

Про вплив розлитого гальмування у жаби на ефект від діяння різних подразників.

(Попереднє повідомлення).

А. Б. Фельдман (Харків).

Група загальної фізіології нервової системи (зав.— А. Б. Фельдман) відділу фізіології Українського інституту експериментальної медицини (директор — проф. Я. І. Ліфшиц).

Розглянувши дані про процес гальмування в центральній нервовій системі, ми дійдемо висновку, що його можна спостерігати в двох формах, і різкої межі між цими формами провести не можна.

Одна форма — це гальмування, відносно локалізоване в певних центрах, а тим часом і в інших центрах може бути чимале збудження. Ці процеси збудження й гальмування мабуть між собою причинно пов'язані, утворюючи складну функціональну мозаїку в центрах. До такої форми відносно локалізованого гальмування належить, наприклад, гальмування при реципрокній (зворотній) інервації, коли, приміром, збудження в центрі флексорів супроводжується гальмуванням у центрі екстензорів, або навпаки. Сюди належить також явище гальмування при витисненні будьякого рефлекса сильнішим. На вивчення цієї форми гальмування зосередилася школа Шеррингтона та інших дослідників; вони встановили важливі дані, на підставі яких можна навіть дійти висновку, що основні закономірності цієї форми гальмування уже виявлено.

Ще до досліджень Шеррингтона наш видатний фізіолог І. М. Сеченов спостерігав явища гальмування, відмінні від тих, що їх згодом вивчав Шеррингтон.

Явища, описані Сеченовим, можна вважати за другу форму гальмування. Для цієї форми характерне те, що гальмування не локалізоване в такій мірі, як при першій формі, — навпаки, воно виявляє тенденцію до широкого поширення в центральній нервовій системі. Певна річ, не можна казати, що воно поширюється по всій центральній нервовій системі. Є дані, що різні аферентні системи гальмуються різною мірою. Та проте різко виступає розлитий характер цієї форми гальмування. Приміром, якщо гальмуються рефлекси на подразнення шкіри, то байдуже, яку точку шкіри подразнювати; рефлекс з будьякої точки пригнічений. А тому такі гальмування, що виявляє тенденцію до широкого поширення, можна назвати розлитим. Очевидно, явище, що визначається як шок, є гранична в розумінні поширення та інтенсивності різновидність розлитого гальмування.

Дослідження Сеченова довго ніхто далі не опрацьовував. Нещодавно школа акад. Л. Орбелі (робота А. Тонких) виявила, що при одній із форм розлитого гальмування, встановлених Сеченовим, а саме при гальмуванні від накладання кристала солі на зорові горбки, бере участь

симпатична нервова система. Збудження цієї системи по її волокнах передається на спинний мозок і пригнічує центри певних шкірних рефлексів.

Орбелі поділяє всі види гальмування на інтрацентральне та вегетативне. Якщо далі доведено буде, що при всіх формах розлитого гальмування симпатична нервова система відіграє ту саму роль, що і в Сеченовському гальмуванні (за ймовірність цього є деякі дані), то поділення гальмування на відносно локалізоване та розлите збігатиметься з класифікацією Орбелі.

У працях Сеченова описано такі способи спричинення розлитого гальмування (тут можна умовно говорити про різні форми розлитого гальмування).

1. Гальмування при накладанні кристала солі на зорові горбки.
2. Гальмування при електричних подразненнях (Сеченов застосовував часті індукційні струми) чутливих нервів.
3. Гальмування при хемічних подразненнях чутливих нервів.

Між діями хемічних та електричних подразнень чутливих нервів Сеченов виявив важливі відміни. Хемічні подразнення легко спричиняють загальний пригнічуваний ефект, і тварина (жаба) не дає ніяких рухових явищ. При чималих концентраціях певних хемічних речовин (отже при сильних подразненнях) спостерігаються загальні рефлекторні рухи тварини. Електричні ж подразнення, навпаки, при меншій їх силі, спричиняють рефлекторні рухи. Як би ми по припиненні рухів досліджували шкірні рефлекси (продовжуючи подразнювати нерв електричним струмом), то явищ гальмування ми б не виявили. Сильні електричні подразнення теж спричиняють рефлекторні рухи. Проте, після припинення рухів або в переміжках між ними можна спостерігати явища гальмування шкірних рефлексів. Взагалі, застосовуючи електричні подразнення, дуже важко добути явище розлитого гальмування без рухових явищ, що затемнюють явища гальмування і не дають змоги його дослідити. Тільки застосовуючи спеціальний спосіб „вкрадування“, тобто повільне безперервне посилення електричних подразників, Сеченов добував гальмування без рухових ефектів, якщо при „вкрадуванні“ він доводив силу подразнення до чималої величини.

В попередній нашій праці ми дослідили розлите гальмування у жаби при хемічному подразненні чутливого нерва з допомогою ізотонічного розчину калій-хлориду та при електричних подразненнях чутливого нерва струмами різної частоти. Ізотонічний розчин калій-хлориду, прикладений до чутливого нерва, спричиняв гальмування рефлекса Тюрка; крім того, він у чутливому нерві спричиняв явища парабіоза (виявлені нами спеціальним способом). Наші досліді показали, що центральне гальмування (пригнічення рефлекса Тюрка) настає до того, як у чутливому нерві встановлюються явища парабіоза. Ці досліді певною мірою промовляють проти можливої гіпотези, що хемічні подразники тому легко спричиняють центральне гальмування без рухових ефектів, що спричинене ними в чутливому нерві збудження постає на фоні парабіозу та відзначається особливою якістю*. У цій же роботі ми виявили, що рідкі електричні подразнення чутливого нерва (2—5 замикань первинного кола санного апарата в секунду) дають той самий ефект — настання явищ гальмування та рефлекторних рухів, що й хемічні подразнення. Саме при силі рідких подразнень, які ще не спричиняють рефлекторних рухів,

* Ця якість могла б полягати в тому, що вони діють мов за принципом резонансу, спричиняючи в окремих місцях нервової системи той процес, на фоні якого вони постають.

