

Объ измѣненіи скорости проведенія въ нервѣ при развитіи парабіоза.

Прив.-доц. Д. Полумордвинова.

I.

Общая нервная физиологія до сихъ поръ считается съ свособразнымъ ученіемъ о раздѣльности основныхъ свойствъ нервовъ, по которому можно измѣнить одно изъ свойствъ, не измѣняя другого, какъ напр. уничтожить проводимость, сохранивъ возбудимость.

Въ развитіи этого ученія весьма существенная роль принадлежитъ небольшому и простому опыту *Грюнгагена*, изучавшаго дѣйствіе углекислоты на вырѣзанный нервъ лягушки. Подвергая вліянію углекислоты часть нерва, Грюнгагенъ ¹⁾ нашель, что возбудимость въ наркотизируемомъ участкѣ замѣтно падала, между тѣмъ какъ при раздраженіи центральнаго конца сокращенія продолжали получаться при прежнихъ силахъ тока.

Такимъ образомъ, *проводимость нерва нисколько не измѣнялась оттого, что нервъ на известномъ протяженіи дѣлался менѣе возбудимымъ.*

Предположенія о независимости проводимости и возбудимости высказывались и до Грюнгагена (*Мункъ*, *Эрбъ*,

¹⁾ *Grünhagen. Versuche über intermittirende Nervenreizung. Pflüger's Archiv Bd. 6. p. 180 1872.*

Шиффъ), но они не казались достаточно убѣдительными, такъ какъ были построены на слишкомъ шаткихъ основаніяхъ. Опытъ Грюнгагена явился тѣмъ, чего какъ разъ имъ не доставало. Съ этого момента раздѣльность основныхъ свойствъ нерва фигурируетъ уже какъ ученіе, основанное на фактическомъ матеріалѣ, допускающемъ провѣрку опытнымъ путемъ.

Послѣ Грюнгагена вопросомъ о взаимномъ отношеніи возбудимости и проводимости занялись *Шпильманъ* и *Люкзингеръ* ¹⁾. Не лишнее замѣтить, что свой опытъ Грюнгагенъ описалъ въ нѣсколькихъ строкахъ въ видѣ прибавленія въ другой работѣ, причемъ не было дано никакихъ цифровыхъ указаній, по которымъ можно было бы судить о степени выраженности описанныхъ авторомъ измѣненій.

Ш. и Л. поставили изслѣдованіе болѣе широко; помимо углекислоты они изучили дѣйствіе алкоголя, эфира, хлороформа и амміака. Подъ вліяніемъ всѣхъ этихъ веществъ въ нервѣ обнаружались одни и тѣже измѣненія, лишь наступавшія то раньше то позже, смотря по натурѣ вещества, употреблявшагося для наркотизированія.

Авторы подтвердили наблюденіе Грюнгагена; дѣйствительно, подъ вліяніемъ какъ углекислоты, такъ и остальныхъ перечисленныхъ веществъ, въ нервѣ наступало паденіе возбудимости наркотизируемаго участка, при неизмѣненной проводимости его, или, вѣрнѣе, при неизмѣненной возбудимости центрального конца нерва; но это измѣненіе, названное ими Грюнгагенскимъ феноменомъ, оказалось лишь частью, именно начальной стадіей, наименѣе рельефной, весьма типическаго и рѣзко выраженнаго измѣненія, наступавшаго при дальнѣйшемъ дѣйствіи всѣхъ изслѣдованныхъ веществъ, не исключая и углекислоты.

¹⁾ *Szpilman und Luchsinger. Zur Beziehung von Leitungs- und Erregungsvermögen der Nervenfasern. Pflüger's Archiv Bd 24 p. 347. 1881.*

Это измѣненіе, или 2-я фаза наркоза выражалась тѣмъ, что возбудимость центральнаго конца нерва послѣ незначительнаго пониженія *внезапно* падала до 0, т. е. при надвинутой спирали саннаго аппарата тетанизирующій токъ уже не вызывалъ мышечныхъ сокращеній; между тѣмъ въ наркотизируемомъ участкѣ возбудимость сохранялась сравнительно еще на высокихъ цифрахъ.

Ш. и Л. не видѣли въ этомъ фактѣ доказательства независимости проводимости отъ возбудимости; они объясняли это иначе и объ ихъ взглядѣ на сущность явленій я буду говорить ниже.

Описанное авторами измѣненіе настолько постоянно и настолько рѣзко выражено, что оно было подтверждено всѣми послѣдующими изслѣдователями.

Часть этихъ послѣднихъ однако не удовлетворилась даннымъ авторами объясненіемъ; въ ихъ глазахъ опытъ получилъ значеніе убѣдительнѣйшаго доказательства раздѣльности обоихъ основныхъ свойствъ нервнаго волокна; по ихъ мнѣнію опытъ говоритъ за то, что въ нервѣ возможно состояніе, когда возбужденіе не проводится, не смотря на сохраненную возбудимость.

Грюнгагеновскій феноменъ по своей малой выраженности отошелъ послѣ появленія работы Ш. и Л. на второй планъ и новое ученіе стало опираться главнымъ образомъ на указанное измѣненіе нерва.

Вплоть до послѣдняго времени разбираемое ученіе не приобрѣло никакихъ новыхъ доказательствъ; были правда попытки подкрѣпить его новыми фактами, но эти попытки, принадлежащія послѣднему времени, оказались неудачными; я позволю себѣ коснуться ихъ сейчасъ же, хоть и въ ущербъ послѣдовательности изложенія, чтобы въ дальнѣйшемъ имѣть дѣло исключительно съ матеріаломъ несомнѣнной фактической достовѣрности.

Герценъ ¹⁾ нашелъ, что *хлоралоза* представляетъ собой такое средство, при помощи котораго можно сдѣлать нервъ совершенно невозбудимымъ, въ то время какъ проведеніе возбужденія съ центральнаго конца остается ненарушеннымъ. Однако *Введенскій* ²⁾ самымъ неопровержимымъ образомъ показалъ, что такого измѣненія въ дѣйствительности никогда не наступаетъ; хлоралоза дѣйствуетъ также, какъ и другія наркотизирующія вещества, вызывая тѣже самыя стадіи наркоза, но ея дѣйствіе въ высшей степени медленно; приходится ждать часами. Наблюденіе Герцена ошибочно, такъ какъ имъ были допущены крупныя дефекты въ постановкѣ опыта.

