

ГЛАВА IV.

25. Во всѣхъ опытахъ, за весьма рѣдкими исключеніями, можно констатировать одно чрезвычайно постоянное явленіе—я говорю объ изохронизмѣ мышечныхъ сокращеній съ колебаніями тока въ тѣхъ предѣлахъ частоты колебаній, которые имѣли мѣсто въ нашихъ изслѣдованіяхъ. Будутъ-ли сокращенія вполне обо-собленные или представляютъ тетаническую кривую, совершаются-ли колебанія тока съ большимъ интерваломъ или малымъ—во всѣхъ случаяхъ можно наблюдать, что число сокращеній мускула точно соотвѣтствуетъ числу колебаній тока за тотъ-же промежутокъ времени. Даже въ тѣхъ случаяхъ, когда сокращенія складываются въ тетанусъ съ ясно выраженными зигзагами, можно констатировать подтвержденіе того-же закона—продолжительность каждаго зигзага соотвѣтствуетъ продолжительности одного „полнаго“ колебанія тока.

Такъ какъ одно „полное“ колебаніе тока состоитъ изъ двухъ фазъ раздраженія—„положительной“ и „отрицательной“, то казалось-бы страннымъ, почему на эти двѣ фазы раздраженія приходится только одно сокращеніе мускула. Этотъ вопросъ тщательно изучался Fleischl'емъ и Fuhr'омъ.

По смыслу закона Du Bois Reymond'a „объ электрическомъ раздраженіи нервовъ“ можно было бы ожидать, что разъ колебаніе тока совершается съ достаточной быстротой, оно непременно должно дѣйствовать раздражающимъ образомъ независимо отъ того, происходитъ-ли колебаніе тока въ формѣ нарастанія его отъ

нуля до опредѣленнаго maximum'a, или-же наоборотъ—въ формѣ ослабленія его. Въ самомъ дѣлѣ, Du Bois Reymond, при своихъ опытахъ со Schwankungsrheochord'омъ, фактически доказалъ, что нервъ раздражается одинаково какъ „положительнымъ“ колебаніемъ тока, такъ и „отрицательнымъ“.

Но уже Fleischl, повидимому, убѣдился, что дѣло обстоитъ совершенно иначе. Онъ утверждаетъ, что только одно нарастаніе тока, гесп. „положительное“ колебаніе его, служитъ раздражителемъ нерва; періодъ-же ослабленія тока, повидимому, не обладаетъ никакими раздражающими свойствами. Свое положеніе онъ основываетъ на томъ, что „die Reaction des Muskels während der ganzen Dauer der Stromschwankung in einer einzigen Zusammenziehung besteht“¹⁾. Процессъ возбужденія нерва онъ объясняетъ слѣдующимъ образомъ: колебаніе тока, проходящее черезъ нервъ въ формѣ нарастанія съ извѣстной крутизой, не вызываетъ никакого эффекта до того момента, пока токъ не достигнетъ извѣстной высоты; въ послѣднемъ случаѣ появляется сокращеніе мускула, которое обыкновенно имѣетъ большое сходство съ сокращеніемъ, вызваннымъ индукціоннымъ ударомъ. На дальнѣйшее-же нарастаніе тока и послѣдующее затѣмъ ослабленіе его съ той-же крутизой, съ какой онъ раньше нарасталъ, мускуль все время остается въ покоѣ²⁾. Такимъ образомъ, въ продолженіе одного „полнаго“ колебанія тока, мускуль отвѣчаетъ только однимъ сокращеніемъ.

Но уже Fuhr, экспериментируя съ тѣмъ-же Ortho-Rheonot'омъ, ввелъ поправки въ положеніе Fleischl'я по данному вопросу.

Изъ своихъ опытовъ Fuhr выводитъ то заключеніе, что не одно только „положительное“ колебаніе тока служитъ раздражителемъ

¹⁾ Fleischl. Sitzungsber. der Wiener akad. d. wiss. 1880 г. 3 abth. 138 стр.

²⁾ Fleischl. l. c. 138—9 стр.

и вызываетъ сокращеніе мускула, но раздражаетъ также и „отрицательное колебаніе“. Последнее только сопровождается гораздо слабѣйшимъ эффектомъ, который очень часто даже можетъ совершенно отсутствовать. Съ другой-же стороны, если „отрицательное“ колебаніе вызываетъ сокращеніе, то последнее не является отдѣльнымъ, вполне обособленнымъ, но сливается съ сокращеніемъ, вызваннымъ „положительнымъ“ колебаніемъ тока.

Слитіе или суммирование между собой двухъ сокращеній происходитъ совершенно своеобразнымъ способомъ, не подчиняющимся общимъ законамъ суммированія сокращеній.

Все-таки Fuhr не отрицаетъ того факта, что и „отрицательное“ колебаніе тока можетъ обладать такими-же сильными раздражающими свойствами, какъ и „положительное“. Но онъ не берется рѣшить, почему, въ одномъ случаѣ, сильнѣе раздражаетъ „положительное“ колебаніе, въ другомъ—„отрицательное“. Онъ говоритъ: „Welche Gründe dafür massgebend sind, dass sich in einem Falle diese, im andern jene Art von Zuckung als Hauptzuckung ausbildet, ist mir bis jetzt nicht zu constatiren gelungen“¹⁾. Онъ только наблюдалъ, что при раздраженіи нерва послѣдовательно этими двумя фазами мускуль отвѣчаетъ только однимъ сокращеніемъ, которое онъ называетъ „главнымъ“ (Hauptzuckung). Это „главное“ сокращеніе падаетъ на ту фазу колебанія, которая сильнѣе раздражаетъ безразлично, будетъ-ли она „положительная“ или „отрицательная“; на другую-же фазу раздраженія мускуль отвѣчаетъ слабѣйшимъ сокращеніемъ, которое Fuhr называетъ „вторичнымъ“. Какъ было выше упомянуто, эти два сокращенія—„главное“ и „вторичное“, суммируются между собой такимъ образомъ, что последнее какъ бы вѣдряется въ „главное“ сокращеніе, измѣняя его форму. Въ этомъ случаѣ

¹⁾ Fuhr. Pflüger's Archiv. Bd. 38. 1886 г. 316 стр.

замѣчается или измѣненіе формы верхушки „главнаго“ сокращенія, или — его нисходящей вѣтви. Одинъ разъ приходится наблюдать удлинненіе верхушки (по времени), или-же „вторичную“ верхушку; другой разъ измѣняется нисходящая вѣтвь „главнаго“ сокращенія, при чемъ это измѣненіе можетъ выражаться или въ видѣ яснаго и довольно значительнаго приподнятія ея, или-же — только въ видѣ покатости. При особенно благопріятныхъ условіяхъ, „вторичное“ сокращеніе можетъ быть на столько рѣзко выраженнымъ, что является вполне обособленнымъ, не суммированнымъ съ „главнымъ“ сокращеніемъ. Въ значительномъ-же большинствѣ случаевъ наблюдается та форма суммированія, которая выражается только въ чуть-чуть замѣтномъ возвышеніи нисходящей вѣтви кривой сокращенія, или-же, что еще чаще, — въ образованіи покатости на ней.

Такимъ образомъ, Fuhr могъ точно констатировать, что, помимо „главнаго“ сокращенія, существуетъ и „вторичное“ сокращеніе, которое можетъ быть или ясно видимымъ или скрытымъ. Въ своей статьѣ онъ говоритъ: „Mit Sicherheit ist dagegen zu constatiren, dass, mag nun die Zuckung des wachsenden oder die des abnehmenden Stromes als Hauptzuckung erscheinen, doch keineswegs die andern Zuckungen allemal fehlen ¹⁾“.

26. Такимъ образомъ, на первыхъ порахъ по самому коренному вопросу мы наталкиваемся на результаты двухъ изслѣдованій, взаимно противорѣчащихъ другъ другу. Между тѣмъ, вопросъ этотъ имѣетъ существенное значеніе, такъ какъ съ нимъ находятся въ тѣсной зависимости вопросы о продолжительности мускульнаго сокращенія при раздраженіи нерва волнотокомъ и объ образованіи тетануса при тѣхъ-же условіяхъ раздраженія.

Изслѣдованія, предпринятые нами въ этомъ направленіи, требовали нѣкоторыхъ измѣненій въ постановкѣ опыта для той цѣли,

¹⁾ I. с. 216 стр.

чтобы по возможности точно каждый разъ можно было бы опредѣлять тотъ моментъ раздраженія, на который падаетъ начало сокращенія мускула. Для этой цѣли необходимо было выбирать такіе лягушечьи препараты, которые, будучи очень раздражительными, отвѣчали бы сокращеніемъ даже на медленные колебанія тока.

Далѣе, чтобы точнѣе уловить моментъ начала сокращенія, необходимо было значительно увеличить скорость вращенія записывающаго цилиндра и ввести такой счетчикъ, который бы отмѣчалъ каждый разъ 'различные моменты положенія верхняго электрода Кимореонова.

Первое условіе достигалось тѣмъ, что нервно-мускульные препараты приготавлились отъ большихъ весеннихъ лягушекъ (опыты производились въ апрѣлѣ и маѣ). Для второй цѣли, я увеличивалъ скорость вращенія записывающаго цилиндра до 50 миллиметровъ въ одну секунду. Наконецъ, для послѣдней цѣли я пользовался особо устроеннымъ электромагнитнымъ счетчикомъ, подробно описаннымъ во второй главѣ (стр. 45), который во время одного „полнаго“ колебанія тока дѣлаетъ на вращающемся цилиндрѣ четыре знака: два знака соотвѣтствуютъ двумъ крайнимъ положеніямъ подвижнаго электрода Кимореонова, *resp.* *maximum* и *minimum* колебанія силы тока; два другихъ знака соотвѣтствуютъ двумъ среднимъ положеніямъ того-же электрода.

При этихъ опытахъ нервъ обыкновенно раздражался слабыми токами въ восходящемъ направленіи; колебанія тока употреблялись по возможности медленные (до 2-хъ колеб. въ сек.).

Всѣ опыты, предпринятые въ этомъ направленіи, дали совершенно согласные между собою результаты; одинаковость результатовъ нисколько не зависѣла ни отъ амплитуды колебаній тока, ни отъ направленія его по нерву, ни отъ мѣста нерва, гдѣ происходило раздраженіе. На основаніи этихъ опытовъ можно съ

точною констатировать, что „главное“ сокращеніе (въ смыслѣ Fuhr'a) соотвѣтствуетъ только „положительной“ фазѣ колебанія тока; ни при какихъ случаяхъ мнѣ не приходилось наблюдать, чтобы „главное“ сокращеніе падало на „отрицательную“ фазу.

Изъ цѣлаго ряда опытовъ, подтверждающихъ этотъ выводъ, я приведу только нѣкоторые.

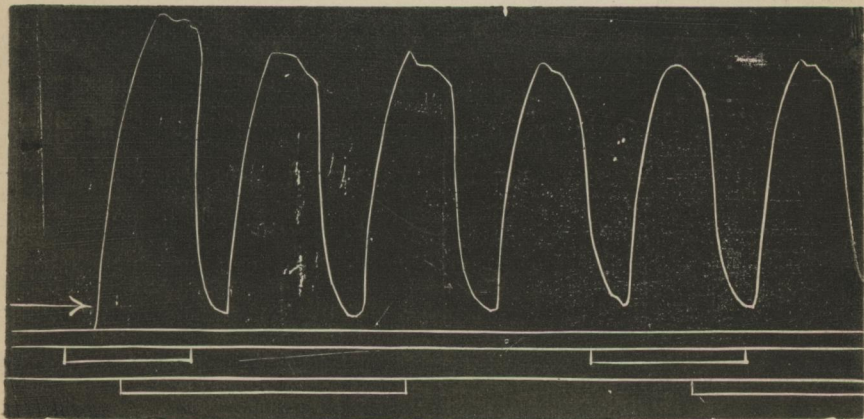
Опытъ 12-й. Кривыя на таб. III-й и IV-й получены при очень медленныхъ колебаніяхъ тока отъ различныхъ нервно-мускульныхъ препаратовъ при раздраженіяхъ нерва слабыми токами въ нижней части его и въ восходящемъ направленіи. Отмѣтки электромагнитнаго счетчика подъ абсциссой указываютъ на различные моменты положенія верхняго электрода Кимо-реонорма; стрѣлки внизъ показываютъ на опусканіе этого электрода, гесп. на усиленіе тока („положительная“ фаза); стрѣлки вверхъ—на поднятіе его, т. е. на ослабленіе тока („отрицательная“ фаза). Во всѣхъ приведенныхъ кривыхъ частота колебаній не достигаетъ двухъ въ сек. Гальваническій токъ сразу выдѣляется въ нервъ въ формѣ волнотока вмѣстѣ съ замыканіемъ его (безъ предварительнаго пропусканія постоянного тока черезъ нервъ).

На приведенныхъ кривыхъ мы можемъ точно констатировать одно и то же явленіе: начало сокращенія во всѣхъ случаяхъ падаетъ на періодъ усиленія тока (на „положительную“ фазу). Первое поднятіе кривой отвѣчаетъ моменту замыканія батарейнаго тока и затѣмъ уже дальнѣйшія сокращенія, періодически слѣдующія другъ за другомъ, точно соотвѣтствуютъ отдѣльнымъ колебаніямъ тока. На кривой 3-ей (таб. III-ей) сокращеніе, вызванное простымъ замыканіемъ тока, въ началѣ своего разслабленія вновь подхватывается идущей вслѣдъ волной раздраженія, которая соотвѣтствуетъ „положительной“ фазѣ. Даже въ тѣхъ случаяхъ, когда сокращенія складываются въ тетанусъ, какъ напр. на кривыхъ 2-ой и 3-ей (таб. IV-ая) и тамъ можно наблюдать, что отдѣльные подъемы кривой падаютъ на періодъ усиленія тока.