спостерігається пригнічення рефлекса Тюрка. Тільки при чималій силі подразнень настають рухи. У деяких випадках (у весняних жаб) таке не спостерігається, але тоді дуже легко можна було добути гальмування Тюрка без рухів, застосовуючи „вкрадування“ рідких подразнень.

Встановлене нами явище розлитого гальмування при рідких електричних подразненнях дає змогу дослідити різні особливості процесу цього гальмування*.

При розгляданні процесів розлитого гальмування постає така проблема: якою мірою дана форма гальмування відбивається на ефекті від діяння різних подразників на рефлекторних реакціях різного типу. У літературі маємо щодо цього дуже мізерні дані. Сеченов, спричиняючи розлите гальмування хемічним подразненням чутливого нерва (натрій-хлоридом), виявив, що тим часом, як рефлекси на механічне подразнення шкіри (пінцетом) різко пригнічені, поріг подразнення другого чутливого нерва майже незмінений. Сеченов з цього приводу пише: „Пояснити це явище я не в силах“. При Сеченовському гальмуванні, як він сам виявив, пригнічений так званий рефлекс Тюрка (рефлекс на хемічне подразнення шкіри неміцною кислотою), тим часом як рефлекси на тактильні подразнення лишаються без зміни.

Широкий виявив, що при Сеченовському гальмуванні рефлекси на механічне подразнення шкіри не пригнічені, і поріг електричних індукційних подразнень чутливого нерва лишається без зміни.

Дуже цікаво те, що при розлитому гальмуванні ефект від електричного подразнення чутливого нервового стовбура не змінюється. У такому разі у нас може навіть постати сумнів, чи справді ми при розлитому гальмуванні маємо справу із центральним гальмуванням, чи може пригнічуються просто шкірні рецептори (таку підозру висловив ще Сеченов мимохідь у своїх працях).

У цій статті ми поставили завданням описати поставлені нами досліди, в яких ми досліджували, як відбивається розлите гальмування у жаби на ефекті від певного типу подразнень чутливого нерва та шкіри.

Ми працювали на препаратах, приготовлених за методом І. М. Сеченова. У жаби відрізали півкулі головного мозку. Після перев'язки стегнової артерії ми відпрепарували сідничний нерв до коліна, брали тут на лігатуру та перерізали. Потім ми нерв відтягували догори, а всю лапку відрізали. Лишався тільки шкірний шматок для прикриття кукси („культи“) і нерва до початку досліду, а іноді в переміжках. У дослідах, коли ми вивчали гальмівний вплив на ефект від подразнення чутливого нерва, ми препарували сідничний нерв та відрізали лапки з обох сторін. На один сідничний нерв ми наносили гальмівне подразнення, а на другий — подразнення, ефект від якого гальмувався. Розлите гальмування майже в усіх описаних дослідах спричинялось рідкими електричними подразненнями сідничного нерва, а саме робили два замикання (отже і два розмикання) на секунду первинного кола санного апарату Дю Буа Раймона. Замикання та розмикання кола ми провадили метрономом.

Насамперед ми виявляли, що при такій частоті подразнення (два замикання в секунду) при силі їх, яка ще не дає рефлекторних рухів, спостерігається різке пригнічення рефлекса Тюрка. Повторні досліди наші багато разів потвердили ці дані. У даній статті ми насамперед по-

* Тут велику роль відіграє те, що при певній силі рідких подразнень не буває рефлекторних рухів, а також змога „вкрадуванням“ посилювати рідкі подразнення, теж не добуваючи рефлекторних рухів.

Таблиця 1.
Tableau 1.

Ч а с D u r é e	Поріг рефлекторної збудності лівого сідничного нерва Barrière de l'excitabilité réflexe du nerf sciatique gauche	Вплив на правий сідничний нерв Action sur le nerf sciatique droit	П р и м і т к а R e m a r q u e
3 год. 10 хв. 3 h. 10 min.	24	—	—
3 год. 15 хв. 3 h. 15 min.	23	—	—
3 год. 25 хв. 3 h. 25 min.	23,5	—	—
3 год. 28 хв. 3 h. 28 min.	—	Замкнений струм, 2 замикання в 1 сек.; відстань катушки 18 см. Circuit fermé, 2 interruptions par sec., distance entre les bobines 18 cm.	Поріг рефлекторної збудності з правого сідничного нерва при 2 замиканнях в 1 сек. 17 см. Barrière de l'excitabilité réflexe du nerf sciatique droit avec 2 inter. par sec. est à 17 cm
3 год. 33 хв. 3 h. 33 min.	24	—	—
—	—	Струм розімкнений Circuit ouvert	—
3 год. 45 хв. 3 h. 45 min.	24	—	—
3 год. 47 хв. 3 h. 47 min.	—	Замкнений струм, 2 замикання в 1 сек.; 20 см.; провадиться „вкрадування“ Circuit fermé 2 inter. par sec., 20 cm., „insinuation“.	—
3 год. 50 хв. 3 h. 50 min.	—	Силу струму доведено до відстані катушок 15 см. Intensité du courant poussée jusqu'à une distance de 15 cm. entre les bobines	Рефлекторних рухів при „вкрадуванні“ немає Pas de mouvements réflexes avec „l'insinuation“
3 год. 53 хв. 3 h. 53 min.	24,5	—	—
3 год. 54 хв. 3 h. 54 min.	25	—	—
—	—	Струм розімкнений Circuit ouvert	—

