



Объ отношеніи между возбудимостью и проводимостью нервовъ.

Приватъ-доцента Д. Полумордвинова.

(Предварительное сообщеніе).

Вопросъ объ отношеніи между возбудимостью и проводимостью нервовъ, принадлежащій къ числу основныхъ вопросовъ въ общей нервной физиологіи, долгое время считался рѣшеннымъ въ одномъ, опредѣленномъ смыслѣ. Это рѣшеніе можетъ быть формулировано словами Германа, который говоритъ слѣдующее.

„Во время проведенія раздражительный процессъ постоянно повторяется; каждая частица нерва приходитъ въ одинаковое состояніе, все равно будетъ ли она приведена въ раздраженное состояніе раздражительнымъ процессомъ, распространяющимся вдоль нерва, или же внѣшнимъ раздраженіемъ, приложеннымъ непосредственно къ ней.... Нервная проводимость съ этой точки зрѣнія есть ничто иное, какъ преемственная передача раздраженія отъ частички къ частичкѣ, а потому можетъ быть принята, какъ уже нами много разъ и дѣлалось, за процессъ тождественный съ распорядженіемъ раздражительнаго процесса вдоль нерва. Непосредственно съ этимъ связано представленіе, что каждый раздраженный нервный элементъ дѣйствуетъ раздражающимъ образомъ на сосѣдніе, на подобіе внѣшняго раздражителя“.

Такого взгляда придерживаются и въ настоящее время многіе физиологи.

Но приблизительно въ 70-хъ годахъ появился и началъ быстро развиваться другой взглядъ, который теперь вполне сформировался въ опредѣленную доктрину, борящуюся, и, надо сказать, не безъ успѣха, по крайней мѣрѣ, внѣшняго съ тѣмъ что указаннымъ старымъ ученіемъ.

Сущность новаго взгляда сводится къ признанію за возбудимостью и проводимостью двухъ свойствъ нервовъ, независимыхъ другъ отъ друга, могущихъ измѣняться не только безъ всякаго параллелизма, но даже въ противоположныхъ направленіяхъ; по этому ученію, существуютъ состоянія нервовъ, когда одно изъ свойствъ, именно проводимость, измѣняется въ смыслѣ пониженія до полного исчезанія, между тѣмъ какъ возбудимость того же самаго участка нерва остается очень мало измѣненной, и даже въ нѣкоторыхъ случаяхъ повышенной.

Мои собственные изслѣдованія, касающіяся вопроса о взаимномъ отношеніи этихъ двухъ основныхъ свойствъ нервовъ, далеко еще не закончены; въ послѣднее время я долженъ былъ ихъ прервать и перенести на осень, такъ какъ работа на нервахъ перезимовавшихъ лягушекъ, какъ извѣстно, связана съ вмѣшательствомъ различнаго рода осложняющихъ вліяній, могущихъ затемнить истинный смыслъ наблюдаемыхъ явленій. Въ настоящее время я позволяю себѣ предложить вниманію общества нѣкоторыя соображенія, касающіяся тѣхъ фактовъ, которые положены въ основу ученія о раздѣльности проводимости и возбудимости нервовъ.

Всѣ изслѣдованія, довольно многочисленныя, говорящія за независимость проводимости отъ возбудимости, дали результаты, которые, въ сущности, сводятся къ двумъ фактамъ.

Первый фактъ, представляющій собою чрезвычайно рѣзко выраженное явленіе, которое наступаетъ съ большимъ постоянствомъ, и потому легко поддается провѣркѣ, добыть опыта-ми съ вліяніемъ на нервъ алкоголя, ээира, хророформа и

нѣкот. другихъ веществъ. (Czpilmann и. Luchsinger, Gad и. Sawyer, Efron, Piotrovsky, и др.). За типъ изслѣдованій этого рода я приведу опыты съ этильнымъ алкогелемъ; подъ вліяніемъ его явленіе, о которомъ будетъ рѣчь, наступаетъ съ большей легкостью, почему алкоголь и употреблялся всего чаще для данной цѣли.

Берутъ лягушечью лапку съ отпрепарованнымъ сѣдалищнымъ нервомъ; часть нерва помѣщаютъ въ камеру, состоящую изъ стеклянной трубочки, сообщающейся съ резервуаромъ для алкоголя; оба отверстія трубочки замазываются каолиномъ, смѣшаннымъ съ фізіологическимъ растворомъ паваренной соли. До введенія алкоголя опредѣляется возбудимость нерва въ двухъ пунктахъ: въ части нерва, помѣщающейся въ камерѣ, и въ центральномъ отрѣзкѣ нерва; возбужденіе, въ послѣднемъ случаѣ, прежде чѣмъ дойти до периферическаго отрѣзка нерва и мышцы, пройдетъ черезъ участокъ нерва, на которомъ должно сказаться дѣйствіе алкоголя. Когда возбудимость опредѣлена, вводятъ алкоголь, обыкновенно разведенный, (при другой постановкѣ пропускаютъ воздухъ съ парами алкоголя) и трубочку, служащую для введенія алкоголя также замазываютъ.