27. Опыты показываютъ однако, что сокращеніе вовсе не совпадаетъ съ началомъ „положительной“ фазы; на кривыхъ ясно видно, что въ періодъ нарастанія тока мускуль, въ продолженіе опредѣленнаго промежутка времени, остается въ покоѣ, и сокращеніе наступаетъ только тогда, когда верхній электродъ Кимореонома пройдетъ около половины своего пути, иначе говоря, оно наступаетъ, приблизительно, въ послѣднемъ періодѣ нарастанія тока.

Фактъ этотъ находится въ полнѣйшемъ согласіи съ упомянутымъ выше положеніемъ Fleischl'я, что сокращеніе мускула наступаетъ въ тотъ моментъ, когда нарастаніе тока достигаетъ извѣстной высоты.

Во всѣхъ случаяхъ приходится наблюдать, что мускульное сокращеніе не заканчивается съ моментомъ окончанія нарастанія тока, но всегда распространяется и на слѣдующую „отрицательную“ фазу, такъ что продолжительность періода всего сокращенія мускула приблизительно совпадаетъ съ временемъ протеканія двухъ фазъ (нарастанія и ослабленія тока). Этотъ фактъ находится въ



Кр. 31-я.

противорѣчіи съ тѣмъ замѣчаніемъ Fleischl'я, гдѣ онъ говоритъ, что сокращеніе мускула, вызванное „положительной“ фазой „hat

gewöhnlich die grösste Ähnlichkeit mit der auf einen Inductions-Schlag erfolgenden Zuckung und während nun der Strom im Nerven mit der gegebenen Steilheit weiter ansteigt, erschläft der Muskel wieder und bleibt in Ruhe ¹⁾.



«р. 32-я.

Но затѣмъ тутъ-же онъ замѣчаетъ: „nur erstreckt sich die Dauer der Zuckung oft weit in die späteren Reizphasen hinein“ ²⁾. Легко видѣть, что только это послѣднее замѣчаніе его находится въ полномъ согласіи съ нашими фактами. Напротивъ, ни въ одномъ случаѣ не приходилось наблюдать, чтобы сокращеніе, вызванное колебаніемъ тока, по своей продолжительности соответствовало-бы сокращенію—отъ индукціоннаго удара.

Кривыя, приведенныя на таблицѣ III-ей, состоятъ изъ одиночныхъ изолированныхъ другъ отъ друга сокращеній, которыя по формѣ своей напоминаютъ правильные равнобедренные треугольники. Судя по этимъ сокращеніямъ, можно было бы думать, что „отрицательная“ фаза колебанія не обладаетъ никакими раздражающими свойствами въ виду полного отсутствія какого-либо эффекта. Но приведенныя ниже кривыя приблизительно показываютъ, что „отрицательное“ колебаніе также сопровождается эффектомъ, который обнаруживается сокращеніемъ мускула, но только въ слабѣйшей степени.

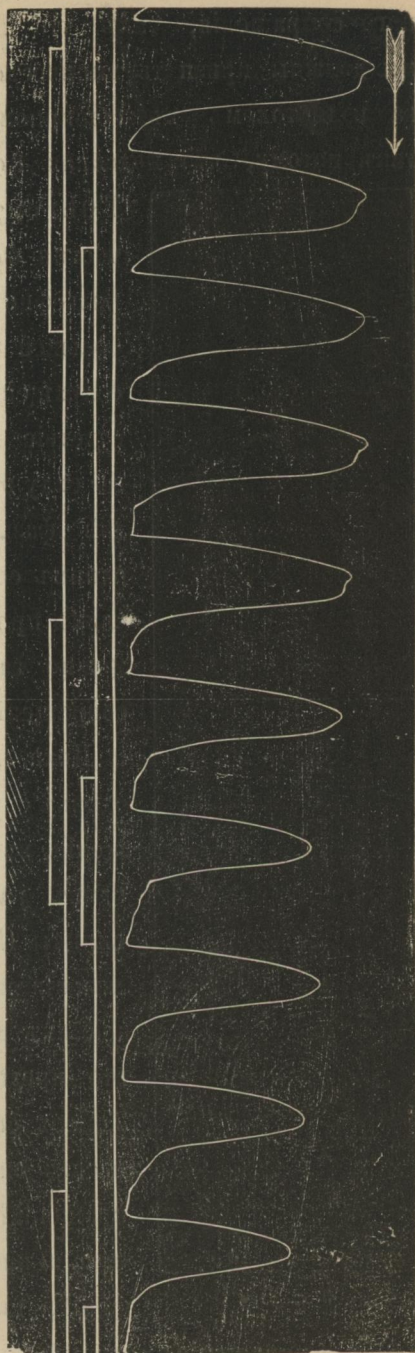
Такъ напр. кривая 31-ая представляетъ намъ такія измѣненія формы верхушекъ въ главныхъ сокращеніяхъ, которыя уже раньше

¹⁾ Fleischl. Wiener Akad. Ber. III Abth. 1880 г. 138 стр.

²⁾ I. с. 138 стр.

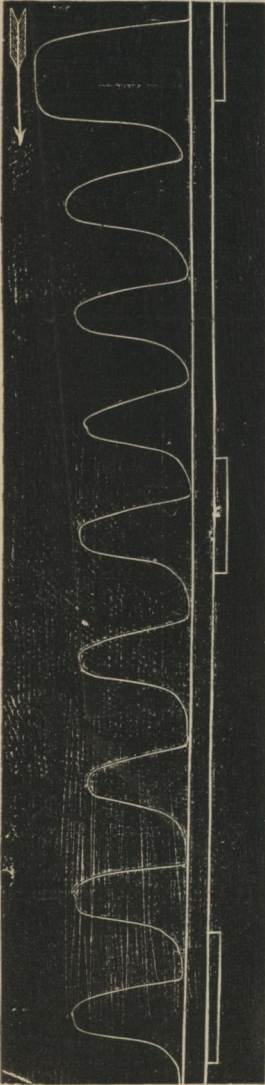
описаль Fuhr и привелъ ихъ въ связь съ раздражающимъ дѣйствіемъ „отрицательной“ фазы колебанія. Эти верхушки являются или растянутыми, или-же представляютъ вторичныя приподнятія съ сѣдлообразнымъ углубленіемъ въ серединѣ. Въ другихъ случаяхъ, дѣйствіе „отрицательной“ фазы обнаруживается въ образованіи вторичныхъ сокращеній на нисходящей вѣтви „главнаго“ (соотвѣтствующей разслабленію мускула). Нагляднымъ примѣромъ послѣдней формы суммированія служитъ кривая 32-ая. Гораздо чаще, вмѣсто вторичныхъ сокращеній приходится наблюдать образованіе покатости въ концѣ нисходящей вѣтви (у абсциссы). Кривая 33-ая представляетъ постепенное образованіе этой покатости съ каждымъ послѣдующимъ сокращеніемъ. Въ началѣ еще замѣтно легкое приподнятіе кривой въ этомъ мѣстѣ, но затѣмъ оно сглаживается и только кое-гдѣ образуется легкая волнистость.

Въ громадномъ большинствѣ случаевъ приходится наблюдать только вышеупомянутую покатость на нисходящей вѣтви каждаго отдѣль-



Кр. 33-я.

наго сокращенія, такъ что подобную форму кривой сокращенія мы должны признать типической при условіяхъ раздраженія нерва волнотокомъ въ обширномъ значеніи этого слова; я говорю такъ потому, что подобная форма сокращеній наблюдалась какъ



Кр. 34-я.

Fuhr'омъ, такъ и Fleischl'емъ. Эта типическая форма сокращенія мускула особенно рельефно изображена на кривой 34-ой. При большей частотѣ колебаній тока вторичныя сокращенія дѣлаются мало замѣтными, и присутствіе ихъ гораздо труднѣе обнаружить; въ силу этого приходится наблюдать, что на двѣ фазы раздраженія мускулъ отвѣчаетъ однимъ сокращеніемъ. Хотя и въ этихъ случаяхъ при особенно благоприятныхъ условіяхъ можно замѣтить присутствіе „вторичныхъ“ сокращеній (см. кр. 11, 23).

Пока невозможно опредѣлить, почему въ однихъ случаяхъ появляются вторичныя сокращенія, въ другихъ — ихъ нѣтъ; далѣе, почему одинъ разъ онѣ ясно видимы, другой разъ скрыты (latent); быть можетъ, причина этого явленія кроется въ индивидуальныхъ особенностяхъ нервно-мускульнаго препарата, какъ это предполагаетъ Fuhr.

Теперь спрашивается, почему Fleischl при своихъ опытахъ не наблюдалъ вторичныхъ сокращеній? Причина этого станетъ понятной, если припомнить способы записыванія сокращеній, которыми пользовались Fleischl и

Fuhr. Сокращенія, которыя получалъ Fleischl, записывались на вращающемся цилиндрѣ не въ увеличенномъ видѣ; понятно, что они

были очень мелки; кромѣ того, скорость вращенія записывающаго цилиндра была незначительна. Наоборотъ, Fuhr записывалъ сокращенія, увеличенныя въ нѣсколько разъ (до $4\frac{1}{2}$ разъ) и при 26 mm. скорости вращенія записывающаго цилиндра.

Тѣмъ не менѣе однако, на нѣкоторыхъ кривыхъ, полученныхъ Fleischl'емъ¹⁾, съ точностью можно констатировать присутствіе „вторичныхъ“ сокращеній или покатости въ той формѣ, въ какой наблюдалъ ихъ Fuhr. Видимо, что Fleischl не придавалъ имъ никакого значенія и нигдѣ объ нихъ въ своей статьѣ не упоминаетъ.

28. Вышеописанный способъ суммированія „главныхъ“ и „вторичныхъ“ сокращеній между собой является на столько новымъ и страннымъ, что Fuhr по этому поводу замѣчаетъ: „Im ersten Augenblick klingt dies vielleicht etwas absurd, und in der That könnte es nach den allgemein üblichen Vorstellungen von Summation der Reize, wie sie z. B. gewöhnlich bei Tetanus vorkommt, unwahrscheinlich erscheinen“²⁾.

Чѣмъ объяснить это явленіе? Почему сокращеніе, развившееся дѣйстви́емъ „отрицательной“ фазы, не является въ видѣ отдѣльнаго, обособленнаго сокращенія, а всегда „наложеннымъ“, слитымъ съ „главнымъ“?

Если-бы сокращеніе, вызванное „положительной“ фазой, было бы сходно по времени съ сокращеніемъ—отъ индукціоннаго удара, какъ это утверждаетъ Fleischl (см. 120 ст.), тогда понятно, мускулъ пришелъ-бы въ покойное состояніе прежде, чѣмъ наступитъ второе раздраженіе (отъ „отрицательной“ фазы); въ этомъ случаѣ мы получили-бы два сокращенія—„главное“ и „вторичное“, вполне изолированныя другъ отъ друга. Но на самомъ дѣлѣ этого никогда не бываетъ: періодъ сокращенія мускула во всѣхъ случаяхъ

¹⁾ Sitz. ber. d. W. Akad. III Abth. 1380 г. 133 с.р.

²⁾ Pflüger's Arch. Bd. 38, 1886 г. с.р. 316.

продолжается все время, пока через нервъ проходитъ одно „полное“ колебаніе тока. На кр. 1-ой, 2-ой и 3-ей (таб. III-я) легко видѣть, что расслабленіе мускула всегда падаетъ на отрицательную фазу и приблизительно равняется ей по времени. Fleischl упоминаетъ объ этой возможности, но не считаетъ ее постоянной. Напротивъ Fuhr утверждаетъ, что только отъ послѣдняго условія зависитъ „ob die folgenden Reize in den Anstieg, die Kuppe oder den Abfall der Hauptzuckung zu liegen kommen“ ¹⁾).

Такимъ образомъ, изслѣдованіе причины подобнаго суммированія непосредственно вытекаетъ изъ вопроса о продолжительности сокращенія мускула при раздраженіи нерва колебаніями тока.

29. Мы уже упоминали выше, что Fleischl наблюдалъ растягиваніе періода мускульнаго сокращенія на дальнѣйшія фазы раздраженія, при чемъ были случаи, когда мускулъ сокращался „mit höchst auffalender Langsamkeit“, и даже съ большей медленностью, чѣмъ при раздраженіяхъ на очень утомленныхъ мускулахъ. Это явленіе послужило Fleischl'ю исходнымъ пунктомъ для вывода общаго положенія о зависимости продолжительности сокращенія отъ характера раздраженія.

Fuhr даетъ этому факту совершенно иное толкованіе: онъ объясняетъ процессъ растягиванія сокращенія просто утомленіемъ нервно-мускульнаго препарата, или-же раздраженіемъ его токомъ такой силы, которая вызываетъ тетанусъ. Онъ такъ-же, какъ и Fleischl, получалъ длительное сокращеніе въ продолженіе 4-ехъ оборотовъ Ortho-rheonom'a; но ясно, что здѣсь дѣло шло не о простомъ одиночномъ сокращеніи, а о суммированномъ, такъ какъ черезъ нервъ проходило не одно раздраженіе, а нѣсколько.

Съ этимъ объясненіемъ нельзя не согласиться; несомнѣнно, что Fleischl имѣлъ дѣло съ короткими [тетанусами, {а не съ длительными одиночными сокращеніями.

