

1947

I

**Рефлекторная деятельность антагонистов конечности после
деафферентации конечности и после продольного расщеп-
ления спинного мозга**

1 - о е с о о б щ е н и е

Барсегян Ракол

О роли проприоцепторов и импульсов, поступающих из рецепторов кожи в центральную нервную систему при формировании рефлекторной реакции, говорили многие (Сеченов¹, Магнус², Шеррингтон и Геринг³, Введенский⁴, Ухтомский⁵, Беритов⁶, Орбели⁷, Асратян⁸, Гельхорн и Томпсон⁹ и др.).

Шеррингтон, Геринг, Беритов и др. подчеркивают значение афферентной иннервации в образовании симультанной координации. Авторы считают, что достаточно одного чувствительного нерва в области одной задней конечности, чтобы можно было вызвать реципрокную иннервацию по отношению деафферентированной (полностью) другой задней конечности.

По отношению же сложной координации движений (локомоции) в конечностях выявилось значение афферентной иннервации, главным образом, как фактора, тормозящего интрацентральное возбуждение, так как после деафферентации одной задней конечности нарушение координированного в ней движения выражается в основном в расторможении процессов.

Академик Л. А. Орбели на основании данных, полученных на собаках с односторонней деафферентацией задней конечности, построил теорию о возникновении спинномозговой координации. „В норме оно (центральное возбуждение) является заторможенным, в первую очередь, за счет всей той массы импульсов, которые идут от самой конечности и устанавливают равновесие между афферентными путями. Возбуждение не отсутствует, оно было налицо и всегда есть налицо, но не может проявиться из-за всей совокупности импульсов, которые приходят от наружных слоев тела. Раз-

этих импульсов нет, то волна возбуждения свободна и захватывает лишние двигательные пути".

Односторонняя деафферентация задней конечности производит впечатление, что она влияет на координацию соответствующей противоположной конечности и не оказывает влияния на координацию движений остальных конечностей. С точки зрения Э. Асратяна—в сложных интегративных актах важное значение имеет симметричная афферентация конечностей. Он пришел к такому заключению, на основании специальных опытов, произведенных на собаках с односторонней деафферентацией задней конечности и с последующим удалением коры больших полушарий. Выяснилось, что вследствие декорткации парализовались не только деафферентированная, но и симметрично "здоровая" задние конечности. Отсюда он заключает, что "Субкортикальный нервный аппарат может осуществлять сложные интегративные акты стояния и ходьбы на 4-х или 3-х конечностях лишь при симметричном потоке проприоцептивных экстероцептивных кожных импульсов в сегментарный нервный аппарат".

Хронаксимметрические измерения рефлексов (односторонних и перекрестных) у собак с односторонней деафферентацией задней конечности и с продольным расщеплением спинного мозга показывают значительное увеличение хронаксии в результате нарушения симметричной афферентации (Барсегян¹⁰).

В связи с вышеприведенными данными относительно значения симметричной иннервации в процессе сложной интегративной деятельности спинного мозга было важно выяснить более интимную сторону координационной деятельности спинного мозга.

Для выяснения данного вопроса мы выбрали методику регистрации деятельности антагонистов коленного сустава при комбинированном раздражении двух афферентных нервов, благодаря чему легко выявлять элементарную форму интегративной деятельности спинного мозга (Барсегян¹¹).

Надо отметить, что, как правило, у нормальных собак (опыты ставились на 12-ти нормальных собаках) результаты раздражения нервов как в отдельности, так и при их комбинированном раздражении постоянно определены.

Нервы раздражались индукционным током через аппарат Дюбуа Реймона. Источник тока—аккумулятор в 3 вольта. В первичной цепи метроном с ртутным прерывателем (ритм 100 удар. в 1 минуту). Параллельно включался также магнитный отметчик (сигнал депре). Если же напряжение тока меньше 3 вольт сигнал депре не включался, тогда момент раздражения нерва отмечался стрелкой на миограмме. При раздражении большого берцового нерва стрелка отмечается направленной к линии миограммы мышцы полусухожильной, во время же прекращения раздражения отмечается стрелкой от линии миограммы. При раздражении наружно-кожного нерва бедра стрелка отмечается на линии миограммы четырехглавой мышцы.

Раздражение большого берцового нерва обыкновенно вызывает рефлекторно-ритмическое или тетаническое сокращение полусухожильной мышцы и чаще одновременное сокращение четырехглавой мышцы. Раздражение наружно-кожного нерва бедра вызывает рефлекторно-ритмическое сокращение четырехглавой мышцы (почти всегда только четырехглавая мышца).