Нѣсколько позднѣе тоже самое было высказано *Боруттау* ³⁾.

Сказанное надо повторить и относительно болѣе поздней работы *Гертля* ⁴⁾. Дѣйствуя на нервъ дистиллированной водой и анизотоническими растворами поваренной соли, Г. нашелъ, что возбудимость исчезаетъ совершенно, въ то время какъ проводимость можетъ оставаться неизмѣнной.

Подобно Герцену, Гертль становится въ ряды защитниковъ ученія о раздѣльности проводимости и возбудимости.

Работа Гертля была провѣрена въ лабораторіи *Введенскаго Денемаркомъ* ⁵⁾. Указанія Г. не подтвердились.

¹⁾ *Herzen*. Ist die negative Schwankung ein unfehlbares Zeichen der physiologischen Nerventätigkeit? Centralbl. f. Physiol. 1899. p. 455.

²⁾ *Введенскій*. Die fundamentalen Eigenschaften des Nerven unter Einwirkung einiger Gifte. Pflüger's Arch. Bd. 82 1900.

³⁾ *Boruttau*. Die Actionsströme und die Theorie der Nervenleitung. Pflüger's Arch. Bd. 84. p. 325 1900.

⁴⁾ *Hirtl*. Ueber den Einfluss von Wasser und anisot. Kochsalzlösungen auf die Grundfunctionen der quergestreiften Muskelsubstanz und der motorischen Nerven. Engelmann's Archiv. p. 65. 1903.

⁵⁾ *Денемаркъ*. Вліяніе дистиллированной воды на функціи нерва. Работы физиологической лабораторіи С-Петерб. Университета. 1906.

Подобно множеству химическихъ агентовъ, самыхъ разнообразныхъ, вода вызываетъ въ нервѣ развитіе парабіотическаго состоянія, причемъ повторяются тѣже стадіи, что и при дѣйствіи собственно паротизирующихъ веществъ. Типическимъ образомъ исчезаетъ эффектъ раздраженія центральнаго конца, исчезаетъ проводимость, въ то время какъ раздраженіемъ измѣненнаго водой участка нерва еще можно вызвать сокращеніе мышцы.

Какъ видно, въ обоихъ случаяхъ авторами были описаны состоянія нерва, представляющія собой ничто иное, какъ Грюнхагеневскій феноменъ, доведенный до высшей степени выраженности; но заявленія о существованіи такого состоянія въ нервѣ оказались ошибочными.

Послѣ работы Шпильмана и Люэзингера появился цѣлый рядъ изслѣдованій.

Спустя 2 года, независимо отъ Ш. и Л. *Вериго*, для котораго предыдущая работа осталась неизвѣстной, нашелъ, что пропусканіе черезъ нервъ постоянного тока вызываетъ типическую картину измѣненій, состоящую изъ двухъ фазъ.

Если пропускать токъ въ нисходящемъ направленіи и опредѣлять возбудимость нерва въ двухъ пунктахъ: *a* въ межполюсномъ участкѣ и *b* во вѣщполюсномъ около катода, то послѣ повышенія, характернаго для катэлектротонической области, возбудимость въ пунктѣ *b* возвращается къ нормѣ и затѣмъ дѣлается даже ниже нормальной, въ то время какъ возбудимость въ межполюсномъ участкѣ остается безъ рѣзкихъ перемѣнъ; это часть картины очевидно соответствуетъ первой фазѣ наркоза Ш. и Л.

При дальнѣйшемъ пропусканіи тока, возбудимость въ пунктѣ *a* внезапно исчезаетъ; возбудимость же катэлектрото-

¹⁾ *Verigo*. Die secundären Erregbarkeitsänderungen an der Cathode eines andauernd polarisirten Froschnerven. Pflüger's Archiv Bd. 31. p. 417 1883.

ническаго участка сохраняется, хотя бываетъ всегда пониженной; эта фаза измѣненій нерва, характеризующаяся внезапнымъ исчезаніемъ проводимости, очевидно тождественна съ 2-я фазой, наблюдавшейся Ш. и Л. при наркотизированіи нерва. Мы имѣемъ здѣсь, такимъ образомъ, указаніе на то, что измѣненія, наступающія въ нервѣ подъ вліяніемъ наркотизирующихъ веществъ, могутъ быть вызваны и другимъ путемъ, указаніе, оставшееся въ литературѣ разбираемаго вопроса неотмѣченнымъ.

Какъ я уже указалъ выше, работа Шпильмана и Люкзингера была проверена и подтверждена въ своей фактической части послѣдующими авторами; данныя ея были нѣсколько расширены, но добавленій существенныхъ съ принципиальной точки зрѣнія сдѣлаво не было; окончательно сформировавшееся ученіе о независимости возбудимости и проводимости, въ пользу котораго высказались Ефронъ, Гадъ и Савіеръ, Піотровскій, имѣло за себя не болѣе того, что стало извѣстнымъ благодаря работѣ Ш. и Л.

Новый періодъ въ развитіи ученія объ основныхъ свойствахъ нерва былъ созданъ изслѣдованіями проф. *Введенскаго*¹⁾.

Изучая наркозъ въ начальномъ періодѣ, когда нервъ становится менѣ возбудимымъ, между тѣмъ какъ проводимость остается ненарушенной, В. убѣдился, что способъ минимальныхъ раздраженій, который до сихъ поръ исключительно примѣнялся, не обнаруживаетъ явленія съ достаточной полнотой. Если раздражать нервъ въ этомъ періодѣ прерывистымъ токомъ и воспользоваться телефономъ, то картина измѣненій нерва представляется въ другомъ видѣ; въ началѣ наркоза, при кажущейся неизмѣненной проводимости, теле-

¹⁾ *Введенскій*. Die fundamentalen Eigenschaften der Nerven unter Einwirkung einiger Gifte. Pflüg. Arch. Bd. 82. 1900.

— Возбужденіе, торможеніе и наркозъ. Спб. 1901.

— О происхожденіи и природѣ нервного наркоза. Спб. 1903.