¹⁾ 1. с. 318 стр.

Этотъ вопросъ, представляющій громаднй интересъ для объясненія механизма дѣйствія волнотокъ на мускульное сокращеніе, требуетъ для своего рѣшенія такой постановки опыта, при которой возможно было-бы исключить какъ вліяніе утомленія мускула, такъ и образованіе тетануса (Fuhr). Въ виду этого опыты пропзводились: 1) при раздраженіи нерва слабымъ батаррейнымъ токомъ, 2) при возможно медленныхъ колебаніяхъ его и 3) на совершенно свѣ-жихъ нервно-мускульныхъ препаратахъ.

Результаты нашихъ опытовъ могутъ быть формулированы въ слѣдующихъ положеніяхъ:

1) Сокращеніе, мускула, соотвѣтствующее одному „полному“ колебанію тока можетъ протекать сравнительно очень медленно (до 1-ой сек.).

2) Продолжительность такого сокращенія почти равняется времени одного „полнаго“ колебанія тока и увеличивается пропорціоально послѣднему.

Кривая 2-ая (таб. III-я) служитъ образцомъ, подтверждающимъ эти положенія. Каждое сокращеніе соотвѣтствуетъ одному „полному“ колебанію тока, при чемъ продолжительность перваго сокращенія достигаетъ до 1-ой сек. Продолжительность-же сокращеній на другихъ кривыхъ (см. табл. III и IV) приблизительно равняется отъ $\frac{1}{2}$ до $\frac{3}{4}$ сек. Вообще безъ большой погрѣшности можно высказать слѣдующее положеніе: сокращеніе мускула можетъ продолжаться столько-же времени, сколько продолжается одно „полное“ колебаніе тока, какъ-бы медленно послѣднее не происходило, лишь-бы оно было достаточно (по силѣ), чтобы вызвать эффектъ.

Сравнивая между собою продолжительность мускульнаго сокращенія, получаемого одинъ разъ при раздраженіи соотвѣтствующаго нерва колебаніемъ тока, а другой разъ—простымъ замыканіемъ батаррейнаго тока той-же силы, легко можно видѣть, что

продолжительность сокращенія въ первомъ случаѣ вдвое, второе превышаетъ ту-же продолжительность—во второмъ.

Ни одинъ не только электрическій, но вообще какой-либо искусственный раздражитель не обладаетъ способностью растягивать кривую сокращенія мускула такъ, какъ это имѣетъ мѣсто при раздраженіи перва колебаніями тока.

Нѣчто подобное представляетъ намъ продолжительность сокращеній красныхъ и бѣлыхъ мускуловъ кролика. Ranvier показалъ, что красные мускулы сокращаются второе медленнѣе, чѣмъ бѣлые.

Нужно полагать поэтому, что это явленіе лежитъ въ естественныхъ условіяхъ мускульнаго сокращенія.

Говоря о продолжительности мускульнаго сокращенія, необходимо нужно имѣть въ виду, что на каждое сокращеніе приходится два раздраженія, соотвѣтствующія двумъ фазамъ колебанія тока; въ этомъ обстоятельстве нужно искать причину крайней медленности сокращенія. Въ виду того, что періодъ расслабленія мускула всегда соотвѣтствуетъ „отрицательной“ фазѣ колебанія, нужно полагать, что раздраженіе послѣднею задерживаетъ процессъ расслабленія мускула или тѣмъ, что одинъ разъ оно вызываетъ ясно выраженные „вторичныя“ сокращенія, т. е. проявляетъ свое дѣйствіе въ активной формѣ, или-же тѣмъ, что пассивно противодѣйствуетъ быстрому расслабленію мускула. Въ послѣднемъ случаѣ дѣйствіе „отрицательной“ фазы не обнаруживается въ ясно видимой формѣ (см. фиг. 34).

Сопоставляя данныя, полученныя изъ изслѣдованія вопросовъ, изложенныхъ въ этой главѣ, мы можемъ сдѣлать слѣдующіе выводы:

1. Независимо отъ формы сокращеній существуетъ постоянный изохронизмъ сокращеній мускула съ колебаніями раздражающаго тока.

2. Въ случаяхъ образованія тетануса съ ясно выражеными зигзагами, число послѣднихъ точно соотвѣтствуетъ числу колебаній тока за тотъ-же промежутокъ времени.

3. Какъ „положительная“ фаза, такъ и „отрицательная“—обѣ обладаютъ раздражающими свойствами, но не въ одинаковой степени: первая фаза раздражаетъ сильнѣе второй.

4. Наибольшее сокращеніе или „главное“ (въ смыслѣ Fuhr'a) всегда соотвѣтствуетъ „положительной“ фазѣ раздраженія.

5. Даже въ случаяхъ слитія сокращеній въ тетанусъ, начало каждаго зигзага падаетъ на періодъ усиленія тока.

6. Сокращеніе не тотчасъ начинается съ момента усиленія тока, а совпадаетъ съ послѣднимъ періодомъ „положительной“ фазы.

7. Продолжительность одного сокращенія приблизительно совпадаетъ съ временемъ протеканія двухъ фазъ, на дальнѣйшія-же раздраженія никогда не распространяется (*contra Fleisch*).

8. „Отрицательная“ фаза раздраженія вызываетъ болѣе слабое сокращеніе — „вторичное“ сокращеніе, которое опредѣленнымъ образомъ суммируется съ „главнымъ“ сокращеніемъ, обуславливая опредѣленный типъ сокращенія.

9. Продолжительность одного сокращенія мускула измѣняется пропорціонально времени протеканія соотвѣтствующаго одного „полнаго“ колебанія тока.

Примѣчаніе: Когда эта статья уже набиралась въ печати, вышла въ концѣ прошлаго года новая работа Grützner'a ¹⁾, которая близко касается изучаемаго нами вопроса. Онъ изслѣдовалъ фیزیологическое дѣйствіе колебаній тока, получаемыхъ отъ магнито-

¹⁾ Pfünger's Arch. Bd. 41. 1887 г. стр. 256.

электрическаго аппарата Stöhrer'a. При каждомъ оборотѣ аппарата получаютъ четыре „полныхъ“ колебанія тока, изъ которыхъ два колебанія протекаютъ въ восходящемъ направленіи, а другія два—въ нисходящемъ. Каждое „полное“ колебаніе тока состоитъ изъ двухъ фазъ: фазы нарастанія тока и фазы ослабленія его. Затѣмъ, въ продолженіе одного полнаго оборота аппарата, токъ въ двухъ мѣстахъ моментально измѣняетъ свое направленіе съ рѣзкимъ переходомъ отъ одного maximum'a къ другому.

Не смотря однако на различія въ формѣ колебаній тока и во взаимномъ ихъ расположеніи—различія, которыя имѣютъ мѣсто при дѣйствіи магнито-электрическихъ аппаратовъ, Ortho-rheonom'a и Kimo-rheonom'a, все-же, въ существенномъ, результаты, полученные Grützner'омъ совершенно сходны съ результатами изслѣдованій Fleisch'a, Fuhr'a и моими. Grützner констатировалъ тотъ фактъ, что при слабомъ токѣ на одинъ полный оборотъ аппарата мускулъ отвѣчаетъ только однимъ сокращеніемъ. Опредѣляя моментъ сокращенія, онъ замѣтилъ, что послѣдній (моментъ) всегда соответствуетъ „положительной“ фазѣ колебанія тока (см. мои результаты).

При среднемъ токѣ, онъ наблюдалъ, что мускулъ реагировалъ при тѣхъ-же условіяхъ уже двумя сокращеніями, изъ коихъ одно—„главное“, другое-же—„вторичное“. Суммирование „главнаго“ и „вторичнаго“ сокращенія происходитъ точно такимъ-же образомъ, какъ это наблюдалъ Fuhr.

ГЛАВА V.

30. Эта глава посвящена изученію тетануса, получаемаго при условіяхъ раздраженія двигательнаго нерва волнотокомъ. Въ этомъ отношеніи тетанусъ обнаруживаетъ совершенно своеобразныя особенности какъ въ условіяхъ образованія, такъ и въ формѣ его. Первые изслѣдованія въ этомъ направленіи были предприняты Fleischl'емъ. Результаты, имъ полученные, становятся въ полное противорѣчіе съ прежними результатами „даже лучшихъ изслѣдованій“ относительно образованія тетануса. При своихъ изслѣдованіяхъ Fleischl замѣтилъ, что мускуль приходитъ въ состояніе тетануса при сравнительно очень рѣдкихъ раздраженіяхъ колебаніями тока въ секунду. Уже при десяти оборотахъ его реонома въ сек. можно было наблюдать тетанусъ. По Fleischl'ю эта частота колебаній лежитъ въ предѣлахъ того minimum'a, при которомъ можно получить тетанусъ. Fuhr также получалъ тетанусъ при этихъ условіяхъ; но онъ это считаетъ и неудивительнымъ, такъ какъ при десяти оборотахъ Rheonom'a нервъ подвергается сорока раздраженіямъ въ сек., (по Fuhr'у „отрицательная“ фаза также дѣйствуетъ какъ раздражитель). Понятно, что и тѣ „длительныя“ сокращенія, которыя Fleischl принималъ за одинокія, по Fuhr'у есть ничто иное, какъ „короткіе“ тетанусы. Въ виду всего вышесказаннаго, Fuhr считаетъ совершенно излишнимъ приписывать медленно протекающимъ колебаніямъ тока особія свойства вызывать тетанусъ, какъ это предполагалъ Fleischl.

Вопросъ этотъ представляетъ громаднѣйшій интересъ, такъ какъ съ рѣшеніемъ его связано пониманіе механизма сокращеній мускула, совершающихся въ организмѣ при естественныхъ условіяхъ. Въ виду этого мною были произведены отдѣльные опыты съ цѣлью рѣшить вопросъ: при какой наименьшей частотѣ колебаній тока еще возможно получить сліяніе отдѣльныхъ сокращеній въ тетанусъ.

Ту частоту колебаній тока, которую Fleischl считалъ за наименьшую, по Fuhg'у нельзя принимать за таковую. Для рѣшенія поставленнаго вопроса объектомъ для раздраженій выбирались свѣжіе нервно-мускульные препараты, приготовленные отъ большихъ весеннихъ лягушекъ; опыты производились при большой скорости вращенія записывающаго цилиндра и при возможно малой частотѣ колебаній тока, достаточной, впрочемъ, для полученія сокращенія мускула. Нервно-мускульные препараты выбирались для этихъ опытовъ такіе, которые не приходили въ состояніе гальванотонуса при прохожденіи постояннаго тока черезъ соотвѣтствующій нервъ. Волнотокъ внѣдрялся въ нервъ въ моментъ замыканія батарейнаго тока. Для образца приведены только нѣсколько кривыхъ на таблицѣ IV-ой. Первая кривая получена приблизительно при 4-ехъ „полныхъ“ колеб. тока въ сек. (длина сек. = 40 mm.). Этотъ тетанусъ состоитъ изъ ясно выраженныхъ зигзаговъ, число которыхъ точно соотвѣтствуетъ числу колебаній тока за тотъ-же промежутокъ времени. Но эта частота колебаній не представляетъ minimum'a той частоты, при которой еще можетъ образовываться тетанусъ. Кривая 2-ая представляетъ тетанусъ, полученный приблизительно при $1\frac{1}{2}$ колебаніяхъ тока въ секунду; 3-я-же кривая представляетъ уже сплошной тетанусъ съ едва замѣтной волнистостью приблизительно при той-же частотѣ колебаній, какъ и на предъидущей кривой.

Во всѣхъ трехъ кривыхъ первый моментъ поднятія кривой до опредѣленной высоты совпадаетъ съ моментомъ замыканія батареинаго тока. Кривая или остается на этой высотѣ, какъ напр. на 2-ой, или-же опускается къ абсциссѣ и затѣмъ вновь поднимается до той-же высоты, какъ напр. на кривыхъ 1-ой и 3-ей. Такимъ образомъ, съ опредѣленностью можно констатировать тотъ фактъ, что волнотокъ, при относительно очень медленныхъ колебаніяхъ его, обладаетъ способностью приводить мускулъ въ тетанически сокращенное состояніе. Причина этого явленія, по всей вѣроятности, лежитъ въ способности волнотока растягивать кривую мускульнаго сокращенія, какъ это было нами указано въ IV-ой главѣ. Въ этомъ отношеніи нельзя не согласиться съ замѣчаніемъ Fleischl'я, что причина образованія тетануса при подобныхъ условіяхъ коренится въ особенныхъ свойствахъ волнотока, какъ физиологическаго раздражителя.

31. Чрезвычайно интереснымъ фактомъ является другое наблюденіе, впервые констатированное Fleischl'емъ; я говорю о своеобразной формѣ, въ которую складывается тетанусъ подъ влияніемъ раздраженія волнотокомъ. Эта форма еще ни разу не наблюдалась при дѣйствіи на нервъ какихъ-либо до сихъ поръ извѣстныхъ электрическихъ раздражителей. Какъ извѣстно, до послѣдняго времени существовалъ только одинъ способъ складыванія сокращеній въ тетанусъ—способъ, который былъ обобщенъ Helmholtz'емъ въ формѣ закона „суммированія сокращеній“.