Продолжение табл. 1

Час Durée	Поріг рефлекторної збудності лівого сідничного нерва Barrière de l'excitabilité réflexe du nerf sciatique gauche	Вплив на правий сідничний нерв Action sur le nerf sciatique droit	Примітка Remarque
4 год. 05 хв. 4 h. 05 min.	—	Струм замкнений, 2 замикання в 1 сек.; повільно провадиться „вкрадування“ Circuit fermé, 2 inter. par sec, „insinuation“ graduelle	—
4 год. 10 хв. 4 h. 10 min.	—	Струм посилений до відстані катушок в 9 см. Courant plus fort, jusqu'à une distance de 9 cm. entre les bobines	—
4 год. 12 хв. 4 h. 12 min.	20	—	—
4 год. 20 хв. 4 h. 20 min.	24,5	Струм розімкнений Circuit ouvert	—

ставили завданням з'ясувати, як впливають рідкі подразнення (2 замикання в секунду), прикладені до чутливого нерва, на ефект від частих індукційних струмів, прикладених до другого чутливого нерва.

Досліди ми провадили ось як: виявляли поріг рефлекторної збудності з одного сідничного нерва при подразненні його частими індукційними струмами санного апарата (частота замикань та розмикань була приблизно 500 на секунду). Встановлено ту найменшу силу струму, яка спричиняла рефлекторні рухи*. Далі ми другий сідничний нерв піддали рідким подразненням, і на його фоні (через 2—6 хв. після початку) виявляли поріг рефлекторної збудності першого сідничного нерва до частих індукційних струмів. Досліди показали, що рідкі подразнення при силі їх, яка ще не дає рухів, не спричиняє пригнічення ефекту від частих подразнень другого чутливого нерва. Поріг рефлекторної збудності не підвищується, а навпаки — іноді виявляє тенденцію до зниження. У деяких дослідах ми посилювали рідкі гальмівні подразнення з допомогою „вкрадування“ й досягали чималої сили струму. Рефлекторних рухів ми не спостерігали (саме наслідком „вкрадування“). „Вкрадування“ ми доводили звичайно до такої сили, що навіть тоді спостерігали рухи; це* визначалось особливими дослідами — не тими, в яких робили спробу гальмування. Проте і при „вкрадуванні“ найчастіше поріг частих електричних подразнень не підвищувався (див. табл. 1). Тільки в деяких дослідах, коли „вкрадуванням“ рідке подразнення доведено до чималої сили (14—10 см катушок), ми спостерігали невеличке підвищення порога рефлекторної збудності.

* Рухи при подразненні частими струмами звичайно мали розлитий інтенсивний характер, і виявити їх було дуже легко і на око і реєстрацією.

Таблиця 2.
Tableau 2.

Ч а с D u r é e	Через скільки зами- кань струму, при- кладеного до лівого сідничного нерва, починається рух Nombre d'interrup- tions de courant, appliqué au nerf sciatique gauche, après lequel le mou- vement apparait	Діяння на правий сідничний нерв Action exercée sur le nerf sciatique droit	П р и м і т к а R e m a r q u e
4 год. 46 хв. 4 h. 46 min.	16	—	Лівий сідничний нерв подрознюється струмами; 1,7 замикань в секунду; сила 12 см відстані ка- тушок Le nerf sciatique gauche est excité par des cou- rants électriques 1,7 inter- rptions par sec., distance entre les bobines 12 cm
4 год. 52 хв. 4 h. 52 min.	17	—	—
4 год. 58 хв. 4 h. 58 min.	—	Замкнений струм, 2 за- микання в 1 сек.; від- стань катушок 18 см. Circuit fermé, 2 interrup- tions par sec., distance entre les bobines—18 cm.	—
5 год. 5 heures	На 50 замикань не було руху Pas de mouvements après 50 interrup- tions	—	Поріг рефлекторних рухів при подразненні правого сідничного нерва; відстань катушок 16 см Barrière des mouvements réflexes lors de l'excita- tion du nerf sciatique droit—16 cm. de distance entre les bobines
5 год. 02 хв. 5 h. 02 min.	—	Струм розімкнений Circuit ouvert	—
5 год. 05 хв. 5 h. 05 min.	—	—	—
5 год. 10 хв. 5 h. 10 min.	—	—	—

Таблиця 3.
Tableau 3.

Ч а с D u r é e	Поріг частого електричного по- дразнення шкіри (відстань кату- шок в сантиметрах) Barrière de l'exci- tation de la peau à l'aide de courants de haute fréquence	Вплив на сідничний нерв Action sur le nerf sciatique	П р и м і т к а R e m a r q u e
1 год. 1 h.	11 11 cm.	—	—
1 год. 05 хв. 1 h. 05 min.	11	—	—
1 год. 10 хв. h. 10 min.	11	—	—
1 год. 15 хв. 1 h. 15 min.	—	Замкнений струм, 2 за- микання в 1 сек., від- стань катушок 16 см. Circuit fermé 2 inter. par sec., distance des bo- bines—16 cm.	Струм; відстань катушок 16 см для сідничного нерва, що не дає ре- флекторних рухів Le courant avec les bobi- nes à 16 cm. de distance ne provoque pas encore de mouvements réflexes
1 год. 19 хв. 1 h. 19 min.	11	—	—
1 год. 25 хв. 1 h. 25 min.	10,5	Струм розімкнений Circuit ouvert	—
1 год. 30 хв. 1 h. 30 min.	10,5	—	—
1 год. 55 хв. 1 h. 55 min.	—	Розімкнений струм, 2 за- микання в 1 сек.; від- стань катушок 18 см; провадиться „вкраду- вання“ Circuit ouvert, 2 interrup- tions par sec. distance des bobines—18 cm., insinuation	—
1 год. 56 хв. 1 h. 56 min.	—	Струм доведений до 12 см. Courant jusqu'à 12 A	Руху немає Pas de mouvement
1 год. 58 хв. 1 h. 58 min.	10,5	—	—
—	—	Струм розімкнений Courant interrompu	—
2 год. 02 хв. 2 h. 02 min.	10,5	—	—
—	Число замикань рідких струмів (1,5 замикань в 1 сек.) до по- чатку руху Nombre d'interrup- tions de courants à faible fréquence (1,5 inter. par sec.) avant l'apparition du mouvement	—	Далі шкіра подразню- ється рідкими струмами 1,5 замикань в 1 сек.; сила—10 см відстані катушок Ensuite la peau est ir- ritée par des courants à faible fréquence—1,5 interruptions par sec., distance des bobines— 10 cm

Таблиця 3.
Tableau 3.