фоническій тонъ однако сильно измѣняется: вмѣсто чистаго музыкальнаго тона, соотвѣтствующаго раздраженію, получается очень слабый тонъ, осложненный шумами или даже просто шумъ. „Электрическія волны возбужденія, выходя изъ нормальной точки нерва обычнымъ образомъ, испытываютъ за время прохожденія черезъ наркотизируемый участокъ извѣстную перетасовку или трансформированіе, почему страдаетъ какъ первоначальная сила, такъ и ритмическая правильность колебаній“.

Эту стадію В. обозначилъ, какъ *стадію трансформирующую*; „проведеніе возбужденія за время ея уже въ дѣйствительности сильно измѣнено, хотя приложеніе минимальныхъ раздраженій по нормальнымъ точкамъ нерва намъ этого и не обнаруживаетъ“ (Возбужденіе и пр. стр. 3).

При дальнѣйшемъ развитіи наркоза появляется слѣдующая своеобразная стадія: слабыя раздраженія нормальныхъ точекъ нерва проходятъ черезъ наркотизируемый участокъ и вызываютъ тетаническія сокращенія мышцъ, между тѣмъ какъ возбужденія сильныя или не вызываютъ ихъ совсѣмъ или даютъ только слабое начальное сокращеніе. Это—т. н. *парадоксальная стадія*.

Наконецъ, наступаетъ 3-я стадія, когда никакія раздраженія нормальныхъ пунктовъ уже не проводятся наркотизируемымъ участкомъ, въ то время какъ раздраженія извѣстной силы, приложенныя непосредственно къ измѣненному участку, еще даютъ мышечныя сокращенія. Этой стадіи В. далъ названіе *стадіи торможенія*. При продолжающемся дѣйствіи наркотизирующихъ веществъ, возбудимость наркотизируемаго участка постепенно гаснетъ и наконецъ нервъ кажется утратившимъ свои основныя свойства, потерявшимъ и проводимость и возбудимость.

Описанный циклъ измѣненій совершается не только подъ вліяніемъ собственно наркотизирующихъ веществъ, но

и при дѣйствіи самыхъ разнообразныхъ химическихъ агентовъ (цѣлый рядъ минеральныхъ солей, нѣкоторыя щелочи, органическія кислоты, вода), при термическихъ воздѣйствіяхъ на нервъ, при дѣйствіи постоянного тока, при перераздраженіи сильнымъ прерывистымъ индукціоннымъ токомъ, при сдавленіи нерва. Такимъ образомъ, состояніе нерва, извѣстное подъ именемъ наркоза, должно быть призвано общей реакціей нерва на самыя разнообразныя воздѣйствія. Это состояніе В. называетъ *парабіозъ*; по отношенію къ нему наркозъ является лишь частнымъ случаемъ. Въ случаѣ устранимаго парабіоза, при восстановленіи нормальныхъ свойствъ нерва, описанныя стадіи развиваются въ обратномъ порядкѣ; неустранимый парабіозъ переходитъ въ смерть нерва. Къ явленію парабіоза должны быть отнесены состоянія, называемыя нѣкоторыми фیزیологами утомленіемъ нерва, парабіозъ долженъ играть существенную роль при объясненіи электротоническихъ измѣненій нерва.

Я не могу, не отвлекаясь отъ своей прямой задачи, входить въ болѣе подробное разсмотрѣніе блестящихъ изслѣдованій Введенскаго и считаю достаточнымъ для моихъ цѣлей ограничиться приведеннымъ.

Боруттау въ работѣ, цитированной выше, касаясь трансформирующей стадіи, въ основу явленія кладетъ измѣненіе „критическаго интервала“ или рефракторнаго періода нерва. Какъ было извѣстно до него, продолжительность рефракторнаго періода находится въ тѣсной зависимости отъ температуры; наркотизированіе нерва, по показаніямъ Б., дѣйствуетъ въ этомъ отношеніи подобно низкой температурѣ—*удлиняя рефракторный періодъ нерва*. Въ связи съ этимъ измѣненіемъ находится другое—*удлиненіе волны тока дѣйствія*, насчетъ удлиненія ея нисходящей части. Подобное измѣненіе, знакомое Б. по прежнимъ наблюденіямъ, гдѣ примѣнялась главнымъ образомъ углекислота, наступаетъ при дѣйствіи всѣхъ наркотизирующихъ веществъ, въ чемъ

онъ могъ убѣдиться при совмѣстныхъ изслѣдованіяхъ съ Фрѣлихомъ¹⁾. Наконецъ, въ соотвѣтствіи съ показаніями телефона, капиллярный электрометръ также обнаружилъ что, возбужденіе при прохожденіи черезъ наркотизируемый участокъ претерпѣваетъ ослабленіе.

Такимъ образомъ, еще въ началѣ развитія парабіоза въ нервѣ появляется рядъ измѣненій, затрагивающихъ и возбудимость и проводимость, которыя однако совершенно ускользаютъ отъ наблюдателя, разъ онъ ограничивается въ своихъ изслѣдованіяхъ способомъ минимальныхъ раздраженій.

Обращаясь къ создавшемуся теперь положенію ученія о раздѣльности основныхъ свойствъ нерва, мы видимъ, что если и раньше Грюнгагеновскій феноменъ по своей сравнительно слабой выраженности не имѣлъ значенія основного факта въ упоминаемомъ ученіи, то тѣмъ менѣе могъ онъ претендовать на эту роль послѣ изслѣдованій Введенскаго, благодаря которымъ состояніе „неизмѣненной проводимости при нарушенной возбудимости“, какъ раньше характеризовался Г. феноменъ, превратилось теперь въ состояніе измѣненной проводимости при нарушенной возбудимости.

Такимъ образомъ, единственный опорой и, надо замѣтить, надежной, разбираемое ученіе могло бы выставить лишь описанное Ш. и Л. измѣненіе нерва во 2-ю фазу парабіоза, если бы удалось доказать, что данное ему толкованіе—потери нервомъ проводимости при сохраненной возбудимости,—правильно. Но такого доказательства нѣтъ, да и не можетъ быть.

Не подлежитъ конечно сомнѣнію, что отсутствіе мышечныхъ сокращеній при раздраженіи центрального конца нерва

¹⁾ *Boruttau und Fröhlich*. Erregbarkeit und Leitfähigkeit der Nerven. öitsch. für allgemeine Physiologie. Bd. 4. 1904.