Законъ этотъ формулированъ Helmholtz'емъ слѣдующимъ образомъ: „второе maximum'ное раздраженіе, которое падаетъ на мускулъ прежде, чѣмъ окончилось дѣйствіе перваго раздраженія, дѣйствуетъ на него такимъ образомъ, какъ будто-бы длина, которую имѣетъ послѣдній въ моментъ, когда подѣйствовало второе раздраженіе, была-бы его естественной длиной“. На основаніи этого закона слѣдуетъ,

что каждое отдѣльное раздраженіе не въ состояніи вызвать *maximal'*ное сокращеніе, и далѣе, что два раздраженія, идущія тотчасъ одно за другимъ, вызываютъ болѣе сильное сокращеніе мускула, чѣмъ это могло-бы сдѣлать одно раздраженіе.

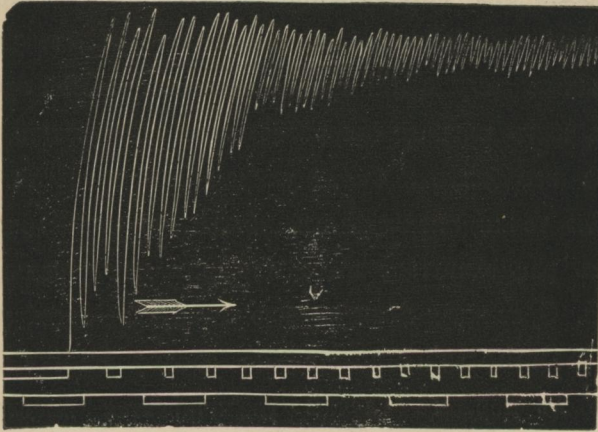
Совсѣмъ не то мы видимъ при раздраженіи нерва волнотокомъ. Въ этомъ случаѣ уже одно раздраженіе въ состояніи поднять мускулъ до опредѣленнаго *maximum'a*, а слѣдующее раздраженіе, идущее вслѣдъ за первымъ, уже не увеличиваетъ этого *maximum'a*, а оставляетъ его на той-же высотѣ. Для этихъ случаевъ Fleischl вывелъ другой законъ, который формулированъ имъ такъ: „Der zweite Reiz bringt den Muskel von dem Contractionszustande, in dem er ihn trifft, in denjenigen, in welchen er ihn auch gebracht hätte, wenn er ihn in erschlafftem Zustande gefunden hätte“ ¹⁾. Этотъ законъ формулированъ для тѣхъ тетанусовъ, которые образуются подъ вліяніемъ раздраженія „линейными“ колебаніями тока. Но совершенно по тому-же закону складывается тетанусъ, получаемый при той формѣ волнотокъ, которая имѣла мѣсто въ нашихъ опытахъ; слѣдовательно, этотъ законъ примѣнимъ не только въ тѣхъ случаяхъ, гдѣ колебанія тока линейныя, но также и въ тѣхъ, гдѣ они протекаютъ по кривой.

Для доказательства того, что тетанусъ точно также образуется по закону Fleischl'я при раздраженіи нерва кимореономическимъ токомъ, я приведу нѣсколько кривыхъ, полученныхъ отъ различныхъ нервно-мускульныхъ препаратовъ. Кривыя 24-ая, 29-ая, 30-ая могутъ служить образцами для тетанусовъ подобнаго рода. Здѣсь легко видѣть, что кривая сразу поднимается до своей *maximal'*ной высоты и затѣмъ, при дальнѣйшемъ раздраженіи волнотокомъ, она только удерживается на этой высотѣ. На этихъ кривыхъ раздраженіе волнотокомъ начинается спустя нѣсколько секундъ послѣ замыканія батаррейнаго тока. Очевидно, поэтому, что пер-

¹⁾ Sitz. ber. d. Ak. d. Wiss. Bd. 82. III Abth. 1880 г. стр. 149.

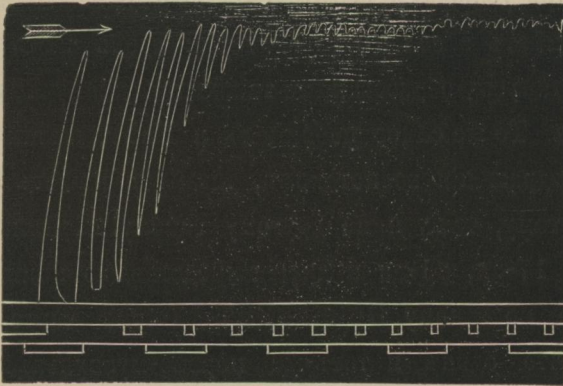
вое максимальное сокращение на кривых тетануса соответствует уже раздражению волнотокомъ.

Особенный интересъ представляютъ кривыя 35-ая и 36-ая, гдѣ наглядно можно прослѣдить процессъ образованія тетануса. На



Кр. 35-я

этихъ кривыхъ замыкательное сокращение было получено за нѣсколько секундъ до раздраженія волнотокомъ, такъ что первое сокращение уже падаетъ на раздраженіе послѣднимъ. Первыя



Кр. 36-я.

нѣсколько колебаній протекаютъ медленно, затѣмъ они учащаются до опредѣленной скорости соотвѣтственно ускоренію движенія Кимореонома. До тѣхъ поръ, пока колебанія тока протекаютъ

медленно, кривая каждого отдѣльнаго сокращенія при своемъ паденіи успѣваетъ еще доходить почти до абсциссы; но по мѣрѣ того какъ скорость колебаній постепенно учащается, нисходящая вѣтвь каждого послѣдующаго сокращенія дѣлается все короче и наконецъ достигаетъ опредѣленной высоты надъ абсциссой, на которой затѣмъ она и остается. Такимъ образомъ, *maximal*ная высота для всѣхъ сокращеній приблизительно остается одна и та-же, между тѣмъ какъ нисходящая вѣтвь, соотвѣтствующая расслабленію мускула все болѣе и болѣе укорачивается. Если соединить одною линіею точки нисходящихъ вѣтвей, то послѣдняя схематически будетъ располагаться подъ большимъ или меньшимъ угломъ къ абсциссѣ. Сравнивая между собою тетанусы—одни, полученные по закону Helmholtz'a, другіе—по закону Fleischl'я, легко видѣть, что въ первомъ случаѣ увеличивается высота подъема мускула при неизмѣнной величинѣ расслабленія его, во второмъ же случаѣ уменьшается величина расслабленія мускула при неизмѣнной величинѣ подъема его.

Тѣмъ не менѣе, однако, образованіе тетануса только по закону Fleischl'я при условіяхъ раздраженія двигательнаго нерва волнотокомъ не имѣетъ абсолютнаго значенія: очень часто приходится наблюдать тетанусы, образованные также по закону *superpositio* Helmholtz'a. То же самое наблюдать и Fuhr, именно, что подъ влияніемъ раздраженія волнотокомъ, тетанусъ можетъ складываться какъ по тому, такъ и по другому закону. Кривыя 5-ая, 6-ая, 9-ая, 12-ая, 17-ая, 21-ая и другія представляютъ намъ тетанусы, образованные по закону Helmholtz'a. Очень часто приходится наблюдать, что одинъ и тотъ-же нервно-мускульный препаратъ одинъ разъ даетъ тетанусъ по одному закону, другой разъ по другому. Пока еще трудно точно опредѣлить, почему одинъ разъ тетанусъ складывается такъ, а другой разъ—иначе. Изъ опытовъ только выяснилось, что пока нервно-мускульный препаратъ свѣ-

жій, тетанусъ чаще всего складывается по закону Fleischl'я, наоборотъ, если препаратъ утомленъ, то тетанусъ складывается по второму закону. Для того-же, чтобы въ послѣднемъ случаѣ получился тетанусъ, необходимо увеличить или силу тока, или-же частоту колебаній его въ секунду.

32. Тетанусы, получаемые при раздраженіи двигательнаго нерва волнотокомъ, Fleischl рассматриваетъ какъ „субмаксимальные“. Сравнивая среднюю высоту тетануса съ высотой сокращенія мускула отъ замыканія и размыканія батаррейнаго тока, онъ находилъ, что первая высота всегда меньше второй. Опыты, которые онъ привелъ въ доказательство этого положенія, заключались въ томъ, что во время раздраженія двигательнаго нерва волнотокомъ онъ внезапно прерывалъ послѣдній и затѣмъ опять замыкалъ. На эти перерывы тока мускулъ отвѣчалъ гораздо сильнѣйшими сокращеніями ¹⁾).

Fuhr, исходя изъ своихъ наблюденій, не соглашается съ тѣмъ, чтобы рассматривать эти тетанусы какъ субмаксимальные. Онъ въ точности воспроизводилъ опыты Fleischl'я, и ему не удавалось „durch plötzliches Hereinbrechenlassen eines Stroms höhere Zuckungen zu erzielen, als der unvollkommene Tetanus war“ ²⁾). Даже высота тетануса, полученнаго отъ раздраженія индукціоннымъ токомъ, не была выше тетануса — отъ раздраженія волнотокомъ.

Для рѣшенія этого вопроса мною предприняты были сравнительныя измѣренія высоты тетануса, получаемаго при раздраженіи двигательнаго нерва волнотокомъ и высоты одиночнаго сокращенія, вызываемаго простымъ замыканіемъ батаррейнаго тока той-же силы. Замыкательное сокращеніе мускула всегда получалось за нѣсколько секундъ до раздраженія нерва волнотокомъ. Почти во всѣхъ случаяхъ мнѣ пришлось наблюдать одно и то же явленіе:

¹⁾ Fleischl. Sitz. ber. d. W. Ak. d. Wiss. Bd. 82. 3 Abth. 1880 г. стр. 152.

²⁾ Fuhr. Pflüger's Arch. Bd. 38. 1886 г. стр. 319.

высота тетануса, образованнаго по закону Fleischl'я, никогда не достигаетъ высоты одиночнаго сокращенія, получаемаго при простомъ замыканіи тока. Наоборотъ, высота тетануса, образованнаго по закону Helmholtz'a, почти всегда превышаетъ высоту одиночнаго замыкательнаго сокращенія. При анализѣ кривыхъ, приведенныхъ выше (см. группы опытовъ), были даны количественныя измѣренія этихъ высотъ.

Помимо этого, при своихъ опытахъ мнѣ часто приходилось наблюдать, что рядомъ съ тетанусомъ, образованнымъ по закону Fleischl'я, легко получаются тетанусы съ гораздо большей высотой, если увеличена будетъ или сила тока, или частота его колебаній. Такимъ образомъ, наши опыты дали результаты, совершенно согласные съ результатами опытовъ Fleischl'я. Несомнѣнно, что тетанусы, образованные по его закону, слѣдуетъ принять за субмаксимальные. Этотъ фактъ имѣетъ громадное значеніе, такъ какъ имъ обнаруживается новое свойство мускула—приходить въ состояніе тетануса при небольшомъ напряженіи его силъ.

ГЛАВА VI.

33. Въ этой главѣ я намѣренъ сдѣлать нѣсколько краткихъ замѣчаній относительно одного интереснаго факта, который мнѣ пришлось наблюдать при своихъ изслѣдованіяхъ.

Въ 4-ой главѣ мною уже было упомянуто о томъ, что мускуль въ состояніи тетануса обладаетъ способностью вибрировать изохронно съ числомъ сообщаемыхъ ему импульсовъ въ формѣ колебаній гальваническаго тока. Вибрація мускула, какъ легко замѣтить на приведенныхъ выше кривыхъ, выражается въ формѣ мелкихъ сокращеній его, изъ которыхъ каждое соотвѣтствуетъ одному зигзагу на кривой.

Фактъ этотъ былъ раньше извѣстенъ въ фізіологіи и точно формулированъ Helmholtz'емъ. Послѣдній наблюдалъ явленія искусственнаго мышечнаго тона при различной частотѣ раздраженія мускула. Результаты своихъ изслѣдованій онъ высказалъ въ слѣдующемъ положеніи: „періодическое движеніе, которое сообщается нерву въ видѣ электрическихъ толчковъ, передается живымъ нервомъ съ неизмѣннымъ періодомъ мышцѣ, а этою послѣднею потомъ переводится въ механическое сотрясеніе, въ звуковыя колебанія“¹⁾.

Насъ не интересуетъ въ настоящемъ изслѣдованіи вопросъ о томъ, существуетъ-ли предѣлъ этому изохронизму при значительномъ увеличеніи числа раздраженій; для насъ только важно констатировать тотъ фактъ, что при небольшомъ числѣ раздраженій

¹⁾ Cit. Введенскій. Телефонич. изслѣд. 1884 г. стр. 25.

почти всегда мускуль вибрируетъ въ формѣ мелкихъ сокращеній изохронно съ числомъ сообщаемыхъ ему импульсовъ.

Какъ показали наши изслѣдованія, эта вибрація мускула обнаруживаетъ чрезвычайно интересное явленіе; оказывается, что мускуль (нервъ) не воспроизводитъ фотографически получаемые импульсы въ видѣ сокращеній, но что въ немъ происходятъ особенныя процессы слитія, комбинированія отдѣльных сокращеній въ періоды. Продолжительность каждаго періода больше продолжительности каждаго сокращенія въ отдѣльности. На каждый такой періодъ или волну приходится обыкновенно 6—8 сокращеній. Обыкновенно эти періодическія колебанія сокращеній мускула слѣдуютъ другъ за другомъ въ строго ритмическомъ порядкѣ.

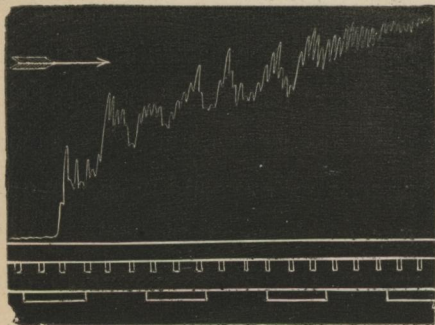
Слитіе сокращеній въ періоды далеко не всегда приходится наблюдать — видимо, это явленіе можетъ обнаруживаться только при особенно благоприятныхъ для насъ еще пока неизвѣстныхъ условіяхъ.