Ч а с D u r é e	Поріг частото- електричного по- дразнення шкіри (відстань катушок в сантиметрах) Barrière de l'exci- tation de la peau à l'aide de courants de haute fréquence	Вплив на сідничний нерв Action sur le nerf sciatique	П р и м і т к а R e m a r q u e
3 год. 39 хв. 3 h. 39 min.	6	—	—
3 год. 45 хв. 3 h. 45 min.	7	—	—
3 год. 47 хв. 3 h. 47 min.	—	Замкнений струм, 2 за- микання в 1 сек.; від- стань катушок 17 см. Circuit fermé—2 interrup- tions par sec., distance des bobines—17 cm.	Рухів немає Pas de mouvement
3 год. 50 хв. 3 h. 50 min.	На 40 замикань не було рухів Pas de mouvements avec 40 interrup- tions	—	—
—	—	Струм розімкнений Courant interrompu	—

Чим же можна пояснити той факт, що та сила гальмівного подразнення, яка дає різке пригнічення шкірного рефлекса на кислоту, не змінює порога рефлекторної збудності з чутливого нерва? Тут, на нашу думку, треба взяти до уваги характер рефлекторної відповіді при так званому рефлексі Тюрка. Для цього рефлекса характерна тривала сумація в центрах, без якої рефлекторна реакція не настає. На протязі кількох секунд після опускання лапки в кислоту рефлекс не постає, і тільки після такого тривалого латентного періоду, очевидно, потрібного для того, щоб сталося сумування в нервових центрах, які йдуть від шкіри повторних подразнень, маємо наслідком викидання лапки та загальні рефлекторні рухи. А що ж станеться, як електричним подразненням надати такого характеру, щоб вони спричиняли рефлекторні рухи не відразу, а після тривалої поступової сумації в центрах? Щоб добути рефлекторну відповідь тільки після тривалої сумації, слід застосувати очевидно не часті подразнення (які теж дають сумацію збуджень у центрах, але дуже швидко, що скоро призводить до рухів), а повторні, рідкі індукційні удари, які дають рухи тварини лише після кількох ударів.

Ми поставили кілька дослідів, у яких спостерігали, як впливатиме розлите гальмування від рідких подразнень (2 замикання в секунду) чутливого нерва на ефект від повторних рідких подразнень другого чутливого нерва, що дають ефект після тривалого сумування.

У більшості дослідів частота „гальмованих“ подразнень становила 1,5 замикання в секунду.

Сила цих „гальмувань“ подразнень була чимала, доходячи навіть до відстані катушок в 8 см (інакше вони не давали „сумаційного ефекта“).

Досліди дали такий результат. Найчастіше рідкі подразнення (2 замикання в секунду) при такій силі їх, яка ще не спричиняла рефлекторних рухів, дають гальмування ефекта від повторних рідких подразнень другого нерва. Як застосовувати „вкрадування“ рідких гальмівних подразнень, то у всіх дослідях ми досягатимемо цілковитого гальмування, тобто ліквідації ефекта від рідких подразнень другого нерва (див. табл. 2).

Та сила рідкого подразнення, яка вже спричиняє гальмування вказаного ефекта, ще не впливає на поріг від частих подразнень другого сидничого нерва.

Результати цих дослідів показують, що для гальмівного ефекта відіграє роль не сила гальмівного подразнення. Слабі порогові часті подразнення не пригнічуються, тим часом як ефект від рідких сильніших індукційних ударів (відстань катушок 10—8 см) гальмується цілком. Величезне значення має характер подразника в розумінні повільності сумування ефекта.

Далі ми поставили кілька дослідів з гальмуванням шляхом рідких подразнень (2 замикання в секунду) чутливого нерва рефлекторних рухів, спричинених електричним подразненням шкірної поверхні. Подразнювалась шкіра стопи біполярно (з допомогою двох тонких електродів, обмотаних вологою ватою, або ж псевдоуніполярно) — широкий індиферентний електрод на спину жаби, тонкий диферентний електрод був для подразнення. При подразненні шкіри вживали теж двох способів: часті струми (500 на секунду) та рідкі (приміром, 1,5 замикання в секунду).

Результати дослідів аналогічні результатам їх з гальмуванням ефекту від електричних подразнень чутливих нервів.

Ефект від частого електричного подразнення шкіри найчастіше не піддавався гальмуванню навіть при застосуванні рідких гальмівних подразнень, що „вкрадуються“; а тим часом дуже легко (навіть без застосування „вкрадування“) загальмувати ефект від рідких подразнень шкіри (див. табл. 3).