Комбинированное раздражение нервов производилось двумя порядками: во-первых, когда первоначально раздражается большой берцовый нерв (на несколько секунд, до минуты и более), затем сочетается с ним одновременно раздражение второго наружно-кожного нерва бедра, во-вторых, когда мы раздражаем первоначально наружно-кожный нерв бедра, затем сочетаем с ним одновременно раздражение большого берцового нерва. Эффект первой комбинации отличается от эффекта второй.

Взаимоотношение этих двух афферентно-периферических импульсов в спинном мозгу имеет интегративную природу. Эта интегративная деятельность центральной нервной системы в условиях наркоза, при комбинированном раздражении нервов большого берцового и наружно-кожного нерва бедра, выражается в своеобразной деятельности антагонистов колена, которые имеют следующий характер: когда первоначально раздражается большой берцовый нерв, на фоне тетанического сокращения полусухожильной мышцы сочетается и одновременно раздражение второго наружно-кожного нерва бедра. В результате такой комбинации раздражения указанных двух афферентных нервов наблюдаем торможение эффекта, вызванного первым нервом (большой берцовой) т. е. расслабление полусухожильной мышцы, и прекращение тетанического сокращения четырехглавой мышцы), если таковое имело место до раздражения второго нерва), возникновение ритмического сокращения четырехглавой мышцы, т. е. эффект наружно-кожного нерва бедра. Таким образом, при этих условиях раздражения нервов имеет место борьба двух афферентных импульсов в спинном мозгу, в результате чего тормозится эффект, вызванный раздражением первого нерва (см. рис. № 1).

Указанный характер взаимодействия этих двух афферентных импульсов в спинном мозгу постоянен не только в течение одного опыта, когда испытывается препарат много раз (до 10-ти и более). см. табл. № 1, но и во всех опытах (на 12-ти собаках). Разница в разных опытах может быть только количественная, т. е. в величине торможения. Сила раздражения второго нерва имеет значение в величине торможения: тем не менее мы отмечаем такие факты, когда сила раздражения наружно-кожного нерва бедра едва пороговая или даже подпороговая для того, чтобы вызвала рефлекторное сокращение четырехглавой мышцы, она способна уже тормозить эффект, первоначально вызванным раздражением большого берцового нерва при комбинированном их раздражении. Одновременно эта

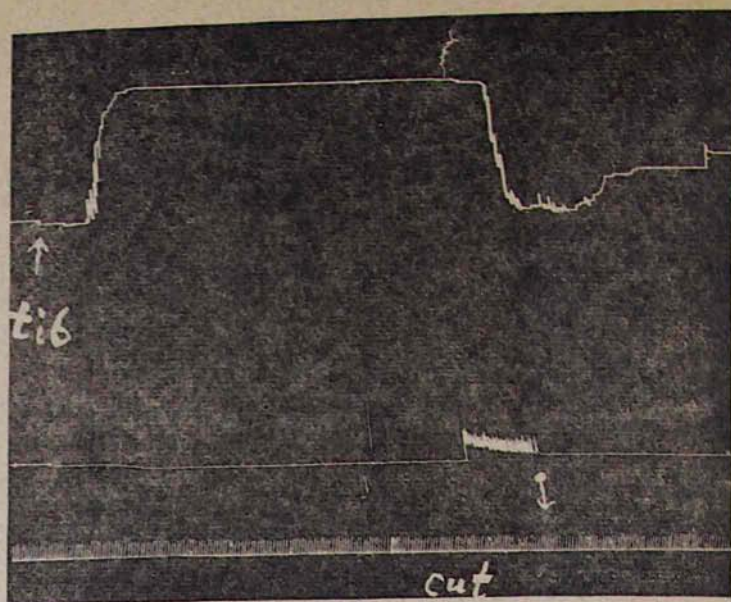


Рис. № 1.

Нормальная собака. Регистрируются мышцы: полусухожильная (верхняя линия), четырехглавая (нижняя линия). Первоначально раздражается большой берцовый нерв. Тетаническое сокращение полусухожильной мышцы. Сочетание раздражения наружно-кожного нерва бедра, торможение полусухожильной мышцы, ритмическое сокращение четырехглавой мышцы. После прекращения раздражения наружно-кожного нерва бедра сокращение полусухожильной мышцы снова восстанавливается.