Нагляднымъ примѣромъ этой періодики могутъ служить кривыя 16-ая и 27-ая; здѣсь легко можно наблюдать слитіе отдѣльных сокращеній въ волны, съ правильною періодичностью слѣдующихъ одна за другой. Каждая волна составлена изъ 6—8 зигзаговъ, гсрп. сокращеній. Не менѣе интересна въ этомъ отношеніи кривая 28-ая, гдѣ также замѣтно присутствіе этой періодики.

Обыкновенно, это явленіе приходится наблюдать на свѣжихъ нервно-мускульныхъ препаратахъ при раздраженіи нерва „слабымъ“ токомъ. Гораздо рѣже, это явленіе обнаруживается при раздраженіи нерва волнотокомъ „средней“ силы. Примѣромъ этого случая можетъ служить кривая 20-ая, гдѣ также можно видѣть, хотя въ менѣе рѣзкой формѣ, сліянiе отдѣльных сокращеній въ періоды; каждый изъ этихъ періодовъ состоитъ среднимъ числомъ изъ семи зигзаговъ.

Во всѣхъ случаяхъ, гдѣ приходилось наблюдать образование вышеуказанныхъ періодовъ, средняя частота колебаній тока не превышала десяти въ секунду.

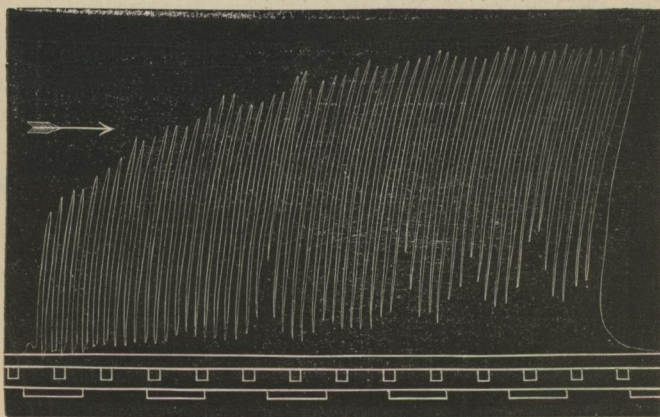
Обыкновенно, эта періодика наблюдается въ тѣхъ случаяхъ, когда кривая сокращеній не достигаетъ значительной высоты надъ



Кр. 37-я.

абсциссой. Въ этомъ отношеніи особенно поучительна кривая 37-ая, гдѣ періодика наблюдается только до тѣхъ поръ, пока сокращенія не достигаютъ определенной высоты надъ абсциссой; при дальнѣйшемъ повышеніи кривой періодика постепенно уже сглаживается.

Какъ нѣкоторую разновидность въ образованіи періодики, мы позволяемъ себѣ привести кривую 38-ую, которая представляетъ



Кр. 38-я

то же явленіе только въ нѣсколько иной формѣ. На предъидущихъ кривыхъ мы видѣли, что періодика образовывалась изъ линій укороченія мускула различной величины; на кривой-же 38-ой, линіи эти не образуютъ періодики—онѣ сохраняютъ одинаковую

величину размаха; въ періодическую же волну складываются линіи расслабленія мускула.

Особенно рѣзко это явленіе можно наблюдать въ концѣ кривой, гдѣ сокращенія мускула образуютъ ясно выраженные три волны; каждая изъ нихъ составлена изъ семи сокращеній.

Такимъ образомъ, намъ приходится имѣть дѣло съ совершенно новымъ явленіемъ: мускулъ, подъ вліяніемъ раздраженія волнотокомъ, независимо отъ отдѣльных мелкихъ сокращеній, изохронныхъ съ числомъ колебаній тока, еще подвергается періодическимъ укороченіямъ, идущимъ другъ за другомъ черезъ равные интервалы.

Хотя факты, сюда относящіеся, еще очень немногочисленны, но они достаточны для того, чтобы служить попыткой, которая, по своей важности, требуетъ дальнѣйшаго самаго тщательнаго изученія

Конечно, прежде всего является вопросъ: не лежатъ-ли условія періодики въ какихъ либо измѣненіяхъ физическихъ свойствъ самаго раздражителя? Но какъ показала тщательная провѣрка— всѣ условія раздраженія остаются неизмѣнными во все время хода опыта. Съ большой вѣроятностью можно предполагать, что условія появленія періодики коренятся въ особенныхъ еще неизвѣстныхъ свойствахъ мускула или нерва.

Фактъ этотъ, если подтвердится дальнѣйшими изслѣдованіями, является совершенно новымъ въ литературѣ по данному вопросу. Въ послѣднее время существуютъ указанія въ литературѣ на то, что мускулъ и нервъ обладаютъ способностью превращать постоянное раздраженіе въ прерывистое и далѣе, прерывистое раздраженіе съ большой частотой модифицировать въ таковое-же раздраженіе, протекающее съ бѣльшимъ интерваломъ. Такъ, извѣстно, что постоянное химическое раздраженіе (Бернштейнъ) и раздраженіе постояннымъ токомъ (Freу) модифицируются нервомъ въ прерывистое раздраженіе. Далѣе, опыты Loven'a, Введенскаго и др. показали, что прерывистое раздраженіе мускула (черезъ нервъ),

протекающее съ малымъ интерваломъ модифицируется въ раздраженіе съ большимъ интерваломъ; они доказали это посредствомъ телефоническаго изслѣдованія, при чемъ оказалось, что, при большой частотѣ раздраженія, мышца воспроизводитъ тонъ, не соотвѣтствующій числу получаемыхъ импульсовъ, геср. не въ униссонъ, а значительно ниже (на октаву, на двѣ). Отсюда Введенскій выводитъ то положеніе, что „мышечному аппарату необходимо приписать нѣкоторыя свои условія періодики. Пока мышцѣ сообщается небольшое число импульсовъ, она вѣрно воспроизводитъ ихъ періодъ; но когда ихъ число становится больше, она начинаетъ сливать ихъ въ періоды болѣе продолжительныя, чѣмъ періодъ самыхъ импульсовъ“ ¹⁾.

Такимъ образомъ, благодаря капилляръ-электрометру и телефону, обнаружено, что въ мускулѣ и нервѣ происходятъ какіе-то процессы слитія, комбинированія возбужденій.

Фактъ же слитія сокращеній въ періоды, обнаруженный нашими опытами, служитъ только дополненіемъ къ фактамъ уже существующимъ относительно процессовъ комбинированія возбужденій. Являются-ли тѣ и другіе факты по существу совершенно тождественными или они обуславливаются различными свойствами мускула; далѣе, коренятся-ли условія для періодики въ самомъ мускулѣ или нервѣ—рѣшеніе этихъ и другихъ подобныхъ вопросовъ не входитъ въ предѣлы нашей задачи.

34. Чтобы закончить настоящій трудъ, намъ остается только сдѣлать сравнительный анализъ между эффектомъ фізіологическаго дѣйствія волнотокъ и таковымъ-же дѣйствіемъ постояннаго тока по столько, по сколько послѣднее проявляется въ формѣ гальванотонуса. Въ предисловіи уже было замѣчено, что волнотокъ можно разсматривать какъ опредѣленную модификацію постояннаго тока, т. е. что первый, собственно говоря, есть тотъ-же постоянный

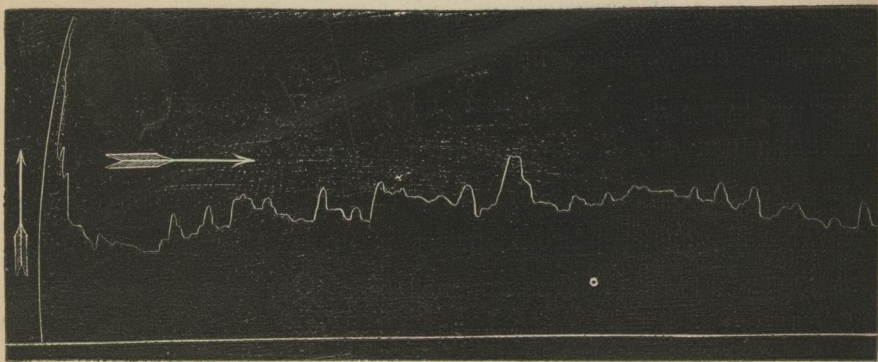
¹⁾ 1. с. стр. 26-ая.

токъ, съ которымъ черезъ равныя промежутки времени алгебраически суммируется опредѣленный излишекъ силы тока. Само собою понятно, возможно ожидать, что и фізіологическія ихъ дѣйствія будутъ на столько-же различны между собою, на сколько различны ихъ физическія свойства.

Какъ извѣстно, постоянный токъ, проходя черезъ нервъ при извѣстныхъ условіяхъ дѣйствуетъ какъ раздражитель и приводитъ мускулъ въ особенное состояніе, которое извѣстно подъ названіемъ „гальванотонуса“.

Такимъ образомъ, ближайшая наша задача сводится къ тому, чтобы провести параллель между „гальванотонусомъ“ и эффектомъ, получаемымъ отъ раздраженія нерва волнотокомъ; кромѣ того, остается опредѣлить условія, благопріятствующія возникновенію того и другаго эффекта.

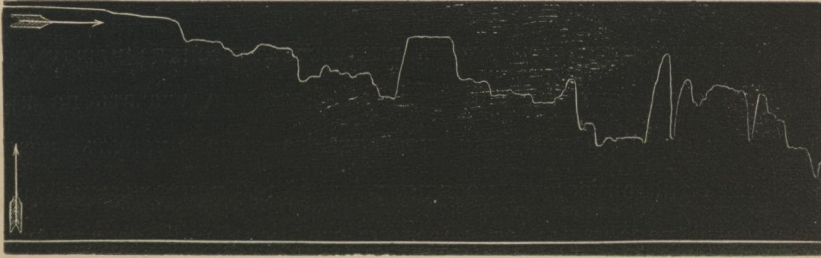
Гальванотонусъ проявляется или въ формѣ отдѣльныхъ сокращеній, или же въ формѣ тетануса. Какъ отдѣльныя сокращенія,



Кр. 39-я.

такъ и тетанусъ чаще всего характеризуются отсутствіемъ ритмичности и правильности въ своихъ формахъ. Кривая 39-ая и 40-ая представляютъ гальванотонусы, полученные при прохожденіи черезъ нервъ постоянного тока „средней“ силы и въ восходящемъ направленіи. На этихъ кривыхъ легко констатировать неправильную форму гальванотонуса.

На основаніи послѣднихъ изслѣдованій различныхъ авторовъ (Frey, Bidermann, Engelmann и др.) было доказано, что должны существовать особенныя благоприятныя условія для того, чтобы



Кр. 40-я.

привести мускулъ въ состояніе гальванотонуса. Эти условія касаются силы тока, направленія его, продолжительности раздраженія и наконецъ температуры той среды, въ которой находится лягушка. Даже при соблюденіи всѣхъ вышеупомянутыхъ условій не всегда удастся привести мускулъ въ состояніе „гальванотонуса“.

Въ виду всего сказаннаго о гальванотонусѣ нельзя смѣшивать фізіологическое дѣйствіе волнотокъ съ таковымъ-же дѣйствіемъ постояннаго тока, и эффектъ раздраженія первымъ нельзя разсматривать какъ частный случай гальванотонуса. Уже изъ сказаннаго легко замѣтить громадную разницу въ условіяхъ проявленія эффекта раздраженія постояннымъ токомъ и волнотоккомъ. На сколько дѣйствіе постояннаго тока носитъ случайный характеръ, на столько дѣйствіе волнотокъ—постоянно и законномѣрно.

Форма кривой сокращенія въ томъ и другомъ случаѣ носитъ совершенно различный характеръ; хотя и гальванотонусъ можетъ обнаруживаться рядомъ отдѣльныхъ сокращеній, но послѣднія далеко не такъ правильны и законномѣрны, какъ при дѣйствіи волнотоккомъ. При раздраженіи нерва повторно постояннымъ токомъ при одинаковыхъ условіяхъ, всякій разъ кривая гальванотонуса будетъ представлять различныя формы. Наоборотъ, я уже раньше привелъ опыты (стр. 72) въ доказательство того положенія, что при

одинаковыхъ условіяхъ раздраженія волнотокомъ мускуль реагируетъ рядомъ сокращеній опредѣленной формы, т. е., что существуетъ опредѣленная, законномѣрная зависимость между свойствами раздражителя и эффектомъ раздраженія.

Какъ иногда наглядно можетъ выражаться разница между дѣйствіемъ постояннаго тока и волнотокъ, можно указать на кривую 26-ую; при прохожденіи постояннаго тока мускуль реагируетъ гальванотонусомъ, носящимъ крайне неправильный зигзагообразный характеръ; съ началомъ же колебаній тока кривая гальванотонуса рѣзко обрывается и переходитъ въ рядъ чрезвычайно правильныхъ періодически слѣдующихъ другъ за другомъ сокращеній. Въ тѣхъ случаяхъ, когда мускуль реагируетъ „гальванотонусомъ“ на раздраженіе постояннымъ токомъ, всегда приходилось наблюдать, что съ момента раздраженія волнотокомъ беспорядочныя сокращенія „гальванотонуса“ рѣзко переходятъ въ правильныя, ритмическія.