На підставі наведених у цій статті дослідів можна дійти такого висновку: при певній силі розлитого гальмування пригнічується ефект від рідких подразнень, тобто від таких, що дають свій руховий ефект наслідком повільної тривалої сумації. Тим часом ефект від частих подразнень, що швидко йдуть одне за одним, — отже, що призводять до швидкого наростання підвищеної збудності в центрах, не змінюється. Дуже сильно розлите гальмування дає деяке зниження порога збудності і для частих електричних подразнень. Проте, цілковитого гальмування, тобто цілковитої відсутності реакції на часті подразнення, не можна домогтися при найбільшій силі розлитого гальмування. Значно менша сила цього гальмування ліквідує такі реакції, як рефлекс Тюрка, або реакцію на рідкі електричні подразнення. Отож можна дійти висновку, що на фоні розлитого гальмування нервовий центр може збудитися, і ефекти повторних збуджень можуть скластися, але тільки тоді, коли вони йдуть швидко одне за одним. При значному інтервалі між збудженнями, які йдуть до центрів, слід від одного зникає до постановки нового збудження.

Можна припустити, що розлите гальмування характеризується зменшеною здатністю центра до збереження сліду від збудження, яке було в даному центрі.

Певна річ, цим не вичерпується характеристика розлитого гальмування. Наприклад, за даними Сеченова, при гальмуванні наслідком хемічних та електричних подразнень чутливих нервів пригнічуються рефлекси на механічні подразнення шкіри, тобто такі реакції, при яких немає даних за тривалу сумачію в центрах.

Проте, виявлене в цій праці порушення процесу сумачії від рідких подразнень треба вважати за важливу особливість процесу розлитого гальмування.

Висновки.

У попередній статті ми констатували, що рідкі електричні подразнення чутливого нерва (2—5 замикань первинного кола в секунду) спричиняють у жаби розлите гальмування, при якому не буває рефлекторних рухових ефектів (вони спостерігаються при частих електричних подразненнях чутливого нерва, затемнюють явища гальмування і не дають змоги їх дослідити). У цій праці ми дослідили зміни різного типу рефлекторних реакцій жаби при розлитому гальмуванні, спричиненому рідкими електричними подразненнями чутливого нерва. Тут ми іноді застосовували особливий спосіб — „вкрадування”; він полягає у поступовому тривалому посиленні рідких подразнень, які при таких умовах не дають рухового ефекта навіть при більших силах струму, які спричиняють різке гальмування.

Ми виявили таке:

1. При певній силі процесу розлитого гальмування поріг рефлекторної реакції від частих електричних подразнень не знижується.
2. Піддавши чутливий нерв рідким електричним подразненням, які дають рефлекторну відповідь не відразу, а наслідком тривалої сумачії (через кілька секунд), ми досягаємо того, що ефект від таких подразнень легко пригнічується при розлитому гальмуванні.
3. Поріг електричних (частих) подразнень шкіри не знижується при певній силі розлитого гальмування.
4. Піддавши шкіру рідким електричним подразненням, що дають рефлекторну відповідь після тривалої сумачії, ми досягаємо того, що ефект таких шкірних подразнень пригнічується при даній силі розлитого гальмування.
5. При дуже великій силі розлитого гальмування можуть пригнічуватися ефекти і від частих електричних подразнень чутливого нерва і шкіри.

Загалом при певній силі розлитого гальмування пригнічуються ефекти від подразників, що діють шляхом повільно наростаючої тривалої сумачії. Можна припустити, що при певній силі такого гальмування міняються функціональні властивості нервових центрів у розумінні зменшення здатності їх до збереження сліду від попереднього подразнення, а тому подразнення малої частоти не дають ефекта.

О влиянии разлитого торможения у лягушки на эффект от действия разных раздражителей.

(Предварительное сообщение).

А. Б. Фельдман (Харьков).

Группа общей физиологии нервной системы (зав. — А. Б. Фельдман) отдела физиологии Украинского института экспериментальной медицины (директор — проф. Я. И. Лифшиц).

Можно различать две формы процесса торможения в центральной нервной системе.

1. Торможение, относительно локализованное в определенных центрах, нарушающее ход определенных реакций; существует какая-то внутренняя связь между ним и возбуждением других центров — это так называемое интрацентральное торможение Орбели.

2. Торможение, относительно разлитое, отражающееся, напр., на рефлекторных реакциях, получаемых при раздражении любого участка данной рецепторной поверхности. Эту форму мы предлагаем назвать разлитым торможением. Оно впервые установлено и изучено И. М. Сеченовым, который установил следующие ее формы:

1. Так называемое Сеченовское торможение, наступающее при наложении соли на зрительные бугры.

2. Торможение при электрических раздражениях (Сеченов применял частые индукционные токи) чувствительных нервов.

3. Торможение при химических раздражениях чувствительных нервов. Химические и электрические раздражения чувствительных нервов могут вызывать также рефлекторные движения животного. Химические раздражения вызывают двигательные процессы при большей силе их, чем та, которая вызывает торможение кожных рефлексов. Электрические раздражения, наоборот, при меньшей силе вызывают двигательное возбуждение, при большей — наряду с таковым — угнетение кожных рефлексов. Движения нарушают исследование процесса торможения при электрическом раздражении нервов, если только не применить специальный прием „вкрадывание“ (по Сеченову) — т. е. медленное непрерывное усиление раздражений.

В предшествующей работе мы установили, что если подвергнуть чувствительный нерв электрическим раздражениям малой частоты (2—5 замыканий первичной цепи индуктора в секунду), то такое раздражение оказывает на центральную нервную систему то же действие, что и химические раздражители, приложенные к чувствительному нерву. Именно при меньшей силе раздражения наступает торможение кожных рефлексов, при большей силе — рефлекторные движения. Процесс „вкрадывания“ удастся значительно легче достигнуть посредством редких раздражений, чем при применении частых. Этот способ вызывания разлитого торможения (редкими раздражениями) дает возможность изучать различные особенности этого процесса, не осложненного двигательными явлениями и легко подающегося дозированию.