сила приобретает способность вызвать рефлекторное сокращение четырехглавой мышцы. Отсюда вытекает, что при таких условиях раздражения нервов поднимается возбудимость центра четырехглавой мышцы. В этом явлении торможения в разных опытах встречаются две разновидности: первое—когда к первоначально раздражаемому нерву большого берцового присоединяем раздражение второго наружно-кожного нерва бедра, полусухожильная мышца тормозится на некоторое время, после чего восстанавливается ее деятельность, хотя и раздражение второго наружно-кожного нерва бедра продолжается, второе—когда торможение полусухожильной мышцы наступает с большим латентным периодом и бывает настолько глубоким, что уже после прекращения раздражения второго наружно-кожного нерва бедра при продолжающемся раздражении большого берцового нерва мышца полусухожильная более не восстанавливает своего сокращения. Надо сказать, что последнее явление мы наблюдаем скорее у сравнительно молодых собак. В таких случаях, несмотря на глубину торможения после небольшого перерыва (4—5 минут) рефлекторная возбудимость полусухожильной мышцы снова восстанавливается. Так, например, в опыте (15 XII 1944 г.), произведенном над 5-ти—6- месячной собакой, раздражение нерва большого берцового вызывает тоническое сокращение полусухожильной мышцы. При сочетании одновременного раздражения наружно-кожного нерва бедра наступает торможение полусухожильной мышцы с опозданием на 28 сек., после же прекращения раздражения второго нерва сокращение полусухожильной мышцы более не восстанавливается. (Рис 1-а).

Время перерыва в минутах	Порядок комбинации раздражения нервов	Продолжит. раздражения в секунду	Эффект на полусухожил-ной мышце	Эффект на четырехглавой мышце	Примечание
2	Наружно-кожный нерв бедра Большой берцовый нерв	120	О +(Т)	+(Р) ++(Т)	После прекращения раздражения второго нерва; эффект, вызван-им. снимается.
	Наружно-кожный нерв бедра Большой берцовый нерв	100	О +(Т)	+(Р) ++(Т)	
5	Большой берцовый нерв Наружно-кожный нерв бедра	40	+(Т) —	+ +(Р)	После прекращения раздр. наружно-кожного нерва бедра переходит в тетан. сокращение.
5	Большой берцовый нерв Наружно-кожный нерв бедра	40 30	+(Т) —	О +(Р)	
5	Большой берцовый нерв Наружно-кожный нерв бедра	30 20	+(Т) —	О +(Р)	
10	Большой берцовый нерв Наружно-кожный нерв бедра	60	+(ТО) —	О +(Р)	
5	Большой берцовый нерв Наружно-кожный нерв бедра.	30 80	+(ТО) +	О +(ТР)	
10	Большой берцовый нерв Наружно-кожный нерв бедра	40 50	+(ТО) —	О +(ТР)	
5	Наружно-кожный нерв бедра Большой берцовый нерв	100	О +(ТО)	+(Р) +(Р)	
5	Наружно-кожный нерв бедра Большой берцовый нерв	50 20	О +(ТО)	+(Р) ++(ТР)	
5	Большой берцовый нерв Наружно-кожный нерв бедра	15 70	+(Т) —	О +(Р)	

О=нет сокращ. +Р= ритм. сокр. +Т=тетан. сокр. +То=тонич. сокращение,
—=торможение эффекта.

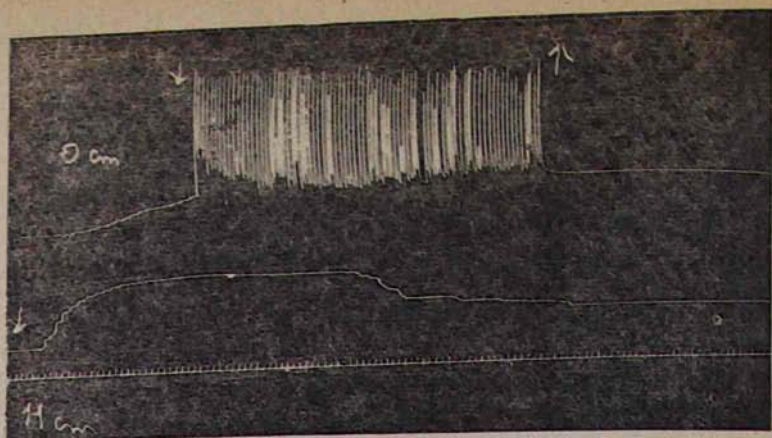


Рис. 1 а

Собака 5—6 месяцев. Регистрируются мышцы четырехглавые (верхняя линия), полусухожильные мышцы (нижняя линия) Время в секундах. Первоначально раздражается большой берцовый нерв. Тоническое сокращение мышц. Сочетание раздражения наружно-кожного нерва бедра, торможение полусухожильной мышцы более не восстанавливается.

Из этих данных следует, что подвижность центральной нервной системы у молодых собак и щенков небольшая.