Слѣдя чрезъ опредѣленные промежутки времени за состояніемъ возбудимости въ обоихъ указанныхъ пунктахъ, находятъ, что нерѣдко въ началѣ дѣйствія алкоголя возбудимость и тутъ и тамъ растетъ; но это повышеніе бываетъ не всегда, и, если оно имѣется, то оно незначительно и непродолжительно; затѣмъ возбудимость начинаетъ падать и быстро, внезапно даже, въ чемъ согласны всѣ авторы, развивается слѣдующее очень характерное явленіе: раздраженіе всякой силы, напр. при надвинутыхъ катушкахъ, приложенное къ центральному концу, остается безъ эффекта, мышца не сокращается, между тѣмъ какъ при раздраженіи части нерва, подвергнутой дѣйствію алкоголя, эффектъ не исчезаетъ; возбудимость въ этомъ пунктѣ чаще всего бываетъ нѣсколько по-

ниженной, но иногда, согласно показаніямъ Sawyer'a, Piotrowsky, Gad'a, она является повышенной.

Отсюда было выведено заключеніе, что нервъ, подъ вліяніемъ алкоголя, сохранивъ свою возбудимость, теряетъ способность проводить возбужденія, доходящія до него съ центрального отрѣзка нерва. Само собою разумѣется, что опытъ, истолкованный такимъ образомъ, можетъ быть употребленъ лишь какъ несомнѣнное доказательство раздѣльности обоихъ свойствъ нерва проводимости и возбудимости.

Эти опыты были мною повторены. Прежде чѣмъ перейти къ ихъ изложенію, я долженъ указать на одинъ темный пунктъ, имѣющійся въ выводѣ, сдѣланномъ на основаніи опытовъ съ алкоголемъ, хлороформомъ и пр. Раздраженіе центрального конца сильными токами, при надвинутыхъ катушкахъ саннаго аппарата и одномъ элементѣ Даніэля въ цѣпи, не доходить до мышцы, между тѣмъ какъ часть нерва, подвергнутая дѣйствию одного изъ указанныхъ веществъ, сохранила свою возбудимость. Последнее выраженіе обозначаетъ, что при раздраженіи нерва въ какомъ-нибудь пунктѣ измѣненнаго участка, наступаетъ мышечное сокращеніе. Но вѣдь этотъ фактъ указываетъ на сохраненіе не только возбудимости, но и *проводимости* нерва, потому что какимъ же образомъ возбужденіе, начавшись на мѣстѣ приложенія раздражителя, достигнетъ до периферическаго, нормальнаго участка нерва, если лежащій на пути измѣненный кусокъ нерва уже не въ состояніи проводить возбужденія? Да и говоря вообще, какъ можемъ мы судить о возбудимости нерва, разъ онъ лишенъ проводимости?

Толкованіе, данное описаннымъ опытамъ, я принужденъ считать совершенно непонятнымъ. Значеніе ихъ сводится, по моему мнѣнію, къ признанію факта, что нервъ, подвергшійся дѣйствию алкоголя, и сохранившій свою возбудимость и проводимость, не въ состояніи тѣмъ не менѣе передавать возбужденія, идущія съ центрального конца, даже вызванныя дѣйствиемъ сильнѣйшаго раздражителя. Какимъ же образомъ

связать эти два явленія? Отвѣтъ на этотъ вопросъ я стараюсь дать на основаніи своихъ опытовъ.

Помимо того, я не могъ не обратить вниманія на тѣ противорѣчія, какія имѣются въ литературѣ относительно состоянія возбудимости части нерва, подвергающейся дѣйствию алкоголя, въ моментъ, когда раздраженія центрального конца перестаютъ вызывать сокращеніе мышцъ. По мнѣнію однихъ, какъ я только что указывалъ, потеря проводимости можетъ наблюдаться даже тогда, когда возбудимость нерва повышена, по мнѣнію другихъ, подобнаго состоянія не наблюдается: потеря проводимости во всѣхъ безъ исключенія случаяхъ связана съ пониженіемъ возбудимости изслѣдуемаго участка нерва. Въ скоромъ времени я убѣдился, что результатъ существенѣйшимъ образомъ зависитъ отъ того, въ какомъ пунктѣ измѣннаго алкоголемъ участка нерва опредѣляется возбудимость.