Является важной следующая проблема — как отразится процесс разлитого торможения на эффектах от действия различного типа раздражителей. По этому вопросу имеются важные данные в работах Сеченова, который установил, что при его торможении угнетен эффект от химических раздражений кожи при неизменности эффекта на механические

ее раздражения. При торможении кожных рефлексов, вызванном химическим раздражением чувствительного нерва, не изменяется порог от фарадического раздражения чувствительного нерва. То же установил Широкий по отношению к Сеченовскому торможению.

В настоящей работе мы вызывали торможение редкими раздражениями чувствительного нерва (2 перерыва первичной цепи в секунду) и исследовали влияние его на эффект от разных, определенного типа, раздражений.

Опыты производились на лягушках без полушарий. С одной или с обеих сторон отпрепаровывался седалищный нерв и брался на лигатуру, причем нижняя конечность отрезалась.

В предыдущей нашей работе имеются данные о том, что редкие раздражения (2 перерыва цепи в секунду) дают затормаживание рефлекса Тюрка — при такой силе этих редких раздражений, которая еще не дает двигательных процессов. В данной работе мы прежде всего поставили задачей выяснить, как отразится вызванное указанным способом разлитое торможение на эффекте от раздражения чувствительного нерва частыми электрическими раздражениями.

Определялся порог рефлекторной возбудимости при раздражении седалищного нерва частыми токами (500 перерывов первичной цепи в секунду). Затем к противоположному седалищному нерву прикладывались редкие тормозящие раздражения и через 2—6 минут после начала их действия, на фоне этого действия, повторялось измерение порога рефлекторной возбудимости с первого седалищного нерва. Опыты показали, что редкие тормозящие раздражения при силе их, еще не дающей двигательных процессов, не вызывают повышения указанного порога рефлекторной возбудимости, а, наоборот, он иногда понижается. В ряде опытов тормозящие раздражения усиливались путем „вкрадывания“ и доводились до значительной силы, не вызывая при этом рефлекторных движений. Только в тех опытах, в которых удавалось довести их „вкрадыванием“ до очень большой силы (14—10 см расстояния катушек), наблюдалось небольшое (на несколько сантиметров) повышение порога рефлекторной возбудимости (табл. 1).

Чем следует объяснить тот факт, что разлитое торможение при той его интенсивности, которая полностью затормаживает рефлекс на раздражение кожи кислотой (так называемый рефлекс Тюрка), не отражается на эффекте от частых электрических раздражений чувствительного нерва? Здесь следует прежде всего учесть, что рефлекторная реакция при рефлексе Тюрка наступает после длительной суммации возбуждений в центрах, притекающих к ним с раздражаемой кожной поверхности (рефлекторное выдергивание лапки происходит через несколько секунд от начала действия кислоты на кожу).

Мы поставили ряд опытов, в которых „тормозимым“ электрическим раздражениям придавался такой характер, чтобы они давали рефлекторный эффект после медленной длительной суммации. Именно применялись редкие раздражения (напр. 1,5 замыкания первичной цепи в секунду) при известной их силе (иногда приходилось применять очень значительную силу, напр. 8 см катушек); они дают значительный эффект только после многих раздражений (т. е. после многих замыканий цепи), — следовательно, через несколько секунд от начала их действия. В большинстве опытов редкие тормозящие раздражения при силе, еще не дающей рефлекторных движений, вызывают затормаживание эффекта от редких раздражений чувствительного нерва (табл. 2). Затормаживание это — обычно полное (т. е. эффект исчезает, не появляясь даже после очень большого числа замыканий редких токов). Если „вкрадыв-

ванием" увеличить силу тормозящих раздражений, то во всех опытах достигается полное исчезновение эффекта от редких раздражений чувствительного нерва. Редкие тормозящие раздражения, уже затормаживающие эффект от указанных редких, "медленно суммирующихся" раздражений, не влияют совершенно на эффект от частых раздражений.

Далее нами был поставлен ряд опытов торможением эффекта от электрического раздражения кожи. Раздражалась кожа стопы биполярно (два тонких электрода, обмотанных влажной ватой) или псевдоуниполярно: в одной серии опытов частыми раздражениями (500 замыканий первичной цепи в секунду), а в другой серии — редкими (1,5 замыкания в секунду), дающими рефлекторный эффект после длительной суммации (большого числа замыканий). Полученные результаты вполне аналогичны результатам опытов с электрическим раздражением чувствительных нервов. При определенной силе различных торможений (иногда без применения, иногда с применением „вкрадывания“) тормозится только эффект от редких раздражений, действующих после длительной суммации (табл. 3.).

Угнетение эффекта от частых электрических раздражений получалось в незначительном числе опытов, в которых удалось получить очень большую силу разлитого торможения.

На основании описанных опытов мы приходим к следующему заключению.

На фоне разлитого торможения нервные центры могут возбуждаться, и эффекты повторных возбуждений могут складываться, но при условии быстрого их следования. При значительном интервале между возбуждениями, идущими к центрам, след от одного исчезает до появления другого.

Следует предположить, что при разлитом торможении уменьшена способность центра к удерживанию следа от бывшего в данном центре возбуждения, и что это является одной из важных особенностей процесса разлитого торможения, по крайней мере, при определенной его интенсивности.

Выводы.

Мы исследовали влияние разлитого торможения у лягушки, вызванное установленным нами в прежней нашей работе способом (редкими электрическими раздражениями чувствительного нерва — 2 — 5 замыканий первичной цепи индуктора в секунду) на эффект от действия различных раздражителей.

Мы установили следующее:

1. При известной силе процесса разлитого торможения порог рефлекторной реакции от электрических раздражений не понижается.

2. Если подвергнуть чувствительный нерв редким электрическим раздражениям, дающим рефлекторный ответ не сразу, а в результате длительной суммации (через несколько секунд), то эффект от таких раздражений легко угнетается при разлитом торможении.

3. Порог электрических (частых) раздражений кожи не падает при известной силе разлитого торможения.