В опытах при обратном порядке комбинации раздражения наружно-кожного нерва бедра и большого берцового нерва взаимодействие афферентных нервных импульсов в спинном мозгу не такой природы, как в первом случае комбинации раздражения нервов. Именно, к первоначальному раздражению наружно-кожного нерва бедра, который вызывает рефлекторно-тетаническое сокращение четырехглавой мышцы (очень редко одновременно сокращается и полусухожильная мышца), сочетается одновременно раздражение большого берцового нерва, в результате чего усиливается эффект первого нерва, т. е. поднимается тонус и усиливается ритмическое сокращение четырехглавой мышцы. Четырехглавая мышца может перейти в тетаническое сокращение, на фоне которой накладываются ритмические удары, иначе наблюдается комплексный эффект двух нервов—наружно-кожного нерва бедра и большого берцового нерва, одновременное сокращение полусухожильной мышцы—той силы и характера, которое имеет место при раздражении большого берцового нерва отдельно. После прекращения раздражения второго нерва (большого берцового) эффект, вызванный им снимается, но остается последствие, которое выражается в более сильном рефлекторном ответе четырехглавой мышцы. Так, например, в опыте от 13 III 1947 г. раздражение большого берцового нерва вызывает сокращение только полусухожильной мышцы.

При комбинации раздражения нервов, первоначально наружно-кожного нерва бедра, кото рый вызывает рефлекторно-ритмическое сокращение четырехглавой мышцы и сочетание с ним раздражения большого берцового нерва, усиливается сокращение четырехглавой мышцы, одновременно наблюдается сокращение полусухожильной мышцы (рис. № 2).

В данном порядке раздражения указанных нервов никогда не наблюдается явление торможения, а, наоборот, только имеет место усиление сокращений обеих мышц одновременно, т. е. иррадиация возбуждений.

Раздражение большого берцового нерва, даже умеренной силы, очень часто вызывает рефлекторное сокращение как полусухожильной мышцы, так и четырехглавой мышцы. Порог рефлекторной реакции обеих мышц почти одинаков. Это явление одновременного сокращения антагонистов колена при раздражении нерва из области сгибания можно объяснить с точки зрения Беритова — что в составе четырех-

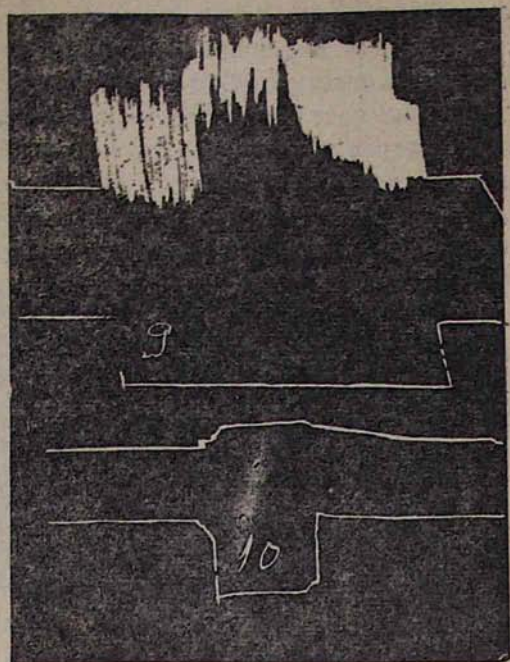


Рис. 2

Регистрируются мышцы. Четырехглавая (верхняя линия), полусухожильная (нижняя линия). За каждой следует сигнальная линия раздражения.

главой мышцы отдельные ее главы в тазобедренном суставе производят функцию сгибания. Такое явление имеет место как у теплокровных животных, так и у лягушки (Гедевани¹²). Несмотря на такое положение рефлекторные сокращения четырехглавой мышцы, вызванные раздражением большого берцового нерва—сгибательной области и раздражением нерва разгибательной области—наружно-кожного нерва бедра отличаются друг от друга на миограмме тем, что раздражение большого берцового нерва вызывает тетаническое или тоническое сокращение, а раздражение наружно-кожного нерва бедра ритмическое сокращение. И при комбинированном раздражении двух нервов—первоначально наружно-кожного нерва бедра, за-

тем большого берцового нерва, наблюдается тетанически-ритмическое сокращение четырехглавой мышцы

Таким образом при комбинированном раздражении нервов устанавливается между двумя афферентными импульсами в спинном мозгу определенное взаимоотношение, которое имеет координирующий характер. Природа координации обуславливается порядком комбинации раздражения этих двух нервов.

В опытах выяснилось доминирующее значение эффекта раздражения наружно-кожного нерва бедра, выражающееся в том, что сокращение четырехглавой мышцы, вызванное раздражением указанного нерва, усиливается или тонизируется последующим сочетанием раздражения большого берцового нерва. При обратной комбинации раздражения нервов, т. е. первоначальном раздражении большого берцового нерва, деятельность полусухожильной мышцы тормозится сочетанием раздражения наружно-кожного нерва бедра.

Такая постановка опытов дала нам возможность установить интимную сторону основы интегративной деятельности спинного мозга. Мы искусственно вызвали борьбу между двумя определенными антагонистическими, но функционально родственными, импульсами в соответствующей области центральной нервной системы и обнаружили для каждого случая своеобразную координацию деятельности антагонистов.