Я изслѣдовалъ возбудимость участка нерва, длиною около 3 сант., подвергаемаго дѣйствию алкоголя, въ трехъ пунктахъ. Опредѣливъ ее съ помощью размыкательныхъ ударовъ всегда одного направленія, (я бралъ восходящее направленіе), я вводилъ въ камеру алкоголь различныхъ разведеній. Начиная съ того момента, когда раздраженіе центрального конца при надвинутыхъ катушкахъ перестало вызывать мышечное сокращеніе, въ возбудимости трехъ пунктовъ нерва происходило измѣненіе, обнаруживавшее строгую опредѣленность: въ пунктѣ, лежащемъ около центрального конца она очень сильно падала, доходя при продолжающемся дѣйствию алкоголя до 0, въ среднемъ пунктѣ пониженіе было менѣе значительно, и всего болѣе сохранялась возбудимость въ третьемъ пунктѣ около периферическаго отрѣзка нерва, оставаясь всетаки пониженной.

Принимая во вниманіе то обстоятельство, что возбудимость во всѣхъ пунктахъ должна претерпѣть одни и тѣже измѣненія, такъ какъ по отношенію къ дѣйствию алкоголя указанные пункты находятся въ однихъ и тѣхъ же условіяхъ, я заключаю, что подъ вліяніемъ алкоголя произошли какія-то нарушенія въ проводимости нерва.

Если мы будемъ изслѣдовать средній пунктъ и подыщемъ такую силу раздраженія, при которой наступаетъ минимальное сокращеніе мышцы, то мы легко убѣдимся, что найденная сила тока не пригодна ни для периферическаго пункта, ни для центральнаго; въ первомъ случаѣ она окажется слишкомъ большой и вызоветъ уже не минимальный эффектъ, а во второмъ—недостаточной.

Между тѣмъ разница въ условіяхъ при раздраженіи всѣхъ пунктовъ сводится лишь къ неодинаковой длинѣ измѣненныхъ алкоголемъ отрѣзковъ нерва, которые предстоитъ въ каждомъ случаѣ пройти возбужденію отъ мѣста раздраженія до периферической неизмѣнной части нерва. Отсюда я заключаю, что возбужденіе, соотвѣтствующее опредѣленной силѣ раздраженія, въ состояніи пройти лишь черезъ опредѣленной же длины участокъ, причемъ, проходя этотъ послѣдній, оно претерпѣваетъ постоянное угасаніе; далѣе оно окончательно гаснетъ; если сила раздраженія уменьшится, то пунктъ угасанія приблизится къ мѣсту раздраженія, если, напротивъ, она увеличится, то длина приходимаго возбужденіемъ участка нерва возрастетъ; говоря болѣе обще, чѣмъ длиннѣе часть нерва, измѣненная алкоголемъ, тѣмъ большей силы требуется раздраженіе, чтобы вызвать мышечное сокращеніе.

Съ этой точки зрѣнія становится понятнымъ указанное разногласіе въ опредѣленіи возбудимости въ моментъ потери проводимости.

Все зависитъ отъ того, въ какомъ пунктѣ опредѣлялась возбудимость. Не будучи еще знакомъ съ постановкой опытовъ Sawyer'a и др., находившихъ повышенную возбудимость нерва при полной потерѣ проводимости, я предположилъ, что они измѣряли возбудимость въ части нерва, очень близко лежащей къ периферическому, неизмѣнному участку нерва; и въ дѣйствительности оказалось, что они помѣщали внутренніе электроды вплоть около конца камеры, обращеннаго къ мышцѣ¹⁾.

¹⁾ При этихъ условіяхъ кромѣ того весьма трудно быть увѣреннымъ въ отсутствіи вмѣшательства петель тока.

Итакъ, я говорилъ, что раздраженіе, приложенное въ среднемъ пунктѣ, способное вызвать минимальное сокращеніе мышцы, перенесенное на центральный пунктъ не обнаружитъ теперь никакого дѣйствія; но это не значить, что въ данномъ случаѣ возбужденіе не возникаетъ; оно возникаетъ и распространяется по нерву, но лишь на прежней длины участкѣ; но такъ какъ теперь часть нерва, лежащая между раздражающими электродами и периферическимъ отрѣзкомъ нерва, удлинилась, то возбужденіе гаснетъ не дойдя до этого послѣдняго. За это говорить слѣдующій опытъ.