Въ нижеслѣдующемъ изложены главные выводы, вытекающіе изъ нашихъ изслѣдованій по вышеприведеннымъ вопросамъ:

1. Волнотокъ есть фізіологическій раздражитель двигательнаго нерва, и дѣйствіе его вытекаетъ изъ содержанія закона Du Bois Reymond'a „объ электрическомъ раздраженіи двигательнаго нерва“.

2. Волнотокъ представляетъ сложныя условія для раздраженія. Сложность эта обуславливается суммарнымъ дѣйствіемъ нѣсколькихъ специфическихъ для волнотока факторовъ, входящихъ въ его составъ, какъ-то: дѣйствіемъ амплитуды волнотока, формы и частоты колебаній его. § 8.

3. Всѣ упомянутые факторы, совокупно съ среднею силою тока, представляютъ независимыя переменныя величины, которыя, различнымъ образомъ комбинируясь между собой, обуславливаютъ чрезвычайное разнообразіе различныхъ видовъ волнотока, а также и эффектовъ фізіологическаго дѣйствія его на двигательный нервъ. §§ 8, 16.

4. При прочихъ равныхъ условіяхъ раздраженія, каждому измѣненію въ физическихъ свойствахъ волнотока (именно, измѣненію какого либо изъ упомянутыхъ факторовъ) соотвѣтствуетъ определенное измѣненіе въ общемъ фізіологическомъ эффектѣ. § 16.

5. Кимореономъ модифицируетъ постоянный токъ такимъ образомъ, что послѣдній, который обыкновенно представляется въ видѣ прямой линіи, параллельной абсциссѣ, превращается теперь въ рядъ волнъ, ритмически протекающихъ между определенными maximum'омъ и minimum'омъ съ определенной частотой, т. е. получается вышеупомянутый волнотокъ. § 13.

6. Химически чистый глицеринъ не проводитъ электричества: его гальваническое сопротивленіе бесконечно велико. Онъ становится проводникомъ по мѣрѣ разведенія его водными растворами солей или непосредственнаго растворенія ихъ въ глицеринѣ (сѣр-

нокислыхъ солей цинка или мѣди); при этомъ, проводимость глицерина, вообще говоря, растетъ до извѣстныхъ предѣловъ съ увеличеніемъ содержанія солей въ немъ. § 11.

7. Глицериновые растворы цинковаго купороса обнаруживаютъ явленія поляризаціи въ крайне ничтожной степени. Указанныя свойства позволяютъ употребленіе глицерина въ реостатахъ и реономахъ. § 12.

8. Введеніе движущагося столба жидкости въ реостатъ представляетъ значительную гарантію въ постоянствѣ проходящаго черезъ него гальваническаго тока. Благодаря же непрерывному удаленію продуктовъ электролиза, сила проходящаго тока постоянно удерживается на своей максимальной высотѣ. § 12.

9. Волнотокъ раздражаетъ двигательный нервъ все время своего прохожденія по немъ. Дѣйствіе это сопровождается рядомъ сокращеній мускула (не-утомленнаго). Общій характеръ этихъ сокращеній въ существенныхъ чертахъ заключается въ слѣдующемъ: мускуль не тотчасъ начинаетъ сокращаться въ моментъ прохожденія волнотока черезъ нервъ, а по прошествіи нѣкотораго промежутка времени, соответствующаго „періоду скрытаго раздраженія“ или точнѣе, „періоду покоя мускула“. Время это можетъ колебаться въ широкихъ предѣлахъ въ каждомъ отдѣльномъ случаѣ.

Слѣдующій затѣмъ „періодъ подъема“ кривой мускульныхъ сокращеній можетъ выражаться различнымъ образомъ или сразу въ видѣ крутаго подъема до максимальной высоты, или путемъ медленнаго поднятія кривой, достигающей своей максимальной высоты черезъ значительно бѣльшій промежутокъ времени, чѣмъ въ первомъ случаѣ, или-же, наконецъ, подъемъ кривой совершенно отсутствуетъ, т. е. кривая каждаго отдѣльнаго сокращенія доходитъ до абсциссы. Вслѣдъ за этимъ періодомъ, начинается рядъ

сокращений мускула, которыя протекаютъ или изолированно другъ отъ друга, или-же суммируются между собой (тетанусъ). Въ послѣднемъ случаѣ, кривая сокращений протекаетъ на опредѣленной высотѣ надъ абсциссой. Черезъ нѣкоторый промежутокъ времени, различный для каждаго опыта, кривая сокращений постепенно приближается къ абсциссѣ, и мускуль, не смотря на продолжающееся раздраженіе, уже остается въ покоѣ (усталость препарата).

10. При непрямомъ раздраженіи мускула волнотокомъ наблюдаются слѣдующія измѣненія въ эффектѣ раздраженія соотвѣтственно измѣненію интервала волнотока:

а) „Періодъ скрытаго раздраженія“ или точнѣе, „періодъ покоя“ мускула измѣняется пропорціонально измѣненію интервала волнотока.

б) Въ такомъ-же отношеніи къ интервалу находится размахъ каждаго сокращенія въ отдѣльности.

в) Въ обратномъ отношеніи къ интервалу находятся средняя высота кривой сокращений и время, въ теченіе котораго мускуль непрерывно отвѣчаетъ рядомъ сокращений.

г) Эти измѣненія въ эффектѣ раздраженія остаются постоянными при различныхъ силахъ тока и при различныхъ амплитудахъ колебаній его. §§ 18, 19, 20, 21, 22.

11. Измѣненіе амплитуды колебанія тока, при неизмѣнности прочихъ условій раздраженія, сопровождается слѣдующими характеристическими особенностями въ эффектѣ раздраженія:

а) Соотвѣтственно увеличенію или уменьшенію амплитуды колебанія тока пропорціонально увеличивается или уменьшается размахъ каждаго отдѣльнаго сокращенія и, рядомъ съ этимъ, средняя высота кривой мускульныхъ сокращений.

б) Въ случаяхъ, гдѣ мускуль на дѣющееся раздраженіе отвѣчаетъ тетанусомъ, тамъ вліяніе измѣненія амплитуды волнотока

главнымъ образомъ обнаруживается на измѣненіи средней высоты мускульныхъ сокращеній. § 24.

12. На дѣющееся раздраженіе волнотокомъ, протекающимъ въ предѣлахъ той частоты, при которой производились наши изслѣдованія, мускуль вибрируетъ въ формѣ сокращеній изохронно съ числомъ колебаній тока, такимъ образомъ, что на одно „полное“ колебаніе тока приходится одно сокращеніе мускула.

Какъ рѣдкое исключеніе приходится наблюдать, что сокращеніе мускула съ послѣдующимъ разслабленіемъ его распространяется на дальнѣйшія фазы волнотока. § 33.

13. Начало сокращенія мускула всегда соотвѣтствуетъ „положительной“ фазѣ колебанія тока.

При условіяхъ примѣненной графической регистраціи, сокращеніе мускула начинается не тотчасъ въ началѣ дѣйствія „положительной“ фазы, а спустя нѣкоторый промежутокъ времени. §§ 26, 27.

14. Измѣненіе въ формѣ „главнаго сокращенія“, принятое Fuhr'омъ за „вторичное сокращеніе“ и приведенное въ связь съ раздражающимъ дѣйствіемъ „отрицательной фазы“ въ Ortho-rheonom'ѣ, наблюдается также и при дѣйствіи кимореономическаго тока на двигательный нервъ. § 26.

15. Каждое отдѣльное сокращеніе, полученное при извѣстныхъ условіяхъ отъ свѣжаго нервно-мускульнаго препарата при дѣйствіи на него волнотока, носитъ опредѣленную форму, которая характеризуется растянутостью во времени и образованіемъ значительной покатости на нисходящей вѣтви кривой сокращенія. § 27.

16. Мускуль, при непрямомъ раздраженіи волнотокомъ, приходитъ въ тетаническое состояніе при относительно очень рѣдкой частотѣ получаемыхъ имъ импульсовъ (при большомъ интервалѣ волнотока). § 30.

17. Тетанусъ, вызванный раздраженіемъ двигательнаго нерва волнотокомъ, складывается или по закону „суммированія сокращеній“ — Helmholtz'a, или-же по совершенно иному закону, впервые формулированному Fleischl'емъ. § 31.

18. Въ большинствѣ опытовъ оказалось, что на свѣжемъ нервно-мускульномъ препаратѣ и при слабомъ раздраженіи его волнотокомъ (малая сила тока, большой интервалъ) получается тетанусъ по закону Fleischl'я и наоборотъ, на нѣсколько уже утомленныхъ препаратахъ и при увеличеніи силы тока или частоты колебаній его, получается тетанусъ по закону Helmholtz'a. § 31.

19. По отношенію къ высотѣ одиночнаго сокращенія, получаемого отъ замыканія батарейнаго тока, тетанусъ, образованный по закону Fleischl'я, протекаетъ при небольшой средней высотѣ („субмаксимальный“ тетанусъ). § 32.

20. При благоприятныхъ, пока еще мало выясненныхъ, условіяхъ, сокращенія мускула подѣ влияніемъ раздраженія его нерва волнотокомъ складываются въ особеннаго рода волны, періодически слѣдующія другъ за другомъ черезъ равные интервалы; другими словами, среди отдѣльныхъ укороченій мускула, изохронныхъ съ числомъ получаемыхъ имъ раздраженій, мускулъ представляетъ то болѣе, то менѣе значительныя укороченія, періодически идущія другъ за другомъ черезъ равные интервалы. Такая періодическая волна составлена изъ 6—8 одиночныхъ укороченій мускула. § 33.

21. Раздражающее дѣйствіе дѣйствующаго постояннаго тока (гальванотонусъ) рѣзко отличается отъ такового-же дѣйствія волнотокъ какъ по условіямъ ихъ возникновенія, такъ и по формѣ сокращеній. Въ силу этого, фізіологическое дѣйствіе волнотокъ нельзя разсматривать какъ частный случай дѣйствія постояннаго тока. § 34.

Вышеизложенныя экспериментальныя изслѣдованія произведены въ фізіологической лабораторіи Харьковскаго Университета Проф. В. Я. Данилевскаго.

Объясненіе рисунковъ.

Табл. I.

Черт. 1-й представляетъ Кимореономъ спереди (подробности см. § 10).

Черт. 2-й представляетъ Кимореономъ сбоку, въ вертикальномъ разрѣзѣ черезъ середину аппарата.

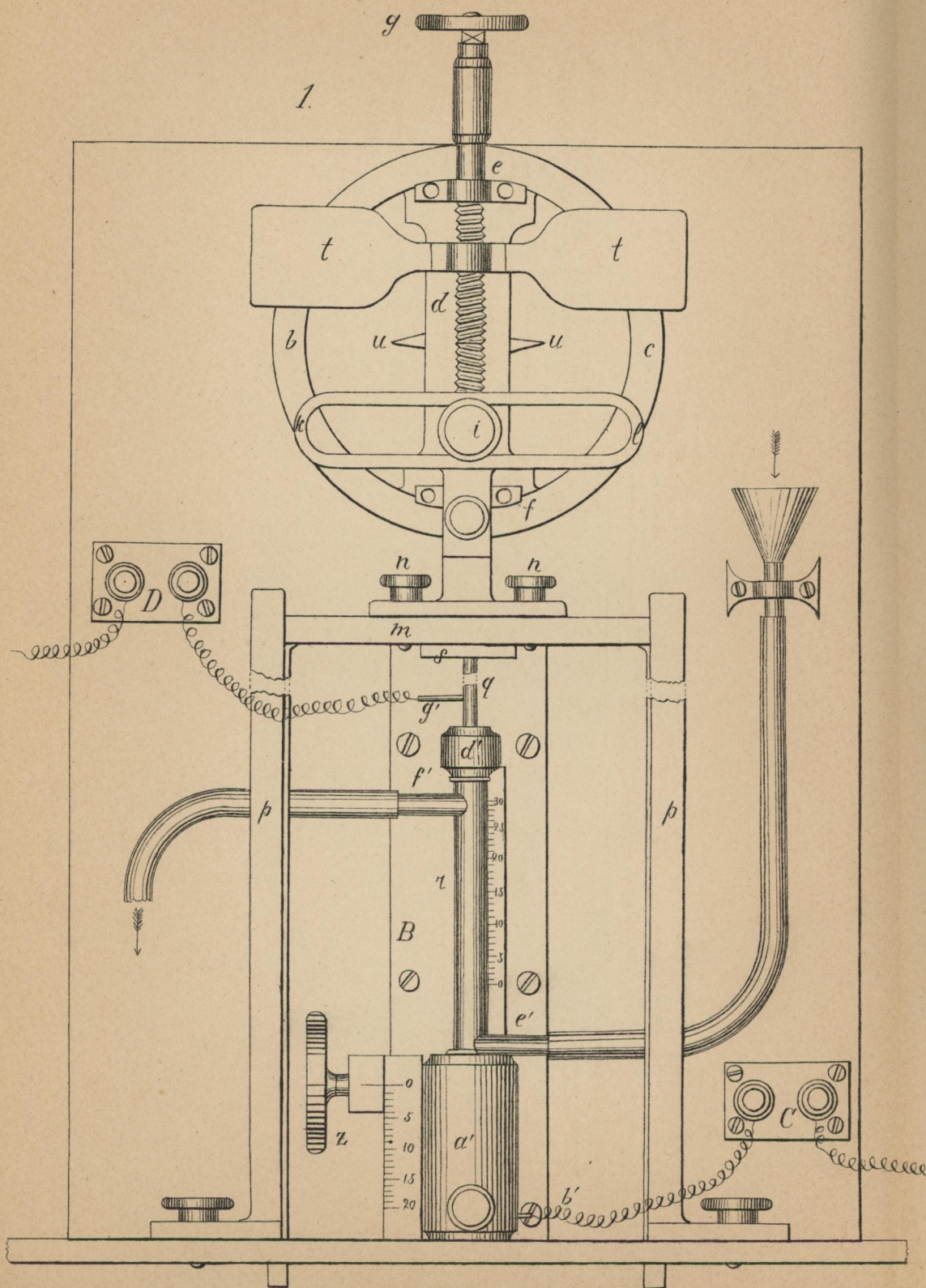
Табл. II.