Результаты наших опытов можно сравнить с опытами Шеррингтона, где он комбинировал чесательное раздражение кожи с нанесением на конечности вредоносного раздражения и наблюдал конечный эффект оборонительного характера и торможение чесательного рефлекса. Отличие наших опытов от опыта Шеррингтона в том, что он вызвал борьбу между двумя импульсами, разными по характеру, и из функционально разных областей. По нашему мнению, мы могли более близко подойти к выяснению механизма взаимодействия импульсов в спинном мозгу, так как обратная комбинация раздражения нервов дала результат другой природы. Если биологически сильный импульс является доминирующим, это не значит, что обязательно должна тормозиться деятельность слабого импульса, скорее это зависит от порядка сочетания комбинированного раздражения нервов.

Интегративная деятельность центральной нервной системы любого предела регулируется тормозным процессом, но не общим торможением, о котором говорил академик Беритов, а на фоне общего торможения более дифференцированным функциональным торможением и не всегда зависимо от состояния центральной нервной системы, а также от создающихся внешних и внутренних условий.

Надо отметить также, что характер и пути распространения торможения у разных животных разные. Рефлекторное торможение

У кошки получается в обратном порядке комбинации раздражения нервов по сравнению с данными собаки. При комбинации раздражения нервов в порядке первоначально раздражения большого берцового нерва, затем сочетания раздражения наружно-кожного нерва бедра не проявляет никакого явления взаимодействия этих двух импульсов в спинном мозгу. При обратной комбинации раздражения этих нервов (первоначально наружно-кожного нерва бедра, затем сочетания раздражения большого берцового нерва) вызывается торможение четырехглавой мышцы (рис. № 3).

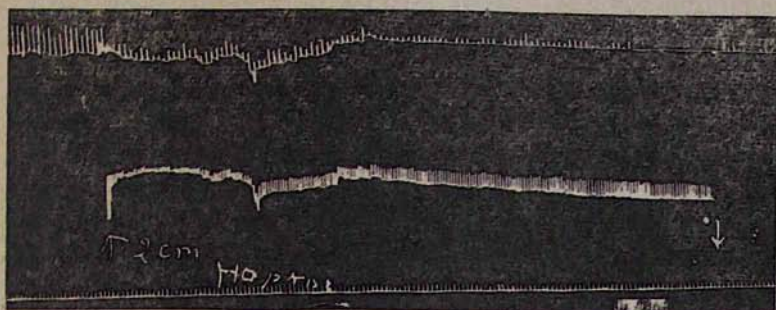


Рис. 3

Опыт на кошке. Регистрируются мышцы четырехглавой (верхняя линия), полусухожильной (нижняя линия). Время в секундах.

Влияние односторонней деафферентации задней конечности на рефлекторную деятельность антагонистов конечности при комбинированном раздражении двух афферентных нервов.

Имея в виду теорию академика Л. А. Орбели о возникновении спинно-мозговой координации и точку зрения проф. Э. Асратяна о значении симметричных афферентных импульсов в интегративной деятельности центральной нервной системы, с другой стороны— считая, что установленное нами взаимодействие двух нервов (большого берцового и наружно-кожного нерва бедра) является инте-

гративной природой деятельности спинного мозга, мы изучали значение асимметричной аферентации люмбо-сокращальной области в процессе взаимодействия двух афферентных нервных импульсов "здоровой" задней конечности. Для разрешения поставленной задачи производили на собаках одностороннюю перерезку задних корешков люмбо-сокращальной области.

После операции (через 10—15 дней), когда выздоравливали животные, восстанавливались движения пораженных задних конечностей и наступала некоторая компенсация движения, мы ставили опыт так же, как и на нормальных животных.

Результаты опытов: Под морфийно-хлороформным наркозом ставился опыт на оперированных животных. Отпрепаровались антагонистические мышцы колена—полусухожильная и четырехглавая "здоровой" конечности (симметричной с деафферентированной) и регистрировалась их рефлекторная деятельность на кимографе, при условиях раздражения нервов большого берцового и наружно-кожного нерва бедра в отдельности и при комбинированном их раздражении. В совершенно тождественных с нормой условиях опыта рефлекторная деятельность антагонистических мышц при раздражении того или другого нерва дала некоторое отклонение от нормы.

Результаты же комбинированного раздражения двух указанных периферических афферентных нервов определенным образом отличались от результатов, полученных у нормальных животных: нарушалась координационная способность "здоровой" половины спинного мозга.