Я отпрепаровывалъ сѣдалищный нервъ и одну изъ вѣтокъ отходящую въ верхнемъ его отдѣлѣ и направляющуюся къ мышцамъ; вмѣстѣ съ вѣткой, отпрепарованной по возможности на большемъ протяженіи, я вырѣзалъ часть мышцъ.

Помѣстивъ нервъ въ параффиновую камеру и выведя наружу нервную вѣтку съ кусочкомъ мышцъ, которыя я помѣщалъ на стеклянную платформочку, придѣланную сбоку камеры, я закрывалъ эту послѣднюю стеклянной крышкой и замазывалъ всѣ отверстія и щели каолиномъ. Затѣмъ находилъ минимальныя силы тока, при которыхъ получаютъ сокращенія мышцъ лапки и вырѣзанныхъ мышцъ; обыкновенно находимыя силы раздраженія были очень близки. Введя въ камеру алкоголь, я слѣдилъ обычнымъ порядкомъ за сокращеніемъ тѣхъ и другихъ мышцъ.

Оказалось, что въ то время, когда раздраженіе центрального конца при надвинутыхъ катушкахъ не вызывало уже сокращенія мышцъ лапки, въ вырѣзанныхъ мышцахъ наблюдалось сокращеніе при разстояніи спиралей около 200 мил., а при 100 милл. къ размыкательному сокращенію присоединялось и замыкательное. При дальнѣйшемъ дѣйствиіи алкоголя сокращеніе исчезало и здѣсь. Такимъ образомъ, нервъ, подвергнутый дѣйствию алкоголя, обнаруживаетъ измѣненіе своихъ свойствъ, выражающееся между прочимъ тѣмъ, что возбужденіе, распространяющееся по нерву, гаснетъ по его длинѣ; въ нормальныхъ нервахъ такого явленія не наблюдается: здѣсь возбужденіе идетъ по нерву безъ замѣтнаго уменьшенія; существуетъ

въ этомъ отношеніи даже противоположный взглядъ. Сопоставляя оба указанные опыта, я считаю себя въ правѣ утверждать, что въ тѣхъ случаяхъ, когда раздраженіе центрального конца не вызываетъ сокращенія мышцъ лапки, въ участкѣ нерва, измѣненномъ подъ вліяніемъ алкоголя, процессы возбужденія тѣмъ не менѣе развивается; возбужденіе распространяется, постепенно угасая, на участокъ нерва извѣстной длины, которая бываетъ различна въ зависимости отъ силы раздраженія. Здѣсь дѣло идетъ *объ измѣненіи проводящей способности нерва, но не о потерѣ ея.*

На основаніи приведенныхъ фактовъ, я прихожу къ заключенію, что опыты съ алкоголемъ, а слѣдовательно и другими веществами, обнаруживающіе одновременное измѣненіе обоихъ основныхъ свойствъ нервовъ, не могутъ быть употреблены въ качествѣ доказательства независимости проводимости и возбудимости.

Второй фактъ, лежащій въ основѣ разбираемаго ученія, добытъ опытами съ углекислотой, произведенными впервые „Грюнгагеномъ“; позднѣе къ нимъ присоединились изслѣдованія съ окисью углерода.

Часть нерва, подвергнутая дѣйствию углекислоты, обнаруживаетъ замѣтное пониженіе возбудимости, въ то время какъ она проводитъ возбужденія, возникающія въ центральномъ концѣ нерва при прежней силѣ раздраженія.

Собственно говоря, подобные опыты имѣли бы значеніе неопровержимаго доказательства въ пользу раздѣльности обоихъ свойствъ нерва, если бы они могли установить фактъ полной потери возбудимости при сохраненной проводимости. Подобнаго явленія однако до сихъ поръ не наблюдалось и еще вопросъ, возможно ли такое состояніе. Въ послѣдніе годы, правда, было сдѣлано указаніе Герценомъ, но самъ авторъ въ слѣдующихъ работахъ абсолютную невозбудимость долженъ былъ замѣнить терминомъ „относительной“, что совершенно измѣняетъ дѣло. При той постановкѣ, которая примѣнялась въ группѣ соотвѣствующихъ работъ, когда изслѣдованіе

ограничивалось исключительно качественной стороной явления, результаты опытовъ не приобрѣли сколько-нибудь достаточной убѣдительности. И дѣйствительно, если часть нерва съ пониженной возбудимостью оказывается способной проводить возбужденія, вызванныя болѣ слабыми раздраженіями, съ центральнаго конца, прежде всего возникаетъ вопросъ, не имѣется ли здѣсь дѣло съ уменьшеніемъ скорости проведенія; въ въ послѣднемъ случаѣ опытъ не только не говоритъ хоть самымъ отдаленнымъ образомъ за раздѣльность возбудимости и проводимости, но долженъ быть употребленъ противъ признанія такого взгляда, какъ доказывающій параллелизмъ между указанными свойствами нерва.

