или более таких нервных окончания расположены близко друг к другу, то их токи действия будут суммироваться и взаимно усиливать свое раздражающее действие на нейрон, что и показано под буквами *в* и *з*. Под буквой *з* кроме того показано, как очаг возбуждения около одного нервного окончания своими токами действия взаимодействует с таким же очагом вокруг другого подобного окончания и создает так называемую пространственную суммацию. Но можно себе представить и такие нервные окончания на нейроне, которые развивают длительное возбуждение только в части, прилегающей к телу нейрона, или же такие, которые целиком длительно сохраняют состояние возбуждения по сравнению со связанным с ним нервным волокном. Если это нервное окончание имеет малые размеры, тогда те токи, которые будут течь от пришедшего уже в покойное состояние нервного волокна к находящемуся в состоянии возбуждения окончанию, будут входить в тело нейрона или его дендрит вокруг этого окончания и развивать здесь аналектортоническое угнетение на широкой поверхности, тогда как выходить эти токи будут под самым нервным окончанием, на небольшой поверхности, что, как известно, сильно ограничивает раздражающее действие тока. Такое нервное окончание представлено на рис. 6 под буквой *б*, и его можно

назвать тормозящим окончанием в противоположность окончаниям первого рода, которые можно назвать возбуждающими. Совершенно ясно, что если тормозящие нервные окончания вклиниваются между возбуждающими, то они своими токами действия ослабляют или совсем нейтрализуют раздражающее действие токов действия возбуждающих нервных окончаний, ввиду противоположного их направления, как это показано на схеме под буквой б.

Предположение о наличии двух родов нервных окончаний в центральной нервной системе, которые образуют токи действия разного направления по отношению к поверхности нейрона (входящие и выходящие), гораздо лучше и полнее объясняет различные стороны межнейронных отношений, чем гуморальная теория.

На схеме рис. 6 кроме того представлено, как возбуждение, возникшее где-либо в нейроне, выходит из него на нейрит (см. правую часть схемы). Когда возникшее в нейроне возбуждение распространяется по нему, то оно несет на себе и отрицательный потенциал по отношению к невозбужденным частям этого нейрона. Подходя к холмику аксона, это возбуждение вызовет многочисленные токи, выходящие из холмика в тело нейрона. Так как возбужденная поверхность нейрона во много раз больше поверхности холмика, то соответственно этому и густота токов действия, выходящих из холмика, будет во столько же раз больше густоты токов, входящих в возбужденную часть тела нейрона, а следовательно, во столько раз больше будет и раздражающее действие этих токов на холмик аксона, ибо токи раздражают своим выходением из поверхности клетки. Поэтому при сильном возбуждении тела нейрона токи действия между нейроном и холмиком нейрита могут быть столь сильными, что вызывают здесь не один, а несколько импульсов, что часто и наблюдается в опыте.

Иначе будет обстоять дело с антидромным импульсом. Как известно, антидромный импульс может войти в нейрон со стороны его нейрита, но в то же время хорошо известно, что при различных неблагоприятных условиях это входение не происходит (наркоз, аноксемия, утомление). С левой части схемы рис. 6 представлен момент входения антидромного импульса в тело нейрона. Между возбужденной проксимальной частью нейрита и невозбужденными смежными частями тела нейрона возникают при этом токи действия, которые выходят из поверхности тела нейрона на широком протяжении, а входят в аксон или его холмик на гораздо меньшей поверхности. Поэтому густота этих токов, а вместе с тем и раздражающая их сила на поверхности тела нейрона будет очень малая. Напротив того, густота входения этих токов в аксон или его холмик будет большой, а вместе с тем и анэлектротоническое (угнетающее) действие их здесь будет большим. Поэтому при неблагоприятных условиях, способствующих развитию парабриоза, при которых облегчается тормозящее действие анода на возбужденную часть нерва и затрудняется раздражающее действие катода на невозбужденную его часть (Воронцов, 1948), антидромный импульс будет встречать все большие и большие затруднения для своего входения в мотонейрон, а при определенной степени этих условий и вовсе перестанет входить, что мы и наблюдаем в опыте.

Я ограничусь этим кратким изложением своих представлений относительно механизма межнейронных связей, — представлений, которые основываются на фактах, полученных при исследовании действия анода и катода кратковременных электрических токов на ослабленный и замедленный в своем развитии нервный импульс. Дальнейшие исследования межнейронных отношений с этой точки зрения покажут, насколько они соответствуют действительности.

ЛИТЕРАТУРА

- Воронцов Д., Журн. exper. биол. и мед., № 16, 101, 1927; Тр. Смоленского Общ. естествоисп. и врач., 7, ч. 2, 141, 1927; Pflüg. Arch., 218, 148, 1927; Физиол. журн. СССР, 22, 317, 1937; 24, 502, 1938; Arch. internat. de physiol., 39, 273, 1939; Физиол. журн. СССР, 34, 573, 1943; 37, 152, 1951.
- Валидов И., Физиол. журн. СССР, 17, 950, 1934.
- Воронцов Д. и Н. Юденич, Pflüg. Arch., 224, 80 и 490, 1930.
- Костюк П., Тр. Инст. физиол. животн. Киевск. унив.: „Наукові записки КГУ“, 8, в. 7, 111, 1949.
- Самойлов А. и М. Киселев, Pflüg. Arch., 215, 698, 1927.
- Трофимов Л., Уч. зап. Казанск. унив., кн. 2—3, 134, 1932.
- Юденич Н. Сб. работ Казанск. мед. инст., № 3—4, 130, 1933; Тр. Инст. физиол. животн. Киевск. унив.: „Наукові записки КГУ“, 8, в. 7, 259, 1949.
-

УЧЕНИЕ Н. Е. ВВЕДЕНСКОГО О ВОЗБУЖДЕНИИ И ТОРМОЖЕНИИ И ЕГО ДАЛЬНЕЙШЕЕ РАЗВИТИЕ

Н. В. Голиков

Ленинград

Поступило 14 II 1952

Н. Е. Введенский — ученик и преемник И. М. Сеченова по кафедре физиологии Петербургского университета, уже на ранних этапах своей научной деятельности открыл ряд важных фактов и подметил наличие общих закономерностей в реакциях организма на раздражающие воздействия среды. В своей первой работе, опубликованной в 1879 г., он показал стимулирующее действие света на рефлекторную возбудимость.¹ В 1880 г., изучая деятельность дыхательного центра, он не только выяснил особенности иннервации и механизм дыхательных движений лягушки, но и установил тот факт, что при тоническом возбуждении ядер блуждающих или верхнегортанных нервов краткое умеренное раздражение любых чувствительных нервов дает эффект, обычно получающийся при раздражении самих блуждающих или верхнегортанных нервов.² Тогда же он показал наличие сопряженных изменений локомоторных актов и дыхательных движений.

Перейдя в 1881 г. к изучению иннервационных механизмов дыхательного аппарата у млекопитающих, Н. Е. Введенский установил факт диаметрально противоположных изменений возбудимости дыхательного центра под влиянием раздражения блуждающего нерва в зависимости от того, в какую фазу дыхательного движения наносится это раздражение: в момент вдоха раздражение блуждающего нерва снижает возбудимость деятельного дыхательного центра, в момент выдоха то же раздражение повышает возбудимость того же, но недейтельного центра. Эффект влияния раздражений блуждающего нерва на дыхательный центр Введенский сравнивал с наблюдениями Бубнова и Гейденгайна, по которым адекватное рефлекторное или непосредственное электрическое раздражение моторных центров коры может вызывать противоположные эффекты в зависимости от состояния корковых центров: возбудимость недейтельных центров при раздражениях повышается, возбудимость же деятельных снижается. Он считал, что полученные им факты и факты Бубнова представляют собою явление одного и того же порядка.³

Н. Е. Введенский в той же работе, опубликованной в 1882 г., показал, что при максимальном усилении раздражения блуждающего нерва наступает полное расслабление диафрагмы,⁴ подтвердив тем самым

¹ Н. Е. Введенский, Собр. соч., т. I, 1951, стр. 125.

² Там же, стр. 139.

³ Там же, стр. 156.

⁴ Там же, стр. 162.

установленный И. М. Сеченовым факт эксцитотормозящего действия сильных раздражений на нервные центры.

Таким образом, Введенский располагал фактами, показывавшими, что раздражающие воздействия могут вести как к повышению возбудимости и возникновению возбуждения нервных центров, так и к снижению возбудимости и торможению этих центров в зависимости от их состояния и от силы наносимого раздражения.

С одной стороны, как будто бы подтверждалось правило, выдвинутое Гольцем в 1869 г., по которому раздражение недеятельного центра ведет к его возбуждению, а раздражение деятельного центра ведет к его угнетению. С другой стороны, Н. Е. Введенский уже располагал и фактами, показывавшими, что тонически возбужденный центр не только не теряет в своей возбудимости по поводу приходящих раздражений, но напротив разряжается в ответ на эти раздражения рефлекторным эффектом.

Анализ фактов, устанавливающих наличие переходов возбуждения в торможение и обратно, не мог быть осуществлен в условиях постановки опытов на целостном организме вследствие большой сложности межцентральных взаимоотношений и наличия побочных рефлекторных влияний. Поэтому естественным и правильным был дальнейший путь исследований Н. Е. Введенского, направленный на изучение механизма перехода возбуждения в торможение в более простых условиях постановки опытов на изолированном нервно-мышечном препарате. Не следует забывать, однако, что Введенский ставил своей задачей выяснение механизмов нервных процессов, протекающих в естественных условиях целостного организма, и периодически возвращался к исследованиям рефлекторной деятельности, начатым им еще в 1879 г. Так, в 1906 г. он писал:

„Функции нерва прелесты и изучены довольно полно. Нерв в организме играет только роль проводника: одни волокна проводят возбуждение от периферии к нервным центрам, другие в противоположном направлении... Не так дело обстоит в отношении к центральной нервной системе. Нервные клетки, входящие в ее состав, лежат так близко друг от друга, образуют между собою столь сложные и разнообразные связи, что можно удивляться, как являются здесь возможными процессы изолированного возбуждения отдельных элементов этой сложной системы. С другой стороны, возбуждение одного элемента этой системы может законообразным образом сообщаться другим элементам, иногда весьма отдаленным, минуя ближайшие...

„В отношении центральной иннервации является далее в особенности важным вопрос о взаимоотношениях между стимулирующими и тормозящими действиями. В самом деле, едва ли не в каждом сложном акте иннервации участвуют рядом влияния того и другого рода. Наиболее общепринятое воззрение на этот предмет принимает существование специфически и принципиально различных возбуждающих и тормозящих аппаратов... Мои прежние исследования привели меня к гипотезе совершенно иного рода, по которой торможение есть состояние своеобразного возбуждения... Свои теоретические предположения об отношениях между возбуждающими и тормозящими явлениями я решил теперь подвергнуть экспериментальной проверке при раздражении чувствующего нерва рефлекторного аппарата“¹

Известно, что Н. Е. Введенский в 1893 г. показал наличие оптимума и пессимума секреторного эффекта слюнной железы теплокров-

¹ Там же, т. IV₂, 1938, стр. 5.

ного животного при раздражении секреторного нерва. В 1896 г. он установил в симметричных моторных центрах коры больших полушарий наличие сопряженных изменений возбудимости, позже получивших название индукции. В 1906 г. он применил теорию парабоза при анализе рефлекторных реакций отравленного стрихнином животного и показал наличие парабозических закономерностей в рефлекторных реакциях. В 1908 г. совместно с А. А. Ухтомским он, в противовес анатомической схеме Шеррингтона, выдвинул функционально-динамическую теорию реципрокной иннервации. Наконец, в 1912 г. он изучил явления, наступающие в центральной нервной системе при длительном раздражении чувствующих нервов, и, сближая их с некоторыми нарушениями нервной деятельности при неврозах, обозначил эти явления термином „истерииозис“.

Большой мастер точного эксперимента, Н. Е. Введенский впервые с успехом применил телефонический метод исследования для изучения процессов возбуждения и торможения и уже к 1884 г. располагал рядом фактов, указывавших, что: 1) улавливаемые телефоном биоэлектрические токи могут служить хорошим критерием функционального состояния нервной и мышечной тканей; 2) предельная частота токов действия, развиваемых мышцей, нервом и нервными центрами, относительно невелика, различна и изменяется параллельно изменению их функционального состояния; 3) по мере усиления раздражения нерва токами умеренной частоты телефоническое выслушивание токов действия связанной с ним мышцы (а при большей силе раздражений и самого нерва) сначала обнаруживает появление рокотов, не соответствующих частоте раздражения (начальная трансформация), затем наступление синхронизации ритма токов действия с ритмом раздражения; при дальнейшем усилении раздражения вновь наступает несоответствие токов действия ритму раздражения, ослабление и исчезновение выслушиваемого тона, соединенное со снижением его высоты.¹ В последующие годы Н. Е. Введенский углубленно изучал полученные им факты и в 1886 г. в своей докторской диссертации продемонстрировал явления оптимума и пессимума эффекта раздражений и выдвинул закон оптимума величины раздражений для вызова возбуждения. Используя обычный нервно-мышечный препарат лягушки для изучения возбуждения и торможения, Введенский установил, что умеренные по силе, частоте и длительности раздражения вызывают повышение возбудимости и возбуждение нервной и мышечной тканей; сильные, частые и длительные раздражения, напротив, быстро ведут к снижению возбудимости и угнетению этих тканей. Угнетение это, однако, не является результатом утомления или истощения, так как малейшее ослабление сильного, „тормозного“ раздражения тотчас ведет к повышению возбудимости и усилению деятельности раздражаемого субстрата.²

Изучая функциональное состояние нервно-мышечного препарата при оптимальных и пессимальных раздражениях в условиях телефонического выслушивания ритмов биоэлектрических токов, развиваемых нервом и мышцей при этих раздражениях, Введенский установил, что переход возбуждения в торможение связан с затягиванием элементарных приступов возбуждения во времени. При пессимальных раздражениях длительность отдельных приступов возбуждения возрастает, в телефоне выслушиваются все более низкие по частоте и уже не

¹ Н. Е. Введенский, Собр. соч., т. I, 1951, стр. 32, 62.

² Там же, т. II, 1934, стр. 9 и след.

соответствующие ритму раздражения токи действия, и затем ритмическая активность исчезает.

Опираясь на свои телефонические исследования процессов возбуждения и торможения, Введенский, впервые в истории науки, поднял вопрос о скорости протекания элементарных реакций, лежащих в основе возбуждения, как определяющем факторе перехода возбуждения в торможение и обратно и в 1892 г. выдвинул концепцию функциональной подвижности (физиологической лабильности).

Термином „функциональная подвижность“ Н. Е. Введенский обозначил „большую или меньшую скорость тех элементарных реакций, которыми сопровождается физиологическая деятельность данного аппарата“ и в качестве наиболее подходящей и общей меры лабильности предложил „наибольшее количество электрических осцилляций, которое данный физиологический аппарат может воспроизвести в 1 секунду, оставаясь в точном соответствии с ритмом максимальных раздражений“¹.

Применив телефонический метод исследования к изучению природы „нервного наркоза“, Н. Е. Введенский установил, что, по мере наркотизации нерва и утраты им возбудимости и проведения, наступают такие же явления затягивания элементарных приступов возбуждения и такой же упадок функциональной подвижности, как и в пессимальных ответах на очень сильные или частые раздражения. Воздействуя на участок нерва наркотиками, а также другими химическими и физическими факторами, Н. Е. Введенский смог убедиться в том, что любые длительно действующие раздражения, постоянные и прерывистые, вызывают закономерно развивающиеся изменения функционального состояния раздражаемого участка и соседних областей нерва. Эти изменения характеризуются, по Введенскому, более или менее быстро наступающим снижением функциональной подвижности (лабильности), более или менее выраженным этапом повышения возбудимости, а иногда и возникновением импульсов возбуждения, и последующим снижением и исчезновением возбудимости и проведения. Переход от повышенной возбудимости или от возбуждения к снижению и утрате возбудимости и проведения, к торможению, совершается через ряд стадий измененного проведения: провизорную (уравнительную), парадоксальную и тормозную. В начале длительного раздражения обычно появляется положительный „продромический“ потенциал раздражаемого участка по отношению к соседним покоящимся областям нерва, затем этот потенциал уменьшается и извращается, делается электроотрицательным, переходит в „парабиотический“ потенциал, проходя предварительно фазу более или менее выраженных колебаний. Устойчивая электроотрицательность заторможенного участка нерва при восстановлении возбудимости и проведения временно сменяется электроположительностью этого участка. Проведение восстанавливается с выявлением тормозящей, парадоксальной и уравнительной стадий, появляющихся в обратном порядке по сравнению с тем, что имело место при переходе возбуждения в торможение.

Если действие наркотика или другого раздражающего агента не устраняется, утрата возбудимости и проведения делается необратимой, тормозное состояние переходит в смерть.

В зависимости от интенсивности и особенностей длительного раздражения время возникновения, выраженность и соотносительная длительность стадий закономерного изменения функционального состояния нервной и мышечной тканей могут значительно варьировать, но общий характер изменений и наличие описанных стадий всегда имеют место

¹ Там же, т. IV₁, 1935, стр. 114.

в ответной реакции нервной ткани на длительное раздражающее воздействие.

Усатривая в основе этих сдвигов закономерные изменения скорости протекания элементарных приступов возбуждения, проявляющиеся в обнаруживаемом телефоном затягивании этих приступов, в снижении частоты токов действия, Н. Е. Введенский предложил рассматривать торможение и наркоз как известную модификацию возбуждения, как возбуждение местное, стойкое, неколеблющееся, аналогичное контрактуре мышцы.

Возбуждение и торможение при этом являются закономерно сменяющимися друг друга этапами реакции живой ткани на раздражающее воздействие. Торможение, генетически связанное с возбуждением, понималось Н. Е. Введенским как состояние, при котором лабильность падает до нуля и исчезает возбудимость и проведение. Это состояние было обозначено Н. Е. Введенским термином „парабиоз“. „Оно должно быть рассматриваемо как реакция живой материи, реакция даже более общая, чем возбуждение в обычном смысле. А то обстоятельство, что такая реакция со всеми ее характерными признаками вызывается также обычными раздражителями при известной силе и продолжительности их действия, и придает всем с виду столь разнородным явлениям (возбуждению, торможению и наркозу, — Н. Г.) общее связующее начало“.¹

Учение Н. Е. Введенского о парабиозе, своими корнями связанное с поставленной И. М. Сеченовым проблемой торможения, не только устанавливает пути диалектико-материалистического решения вопроса о соотношении возбуждения и торможения, но является и наметкой общебиологического учения об общих закономерностях реагирования живой материи на раздражающие воздействия среды.

Нужно отметить, что сам Н. Е. Введенский никогда не смотрел на свое учение как на нечто законченное, он видел в этом учении путь для дальнейших исканий, правильность которого подкреплялась возможностью предсказания характера ответной реакции.

В предисловии к своей известной монографии „Возбуждение, торможение и наркоз“ (1901) Н. Е. Введенский писал: „Однако необходимо строго различать факты и теоретические заключения. Первые я нумеровал буквами латинского алфавита, а вторые — буквами греческого алфавита. Первые сохраняют свое значение, как бы читатель ни относился ко вторым. В последних я и сам нахожу много гипотетического, такого, что не заключено непосредственно в фактах или существует в них лишь в виде намека. Во всяком случае я держусь убеждения, что развиваемая мною теоретическая точка зрения есть единственно возможная при современном фактическом материале“.²

Нужно отметить, что в этой монографии Н. Е. Введенский выдвинул два, в его изложении неразрывно связанных, представления о механизмах парабиоза: представление о местном эволюционирующем возбуждении и представление о закономерных изменениях функциональной подвижности (лабильности). Второе представление в течение ряда лет (1902—1927) было отодвинуто на задний план и почти забыто вследствие трудностей, встретившихся при понимании природы центральных торможений. Первое представление являлось распространенным.

До Введенского под возбуждением понимали лишь импульсы возбуждения, распространяющиеся в нервной и мышечной тканях. И по-

¹ Н. Е. Введенский, Собр. соч., т. IV₁, 1935, стр. 120.

² Там же, стр. 8.

нятно, что классические „законы раздражения“ — закон Дюбуа-Реймона (градиента раздражения) и закон Нернста—Вейса—Гоорвега (постоянства раздражающей энергии) — по существу лишь выражают условия раздражения, необходимые для возникновения импульсов возбуждения, распространяющихся в нервной и мышечной тканях.

Впервые в истории науки Н. Е. Введенский установил, что нервная и мышечная ткани способны отвечать на раздражающие воздействия не только распространяющимися импульсами возбуждения, но и местными возбуждениями. Наличие местных возбуждений, способных в известных условиях переходить в импульсы возбуждения, распространяющиеся по нервным и мышечным волокнам, приобрело широкое признание лишь много лет спустя после открытия Введенского, когда современные методы осциллографической регистрации сделали очевидным наличие „местных ответов“.

Н. Е. Введенский рассматривал распространяющиеся импульсы возбуждения, возникающие в нервной и мышечной тканях при нормальном их состоянии в ответ на раздражения, отвечающие требованиям так называемых законов раздражения, и местные возбуждения, возникающие в ответ на любые длительные раздражения (обычно обозначаемые как альтертирующие воздействия), как реакции, имеющие общие черты и подчиняющиеся общим закономерностям. Он предвидел возможность позитивной фазы развития тока действия, аналогичной „продромическому“ току развивающегося парабриоза.¹

По Введенскому, „обычные“, распространяющиеся возбуждения являются частным случаем более общей реакции живого вещества, выражающейся в развитии местного возбуждения — парабриоза. Любое длительное раздражение вызывает возникновение местного, парабриотического возбуждения, которое в зависимости от текущего уровня функциональной подвижности (лабильности) может быть колеблющимся, когда возможно возникновение и проведение импульсов возбуждения, и застойным, неколеблущимся, когда исчезают возбудимость и проведение, наступает торможение, соответствующее состоянию развившегося парабриоза. Нужно отметить, что состояние торможения, по Введенскому, может иметь место уже тогда, когда местное возбуждение центров будет „представлять лишь слабые и медленные колебания в противоположность обычному возбуждению“.²

Рассматривая всякое торможение как парабриоз, как состояние своеобразного местного возбуждения, Н. Е. Введенский писал: „Вероятно существенное отличие такого возбуждения от нормального и есть то, что оно, охватывая одновременно все смежные частицы, представляет состояние более или менее стойкое и неколеблущееся, тогда как характерное свойство возбуждения в нормальных условиях именно состоит в том, что оно есть процесс колеблющийся, соединенный с непрерывной передачей свойственного ему изменения от одной частицы к другой“.³

В схеме развития парабриоза, данной Н. Е. Введенским, исходное состояние покоя (А) сменяется при раздражении состоянием обычного возбуждения (В) или более или менее выраженным, в зависимости от специфики раздражителя и исходного состояния нервной ткани, повышением возбудимости, переходящим в состояние своеобразного неколеблущегося возбуждения, торможения, парабриоза (С), связанного со снижением и исчезновением возбудимости и проведения.

¹ Там же, стр. 96.

² Там же, т. IV₂, 1938, стр. 58.

³ Там же, т. IV₁, 1935, стр. 57.

Переходом от возбуждения (В) к торможению (С) служат „те стадии, которые я (Введенский, — Н. Г.) обозначаю специально как переходные, а именно: провизорная, парадоксальная и тормозящая“.¹ При большой силе и продолжительности раздражения состояние торможения (С) переходит в смерть (D). Обычное возбуждение (В), торможение и наркоз (С) Н. Е. Введенский рассматривал как „состояние возбуждения“, понимая под возбуждением всю реакцию на раздражение со всеми ее этапами. Весь парабиотический процесс рассматривался Н. Е. Введенским как развитие местного возбуждения, при котором, в зависимости от количественных изменений лабильности, возникают качественно иные формы этого возбуждения.

Развивая учение Н. Е. Введенского в применении к изучению нервных процессов целостного организма, А. А. Ухтомский внес ряд новых черт и дополнений, укрепивших это учение и сделавших его общепарабиотической теорией основных закономерностей в реакциях живого вещества на раздражающие воздействия среды. Свое учение о доминанте А. А. Ухтомский рассматривал как „естественное и неотъемлемое детище школы Введенского“² и отмечал, что, занимаясь наиболее трудным вопросом о природе и механизмах торможения, Введенский мало касался явлений подкрепления и суммирования, говоря о них лишь как о предвестниках торможения.³

Освещение и анализ начальных этапов парабиоза выпали на долю Ухтомского, который вновь привлек учение о функциональной подвижности для понимания парабиотического процесса. В 1928 г. он выступает с первыми речами об усвоении ритма, в 1933 г. подчеркивает двухфазный характер изменений физиологической лабильности при развитии парабиоза. Привлечение изменений физиологической лабильности для понимания механизма парабиотического процесса некоторыми учениками Введенского рассматривалось как отступление от классического понимания парабиоза. В связи с этим Ухтомский в 1939 г. писал:

„Сейчас мы достигли, повидимому, одного из таких моментов в жизни школы, когда то там, то здесь людям начинает казаться, будто мы слишком уже удалились от исходных позиций, какими оставил их нам Введенский в свои последние годы. И начинают зарождаться характерные призывы в духе: «назад к Введенскому». Призыв характерный и типичный для определенного момента в жизни школы: зарождение консервативных элементов. Как всегда в этих случаях, охранительные призывы имеют в виду, обыкновенно, какой-нибудь определенный момент в исследовательской линии учителя, почему-нибудь кажущийся в особенности понятным и экспериментально доступным данному работнику, тогда как более далекие перспективы того же Введенского, опережающие нередко еще и нашу современность, кажутся подлежащими ограничению и остановке.

„Можно, например, избрать себе из наследия Введенского «парабиоз» в том виде, как мы застали его в лаборатории Введенского в 1902—1905 гг. с разысканием трех типичных стадий его эволюции в физиологическом проводнике. Избрав этот экспериментально отчетливый момент из жизни школы, можно было бы звать назад, именно к нему, ссылаясь при этом на те его преимущества, что Введенский в те времена почти ничего не говорил нам о лабильности и ее сдвигах, знакомил же с феноменологией парабиоза, как будто не ставя ее

¹ Н. Е. Введенский, Собр. соч., т. IV₁, 1935, стр. 133.

² А. А. Ухтомский, Собр. соч., т. I, 1950, стр. 233.

³ Там же, стр. 277.

в зависимость от этого параметра... Мы пришли бы к тому школьно-удобному способу изложения учения о парабиозе без теоретических соображений об интервале возбуждения, о переменной лабильности, — способу, в пользу которого говорили бы его простота, наглядность и документальная верность определенному отрезку в жизни лаборатории. И, тем не менее, такое изложение парабиоза было бы неверно и для дела Введенского вредно. Неверно это было бы потому, что тот, кто возьмет на себя труд изучения литературного наследия Введенского (собрание сочинений его становится теперь общедоступным), усмотрит со всею отчетливостью, что парабиоз в его ближайшей феноменологии для самого автора есть эпизод на путях от параметра лабильности 1892 г. к подвижности рефлекторных реакций 1905—1912 гг. Вредно это потому, что уединяло бы данные о парабиозе в качестве всего лишь курьезного феномена или любопытной аномалии, вместо того чтобы из него почерпнуть руководство к новому пониманию процесса возбуждения в физиологическом субстрате.¹

Используя и развивая концепцию физиологической лабильности, А. А. Ухтомский вместе с тем не отказывался от представлений о парабиозе как о типе возбуждения и развивал представление о местном стационарном возбуждении. Таким образом, широко применявшаяся в течение многих лет и укрепившаяся концепция местного стационарного возбуждения при возобновлении интереса к концепции функциональной подвижности не потеряла своего значения и использовалась наряду с последней. Незадолго до своей смерти в „Очерках физиологии нервной системы“ А. А. Ухтомский писал:

„Ленинградская университетская физиологическая школа, исходя из учения Н. Е. Введенского о парабиозе как типе возбуждения, вносила в учение о возбуждении принципиально новые черты, допуская довольно разнообразные модификации, в которых может выражаться состояние возбуждения в зависимости от субстрата, где оно в данное мгновение протекает, и от текущего состояния субстрата в момент прихода импульса к последнему.

„Прежде всего, состояние возбуждения отнюдь не обязательно убегает из места своего возникновения в виде быстро уносящейся волны. В определенных условиях оно может более или менее долго держаться на месте возникновения в виде стационарного местного возбуждения...

„Развиваясь на месте, возбуждение может достигать здесь различных степеней; накапливаясь и углубляясь под влиянием текущих импульсов, местное возбуждение достигает некоторой величины, при которой оно становится источником отправления прерывистых волн возбуждения по проводящей системе...

„Относительно простым количественным фактором, которым определяется развитие возбуждений в нервных путях с качественной модификацией складывающегося результата, является скорость развития и заканчивания возбуждений в отдельных звеньях нервного пути, т. е. физиологическая лабильность проводящих звеньев.²

Сама по себе чрезвычайно ценная, в особенности для учения о доминанте, концепция местного стационарного возбуждения, по которой в ответ на длительное раздражение возникает длительное возбуждение, дала основание для неправильного понимания состояния развившегося парабиоза как состояния перевозбуждения, несколько

¹ А. А. Ухтомский, Уч. зап. ЛГУ, сер. биолог. наук, № 10, 1939, стр. 5; Собр. соч., т. II, 1952, стр. 148.

² А. А. Ухтомский, Собр. соч., т. IV, 1945, стр. 116, 117.

затруднила разграничение состояний торможения, возбуждения и покоя и отдалила момент привлечения учения Введенского о лабильности к пониманию природы и механизма доминантного процесса.

Термин „местное стационарное возбуждение“ применялся как для обозначения господствующего очага возбуждения, обладающего высокой возбудимостью, как бы привлекающего к себе волны возбуждения из других областей организма и реагирующего импульсными разрядами по любому поводу, так и для обозначения местного неколеблящегося застойного возбуждения при развившемся парабиозе, когда возбудимость резко снижается и исчезает.

Такое расширенное применение термина „местное стационарное возбуждение“ отчасти было обусловлено тем, что этот термин часто применялся как синоним термина „функциональное состояние“.

Если вместе с Н. Е. Введенским (1901) и А. А. Ухтомским (1927) мы будем сближать парабиотический процесс и волну возбуждения, что оправдано фактическим материалом современной электрофизиологии, то придется допустить аналогичную эволюцию функциональных изменений как при развитии парабиоза, так и при возникновении волны возбуждения, с тою лишь разницей, что в первом случае мы будем иметь дело со сменой состояния относительного физиологического покоя длительным состоянием возбуждения, а затем длительным состоянием торможения (при продолжающемся действии длительного раздражения или при дополнительных раздражениях), а во втором случае мы будем иметь дело со сменой состояния относительного физиологического покоя кратковременным состоянием возбуждения, сменяемым в свою очередь кратковременным состоянием торможения (парабиоза) при дополнительном раздражении или при затянувшемся действии первоначального достаточно сильного раздражителя.

В 1927 г. А. А. Ухтомский писал: „Как мы видели, от замедленной в своем развитии и застаивающейся волны возбуждения в промежуточном приборе нервных окончаний мысль Введенского перешла к вполне застойному местному возбуждению в искусственном «парабиотическом участке». Можно сказать, он взял прямо крайний случай для уяснения того, что совершается хотя и в движущейся, но застаивающейся волне. Само собой возможен и нужен обратный восход от крайнего случая стоячего возбуждения к замедленной, но все-таки подвижной волне“.¹

Основная мысль Н. Е. Введенского, наметившаяся еще в его „Телефонических исследованиях“ (1884) и развитая в 1892—1901 гг., заключалась в том, что возбуждение и торможение генетически связаны друг с другом, и переход одного в другое обусловлен изменениями длительности элементарных приступов возбуждения. По мере затягивания возбуждения, оно теряет свою мимолетность и способность распространяться, становится местным, неколебательным, длительным, застойным. Функциональная подвижность субстрата при этом становится равной нулю.