Опыты ставились на пяти собаках, у которых заранее была произведена односторонняя деафферентация задней конечности. При раздражении того или другого нерва вызванная реципрокная иннервация отличалась от нормальной. В зависимости от того, какой характер имела рефлекторная реакция антагонистов колена, соответственно отличались и данные при комбинированном раздражении двух афферентных нервов. Поэтому привожу данные, полученные на каждой собаке. Так, например, опыт от 25 VII 1945 г. На собаке за несколько дней была произведена операция—правосторонняя перерезка задних 7-ми корешков люмбо-сокращальной области. Результаты следующие: порог рефлекторного ответа четырехглавой мышцы 10 см. Характер сокращения ритмичный, а полусухожильная мышца находится в покое. При раздражении большого берцового нерва порог рефлекторного ответа полусухожильной мышцы 13 см. и одновременно наблюдается торможение четырехглавой мышцы, но вскоре, при продолжительности раздражения, тормозной процесс снимается и развивается тетаническое сокращение обеих антагонистических мышц. При комбинированном раздражении нервов—первоначально большого берцового, которое вызывает тетаническое сокращение обеих мышц, и сочетании с ним раз-

дражения наружно-кожного нерва бедра наблюдается небольшое ослабление четырехглавой мышцы, полусухожильная мышца не претерпевает торможения, а даже происходит некоторое его усиление. Или в другой опытной пробе просто затягивается наступление утомления полусухожильной мышцы, пока раздражается наружно-кожный нерв бедра. Через некоторое время, после прекращения его раздражения, кривая полусухожильной мышцы начинает падать. В этом опыте при отдельном раздражении большого берцового нерва кривая сокращения полусухожильной мышцы обыкновенно через 30—40 сек. падает и доходит до исходной линии, а при комбинации нервов она начинает падать только через 80 сек. (рис № 4).

При обратном порядке комбинации раздражения нервов получается результат аналогично эффекту, который наблюдается у нормальных животных. Именно, первоначальное раздражение наружно-кожного нерва бедра вызывает ритмическое сокращение четырехглавой мышцы, при сочетании раздражения большого берцового нерва вызывает рефлекторное сокращение полусухожильной мышцы и одновременно усиливает, тонизирует сокращение четырехглавой мышцы или она переходит в тетанически-ритмическое сокращение.

Регистрируя четырехглавые мышцы на обеих конечностях при раздражении (сравнительно сильным током) наружно-кожный нерв левой „здоровой“ конечности, наблюдалось нормальное реципрокное отношение, именно имело место тетанически-ритмическое сокращение мышцы на стороне раздражения нерва и торможение на противоположной деафферентированной конечности. (Рис. № 4 а). В другом случае, когда раздражается большой берцовый нерв, на той же конечности возникает слабое сокращение четырехглавой мышцы правой конечности и слабое торможение мышцы левой конечности.

На деафферентированной конечности не наблюдалось сокращения полусухожильной мышцы, возможно, сила тока не была достаточна: тем более что некоторые авторы указывают, что рефлекторное торможение вызывается раньше и более слабым раздражением, чем возбуждение.

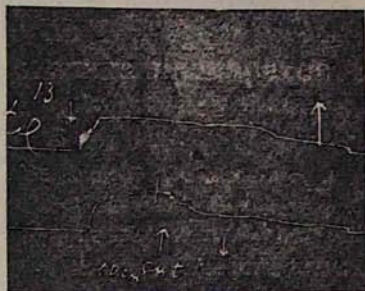


Рис. 4

Регистрируются мышцы. Полусухожильная (верхняя линия), четырехглавая (нижняя линия). Первоначально раздражается большой берцовый нерв, сочетается раздражение наружно-кожного нерва бедра, утомление запаздывает.

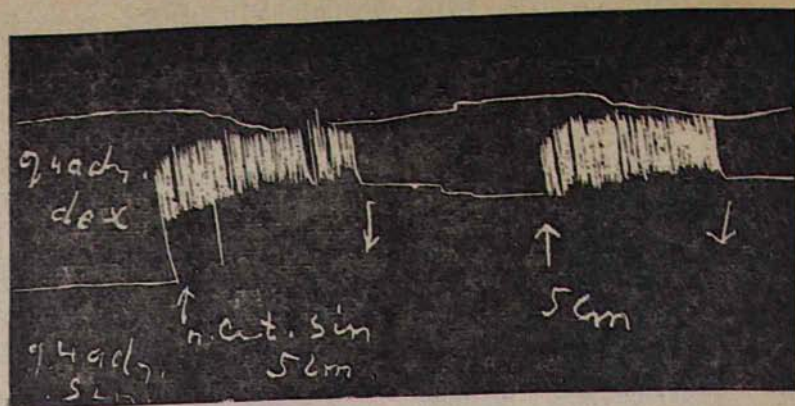


Рис. 4-а

Регистрируются мышцы. Четырехглавая на правой деафферентированной конечности (верхняя линия), четырехглавая левой «здоровой» конечности (нижняя линия). Раздражается наружно-кожный нерв на левой стороне (расстояние катушек 5 см.).