во время наркоза зависитъ отъ того, что возбужденіе не проводится измѣненнымъ участкомъ нерва; не подлежитъ также сомнѣнію, что появленіе мышечныхъ сокращеній при непосредственномъ раздраженіи наркотизируемаго участка можетъ имѣть мѣсто лишь при сохраненіи имъ возбудимости; но характеризовать разбираемое состояніе лишь этими двумя признаками и говорить объ исчезнувшей проводимости при сохраненной возбудимости, значить давать ему невѣрное освѣщеніе.

Вѣдь тотъ фактъ, что при непосредственномъ раздраженіи наркотизируемаго участка получаютъ мышечныя сокращенія, доказываетъ не только сохраненіе возбудимости, но и сохраненіе проводимости; должно же возбужденіе пройти часть измѣннаго участка, чтобы достигнуть периферическаго, нормальнаго конца нерва. Да и какъ можетъ быть обнаружена возбудимость въ нервѣ, разъ онъ не способенъ къ проведенію?

Сопоставленіе обоихъ фактовъ, — отсутствія мышечныхъ сокращеній при раздраженіи центрального конца и появленія ихъ при раздраженіи наркотизируемаго участка, — должно привести къ выводу, что въ этомъ состояніи нервъ можетъ являться въ одно и тоже время способнымъ проводить возбужденія, идущія изъ одного пункта, и неспособнымъ къ проведенію, если раздражается другой пунктъ; такъ что можно по произволу обнаруживать и проводимость и непроводимость нерва, лишь мѣняя мѣсто раздраженія. Если наркотизируемый участокъ, или часть его, отдѣляющая раздражаемый пунктъ отъ нормальнаго, периферическаго конца, имѣетъ сравнительно небольшую длину, то возбужденіе проходитъ черезъ него, если длина значительна, нервъ кажется лишеннымъ проводимости. Между тѣмъ и въ томъ и другомъ случаѣ въ нервѣ совершается одно и тоже явленіе: возбужденіе, начавшись въ извѣстномъ пунктѣ, распространяется по нерву, но лишь на определенномъ, ограниченномъ протяженіи.

Въ этомъ отношеніи нервъ, измѣненный подъ вліяніемъ тѣхъ или другихъ наркотизирующихъ веществъ, представляетъ

рѣзкое отличіе отъ нерва нормальнаго, хотя еще трудно въ настоящее время сказать, касается ли это отличіе качественной, или только количественной стороны явленія.

Такимъ образомъ, проводимость нерва, находящагося въ состояніи наркоза, связана тѣснѣйшимъ образомъ съ длиной наркотизируемаго участка. Этимъ объясняется фактъ, хорошо извѣстный всякому, кому приходилось работать съ наркозомъ нерва. Въ моментъ исчезанія проводимости, возбудимость нерва въ наркотизированной части сохраняется, хотя и бываетъ всегда пониженной. Если задаться вопросомъ, насколько она измѣнена въ это время, то результатъ будетъ зависѣть всецѣло отъ положенія электродовъ; наибольшая возбудимость окажется, если для ея опредѣленія будутъ братья пункты ближайшіе къ периферическому нормальному концу нерва; чѣмъ далѣе отодвигаются электроды къ центральному концу, тѣмъ она кажется меньшей, пока, наконецъ, при извѣстной длинѣ наркотизируемаго участка она не окажется равной 0 въ частяхъ сосѣднихъ съ центральнымъ нормальнымъ концомъ. Особенно отчетливо это обнаруживается при наркозѣ, вызванномъ парами алкоголя, эфира и хлороформа.

Этимъ же измѣненіемъ проводимости объясняется и указанная *Вериго*¹⁾ связь между скоростью наступленія наркоза и длиной наркотизируемаго участка; чѣмъ длиннѣе этотъ послѣдній, тѣмъ скорѣе наступаетъ наркозъ. При длинѣ въ 30 mm наркозъ развивается въ среднемъ черезъ 12.6 минутъ, при 3 mm—33.8, при 2 mm 104.5.

При короткихъ участкахъ потеря способности проведенія возможна лишь при болѣе глубокихъ измѣненіяхъ свойствъ нерва; въ связи съ этимъ и наблюдается, какъ правило, что возбудимость короткихъ наркотизируемыхъ участковъ къ мо-

¹⁾ *Werigo*. Zur Frage über die Beziehung zwischen Erregbarkeit und Leitungsfähigkeit des Nerven. (Nach Versuchen von Stud. Rajmist). Pflüg. Arch. Bd. 76 p. 552 1899.

менту наступленія наркоза бываетъ всегда болѣе пониженной, чѣмъ при наркотизированіи длинныхъ участковъ.

Какъ бы ни объяснилась въ концѣ концовъ сущность наркоза и въ частности разбираемой его фазы, когда нервъ дѣлается способнымъ проводить возбужденіе лишь на извѣстномъ протяженіи, — фактъ останется фактомъ; и самымъ естественнымъ является допущеніе, что при наркозѣ возбужденіе распространяется по нерву при явленіи *угасанія* (декремента).

На угасаніе возбужденія, какъ на явленіе, лежащее въ основѣ 2-й фазы наркоза, указали еще авторы, описавшіе эту фазу, Шивильманъ и Люквингеръ.

Насколько общеизвѣстной сдѣлалась фактическая часть ихъ работы, настолько незамѣченной осталась ихъ попытка объяснить описанное ими явленіе, поразительное по своей рѣзкости и постоянству.

Распространеніе возбужденія въ наркотизированномъ нервѣ при явленіяхъ угасанія, какъ ни вѣроятно само по себѣ, однако до сихъ поръ остается еще предположеніемъ. Едва ли можетъ подлежать сомнѣнію, что при современномъ развитіи методики изслѣдованія электрическихъ явленій въ нервѣ, особенно съ введеніемъ Эйнговенскаго гальванометра, выясненіе этого вопроса—дѣло недалекаго будущаго.

Единственное существующее въ литературѣ указаніе Боруттау и Фрѣлиха (цитир. выше), гдѣ вопросъ о „декрементѣ“ трактуется какъ доказанный, не обладаетъ достаточной убѣдительностью. Разсмотрѣніе ихъ работы могло бы быть произведено лишь въ связи съ изложеніемъ современнаго положенія вопроса о характерѣ распространенія возбужденія по нормальному нерву; но этотъ вопросъ такой принципиальной важности и такой запутанности, что касаться его мимоходомъ едвали будетъ цѣлесообразнымъ.