Это и только это состояние затяжного возбуждения, состояние развившегося парабиоза Н. Е. Введенский называл „торможением“.

Исключительное по своей значимости учение Н. Е. Введенского об относительной функциональной подвижности (физиологической лабильности) говорит о том, что переход физиологического субстрата из одного состояния в другое и само текущее функциональное состояние субстрата определяются значениями скоростей тех элементарных реакций, которые лежат в основе процесса возбуждения.

¹ А. А. Ухтомский, Собр. соч., т. I, 1950, стр. 273.

Возбуждения могут развиваться и протекать то очень быстро, то очень медленно; деятельные состояния могут быть то кратковременными, то затяжными. Н. Е. Введенский считал недостаточным характеризовать функциональное состояние субстрата лишь оценкой его возбудимости (легкости возникновения возбуждения). Он полагал, что текущее функциональное состояние живого субстрата прежде всего определяется скоростями процессов возбуждения, длительностью (интервалами) элементарных приступов возбуждения, развиваемых этим субстратом в данный момент. Переход от возбуждения к торможению он связывал с затягиванием элементарных приступов возбуждения и с потерей субстратом функций возбудимости и проводимости. Само торможение он рассматривал как состояние, при котором ткань может отвечать на раздражение лишь местным затяжным возбуждением.

Естественным развитием учения Н. Е. Введенского о лабильности (функциональной подвижности) явилось выдвинутое акад. А. А. Ухтомским учение об усвоении ритма, в котором он показал, что раздражающие воздействия могут не только затягивать продолжительность приступов возбуждения и вести к торможению, к парабриозу, но могут и укорачивать продолжительность приступов возбуждения, повышать лабильность субстрата.

Было отчетливо показано, что начальные фазы парабриотического процесса связаны с повышением физиологической лабильности нервной ткани, которое при продолжающемся раздражающем воздействии более или менее быстро сменяется прогрессирующим снижением лабильности этой ткани (А. А. Ухтомский, 1933;¹ Н. В. Голиков, 1933²). Применение учения о парабриозе к пониманию центральных процессов и результаты изучения особенностей рефлекторных реакций в ответ на оптимальные и пессимальные раздражения (Введенский, 1906;³ Введенский и Ухтомский, 1908;⁴ Ухтомский, 1911,⁵ 1928; Голиков, 1927, 1930⁶; и др.) позволили развить и дополнить как само учение о парабриозе, так и выросшее из него учение о доминанте. Развивающийся парабриоз (а следовательно и любая реакция живого на раздражающие воздействия) оказался двухфазным, поляризационно-деполяризационным процессом, в котором начальная позитивность и повышение физиологической лабильности сменяются последующей негативностью и снижением физиологической лабильности. Отсюда возникла необходимость пересмотра положения, по которому живой субстрат отвечает на раздражение только возбуждением, а вместе с тем необходимость пересмотра понятия „стационарное возбуждение“. Возбуждение обычно связывается с негативностью. Начальная фаза парабриотического процесса и моменты, предвещающие волну возбуждения, характеризуются электропозитивностью, которую затруднительно связывать с возникновением местного стационарного возбуждения.

Используя указания А. А. Ухтомского и опираясь на выдвинутое им учение об усвоении ритма, подкрепленное экспериментальными данными последних лет, нужно признать, что в ответ на раздражение обычно возникает фазная реакция, в которой адаптация (активный покой), возбуждение и торможение сменяют друг друга.

¹ А. А. Ухтомский. 15 лет советской физиологии. ОГИЗ—Медиздат, 1933.

² Н. В. Голиков. Тр. Лен. общ. естествоиспыт., т. 62, в. 1—2, 1933, стр. 33.

³ Н. Е. Введенский, Собр. соч., т. IV₂, 1938, стр. 5.

⁴ Н. Е. Введенский и А. А. Ухтомский (см. там же, стр. 90).

⁵ А. А. Ухтомский, Собр. соч., т. I, 1950, стр. 31.

⁶ Н. В. Голиков, Тр. Лен. общ. естествоиспыт., т. 57, в. 1—2, 1927, стр. 57; Уч. зап. ЛГУ, Юбил. сборн., посвящ. 25-летию научн. деят. А. А. Ухтомского, 1930, стр. 133.

Если принять положение, по которому на любое раздражающее воздействие живой субстрат отвечает закономерно развертывающейся реакцией начального ускорения и последующего замедления тех элементарных процессов, которые лежат в основе жизнедеятельности этого субстрата, то любую реакцию живого субстрата на любое раздражающее воздействие нужно рассматривать как поляризационно-деполяризационный процесс, в котором выраженность и длительность поляризационной и деполяризационной фаз будут зависеть от величины и специфики раздражителя и от исходного функционального состояния субстрата. Реакция может ограничиться первой поляризационной фазой повышения физиологической лабильности с последующим возвратом к исходному ее уровню. Реакция может выразиться в более или менее быстрой смене начального повышения лабильности последующим ее снижением, причем начальная, поляризационная, фаза повышения лабильности может быть мимолетной, а вторая, деполяризационная фаза снижения лабильности и возникновения состояния парабיוза, оказаться выступившей на передний план. Наконец, чрезмерно сильное раздражающее воздействие может повести к смене этих фаз нормальной реакции явлениями повреждения и смерти, исключаящими возврат к исходному уровню функционального состояния.

Общепринятым является признание того факта, что живой субстрат может находиться в одном из трех основных функциональных состояний: в состоянии покоя, в состоянии возбуждения, или в состоянии торможения. Однако четкой характеристики этих состояний обычно не дается. Учение Н. Е. Введенского говорит о том, что эти состояния закономерно сменяют друг друга в зависимости от уровня относительной физиологической лабильности субстрата, изменяющегося под влиянием раздражающих воздействий. Наши исследования показали, что состояния повышенной деятельности (экзальтационные состояния, состояния возбуждения) в мышцах, нервах и нервных центрах связаны с определенными средними значениями их физиологической лабильности и притом различными для каждого из этих физиологических субстратов (правило оптимума значений физиологической лабильности для возбудимости, ритмической активности и проведения).¹ Развивая учение Н. Е. Введенского и его закон оптимума величины раздражения для вызова возбуждения (1886), мы, опираясь на высказывания А. А. Ухтомского, на свои и на имеющиеся в литературе экспериментальные факты, пришли к положению, по которому раздражающее воздействие вызывает в живом субстрате закономерные изменения функционального состояния, при которых состояние возбуждения, состояние повышенной активности, является одним из этапов этих закономерных изменений и не обязательно начальным.

В зависимости от исходного уровня лабильности, раздражение может в качестве первой фазы ответной реакции вызывать не повышение возбудимости и возникновение состояния возбуждения, а, напротив, снижение возбудимости и организацию состояния покоя, соответствующего процессу адаптации. Раздражение может, в зависимости от исходного уровня лабильности и, следовательно, состояния субстрата, повести к очень быстрой смене начального повышения лабильности ее снижением, так что практически будет вызывать не возбуждение, а торможение, создаст тормозное состояние субстрата.

А. А. Ухтомский полагал, что состояние относительного физиологического покоя является относительно поздним эволюционным дости-

¹ Н. В. Голиков. Физиологическая лабильность и ее изменения при основных нервных процессах. Изд. АГУ, 1950.

жением в процессе фило- и онтогенетического развития и что это состояние опирается на повышение физиологической лабильности и снижение возбудимости. „Способность к удержанию покоя организуется постепенно в фило- и онтогенезе, физиологический покой — не само собой разумеющееся и с самого начала заданное физиологическое состояние, от которого остается отправляться для измерения возбуждений, но это плод сложной выработки и организации физиологической активности. Способность к удержанию покоя у животного тем больше, чем более быстро и срочно животное способно заканчивать в себе возбуждение... Чем выше лабильность нервных приборов, афферентных и эфферентных, тем острее различение в среде, тем отчетливее срочное заканчивание и смена текущих моментов активности, тем совершеннее и организованнее способность поддерживать позицию... покоя“.¹

В физиологии под возбуждением понимается деятельное состояние, состояние повышенной активности. Состояние возбуждения является наиболее обычным состоянием живого. Это состояние может сменяться либо тормозным состоянием, либо состоянием относительного физиологического покоя.

Экспериментальная оценка функционального состояния нервной ткани по показателям основных функциональных характеристик этой ткани показала, что состояние относительного физиологического покоя и, в особенности, начальные этапы парабитического процесса характеризуются более высокими значениями физиологической лабильности, чем состояние повышенной активности нервной ткани и начало второй фазы парабитического процесса, характеризующееся повышением возбудимости и облегчением „автоматической“ ритмической деятельности.

Относительный физиологический покой действительно является эволюционным достижением, опирающимся на повышение физиологической лабильности и некоторое снижение возбудимости. „Организация“ состояния покоя, возникновение состояния „активного покоя“ и явления адаптации оказались явлениями одного и того же порядка.

Вместе с тем целый ряд состояний, которые мы привыкли рассматривать как состояния покоя (сон, инактивные состояния малолабильных образований), оказались, по существу, состояниями торможения. Эти состояния обладают особенностями, соответствующими особенностям развившегося парабитоза.

Учение Н. Е. Введенского о возбуждении и торможении как об этапах закономерной реакции живого вещества на раздражающие воздействия среды, будучи результатом применения экспериментального и исторического методов исследования в их неразрывном единстве, по своему существу является диалектико-материалистическим.

Методологические установки И. П. Павлова и Н. Е. Введенского полностью совпадают в своих наиболее общих и принципиальных основах. Это позволяет нам с уверенностью утверждать, что учение Н. Е. Введенского, уже сыгравшее известную роль в формировании павловского учения о высшей нервной деятельности, является неотъемлемой составной частью павловской физиологии и имеет огромное значение для понимания механизмов нервной деятельности и механизмов взаимодействия организма со средой.

¹ А. А. Ухтомский, Уч. зап. ЛГУ, № 7, 1937, стр. 43.

ПЕССИМАЛЬНОЕ ТОРМОЖЕНИЕ ДЕПРЕССОРНОГО ЭФФЕКТА¹

В. Е. Делов и В. И. Филистович

Лаборатория электрофизиологии Отдела общей физиологии Института экспериментальной медицины Академии медицинских наук СССР, Ленинград

Поступило 20 X 1950

И. П. Павлов в работах по физиологии кровообращения (1883) показал, что сохранение постоянного уровня общего кровяного давления обязано действию нервных механизмов. В его опытах относительно небольшие и быстро выравнивавшиеся сдвиги кровяного давления, наблюдавшиеся в условиях усиленного или ограниченного дыхания, кровопускания и трансфузии, становились значительно более глубокими и стойкими после выключения (перерезкой или охлаждением) блуждающих нервов в шейной области. „Соединяя все приведенные в наших исследованиях опыты, — писал Павлов (там же, стр. 227), — мы можем сказать, что *vagus* есть действительно регулятор общего кровяного давления, однако не единственный, так как при всех нами разобранных случаях регуляции в известной степени существовала и после перерезки *vagorum*“. Регуляторная роль блуждающего нерва, как следует из указанных опытов Павлова, сохраняется как на фоне прессорных, так и на фоне депрессорных влияний. Придавая большое значение нервным механизмам, поддерживающим постоянный уровень общего кровяного давления, И. П. Павлов (1879) призывал физиологов и клиницистов к изучению этих механизмов и считал, что: „До тех пор все притязания практической медицины на управление кровообращением остаются одним лишь пожеланием“.

В этом отношении нам представлялось особенно важным исследовать поведение мощной депрессорной системы организма в случаях значительного и стойкого повышения кровяного давления. Эти случаи представляют к тому же специальный клинический интерес.

В клинической литературе длительное сохранение высокого уровня кровяного давления, как это имеет место при гипертонической болезни, обычно приписывается повышению сосудосуживающего тонуса симпатической иннервации или накоплению в крови особых гипертензивных веществ. В то же время не было уделено достаточного внимания изучению функционального состояния депрессорных аппаратов в этих условиях. Вследствие этого остается неясным, почему депрессорные механизмы, представленные в их афферентной части аортальной и каротидной рефлексогенными зонами, оказываются неспособными к снижению высокого уровня кровяного давления. Без ответа же на этот

¹ Доложено на II Научной конференции, посвященной проблемам кортико-висцеральной патологии, в Ленинграде 28—31 мая 1950 г. Тезисы докладов, Л., 1950, стр. 26.

вопрос теоретические построения относительно патогенеза гипертонической болезни, несомненно, не могут быть достаточно полными.

Поэтому нам представлялось важным исследовать зависимость депрессорного эффекта от силы, частоты и длительности стимуляций, действующих на рецепторы указанных рефлексогенных зон или непосредственно на соответствующие афферентные нервы. В этом направлении известно только то, что при усилении раздражения указанных нервов депрессорный эффект, достигнув некоторого максимального уровня, остается таким независимо от дальнейшего усиления раздражения.

Поставленный вопрос представляет определенный общетеоретический интерес, в особенности с позиций учения Н. Е. Введенского о торможении.

Еще в 1886 г. в исследованиях, проведенных на нервно-мышечном аппарате, Введенский установил, что усиление или учащение раздражения нерва сверх некоторой оптимальной величины ведет к ослаблению и даже полному выпадению сократительного эффекта на мышце. Это угнетение видимой активности возбудимой ткани, развивающееся при действии сильных или частых раздражений, Введенский обозначил как состояние пессимума и в дальнейшем (1901) рассматривал его как выражение функционального парабиза или торможения.

Установленные первоначально на нервно-мышечном аппарате явления пессимума в дальнейшем были обнаружены также в деятельности центрально-нервных аппаратов и в некоторых периферических звеньях вегетативной нервной системы. В частности, Ф. Е. Тур (1930) наблюдал на сосудах пессимальный эффект при сильных и частых раздражениях сосудорасширяющих нервов.

Как было показано нами (Делов, 1939) в электрофизиологических исследованиях на нервно-мышечном аппарате, в том числе и при раздражении отдельного нервного волокна, усиление ритмического раздражения приводит к учащению создаваемого ряда импульсов. Это отмечалось уже и самим Введенским в опытах с применением телефона (1886, стр. 142 и след.). При большой частоте импульсов проявляется влияние недостаточного интервала между ними, и величина импульсов оказывается пониженной. Ослабление импульсов выражено тем сильнее, чем меньше интервал между ними и чем дольше длится раздражение. В результате или создается ряд очень слабых импульсов, неспособных вызвать полноценного сокращения мышцы, или импульсы подвергаются полному торможению.

В связи с этим поставленный выше вопрос о зависимости депрессорного эффекта от силы и частоты раздражения можно формулировать следующим образом: создается ли пессимальное торможение депрессорного эффекта при усилении или учащении раздражений рецепторных зон дуги аорты и каротидного синуса или их афферентных нервов? Другими словами, распространяется ли установленная Введенским закономерность пессимума и на механизмы рефлекторной регуляции кровяного давления?

Когда мы уже приступили к данному исследованию, в „Физиологическом журнале СССР“ была опубликована работа Альварес-Буйя (1948) из лаборатории П. К. Анохина. Автор, подвергавший у кроликов аортальный нерв электрическому раздражению различной частоты (вплоть до частоты 850 в 1 сек.), пришел к выводу, что пессимального ослабления депрессорного эффекта при сильных и частых раздражениях не создается. Однако уже первые результаты нашего исследования, отмеченные в обзорной статье одного из нас (Делов, 1949), показали, что такой вывод является не только неоправданным, но и фактически неправильным.

В настоящей статье мы ограничиваемся изложением материала, относящегося только к раздражению рефлексогенной зоны дуги аорты и ее афферентного нерва — *r. aorticus n. vagi* (*n. depressor*, по обозначению Циона и Людвига).

В своих опытах на животных мы регистрировали артериальное давление при различной силе и частоте электрического раздражения аортального нерва. В другой группе опытов были подвергнуты осциллографической регистрации афферентные импульсы в том же нерве при искусственно создаваемых повышениях кровяного давления.

МЕТОДИКА

Опыты ставились на кроликах. Препаровка аортального нерва (обычно левого) и общей сонной артерии (обычно на правой стороне) производилась под легким уретановым наркозом (6 мл 20%-го раствора на 1 кг веса, подкожно), который к началу самого опыта в значительной степени ослабевал. Часть опытов была проведена без наркотизации с такими же результатами. Кровяное давление в общей сонной артерии регистрировалось с помощью ртутного манометра.

В опытах с электрическим раздражением аортального нерва последний перерезался в периферической части. Для раздражения центрального отрезка нерва в большинстве опытов применялся ламповый генератор прямоугольных токов, позволявший менять частоту пульсаций независимо от изменения их напряжения и длительности. Последняя составляла обычно около 0,001 сек. В отдельных опытах было испытано с таким же результатом действие периодических конденсаторных разрядов. Во избежание вмешательства посторонних явлений при применении пульсаций тока одного направления мы пользовались при раздражении неполяризуемыми электродами типа электродов Флейшля или хлорированными серебряными электродами.

В опытах с осциллографической регистрацией афферентных импульсов аортальный нерв перерезался в проксимальной части и периферический отрезок накладывался на отводящие платиновые электроды с межполюсным расстоянием 6—8 мм. Животное помещалось в экранирующий железный ящик. Подвергнутые усилению потенциалы афферентных импульсов регистрировались катоднолучевым осциллографом. При обычно применявшейся в этих случаях чувствительности установки, 20 мкв на входе усилителя давали на фогопланке отклонение луча на 1 мм. Частотная характеристика усилителя представлялась прямолинейной в области 1—10.000 герц.

Временное повышение кровяного давления в этих опытах производилось зажатием одной или обеих сонных артерий. Для прекращения кровотока достаточно было небольшого приподнимания артерий, что и достигалось с помощью простого механического приспособления.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Депрессорный эффект в зависимости от частоты и силы раздражения аортального нерва

Применение раздражений различной частоты, при одной и той же силе, показывает, что максимальное падение кровяного давления обычно достигается при раздражении аортального нерва частотой 50—100 в 1 сек. При частоте 200 в 1 сек. депрессорный эффект проявляется заметно слабее и с дальнейшим повышением частоты раздражения продолжает уменьшаться, подвергаясь пессимальному торможению, так что, например, при частоте 700 в 1 сек. он представляется уменьшенным в 3 раза по сравнению с максимальной величиной (рис. 1). В опытах подобного рода применявшаяся сила раздражения превышала пороговую в 3—4 раза, что обеспечивало вовлечение в действие всех афферентных волокон, составляющих аортальный нерв. Интервал между отдельными пробами составлял 5 мин.

В особенности выразительно проявляется пессимальное торможение не в отдельных пробах тех или иных раздражений, а в последовательных сменах частоты или силы при непрерывном действии раздражения. В такой форме оно было установлено Бведенским на нервно-мышечном аппарате, в такой же форме оно демонстрируется нами на рис. 2 для пессимальных (200 в 1 сек.) и оптимальных (50 в 1 сек.) раздражений аортального нерва. Такая форма опыта, несомненно, более соответствует и натуральным условиям функционирования депрессорного аппарата, рецепторные звенья которого находятся под постоянным стимулирующим воздействием со стороны кровотока.

Исходный уровень кривой кровяного давления, представленной на рис. 2, составляет 82 мм ртутного столба. Раздражение частотой 200 в 1 сек. (первое понижение линии отметчика) создает падение давления на 20 мм, причем это понижение держится недолго, и давление,

несмотря на продолжающееся раздражение, возвращается к исходному уровню (развивается пессимальное торможение). Если теперь, не прерывая раздражения, перевести его на меньшую частоту — 50 в 1 сек. (повышение линии отметчика), то наступает значительное падение давле-

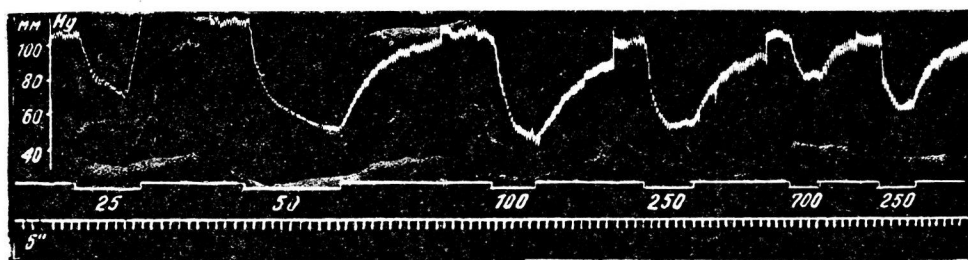


Рис. 1. Депрессорный эффект при различных по частоте раздражениях аортального нерва кролика.

Сверху вниз: запись кровяного давления, отметка раздражения (понижением), отметка времени. Частота раздражения — 25, 50, 100, 250 и 700 в 1 сек. Сила раздражения в 4 раза выше пороговой. Интервалы между пробными раздражениями — 5 мин.

ния — на 30 мм (оптимум частоты раздражения), которое сменяется возвращением к начальному уровню при переходе на частоту 200 (второе понижение линии отметчика). Последующий переход к частоте 50

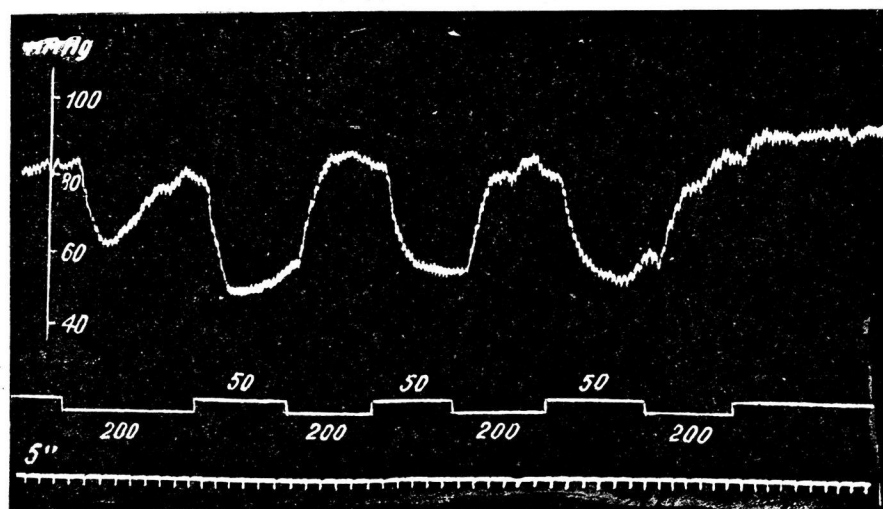


Рис. 2. Торможение депрессорного эффекта пессимальным учащением раздражения аортального нерва кролика.

Обозначения те же, что и на рис. 1. Пессимальная частота (понижение линии отметчика) 200 в 1 сек. Оптимальная частота (повышение линии отметчика) 50 в 1 сек. Сила раздражения в 4 раза выше пороговой.

вновь вызывает значительное падение кровяного давления, сменяющееся опять возвращением к начальной величине при раздражении частотой 200 и т. д. После 4-го применения частоты 200 в 1 сек. раздражение было выключено (последнее повышение линии отметчика). Сила раздражения в этом опыте, как и в предыдущем, превышала пороговую в 3—4 раза.

Опыты подобного рода с полной очевидностью показывают, что пессимальное по частоте раздражение аортального нерва может полностью выключать депрессорный эффект, создавая торможение в соответствующих центрах продолговатого мозга.

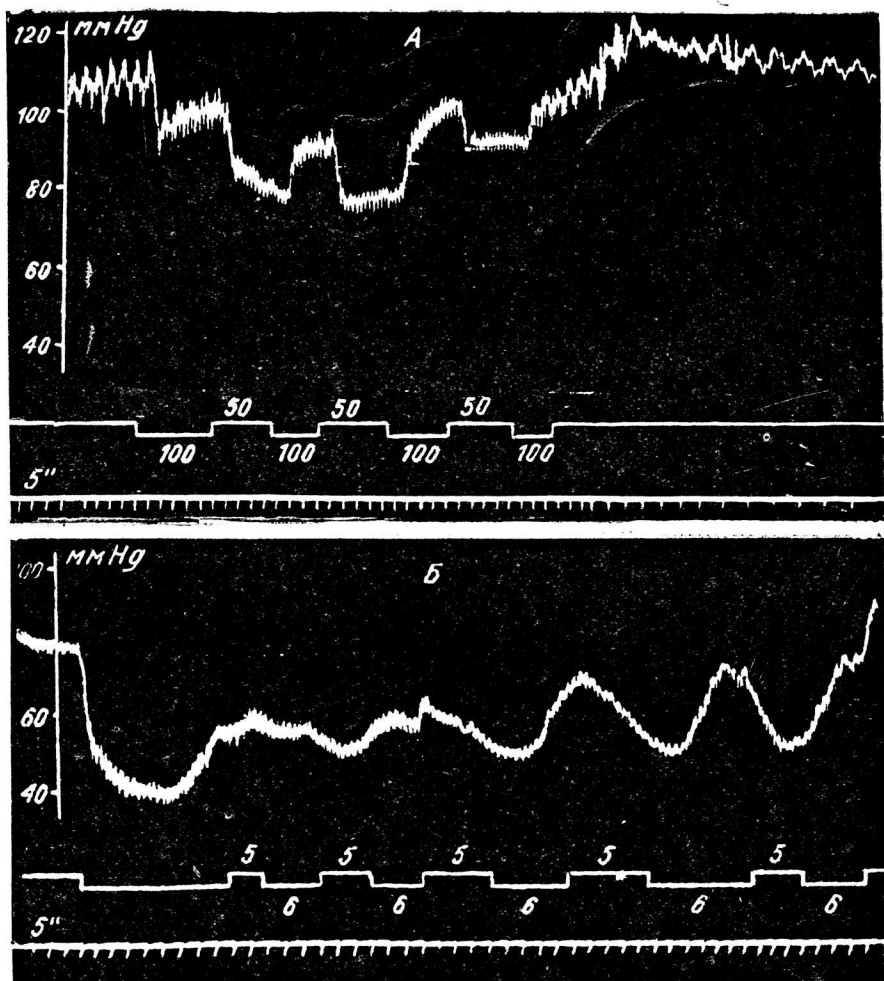


Рис. 3.

А — депрессорный эффект при смене одной частоты раздражения на другую. Частота — 100 в 1 сек. (понижение линии отметчика) и 50 в 1 сек. (повышение линии отметчика). Сила раздражения в 4 раза выше пороговой. Б — депрессорный эффект при смене одной силы раздражения на другую. Сила раздражения 6 вольт (понижение линии отметчика) и 5 вольт (повышение линии отметчика). Частота раздражения — 100 в 1 сек. Обозначения те же, что и на рис. 1.

Важно отметить еще следующую проявляющуюся при этом особенность: при переходе от оптимального по частоте раздражения к пессимальному кровяное давление не просто возвращается к исходному уровню, но часто устанавливается несколько выше этого уровня. На рис. 2, при исходном уровне кровяного давления 82 мм, второе, третье и четвертое пессимальные раздражения подняли давление соответственно

до 84, 85 и 86 мм. По выключении же всякого раздражения давление достигло 90 мм.

Возникновение пессимума можно наблюдать и при меньшей частоте, особенно после многократных раздражений, приводивших обычно к некоторому повышению уровня кровяного давления. Примером этого является рис. 3, *А*, где смена оптимума на пессимум достигалась уже при переводе частоты раздражения с 50 на 100 в 1 сек.

Торможение депрессорного эффекта наступает также при усилении раздражения аортального нерва, когда частота раздражения остается постоянной. Правда, в этих случаях оно достигается труднее, и для его получения требуется иногда более длительное предварительное раздражение. На рис. 3, *Б* представлены изменения кровяного давления, наблюдавшиеся при чередовании пессимальных (6 вольт) и оптимальных (5 вольт) раздражений аортального нерва (частота раздраже-

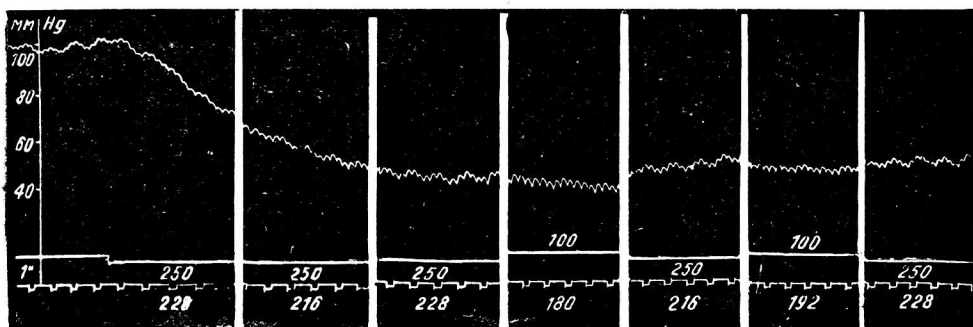


Рис. 4. Торможение кардиодепрессорного эффекта при учащении раздражения аортального нерва кролика.

Последовательные фрагменты непрерывной записи кровяного давления. Интервалы между фрагментами от 7 до 17 сек. Пессимальная частота — 250 в 1 сек. (понижение линии отметчика), оптимальная — 100 в 1 сек. (повышение линии отметчика). Цифры внизу (под отметкой времени) обозначают частоту пульса в 1 мин. в каждом фрагменте. Отметка времени 1 сек.

ния — 50 в 1 сек.). Здесь только две последних смены оптимального раздражения на пессимальное стали приводить к хорошо выраженному ослаблению эффекта. Вообще после ряда предварительных, более или менее длительных раздражений пессимальное торможение депрессорного эффекта достигается уже при меньшей силе раздражения аортального нерва, подобно тому как это отмечалось выше и в отношении частоты раздражения.

Как известно, раздражение центрального конца аортального нерва не только ведет к падению артериального давления, но и понижает частоту сердцебиений. Опыты показывают, что пессимальное торможение, создаваемое учащенным или усиленным раздражением аортального нерва, распространяется также и на кардиодепрессорный эффект.