Полученные результаты относительно реципрокной иннервации на деафферентированной конечности соответствуют данным, полученным Шеррингтоном и Беритовым. Интересно отметить также, что у этих оперированных собак через 2—3 часа после начала опыта появляются спонтанно-ритмические сокращения четырехглавой мышцы (на наблюдаемой стороне) соответственно ритму дыхания, а раздражение наружно-кожного нерва бедра на этом фоне тормозит «дыхательное» сокращение четырехглавой мышцы, но не вызывает своего обычного рефлекторного эффекта. В данном случае импульсы, возникшие из разных истоков, повидимому, встречаются на сегментарном аппарате спинного мозга, в результате коорборации взаимно тормозят друг друга. Надо сказать, что спонтанные сокращения мышц наблюдал и Беритов и приписывал их утомлению препарата. Если это так, то утомление относится не к эфферентному аппарату спинного мозга, а к афферентным путям. Тут мы имеем сходное явление, наблюдаемое на деафферентированной конечности. «Здоровая» половина спинного мозга имеет еще способность координировать взаимодействие афферентных импульсов общим тормозным процессом.

На второй собаке опыт был поставлен 28 VIII 1945 г. (собака была оперирована 16 VIII 1945 г.). Порог рефлекторной реакции четырехглавой мышцы при раздражении наружно-кожного нерва бедра 18 см. Порог рефлекторной реакции полусухожильной мышцы при раздражении большого берцового нерва—21 см. Раздражение большого берцового нерва бедра вызывает рефлекторно-тетаниче-

ское сокращение полусухожильной мышцы. Раздражение наружно-кожного нерва бедра вызывает тетаническое сокращение четырехглавой мышцы. Комбинированное раздражение двух нервов—в порядке первоначально раздражение большого берцового нерва, затем сочетание с ним раздражения наружно-кожного нерва бедра в некоторых пробах опыта не вносит изменения в характер первоначального сокращения полусухожильной мышцы. В некоторых других пробах опыта сочетание раздражения второго нерва усиливает сокращение полусухожильной мышцы и одновременно вызывает свой эффект—тетаническое сокращение четырехглавой мышцы.

На третьей собаке ставился опыт 4 VII 1945 г. Порог рефлекторной реакции полусухожильной мышцы при раздражении большого берцового нерва 18 см. Порог рефлекторной реакции четырехглавой мышцы при раздражении наружно-кожного нерва бедра—13 см. Раздражение большого берцового нерва бедра вызывает рефлекторно-ритмическое сокращение полусухожильной и четырехглавой мышцы, однако через 2 часа после начала опыта раздражение умеренной силы вызывает сокращение только полусухожильной мышцы. Раздражение наружно-кожного нерва бедра вызывает рефлекторно-ритмическое сокращение четырехглавой мышцы. При комбинированном раздражении нервов в порядке первоначально большого берцового нерва, который вызывает ритмическое сокращение полусухожильной мышцы, затем сочетание с ним раздражения наружно-кожного нерва бедра наблюдается в одном случае постепенное, в другом—немедленное усиление амплитуды сокращения полусухожильной мышцы и ритмическое сокращение четырехглавой мышцы. После прекращения раздражения наружно-кожного нерва бедра еще остается последствие на полусухожильную мышцу. (Рис. № 5).

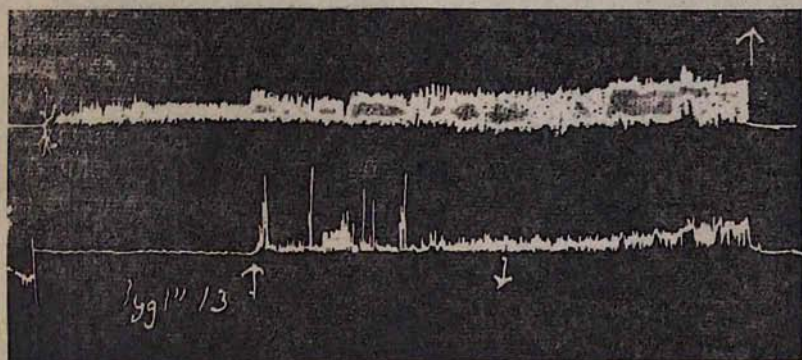


Рис. 5

Регистрируются мышцы, полусухожильная (верхняя линия), четырехглавая (нижняя линия). Первоначально раздражается большой берцовый нерв, затем наружно-кожный нерв бедра. Наблюдается последствие второго нерва.

Если сочетание раздражения наружно-кожного нерва бедра с первоначально раздражением большого берцового нерва производится с большим интервалом (когда рефлекторные сокращения мышц уже начинают падать), то сочетание раздражения второго нерва постепенно последствием восстанавливает силу сокращения полусухожильной мышцы.