Подобнаго рода опыты должны быть непременно связаны съ мѣрительными приѣмами изслѣдованія.

Въ работѣ Піотровскаго мы имѣемъ единственное изслѣдованіе, гдѣ были сдѣланы опредѣленія скорости проведенія до и послѣ дѣйствія алкоголя и углекислоты.

Къ сожалѣнію, въ этой работѣ было несоблюдено одно основное правило, указанное еще Гельмгольцемъ, какъ обязательное для всѣхъ опредѣленій, производимыхъ въ данномъ направленіи, когда имѣютъ дѣло помимо нерва еще съ мышцей. Піотровскій производилъ измѣренія скорости проведенія слѣдующимъ образомъ. На нервно-мышечномъ препаратѣ онъ раздражалъ нервъ въ одномъ пунктѣ, причемъ начало раздраженія отмѣчалось сигналомъ Дергеа. Сокращеніе мышцы записывалось на Мареевскомъ барабанѣ; скорость движенія опредѣлялась, какъ обычно, камертономъ. Записавъ кривую при нормальныхъ условіяхъ, онъ подвергалъ часть нерва дѣйствию того или другого вещества, и снова получалъ кривую. Сравнивая соотвѣтствующія кривыя, онъ опредѣлялъ по общеизвѣстнымъ правиламъ скорость проведенія по нерву.

Промежутокъ времени, протекшій между началомъ раздраженія и подъемомъ кривой состоитъ изъ времени проведенія возбужденія по нерву и скрытаго періода раздраженія мышцы.

Само собою разумѣется, что лишь въ тѣхъ случаяхъ, гдѣ латентный періодъ мышцы остается однимъ и тѣмъ же, находимыя разницы въ началѣ подъема кривой указываютъ на различную скорость распространения возбужденія по нерву. Латентный періодъ мышцъ однако измѣняется при различныхъ условіяхъ, какъ измѣненія температуры, утомленіе и, что имѣетъ особенно важное значеніе въ данномъ случаѣ, при раздраженіяхъ различной силы; чѣмъ выше мышечная кривая, тѣмъ, при равныхъ прочихъ условіяхъ, короче скрытый періодъ раздраженія. Поэтому-то Гельмгольцъ указалъ, что сравниваться могутъ лишь мышечныя кривыя одинаковой высоты; для этой цѣли приходится пользоваться или максимальными раздраженіями, или выбирать такія силы, при которыхъ съ обояхъ пунктовъ нерва получаютъ записи одной и той же высоты.

Приведенныя въ работѣ Піотровскаго мышечныя кривыя представляютъ громадныя различія въ высотѣ; полученныя послѣ дѣйствія алкоголя кривыя ниже сравниваемыхъ нормальныхъ въ 3 раза. При подобныхъ условіяхъ, измѣренія, произведенныя даже на одномъ и томъ же нормальномъ нервѣ, всегда обнаружатъ болѣе позднее поднятіе мышечной кривой въ одномъ случаѣ, именно въ томъ, гдѣ величины мышечнаго сокращенія окажется меньше; это запаздываніе будетъ имѣть въ своей основѣ не замедленіе проведенія по нерву ¹⁾, а удлинненіе латентнаго періода мышцы.

Паденіе скорости проведенія съ 23,9 метровъ на 1,44 метра, о которомъ говоритъ авторъ, имѣетъ своимъ происхожденіемъ именно это послѣднее условіе. Мои опредѣленія, произведенныя при помощи міографа Гельмгольца, говорятъ другое, какъ это видно на демонстрируемыхъ кривыхъ.

¹⁾ Существуетъ помимо того указанія, что при уменьшеніи силы раздраженія уменьшается и скорость проведенія по нерву.

Я имѣю въ виду при возобновленіи изслѣдованій воспользоваться маятниковымъ міографомъ Фикка, съ замѣной закопченной поверхности поверхностью другого свойства, позволяющей дѣлать гораздо болѣе точные отчеты. Детальное изложеніе опытовъ и взглядовъ, къ которымъ я пришелъ на основаніи включенія мѣрительныхъ приѣмовъ изслѣдованія, мною будетъ сдѣлано въ подробномъ сообщеніи.