4. Если подвергнуть кожу редким электрическим раздражениям, дающим рефлекторный ответ после длительной суммации, то эффект таких раздражений угнетается при данной силе разлитого торможения.

5. При очень большой силе разлитого торможения могут угнетаться эффекты и от частых электрических раздражений чувствительного нерва и кожи.

В общем, при известной силе разлитого торможения угнетаются эффекты от раздражителей, действующих путем медленно нарастающей длительной суммации.

Надо предположить, что при известной силе разлитого торможения меняются функциональные свойства нервных центров, т. е. уменьшается способность к удерживанию следа от предшествующего раздражения. Поэтому раздражения малой частоты не дают эффекта.

De l'influence de l'inhibition généralisée chez la grenouille sur l'effet produit par certains excitants.

(Communication préliminaire.)

A. B. Feldmann.

Sous-section de Physiologie du système nerveux (chef—A. B. Feldmann) de l'Institut de Médecine Expérimentale d'Ukraine (Directeur—Prof. J. I. Lifschitz).

On peut distinguer deux formes du processus d'inhibition dans le système nerveux central. Une de ces formes est représentée par l'inhibition relativement localisée dans les centres déterminés, qui modifie le cours de certaines réactions, et qui est liée d'une certaine façon à l'excitation d'autres centres — c'est ce qu'on appelle l'inhibition intracentrale d'Orbeli.

La deuxième forme est celle d'une inhibition relativement généralisée qui agit, par exemple, sur les réactions réflexes, dues à l'irritation d'un point quelconque de la surface réceptrice donnée. L'auteur propose de désigner cette espèce d'inhibition comme inhibition généralisée. I. M. Séтчénov le premier a découvert et étudié l'inhibition généralisée. Il a établi les formes suivantes de cette inhibition:

1. L'inhibition, dite de Сétчénov, provoquée par l'application du sel sur les thalanii optici.

2. L'inhibition provoquée par l'irritation électrique des nerfs sensitifs (Сétчénov se servait de courants induits à haute fréquence).

3. L'inhibition provoquée par l'irritation chimique des nerfs sensitifs.

Les irritants chimiques et électriques des nerfs sensitifs peuvent également provoquer chez l'animal des mouvements réflexes. Les irritants chimiques provoquent des mouvements lorsqu'ils sont appliqués en des quantités plus grandes que celles qui provoquent l'inhibition des réflexes cutanés. Les irritants électriques, au contraire, provoquent l'excitation motrice, quand ils sont plus faibles et, de plus une inhibition des réflexes cutanés, quand ils deviennent plus, forts. Les mouvements mettent un obstacle à l'étude du processus d'inhibition lors de l'excitation électrique des nerfs si l'on n'emploie un procédé spécial — „l'insinuation“ (d'après Сétчénov), c'est à dire une augmentation continue et lente de l'excitation.

Dans son travail l'auteur a constaté que si l'on excite un nerf sensitif à l'aide d'un courant électrique de faible fréquence (2—5 interruptions du circuit primaire par seconde) ce genre d'excitation exerce sur le système nerveux central la même action que les irritants chimiques, appliqués sur le nerf sensitif, c'est à dire qu'en présence d'une irritation plus faible une inhibition des réflexes cutanés a lieu, et qu'une plus forte irritation est suivie de mouvements réflexes.

On réussit à réaliser plus facilement „l'insinuation“ à l'aide d'excitations espacées qu'à l'aide d'excitations fréquentes. Cette manière de provoquer l'inhibition généralisée à l'aide d'excitations espacées permet d'étudier les particularités de ce processus non compliqué de phénomènes moteurs

qui se prête facilement au dosage. Il importe de savoir l'effet qu'aura l'inhibition généralisée sur les résultats d'action des différents irritants. A ce sujet il y a des indications très importantes dans les travaux de Sétchénov qui a établi que lors d'une inhibition dite Sétchénovienne l'effet des irritations chimiques de la peau est inhibé, celui des irritations mécaniques restant le même. Avec l'inhibition des réflexes cutanés, provoquée par l'irritation chimique du nerf sensitif, la barrière créée par l'excitation faradique du nerf sensitif, reste intacte.

Shiroky a constaté le même phénomène dans le cas de l'inhibition de Sétchénov. Dans ses recherches l'auteur provoquait l'inhibition à l'aide d'excitations espacées du nerf sensitif (2 interruptions du circuit primaire par seconde) et cherchait à en établir l'effet sur l'action de différents irritants d'un type déterminé.

Les expériences étaient faites sur des grenouilles décérébrées, chez lesquelles le nerf sciatique était dégagé d'un seul côté, ou des deux, et lié, l'extrémité inférieure étant amputée. Dans un travail antérieur l'auteur fait remarquer que les excitations espacées (2 interruptions du circuit par seconde) inhibent les réflexes de Turck à une intensité insuffisante pour provoquer un effet moteur.

Dans le présent travail l'auteur s'est proposé d'établir l'influence que l'inhibition généralisée provoquée par ce moyen exerce sur l'effet de l'irritation d'un nerf sensitif par des excitations électriques fréquentes. Il déterminait d'abord la barrière de l'excitabilité réflexive lors de l'excitation du nerf sciatique par des courants de haute fréquence (500 interruptions du circuit primaire par seconde). Ensuite des irritations inhibitrices espacées étaient appliquées au nerf opposé et 2—6 minutes après le commencement de leur action on mesurait la barrière d'excitabilité réflexive du premier nerf sciatique. Les expériences ont montré que les irritations inhibitrices espacées, dont la force n'était pas encore suffisante pour provoquer des mouvements, non seulement ne font augmenter cette barrière d'excitabilité réflexive mais la font quelquefois baisser. Dans une série d'expériences les irritations inhibitrices étaient renforcées par „l'insinuation“ et portées à une valeur considérable sans provoquer pour cela de mouvements réflexes. Ce n'est que dans celles des expériences où à l'aide de l'insinuation on avait réussi à rendre les irritations très fortes (14—10 cm. de distance entre les bobines) qu'on pouvait observer une augmentation de la barrière de l'excitabilité réflexive (de gg. centimètres). Voir tabl. 1.