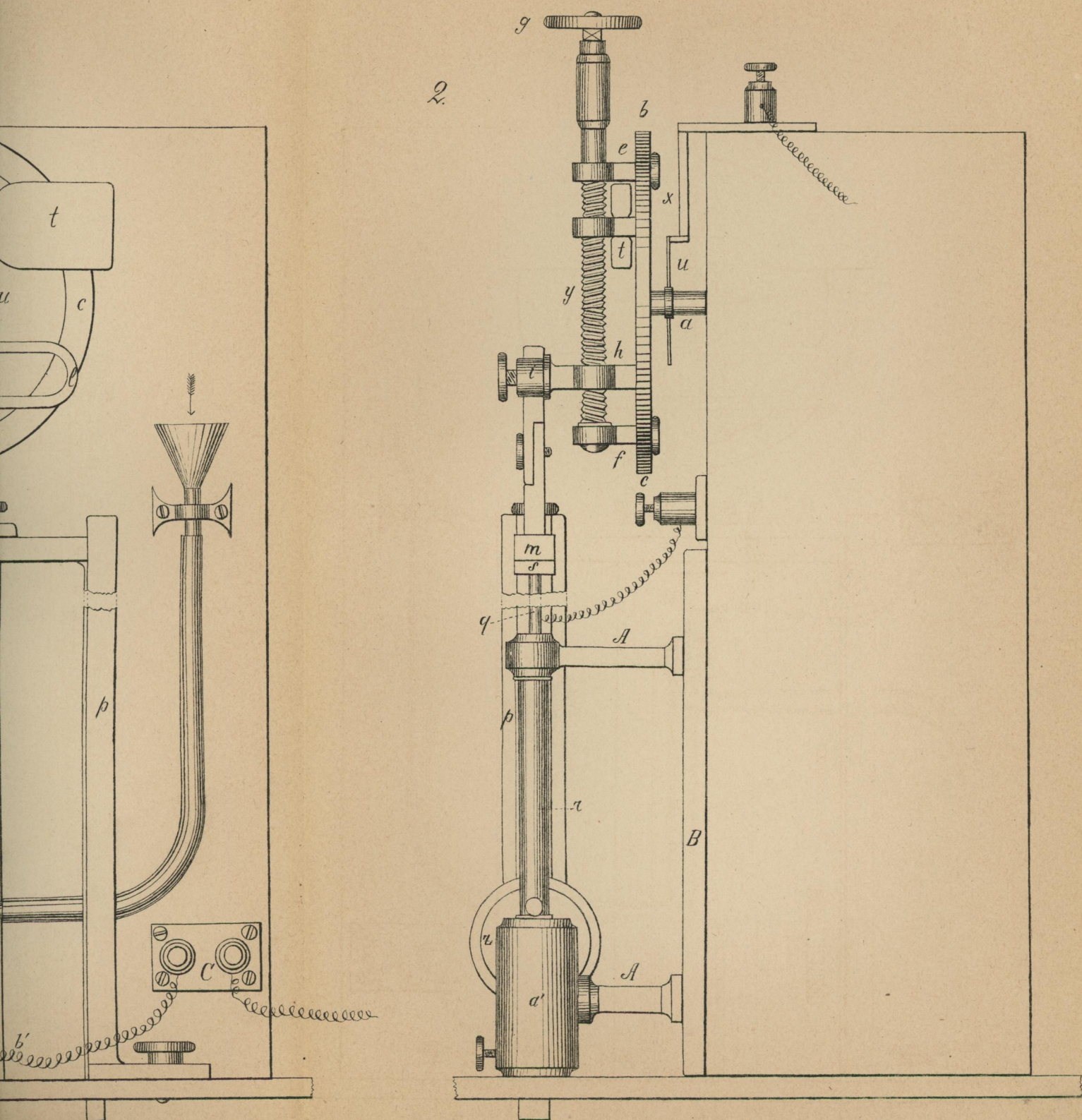
Черт. 3-й. Ртутный замыкатель въ планѣ. § 14.

Черт. 4-й. Тотъ-же аппаратъ въ вертикальномъ разрѣзѣ (сбоку). См. § 14-й.

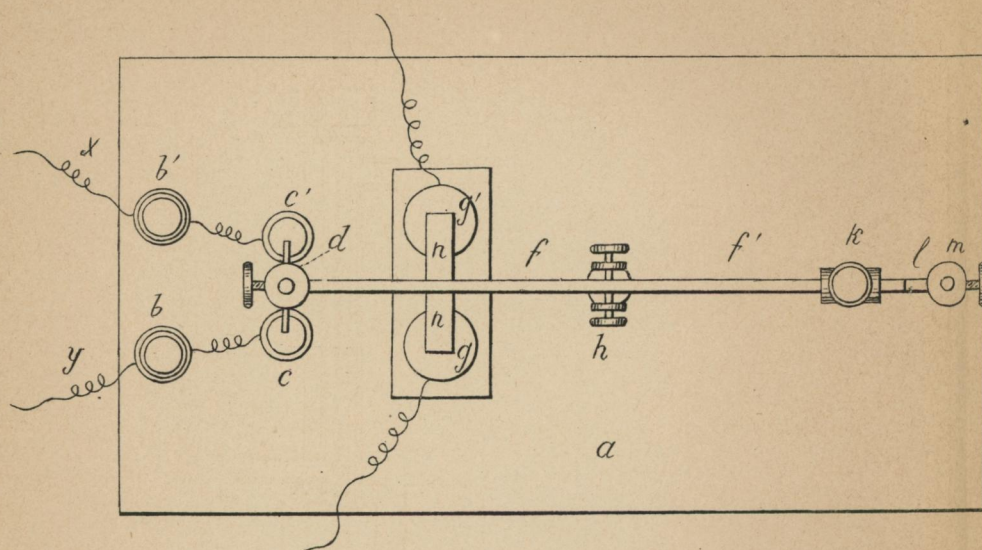
Черт. 5-й. Реостатъ Кимореонома въ вертикальномъ разрѣзѣ. См. § 10.

Черт. 6-й. Видоизмѣненная форма горизонтальной щели въ Кимореономѣ. См. § 10, (стр. 48).

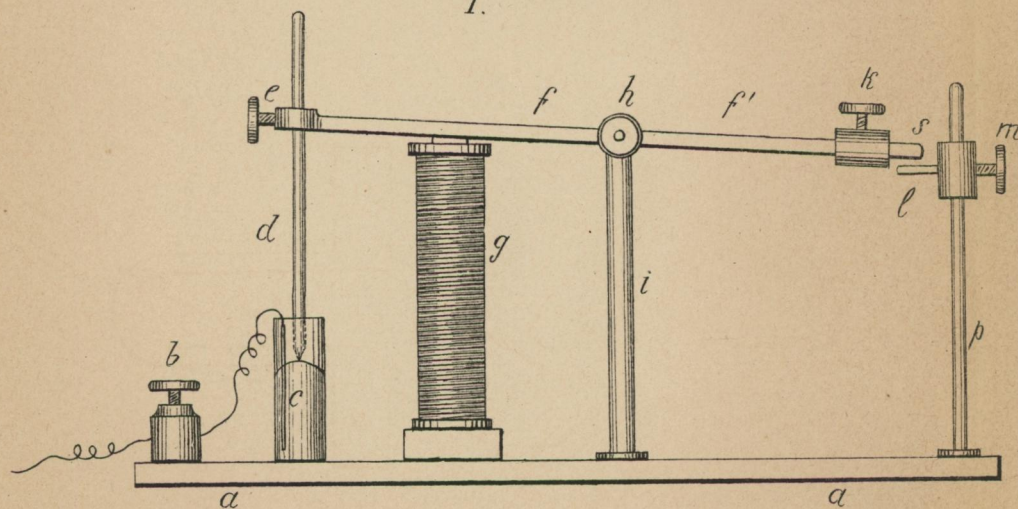


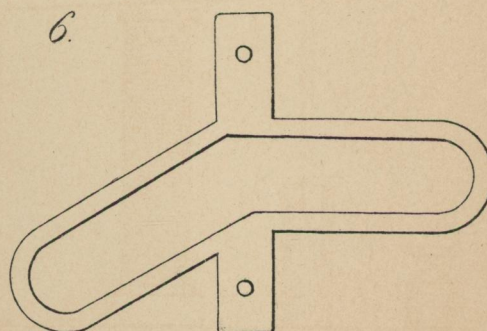
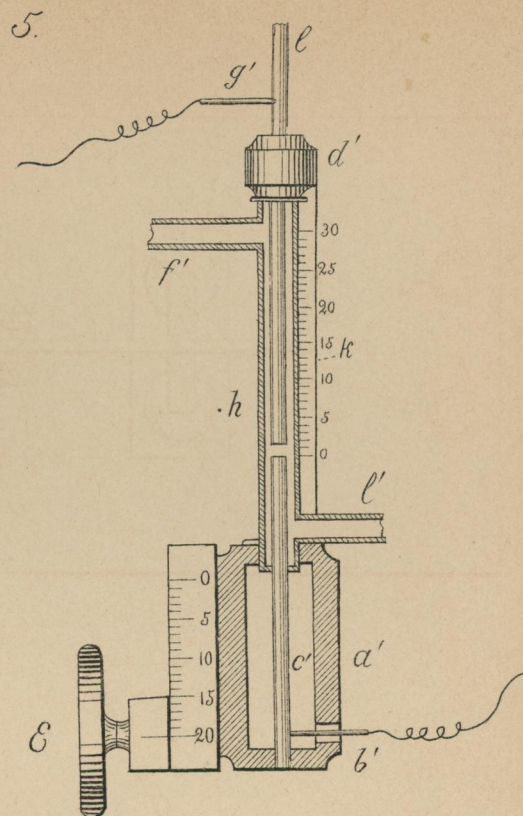
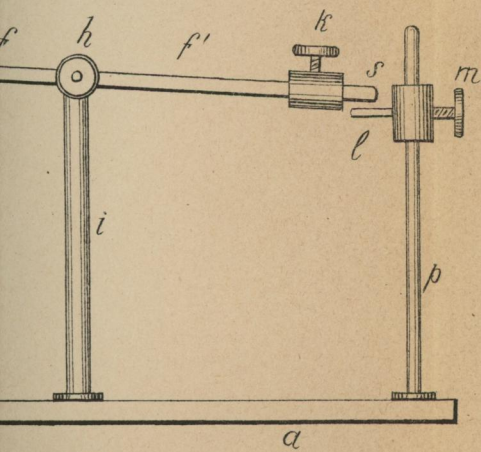
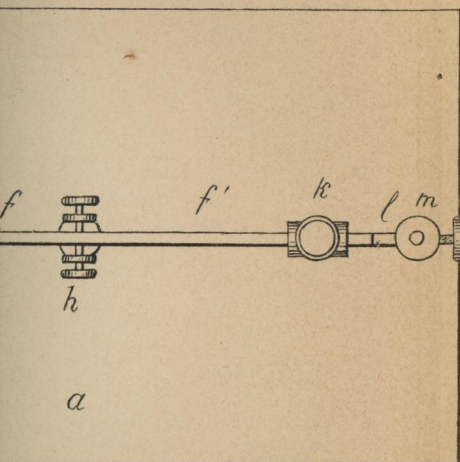