II.

При изученіи измѣненій нерва во время наркоза остался весьма мало затронутымъ вопросъ, о *скорости проведенія*; между тѣмъ несомнѣнно, что то или другое измѣненіе скорости можетъ служить весьма существенной характеристической чертой всего процесса. Литература этого вопроса скудна; существуетъ лишь одна работа, принадлежащая Фрѣлиху¹⁾, гдѣ опредѣлялась скорость проведенія въ начальную стадію наркоза.

Какъ измѣняется проводимость съ количественной стороны *при полномъ развитіи наркоза*, когда качественно она характеризуется весьма типическими особенностями—вопросъ открытый.

Фрѣлихъ изучалъ миографическимъ путемъ измѣненія скорости проведенія въ начальную фазу наркоза (соотвѣтствующую трансформирующей + парадоксальной стадіи Введенскаго).

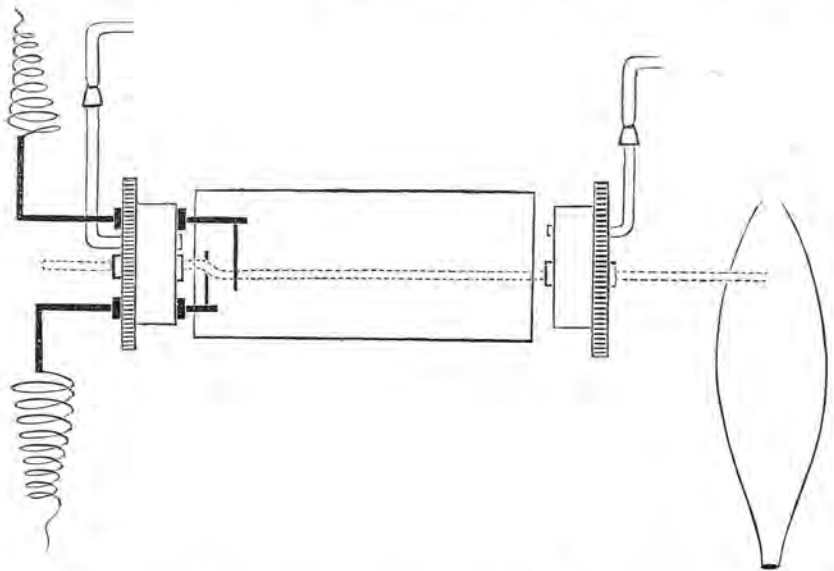
Раздражая нервъ въ одномъ и томъ же пунктѣ до и во время наркоза, Ф. на основаніи удлиненія скрытаго періода нашелъ, что скорость проведенія замѣтно падаетъ, причемъ чѣмъ короче былъ наркотизируемый участокъ, тѣмъ замедленіе было менѣе выражено; при восстановленіи нормальныхъ свойствъ нерва послѣ наркоза скорость проведенія также возвращалась къ нормѣ.

Этими указаніями исчерпывается все, что имѣется въ литературѣ по данному вопросу.

¹⁾ *Frohlich*. Die Verringerung der Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Nervenregung durch Narkose und Erstickung des Nerven. Zeit. f. allgem. Physiologie. Bd. 3 p. 455. 1904.

Воруттау въ цитированной выше работѣ «Токи дѣйствія и теорія нервнаго проведенія» въ 1900 г. касался между прочимъ и скорости проведенія при наркозѣ до Фрѣлиха. Но такъ какъ въ позднѣйшей работѣ, произведенной обоими авторами совместно (1904), нѣтъ ссылокъ на полученные В. результаты, а заявляется, что измѣненіе скорости проведенія было доказано Ф., хотя относящаяся сюда работа Ф. появилась 4 года спустя послѣ указанной работы В., то я не считаю возможнымъ вносить какія либо поправки въ эту краткую, самими авторами установленную исторію вопроса.

Въ нижеслѣдующемъ я приведу результаты, полученные мною при изученіи скорости проведенія въ теченіе періода, соответствующаго тремъ стадіямъ развитія парабіотическаго состоянія. Въ дальнѣйшемъ изложеніи я буду пользоваться терминомъ „парабіозъ“ для обозначенія состоянія нерва, типическаго для 2-й фазы паркоза Шильмана и Люкзингера или стадіи торможенія Введенскаго (какъ это и дѣлалось въ работѣ Денемарка, вышедшей изъ лабораторіи Введенскаго), а подъ именемъ „начальной стадіи парабіоза“ буду имѣть въ виду періодъ до наступленія соб. парабіоза, слѣдовательно тран-



сформирующую и парадоксальную стадію, разединенія которыхъ я при своихъ изслѣдованіяхъ не добивался.

Нервъ (сѣдалищный нервъ *ganae esculentae*) помѣщался въ стеклянную камеру, черезъ которую пропускался посредствомъ аспиратора воздухъ, смѣшанный съ парами алкоголя; для раздраженія служили платиновые электроды, заключенные внутри камеры. Я привожу чертежъ камеры, которой я

пользовался, такъ какъ она при простотѣ устройства, имѣетъ нѣкоторыя выгодныя стороны: 1) она легко разбирается и собирается, такъ что ее нетрудно содержать въ чистотѣ, что конечно особенно важно для электродовъ; 2) какъ положеніе электродовъ, такъ и разстояніе между ними можетъ быть мѣняемо безъ нарушенія герметичности камеры.

Камера состоитъ изъ стеклянной трубки, закрывающейся съ обоихъ концовъ точно пригнанными пробками изъ рогового каучука; смазанныя предъ вставленіемъ вазелиномъ онѣ герметически закупориваютъ камеру и не требуютъ добавочной обмазки; въ обѣихъ пробкахъ по срединѣ сдѣлано по отверстію, въ которыя вставлены коротенькія стекляныя трубочки съ оплавленными краями; черезъ нихъ проводится нервъ; отверстия замазываются возможности жидкой кашицей изъ каолина (на Рингеровскомъ растворѣ). Тонкія мѣдныя трубочки, по одной въ каждой пробкѣ, назначены для пропусканія воздуха въ смѣси съ тѣмъ или другимъ веществомъ, вызывающимъ въ нервѣ развитіе парабіотическаго состоянія.