На рис. 4 представлены 7 фрагментов непрерывной записи кровяного давления с отчетливо видимыми на ней пульсовыми волнами. Интервалы между фрагментами — от 7 до 17 сек. Исходная частота пульса, который подсчитывался в каждом фрагменте за 5 сек., выразилась 264 ударами в 1 мин. В начале пессимального раздражения аортального нерва (частота — 250 в 1 сек., сила — в 4 раза выше пороговой), наряду с понижением кровяного давления, отмечается уменьшение частоты пульса до 228 (1-й фрагмент), далее — до 216 (2-й фрагмент), но затем

пульс при том же раздражении обнаруживает повышение до 228 — начало развития пессимума (3-й фрагмент). Переход к оптимальному раздражению (частота 100 в 1 сек., сила — без изменения), еще не проявляющийся углублением сосудистого депрессорного эффекта, понижает частоту пульса до 180 (4-й фрагмент). В последующих фраг-

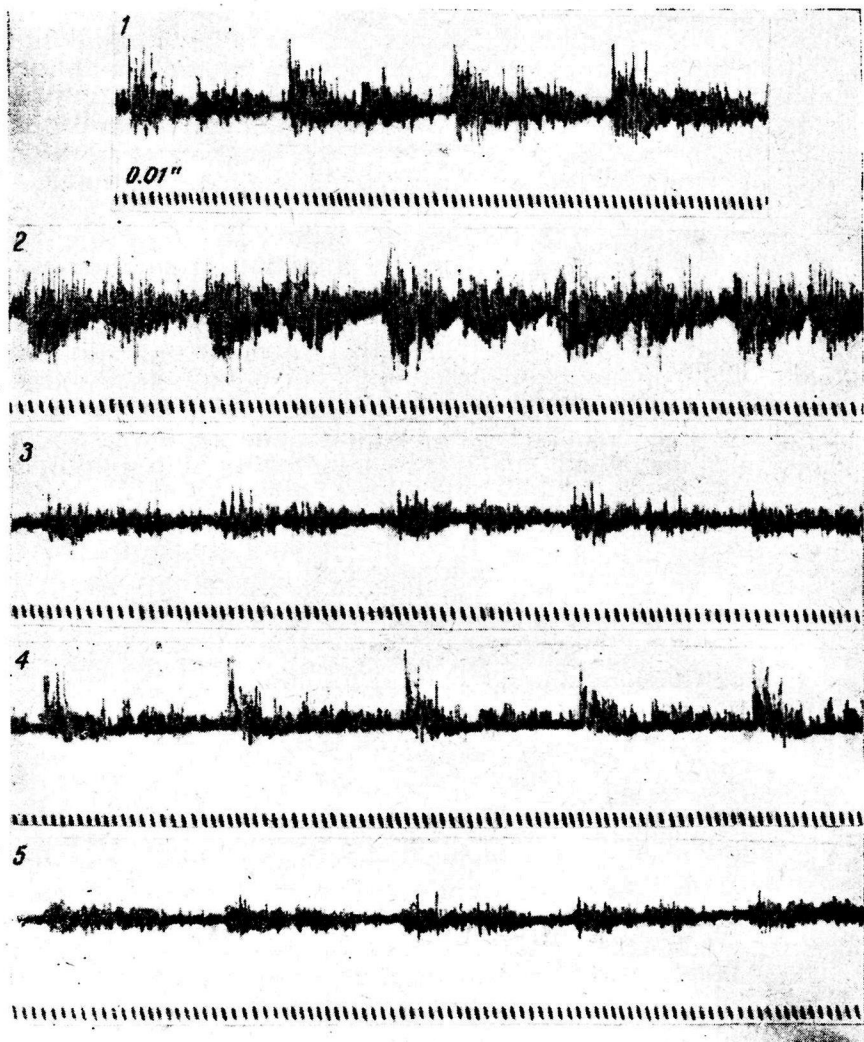


Рис. 5. Осциллограммы афферентных импульсов в аортальном нерве кролика при длительном зажатии общих сонных артерий. 1 — до зажатия сонных артерий; 2 — через 5 мин. после зажатия; 3 — через 30 мин. после зажатия; 4 — сразу после разжатия; 5 — через 35 мин. после вторичного зажатия. Отметка времени 0.01 сек.

ментах различие в рефлекторном действии пессимального и оптимального раздражений на частоту пульса сохраняется.

Обращает на себя внимание отсутствие взаимного соответствия в развитии торможения вазодепрессорного и кардиодепрессорного эффектов. Пессимальное торможение кардиодепрессорного эффекта развивается быстрее, и на рис. 4 оно является отчетливо выраженным, тогда как торможение вазодепрессорного эффекта еще

только намечается. Это обстоятельство, несомненно, связано с известным различием в центральных аппаратах, участвующих в возникновении того или другого эффекта: в то время как вазодепрессорный эффект осуществляется через сосудодвигательные центры, кардиодепрессорный рефлекс связан с изменением центрального тонуса экстракардиальной иннервации.

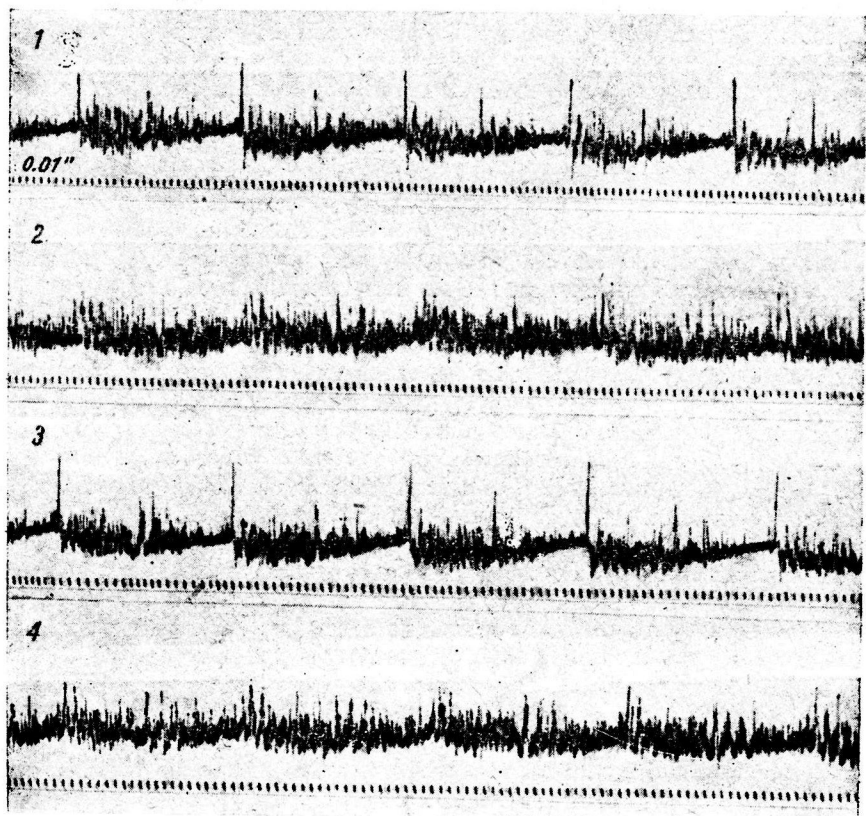


Рис. 6. Осциллограммы афферентных импульсов в аортальном нерве кролика при зажатии и разжатии общих сонных артерий. 1—до зажатия сонных артерий; 2—через 8 мин., на 7-м зажатии; 3—через несколько секунд после разжатия; 4—через несколько секунд после нового зажатия. Отметка времени 0.01 сек.

Интересно также попутно отметить, что смена пессимального раздражения на оптимальное сопровождается исчезновением дыхательных волн на кривой кровяного давления (рис. 4, фрагменты 4-й и 6-й).

Афферентные импульсы в аортальном нерве при повышениях кровяного давления

Как известно, повышение кровяного давления ведет к значительному учащению афферентных импульсов в аортальном нерве (Adrian, 1926; Bronk, 1931; Karasek, 1933; Быков, Делов и Черниговский, 1941; Анохин и Шумилина, 1947, и др.).

Для суждения о том, в какой мере пессимальное торможение могло бы складываться уже в самих рецепторных аппаратах аортальной рефлексогенной зоны в условиях натуральной стимуляции при повыше-

ных уровнях кровяного давления, нами были поставлены дальнейшие опыты, в которых производилась осциллографическая регистрация афферентных импульсов в периферическом конце аортального нерва. Временное зажатие одной или двух общих сонных артерий позволило нам повышать артериальное давление на 25—50 мм ртутного столба.

На рис. 5 приводятся результаты одного из опытов подобного рода. Афферентная импульсация в аортальном нерве выражается периодически повторяющимися циклами осцилляций, которые связаны с систолическим повышением кровяного давления в аорте. Каждый цикл начинается с высокого пика; близко к середине цикла наблюдается вторичный, слабее выраженный подъем осцилляций, обусловленный дикротической волной (рис. 5, 1).

Через 5 мин. после зажатия обеих сонных артерий частота осцилляций, а отчасти и их амплитуда оказываются значительно возросшими, так что осцилляции следуют уже непрерывным потоком, сохраняя, впрочем, систолическое и дикротическое повышения (рис. 5, 2). Однако уже через 30 мин. от начала зажатия амплитуда и частота осцилляций представляются резко пониженными, в особенности сильное снижение претерпевают систолические пики (рис. 5, 3). О том, что причиной снижения афферентной импульсации является развитие пессимума, а не утомление или адаптация рецепторных аппаратов, свидетельствует результат последующего разжатия сонных артерий: тотчас же после разжатия артерий регистрируется картина осцилляций, в значительной степени приближающаяся к исходной осциллограмме (рис. 5, 4). Новое зажатие сонных артерий привело через 35 мин. к такому ослаблению импульсации, что систолические пики уже совсем не прослеживаются (рис. 5, 5).

В указанном опыте фактором, способствовавшим проявлению признаков пессимального состояния, выразившихся понижением амплитуды афферентных импульсов в аортальном нерве, явилось длительное поддержание кровяного давления на высоком уровне. К подобным же результатам может приводить и многократное повторение кратковременных повышений кровяного давления.

На рис. 6 приводится соответствующий вариант опытов данной группы. Исходная осциллограмма аортального нерва (рис. 6, 1) через 8 мин., на 7-м кратковременном (по 30 сек.) зажатии общих сонных артерий, приняла характер учащенного непрерывного ряда осцилляций, в котором значительно сниженные систолические пики не выделяются по амплитуде из общей массы осцилляций (рис. 6, 2). Разжатие сонных артерий вернуло осциллограмму к исходной форме с высокими систолическими пиками (рис. 6, 3), а последовавшее за этим новое зажатие артерий (рис. 6, 4) повторило картину, представленную рис. 6, 2. Таким образом, в этом случае пессимальное торможение прежде всего выразилось в понижении систолического пика осциллограммы аортального нерва.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Представленные нами данные свидетельствуют об ослаблении и даже полном выключении вазодепрессорного эффекта при известной степени учащения или усиления действующего на аортальный нерв раздражения. Это ослабление или выключение эффекта не может быть сведено ни к утомлению, ни к адаптации депрессорного аппарата, так как последующее урежение или ослабление непрерывно действующего раздражения ведет к полному проявлению депрессорного эффекта (рис. 2 и 3). Как известно, это обстоятельство служило для Введенского одним из главных оснований рассматривать подобного рода явления

как торможение. Таким образом, приведенные результаты позволяют распространить установленные Введенским закономерности пессимального торможения и на те сложные механизмы, которые лежат в основе рефлекторной регуляции кровяного давления.

Причиной ошибочного вывода Альварец-Буйя (1948) об отсутствии пессимального выключения депрессорного эффекта при большой частоте раздражения аортального нерва явилось то обстоятельство, что автор ограничился наблюдением начальных эффектов при различной частоте раздражения, даже не сделав попыток обнаружить пессимум в тех условиях, которые со времен Введенского применяются для этого: на фоне длительного непрерывного раздражения.

Проявление пессимума облегчается после предварительных раздражений аортального нерва, в особенности если применяемое раздражение варьирует по своей силе или частоте. В этих случаях обычно создается более высокий уровень кровяного давления, на фоне которого пессимальное торможение складывается уже при меньшей частоте и силе раздражения.

Что касается локализации пессимального торможения, то опыты с раздражением центрального конца аортального нерва едва ли могут оставить сомнение в центрально-нервном происхождении этого явления. В пользу этого говорит как относительно медленный характер перестройки кровяного давления с одного уровня на другой при оптимальных и пессимальных раздражениях, так и тот факт, что вазодепрессорный и кардиодепрессорный эффекты, создаваемые одним и тем же пессимальным раздражением аортального нерва, но осуществляющиеся разными центрами, могут развиваться без какого-либо параллелизма между собою (рис. 4).

В то же время опыты с применением натуральных для аортальной рефлексогенной зоны раздражений в виде временного повышения артериального давления показывают, что пессимальный эффект может частично складываться уже в самих рецепторных аппаратах аортального нерва (рис. 5 и 6). Однако в естественных условиях пессимум с гораздо большей легкостью и в первую очередь должен проявиться в центральных звеньях рефлекторной дуги, характеризующихся, как известно уже из работ Введенского (1901), более низкой функциональной лабильностью. Резкое учащение афферентных импульсов в аортальном нерве является фактором, содействующим развитию центрального торможения.

Изложенный материал, как мы полагаем, позволяет понять, почему мощная депрессорная система организма, одной из рецепторных зон которой является область дуги аорты, не способна компенсировать чрезмерно высокое кровяное давление у больных, страдающих гипертонической болезнью. Эта неспособность связана не с предполагаемой П. К. Анохиным (1948) адаптацией депрессорных аппаратов к действующему раздражению, а с развитием в них пессимального торможения.

В настоящее время с несомненностью установлено, что кортикальные факторы могут играть решающую роль в возникновении гипертонической болезни (Ланг, Быков). Согласно нашим данным следует считать, что кортикальные факторы, ведущие к быстрым и резким колебаниям кровяного давления, должны благоприятствовать последующему развитию пессимального торможения в депрессорных аппаратах.

ВЫВОДЫ

1. Депрессорный эффект, создаваемый рефлекторно стимуляцией аортального нерва и проявляющийся как в снижении кровяного давления, так и в урежении частоты сердцебиения, обнаруживает отчетли-

вую зависимость от силы и частоты применяемого раздражения и подчиняется установленным Н. Е. Введенским закономерностям оптимума—пессимума.

2. Ослабление и полное выключение депрессорного эффекта при пессимальном усилении или учащении раздражения аортального нерва не может быть сведено ни к утомлению, ни к адаптации депрессорного аппарата, так как последующее ослабление или урежение непрерывно действующего раздражения ведет к проявлению депрессорного эффекта в полной мере.

3. Опыты с применением натуральных раздражений показывают, что пессимальный эффект частично может складываться уже в самих рецепторных окончаниях аортального нерва. Резкое учащение афферентных импульсов в указанном нерве, наблюдающееся при повышении кровяного давления, является фактором, благоприятствующим развитию центрального торможения.

4. Наличие пессимального торможения, как мы полагаем, позволяет видеть в нем причину неспособности депрессорных аппаратов к снижению чрезмерно высокого уровня кровяного давления у больных, страдающих гипертонической болезнью.

ЛИТЕРАТУРА

- Альварец-Буйя Р., Физиолог. журн. СССР, 34, 583, 1948.
 Анохин П. К., Тезисы докладов IV сессии АМН СССР, 7, 1948.
 Анохин П. К. и А. И. Шумилина, Физиолог. журн. СССР, 39, 275, 1947.
 Быков К. М. Кора головного мозга и внутренние органы. 2-е изд., Медгиз, 1944.
 Быков К. М., В. Е. Делов и В. Н. Черниговский, Тезисы докладов IX совещания по физиолог. проблемам АН СССР и ВИЭМ, Л., 28, 1941.
 Введенский Н. Е. О соотношениях между раздражением и возбуждением при тетанусе (СПб., 1886). Собр. соч., 2, 142 и след., 1939; Возбуждение, торможение и наркоз (СПб., 1901). Собр. соч., 4, Л., 1935.
 Делов В. Е., Тр. Инст. по изуч. мозга им. В. М. Бехтерева, 9, 25, 1939; Сб., посвящ. 100-летию со дня рожд. И. П. Павлова, под ред. К. М. Быкова, изд. В-ММА, Л., 117, 1949.
 Ланг Г. Ф. Гипертоническая болезнь. Медгиз, 1950.
 Павлов И. П. (1883), Полн. собр. трудов, 1, 184, 1940; (1879), Полн. собр. трудов, 1, 54, 1940.
 Тур Ф. Е., Тр. Общ. российск. физиолог. им. Сеченова, в. 4, 11, 1930.
 Adrian E. D., J. Physiol., 61, 49, 1926.
 Bronk D. W., Proc. Soc. Exper. Biol. a. Med., 28, 1014, 1931.
 Karasek F., Arch. internat. de physiol., 37, 87, 1933.

К ВОПРОСУ О ЦЕНТРАЛЬНО-НЕРВНЫХ МЕХАНИЗМАХ КОНТРАКТУР

Е. К. Жуков, А. М. Думова и С. М. Вережанин

Физиологический институт им. А. А. Ухтомского Ленинградского Государственного университета и Кафедра биологии Ленинградского медицинского стоматологического института

Поступило 20 I 1952

Мышечные контрактуры являются одной из распространенных форм заболевания двигательной системы человека. Между тем, физиологические механизмы развития и поддержания этих стойких патологических сокращений до сих пор мало изучены, что затрудняет организацию эффективной борьбы с ними. В клинике часто принято разделять контрактуры на две основные группы — контрактуры местные и контрактуры рефлекторные. Такая классификация, несомненно, не отображает подлинную природу этих явлений и несет на себе печать вирховианства.

Раскрытие патогенеза контрактур возможно лишь с позиций павловской физиологии. Совершенно очевидно, что в условиях целостного организма местные факторы, например травма, оказывают сильнейшее воздействие на центральную нервную систему, которая в свою очередь оказывает мощное влияние на развитие патологического процесса. С другой стороны, так называемые рефлекторные контрактуры сопровождаются целым рядом функциональных и морфологических перестроек на периферии. Несомненно, что во всякой контрактуре, в том числе и в таких „местных“ контрактурах, как десмогенная и артрогенная, центральная нервная система играет важную роль. Задачей клинического исследования и лабораторного эксперимента является выяснение на всех фазах развития патологического процесса тех физиологических механизмов, посредством которых центральная нервная система борется с этим процессом или сама принимает участие в дальнейшем его развитии.

В настоящей статье излагаются некоторые наши исследования относительно центрально-нервных механизмов мышечных контрактур, выполненные на основе концепций Н. Е. Введенского. Указание Введенского (1901) о том, что ответная реакция живой ткани представляет собою процесс, закономерно развивающийся во времени и в пространстве, где в основе развития лежит прогрессирующее изменение функциональных свойств возбужденной системы, где количественные изменения функционального состояния могут перерастать в изменения качественные, несомненно, имеет важное значение для исследования физиологических механизмов перехода от нормы к патологии.

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ ЧАСТЬ

В первой серии опытов¹ мы попытались выяснить, в каком состоянии находятся нервные центры в начальную фазу развития контрактуры, возникающей при переломе конечностей и каково участие центров в развитии и поддержании этой контрактуры.

Опыты ставились на белых крысах. Крыса укладывалась на спину и неподвижно привязывалась к специально изготовленному станку. Задние конечности оставались свободными и были подняты вверх. Каждая из конечностей соединялась с отдельным миографом. К рычагу миографа подвешивался груз в 25 граммов. После непродолжительной записи движений задних конечностей (в течение 30 мин.) производился перелом одной или обеих бедренных костей. Перелом всегда производился однообразным приемом. Наблюдения велись в течение 7—8 часов непосредственно после перелома и на следующий день. В некоторых опытах наблюдение продолжалось 3 и 4 суток.

Прежде всего мы произвели сравнение ответной реакции на перелом в денервированной и в неденервированной конечностях. В этих опытах на одной из конечностей перерезались п. п. *ischiadicus*, *femoralis* и *obturatorius*; после того как животное оправлялось от наркоза, производился перелом обеих конечностей одновременно.

Производившаяся для контроля запись движений конечностей до перелома показывает, что денервированная конечность почти во всех случаях имела тенденцию к удлинению. Неденервированная конечность либо не изменялась в длине, либо незначительно укорачивалась. Сразу же после перелома обеих конечностей крыса несколько минут находилась в шоковом состоянии; при этом мышцы конечностей были расслаблены. На кимограмме в первый момент после перелома отмечено удлинение денервированной конечности. Описанное состояние длилось в течение 1—3 мин., после чего наступало сокращение неденервированной лапы, переходившее в стойкую контрактуру, на которую накладывались отдельные подергивания. Контрактурное сокращение продолжало нарастать в течение 1—2 часов, после чего конечность часто расслаблялась. Через 5—7 часов после перелома снова начиналось постепенное контрактурное сокращение, которое достигало к следующему дню, т. е. через 24 часа после перелома, значительной величины (рис. 1, а). В описанном случае, таким образом, имеются два периода сокращений контрактурного типа. Первый период резкого и более сильного сокращения, наступающий вскоре после перелома, можно охарактеризовать как непродолжительный и нестойкий; в противоположность первому, второй период, наступающий через несколько часов после перелома, характеризуется медленным, постепенным нарастанием сокращения, которое является продолжительным, стойким, не снижающимся в продолжение всего опыта (иногда до 4 суток).

В других случаях мышцы неденервированной конечности после первоначального сокращения не расслаблялись, а постепенно продолжали наращивать сокращение в течение всего опыта. В этих случаях оба периода развития контрактуры сливаются (рис. 1, б). Иногда в день перелома контрактура мышц неденервированной конечности не наблюдалась, она была отмечена только на следующий день. Таким образом, в этих опытах первый период контрактурного сокращения отсутствовал.

Контрактура в денервированной конечности возникала более редко; при этом она была очень низкой и слабой и нарастала лишь в течение

¹ Эта серия исследований выполнена А. М. Думовой в Ленинградском стоматологическом институте.

первых нескольких часов после перелома, после чего длина конечности уже не изменялась (рис. 1, б). В некоторых случаях мы не только не получили сокращения денервированной конечности, но могли отметить даже некоторое удлинение ее по сравнению с первоначальным состоянием (рис. 1, а).

Из 18 опытов этого рода контрактура в неденервированной конечности развивалась в 94,4% случаев, а в денервированной — в 55,5%. Высота контрактуры через сутки после перелома неденервированной конечности оказывалась в среднем равной 6,5 см (по измерениям на миограммах), а денервированной — всего лишь 1,2 см.

Все эти факты указывают, что нервные центры играют существенную роль в развитии контрактуры.

Для того чтобы получить ответ на вопрос о состоянии нервных центров при контрактуре, мы предприняли исследование рефлексов, в осуществлении которых принимают участие те же уровни спинного мозга, которые участвуют и в поддержании контрактуры.

В этих опытах денервация не производилась и перелому подвергалась лишь одна лапа. К стопе второй, интактной, лапы присоединялись электроды, связанные с индукционной катушкой. Регистрировались рефлекторные сокращения обеих конечностей в ответ на раздражение различной силы. Кроме того, для выявления состояния нервных центров был применен стрихнин и эфирно-хлороформный наркоз. Как известно, стрихнин, взятый в умеренных дозах, повышает функциональную подвижность (лабильность) и возбудимость нервных клеток; наркоз же, после кратковременной стадии экзальтации, снижает лабильность и возбудимость.

До перелома конечности животное производило обеими лапами сильные, беспорядочные движения в виде подергиваний, изредка сменявшиеся состоянием покоя. При действии наркотика довольно быстро происходило полное угнетение самопроизвольных движений конечностей. Электрическое раздражение, производившееся на фоне наркоза, вызывало сильные и резкие сокращения обеих конечностей.

Вскоре после перелома начинала развиваться контрактура. На контрактурном фоне отмечались быстрые самопроизвольные сокращения, аналогичные тем, которые наблюдались до перелома. При даче наркотика самопроизвольные сокращения исчезали, контрактура довольно резко снижалась. На фоне наркоза можно было заметить пониженную возбу-

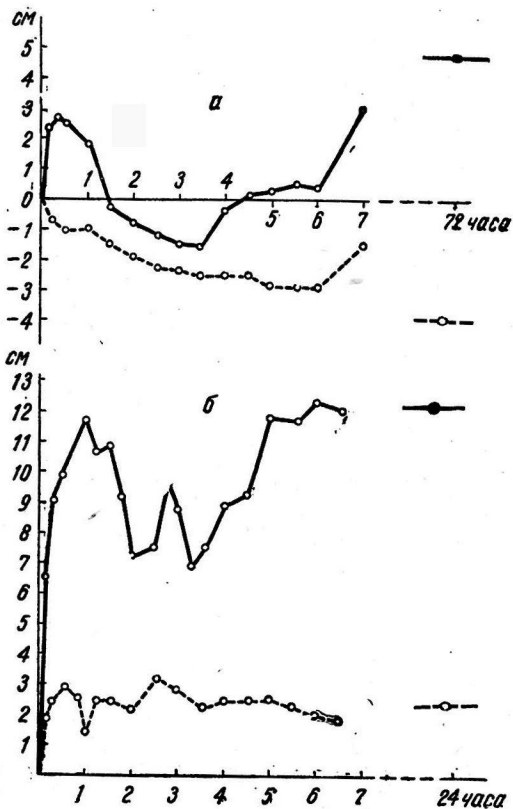


Рис. 1. Изменение длины конечности после перелома бедренной кости (а и б — два различных опыта).

Сплошная линия — длина неденервированной конечности, пунктирная — денервированной. По оси абсцисс отложено время в час. после перелома, по оси ординат — изменение положения пера миографа в см от исходного уровня.

димось на электрическое раздражение, но ответные сокращения были сильными и быстрыми, почти как в норме.

Через несколько часов и на следующий день после перелома контрактура продолжала нарастать. В то же время самопроизвольные сокращения становились более редкими и затем исчезали совсем. Электрическое раздражение вызывало резкие и сильные сокращения обеих лап. Важно отметить, что под влиянием электрического раздражения контрактура усиливалась. В некоторых опытах мы испробовали тактильное раздражение, которое также вызывало некоторое усиление контрактуры. Эти факты дают основание полагать, что в результате травмы в нервных центрах развивается состояние стационарного возбуждения, характеризующееся чертами доминанты (А. А. Ухтомский, 1923).

Как известно, доминанта может являться преддверием парабиоза. Если нервные центры при контрактуре действительно находятся в состоянии доминанты, то, подействовав наркотиком, мы можем перевести их состояние на уровень тормозящей стадии парабиоза и снять таким образом контрактуру. Оказалось, что с самого начала действия наркотика контрактура начинает снижаться; по выходе животного из наркоза контрактура снова нарастает. На фоне наркотического ослабления контрактуры сильные электрические раздражения сопровождаются меньшими по величине рефлекторными сокращениями, чем слабые раздражения. Это парадоксальное отношение к силе раздражителя имеет явно парабиотический характер.

Иногда на второй день после перелома контрактура несколько снижалась, а рефлекторные сокращения были низкими или вовсе отсутствовали. Не зависит ли это явление от развития тормозного состояния в нервных центрах? Если это так, то, действуя на центры лабилизирующими агентами, например стрихнином, мы можем восстановить и рефлекторные ответы и контрактуру. Действительно, оказалось, что после стрихнинизации возобновляются не только рефлекторные, но и самопроизвольные сокращения, также исчезающие обычно на второй день после перелома. Кроме того, после введения стрихнина можно было наблюдать и некоторое усиление контрактуры.

Как нам кажется, вышеуказанные факты позволяют сделать следующие выводы: а) нервные центры, поддерживающие контрактуру, находятся в состоянии стационарного возбуждения, соответствующего начальной стадии парабиотического процесса — стадии возникновения ритмической активности — и обнаруживают черты доминанты; аналогичное предположение было высказано Березиной (1944) и Уфляндом (1950) на основании анализа клинического материала, а также Франкштейном (1951) на основании экспериментов над животными; б) действием наркотика можно углубить состояние стационарного возбуждения нервных центров и перевести состояние парабиоза на уровень тормозящей стадии, что сопровождается подавлением быстрых подергиваний и расслаблением контрактуры; в) стрихнин, являясь лабилизирующим агентом, может снять торможение в нервных центрах, вызванное длительным течением опыта или действием наркоза, и перевести парабиотический процесс на уровень ритмической активности нервных центров, тем самым восстановив и быстрые подергивания мышц и контрактуру.

В каком же состоянии находится сама мышца, переживающая контрактурное укорочение? Представляет ли собою контрактура некоторое подобие тетануса, поддерживаемого дискретными всплесками возбуждения, исходящими из нервных центров, или же она является выражением слитного, длительно держащегося состояния воз-

буждения парабактерического типа? Одинаковы ли механизмы поддержания контрактуры в денервированной мышце и в мышце, связанной с нервными центрами? Какова роль нервных центров в поддержании контрактуры? Для того, чтобы выяснить эти вопросы, мы провели исследование потенциалов действия в мышцах травмированных конечностей, денервированных и связанных с центрами. Как известно, потенциалы действия возникают при наличии дискретных, распространяющихся вдоль по нерву и мышце волн возбуждения.

Фиксированное на станке животное помещалось в экранированную камеру. Потенциалы действия отводились от мышц с помощью стальных игольчатых электродов, вколотых в толщу задней части бедра, усиливались при помощи усилителя и подавались к катодному осциллографу. Расстояние между электродами равнялось 1.0—1.5 см. Нестационарный процесс, видимый на экране катодной трубки, регистрировался на непрерывно движущейся киноплёнке. Вначале исследовались потенциалы действия в мышцах до перелома, а затем — после перелома. Одновременно с электрической велась и миографическая регистрация.

Как и в прежних наших опытах, контрактура после перелома денервированной конечности развивалась не всегда; лишь в некоторых опытах можно было отметить возникновение незначительной контрактуры. Однако и в случае развития контрактуры дискретные потенциалы действия в мышце отсутствовали. Лишь изредка удавалось заметить очень редкие, одиночные потенциалы действия, повидимому, выражающие всплески импульсов возбуждения в самих мышечных волокнах под влиянием нанесенной травмы. Таким образом, контрактура денервированных мышц не является продуктом суперпозиции дискретных сократительных актов, то есть по своему механизму отлична от тетануса. По всей видимости, она является механическим выражением слитного парабактерического возбуждения мышечной ткани.

При исследовании потенциалов действия в мышцах конечности с сохраненной иннервацией до перелома отмечены довольно сильные, частые, беспорядочные потенциалы (рис. 2, а). Каждому подергиванию лапы соответствовали всплески еще более сильных потенциалов действия. Сразу же после перелома эти потенциалы резко ослаблялись, а иногда и совсем исчезали (рис. 2, б). Вскоре потенциалы появлялись вновь, причем сначала были слабыми и редкими, а затем постепенно усиливались (рис. 2, в). При этом начинала развиваться и контрактура. При появлении быстрых подергиваний конечности можно было наблюдать возникновение всплесков весьма сильных потенциалов действия, соответствующих каждому подергиванию (рис. 2, г). В промежутках между всплесками сильных потенциалов, на фоне гладко протекающей контрактуры, имеется непрерывный ряд более слабых потенциалов (рис. 2, д). Эти слабые потенциалы, сопровождающие контрактуру, имеют вид непрерывного потока импульсов, пробегающих с почти одинаковыми, короткими интервалами.

При действии наркотика, как обычно, происходило подавление быстрых подергиваний лапок и снижение контрактуры. При этом прежде всего исчезали всплески сильных потенциалов действия, слабые же потенциалы убывали весьма постепенно, однако и они, наконец, исчезали совсем. После прекращения наркоза контрактура снова увеличивалась и снова начинали появляться потенциалы действия: сначала — редкие и слабые всплески, которые постепенно усиливались, затем между ними появлялся ряд слабых потенциалов.

Таким образом, слабая контрактура, которая иногда развивается в денервированной конечности под влиянием непосредственного раздражения травмой самих мышечных волокон, как правило, не сопровождается возникновением дискретных потенциалов действия. Повиди-

тому, она является выражением стационарного слитного парабитического возбуждения, возникающего в мышечной ткани под влиянием травмы. В неденервированной же конечности период длительно поддерживаемой контрактуры сопровождается мышечными потенциалами действия, хотя и слабыми. Следовательно, сильная контрактура в неденервированной конечности обусловлена непрерывным потоком нервных импульсов, поступающих в нее из центров спинного мозга, которые усиливают и поддерживают парабитическое возбуждение мышц.

Данные опытов с переломом конечностей подтверждаются второй серией наших исследований,¹ в которых мы попытались выявить со-

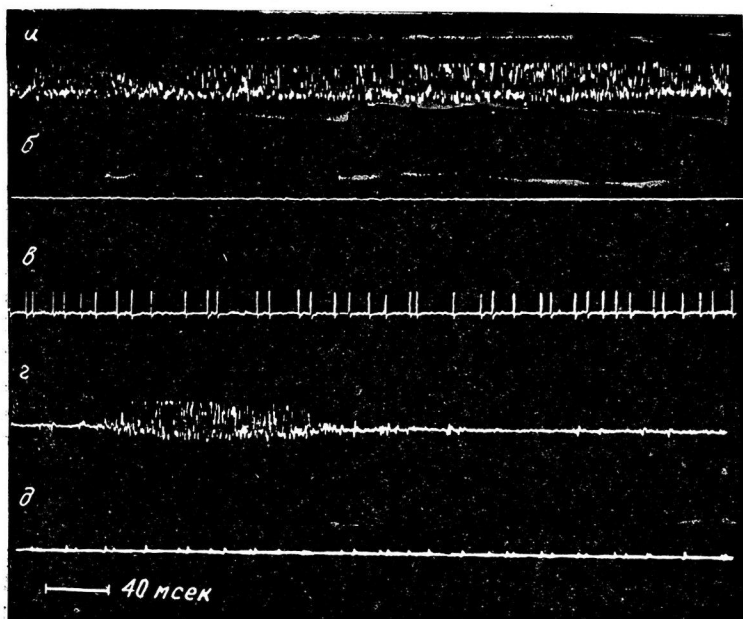


Рис. 2. Мышечные потенциалы действия в неденервированной конечности.