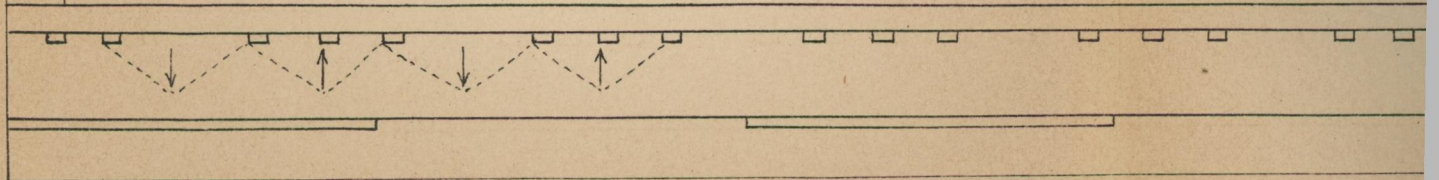
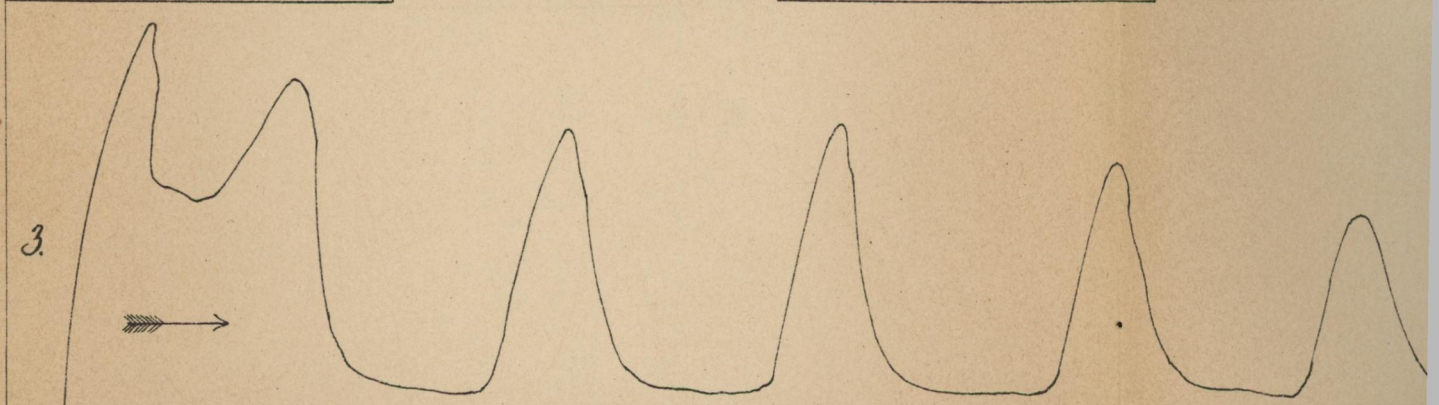
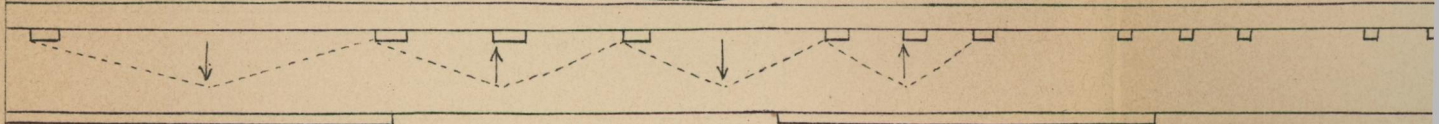
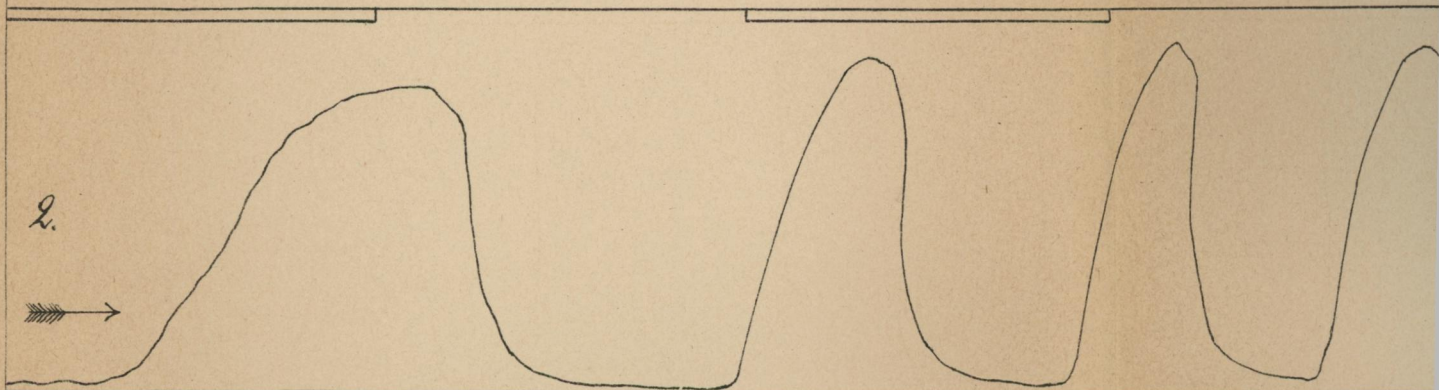
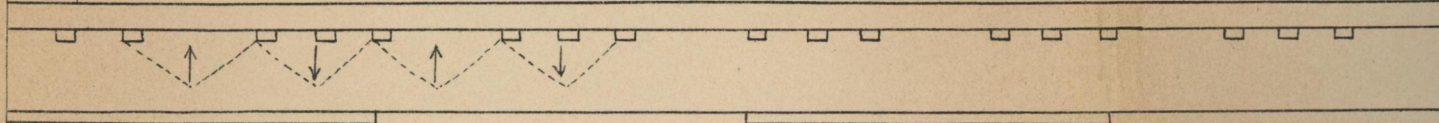
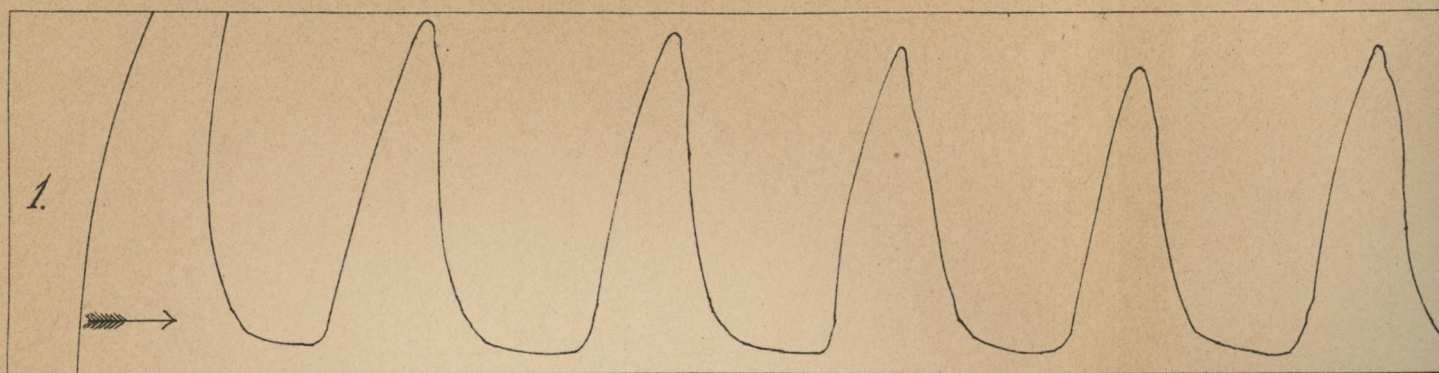
3.

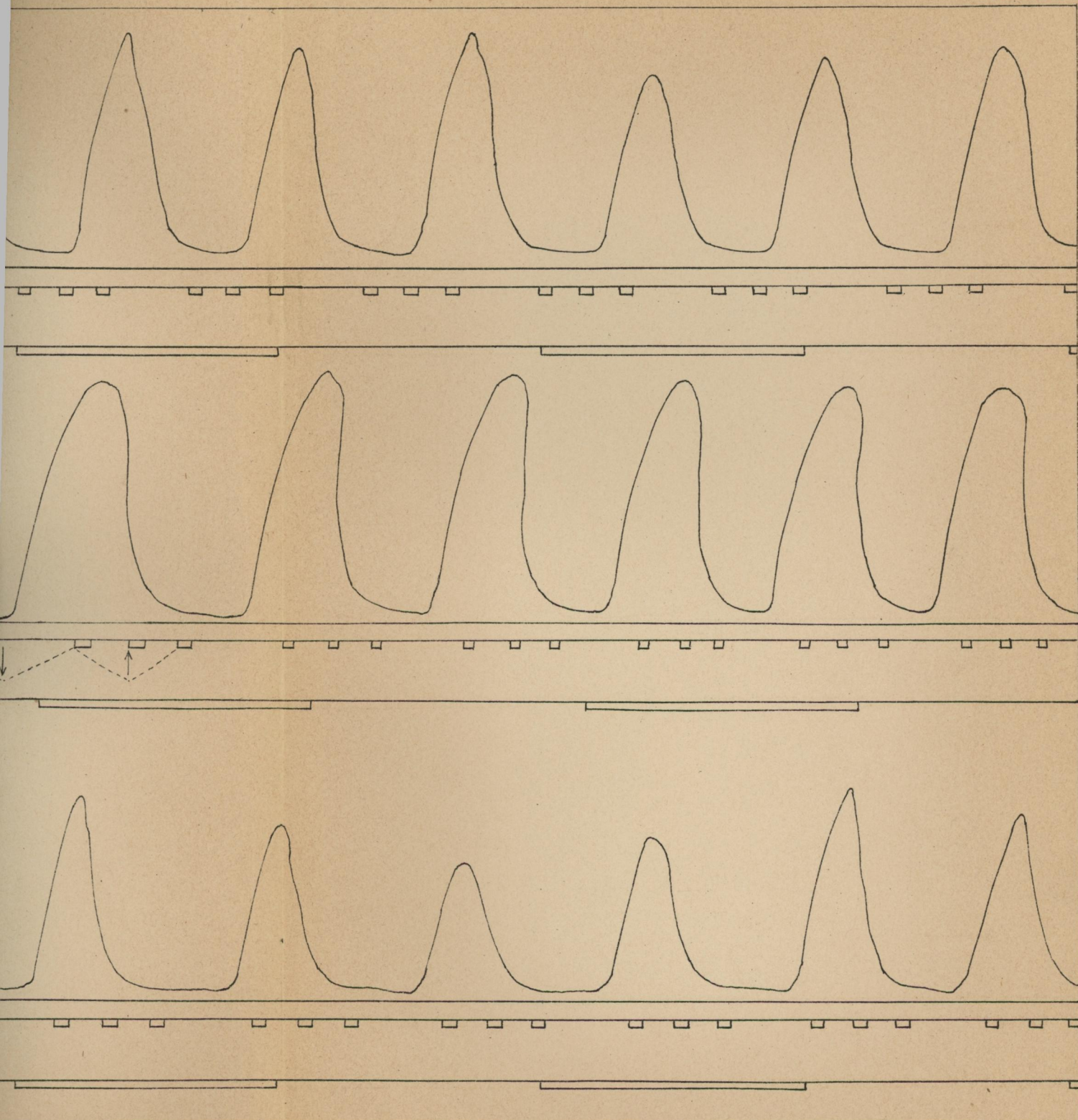


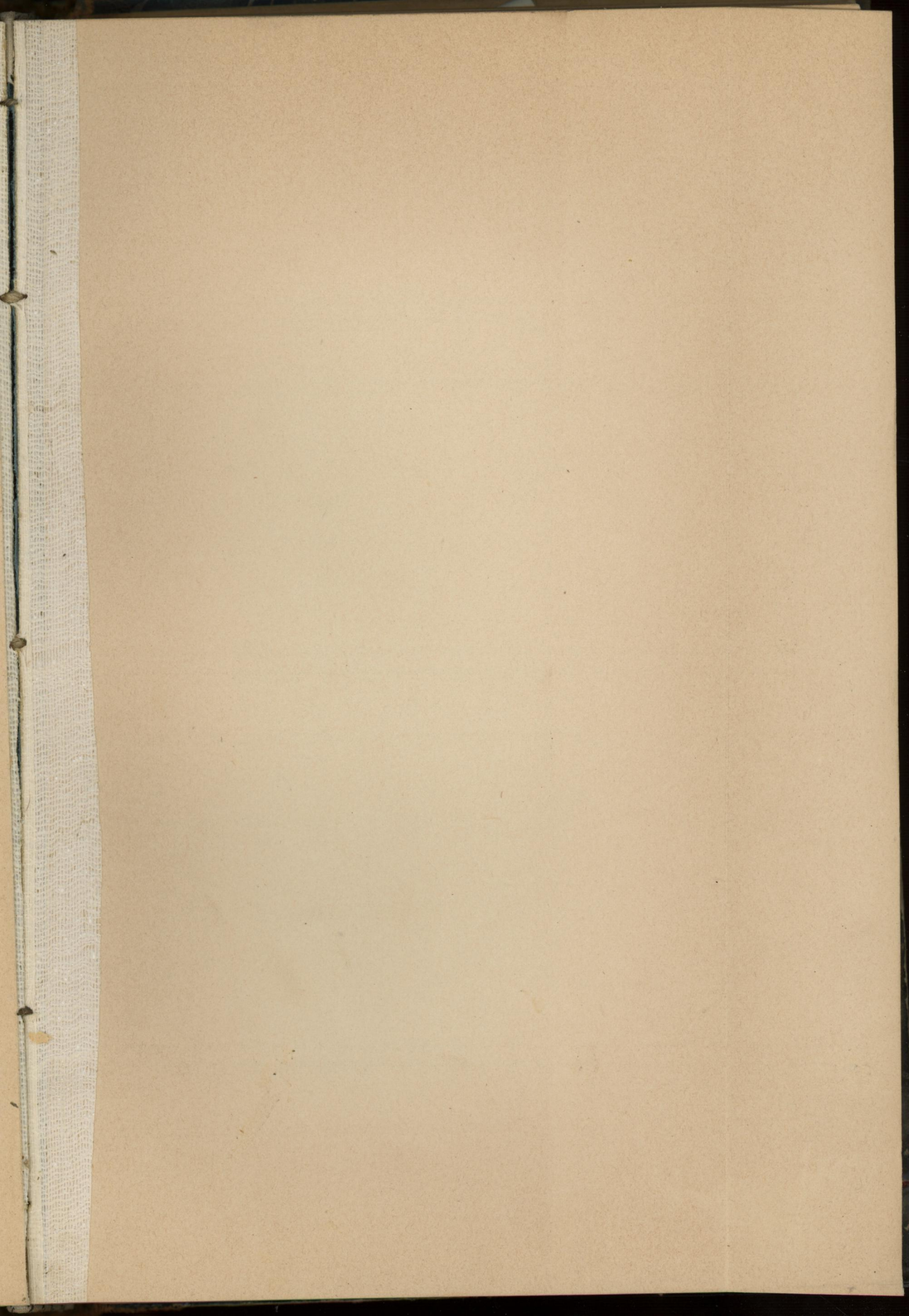
4.







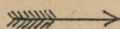




1.



2.



3.