Для помѣщенія электродовъ въ пробкѣ имѣются двѣ небольшихъ мѣдныхъ вставки съ отверстіемъ въ каждой, черезъ которое проходитъ прочная стальная проволока; къ концамъ этихъ проволокъ припаяны въ поперечномъ направленіи платиновыя проволоки, которыя и подводятся подъ нервъ. Стальные проволоки хотятъ довольно туго въ мѣдныхъ вставкахъ, благодаря чему сохраняютъ разъ приданное положеніе; вмѣстѣ съ тѣмъ безъ особаго труда они могутъ быть перемѣщаемы вдоль камеры; при помощи загнутаго подъ угломъ наружнаго конца, какъ при помощи рукоятки, проволоки могутъ быть вращаемы, причемъ платиновыя электроды или отводятся или приближаются къ нерву. По установкѣ электродовъ мѣста выхода стальныхъ проволокъ изъ мѣдныхъ вставокъ обмазываются каолиномъ.

Предъ заключеніемъ въ камеру нерва въ нее вводилось немного воды во избѣжаніе высушиванія нерва.

Нервно-мышечный препаратъ вѣствѣ съ камерой помещался въ влажной камерѣ; нервъ раздражался размыкагельными ударами нисходящаго направленія. Сила тока въ цѣпи первичной спирали (1 аккумуля. въ 1,9 V) 0,5—0,57 А. Камертоць въ 100 колебаній и Брегетовскій хронографъ въ вѣтви городского тока, отведенной шептовымъ реостатомъ.

Пишущія острія рычага и хронографа (металлическое и въ томъ и въ другомъ случаѣ) при помощи нѣкоторыхъ приспособленій могли быть приводимы и отводимы отъ стеклянной пластины маятника.

Колебанія температуры во время опытовъ были ничтожны.

Для большей точности въ опредѣленіи длины скрытаго періода я измѣнялъ форму мышечной кривой, дѣлая болѣе крутой восходящую часть; это достигалось при помощи наклоннаго положенія записывающаго рычага (Энгельмановскій приемъ)¹⁾. Приемъ этотъ дѣйствительно оказываетъ хорошія услуги.

Запись на закопченныхъ пластинкахъ маятниковаго міографа получалась вначалѣ весьма несовершенной,—въ формѣ грубой линіи съ зазубренными краями, не смотря на различную степень заканчиванія и на пользование различными видами коптящаго пламени (горѣлки керосиновыя, скипидарныя и газовыя). Но вскорѣ мнѣ удалось справиться съ этимъ неудобствомъ; пробуя лаки различной концентрации, я нашелъ, что достаточно осторожно смочить закопченную пластину 95° алкоголемъ, чтобы по высыханіи получить безукоризненную запись.

Измѣненіе скорости опредѣлялось посредствомъ наложенія на нормальную кривую кривой, полученной въ ту же

¹⁾ *Engelmann*. Graphische Untersuchungen über die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Nervenregung. Engelmann's Archiv. 1901. p. 1.

другую фазу парабіотическаго состоянія,—при раздраженіи нерва въ одномъ и томъ же пунктѣ.

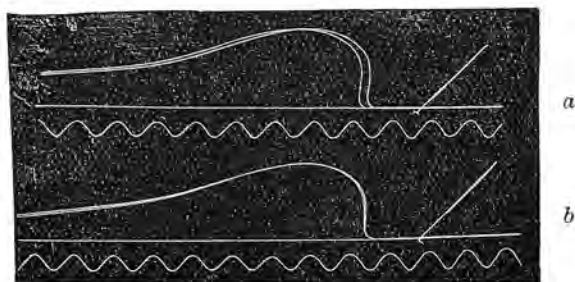
По полученіи записей, пластинка фиксировалась и съ нее, какъ съ негатива, получались отпечатки на фотографической бумагѣ.

Изложеніе полученныхъ мною результатовъ я начну съ той фазы измѣненія нерва, которую я условился называть „парабіозъ“.

Въ этой серіи опытовъ для меня являлись пригодными лишь такіе случаи парабіоза, когда по исчезаніи всякаго эффекта отъ раздраженія центральнаго конца нерва, раздраженіе внутри камеры вызывало мышечныя сокращенія *равновысокія* по отношенію къ нормальнымъ сокращеніямъ, записаннымъ до развитія парабіотическаго состоянія. Положеніе раздражающихъ электродовъ, какъ ясно отсюда, не могло быть установлено во время уже развившагося парабіоза, что конечно значительно помогло бы достиженію *равновысокости*; это должно быть сдѣлано заранѣе предъ тѣмъ, какъ записать серію нормальныхъ кривыхъ. Конечно для демонстративности явленія было предпочтительнѣе пользоваться возможности длиннымъ участкомъ; нерѣдко поэтому бывали случаи, когда поясъ такъ сказать нулевого эффекта захватывалъ и тотъ пунктъ, на которомъ были установлены электроды и съ котораго уже были получены нормальныя кривыя. Длина участка поэтому бралась максимум 15 м/м. Парабіозъ вызывался медленнымъ пропусканіемъ воздуха, прошедшаго черезъ алкоголь разведенный 1: 5.; для восстановленія пропускался влажный воздухъ.

Опыты этой серіи дали вполне опредѣленный результатъ: *скорость проведенія во время парабіоза понижается въ очень рѣзкой степени; по исчезаніи парабіотическаго измѣненія она возвращается къ нормъ.* То и другое положеніе иллюстрируется кривыми I.

Кривая *a* получена такимъ образомъ. Записана серия нормальныхъ кривыхъ при слабомъ раздраженіи (350 м/м р. с. при возбудимости 360 м/м р. с.); пропускание воздуха съ парами алкоголя вызвало черезъ 20 м. развитіе парабіоза. При раздраженіи внутри камеры получались мышечныя сокращенія при 70 м/м р. с. При разстояніи спиралей въ 60 м/м скоро удалось наложить на одну изъ нормальныхъ записей равновысокую кривую. Послѣ этого начато пропускание влажнаго воздуха. Черезъ 1 ч. получена вторая пара *b* равновысокихъ кривыхъ, обнаружившихъ полное воспита-



I.