а — до перелома, б — сразу же после перелома, в — 3 мин. спустя, г — 10 мин. спустя, д — потенциалы действия во время контрактуры.

стояние нервных центров при том возрастании тонического напряжения прямой мышцы живота, которое наблюдается при раздражении органов брюшной полости (Быков, 1947).

Исследование проведено на белых мышах и частично на белых крысах (всего 150 животных). Под эфирным наркозом обнажались мышцы передней стенки живота. В верхней части *m. rectus abdominis* вырезалось небольшое окошечко для введения в брюшную полость ватного шарика, смоченного скипидаром, или кристаллика NaCl . В ряде случаев скипидар вводился при помощи шприца путем прокола брюшной стенки. В нижней части прямой мышцы укреплялся серфин, соединенный при помощи нитки с миографом.

При выполнении этого раздела работы нами было обнаружено, что прямое раздражение брыжейки (смазывание ее скипидаром или наложение на нее кристаллика NaCl) вызывает длительное тоническое сокращение мышц брюшного пресса, причем особенно ярко это выра-

¹ Эта серия исследований выполнена С. М. Верецагиным в Физиологическом институте АГУ.

жено на прямой мышце живота. Следует отметить, что этот эффект наблюдается лишь на ненаркотизированном животном или в условиях легкого наркоза. Такие же результаты были получены и на животных, которым за 2 дня до опыта в брюшную полость был введен скипидар: у некоторых мышей наблюдалась даже „скованность“, ригидность мышц брюшного пресса.

Каким же центрально-нервным механизмом обеспечивается контрактура мышц живота? Не встречаемся ли мы и здесь с примером создания в нервных центрах очагов стационарного возбуждения, которыми и поддерживается контрактура? Проведенные нами опыты дали положительный ответ на этот вопрос. Оказалось, что на фоне развития контрактуры слабые тетанические раздражения лапки электрическим током вызывают усиление тонического напряжения мышц, напротив, сильные раздражения — временное расслабление мышц (рис. 3). Длительные же сильные раздражения часто вызывают продолжительное угнетение контрактуры. Эти факты указывают, что в основе центрально-нервного механизма контрактуры, вызванной раздражением внутренних органов, лежат, повидимому, закономерности доминантного процесса. Под влиянием импульсов, идущих с внутренних органов, в нервных центрах образуются очаги стационарного возбуждения, которые, очевидно, и поддерживают длительное тоническое напряжение в мышцах.

Характерно, что при углублении наркоза контрактура мышц брюшного пресса исчезает — мышцы расслабляются. Можно полагать, что это расслабление обусловлено парабиотическим торможением нервных центров, возникающим под влиянием наркоза.

Если наше предположение о том, что нервные центры, поддерживающие рефлекторную контрактуру, действительно переживают начальную стадию парабиотического процесса — стадию, характеризующуюся повышенной возбудимостью, пониженной лабильностью и ритмической активностью, то мы должны получить снижение контрактуры при воздействии на нервные центры каких-либо агентов, способных понизить их возбудимость и повысить лабильность. Классическим агентом этого рода является анод постоянного тока (Виноградов, 1915; Васильев, 1937).

Через несколько часов после перелома бедренной кости, на высоте развития контрактуры мы начинали действовать постоянным током на спинальные центры поясничной области. Источником постоянного тока служила сухая батарея на 40 вольт, от которой с помощью потенциометра отводился ток определенной силы. В цепь ответвленного тока вводился миллиамперметр и коммутатор. Ток подводился к крысе при помощи двух свинцовых электродов, обернутых марлей. Один из электродов — анод, размером 0.8×2.0 см² прибинтовывался к поясничной области позвоночника, а второй, круглый по форме катод, диаметром в 5 см, накладывался на живот крысы. Места приложения электродов предварительно выстригались, промывались эфиром для обезжиривания и обильно смачивались физиологическим раствором.

Действие анода на спинальные центры поясничной области после перелома приводило к следующему. При замыкании тока подергивания, наблюдавшиеся обычно после перелома конечностей, продолжались при действии силы тока в пределах до 5—10 ма. При более высокой силе тока эти подергивания прекращались. При постепенном увеличении силы тока, начиная от 3—5 ма, можно было отметить некоторое снижение контрактуры. Значительное и довольно резкое снижение контрактуры в большинстве случаев происходило при силе тока в 10—20 ма. При этом, как правило, самопроизвольные сокращения отсутствовали. Иногда для снятия контрактуры достаточно было действия более слабого тока: 7—10 ма. В более редких случаях ток в 20 ма оказывался недостаточным. В этих случаях расслабление контрактуры

удавалось получить, лишь применяя более сильный ток — до 35 ма. Аналогичным образом может быть снята и контрактура мышц брюшного пресса.

При постепенном ослаблении поляризующего тока мышцы длительное время продолжали оставаться расслабленными. При включении сильных токов (40—50 ма) наблюдались резкие сокращения конечностей, сопровождавшиеся судорожными подергиваниями всего тела.

Если на спинальные центры поясничной области поместить не анод, а катод, то сразу же после включения поляризующего тока силою до 10 ма происходило увеличение контрактуры задних конечностей и учащение быстрых самопроизвольных подергиваний. Более сильные токи применять было трудно из-за появлявшихся общих судорожных движений животного.

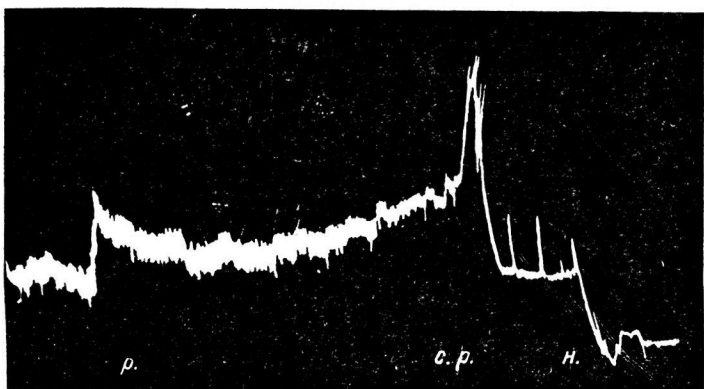


Рис. 3. Миограмма тонического сокращения прямой мышцы живота белой мыши.

Мелкие зубцы — дыхательные движения, *р.* — раздражение лапки слабым индукционным током, *с. р.* — раздражение сильным током, *н.* — наркоз. Скорость движения бумаги — 1 см в 10 сек.

Таким образом, анод постоянного тока снимает рефлекторную контрактуру, что говорит в пользу нашего представления о парабитическом процессе в центрально-нервном звене этого рефлекса.

ВЫВОДЫ

1. В процессе развития и поддержания контрактуры мышц конечностей, вызванной травматическим повреждением (перелом бедренной кости), а также в процессе развития и поддержания повышенного тонического напряжения мышц брюшного пресса при раздражении органов брюшной полости решающее значение принадлежит центральной нервной системе.

2. Периферический очаг раздражения создает условия для длительного и непрерывного раздражения спинальных центров афферентными импульсами. Была высказана гипотеза, что под влиянием этих импульсов в центрах возникает очаг стационарного возбуждения, соответствующий начальной стадии парабитического процесса — стадии повышенной возбудимости, несколько сниженной лабильности и ритмической активности. Этот очаг обнаруживает черты доминанты.

3. Возникший в центрах, связанных с областью контрактуры, очаг стационарного возбуждения воздействует на периферию путем импульс-

ных, а возможно также электротонических и периелектротонических влияний и обуславливает развитие и поддержание контрактуры.

4. Для развития контрактуры известное значение имеет и прямая травматизация самой мышечной ткани, повидимому, сопровождающаяся развитием в мышце слитного стационарного возбуждения.

5. Предположение о возникновении в центрах очага стационарного возбуждения подтверждается и тем, что контрактура может быть снята как воздействием на нервные центры факторов, снижающих возбудимость и повышающих лабильность (например анод постоянного тока) и тем самым, очевидно, устраняющих стационарное возбуждение в центрах, так и воздействием факторами, глубоко снижающими возбудимость и лабильность нервных центров (например наркоз), которые, очевидно, углубляют стационарное возбуждение в центрах до уровня тормозящей стадии парабоза.

ЛИТЕРАТУРА

Березина М. П., Уч. зап. ЛГУ, № 12, 50, 1944.

Быков К. М. Кора головного мозга и внутренние органы. Медгиз, 1947.

Васильев Л. Л., Тр. Лен. Гос. инст. по изуч. мозга им. В. М. Бехтерева, 7, 9, 1937.

Введенский Н. Е. Возбуждение, торможение и наркоз. 1901.

Виноградов М. И., Работы физиолог. лаборатории Петрогр. унив., 9—10, 145, 1914—1915.

Уфлянд Ю. М., Труды АСГМИ, 7, 277, 1950.

Ухтомский А. А. (1923), Собр. соч., 1, 232, 1950.

Франкштейн С. И. Рефлексы патологически измененных органов. Медгиз, 1951.

НОВЫЕ ДАННЫЕ О ФУНКЦИОНАЛЬНОЙ УСТОЙЧИВОСТИ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ И МЫШЦ

Д. Г. Квасов

Кафедра нормальной физиологии Ленинградского педиатрического
медицинского института

Поступило 141 1952

Объединяющая интегрирующая функция мозга в организме неразрывно связана со свойством проводимости нервных клеток и их отростков — аксонов и дендритов. Форма проводящегося возбуждения долгое время признавалась единственной формой возбуждения в нервной системе и только классические труды Н. Е. Введенского (1901) смогли с достаточной убедительностью показать, что проводящееся возбуждение есть производное от более общей и глубокой формы возбуждения — местного стационарного возбуждения. Этим самым была преодолена попытка некоторых физиологов схоластически отделить проведение от возбуждения, проводимость от возбудимости [Грюнгаген (Grünhagen), цит. по: Введенский, 1901]. Проведение существует только в форме проводящегося возбуждения и уже поэтому не может быть противопоставлено возбуждению вообще, как его частный вид. Но это не значит, что „изменения возбудимости и проводимости никогда не расходятся между собою в действительности“, как писал И. А. Аршавский (1932) и в менее ясной форме Н. В. Голиков (1950). Исчезновение проводящей формы возбуждения не всегда говорит об исчезновении состояния местного возбуждения, т. е. потеря нервной тканью проводимости не обязательно говорит о потере ею возбудимости, понимаемой как местная впечатлительность. Исчезновение способности к проведению может говорить о развитии торможения. Согласно гениальной концепции Н. Е. Введенского о торможении, торможение есть деятельное состояние ткани, временно утратившей свойство проводимости, потерявшей способность к распространению возбуждения. Когда ткань, находящаяся в тормозном состоянии, восстанавливает способность к проведению — восстанавливает проводимость, она переходит в состояние проводящегося возбуждения. Когда нервная (или мышечная) ткань, будучи возбужденной, теряет способность к проведению, она переходит в состояние торможения. Переход этот из одного функционального состояния в другое функциональное состояние, имеющее совершенно иной физиологический смысл для организма, совершается в нервной системе постоянно, но с разной легкостью.

Первичным для нервной системы является состояние возбуждения, способное распространяться. Поэтому следует говорить о разной легкости переходов возбудимых систем из состояния возбуждения в состояние торможения или, другими словами, о разных уровнях устойчивости функциональной структуры, проводящей возбужде-

ние. Когда уровень устойчивости не велик, возбудимая система является слабой, легко впадающей в состояние торможения; если же уровень (величина) устойчивости достаточно высок, тогда возбудимая система, будучи сильной, с трудом приходит в тормозное состояние. Как слишком низкий, так и очень высокий уровни устойчивости функциональных структур нервной системы обуславливают общую неуравновешенность процессов возбуждения и торможения в ней. Следовательно, не только чрезмерно низкую, но и слишком высокую устойчивость (резистентность) нервной ткани, как мы уже писали раньше (Квасов, 1947), оценивать вне зависимости от конкретных условий в целостном организме, как „биологически приспособительное преимущество“, нельзя. Низкую устойчивость можно признать физиологически целесообразной для концевых аппаратов (понимая под ними „нервную клетку или какое-либо периферическое образование“), так называемых тормозящих нервов. Повидимому, об этом упоминал Н. Е. Введенский (1902), когда заявлял, что его теоретическая точка зрения требует, чтобы тормозимый концевой аппарат таких нервов обладал „известной косностью в отношении периодов возбуждения“. Очень высокая устойчивость функциональной структуры необходима для нервных проводников. Таким образом, решение вопроса о соотношениях между проводимостью и возбудимостью зависит от знания факторов устойчивости.

Сама проблема устойчивости возбудимых систем, однако, включает в себя и другие задачи. С ней связано решение вопроса о преобразованиях различных ритмических уровней — уровней лабильности — друг в друга, в зависимости от внешних стимуляций. С ней связана проблема адаптации органов и тканей к раздражающим и повреждающим агентам и проблема автоматизма (Насонов, 1948). Характеристика доминанты — господствующей рефлекторной установки, содержит данные о „стойкости“ возбуждения (А. А. Ухтомский) в нервных очагах. Мы уже имели возможность говорить, что „длительность стадии повышенной возбудимости при химическом или физическом способе парабактеризации“ (1943) тесно связана с величиной функциональной устойчивости нерва. Изучение устойчивости помогает вскрытию особенностей онтогенетического созревания физиологических отправлений (Аршавский, 1947). Понятие устойчивости функциональной структуры примыкает к понятию „предела работоспособности“ — весьма важному понятию физиологии высшей нервной деятельности — и, значит, имеет отношение к определению типа рефлекторной деятельности коры больших полушарий. Различие устойчивости временных связей в коре пытались исследовать Н. А. Подкопаев и Э. А. Асратян (1934).

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ ЧАСТЬ

В настоящей работе, посвященной памяти великого физиолога Н. Е. Введенского, излагаются материалы о функциональной устойчивости скелетных мышц и рефлекторных центров спинного мозга амфибий.

Функциональная устойчивость измерялась с помощью тех методических приемов, которые были нами предложены раньше, т. е. в эксперименте устанавливалась наименьшая сила электрического тока, необходимая для получения блокады проведения при секундной (до 30 сек.) его длительности, или определялось при некоторой надпороговой силе тока наименьшее время, которое обеспечивало получение непроводимости, т. е. развитие угнетения функции. При работе со спинным мозгом дело сводилось к определению электро-наркотического порога. Кроме электрической энергии, в работе со скелетными мышцами для измерения устойчивости была широко применена механическая энергия в форме локального давления. В связи с исследованием устойчивости восстановленных (после травмы) рефлектор-

ных функций целостного организма оказалось целесообразным прибегнуть к использованию некоторых фармакологических средств (в работе В. Д. Дмитриева). Применение последних побудило нас ввести понятие избирательных (адекватных) альтераторов.

Экспериментальные материалы об устойчивости спинного мозга собирались Д. П. Матюшкиным, Н. В. Шиповой (1949) и И. Я. Дымшицем. На мышцах экспериментировали В. Д. Глебовский (1951), Я. Д. Финкинштейн (1950), отчасти Ю. И. Москалев (1950).

Скелетные мышцы

Между нервным волокном и поперечно-полосатым мышечным волокном имеется много общего в проведении импульсов возбуждения.

На скелетной мышце при локальной механической (Квасов, 1947) и химической альтерации (Ушаков, 1951) возможно получить все парабитические феномены Н. Е. Введенского в форме, свойственной нервному стволу. Предварительные наблюдения и ряд литературных фактов говорят, что устойчивость к альтерации у мышечных волокон

может быть самой различной и что здесь имеются общие черты с нервными волокнами. Изучение особенности функциональной резистентности структуры проводящегося возбуждения в мышцах должно поэтому представлять интерес и для понимания устойчивости нервных структур.

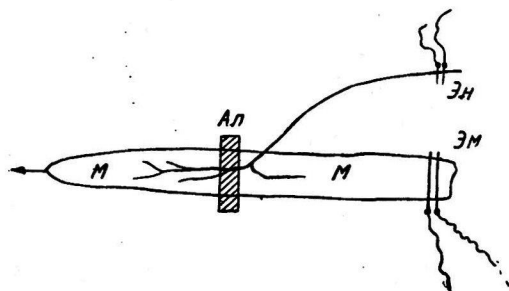


Рис. 1.

М — портняжная мышца; *Ал* — участок блокады, шириной 2 мм; *Эм* — раздражающие электроды на проксимальном, безнервном участке мышцы; *Эн* — раздражающие электроды на нерве.

ние производилось в средней части *m. sartorius* на участок, обычно шириной в 2 мм. Оказалось весьма удобным определять устойчивость, однако, не по величине давления, практически мгновенно блокирующего проведение, а по времени развития блокады проведения при неизменном давлении. В последнем случае применялось давление величиной 15–20 г на 1 мм² поверхности мышцы. Блок развивался, как правило, за время до 60 сек. Для наблюдения подбирались мышцы одинаковых размеров.

Показано, что определяемая методом механического давления устойчивость двигательных нервных волокон, заключенных в портняжной мышце, выше, хотя и немного, устойчивости поперечно-полосатых волокон мышцы. Если определять момент возникновения блокады в месте механической альтерации *Ал* (рис. 1) по раздражению с нерва (*Эн*) и по раздражению безнервного проксимального участка портняжной мышцы (*Эм*), то проведение в подавляющем большинстве случаев сохраняется при раздражении с нерва дольше, чем при раздражении проксимального безнервного участка мышцы, в среднем на 7 сек.

Раньше мы смогли убедиться, что устойчивость нервов испытывает весьма заметные изменения в зависимости от времени года. Опыты на портняжных мышцах показали, что устойчивость функции проведения мышц закономерно и очень отчетливо меняется в связи с сезоном. Изменения здесь настолько резки, что невольно вспоминаются слова Н. Е. Введенского (1901): „По выразительности своих реакций мышца всегда будет стоять впереди всех раздражительных образова-

Опыты ставились на портняжных мышцах *m. sartorius* травяных лягушек. Применялась (в опытах Я. Финкинштейна, 1950) методика локального механического блока. Устойчивость характеризовалась по наименьшей величине давления, способного вызвать обратимую блокаду проведения в мышцах. Давле-

ний". Выразительность мышечных реакций при альтерациях и парабитическом возбуждении в последние годы была продемонстрирована работами Насонова (1947).

Как следует из опытов, устойчивость (резистентность) мышц весьма велика зимой и низка летом. Принимая резистентность мышц зимних лягушек условно за 100, получаем для летних препаратов всего только 17. В шесть раз меньше! Резистентность мышц существенно не меняется при кураризации. Она, как можно думать на основании некоторых фактов (Москалев, 1950), повышается от малых доз вератрина.

Весьма отчетливы изменения устойчивости мышц под влиянием солей кальция и калия. Ионы калия (в растворе NaCl), действуя на изолированную мышцу короткое время (1—3 мин.), снижают резистентность мышц (рис. 2, А). То же самое наблюдается, если соли калия вводятся в лимфатический мешок за 40 мин. до изолирования мышц. Однако в последнем варианте наблюдается предварительный (правда, короткий) подъем резистентности при малых дозах хлористого калия.

Соли кальция сперва сильно повышают устойчивость мышц (в 2 раза!), а затем понижают ее. Такое же двухфазное действие кальция обнаруживается и при введении солей кальция в лимфатический мешок лягушек за 40 мин. до изоляции. В этом случае малые концентрации кальция повышают устойчивость, а большие концентрации понижают ее, хотя слабее, чем при действии на изолированную мышцу (рис. 2, Б). Более слабый и растянутый эффект хлористого кальция на мышцу при введении его в лимфатические мешки возможно объяснить частичной адсорбцией кальция белками крови и лимфы. Укажем, что интактным лягушкам растворы разной концентрации солей вводились в количестве 1 мл на каждые 10 г веса.

Отметим, что вывод об особой роли ионов кальция в парабитическом возбуждении, к которому пришли некоторые исследователи из школы Н. Е. Введенского прежде (Васильев, 1925), для мышцы не может быть принят, как следует из опытов. То же утверждалось и для нерва (Русинов, 1930). Крайне интересно, что по показателю устойчивости для мышцы не может быть подтверждено и ионное отношение Ж. Леба. Мышца меняет свою устойчивость при изменении абсолютных количеств ионов кальция и калия, если даже сохраняется постоянным отношение этих ионов.

В каком отношении находится изменение устойчивости мышц к изменению их аккомодационного коэффициента? На этот вопрос частично

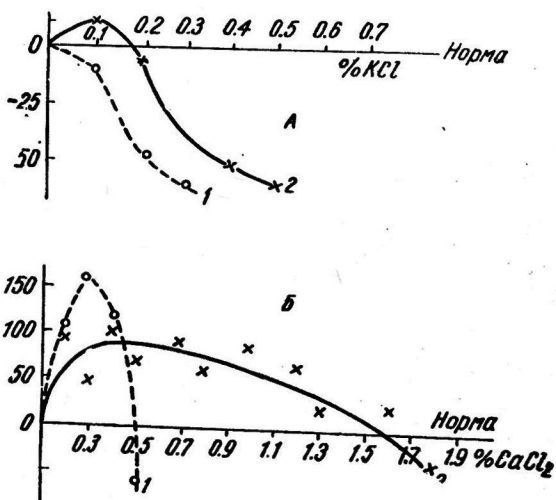


Рис. 2. Влияние KCl и CaCl₂ на функциональную устойчивость скелетной мышцы.

По оси ординат отложена величина устойчивости (в относительных единицах), по оси абсцисс — концентрация KCl (А) и CaCl₂ (Б). 1 — изолированная мышца, 2 — мышца в организме (KCl и CaCl₂ вводятся в лимфатический мешок).

отвечают опыты Глебовского (1951). Последний нашел у портняжных мышц очень низкую, но заметно варьирующую с сезоном, крутизну аккомодации — 3.9 (препараты зимних лягушек) и 6.1 (летние препараты). Различия аккомодационной способности, как видно, не столь значительны, как различия величины резистентности, но позволяют говорить о том, что аккомодация и резистентность находятся в обратных отношениях друг к другу. Однако обратная пропорциональная зависимость между ними не смогла быть подтверждена в опытах с обработкой мышц растворами солей калия и кальция. Было обнаружено, что в результате обработки мышц как солями калия, так и солями кальция крутизна аккомодации возрастает, т. е. меняется однозначно (рис. 3, А и 3, Б), в то время как об однозначном изменении резистентности

в этих условиях не могло быть и речи. Значит, оба указанных параметра в той методической форме, в какой они применялись здесь, не покрывают друг друга и, следовательно, имеют самостоятельное значение.

Спинной мозг

Для определения устойчивости рефлекторных аппаратов спинного мозга мы решили использовать электронаркоз. Явление электронаркоза, впервые открытое знаменитым физиком В. В. Петровым в начале прошлого века (1803), в последние

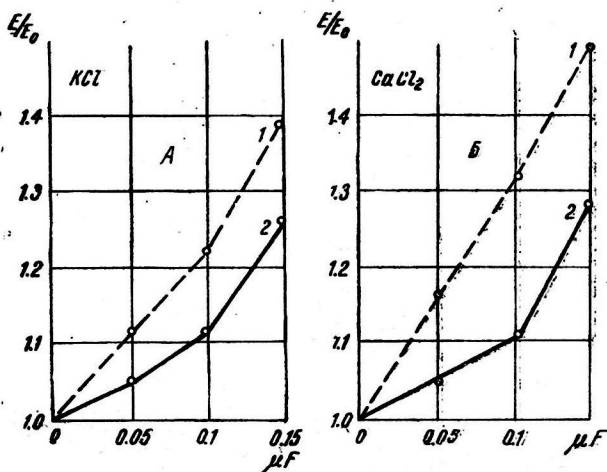


Рис. 3.

А: 1 — аккомодация мышц после введения 0.75 мл 0.3%-го раствора KCl, 2 — контроль; Б: 1 — аккомодация мышц после введения 1.5 мл 0.3%-го раствора CaCl₂ в лимфатический мешок, 2 — контроль.

десятилетия внимательно изучалось Л. А. Васильевым (1925) с сотрудниками (Лапицкий, 1948; Петров, 1941; Мовчан). Из этих работ видно, что пропускание постоянного тока силой 2—4 ма через спинной мозг (данные Лапицкого) быстро прекращает рефлекторную функцию у лягушек. Выключение тока сразу приводит рефлексы к восстановлению.

Мы допустили по аналогии с нервным стволом, что функциональная устойчивость рефлекторных дуг спинного мозга может быть характеризована по наименьшей величине постоянного тока, способной вызвать у животного электронаркозное состояние, т. е. по величине электронаркозного порога.

Многочисленные опыты (проведенные Н. В. Шиповой и И. Я. Дымшицем) позволили установить ряд новых и важных фактов, обогащающих наши знания об устойчивости рефлекторной функции спинного мозга. Конкретному изучению был подвергнут флексорный рефлекс задних лапок на слабое механическое раздражение. Удалось выяснить, что функциональная устойчивость спинномозговых рефлекторных аппаратов представляет собой весьма характерную и определенную величину. Величина устойчивости, так же как и для нервных проводников, колеблется в известных пределах, которые зависят от

ряда факторов внешней среды (климатические факторы), а также от внутренних причин (возраст и пол животного).

Средние величины функциональной устойчивости спинного мозга, полученные на основании почти 200 опытов, в которых применялась „наркотизация“ мозга нисходящим током (при положении катода на поясничных позвонках), выражались цифрой 5.1—6.0 ма. Отдельные препараты характеризовались весьма высокими уровнями устойчивости—до 20 ма, имелись животные с низкой устойчивостью. Такая рассеянность величин устойчивости объясняется различиями условий жизни лягушек (ср. Ветюков, 1949), вариациями породы и пола. Приводим график, иллюстрирующий изменения функциональной устойчивости рефлекторных дуг спинного мозга (рис. 4). В специальных наблюдениях (Матюшкин) было показано, что не существует строгой зависимости между устойчивостью функций мозга и его возбудимостью. Могут встречаться животные с высокой возбудимостью и низкой функциональной резистентностью, которым, так сказать, свойственна „раздражительная слабость“, и животные с обратным отношением параметров.

Эндокринные железы оказывают заметное влияние на функциональную резистентность спинного мозга. Это следует из факта половых различий. Устойчивость рефлекторных функций у самцов отчетливо выше, чем у самок. Конечно, наблюдаются индивидуальные исключения, но в среднем при измерении электронаркотических порогов нисходящим током для самок имеем величину устойчивости 5.1

ма, а для самцов—6.9 ма, разница—1.8 ма. Принимая за 100 величину устойчивости спинномозговых рефлексов у самцов, имеем для самок 75. В исследовании П. Г. Светлова (1947), выполненном на протоплазме низших животных, были получены обратные зависимости по полу. Мы раньше указывали на вероятную причину различия данных в связи с характеристикой резистентности нервов (1948).

Весьма демонстративны изменения функциональной устойчивости центров в различные сезоны года. Они несомненно связаны с мощными качественными и количественными сдвигами метаболизма и общих вегетативных функций организма, вызванными переменами внешней среды, т. е. имеют экологическое значение (Ковальский, 1941). Уровень устойчивости рефлекторных аппаратов спинного мозга поздней осенью и зимой значительно превосходит уровень устойчивости, свойственный им в весеннее и летнее время. Общеизвестно, что не только изучать, но даже демонстрировать рефлекторные явления у лягушек в весенне-летнее время не всегда простая и легкая задача из-за слабости, истощаемости, повышенной тормозимости животных. Совсем иное дело октябрь—декабрь месяцы. Эти хорошо всем знакомые различия надо объяснить, прежде всего, разными уровнями устойчивости мозга.

Очень важным фактором сезона является температура. Это следует из того, что выдерживание подопытных животных при низкой темпе-

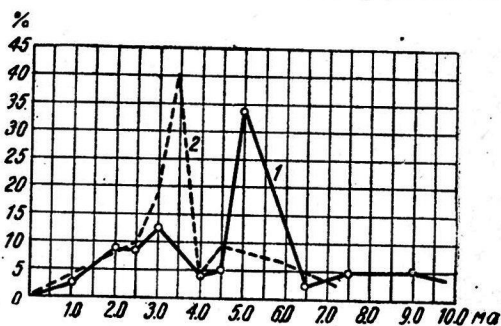


Рис. 4. Функциональная устойчивость рефлекторных центров спинного мозга, определяемая по методу электронаркотического порога.

По оси абсцисс — сила тока в ма, по оси ординат — относительное число препаратов. Общее число препаратов равно 100%. 1 — нисходящий ток, 2 — восходящий ток.

ратуре, близкой к нулю (но не выше $+6^{\circ}$) в продолжение нескольких дней, вызывает рост резистентности в $1\frac{1}{2}$ —2 раза. Принимая величину резистентности „теплых“ лягушек, длительно находившихся при комнатной температуре, за 100, для „холодовых“ лягушек получаем 190—200 (рис. 5). Понятно, что измерение электронаркотического порога мозга как у одних, так и у других животных происходило в условиях одной и той же температуры — температуры лаборатории. Это обстоятельство позволяет сделать заключение о том, что сдвиги устойчивости нервной ткани при длительном многодневном действии температуры на интактный организм непосредственно не связаны с альтерирующим действием температуры на нервную ткань, описанным Н. П. Резвяковым (1922). У Н. П. Резвякова низкая температура, краткосрочно действовавшая на изолированные нервы, вызывала непроводимость, тогда как в наших условиях устанавливается, что низкая температура перестраивает функциональную структуру ткани в сторону повышения ее устойчивости, выносливости, прочности.

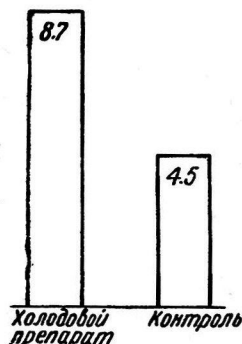


Рис. 5. Изменения устойчивости спинного мозга в результате длительного охлаждения.

Слева — холодовые препараты (8.7 ма)
справа — контроль (4.5 ма).

Пропускание через спинной мозг постоянного тока, т. е. самая процедура измерения электронаркотического порога является немалой нагрузкой для нервных клеток. Если производить повторное определение устойчивости через короткий интервал в несколько минут, то угнетение рефлексов, как правило, получается при меньших силах (и длительностях) тока. Следовательно, наблюдается понижение устойчивости мозга, обычно не очень большое. Но при работе с „холодовыми“ лягушками, которые предварительно выдерживались на холоду в течение нескольких дней, что для глубокой и совершенной акклиматизации, подобной акклиматизации в зимнее время, не является достаточным, оказалось, что резистентность падала в процессе определения весьма значительно. На этих препаратах резистентность рефлекторной функции снижалась по существу на всю ту прибавку, которую она получила при охлаждении. Если в обычном препарате после первой поляризации резистентность понижалась на 20%, например с 4.5 до 3.2 ма, то в холодовом препарате она уменьшалась в 2—3 раза (в среднем с 8.7 до 3.0 ма). Следовательно, снижение функциональной устойчивости не есть простой, прямолинейно развивающийся процесс.