L'auteur a cherché à expliquer ce fait où l'inhibition généralisée ayant atteint le degré de force suffisant pour inhiber complètement le réflexe, provoqué par l'irritation de la peau par un acide (réflexe de Turck), ne modifie en rien l'effet des excitations électriques fréquentes du nerf sensitif. Ici il faut tout d'abord tenir compte de ce fait que la réaction réflexive qui suit le réflexe de Turck, apparaît après une sommation prolongée dans les centres des excitations qui y parviennent de la surface cutanée irritée (le retrait réflexe de la patte a lieu quelques secondes après que l'application de l'acide sur la peau eut commencé d'agir). L'auteur a fait une série d'expériences où les excitations électriques „inhibées“ étaient de nature à provoquer un réflexe après une sommation lente et prolongée. Notamment des irritants espacés étaient employés (1,5 interruptions du circuit primaire par seconde), d'une certaine force (parfois on était obligé d'atteindre une force considérable, jusqu'à 8 cm. de distance entre les bobines); ces irritants ne donnaient d'effet qu'après plusieurs irritations (c'est à dire après plusieurs interruptions du courant), c'est à dire quelques secondes après qu'ils eussent commencé d'agir. Dans la plupart des expériences les irritations inhibitrices, n'ayant pas encore atteint la force nécessaire pour

produire des mouvements réflexes, provoquent l'inhibition de l'effet des irritations espacées du nerf sensitif (table 2). Cette inhibition est ordinairement totale (c'est à dire l'effet disparaît sans réapparaître même après un grand nombre d'interruptions de courants à faible fréquence). Si l'on fait augmenter la force des irritations inhibitrices à l'aide de l'insinuation, l'effet de l'irritation espacée du nerf sensitif disparaît dans toutes les expériences.

Les irritations inhibitrices espacées suffisantes pour inhiber l'effet des dites irritations espacées à „sommation lente“ n'ont aucune influence sur l'effet des irritations fréquentes.

Ensuite l'auteur a fait une série d'expériences avec l'inhibition de l'effet de l'irritation électrique de la peau. Il excitait la peau de la plante du pied bipolairement à l'aide de deux électrodes de faible section, entourées d'une couche d'ouate humide, ou par la méthode pseudounipolaire, dans une série d'expériences par des excitations fréquentes (500 interruptions du circuit primaire par seconde), dans une autre série — par des excitations espacées (1,5 interruption par sec.) qui donnent un effet réflexe après une sommation prolongée (d'un grand nombre d'interruption). Les résultats obtenus sont analogues à ceux des expériences avec l'excitation électrique des nerfs sensitifs. Avec les inhibitions différentes (parfois avec l'insinuation, d'autres fois sans celle-ci), seul inhibé l'effet des excitations espacées, agissant après une sommation lente (table 3). L'inhibition de l'effet des excitations électriques fréquentes était obtenu dans un nombre d'expériences restreint, où l'on avait réussi à obtenir une inhibition généralisée d'une très grande force. Ces expériences amènent l'auteur à la conclusion suivante.

Sur un fond d'inhibition généralisée les centres nerveux peuvent être excités, les effets d'excitations répétés pouvant s'additionner mais à conditions de se suivre de près. Dans le cas d'intervalles prolongés entre deux excitations, la trace de la première disparaît avant que la seconde ait eu le temps de se manifester. On en est conduit à admettre qu'en présence d'une inhibition généralisée la faculté du centre de retenir les excitations est diminuée et que c'est là une des propriétés fondamentales du processus de l'inhibition généralisée a un certain degré d'intensité au moins.

L'auteur a fait des recherches sur l'influence de l'inhibition généralisée chez la grenouille, provoquée à l'aide d'une technique, élaborée par l'auteur au cours de ses travaux antérieurs (par des excitations électriques espacées 2—5 interruptions du circuit primaire par sec.) sur l'effet de l'action des différents irritants.

L'auteur a constaté que:

1. Avec une certaine intensité du processus d'inhibition généralisée la barrière de la réaction réflexe n'est pas diminuée par les excitations électriques.

2. Si l'on excite un nerf sensitif par des excitations électriques espacées qui provoquent le réflexe non de suite, mais au bout d'une sommation prolongée (après quelques secondes) l'effet de ces excitations est facilement inhibé en présence d'une inhibition généralisée.

3. La barrière des irritations électriques fréquentes de la peau ne diminue pas en présence d'une inhibition généralisée d'une certaine intensité.

4. Si l'on irrite la peau à l'aide d'excitations électriques espacées qui produisent un effet réflexe après une sommation prolongée, l'effet de ces irritations cutanées est inhibé en présence d'une inhibition généralisée d'une certaine intensité.

5. En présence d'une inhibition généralisée d'une grande intensité, l'effet des excitations électriques fréquentes du nerf sensitif peut également être inhibé.

En général avec une inhibition généralisée d'une certaine intensité on a l'inhibition de l'effet de l'action des irritants agissant par une sommation prolongée, lentement progressive. On en est conduit à admettre qu'avec une certaine intensité de l'inhibition généralisée les propriétés fonctionnelles des centres nerveux se modifient dans le sens de la diminution de la faculté de garder la trace de l'irritation précédente, pour quelle raison les irritants de faible fréquence restent sans effet.

К 4789

П48783/1

Экспериментальная Медицина

Щомсячний журнал



№ 1

Січень
Janvier

1936

La médecine
expérimentale

Держмедбидав