новленіе первоначальной скорости при возбудимости въ 350 м/м р. с. Длина парабіотическаго участка 15 м/м. Разница въ длинѣ скрытыхъ періодовъ въ кривой $a = 0,721$ м/м, что соотвѣтствуетъ $0,0015''$. Если принять нормальную скорость проведенія въ 30 м. въ $1''$, то потребный для 15 м/м-го нормальнаго участка промежутокъ времени въ $0,0005''$ удлинняется на $0,0015''$, т. е. становится равнымъ $0,0020$; такимъ образомъ скорость пала съ 30 м. на 7.5 м. т. е. уменьшилась въ четыре раза.

Долженъ замѣтить, что полученіе полной, подобной только что приведенной, картины измѣненія скорости, т. е. измѣненія во время парабіоза и возврата къ нормѣ по исчезаніи

его, при соблюденіи условія равновысокости кривыхъ является задачей весьма нелегкой.

Между тѣмъ это явленіе выражено настолько рѣзко, что можетъ быть отлично продемонстрировано не только на кривыхъ равновысокихъ, но и на неравновысокихъ, при условіяхъ въ сущности менѣе благоприятныхъ, но гораздо болѣе легко выполнимыхъ.

Дѣло въ томъ, что кривыя, записанныя во время парабіоза и даже немного превосходящія по своей высотѣ нормальныя, имѣютъ тѣмъ не менѣе значительно удлиненный скрытый періодъ; при положеніи ихъ получается картина, которая, по крайней мѣрѣ, на мой взглядъ, кажется еще болѣе отбѣняющей замедленіе проведенія, чѣмъ въ случаѣ равновысокости. Въ тѣхъ случаяхъ, когда не имѣется въ виду опредѣленія абсолютной величины скорости, демонстрація замедленія при помощи указаннаго приѣма упрощается въ значительной мѣрѣ. Само собою разумѣется, что кривыя которыя сравнительно съ нормальными имѣютъ меньшую высоту, для данной цѣли являются совершенно непригодными.

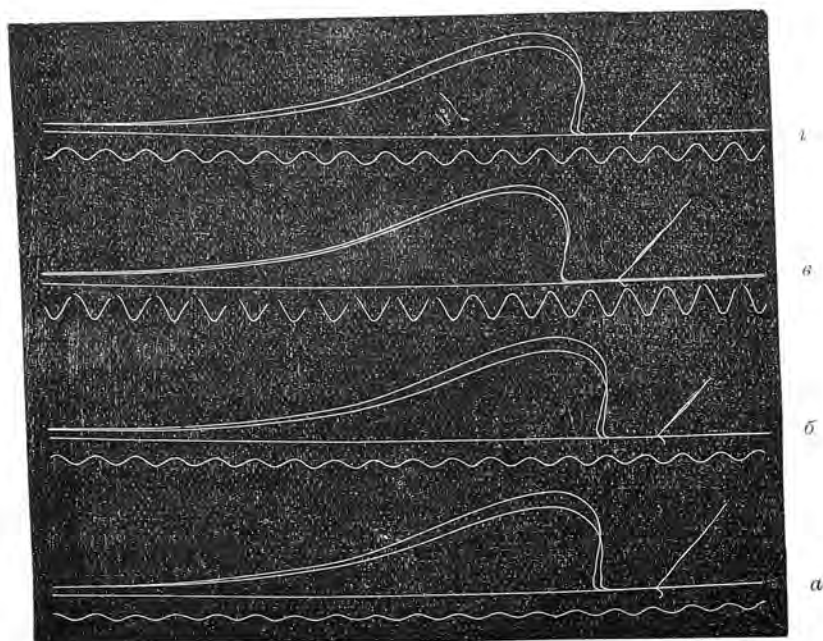
При опредѣленіи скорости проведенія *въ начальную стадию парабіоза* я пользовался только что указаннымиображеніями и могъ поэтому уже сравнительно легко убѣдиться, что *и здѣсь скорость проведенія падаетъ*.

Я нашелъ болѣе удобнымъ пользоваться начальной фазой не во время развитія парабіоза, а во время его исчезанія, когда, по показаніямъ Введенскаго, всѣ отмѣченныя имъ фазы чередуются въ обратномъ порядкѣ.

Кривыя II получены слѣдующимъ образомъ. Записана серія нормальныхъ кривыхъ при 390 м/м р. с. (возбудимость 415 м/м р. с.)

Обычнымъ образомъ вызывался парабіозъ, причемъ благодаря значительной длинѣ участка, — 30 м/м, — раздраженіе

внутри камеры не давало эффекта; какъ только наступила эта фаза, пропускание паровъ алкоголя замѣнено пропусканіемъ влажнаго воздуха; катушки заранее установлены на разстояніи 60 м/м; когда началось возстановленіе и получавшіяся при указанномъ разстояніи спирали сокращенія приобрѣли высоту приблизительно одинаковую съ высотой нор-



11.

мальныхъ кривыхъ, была получена запись *а*, послѣ этого снова вызванъ парабіозъ и описаннымъ путемъ получена запись *б*; затѣмъ, когда возбудимость нерва дошла до цифръ близкихъ къ нормѣ (395 м/м р. с.) получена запись *в*; наконецъ, въ третій разъ вызванъ парабіозъ и при исчезаніи его получена запись *г*.

Во всѣхъ случаяхъ повторнаго парабіоза въ начальной стадіи его скорость проведенія замедлена; при возстановленіи она снова приходитъ къ нормѣ.

Разница въ длинѣ скрытыхъ періодовъ.