Так как в зависимости от сезона меняется концентрация ионов кальция и других веществ в крови, то после установления факта сезонных сдвигов резистентности были изучены влияния на уровень резистентности солей CaCl_2 и KCl , которые вводились в лимфатические мешки в количестве от 6 до 18 мг на лягушку. Кальций в указанных количествах (на 30-й минуте после введения) вызвал рост устойчивости, особенно заметный при самых малых дозах и уменьшающийся при больших дозах. Фаза роста устойчивости была установлена с отчетливостью и для ионов калия, но здесь она была ниже, короче и только для наименьших количеств калия. При больших количествах устойчивость резко падала.

Было подвергнуто исследованию влияние на устойчивость спинного мозга удаления или отравления алкоголем симпатического пограничного ствола. Устойчивость рефлекторных центров после десимпатизации и связанного с экспериментом перерыва афферентных путей от

внутренних органов понижалась. Более подробно об этом сообщается в статье Дымшица и Шиповой.

Все указанные изменения устойчивости были обнаружены с помощью поляризации спинного мозга током нисходящего направления: катод на поясничных сегментах, анод на уровне среднего или продолговатого мозга. Но подобные же изменения могут быть установлены и при пропускании тока восходящего направления. Только, как правило, кривые сдвигаются по абсолютной величине влево, в сторону меньших сил (рис. 5). Говорить об анодной (или только катодной) поляризации нервных клеток при этом несколько затруднительно в связи с распространенностью виртуальных полюсов в мозгу.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На предыдущих страницах были охарактеризованы особенности параметра устойчивости мышечных волокон и простейших рефлекторных дуг. Исследование устойчивости восстановленных после повреждения функциональных структур мозга (произведенные по нашему предложению В. Д. Дмитриевым) мы не имеем возможности здесь осветить. Заметим только, что в них для решения вопроса о величине устойчивости был применен метод химического воздействия на нервные центры — метод пороговой наркотизации. Было показано, что в условиях „полной“ компенсации двигательных расстройств, вызванных повреждением спинного мозга, у птиц, рептилий, амфибий может устанавливаться на долгое время весьма низкая резистентность центральной нервной системы.

Таким образом, в настоящее время нами подвергнуты испытанию три метода длительного воздействия на возбудимые системы с целью испытания устойчивости функциональных структур: воздействие электрическим током (ср. Авербах, 1950 и Жуков, 1947), воздействие механической энергией, воздействие химическими агентами. Все они в достаточной степени оправдывают себя. С точки зрения концепции Н. Е. Введенского и А. А. Ухтомского, нервная и мышечная ткани на действие разнообразнейших физических и химических раздражителей реагируют при определенных условиях и величинах раздражения высоко однообразным симптомокомплексом парабютического возбуждения. Эта принципиальная позиция и позволяет подвергать совместному рассмотрению результаты определения устойчивости возбудимых структур, полученные при применении таких различных раздражителей, как электрический, механический и химический. Результаты, полученные разными методами на нервных проводниках, синаптических нервных структурах и скелетных мышцах, совпадают по многим пунктам. Для нервов, рефлекторных дуг и мышц установлен факт громадных различий резистентности в зависимости от изменения факторов внешней и внутренней среды. В этих условиях различия по порогу возбудимости и по лабильности оказываются частью незначительными или отсутствующими вовсе, частью противоположными по своей физиологической значимости. В дальнейшем предстоит задача, не прекращая изучения механизмов устойчивости на лабораторных препаратах со значительно упрощенными функциями, распространить исследование на функциональные структуры целостного организма и, в особенности, распространить его на клиническую патологию, что уже начал С. Е. Рудашевским (1951), хотя и в методической обстановке, несколько затрудняющей анализ при всей своей внешней простоте. Специальное значение должно иметь изучение устойчивости клинически важных интероцептивных рефлексов, вообще говоря, значительно более высокой, чем устойчивость рефлек-

ксов с внешних рецепторов, и, конечно, изучение устойчивости огромного мира кортикальных временных связей. В этой области интереснейшие наблюдения оставила М. К. Петрова, которая, как указывает А. Г. Иванов-Смоленский (1950), смогла обнаружить у животных, подвергшихся оперативным воздействиям, после хорошей компенсации дефекта „своеобразную нервную неустойчивость (разрядка моя, — Д. К.) и повышенную ранимость“ к воздействиям.

ЛИТЕРАТУРА

- Авербах М. С., Уч. Зап. ЛГУ, сер. биол. наук, 123, 102, 1950.
 Аршавский И. А., Уч. Зап. Казанского Гос. ун-в., 92, в. 1—2, 89, 1932;
 Труды VII съезда физиолог., биохим. и фармаколог., 285, 1947.
 Асратян Э. А., Научный бюллетень ВИЭМ, 1934.
 Васильев Л. А., сб. „Новое в рефлексологии и физиологии нервной системы“, 1, 1, 1925.
 Васильев Л. А., Д. А. Лапицкий и Ф. П. Петров, сб. „Электрический наркоз“, 65, 1936.
 Введенский Н. Е. Возбуждение, торможение и наркоз. 1901; О природе и происхождении нервного наркоза. 1902; Собр. соч., 4, 145, 1934.
 Ветюков И. А., Уч. Зап. ЛГУ, сер. биол. наук, 16 (99), 252, 1949.
 Глебовский В. Д., Бюлл. экспер. биол. и мед., 9, 186, 1951.
 Голяков Н. В. Физиологическая лабильность и ее изменения. Изд. ЛГУ, 1950.
 Дмитриев В. Д. Значение больших полушарий в компенсаторных процессах. Авторефер. дисс., 1951.
 Жуков Е. К., С. М. Вережагин, Л. И. Леушина, Докл. Акад. Наук СССР, 58, 5, 1947.
 Иванов-Смоленский А. Г. Пути развития идей И. П. Павлова в обл. патологии физиологии высшей нервной деятельности. 1950.
 Квасов Д. Г., Тезисы доклада на конференции памяти А. А. Ухтомского, Саратов, 1943; Труды VII съезда физиолог., биохим. и фармаколог., 50, 1947; Физиол. журн. СССР, 34, 471, 1948; Бюлл. экспер. биол. и мед., 23, 267, 1947; 27, 183, 1949.
 Ковальский В. В., Усп. соврем. биол., 14, в. 3, 380, 1941.
 Москалев Ю. И., Бюлл. экспер. биол. и мед., 7, 25, 1950.
 Лапицкий Д. А. Опыт функционального анализа патологических процессов. Изв. ВММА, 1948.
 Насонов Д. Н., Труды VII съезда физиолог., биохим. и фармаколог., 75, 1947; Изв. АН СССР, сер. биол., 4, 381, 1948.
 Петров Ф. П., сб. „Пробл. восстановления и пластичности функций“, 131, 1941.
 Резвяков Н. П., Русск. физиол. журн., 3, в. 1—5, 25, 1922.
 Рудашевский С. Е., Научн. бюлл. ЛГУ, 29, 19, 1951.
 Русинов В. С., Сб. работ Физиол. лаборат. ЛГУ в честь 25-летия научн. деят. А. А. Ухтомского, 13, 1930.
 Светлов П. Г., 1947, цит. по: Квасов, Д. Г., 1948.
 Ухтомский А. А., Собр. соч., статьи о доминанте, 7, 1950.
 Ушаков Б. П., Научн. бюлл. ЛГУ, 29, 34, 1951.
 Фякинштейн Я. Д., Бюлл. экспер. биол. и мед., 7, 28, 1950.
 Шипова Н. В., X конфер. молодых ученых I АМИ, Тезисы докл., Л., 1949.

О ФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ МЕХАНИЗМАХ ТЕТАНИЗИРОВАННОГО ОДИНОЧНОГО СОКРАЩЕНИЯ

А. В. Латманизова

Кафедра физиологии и анатомии Ленинградского педагогического института
им. М. Н. Покровского

Поступило 11 I 1952

Проблема взаимодействия „местного“ очага активности с приходящими извне волнами возбуждения, поднятая в 1886 г. Н. Е. Введенским при исследовании феномена тетанизированного одиночного сокращения, должна быть отнесена к числу основных проблем физиологии.

Изучая закономерности формирования мышечного тетануса, Введенский обнаружил, что в случае подпорогового ритмического раздражения средней части нерва, одиночный максимальный индукционный удар, нанесенный в верхней части нерва, вызывает тетаническое сокращение мышцы. Это явление, названное Введенским „тетанизированным одиночным сокращением“, объяснялось им как результат временного электротонического повышения возбудимости нерва в области подпороговой тетанизации приходящей сюда надпороговой волной возбуждения, как результат видоизменения и усиления подпорогового состояния возбуждения вследствие суммирования этого подпорогового возбуждения с надпороговой волной возбуждения.

По своей физиологической природе феномен тетанизированного одиночного сокращения представляет своеобразную модель отношений, существующих в центральных отделах нервной системы, где, в силу специфических структурных и функциональных особенностей, процессы суммирования и проторения возбуждения играют основную рабочую роль.

А. А. Ухтомский (1927) в своей книге „Парабиоз и доминанта“ оценивает опыт Введенского как прообраз доминантных установок центральной нервной системы: „С одной стороны, местные возбуждения получили возможность проявиться лишь под влиянием экзальтирующей их дальней волны, с другой — дальняя волна заимствовала от местных возбуждений их тетанический характер. Это и есть в наиболее простом своем выражении тот механизм, который лежит в основе образования доминанты“.

Еще определеннее высказывается другой крупный отечественный физиолог А. Ф. Самойлов (1930), утверждающий, что активирование подпороговых раздражений сильным одиночным раздражением, протекающее по законам тетанизированного одиночного сокращения Введенского, лежит в основе принципа временных связей — этого универсального принципа деятельности ведущих разделов центральной нервной системы, вскрытого классическими работами И. П. Павлова.

Становится понятным, почему после почти 40-летнего перерыва, протекшего со времени первых исследований самого Введенского и его ближайших сотрудников (Корганов и Тур; Полилов, 1895), феномен тетанизованного одиночного сокращения начинает снова привлекать к себе внимание исследователей именно в годы опубликования Павловым трудов по высшей нервной деятельности.

Разработка феномена тетанизованного одиночного сокращения была начата в 1930 г., с одной стороны, Самойловым, а с другой — Васильевым, Деловым и Могендовичем (1930, 1932). В течение следующих 10 лет в исследование этой проблемы включился ряд физиологов, работы которых помогли осветить разные стороны изучаемого явления (Киселев, 1933; Аршавский, 1934; Рябиновская, 1935; Удельнов, 1937—1938; Юньев, 1935; в самое недавнее время Оганисян, 1948; Моносова, 1951).

Анализ сократительной стороны реакции мышцы, электрографический анализ поведения как мышцы, так и нерва при воспроизведении нервно-мышечным препаратом феномена тетанизованного одиночного сокращения, изучение условий, благоприятствующих проявлению этого феномена, проведенные указанными выше авторами в разнообразных методических условиях, дали материал для некоторых важных выводов. Так, несмотря на поднятую Самойловым дискуссию, в настоящее время может считаться твердо решенным вопрос о локализации феномена тетанизованного одиночного сокращения. Столь же определенно решен вопрос и об истинной ритмической, тетанической природе этого феномена. Получены сведения о факторах, способствующих проявлению тетанизованного одиночного сокращения, выяснены некоторые стороны функциональных сдвигов по ходу воспроизведения тетанизованного одиночного сокращения. Уточнены некоторые зависимости между особенностями тетанизованного одиночного сокращения и внешними условиями раздражения. Все это проливает свет на физиологические механизмы изучаемого явления.

В свете литературных данных тетанизованное одиночное сокращение мышцы должно быть понято как следствие возникновения в области подпороговой тетанизации нерва, под влиянием приходящей сюда надпороговой волны возбуждения, ритмического ряда импульсов. Волна возбуждения через механизм следовых сдвигов возбудимости изменяет функциональное состояние нерва в области подпорогового раздражения, переводя это последнее из подпорогового в надпороговое.

Таково решение основного вопроса, на котором сходятся почти все авторы экспериментальных исследований. Тем не менее, ряд существенных сторон проблемы остается до последнего времени неразработанным до конца. Так, например, признание важной, может быть и определяющей роли повышения возбудимости в области подпороговой тетанизации нерва, при наличии противоречивых сведений о динамике других функциональных показателей, еще не решает вопроса о физиологической природе феномена тетанизованного одиночного сокращения. Необходимо особенно подчеркнуть, что и истинная феноменология тетанизованного одиночного сокращения остается до настоящего времени еще невыясненной. Способы учета тетанизованного одиночного сокращения по механической или электрической реакции мышцы и по электрической реакции общего нервного ствола не могут дать определенного ответа на вопрос о точных характеристиках этого явления, так как неоднозначные показания отдельных нервных волокон, составляющих общий нервный ствол, могут весьма осложнить анализ феномена. Этот же статистический фактор является помехой и в деле выяснения точных зависимостей, существующих между внешними условиями, ведущими к проявлению

феномена тетанизированного одиночного сокращения, и конкретными особенностями этого феномена. В то же время именно эти последние данные несут в себе необходимые сведения об интимных механизмах физиологического суммирования и потому нуждаются в особо тщательном исследовании.

В литературе вопроса, в работе Делова, Филистович и Шевелевой (1937) имеется указание о том, что явление тетанизированного одиночного сокращения наблюдается при подпороговой тетанизации и одиночного нервного волокна (миографические наблюдения на нервно-мышечном препарате с изолированным одиночным нервным волокном). Однако авторы не останавливаются подробнее на характеристике этого явления.

Отсюда, в связи с высоким принципиальным интересом вопроса, мы и поставили перед собой задачу изучения феномена тетанизированного одиночного сокращения Введенского в опытах на одиночных нервных волокнах.

МЕТОДИКА

В качестве подопытного объекта мы использовали разработанный нами ранее фалангеальный нервный препарат лягушки, позволяющий путем раздражения одного из образующих нервный ствол спинномозговых корешков иметь дело с показаниями одиночных нервных волокон (Латманисова, 1949). Опыт Введенского воспроизводился на этом препарате следующим образом. На соответствующем корешке препарата располагались две пары раздражающих электродов с одинаковым межполюсным расстоянием в 1.5 мм. Расстояние между обеими парами электродов равнялось 5 мм. Заземленные электроды были обращены друг к другу. Подпороговое ритмическое раздражение наносилось с помощью синусоидального тока переменной частоты и интенсивности. В различные отрезки времени от начала подпороговой тетанизации на нервное волокно наносился одиночный индукционный максимальный удар нисходящего направления. Индукционный удар наносился через отдельную пару электродов, расположенную в одних опытах выше, в других — ниже тетанизирующих электродов. Изменения в местоположении раздражающих электродов должны были помочь нам выяснить пространственные отношения, существующие между очагами подпорогового и надпорогового возбуждения.

В одной серии опытов индукционный удар подавался через общую пару электродов с подпороговой тетанизацией. Эти последние опыты позволили поставить вопрос о зависимости эффектов тетанизированного одиночного сокращения от интенсивности надпорогового раздражения.

Реакция нервного волокна на суммарное действие подпороговой тетанизации и одиночного индукционного удара учитывалась нами при помощи катодного осциллографа, снабженного высокочувствительным усилителем (отведение от конечной ветви фалангеального препарата).

При постановке опытов мы исходили из основного положения, решенного, как мы указывали, работами наших предшественников, о локализации феномена тетанизированного одиночного сокращения в области подпорогового раздражения нерва. Это положение в связи с требованиями, предъявляемыми к чистоте опытов, и побуждало нас ограничить свои исследования лишь нервным волокном, оставляя вне внимания мышцу, которая в опыте Введенского является лишь индикатором событий, имеющих место в нерве.

При помощи описанной выше методики нами было исследовано около 60 фалангеальных препаратов. Результаты работы приводятся ниже.

РЕЗУЛЬТАТЫ ОПЫТОВ

1) Одиночное нервное волокно при раздражении его максимальным по силе индукционным ударом, наносимым на фоне имеющей место подпороговой тетанизации волокна, часто отвечает ритмической реакцией. Этот ритмический ответ — тетанизированный одиночный ответ (т. о. о.) нервного волокна представляет собой ряд полнокровных высоковольтных потенциалов действия — пиков, следующих за тем потенциалом действия, который возникает в ответ на одиночный максимальный индукционный удар (рис. 1—3).

Амплитуда, длительность протекания во времени и общая конфигурация потенциалов действия, образующих т. о. о. нервного волокна, ничем не отличаются от соответствующих характеристик потенциалов действия в надпороговой активности этого волокна, в частности от ответа его на индукционный удар.

Частота и общее число потенциалов действия в т. о. о. оказываются в высокой степени зависящими от условий внешнего раздражения волокна, с одной стороны, и текущего функционального состояния волокна, с другой (рис. 1—3).

Наиболее высокий и в то же время чаще всего наблюдаемый ритм т. о. о. нервных волокон соответствует приблизительно 75—100 пер./сек. Специальные промеры показывают, что этот характерный для т. о. о. ритм потенциалов действия обычно всегда близок к текущим значениям оптимального ритма возбуждения исследуемого нервного волокна. При частотах подпорогового раздражения ниже 75—100 пер./сек. вышший ритм т. о. о. синхронен с частотой раздражения.

Интервал времени, отделяющий т. о. о. от вызвавшей его одиночной волны возбуждения, может изменяться в зависимости от ряда условий, но обычно также соответствует интервалу времени, формирующему оптимальный ритм возбуждения данного волокна (может быть больше, но не меньше этого интервала).

Длительность т. о. о. нервных волокон, другими словами — общее число потенциалов действия в т. о. о., оказывается величиной весьма изменчивой в зависимости от всей совокупности условий эксперимента (см. ниже). Для нормального, высоколабильного двигательного нервного волокна лягушки т. о. о. обычно ограничивается коротким тетаническим рядом импульсов, состоящим всего из нескольких (5—6) потенциалов действия.

Ритм потенциалов не остается постоянным в течение т. о. о. нервного волокна. В опытах, где т. о. о. оказывается затянутым во времени, удастся отчетливо проследить постепенное уменьшение ритма — увеличение интервалов времени между отдельными потенциалами действия, вплоть до полного прекращения т. о. о., несмотря на длящееся и неизменяющееся как по силе, так и по частоте подпороговое раздражение нервного волокна. В этих ритмических перестройках можно проследить эволюцию во времени следовых влияний волны возбуждения, вызванной одиночным максимальным раздражением, на функциональные свойства очага подпороговой тетанизации.

Сопоставляя т. о. о. одиночных нервных волокон с электрограммами т. о. о. общего нервного ствола, полученными в работах Васильева, Делова и Могендовича, Киселева и Аршавского, мы можем убедиться в существовании серьезных различий во внешней картине этих показаний. По данным указанных авторов, т. о. о. нервного ствола представляет собой относительно длительный во времени, ритмический ряд потенциалов действия, частота которых обычно точно соответствует частоте подпороговой тетанизации нерва, а амплитуда всегда значительно ниже амплитуды потенциала действия, вызванного одиночным максимальным ударом. Мы полагаем, что здесь речь идет не о принципиальных различиях в содержании т. о. о., а лишь о вмешательстве в дело статистического фактора, осложняющего наблюдение истинных событий. На основании наших наблюдений над механизмами складывания потенциалов действия в общем нервном стволе (Латманисова, 1949) мы вправе объяснить субмаксимальную амплитуду потенциалов в т. о. о. общего нервного ствола тем фактом, что в опытах на общем нервном стволе тетанизированный ответ дают отнюдь не все нервные волокна из входящих в состав этого ствола. Вследствие шунтирующего

действия неактивных волокон суммарная амплитуда потенциалов действия волокон, участвующих в т. о. о., будет, разумеется, значительно уменьшенной рядом с амплитудой электрического ответа всего нервного ствола на максимальный по силе индукционный удар. Статистическим же фактором — суммированием во внешней цепи электрических эффектов различных по ритмике и длительности т. о. о. отдельных нервных волокон — мы объясняем и остальные отличия в электрической картине т. о. о. общего нервного ствола по сравнению с т. о. о. одиночных нервных волокон.

В некоторых случаях т. о. о. нервных волокон возникает после нанесения максимального индукционного удара с относительно большой задержкой во времени, значительно превосходящей оптимальный интервал возбуждения нервного волокна. Длительность этой начальной задержки, равно как и самый факт проявления ее, обнаруживает резкие индивидуальные колебания. В феномене начальной задержки т. о. о., в его индивидуальных для различных нервных волокон особенностях также можно видеть одну из причин обычно значительно большей длительности т. о. о. общего нервного ствола. Естественно, что неодновременное вступление в реакцию отдельных волокон должно затягивать суммарный ответ нервного ствола.

Осциллографические исследования нередко позволяют обнаружить периодические колебания т. о. о. (рис. 1). При подаче на нервное волокно одиночного максимального удара одновременно с подпороговой тетанизацией, строго неизменной по интенсивности и частоте, через равные промежутки времени, достаточные для сглаживания вызванных изменений (длительность проб около 0.1 сек., интервалы между пробами — 10 сек.), мы могли иногда наблюдать периодические изменения т. о. о. Эти сдвиги в проявлениях т. о. о. при неизменных условиях внешнего раздражения можно объяснить лишь периодическими же колебаниями функционального состояния нервного волокна, отражающими, повидимому, периодический характер обменных процессов в нерве. По этому поводу можно напомнить, что низкочастотная периодика, отчетливо выявляющаяся в показаниях отдельных возбудимых единиц, относится к числу характернейших признаков припороговой активности (Гуляев, 1943; Латманизова, 1945). Опыт с т. о. о. служит лишь к обнаружению этой, повидимому, общей для всех возбудимых образований особенности. Возможно, что и отмеченный выше феномен начальной задержки т. о. о. должен быть объяснен, по крайней мере для некоторых опытов, именно этими низкочастотными сдвигами в функциональных свойствах нервных волокон.

2) Т. о. о. нервных волокон обнаруживает ясно выраженную зависимость от условий внешнего раздражения.

Наиболее отчетливо выступает зависимость т. о. о. нервных волокон от интенсивности подпороговой тетанизации. Этот факт, обнаруженный впервые самим Введенским и позже подтвержденный рядом авторов (Васильев и Могенович, Самойлов) в опытах на сложном нервном стволе, весьма ясно выражается и в показаниях одиночных нервных волокон. Чем ближе к порогу интенсивность подпороговой тетанизации, тем, при прочих равных условиях, дольше во времени ответ нервных волокон и выше ритм образующих его потенциалов действия (рис. 2). Для каждого волокна существует известный критический уровень силы подпороговой тетанизации, ниже которого феномен т. о. о. не наблюдается (порог т. о. о.).

Более сложные отношения наблюдаются между особенностями т. о. о. и частотой подпорогового раздражения. Изменяя частоту подпорогового раздражения в пределах от 50 до 1000 пер./сек., мы обнаружили,

что частота т. о. о. одиночных нервных волокон изменяется в относительно более узких пределах и, как мы уже указывали, обычно не превосходит значений оптимального ритма возбуждения данного волокна (рис. 3).

Однако, несмотря на отсутствие простых линейных отношений, частота подпорогового раздражения оказывает несомненное влияние на формирование т. о. о. нервного волокна. Существует область частот, при которых т. о. о. получается особенно легко и при которых

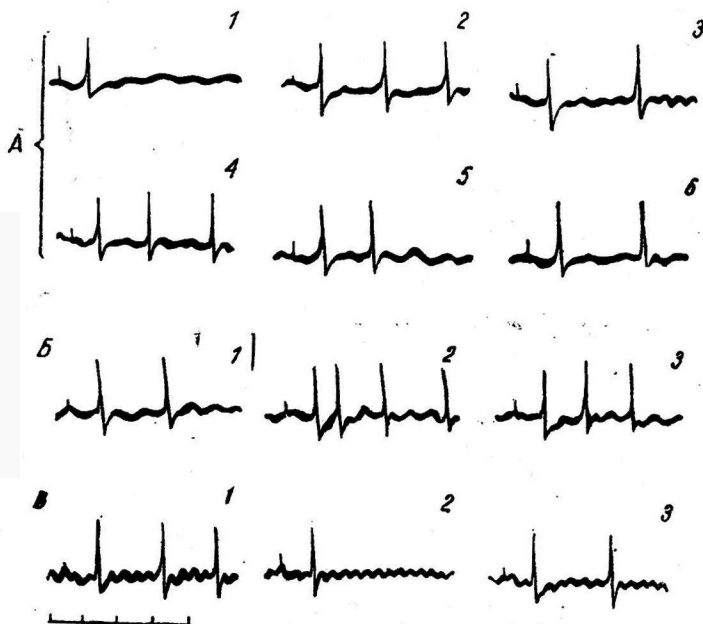


Рис. 1. Тетанизированные одиночные ответы одиночного нервного волокна. Интенсивность подпорогового раздражения и одиночного индукционного удара сохраняется неизменной в отдельных пробах для каждой частоты подпорогового раздражения.

А — частота подпороговой тетанизации 100 пер./сек.; Б — то же 150 пер./сек.; В — то же 300 пер./сек. На каждом кадре всех рисунков первый подъем нулевой линии является артефактом раздражения нерва индукционным ударом. Возникающий за ним высоковольный потенциал действия выражает электрический ответ нервного волокна на индукционный удар, а последующие высоковольные потенциалы представляют тетанизированный ответ. На А, 1 и В, 2 представлены случаи отсутствия тетанизированного ответа. Волнистость нулевой линии — артефакт, связанный с влиянием на цепь отведения со стороны подпорогового тетанизирующего тока. Отметка времени на всех рисунках 10 мсек.

ритм т. о. о. особенно высок. Этот диапазон частот обычно соответствует 100—300 пер./сек. Согласно нашим специальным изысканиям, нижняя граница этих частот близка к значениям оптимального ритма возбуждения, верхняя приближается к величинам максимального ритма возбуждения нерва. При иных частотах подпороговой тетанизации, как меньших, так и особенно больших, феномен т. о. о. получается с большим трудом и при относительно более высоких интенсивностях подпороговой тетанизации. Снижение функциональной подвижности нервных волокон переводит частотный оптимум т. о. о. в область более низких частот подпорогового раздражения.

Иногда нервное волокно, не дающее в обычных условиях опыта т. о. о., показывает выразительные т. о. о. после предварительной обработки его подпороговой тетанизацией. Здесь можно ставить вопрос об изменении функциональных свойств нерва в порядке суммирования подпороговых сдвигов, а отсюда и формирования условий, необходимых для проявления т. о. о. Рядом с этим нам случалось наблюдать и обратные картины — отрицательное влияние на выразительность т. о. о. слишком длительной или слишком частой по ритму подпороговой тетанизации.

Расположение электродов, служащих для одиночного максимального раздражения нерва, относительно тетанизирующих нерв электродов не оказывает существенного влияния на эффекты т. о. о. В этом вопросе наши данные вполне солидаризируются с наблюдениями Васильева,

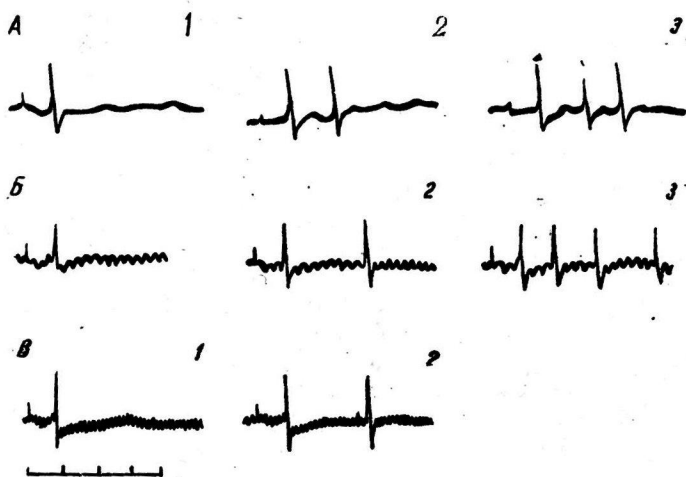


Рис. 2. Влияние интенсивности подпороговой тетанизации на одиночный тетанизованный ответ одиночного нервного волокна.

А — частота подпороговой тетанизации 100 пер./сек. (1—21 мв, 2—23 мв, 3—25 мв); Б — 400 пер./сек. (1—30 мв, 2—31 мв, 3—32 мв); В — 800 пер./сек. (1—42 мв, 2—43 мв).

Делова и Могендовича, Удельнова и других, проведенными на общем нервном стволе. Исследования Удельнова проливают свет на причины этого положения вещей, увязывая т. о. о. с электротоническими изменениями функциональных свойств нерва.

Одна серия наблюдений была проведена нами таким образом, что одиночное максимальное раздражение наносилось через те же электроды, что и подпороговая тетанизация. Здесь речь должна идти о взаимодействии местного подпорогового возбуждения уже не с приходящим извне волновым импульсом, а с местным же надпороговым приступом возбуждения. Внешние результаты этой серии опытов оказались подобными результатам первых серий. Максимальное одиночное раздражение, как и приходящая волна, оплодотворяет подпороговое возбуждение, поднимая его до уровня надпороговой ритмической волновой активности.

3) Отнюдь не все нервные волокна воспроизводят т. о. о. в одинаково отчетливой форме. Нередки случаи, когда вполне жизнеспособное нервное волокно в течение всего опыта ни разу не дает возможности наблюдать т. о. о., тогда как другие нервные волокна

с большим постоянством воспроизводят этот феномен при повторных пробах.

Этот факт отмечался почти всеми исследователями феномена тетанизованного одиночного сокращения, начиная с самого Введенского. Изучение условий, благоприятствующих стимуляции феномена тетанизованного одиночного сокращения, привело многих авторов к вы-

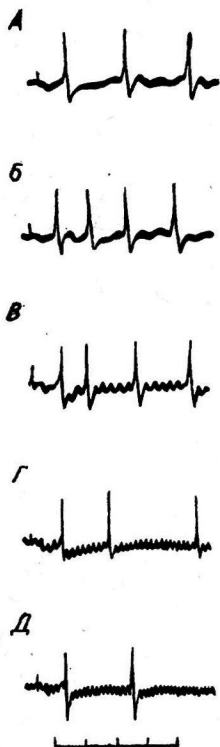


Рис. 3. Влияние частоты подпороговой тетанизации на ритм тетанизованного ответа одиночного нервного волокна.

А — 150 пер./сек.;
Б — 200 пер./сек.;
В — 400 пер./сек.;
Г — 600 пер./сек.;
Д — 800 пер./сек.

воду о решающей роли повышения возбудимости нерва в области подпорогового раздражения в развитии эффектов тетанизованного одиночного сокращения. Если допустить, что низкое абсолютное значение порога возбудимости является одновременно показателем и высокой динамичности этого порога под влиянием внешних факторов, то такой вывод представится вполне закономерным. Однако, учитывая всю важную роль уровня возбудимости для проявлений тетанизованного одиночного сокращения, мы должны указать, что нам пришлось наблюдать выразительные отличия в эффектах т. о. о. при одинаковых порогах возбудимости как для индукционного раздражения, так и для синусоидального тетанизирующего тока пробной частоты. Эти данные побуждают нас заключить, что физиологические механизмы т. о. о. не могут быть исчерпаны одними лишь показателями возбудимости нерва.

Представляется несомненным, что физиологические механизмы т. о. о. должны увязываться с динамикой функциональной подвижности нерва. Указание Введенского на благоприятные эффекты утомления, подтвержденное рядом последующих авторов, заставляет ожидать, что затягивание во времени интервала возбуждения нерва является фактором, способствующим развитию т. о. о. Прямые выводы о решающей роли снижения функциональной подвижности мы находим в работах Аршавского, Оганисяна и др.

Статистическая обработка имеющегося в нашем распоряжении материала позволяет нам, в свою очередь, высказаться по данному поводу. Измеряя величины максимальных и оптимальных ритмов возбуждения у одиночных нервных волокон (где эти промеры могут быть проведены весьма точно), мы убедились в существовании определенных зависимостей между способностью волокон к т. о. о. и текущими значениями функциональной подвижности

этих волокон. Т. о. о. наблюдается выразительнее и постояннее у волокон с низким оптимальным ритмом возбуждения. Чем ниже значение оптимального ритма возбуждения, по сравнению со значением максимального ритма возбуждения волокна, т. е. чем шире, в нашем понимании, область усвоения ритма волокна, тем ярче выражена тенденция нервного волокна давать в соответствующих условиях раздражения феномен т. о. о. Факторы, ведущие к расширению области усвоения ритма за счет снижения оптимального ритма возбуждения, ведут к экзальтации феномена т. о. о.

Весьма отчетливо выступает зависимость между способностью нервного волокна к т. о. о. и величиной аккомодации нерва. Как известно,

в современной физиологической литературе под аккомодацией понимается скорость изменения во времени порога возбудимости ткани под влиянием падающего на ткань раздражения. Очень обширный уже литературный материал не оставляет сомнений в том, что снижение аккомодации (удлинение параметра аккомодации λ) идет рука об руку с выявлением тенденции ткани к ритмической повторной активности по самым разнообразным внешним поводам (см., например, Жуков, 1940; Латманисова, 1948).

Измерения аккомодации нерва в области подпороговой тетанизации указывают на существование тесной зависимости между снижением аккомодации и проявлением способности нерва к т. о. о. (Моносова, 1951). Данные Удельнова (1938) о положительном влиянии на феномен тетанизованного одиночного сокращения анодической поляризации области подпороговой тетанизации нерва и об отрицательном влиянии катодической поляризации могут быть поняты так же, как следствие изменения аккомодации нерва под полярным влиянием электрического тока (Жуков, 1940).

Об участии аппарата аккомодации в физиологических механизмах т. о. о. говорят и наши наблюдения. Уже тот факт, что феномен т. о. о. проявляется чаще и постоянное в чувствительных волокнах фалангеального препарата, свидетельствует о роли аккомодации в развитии феномена т. о. о., так как хорошо известно, что эти нервные волокна характеризуются меньшей аккомодацией по сравнению с двигательными нервными волокнами.

В одной из своих работ мы специально выясняли вопрос о зависимостях между значениями аккомодации нервных волокон и способностью этих волокон к множественным ритмическим ответам на медленно нарастающие стимулы. Оказалось, что низкое исходное значение аккомодации является одним из определяющих условий для возникновения множественных ответов. Вместе с тем весьма отчетливо выступил параллелизм в выразительности явлений т. о. о. и множественных ответов нервных волокон. Таким образом наметилась прямая связь между состоянием аккомодации и способностью нерва к т. о. о. Непосредственные промеры параметра аккомодации λ в области подпороговой тетанизации одиночных нервных волокон, при помощи метода определения частотных пороговых кривых, подтвердили существование указанных выше отношений (см. таблицу).

Соотношения между способностью к т. о. о. и функциональными характеристиками одиночных нервных волокон

Т. о. о.	Множественные ответы	Параметр аккомодации	Оптимальный ритм возбуждения	Максимальный ритм возбуждения	Область усвоения ритма
					максимальный ритм оптимальный ритм
+	+	7.95 мсек.	64/сек.	157/сек.	2.43
—	—	4.87 мсек.	77/сек.	129/сек.	1.67

4) Т. о. о. является неременным спутником определенных стадий развития парабитического состояния нерва. Альтерация области подпороговой тетанизации нерва ведет к проявлению т. о. о. даже у тех волокон, которые в своем исходном нормальном состоянии не обнаруживали этой способности.

В работах Васильева, Киселева и других указывается на усиление эффектов тетанизированного одиночного сокращения нерва при обработке области подпорогового раздражения ионами двухвалентных металлов (Ba или Ca). Альтерация нерва ионами K оказывает, по заключению Васильева, обратный результат.

Наши наблюдения над парабитотирующим действием на одиночные нервные волокна самых разнообразных альтерирующих факторов (изотонические растворы KCl и CaCl₂, 0.5%-й раствор солянокислого кокаина, дистиллированная вода, высокая и низкая температуры, подсыхание и т. д.) приводят нас к известным обобщениям. Каждый раз, когда временные особенности развития парабитотического процесса позволяют наблюдать в достаточно отчетливой форме первую, продромическую фазу парабитоза, характеризующую типичными сдвигами функционального состояния нерва, в качестве одного из сопутствующих признаков этой фазы удается наблюдать и феномен т. о. о. Тенденция к ритмической активности выражена в этом состоянии нерва столь резко, что иногда достаточно одного одиночного раздражения, наносимого через верхние электроды, чтобы вызвать тетанический ответ волокна (см. данные Васильева). Крайним выражением функциональных особенностей нерва в эту стадию может быть проявление так называемой „спонтанной“ активности, описанной в свое время Н. Е. Введенским. В случаях быстрого протекания первой фазы парабитоза эти особенности могут остаться незамеченными экспериментатором.

Феномен т. о. о. наблюдается еще и на начальных этапах второй, конечной, „катэлектротонической“ фазы парабитоза („уравнительная стадия“ Введенского). Позже, в более глубоких стадиях парабитоза, события извращаются. Сначала выразительность эффектов т. о. о. снижается, а еще дальше, на путях развития парабитотической депрессии нерва, одиночная волна возбуждения, приходя в альтерированную область нерва, не только не оплодотворяет подпорогового возбуждения, но, напротив, может привести к угнетению наличной ритмической надпороговой активности очага парабитоза.

Характер т. о. о. нервного волокна претерпевает по ходу развития парабитоза заметные изменения. Для продромической стадии типичны длительные во времени эффекты т. о. о. Ритмика т. о. о. может быть здесь значительно выше, нежели в исходных показаниях нормального, не альтерированного, волокна. При развитии парабитоза ритмика и длительность т. о. о. прогрессивно снижаются.

Описанные закономерности получают объяснение в характерных двухфазных изменениях функциональных показателей нерва — функциональной подвижности, возбудимости и аккомодации, имеющих место при развитии парабитотического процесса.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Электрографический анализ т. о. о. одиночных нервных волокон позволяет заключить, что в основе феномена тетанизированного одиночного сокращения, описанного Н. Е. Введенским, лежит ритмическая реакция известного числа отдельных нервных волокон, входящих в состав общего нервного ствола, функциональные свойства которых соответствуют проявлению этого феномена.

По своим физиологическим особенностям реакция каждого отдельного нервного волокна, участвующего в формировании тетанизированного одиночного сокращения, представлена рядом полноценных (по амплитуде и другим характеристикам) потенциалов действия, ритм и

общее число которых зависят от всей сложной суммы условий эксперимента.

Иные внешние картины т. о. о. общего нервного ствола находят исчерпывающее объяснение в статистическом факторе — в различном числе вступающих в реакцию нервных волокон, ответы которых могут значительно различаться между собой по ритму, длительности и времени проявления, относительно вызвавшей их одиночной волны возбуждения.

Исследование условий, благоприятствующих проявлению т. о. о. одиночных нервных волокон, подтверждает в основном имеющиеся литературные данные и одновременно пополняет эти данные некоторыми новыми сведениями. Способность к т. о. о. увязывается закономерными отношениями с функциональными особенностями нервных волокон. В основе физиологических механизмов т. о. о. лежит высокая возбудимость, низкая функциональная подвижность (низкий оптимальный ритм возбуждения) и низкая аккомодация, т. е. высокая инерционность раз начавшегося возбуждения. Другими словами, физиологические механизмы т. о. о. нервного волокна являются общими с физиологическими механизмами ритмической активности возбудимых образований вообще.

Общие закономерности т. о. о. нервных волокон заставляют принять, что в основе этого явления лежит возникновение под влиянием подпорогового раздражения особого состояния градуального неволевого возбуждения, нарастающего с интенсивностью подпороговых стимулов и обнаруживающего суммирование в повторном ряду их. Добавочное раздражение — приходящая волна возбуждения — через вызываемые ею следовые изменения функциональных свойств нервного волокна, и в первую очередь через повышение возбудимости нерва, может поднять подпороговое возбуждение до уровня надпороговой волновой активности.

Очаг подпорогового возбуждения в нервном волокне, подобно доминантному очагу в центральной нервной системе, отклоняет на себя возникающие в нервном проводнике возбуждения, усиливая тем самым собственное состояние активности.

Основные признаки, характеризующие, по определению А. А. Ухтомского, состояние возбуждения в доминанте, оказываются присутствующими и состоянию возбуждения нервного волокна в т. о. о. Очаг подпороговой тетанизации, способный к генерации надпорогового ритмического возбуждения по поводу дальней волны возбуждения, обнаруживает высокую возбудимость, относительную стойкость возбуждения, ярко выраженную способность к суммированию возбуждения и высокую степень инерционности возбуждения.

Феномен тетанизованного одиночного сокращения Н. Е. Введенского в опытах на одиночных нервных волокнах выступает еще раз как своеобразный аналог существующих в организме сложных межцентральных отношений и как элементарная физиологическая модель может быть плодотворно использован для анализа этих отношений.

ЛИТЕРАТУРА

- Аршавский И. А., Тр. физиолог. инст. ЛГУ, № 14, 72, 1934.
 Васильев Л. А., В. Е. Делов и М. Р. Могендович, Сб. работ сект. физиолог. нерв. сист. Инст. мозга, Л., 21, 1932.
 Васильев Л. А. и М. Р. Могендович, Pflüg. Arch., 225, 389, 1930.
 Введенский Н. Е. О соотношении между раздражением и возбуждением при тетанусе. СПб., 1886.

- Делов В. Е., В. И. Филистович и В. С. Шевелева, Сб. докл. VI Всес. Съезда физиолог., биохим. и фармаколог., Тбилиси, 691, 1937.
- Жуков Е. К., Тр. Лен. общ. естествоисп., 68, 53, 1940.
- (Киселев М. А.) M. Kisseleff, Pflüg. Arch., 233, 469, 1933.
- Корганов и Тур, цит. по: Введенский Н. Е., СПб., 1886.
- Латманизова Л. В., Вестн. ЛГУ, № 6, 40, 1948; Закономерности Введенского в электрической активности возбудимых единиц. Изд. ЛГУ, 1949.
- Моносова Ф. Е., Уч. зап. ЛГУ, сб., посвящ. Е. С. Лондону, 1951.
- Оганисян А. А., Физиолог. журн. СССР, 34, 87, 1948.
- Полилов А. М., Тр. СПб. общ. естествоисп., 25, 3, 1895.
- Рябиновская А. М., Физиолог. журн. СССР, 78, 564, 1935.
- (Самойлов А. Ф.) A. Samoiloff, Pflüg. Arch., 225, 482, 1930.
- Удельнов М. Г., Физиолог. журн. СССР, 22, 9 и 143, 1937; 25, 5, 1938.
- Ухтомский А. А. Парабиоз и доминанта. Изд. Комакадемии, М., 61, 62, 1927.
- Юньев Г. Ф., Тр. XV Международн. съезда физиолог., Биомедгиз, 1935.
-

ПЕРЕСТРОЙКА ИННЕРВАЦИИ АНТАГОНИСТИЧЕСКИХ МЫШЦ

Ю. М. Уфлянд

Кафедра физиологии Ленинградского санитарно-гигиенического медицинского института

Поступило 25 I 1952

Вопрос о координации движений подвергается серьезному научному физиологическому анализу со времени открытия И. М. Сеченовым процессов торможения в центральной нервной системе.

В последующий период ряд исследователей, в первую очередь ученики И. М. Сеченова — П. А. Спиро (1871) и особенно Н. Е. Введенский, — посвящают свои работы этому вопросу, чрезвычайно важному как с теоретической, так и с практической точки зрения.

Венцом представлений о координации движений у человека является учение И. П. Павлова о двигательном анализаторе. Мысль Сеченова о полной детерминированности всех движений человека, в том числе и тех движений, которые мы привыкли называть произвольными, нашла свое дальнейшее глубокое развитие в трудах И. П. Павлова. В одной из своих последних статей Иван Петрович подчеркнул, что произвольные движения формируются на основе установления временных связей в коре больших полушарий.

„В этом физиологическом представлении о произвольных движениях, — писал он в 1935 г., — остается неразрешенным вопрос о связи в коре кинестетических клеток с соответствующими двигательными клетками, от которых начинаются пирамидальные эфферентные пути. Есть ли эта связь прирожденная, или она приобретает, вырабатывается в течение внеутробного существования? Вероятнее — второе. Если она потом в течение всей жизни расширяется и совершенствуется, естественно предположить, что и первое время индивидуального существования высших животных и особенно человека, когда последний месяцами обучается управлять своими первыми движениями, идет именно на образование этой связи“.

Гениальное учение И. П. Павлова об условных рефлексах, о временных связях в коре головного мозга по-новому ставит вопрос о координации всех движений, в том числе и так называемых произвольных движений человека. Если все координированные движения образуются на основе условнорефлекторных связей, то естественно поставить на очередь вопрос, в какой мере и реципрокная иннервация антагонистических мышц связана с образованием временных связей в корковом звене двигательного анализатора.

В „Курсе лекций по физиологии высшей нервной деятельности“ (Айрапетянц и др. под ред. акад. К. М. Быкова, 1941) авторы высказывают мысль, что „само возникновение координирующего реципрокного

торможения придется рассматривать как результат выработки и функционального приобретения нервной системы“.

Настоящая статья посвящается памяти Николая Евгеньевича Введенского, которому принадлежат первые исследования взаимоотношений двигательных центров головного мозга.

В 1896 г. Николай Евгеньевич докладывает о своих интересных открытиях, которые были им сделаны при раздражении электрическим током симметричных и антагонистических двигательных центров в коре головного мозга собаки. Эти данные были им опубликованы в январе 1897 г. Все разнообразие полученных данных, пишет Введенский, может быть подведено 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“. По существу в этом исследовании точно сформулировано положение о реципрокной иннервации, открытие которой совершенно несправедливо приписывается Шеррингтону. Известно, что Шеррингтон, в соавторстве с Г. Герингом (Hering u. Sherrington, 1897), опубликовал в 1897 г., т. е. позже Н. Е. Введенского, аналогичные результаты, полученные на обезьянах. Однако ни в этой работе, ни в последующих Шеррингтон не упоминает о первых исследованиях Введенского. Это тем более возмутительно, что они были ему известны, так как Г. Геринг в 1896 г. присутствовал на одном из докладов Введенского на эту тему. Позже, в 1901 г., сам Николай Евгеньевич писал по этому поводу: „и если оба эти автора не упоминают нигде о том, что мною было найдено раньше их, то это мне представляется каким-то недоразумением“.

Обычно считается, что первой работой Н. Е. Введенского, посвященной изучению взаимоотношений между симметричными участками и антагонистическими мышцами, является работа 1897 г. В действительности этот вопрос начинает занимать Введенского значительно раньше. В первой своей студенческой работе 1879 г. он сопоставляет рефлекторную возбудимость спинальной лягушки при раздражении симметричных участков задних лапок — одной освещенной и другой затененной. В этом первом кратком научном сообщении молодой ученый уже сталкивается с взаимоотношениями симметричных центров спинного мозга, что он позже подчеркивает в дополнениях к „Основам физиологии“ Фредерика и Ньюэля (1899).

Следующей работой, посвященной анализу особенностей антагонистических мышц, является экспериментальное исследование 1887 г., в котором Н. Е. Введенский доказывает наличие различного оптимума раздражения для сгибателей и разгибателей задней конечности лягушки. По существу в этой работе ставится вопрос о различной лабильности (самый термин „лабильность“ вводится позже — в 1892 г.) сгибателей и разгибателей. Этим самым Введенский примерно на четверть века предвосхитил последующие исследования французских авторов — Лапики (Lapicque, 1926) и Бургиньона (Bourguignon, 1923), показавших различную хронаксию антагонистических мышц.

Несомненно, эти первые работы (1879 и 1887) привели Введенского к изучению „взаимодействий“ (выражение самого автора) двигательных центров в головном мозгу (1897)..

Дальнейшим развитием вопроса об антагонистических взаимоотношениях нервных центров является совместная работа Н. Е. Введенского и А. А. Ухтомского (1909), посвященная изучению рефлексов антагонистических мышц у кошек. В этой работе авторы приходят к важному выводу о динамическом характере взаимоотношений центров

антагонистических мышц. Реципрокная иннервация может видоизменяться и даже сменяться синэргической в зависимости от характера раздражения чувствующего нерва и состояния нервных центров. Принципом динамического антагонизма отвергаются метафизические представления Шеррингтона о строго зафиксированном статическом характере реципрокной иннервации.

Н. Е. Введенский и А. А. Ухтомский приходят также к выводу о различной лабильности нервных центров антагонистических мышц. Оба автора видят различие в физиологических свойствах антагонистических мышц не только в различной лабильности периферического нервно-мышечного аппарата, но и в дифференциации лабильности самих нервных центров.

Положение о том, что формирование новых двигательных координаций у высших животных связано с деятельностью головного мозга, с деятельностью коры, со всей убедительностью вытекает из многочисленных исследований Э. А. Асратяна (1936 и 1937) и его сотрудников. В этих исследованиях подвергнуто тщательному экспериментальному анализу с принципиальных позиций учения И. П. Павлова понятие пластичности нервной системы. Со всей очевидностью доказано, что образование новых форм движений после вызова различных дефектов в двигательном аппарате возможно только при наличии коры головного мозга. После удаления коры у собак компенсация нарушенных движений не происходит.

Все изложенное — учение И. П. Павлова о двигательном анализаторе, опыты Э. А. Асратяна, доказывающие условнорефлекторный механизм компенсации нарушенных движений, первые работы Н. Е. Введенского, посвященные антагонистической иннервации, представления Н. Е. Введенского и А. А. Ухтомского о динамическом характере антагонистической иннервации — побудило нас провести серию различных экспериментов на животных и ряд наблюдений над больными в условиях резко измененной реципрокной иннервации. Цель наших исследований — проследить возможность коренных перестроек иннервации антагонистических мышц.

Для переделки иннервационных отношений антагонистических мышц был избран путь сухожильно-мышечной трансплантации.

У животных, в основном у кроликов, производилась пересадка дистального сухожилия различных мышц к месту прикрепления сухожилия мышцы-антагониста. Для контроля за динамикой формирования новых иннервационных отношений применялся электромиографический метод — запись потенциалов действия мышц-антагонистов. Для учета изменений физиологических свойств пересаженных мышц исследовались их хронаксия и реобаза. В одной из работ, выполненной по нашему предложению и под нашим руководством Л. В. Канторович (1951), подробно исследованы биотоки мышц-антагонистов на бедре и на голени у кроликов при различных движениях животного. После многочисленных проб пришлось остановиться на следующей паре антагонистов: на разгибателе задней конечности в коленном суставе — на четырехглавой мышце и на одном из сгибателей — на полуперепончатой мышце. При укреплении кролика в станке с вытянутыми задними конечностями возникает отчетливая электрическая активность сгибателя и наблюдается относительно полный электрический покой разгибателя, что свидетельствует о возбуждении сгибательных центров и торможении разгибательных. Запись биотоков производилась при помощи катодного осциллографа, при применении электродов, вживленных в мышцы.

На рис. 1 приведены типичные осциллограммы двух указанных мышц-антагонистов.

На двух верхних электромиограммах рис. 1 видны едва заметные осцилляции у разгибателя четырехглавой мышцы и значительные

потенциалы действия у сгибателя полуперепончатой мышцы (рис. 1, 1 и 2). Такова типичная картина до сухожильно-мышечной пересадки.

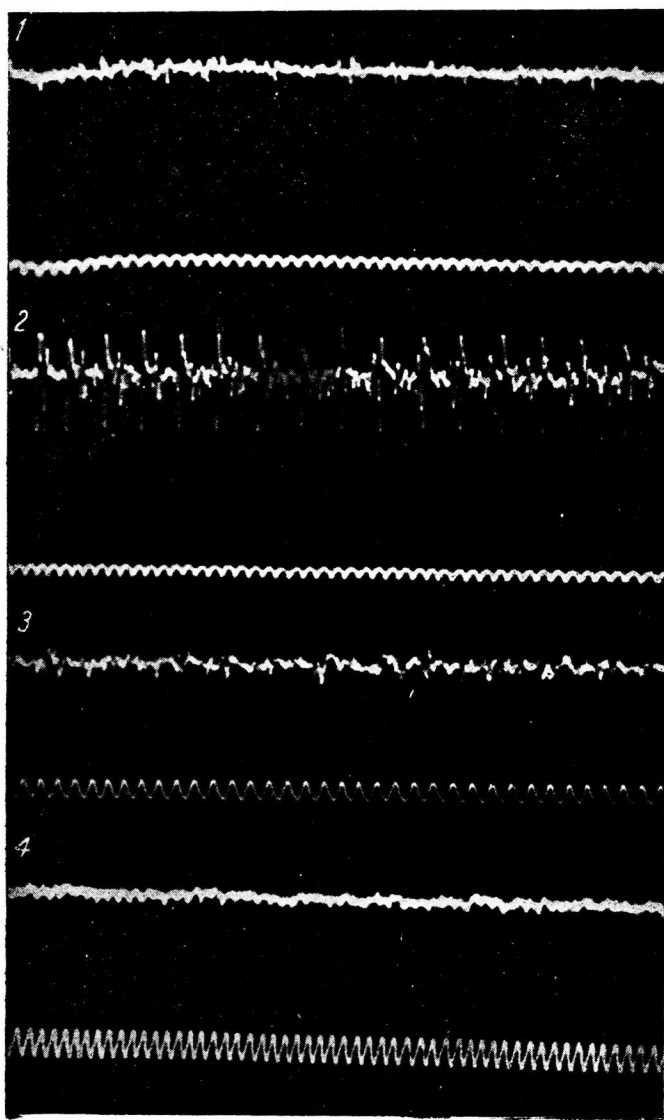


Рис. 1. Электрограммы антагонистических мышц до и после пересадки.

1 — электрограмма четырехглавой мышцы при вытянутой задней конечности; 2 — электрограмма полуперепончатой мышцы при вытянутой конечности до пересадки; 3 — электрограмма той же мышцы через 3 дня после пересадки сухожилия на разгибательную поверхность голени при тех же условиях; 4 — то же через 7 дней после пересадки. Нижняя волнистая линия — отметка времени, одна волна соответствует 0.02 сек.

Эта электромиографическая картина постепенно изменяется после пересадки дистального сухожилия полуперепончатой мышцы на разгибательную поверхность голени.

Как показали подробные исследования Канторович, центры сгибающей мускулатуры через некоторый промежуток времени перестраиваются на диаметрально противоположную функцию. При вытанутой конечности обычные биотоки полуперепончатой мышцы (показатель возбуждения центров сгибающей мускулатуры) постепенно исчезают (рис. 1, 3) и дают в конце концов картину торможения, характерную для своего бывшего антагониста, для четырехглавой мышцы бедра (рис. 1, 4).

Этот процесс перестройки антагонистической иннервации на диаметрально противоположную происходит у кроликов постепенно. Проведенные исследования показали, что наиболее быстро и наиболее четко перестройка происходит в том случае, когда пересадка сгибателя сочетается с иссечением его антагониста — четырехглавой мышцы бедра. Это явление можно объяснить тем, что в обычных условиях возбуждение центров разгибателя индуцирует в сгибающих центрах процесс торможения, а последний затрудняет образование новых временных связей. При иссечении же четырехглавой мышцы поток проприоцептивных импульсов от нее отсутствует, а потому быстрее устанавливается связь между проприоцептивными раздражениями, связанными с пересаженной мышцей и ее новым расположением, и общим потоком проприоцептивных импульсов от всех мышц, участвующих в данном движении.

Заключение о том, что вновь образующаяся функция основана на временных условнорефлекторных связях, явствует из того, что наркотизирование животного или удаление двигательных областей коры головного мозга в первое время после пересадки мышцы нарушает установленную новую связь.

Итак, эти опыты ясно показывают динамический характер антагонистической иннервации: антагонистическая иннервация при известных условиях может постепенно замениться диаметрально противоположной. К этому времени и локомоция животного приближается к обычной.

Возникает вопрос, как отражается эта перестройка на физиологических свойствах самих пересаженных мышц? Об этом говорят результаты хроноаксиметрических исследований.

При исследовании мышц-антагонистов бедра у кроликов выявилось, что на бедре обычно и хронаксия и реобаза четырехглавой мышцы больше тех же показателей мышц сгибателей. Напомним, что у человека найдено обратное соотношение. Эта особенность соотношения возбудимости и хронаксии антагонистических мышц, расположенных на бедре у кролика, несомненно связана со специфическим своеобразным характером локомоции животного.

После пересадки сгибателя и хронаксия и реобаза полуперепончатой мышцы начинают постепенно увеличиваться и через месяц—два не только достигают уровня, характерного для удаленного антагониста, но и превышают его.

Аналогичную картину на мышцах голени кролика наблюдала другая наша сотрудница Т. Т. Каракулина. Ее исследования имеют ту особенность, что производилась перекрестная пересадка сухожилий двух мышц-антагонистов. Ахиллово сухожилие икроножной мышцы пересаживалось на тыл стопы, а сухожилие передней большеберцовой мышцы прикреплялось к подошвенному апоневрозу. После такой перекрестной пересадки сухожилий и хронаксия и реобаза обеих мышц-антагонистов довольно быстро видоизменяется. Обычно и хронаксия и реобаза больше у икроножной мышцы, чем у большеберцовой. После пересадки картина получается обратная: хронаксия и реобаза большеберцовой мышцы заметно увеличиваются, а у икроножной несколько снижаются.

Итак, все приведенные исследования говорят о том, что и физиологические свойства антагонистических мышц могут не только изменяться в связи с новой функцией, но и приобретать характерные черты своего бывшего антагониста. Очевидно, что эта перестройка связана в первую очередь с образованием новых форм иннервации, с изменением функций нервных центров антагонистических мышц, а новые формы иннервации могут создаваться только за счет образования новых временных связей в коре головного мозга.

Весьма убедительные доказательства перестройки иннервации антагонистических мышц дает практика ортопедических операций, связанных с пластикой сухожилий и мышц. Пользуясь клинической базой Детского ортопедического института им. Г. И. Турнера, мы и ряд наших сотрудников (П. А. Киселев, С. Я. Фридман и др.) провели специальные физиологические исследования у детей школьного возраста, у которых были произведены сухожильно-мышечные пересадки. В основном это были дети, перенесшие в раннем возрасте полиомиелит, при котором, как известно, вирус поражает в первую очередь двигательные клетки передних рогов спинного мозга, в связи с чем развиваются стойкие вялые параличи. Мы исследовали больных детей не раньше, чем через 5 лет после острого периода заболевания, когда дегенеративные процессы в нервной системе полностью закончились. В эту резидуальную стадию полиомиелита нередко одним из главных лечебных ортопедических приемов является пересадка сухожилий относительно хорошо сохранившихся мышц для частичной замены парализованных мышц. Среди большого контингента обследованных детей (более 100) мы встретились с несколькими десятками больных, у которых для замены парализованной мышцы был использован ее антагонист. Относительно часто и глубоко поражаются центры четырехглавой мышцы и передней большеберцовой мышцы нижней конечности, в результате чего больной не способен ни передвигаться, ни даже удерживать вертикальное положение. При параличе четырехглавой мышцы прибегают к пересадке двуглавой мышцы бедра, полусухожильной мышцы, иногда в комбинации с трансплантацией сухожилий других мышц.

Несомненно, что благоприятный результат такой сухожильно-мышечной пластики возможен лишь в том случае, если произойдет соответствующая перестройка в двигательном анализаторе, изученном у детей в известных работах Н. И. Красногорского (1936), А. Г. Иванова-Смоленского (1933) и их сотрудников.

Отражение образующихся новых условнорефлекторных связей в коре головного мозга четко выявляется в электромиограммах, заснятых с пересаженных мышц при произвольных сокращениях. Для этой цели электромиографическая запись производилась до операции, затем повторно после операции в течение возможно более длительного периода времени. У отдельных детей удалось проследить период до 1—2 лет. Электроды размером в $\frac{1}{4}$ см² с расстоянием между ними в 2 см прикладывались к кожной поверхности над брюшком сокращающейся мышцы. Чтобы иметь возможность исследовать мышцу в ранние сроки после пересадки ее сухожилия — еще в период гипсовой иммобилизации, в гипсовой повязке оставлялось отверстие, достаточное для приложения электродов. Этим же отверстием мы пользовались для приложения активного электрода при применении хронаксиметрической методики, которая позволяла следить за состоянием пересаженной мышцы.

При этих многочисленных и разнообразных исследованиях открылись новые закономерности, дающие строго научное объяснение тем результатам, которые получают врачи-ортопеды при сухожильно-мышечной пластике. Наши наблюдения лишний раз показывают, насколько прав был И. П. Павлов, когда он утверждал, что клиническое наблюдение „остается навсегда богатым источником новых физиологических мыслей и неожиданных физиологических фактов“.

Особенно ценной из примененных методик оказалась электромиографическая методика, так как она при анализе произвольных движений отражает тот ритм импульсов, который исходит из коры головного мозга и, после ряда трансформаций, доходит до конечного звена двигательного аппарата.

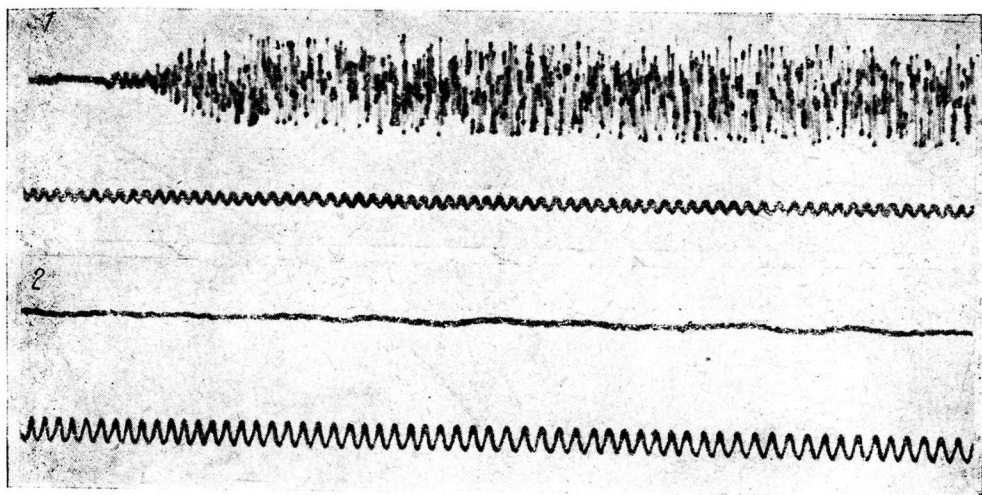


Рис. 2. Электрограммы антагонистических мышц бедра при сгибании ноги в коленном суставе.

1 — электрограмма двуглавой мышцы; 2 — то же четырехглавой мышцы.

В связи с применением электромиографической методики для изучения образования новых форм координации в корковом звене двигательного анализатора уместно вспомнить, что приоритет в регистрации биотоков мышц человека при естественном произвольном тетаническом сокращении принадлежит Н. Е. Введенскому, который впервые в истории физиологии, в 1883 г., выслушал мышечный тон при помощи телефона и установил ритм возбуждений, приходящих из коры головного мозга к мышце, в 36—40 в 1 сек. Дальнейшие исследователи, применявшие усовершенствованные физические приборы для записи биотоков, должны были подтвердить первые данные, полученные Н. Е. Введенским при помощи простой телефонной установки.

При записи электрической активности мышц-антагонистов можно обнаружить наличие осцилляций в электрограмме одной мышцы и их отсутствие в электрограмме антагониста.

На рис. 2 приведены обычные электрограммы двух антагонистических мышц бедра — двуглавой и четырехглавой — при сгибании ноги в коленном суставе. Видно, что при этом к сгибателю голени из центральной нервной системы приходят импульсы возбуждения, о чем свидетельствует их электрический компонент, а к разгибателю импульсы

не поступают, что указывает на заторможенность разгибательных центров.