<i>a</i>	1.171 m/m—0.0024"
<i>б</i>	0.767 — —0.0016"
<i>г</i>	1.261 — —0.0026"

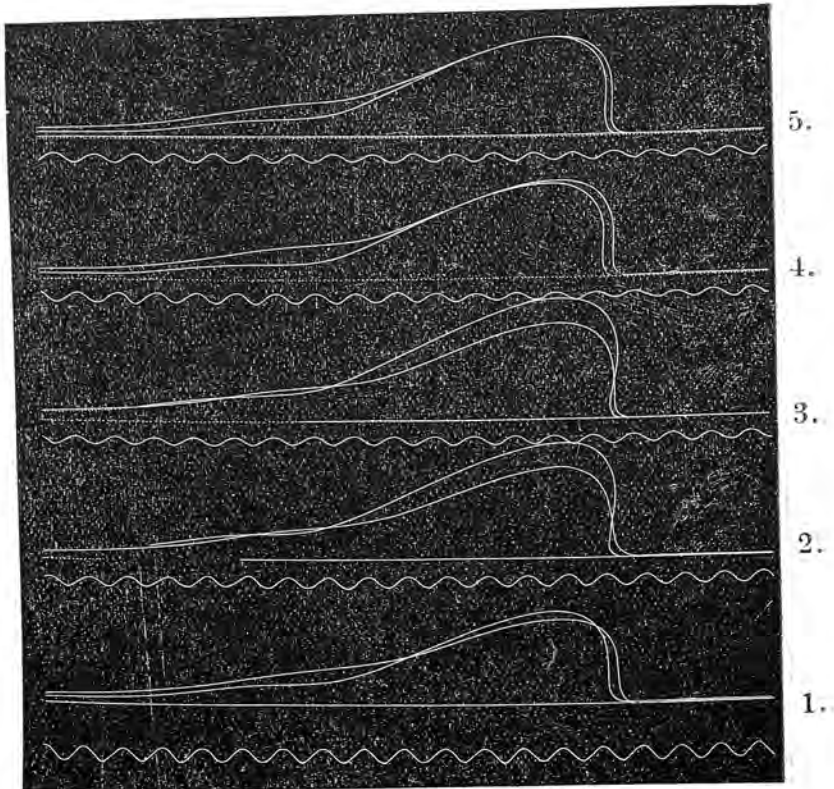
Въ переводѣ на метры по вышеприведенному расчету, скорость пала до 9, 11.5 и 8.3 метровъ.

При обсужденіи полученныхъ цифръ необходимо имѣть въ виду, что скрытые періоды кривыхъ, записанныхъ во время этой фазы, должны имѣть въ дѣйствительности еще нѣсколько большую длину. Неизбѣжное употребленіе индукціонныхъ токовъ значительной силы, благодаря петлямъ тока отодвигаетъ пунктъ раздраженія къ периферическому концу нерва; если прибавить къ этому большую высоту кривыхъ, связанную всегда съ увороченіемъ скрытаго періода, то въ приведенныхъ величинахъ скорости мы должны видѣть лишь высшій предѣлъ существовавшихъ въ дѣйствительности скоростей, т. е. скорости проведенія въ указанныхъ случаяхъ были не выше 9, не выше 11.5 и не выше 8.3 метровъ въ 1 секунду.

III представляетъ рядъ кривыхъ, полученныхъ въ теченіе одного періода возстановленія, т. е. въ начальную фазу парабіоза, постепенно переходящую въ нормальное состояніе. Длина проводящаго участка 35 m/m.

Запись 1 получена при 60 m/m р. с., 2—черезъ 4 минуты, 3—черезъ 6 минутъ послѣ первой; такъ какъ высота кривой за это время сильно возрасла, то подыскана сила, (125 m/m р. с.) при которой размахъ казался равнымъ нормальному и получена запись 4 черезъ 9 минутъ. Во всѣхъ безъ исключенія случаяхъ отчетливо выражено замедленіе.

Когда возбудимость нерва достигла величины 276 м/м р. с. (противъ 400 м/м р. с. нормы), получена запись 5 черезъ 20 минутъ послѣ первой; и здѣсь замедленіе еще ясно выражено, хотя и не достигаетъ первоначальной рѣзкости.



III.

При развитіи парабіоза проведеніе въ нервъ замедляется уже съ первыхъ стадій; замедленіе достигаетъ весьма значительной степени; скорость проведенія иногда падаетъ до $\frac{1}{4}$ своей первоначальной величины.

Указатель литературы.

Grünhagen. Versuche über intermittir. Nervenreizung. Pflüg. Arch. Bd. 6. 1872.

Szpilmann u. Luchsinger. Zur Beziehung von Leitungs— und Erregungsvermögen. Pflüg. Arch. Bd. 24 1881.

Веруо. Die secundären Erregbarkeitsänderungen an der Cathode etc. Pflüg. Arch. Bd. 31 1883.

Ефронъ. Beiträge zur allgemeinen Nervenphysiologie. Pflüg. Arch. Bd. 36 1885.

Gad (Nach Versuchen des Herrn Sawyer). Ueber Trennung von Reizbarkeit und Leitungsfähigkeit des Nerven. Du Bois' Archiv 1888.

Gad (Nach Versuchen des Herrn Piotrowski) Ueber Leitungsfähigkeit und Reizbarkeit des Nerven. etc. Ibid. 1889.

Piotrowski. Ueber Trennung von Reizbarkeit und Leitungsfähigkeit des Nerven. Du Bois. Archiv. 1893.

Туберъ. О различіи между раздражительностью и проводимостью нерва. Труды С.Петербург. Общества естествоисп. Отд. Зоологіи и физіол. 1895.

Веруо. Zur Frage über die Beziehung zwischen Erregbarkeit und Leitungsfähigkeit des Nerven. (Nach Versuchen von Stud. Rajmist). Pflüg. Arch. Bd. 76 1899.

Введенскій. Die fundamentalen Eigenschaften des Nerven unter Einwirkung einiger Gifte. Pflüg. Arch. Bd. 82. 1900.

Boruttau. Die Actionsströme und die Theorie der Nervenleitung. Pflüg. Arch. Bd. 84. 1900.

Введенскій. Возбужденіе, торможеніе и паркозъ. Спб. 1901.

Dendrinos. Ueber das Leitungsvermögen des motorischen Froschnerven in der Aethernarkose. Pflüg. Arch. Bd. 88. 1902.

Введенскій. О происхожденіи и природѣ нервнаго паркоза. Спб. 1903.

Noll. Ueber Erregbarkeit und Leitungsvermögen des motorischen Nerven etc. *Zeitschrift für allgemeine Physiologie.* Bd. 3. 1904.

Fröhlich. Erregbarkeit und Leitfähigkeit des Nerven. *Ibid.*

— Die Verringerung der Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Nervenirregung durch Narkose. etc. *Ibid.*

Boruttau und Fröhlich. Erregbarkeit und Leitfähigkeit der Nerven. *Ibid.* Bd. 4. 1904.