Какова же картина иннервации мышц со стороны нервных центров после перестройки движений, в результате пересадки мышц на место ее антагониста?

У испытуемого Ан—ва (12 лет) была парализована четырехглавая мышца. В связи с этим у него произведена пересадка на надколенник

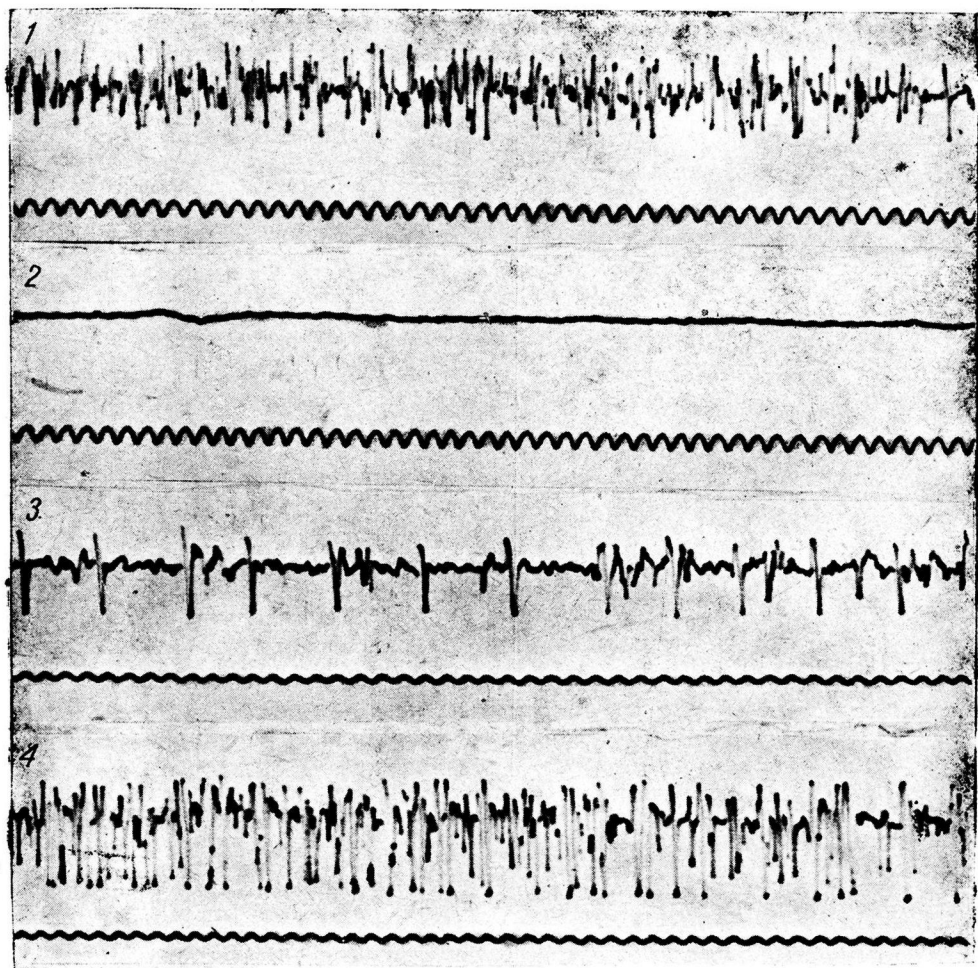


Рис. 3. Электрограммы полусухожильной мышцы до пересадки и после нее. 1—при сгибании; 2—при разгибании ноги в коленном суставе до пересадки; 3 и 4—при сгибании и разгибании через 7 месяцев после пересадки.

двух мышц—полусухожильной и полуперепончатой. На рис. 3 приведены электрограммы полусухожильной мышцы при сгибании и разгибании ноги в коленном суставе до пересадки и после нее.

Электрограммы ясно показывают, что иннервационный аппарат полусухожильной мышцы активно включается в сгибательное движение и не включается в разгибательное (рис. 3, 1 и 2).

Иную картину мы видим через 7 месяцев после пересадки. Надо при этом добавить, что испытуемый очень активно относился к предлагаемым приемам тренировки новой функции. На двух нижних элек-

трограммах (рис. 3, 3 и 4) видно, что старая сгибательная функция сильно заторможена — на рис. 3, 3 почти отсутствуют осцилляции, если не считать отдельных, весьма редких осцилляций. Иное видно при вновь сформировавшейся разгибательной функции: как можно заметить на рис. 3, 4, пересаженная мышца и ее иннервационный аппарат активно включаются в новое разгибательное движение, антагонистическое старому сгибательному. Срок в 7 месяцев для такой перестройки у детей является относительно коротким. Видно, что электрическая активность пересаженной полусухожильной мышцы при новом разгибательном движении значительна: частота биотоков — более 100 в 1 сек., амплитуда — нормальная при данной степени усиления.

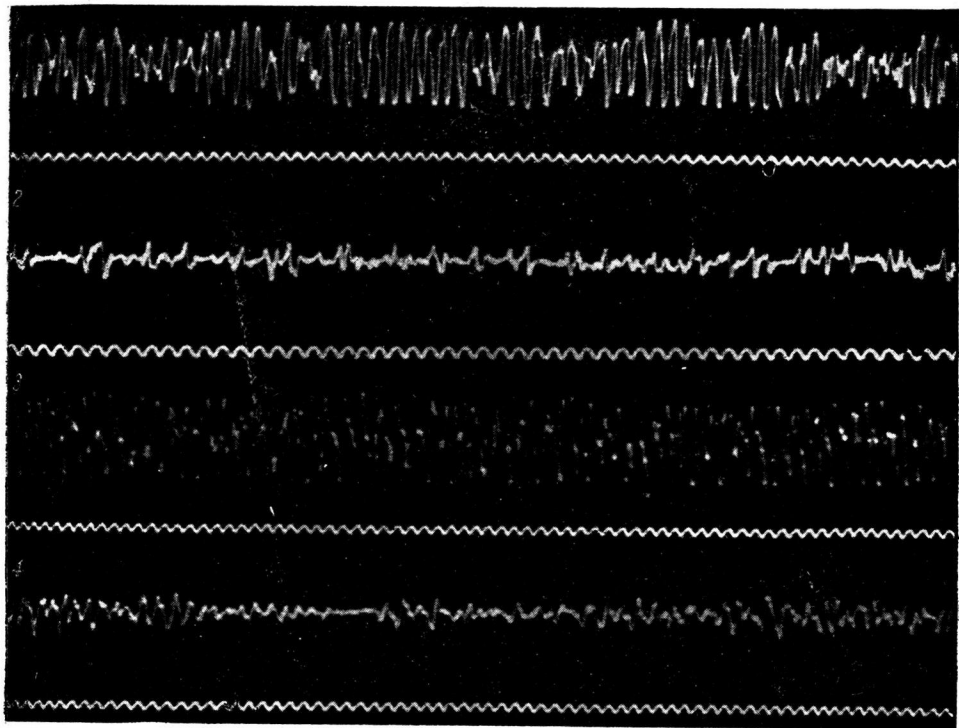


Рис. 4. Электрограммы двуглавой мышцы бедра до и после пересадки ее сухожилия на надколенник.

1 — при старой функции сгибания до пересадки; 2 — при новой функции разгибания через 2 месяца после пересадки; 3 — при новой функции разгибания через 5 месяцев после пересадки; 4 — при старой функции сгибания через 5 месяцев после пересадки.

Следовательно, иннервационный аппарат полусухожильной мышцы, начиная с ее коркового представительства, перестроился на новую разгибательную функцию, диаметрально противоположную старой сгибательной функции.

Аналогичную картину мы наблюдали при пересадке и других мышц.

На рис. 4 приведены электрограммы двуглавой мышцы бедра до пересадки и через различные сроки после пересадки ее на надколенник. Видно, что через 5 месяцев после пересадки электрическая активность при новой функции разгибания выражена весьма четко (рис. 4, 3), а старая сгибательная функция почти полностью заторможена (рис. 4, 4).

При повторных исследованиях, начиная с первых дней исследования, можно установить ряд стадий, которые характерны для перестройки иннервации мышцы на антагонистическую.

В первые дни после сухожильно-мышечной пересадки испытуемый не способен вызвать сокращение пересаженной мышцы ни при попытках осуществить старое привычное движение, ни при попытках вызвать новую функцию. Для этого периода характерна заторможенность коркового звена двигательного анализатора, так как при попытках к произвольному движению не наблюдается никаких признаков ни сокращения мышцы, ни появления в ней биотоков. При отсутствии направленной тренировки этот период может продолжаться в течение гипсовой иммобилизации и несколько дней после нее. Повидимому, торможение двигательного анализатора вызвано операционной травмой и иммобилизацией. При направленной тренировке, когда, кроме поступления в кору сигналов от кинестетических проприоцептивных раздражений при новом положении мышцы, привлекаются зрительный анализатор испытуемого, а также кожный и мышечный путем пальпации сухожилия или брюшка пересаженной мышцы при попытках к движению, период торможения укорачивается до 4—7 дней.

После снятия торможения наступает возможность осуществить старую, укрепившуюся двигательную функцию, о чем свидетельствует появление электрической активности пересаженной мышцы. И лишь через некоторое время испытуемому удастся вызвать сокращение той же мышцы при новой противоположной функции. Далее следует длительный период (в несколько месяцев) двойственной функции, когда иннервационный аппарат пересаженной мышцы приходит в возбуждение при осуществлении как старой, так и новой функции. Это длительный период борьбы новой формы координации со старой.

Через 6—8 месяцев, а иногда и позже наступает активное затормаживание старой функции и все более выраженное преобладание новой двигательной функции. Эта стадия и нашла свое отражение в приведенных электромиограммах рис. 3 и 4.

Параллельно с развитием новой формы иннервации, параллельно с приобретением способности включать пересаженную мышцу в новое, антагонистическое прежнему движению изменяются и физиологические свойства мышцы. Хронаксиметрические исследования указывают на определенную динамику состояния периферической нервно-мышечной системы. В первые дни после сухожильно-мышечной пересадки, в связи с торможением в корковом звене двигательного анализатора, наблюдается понижение лабильности (удлинение хронаксии) и возбудимости (увеличение реобазы) периферического звена двигательного аппарата. И лишь постепенно и хронаксия и реобаза, определяемые при раздражении в двигательной точке пересаженной мышцы, уменьшаются и достигают дооперационного уровня. В ряде случаев мы наблюдали приближение хронаксии к тому уровню, который характерен для той мышцы, функцию которой призвана заменить пересаженная мышца-антагонист.

Все проведенные исследования подтверждают принцип динамического антагонизма, выдвинутый Н. Е. Введенским и А. А. Ухтомским.

Совершенно очевидно, что двигательные координации, связанные с антагонистической иннервацией, могут замещаться диаметрально противоположными координационными отношениями. Это показано в экспериментах на животных. Это отчетливо выступает при электромиографическом исследовании больных детей, у которых производились сухожильно-мышечные пересадки.

Мы приходим к выводу, что иннервация антагонистических мышц у ребенка, которая формируется в раннем детстве и одинаково проявляется из поколения в поколение, может быть коренным образом изменена после сухожильно-мышечной пересадки. Весь комплекс проприоцептивных раздражений при новом расположении пересаженной мышцы является тем условным сигналом, который по-новому формирует деятельность двигательного анализатора.

Полученные нами данные позволяют считать, что реципрокная иннервация может формироваться в процессе онтогенетического развития путем образования новых условнорефлекторных связей в корковом звене двигательного анализатора (в понимании И. П. Павлова).

ЛИТЕРАТУРА

- Айрапетьянц Э. Ш., В. Л. Балакшина, К. М. Быков, Н. А. Подкопаев, А. В. Риккль. Курс лекций по физиологии высшей нервной деятельности. Учпедгиз, 34, 1941.
- Асратян Э. А., Усп. совр. биол., 5, в. 5, 803, 1936; 6, в. 3, 451, 1937.
- Введенский Н. Е., Бюлл. СПб. Акад. Наук, 25, 349, 1879; 28, 290, 1883; *Centralbl. f. Physiolog.*, № 12, 256; № 13, 269, 1887; Журн. Русск. общ. охр. нар. здоровья, № 1, 1897; Дополнения (см. в кн.: Фредерик и Ньюэл. Основы физиологии человека. Перев. с 3-го франц. изд. подред. и с дополн. Н. Е. Введенского, 2, 534, 1899); Возбуждение, торможение и наркоз. 1901.
- Введенский Н. Е. и А. А. Ухтомский. Работы физиолог лаборат. СПб. унив., 3, 145, 1909.¹
- Иванов-Смоленский А. Г. Методика исследования условных рефлексов у человека. Медгиз, 1933.
- Канторович Л. В. Электромиографическая характеристика перестройки иннервационных отношений мышц-антагонистов при пересадке их сухожилий. Автореф. дисс., 1951.
- Каракулина Т. Т., Тр. АСГМИ, 7, 155, 1950.
- Красногорский Н. И. Развитие учения о физиологической деятельности мозга у детей. Изд. Ленингр. инст. охр. здор. детей и подростков, 1936.
- Павлов И. П. (1912), Полн. собр. соч., 3, 214, М.—Л., 1951; (1935), Полн. собр. соч., 3, 315, М.—Л., 1951.
- Сеченов И. М., Мед. вестн., №№ 1, 2 и 3, 1863.
- Спиро П. А., Военно-мед. журн., ч. 110, кн. 3, 1871 (цит. по: В. М. Хаятти, Бюлл. exper. биол. и мед., 32, 3, 1951).
- Уфлянд Ю. М., Тезисы докладов 14 совещ. по проблемам высшей нервной деятельности, посвящ. 15-летию со дня смерти И. П. Павлова, М., 1951.
- Bourguignon G. La chronaxie chez l'homme. Paris, 1923.
- Lapicque L. L'excitabilité en fonction du temps. Paris, 1926.
- Hering H. u. Ch. Sherrington, *Pflüg. Arch.*, 88, 222, 1897.

ИЗ МАТЕРИАЛОВ К БИОГРАФИИ Н. Е. ВВЕДЕНСКОГО¹

П. Г. Терехов

Ленинград

Поступило 25 II 1952

Н. Е. Введенский родился 28 апреля (16 апреля по старому стилю) 1852 г. в с. Кочково Тотемского уезда, Вологодской губернии. Он был старшим из четырех братьев и двух сестер в семье сельского священника. Строгое во всех отношениях воспитание отца, разделявшего народнические взгляды, сказалось в дальнейшем на поведении Н. Е. Введенского.

По окончании Вологодской семинарии Н. Е. Введенский в 1872 г. поступил в С.-Петербургский университет. Сначала он был зачислен на Юридический факультет, хотя прошение подавал о приеме на физико-математический факультет (рис. 1). Но, как и молодого студента Ивана Павлова, не юриспруденция влекла к себе Николая Введенского, а живая природа, поэтому в октябре того же 1872 г. он подал на имя ректора университета прошение о переводе с Юридического на Физико-математический факультет (рис. 2). Просьба была удовлетворена. Несмотря на личные материальные затруднения, с исключительным рвением принялся Н. Е. Введенский за изучение естественно-научных дисциплин.

Будучи прилежным студентом, Н. Е. Введенский не был чистым „академистом“, его волновали и общественно-политические вопросы. Так, например, летом 1874 г. он вел революционную пропаганду в с. Ловать Жиздринского уезда Калужской губернии. Осенью того же года он был арестован и содержался в одиночном заключении более 3 лет. С 18 октября 1877 г. по 23 января 1878 г. на процессе 193-х рассматривалось и дело студента Н. Е. Введенского, обвинявшегося наряду с другими революционными деятелями России в государственном преступлении. Несмотря на то, что по суду он оказался в числе „оправданных“, царское правительство не могло простить молодому студенту его революционной деятельности. По распоряжению министра внутренних дел Н. Е. Введенский был подчинен гласному полицейскому надзору в г. Павловске, от которого освобожден был только в 1881 г. После этого он долгое время находился под негласным полицейским надзором (см. автобиографию, рис. 7а—в).

На другой же день после окончания процесса 193-х, 24 января 1877 г., Н. Е. Введенский подал на имя ректора С.-Петербургского университета прошение о приеме его вновь на 3-й курс Физико-математического факультета (рис. 3). На прошении была наложена резолюция: „Потребовав документы из подлежащего места, зачислить по внесе-

¹ Все даты даются без изменения, т. е. так, как они указаны в подлинниках.

нии платы". Н. Е. Введенский представил от первоприсутствующего Особого присутствия Правительствующего Сената удостоверение, в котором было указано: „Обвинявшийся в государственном преступлении сын священника Николай Евгеньев Введенский признан по суду оправданным“. После этого Совет университета постановил принять Н. Е. Введенского вновь в число студентов 3-го курса Естественного разряда Физико-математического факультета.

Материальные заботы студента-разночинца вновь встали перед Н. Е. Введенским. На поданном им прошении о денежном пособии на имя ректора университета от 20 февраля 1878 г. наложена была резолюция: „За недостатком сумм—отказано“. Но это не сломило воли Н. Е. Введенского к приобретению знания и умения исследовать природу. Успешные занятия на 3-м курсе обратили на себя внимание администрации университета: при переходе с 3-го на 4-й курс он получил университетскую стипендию на 1878/79 учебный год. Это позволило ему полностью отдаваться научным занятиям.

Весь 1878/79 учебный год Н. Е. Введенский занимался в физиологической лаборатории под руководством И. М. Сеченова. „За это время,—пишет Н. Е. Введенский в своей автобиографии,—им¹ было открыто влияние света на рефлекторную раздражительность, сообщение об этих опытах появилось в бюллетенях Академии Наук за 1879 г.; тогда же он изучал механизм и иннервацию дыхания у лягушки“. Эти первые студенческие работы Н. Е. Введенского были представлены И. М. Сеченовым к награждению премией „в память 1-го Съезда естествоиспытателей“. В своем отзыве об этих работах И. М. Сеченов 18 января 1880 г. писал:

„Сочинение г. кандидата Николая Введенского «О дыхательной периодичности и иннервации дыхательных движений у *R. temporaria*», представленное им на соискание «премии в память 1-го съезда русских Естествоиспытателей», представляет труд самостоятельный, выполненный добросовестно и имеющий положительное научное значение.

„Наблюдая изменение характера дыхательных движений у лягушки при очень разнообразных условиях (именно, при искусственном заклеплении ноздрей, вскрытии полости рта, замыкании дыхательной щели с опорожненным или раздутым легким, также после перерезки *vagi* и его гортанной ветви), г. Введенскому удалось установить истинный тип периодических дыхательных движений у лягушки, чего до сих пор сделано не было. Благодаря этому, ему удалось доказать далее влияние растянутого и опорожненного состояния легких на дыхательные движения. В-третьих, он сделал крайне вероятным рефлекторное участие *vagi* в дыхании лягушки.

„Особенную же цену имеет труд г. Введенского в том отношении, что исследование во всех его подробностях ведено им совершенно самостоятельно.

„На всех этих основаниях мы считаем уже этот один труд заслуживающим премии.

„Кроме того г. Введенский представил с тою же целью свое более раннее исследование о влиянии света на раздражительность кожи. Результат этой работы, хотя и не может быть разъяснен, но имеет большой теоретический интерес“.²

¹ Автобиография написана Н. Е. Введенским в третьем лице.

² Государственный Исторический архив Ленинградской области (ГИАЛО), ф. 14, св. 231, д. 7933, 1879, лл. 53 и 53 об. Напечатано в: Прот. засед. Совета СПб. ун-в. за I полов. 1879—1880 акад. года, № 21, СПб., 1880, стр. 177.

Отзыв этот, кроме И. М. Сеченова, подписал Ф. В. Овсянников. Совет университета присудил Н. Е. Введенскому премию в 100 рублей.

Будучи студентом 4-го курса, Н. Е. Введенский в апреле 1879 г., по предложению проф. Н. Вагнера, был избран исправляющим должность консерватора Зоотомического кабинета. В сентябре 1879 г. на основании успешно выдержанного весного испытания и представленной летом диссертации Совет С.-Петербургского университета утвердил Н. Е. Введенского в степени кандидата и выдал ему диплом (рис. 4). В октябре 1879 г., по предложению того же проф. Н. Вагнера, он утвержден был штатным консерватором Зоотомического кабинета.

В 1881 г. Н. Е. Введенский сдал испытания на степень магистра. Экзамен по физиологии производил И. М. Сеченов, собственноручно составивший по этому поводу протокол от 18 декабря 1881 г. Было задано три вопроса: 1) отделение воды почками, 2) электротон и 3) восприятие плоскостных форм. На все вопросы ответы признаны удовлетворительными. В этом же году Н. Е. Введенский был утвержден исполняющим должность лаборанта при Физиологической лаборатории Петербургского университета.

В апреле 1884 г. Н. Е. Введенский защитил свою, выполненную под руководством И. М. Сеченова магистерскую диссертацию „Телефонические исследования над электрическими явлениями в мышечных и нервных аппаратах“. Оппонентами при защите были И. М. Сеченов и П. П. Фан-дер-Флит. В своем отзыве о диссертации Н. Е. Введенского И. М. Сеченов писал:

„Сочинение г. Николая Введенского «Телефонические исследования» представляет экспериментальную разработку вопросов о приложении телефона к изучению гальванических явлений в мышцах и нервах. По первому из этих вопросов г. Введенский хотя и имел предшественников, но подвинул дело значительно вперед, установив более определенно условия получения явлений на деятельных мышцах как холоднокровных, так и теплокровных животных и человека. Благодаря этому, для него открылась возможность приложить телефон впервые к изучению гальванических явлений, сопровождающих естественное сокращение мышц... В приложении телефона к изучению гальванических явлений на нерве г. Введенский вовсе не имел предшественников, но и здесь приложение оказалось успешным, как это явствует из совпадения телефонических явлений с разнообразными результатами возбуждения нерва восходящими и нисходящими постоянными токами. Подобно тому, как естественное сокращение мышц составляет главный специальный вопрос в 1-м отделе сочинения, так и во 2-й главе, вслед за установкой общих условий получения телефонических явлений с нерва, автор обращается преимущественно к вопросу об утомляемости нерва... В конце сочинения приведено несколько телефонических опытов над центральной нервной системой, которые позволяют надеяться на приложимость телефона и в этой области явлений“.¹

Ради беспристрастия в научном деле И. М. Сеченов сделал и ряд критических замечаний по сочинению своего ученика Н. Е. Введенского. Скупой на похвалы И. М. Сеченов признал, что сочинение Н. Е. Введенского вполне заслуживает ученой степени магистра. 23 апреля 1884 г. Совет университета утвердил Н. Е. Введенского в степени магистра зоологии и постановил выдать ему диплом на эту степень.

¹ ГИАЛО, ф. 14, св. 1052, д. 14846, 1884, л. 18. Напечатано в книге: Х. С. Кощоянц. Очерки по истории физиологии в России. Изд. Акад. Наук СССР, 1946, стр. 352.

В том же 1884 г. Н. Е. Введенский был утвержден приват-доцентом и допущен к чтению лекций в университете по курсу „Специальная нервная физиология“ и по практическому курсу „Методы раздражения и регистрации“.

В январе 1887 г. Н. Е. Введенский защитил докторскую диссертацию „О соотношениях между раздражением и возбуждением при тетанусе“. Официальными оппонентами были И. М. Сеченов и Ф. В. Овсянников. Отзыв о диссертации был написан И. М. Сеченовым:

„Сочинение г. Магистра Зоологии Н. Е. Введенского „О соотношениях между раздражением и возбуждением при тетанусе“ представляет опытную разработку явлений, которые открыты им самим и важны как по своему теоретическому значению в вопросе о возбуждении нервов и мышц вообще, так и по своим будущим приложениям к изучению нервных деятельностей в частности.

„До сих пор признавали, что непрерывная тетанизация нервно-мышечного аппарата производит постепенное ослабление эффектов возбуждения вплоть до полного истощения и объясняли это в сущности тем, что такому раздражению соответствует лишь расходование потенциальной энергии мышцы и нерва. При этом на постепенное ослабление деятельности, а также и возбудимости нервно-мышечного аппарата смотрели как на картину постепенно усиливающегося утомления.

„Г. Введенский показал, наоборот, очень простыми опытами, что при некоторых определенных условиях силы и ритма тетанических раздражений явления не соответствуют принятому воззрению. Так, если непрерывная тетанизация начинает давать уже ослабленные эффекты, то усилить их можно или ослаблением токов при прежнем ритме, или изменением ритма с более частого на более редкий при прежней силе. Усиление же токов, а также и учащение ударов не только не производит в таких случаях усиления деятельности, как бы следовало ожидать по старому воззрению, но наоборот ослабляет ее“.¹

Открытие этого важного факта И. М. Сеченов считает главной заслугой Н. Е. Введенского. Отметив некоторые слабые стороны диссертации, И. М. Сеченов считает ее „несомненно достойной для получения степени доктора“. Физико-математический факультет удостоил Н. Е. Введенского искомой степени. 19 января 1887 г. Совет университета утвердил его в степени доктора зоологии и постановил выдать Н. Е. Введенскому соответствующий диплом (рис. 5).

В апреле 1887 г. Н. Е. Введенский подал на имя неперменного секретаря СПб. Академии Наук прошение с приложением к нему 6 своих наиболее выдающихся работ, представленных им на конкурс для получения премии имени Д. А. Толстого. В прошении говорится:

„Прилагая при сем мои работы:

№ 1. Über die telephonischen Erscheinungen im Muskel bei künstlichem und natürlichem Tetanus; № 2. Телефонические исследования над электрическими явлениями в мышечных и нервных аппаратах; № 3. Wie rasch ermüdet der Nerv? № 4. Die telephonischen Erscheinungen am Herzen bei Vagusreizung; № 5. Über einige Beziehungen zwischen der Reizstärke und Tetanushöhe bei indirekter Reizung; № 6. О соотношениях между раздражением и возбуждением при тетанусе, — покорнейше прошу Ваше Превосходительство включить их на пред-

стоящий конкурс на премию графа Д. А. Толстого. Николай Введенский. Апреля 19 дня 1887 года".¹

По поручению Физико-математического отделения Академии Наук отзыв о трудах Н. Е. Введенского был представлен Ф. В. Овсянниковым:

„Большинству членов Физико-математического Отделения императорской Академии Наук без сомнения известны главные результаты исследований г-на Введенского, так как о них докладывалось в заседаниях по случаю печатания некоторых трудов в изданиях Академии Наук. Редко какое-либо исследование распространяется в ученом мире с такою быстротою и устаивается специалистами доверия на первых же порах, как труды г. Введенского. Причина такого отрадного явления заключается, во-первых, в том, что Введенский дал новый, точный и очень чувствительный способ для исследования токов нерва и, во-вторых, что между непреложными полученными им результатами заключаются такие, которые идут совершенно в разрез с прежними понятиями.

„Новый способ, употребленный автором во всех названных им исследованиях, состоит в применении для электрофизиологических опытов телефона. Снаряд этот, при необыкновенной чувствительности к колебаниям электрического тока, передает их нашему уху в виде соответственных звуков. До сих пор физиологический реоскоп считается самым чувствительным из всех гальваноскопов, между тем чувствительность телефона еще значительно.

„Затем телефон обладает и огромною подвижностью, дающею возможность изучать быстрые и изменчивые по направлению колебания тока, для чего уже гальванометры совершенно не пригодны. Правда и раньше были делавы попытки употребить телефон для физиологических целей (Германи, Тарханов, Бернштейн, Шёнлейн), но только Введенскому удалось вполне сделать этот снаряд сподручным для изучения мышцы и нерва.

„Чтобы показать, как плодотворен был новый метод исследования, мы укажем на несколько фактов, представляющих особенный интерес. Напомним об известных опытах Гельмгольца, по которым раздражаемая мышца вибрирует числом колебаний, соответствующих раздражению и при этом издает соответственный тон. Автор доказал, однако, путем телефонических опытов, что есть граница в способности мышцы вибрировать соответственным раздражению числом колебаний. За этой границей она издает шум, сходный с тоном естественного сокращения. Искусственное воспроизведение мышечного сокращения с характером волевого, следовательно, получается вообще и при очень большой частоте колебаний раздражающего тока, а не при 18—20 в сек., как можно было ожидать по общепринятому учению.

„Приложив телефон к исследованию токов, развивающихся в сердце при его сокращении, г. Введенский нашел замечательный факт, что при известных условиях раздражения блуждающего нерва можно получить мышечный тон, соответствующий раздражению. Замечательно, что при отравлении атропином получался периодически появляющийся и потом исчезающий совершенно чистый тон, между тем как при кураре, в какой бы степени силы не употреблялся ток, искусственных тонов не получалось.

„Обладея таким чувствительным к нервным токам аппаратом, каков телефон, автор сделал открытие, которое должно было пока-

¹ Архив Академии Наук СССР, ф. 2, оп. 1—1887, № 5, лл. 7 и 7 об.

заться невероятным. Он нашел, что нерв не утомляется даже при очень продолжительном раздражении, напр. в течение многих часов криду. Факт этот полный в высшей степени высокого интереса является вполне неожиданным. Мы живо помним глубокое впечатление, произведенное г-н[ом] Введенским при сообщении им его первых опытов по этому предмету в Зоологическом Отделении С.-Петербургского Общества Естествоиспытателей. [Все отнеслись с большим недоверием к новому факту].¹ Однако г. Введенский представил ряд кривых, вполне подтверждавших верность сообщенных им результатов. Недавно появились работы и за границей (Hering, Bowditch), которые также вполне подтвердили наблюдения нашего молодого ученого. В настоящее время нет уже ни малейшего сомнения в верности им добытых результатов и приходится признать, что они имеют очень важное значение в деле выяснения отношений в организме между мышцей и нервом.

„Вышеприведенным фактом автор воспользовался для своих дальнейших исследований о тетанусе. Здесь он подвергает строгому анализу и старается разъяснить им же самим подмеченное явление, а именно, что при известных условиях ослабление тетанического раздражения ведет к появлению снова сокращений в мышце, повидимому совершенно утомленной, и, наоборот, усиление его ведет к расслаблению мышцы.

„Так как в только что названных явлениях нерв, как аппарат неутомляющийся, не принимает участия, то, по мнению автора, сами мышцы впадают в особое состояние, которое — ни покой, ни деятельность, но которое имеет аналогию с состоянием сердца при раздражении блуждающего нерва. Автор не ограничился опытами исключительно над двигательными нервами, но произвел несколько исследований и над секреторными; так, напр[имер], он раздражал барабанный нерв и установил также его неутомляемость.

„В труде о тетанусе содержится много новых данных для характеристики действий тетанического раздражения и для явлений утомления мышц. Эти данные резюмированы автором в конце его книги (стр. 325—336) в виде отдельных положений. Опыты ведены с полным знанием и удивительною энергией. Описаны они самым тщательным образом, с детальным указанием условий, при которых производились, с пояснением приложенными кривыми, которые помещены на 13 таблицах. Это обстоятельство дает возможность читателю следить шаг за шагом за автором и проверить его результаты по рисункам, которые начертила сама мышца.

„Последний труд, кроме обильного фактического материала, обладает большим рядом теоретических соображений и объяснений, правда иногда очень смелых. Пройдут годы, сделано будет много новых опытов в направлении, указанном Введенским, и тогда только возможно будет сделать полную оценку его теоретических воззрений.

„За границей отзываются об исследованиях г. Введенского с большой похвалой и, несмотря на сравнительно недавнее появление их в печати, многие из им установленных фактов признаны устойчивыми и приняты даже в учебники.

„Принимая во внимание новый метод исследования, целый ряд совершенно новых, из ряда вон выходящихся фактов, их громадное значение для физиологии нерва и мышцы, и признавая следствия

¹ Фраза, взятая в квадратные скобки, в подлиннике зачеркнута, — П. Т.

стами этих фактов, я полагал бы вполне справедливым увенчать труды г-на Введенского почетною медалью имени графа Д. А. Толстого. Ф. Овсянников. 24-го ноября 1887 года".¹

Н. Е. Введенскому была присуждена первая премия имени Д. А. Толстого (золотая медаль стоимостью в 300 руб.).

В 1888 г. в связи с оставлением И. М. Сеченовым Петербургского университета Н. Е. Введенскому совместно с В. П. Михайловым было поручено чтение „Общего курса физиологии“. Кафедра физиологии оставалась вакантною.

В апреле 1889 г. состоялись выборы профессора на Кафедру физиологии. По большинству голосов Физико-математический факультет избрал Н. Е. Введенского экстраординарным профессором. Одновременно с ним баллотировались В. Я. Данилевский, И. П. Павлов и В. П. Михайлов.

В 1894 г. Н. Е. Введенскому пришлось отразить нападки на его метод телефонического исследования со стороны доктора А. Е. Феоктистова. По просьбе Н. Е. в СПб. Академии Наук была создана специальная комиссия под председательством неперменного секретаря в составе: Ф. В. Овсянникова, Г. И. Вильда, Ф. Б. Шмидта, А. С. Фаминцына, А. О. Ковалевского, Н. Я. Сонины, Ф. Д. Плеске, С. И. Коржинского и Б. Б. Голицына. Комиссия признала критику телефонического метода доктором А. Е. Феоктистовым в его работе „Электрометрические измерения в области физиологии“ неосновательной. Физико-математическое отделение постановило продажу книги А. Е. Феоктистова прекратить.

В 1895 г. Н. Е. Введенский был утвержден ординарным профессором. Летом этого же года он был командирован за границу для участия в работах III Международного конгресса физиологов в Берне.

Н. Е. Введенский неоднократно выезжал за границу для участия в работах Международных конгрессов.

В 1900 г. Н. Е. был командирован для участия в Международном конгрессе медицины в Париже, почетным президентом которого он был избран за год до его открытия.

В феврале 1905 г. Н. Е. Введенский, наблюдавший неоднократные случаи избиения полицией студентов после 9 января, выступил на заседании Совета университета с предложением встать на защиту личной безопасности студентов (рис. 6).

Предложение Н. Е. Введенского вызвало сочувствие у большинства членов Совета Петербургского университета и замешательство ректора и реакционно настроенной профессуры. В журнале заседания Совета вслед за предложением записано:

„Ректор и часть членов Совета, как ввиду позднего времени, так и ввиду того, что о печальных случаях, которые дали повод внести проф. Н. Е. Введенскому его предложение, расследования уже производятся, — (благодаря представлением и ходатайствам об этом г. ректора чрез попечителя пред СПб. генерал-губернатором), просили Совет отложить суждение о предложении проф. Н. Е. Введенского до следующего заседания, другая часть членов Совета, не находя надобности в обсуждении сего предложения, просила г. Ректора голосовать его немедленно. Г. Ректор предложил принять следующее постановление: «Озабочиваясь неприкосновенностью личности студентов, Совет просит г. министра народного просвещения заступничества и ходатайства о принятии соответственных мер». Часть членов Совета, однако, настаивала на

¹ Архив Академии Наук СССР, ф. 2, оп. 1—1887, № 5, лл. 37—42.

голосовании предложения проф. Н. Е. Введенского. При голосовании 28 голосов было подано за принятие предложения проф. Н. Е. Введенского, а 20 голосов, присоединяясь к сущности изложенного в нем ходатайства, были поданы против формы, в которой оно выражено¹.

Принятое Советом университета предложение Н. Е. Введенского было напечатано в № 5 юридической газеты „Право“ от 6 февраля 1905 г.

10 февраля 1905 г. было созвано экстренное заседание Совета университета, на котором был поставлен вопрос о нарушении служебной тайны лицом, поместившим предложение Н. Е. Введенского, обсуждавшееся в заседании Совета университета 4 февраля 1905 г., в газету „Право“. Ректор университета зачитал отрывок из газеты „Право“ и призвал всех членов Совета сохранять служебную тайну. После этого некоторые реакционно настроенные профессора стали отказываться от своего участия в голосовании предложения Н. Е. Введенского.²

В 1908 г. Н. Е. Введенский по предложению И. П. Павлова избран был членом-корреспондентом СПб. Академии Наук. И. П. Павлов написал следующий отзыв о научных трудах Н. Е.

„Выставив кандидатом на вакантное место члена-корреспондента по биологическому разряду профессора Н. Е. Введенского, имею честь представить Отделению сведения об его научных заслугах. Научный труд кандидата представлен, во 1-х, тремя капитальными сочинениями: «Телефонические исследования над электрическими явлениями в мышечных и нервных аппаратах, 1884 г.», «О соотношениях между раздражением и возбуждением при тетанусе, 1886 г.», и «Возбуждение, торможение и наркоз, 1901 г.», и, во 2-х, большим числом журнальных статей и докладов. Главная область, к которой относятся исследования проф. Введенского, ... есть общая нервная физиология. Здесь его исследования по справедливости должны быть признаны за виднейшие, исполненные в последние 2—3 десятилетия. С одной стороны, применение телефона к изучению деятельности нервной системы, с другой — открытие таких фактов, как неутомляемость нерва, особенно при некоторых условиях отношения между силою раздражения и его эффектом, трансформирование нервными приборами ритма искусственного раздражения, явление, названное автором парабриозом и изучение которого образует собою наиболее солидный фундамент для теории важного в нервной деятельности процесса торможения, — все это существенно подвинуло уже и теперь наше знание о нервной системе и обещает еще более плодотворное приложение и развитие в будущем. Академик И. Павлов, В. Заленский, И. Бородин, Н. Насонов“.³

В октябре 1909 г. Н. Е. Введенский был утвержден в звании заслуженного профессора.

В 1910 г. Н. Е. был командирован за границу для участия в VIII Международном конгрессе физиологов в Вене, членом организационного комитета которого он состоял. По поводу продления этой командировки Н. Е. 24 августа 1910 г. писал ректору С.-Петербургского университета:⁴

¹ Журн. засед. Совета СПб. унив. за 1905 г., № 61, СПб., 1906, стр. 17, 18.

² Там же, стр. 20, 21.

³ Архив Академии Наук СССР, ф. 1, оп. 2—1908, № 27. Напечатано в: Тр. Архива АН СССР, в. 8, 1949, стр. 98.

⁴ ГИАЛО, ф. 14, св. 232, л. 7980, 1879—1922 гг., л. 232.

„Я просил осенью прошлого 1909 года о командировании меня на VIII Международный Конгресс физиологов в Вене. Командировка мне дана, но только лишь на каникулярное время. Между тем время конгресса, предполагавшееся первоначально в конце мая текущего года, перенесено на 27—30 сентября нов. стиля. Так как я состою в числе членов организационного комитета этого конгресса, то мое участие в нем может считаться необходимым для представительства со стороны русской науки; поэтому покорнейше прошу Ваше Превосходительство ходатайствовать о продлении моей командировки за границу до 21 сентября нашего стиля“.

В 1913 г. он вновь был командирован за границу для участия в IX Международном конгрессе физиологов в Голландии, членом организационного комитета которого он состоял. В этом же году при избрании И. П. Павлова почетным членом С.-Петербургского университета Н. Е. Введенский написал отзыв о научных заслугах И. П. Павлова. Им же был написан основной текст диплома, выданного от университета И. П. Павлову.

В 1916—1917 гг., совместно с И. П. Павловым, А. А. Лихачевым и В. И. Вартановым, Н. Е. Введенский входил в организационный комитет, задачу которого составляли подготовка устава Российского Общества физиологов им. И. М. Сеченова и организация первого съезда этого общества. Председателем комитета был И. П. Павлов. Деятельностью организационного комитета заинтересовалось Сословное делопроизводство Канцелярии Петроградского градоначальника, которое в своем отношении в Охранное отделение от 12 марта 1916 г. за № 978 написало: „Сословное делопроизводство, по встретившейся надобности, просит немедленно навести справку и уведомить, не производилось ли каких-либо дел в Охранном отделении о: 1) академике и профессоре, тайном советнике Иване Петровиче Павлове, 2) профессоре императорского Петроградского университета Николае Евгеньевиче Введенском, 3) профессоре Петроградского женского медицинского института Вартане Ивановиче Вартанове, 4) профессоре того же института Алексее Алексеевиче Лихачеве“. 17 марта 1916 г. Охранное отделение сообщило в Сословное делопроизводство Канцелярии Петроградского градоначальника: „Из числа учредителей названного общества академик, тайный советник Иван Петрович Павлов, профессора Петроградского женского медицинского института Вартан Иванович Вартанов и Алексей Алексеевич Лихачев в 1905 году являлись организаторами нелегального Союза профессоров.¹ Кроме того профессор Вартанов в 1911 и в 1913 гг. был замечен в сношениях с лицами, принадлежащими к местной организации партии социалистов-революционеров и социал-демократов, но носили ли эти сношения преступный или социальный характер — не установлено. Профессор императорского Петроградского университета Николай Евгеньев Введенский в бытность студентом того же университета за революционную пропаганду приговором Особого присутствия Правительствующего Сената

18 октября 1877/8 гг. был подчинен гласному надзору полиции в гор. Павловске, от какового ограничения в 1881 г. был освобожден. По требованию начальника Петроградского губернского жандармского управления Введенский в октябре 1909 г. выяснялся ввиду обнаружения его адреса у лица, привлекавшегося к дознанию при означенном управлении. За последующие годы о названных лицах неблаго-

¹ ГИАЛО, ф. 569, св. 242, д. 1394, 1916, л. 2.

приятных сведений в Отделение не поступало и дел политического характера о них не производилось¹.

Организация Общества физиологов им. И. М. Сеченова была решена.

В 1917 г. состоялся I Съезд Общества русских физиологов им. И. М. Сеченова. За отсутствием председателя организационного комитета И. П. Павлова, съезд открыл член организационного комитета Н. Е. Введенский. На этом же съезде Н. Е. Введенский произнес речь о современных течениях в физиологии.

В 1920 г. И. П. Павлов представил в Физико-математическое отделение Российской Академии Наук сочинение Н. Е. Введенского „Побочные электротонические изменения раздражительности. Пери-электротон“ для напечатания в „Записках“ Академии.

В марте 1921 г. по приглашению Псковского политпросвета Н. Е. Введенский выезжал в Псков для чтения публичных лекций. В этом же году он выезжал в Вологду для чтения лекций в Вологодском народном университете.

В апреле 1922 г. в Петроградском университете состоялось торжественное заседание по случаю 70-летия со дня рождения Н. Е. Введенского, на котором ему был преподнесен адрес, подписанный И. П. Павловым и другими выдающимися учеными нашей страны:

„Глубокоуважаемый и дорогой Николай Евгеньевич, мы хотели бы, чтобы нам дано было право в день Вашего семидесятилетия приветствовать Вас не от лица только нас, Ваших почитателей, учеников и друзей, но от лица всей русской физиологической науки. Всякому, кто дорожит значением русского имени во всемирной науке, будет дорого Ваше имя и памятно Ваше научное дело. Ваши идеи, к сожалению, мало доступны усвоению широкой публики; Вы никогда не принимали мер к тому, чтобы популяризировать их, и они вообще мало поддаются популяризации.

„Ваша мысль и исследования превитали все время в области самых тонких и деликатных вопросов теории возбуждения и торможения. В большой публике впечатлились лишь такие, совершенно наглядные по своему значению, открытия Ваши, как неутомляемость нерва, или как оптимум тетанического раздражения. Но чем дальше идет время, тем все большие и большие круги специалистов-физиологов обращаются к Вашим идеям и пробуют осветить при помощи их свои искания. Чем дальше идет время, тем с большим правом приходится сказать, что уже не может быть научно образованного физиолога, не знакомого с Вашими идеями и открытиями.

„Ваши идеи и обобщения о судьбе и о влиянии волны возбуждения при прохождении через тканевые элементы, о значении относительной функциональной подвижности этих последних, о функциональном значении того, как относительная подвижность тканевых элементов изменяется от момента к моменту под влиянием возбуждения, — все это не красивые теоретические схемы, легко усвоимые для мысли и спекулятивно завершающие то, что еще не видно в прямом опыте. Все это — выводы из кропотливого, тщательного, строго прокритикованного и мастерски проведенного опыта. Тем более прочно значение Ваших идей и обобщений в сокровищнице науки.

„В самое последнее время Ваши идеи ввели Вас в новую область явлений, и именно там, где, как казалось многим, все уже было раскрыто и разъяснено после классических работ Пфлюгера. Мы

¹ Там же, л. 3.

разумеем область тех явлений, которым Вы усвоили имя явлений перизелектротонических. И здесь, с прежним талантом и тонкостью Вы открыли науке новый круг фактов, чреватый, как видится, большими последствиями и неожиданными перспективами для понимания того, как элементы нервной системы развивают взаимное влияние друг на друга.

„Мы горячо приветствуем Вашу неутомимость, приветствуем бодрость Вашей мысли, идущей все время по однажды открывшемуся пред ней пути, столь богатому в своих плодах!

„Мы горячо желаем Вам продолжать далее и далее Ваши прекрасные работы, чтобы полнее и шире раскрылись пред нами Ваши руководящие идеи и их последствия“.¹ Далее следуют подписи и дата: „Петроград. 29 апреля 1922 г.“.

Вскоре после юбилея Н. Е. Введенский выехал к себе на родину, откуда уже больше и не вернулся.

Н. Е. Введенский умер 16 сентября (3 сентября ст. стиля) 1922 г. в своем родном селе Кочкове Шуйской волости, Грязовецкого уезда, Вологодской губернии, где и похоронен.

В октябре 1922 г. состоялось траурное заседание Петроградского общества естествоиспытателей, на котором выступали с речами: Н. П. Резвяков („Биография Н. Е. Введенского“), А. А. Ухтомский („Научная деятельность Н. Е. Введенского“), Ф. Е. Тур („Н. Е. Введенский как учитель“).

Н. Е. Введенский подготовил достойного преемника по университетской физиологической школе, созданной И. М. Сеченовым, в лице А. А. Ухтомского.

После смерти Н. Е. Введенского А. А. Ухтомский был утвержден заведующим Кафедрой физиологии и заведующим Физиологической лабораторией.

В 1923 г. И. П. Павлов дал А. А. Ухтомскому высокую характеристику как крупнейшему представителю „выдающейся русской физиологической школы, школы покойного Н. Е. Введенского, обогатившего нервную физиологию многими капитальными фактами и понятиями“.²

¹ Архив Академии Наук СССР, ф. 749, оп. 4, № 24.

² Там же, оп. 13, № 36. Напечатано в: Тр. Архива АН СССР, в. 8, 1949, стр. 101.

Введенский
N 2571

Его Превосудительству
Ректору Императорского
Петербургского Университета

Одному из числа студентов
духовной Академии
Введенский

Прошение

Ваше превосходительство имеет честь сообщить
вам, что я, студент Императорского
Петербургского Университета, имею честь
представить вам свое прошение
о приеме в число студентов
духовной Академии в N 120, а
духовной Академии в N 445,
также о приеме в число
студентов Академии.

Введенский

Р. Петербург 1872 года Августа 8 дня

Место жительства: в Р. Петербурге, на Петербургской стороне
в Кривоармейской провинции дома N 25, квартира N 2.

нари. 2012. 25
но 15 08 1872

Рис. 1. Прошение Н. Е. Введенского на имя ректора Петербургского университета о принятии его в число студентов университета.

Копированное.

Из числа 5 Октября 1872

Его Превосходительству
Г. Декану Петербургского Училища военных

Студента С. Петербурга
ица Университета Юри-
дический факультет пер-
вого курса Николай Введенский

Простите

Внимая на то, что являюсь студентом и
размышляю о своем будущем и о том, что
являюсь предположительно состоятельным учени-
ком, я обращаюсь к Вам, Прево-
судительству с просьбой о дозволении
перейти из Юридического факультета
на Физико-математический факультет

Студент Николай Введенский

Октябрь 1 день
1872 года

Рис. 2. Прощение Н. Е. Введенского ректору Петербургского уни-
верситета о переводе его с Юридического на Физико-математический
факультет.

Почтеннейшему Ректору
Петербургского университета, Сергею Николаевичу Введенскому

24.8.88

9 апреля 1878 года извещен
Вашим милым Александром Васильевичем
Введенским. Зудею надеждою Елизаветин
милости
Сво Преосвященнейшему

Т. Ректору С. Петербургского университета

Большая студия
в университете
на Введенском

○ Прощение

Прощаю, конечно, прошу и прощения
мне и суду по шестнадцатому
и даю, мне, востановление
прежнейшей курс по разряду
наших университетских
курс. Виза, 23 января 1878 года, с
выражением по суду
нашего милости и прощания
прощаю, конечно, прошу и прощения
мне и суду по шестнадцатому
и даю, мне, востановление
прежнейшей курс по разряду
наших университетских
курс. Виза, 23 января 1878 года, с
выражением по суду
нашего милости и прощания

1878 года

Виза 24 мая

Слад. на Ширингу. Введен
в 1878. 1. X 215.

Рис. 3. Прощение Н. Е. Введенского ректору Петербургского университета о принятии его вновь в число студентов университета.



ДИПЛОМЪ

[illegible]

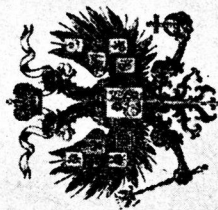
Режиссёр Института Г. С. Петербургского Университета, Доктор Естественных наук, Организатор Пресс-Бюро, Талантливый Сценарист и Разносторонний Исследователь.

Александр Александрович Маркосович Маркосович

№ 4914

Секретарь по студенческим делам

Рис. 4. Диплом Н. Е. Введенского об окончании Петербургского университета со степенью кандидата.



ДИПЛОМЪ.

Министръ Зоологии Николай Евгеньевичъ Введенскій, по публичной защитѣ диссертации подъ заглавіемъ: «О соотношеніяхъ между раздраженіемъ и возбужденіемъ при тетанусѣ», удостоивъ Фридо-Математическія Факультетъ Императорскаго С.-Петербургскаго Университета ученой степени Доктора Зоологии и утвердивъ въ этой степени Совѣзомъ Императорскаго С.-Петербургскаго Университета въ засѣданіи 10 Января 1887 года. — Г. Введенскому предоставляютъ въ права и преимуществъ, закономъ Российской Имперіи со- ставляемъ Доктора соединенныя. Въ Удостовереніе чего отъ Совѣта Императорскаго С.-Петербургскаго Университета выданъ Доктору Введенскому этотъ дипломъ съ приложеніемъ университетской печати. С.-Петербургъ, 12 Октября 1889 года.

Ректоръ Императорскаго С.-Петербургскаго Универ-
ситета, Докторъ Филозофіи, Офицеръ Императорскаго
Ордена Св. Анны 1-го класса *М. М. Сивилевъ*

Докторъ Фридо-Математическаго Факультета, Докторъ Агро-
номіи, Заслуженный Ординарный Профессоръ, Академи-
къ Императорскаго С.-Петербургскаго Университета *А. С. Сивилевъ*

Секретарь Совѣта *А. М. Сивилевъ*

№ 1498

Рис. 5. Диплом Н. Е. Введенского на степень доктора зоологии.

[illegible][illegible]

Рис. 6. Предложение Н. Е. Введенского о защите личной безопасности студентов, внесенное им в Совет Петербургского университета в 1905 г.

в 1887 г.

автоматическое путешествие
в 1887 г. в Англию и Францию.
литературным трудом и в Англии
и в Германии.

В 1884 г. изданы на русском
диссертация "Психический элемент
наша физиологическая деятельность
и нервная система" (издана в
СПб. в 1884 г. в издательстве
"Св. Синод") и книга "Психический
элемент нашей физиологической
деятельности" (издана в 1887 г. в
СПб. в издательстве "Св. Синод").

Известно, докторскую диссертацию
"О соотношении между психическим
и физиологическим элементом
наша физиологическая деятельность"
защитил в 1884 г. в Петербургском
Университете, где он и получил
звание доктора философии.

По оставлении кафедры физиологии
Н. М. Стороженко, он перешел
в 1889 г. на кафедру анатомии
и физиологии в Петербургском
Университете.

В 1902 г. он перешел на кафедру
физиологии в Петербургском
Университете, где он и работал
до своей смерти. В 1902 г. он
получил звание профессора
физиологии.

В 1902 г. он перешел на кафедру
физиологии в Петербургском
Университете, где он и работал
до своей смерти. В 1902 г. он
получил звание профессора
физиологии.

Рис. 7в. Третья страница автобиографии Н. Е. Введенского.

ПРИЛОЖЕНИЕ

К рис. 1.

Его Превосходительству г. Ректору Императорского
Петербургского университета

Окончившего курс четвертого класса
Вологодской Духовной Семинарии
Николая Введенского

Прошение

Желая поступить в число студентов Физико-математического факультета естественного отделения Императорского С. Петербургского Университета, имею честь просить Ваше Превосходительство сделать о сем надлежащее распоряжение, при чем представляю свидетельство мое от Вологодской Духовной Семинарии за № 630, свидетельство о моем рождении за № 4458, послужной список отца моего и копии с означенных документов.

Николай Введенский.

С. Петербург 1872 года Августа 8 дня.

Жительство имею: в С. Петербурге, на Петербургской стороне, по Кронвергскому проспекту, дом № 25 квартира № 2.

(ГИАЛО, ф. 14, св. 1188, д. 17311, 1872—1879 гг., л. 1).

К рис. 2.

Его Превосходительству Г. Ректору С. Петербургского Университета

Студента С. Петербургского Университета
Юридического факультета первого курса
Николая Введенского

Прошение

Личное мое знакомство с Университетом и размышления привели меня к решению изучать предпочтительно естественные науки, поэтому я обращаюсь к Вашему Превосходительству с просьбою о дозволении перейти мне в число студентов Физико-математического факультета естественного отделения.

Студент Николай Введенский.

Октября 1 дня
1872 года.

(ГИАЛО, ф. 14, св. 1188, д. 17311, 1872—1879 гг., л. 3).

На прошении резолюция Перечислить и помета По журн. 5 Октября 1872.

К рис. 3.

Его Превосходительству Г. Ректору С. Петербургского Университета

Бывшего студента этого университета
Николая Введенского

Прошение

Предварительный арест мой и привлечения меня к суду по политическому делу не дали мне возможность продолжать университетский курс по разряду естественных наук Физико-математического факультета, где я в то время находился на третьем курсе. Вчера, 23 января 1878 года, совершенно оправданный по суду от тяготившего надо мною обвинения, я прошу вновь принять меня в университет и дать мне возможность окончить прерванный арестом курс наук по тому же факультету.

Николай Введенский.

1878 года
Января 24 дня
Свид. на жительство выдано
10 Февр. 1878 г. по 15 Октября
1878 г. за № 215.

(ГИАЛО, ф. 14, св. 1188, л. 17311, 1872—1879 гг., л. 38).

На прошении резолюция Потребовав документы из подлежащего места, зачислить по внесении платы и помета 9 февраля 1878 года определено: зачислить Введенского вновь в студенты 3 курса разряда Естественных наук.

К рис. 4.

Диплом

Совет Императорского Санктпетербургского Университета сим объявляет, что Николай Евгеньев сын, Введенский, 27 лет от роду, Православного вероисповедания, поступив в число студентов сего Университета, выслушал полный курс наук по Естественному разряду Физико-Математического Факультета и оказал на испытаниях следующие познания: в Богословии, Анатомии человека, Физиологии животных, Зоологии, Минералогии, Геологии, Палеонтологии, Ботанике, Физике и Немецком языке — отличные, в Химии и Физической Географии — хорошие, за которые Физико-Математическим Факультетом, по представлении диссертации, признан достойным ученой степени Кандидата и, на основании 4 пункта § 42 общего устава Российских университетов, утвержден в этой степени Советом Университета 10 сентября 1879 года. Посему предоставляются Введенскому все права и преимущества, законами Российской Империи со степенью Кандидата соединяемые. В засвидетельствование чего дан сей диплом от Совета Императорского Санктпетбургского Университета, с приложением университетской печати.

Санктпетбург, 29 сентября 1879 года.

Ректор Императорского С.-Петербургского Университета, Доктор Естественных наук, Ординарный Профессор, Тайный Советник и разных орденов кавалер А. Бекетов.
Декан Физико-Математического факультета
Н. Меншуткин.

№ 7214

Секретарь по студенческим делам (подпись).

(ГИАЛО, ф. 14, св. 232, л. 7980, 1879—1922 гг., л. 7).

К рис. 5.

Диплом

Магистр Зоологии Николай Евгеньевич Введенский, по публичном защищении диссертации под заглавием: „О соотношениях между раздражением и возбуждением при тетанусе“, удостоен Физико-Математическим Факультетом Императорского С.-Петербургского Университета ученой степени Доктора Зоологии и утвержден в этой степени Советом Императорского С.-Петербургского Университета в заседании 19 Января 1887 года. — Г. Введенскому предоставляются все права и преимущества, законами Российской Империи со степенью Доктора соединяемые. В удостоверение чего от Совета Императорского С.-Петербургского Университета выдан Доктору Введенскому этот диплом с приложением университетской печати. С.-Петербург, 18 Октября 1889 года.

Ректор Императорского С.-Петербургского Университета, Доктор Философии, Ординарный Профессор, Действительный Статский Советник и разных орденов кавалер
М. Владиславлев.

Декан Физико-Математического Факультета, Доктор Агрономии, Заслуженный Ординарный Профессор, Действительный Статский Советник и разных орденов кавалер
А. Соколов.

Секретарь Совета М. Белозеров.

№ 1798

(ГИАЛО, ф. 14, св. 232, л. 7980, 1879—1922 гг., л. 2).

К рис. 6.

Имея в виду многочисленные случаи избияния, коим подвергались в дни, следующие за 9 января, студенты СПб. Университета, не подававшие к тому никакого повода и при совершенно спокойной обстановке на улицах, со стороны чинов полиции или неизвестных лиц под наблюдением и при содействии как полиции, так и представителей вооруженной силы, имея далее в виду, что и в настоящее время случаи исходящих от подобных лиц угроз не прекращаются, Совет СПб. Университета считает своим нравственным долгом обратить внимание на подобное возмутительное явление, могущее сделаться опасным прецедентом как для жизни университетской, так и общественной, и поэтому обращается к г. Мин[истру] Народ[ного] Просв[ещения] с покорнейшей просьбой: повергнуть на Высочайшее имя ходатайство его о всестороннем расследовании имевших место случаев этого рода, с приглашением к участию в этом расследовании представителей от Совета

СПб. Университета и о принятии мер к охранению личной безопасности студентов на будущее время.

Проф. Н. Введенский.

4 февраля 1905 г.

(ГИАЛО, ф. 14, св. 1138, д. 16323, 1905 г., л. 11—11 об.).

К рис. 7а—7в.

Николай Евгеньевич Введенский. Родился в 1852 г. в Вологодской губ., сын сельского священника. Среднее образование получил в Вологодской семинарии. По окончании здесь общеобразовательных классов, он в 1872 г. поступил в число студентов С. Петербургского университета по разряду естественных наук. Осенью 1874 года он был арестован и содержался в одиночном заключении больше 3 лет; это время было посвящено им систематическим научным занятиям и изучению новых языков, насколько позволяли данные условия. В феврале 1878 года он был оправдан по суду (в известном большом процессе по пропаганде) и тотчас же был опять принят в университет, где и окончил курс в 1879 году. Будучи студентом последнего курса, он начал заниматься в лаборатории проф. И. М. Сеченова, и за это время им было открыто влияние света на рефлекторную раздражительность. Сообщение об этих опытах появилось в бюллетенях Академии Наук за 1879 г.; тогда же он изучал механизм и иннервацию дыхания у лягушки. Обе эти работы были удостоены Университетом премии в память первого Съезда естествоиспытателей, присуждаемой за оригинальные студенческие работы. Это предредило будущую его деятельность.

По окончании курса он был тотчас же определен исправляющим должность консерватора при зоотомическом кабинете, а затем получил освободившуюся должность лаборанта при физиологической лаборатории. Благодаря оставлению при университете, он избежал административного удаления из Петербурга, являвшегося тогда неизбежным коррективом к оправдательным приговорам суда, и числился в течение 5 лет лишь под „негласным“ надзором полиции. Это обстоятельство не препятствовало научным занятиям и даже заграничным поездкам. Исполняя в течение учебного года обязанности ассистента и работая под руководством проф. Сеченова, он летом совершал на сбережения из своих заработков поездки за границу и провел в германских универ[ситетах] летние семестры 1881, 1882, 1884 и 1887; здесь он занимался специальными исследованиями в лабораториях Гейденгайна, Дюбуа-Реймона, Кронеккера, Гоппе-Зейлера и Баумана. В дополнение к этому в 1887 г. совершил образовательное путешествие для ознакомления с физиологическими лабораториями в Австрии и Швейцарии.

В 1884 г. защитил магистерскую диссертацию „Телефонические исследования над электрическими явлениями в мышечных и нервных аппаратах“ (оттиск из „Трудов СПб. Общ. Естествоисп.“, т. XV) и начал чтение лекций в качестве приват-доцента в С. Петербургском университете; еще раньше, в 1883 г., начал чтение лекций на Высших женских курсах, где проф. Сеченов передал ему половину общего курса физиологии, и читал здесь до 1889, когда физиология была исключена министром народного просвещения из круга наук этого учебного заведения.

В январе 1887 защищал докторскую диссертацию „О соотношениях между раздражением и возбуждением при тетанусе“ (то же, но без немецкого резюме в „Записках Академии Наук“, т. LV, приложение 3-ье, 1886).

По оставлении кафедры физиологии в С. Петерб[ургском] университете И. М. Сеченовым он был избран и определен на эту кафедру в 1889 экстраординарным профессором, а с 1895 ординарным.

В 1902 г., когда было [не разобр.] разрешено министром народн[ого] просвещения снова преподавание физиологии на Высших женских курсах (после тринадцатилетнего перерыва), он был опять приглашен к чтению здесь курса. С открытием Психо-Неврологического института в 19.. он взял на себя здесь чтение двух лекций в неделю.

В настоящее время состоит председателем Биологического отделения в Общ[естве] Охранения Народного Здравия, членом Совета при С. Петербургском Обществе Естествоиспытателей и совещательн. членом в Обществе психиатров. В 1908 г. избран...

(Архив Академии Наук СССР, ф. 749, оп. 4, № 24).

СОДЕРЖАНИЕ

	Стр.
Памяти Николая Евгеньевича Введенского. — К. Быков	135
М. И. Виноградов. Научная деятельность Н. Е. Введенского и ее значение для развития павловской физиологии	137
И. А. Аршавский. Значение учения Н. Е. Введенского в разработке проблем эволюционной и возрастной физиологии	160
Л. Л. Васильев. Электронаркоз и его теория в свете учения Н. Е. Введенского о парабозе	171
Д. С. Воронцов. О торможении нервного импульса анодом и усилении его катодом кратковременного тока	179
Н. В. Голиков. Учение Н. Е. Введенского о возбуждении и торможении и его дальнейшее развитие	194
В. Е. Делов и В. И. Филистович. Пессимальное торможение депрессорного эффекта	206
Е. К. Жуков, А. М. Думова и С. М. Верещагин. К вопросу о центрально-нервных механизмах контрактур	217
Д. Г. Квасов. Новые данные о функциональной устойчивости нервной системы и мышц	226
Л. В. Латманисова. О физиологических механизмах тетанизованного одиночного сокращения	235
Ю. М. Уфлянд. Перестройка иннервации антагонистических мышц	247
П. Г. Терехов. Из материалов к биографии Н. Е. Введенского	258

Подписано к печати 13/V 1952 г. М-29343. Бумага 72×108/16. Бум. л. 45/8.
 Печ. л. 12.67 + 2 вклейки. Уч.-изд. л. 13. Тираж 4500. Зак. № 316.

1-я тип. Изд-ства Академии Наук СССР, Ленинград, В. О., 9 линия, дом 12.