В этом опыте результат комбинированного раздражения такой, как будто сочетание раздражения наружно-кожного нерва бедра снимает утомление с рефлекторного аппарата—большой берцовый нерв и полусухожильная мышца—и облегчает распространение импульсов от нерва большого берцового на центр четырехглавой мышцы, (см. рис. № 5). После прекращения раздражения наружно-кожного нерва бедра высота сокращения полусухожильной мышцы не падает и даже продолжает усиливаться. Также не прерывается сокращение четырехглавой мышцы. При обратном порядке комбинации раздражения первоначально наружно-кожного нерва бедра, который вызывает ритмические сокращения четырехглавой мышцы, сочетание с ним раздражения большого берцового нерва усиливает, переводит в тетаническое сокращение обеих мышц. Рис. № 5-а).

У четвертой собаки (6—7-месячной) деафферентация производилась 2 VIII 1945 г. Опыт ставился 10 VIII 1945 г. Порог рефлекторной реакции полусухожильной мышцы при раздражении большой берцовой нерва—13 см., характер сокращения тонический. Порог рефлекторной реакции четырехглавой мышцы при раздражении наружно-кожного нерва бедра—15 см., характер рефлекторной реакции — торможение обеих мышц. В дальнейшем мы видим, что эффект комбинированного раздражения обоих нервов определяется первоначальной деятельностью наружно-кожного нерва бедра. Раздражение большого берцового нерва вызывает рефлекторно - тоническое со-

кращение обоих антагонистов— полусухожильная мышца и четырехглавая, сочетание с ним раздражения наружно-кожного нерва бед-

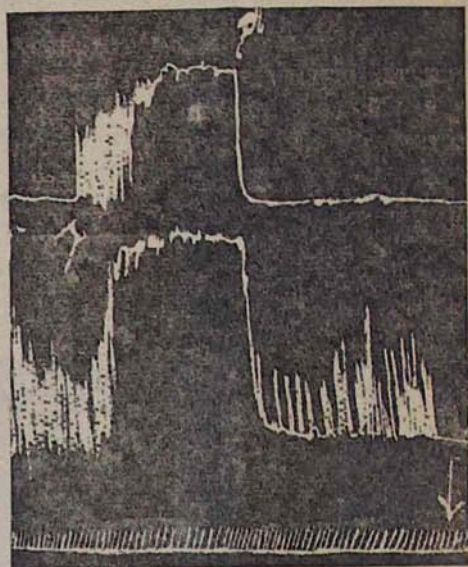


Рис. 5-а

Регистрируются мышцы Полусухожильная (верхняя линия), четырехглавая (нижняя линия), время в секундах. Первоначально раздражается наружно-кожный нерв бедра, затем большой берцовый нерв.

ра тормозит деятельность обеих мышц. Сила торможения находится в прямой зависимости от силы раздражения второго нерва. (Рис. № 6).

При обратном порядке комбинации раздражения нервов первоначально наружно-кожного нерва бедра, который вызывает торможение обеих мышц полусухожильной и четырехглавой, сочетание с ним раздражения большого берцового нерва углубляет имеющееся торможение обеих мышц, значит не вызывает своего обычного эффекта. Действие наружно-кожного нерва бедра доминирующее. (Рис. № 6-а).



Рис. 6

Регистрируются мышцы. Полусухожильная (верхняя линия), четырехглавая (нижняя линия). Первоначально раздражается большой берцовый нерв, затем сочетается наружно-кожный нерв бедра, наступает торможение.

афферентных импульсов в спинном мозгу. Иначе при односторонней деафферентации задней конечности спинной мозг теряет способность (в условиях наркоза) к интегративной деятельности, осуществляющейся координирующим тормозным процессом. В том случае, когда у нормальных животных комбинация раздражения двух нервов производится в порядке — первоначально раздражение большого берцового нерва, затем сочетание с ним раздражения наружно-кожного нерва бедра, тормозит деятельность первого нерва, у собак с односторонней деафферентацией задней конечности при такой же комбинации раздражения нервов усиливает деятельность первого нерва. Относительно комбинации раздражения нервов обратного порядка, когда первоначально раздражается наружно-кожный нерв бедра, затем сочетается с ним раздражение большого берцового нерва, результат взаимодействия их одинаков как у нормальных собак, так и у оперированных. В обоих случаях мы имеем усиление эффекта первоначально раздра-

Таким образом, как бы не были разнообразны полученные данные на собаках с односторонней деафферентацией задней конечности, в основном результат таков, что нарушается нормальное взаимодействие периферических аффе-



Рис. 6-а

Регистрируются мышцы. Полусухожильная (верхняя линия), четырехглавая (нижняя линия). Первоначально раздражается наружно-кожный нерв бедра, затем сочетается большой берцовый нерв. Углубляется торможение.

жаемого нерва с той только разницей, что у оперированных усиление взаимно. Отсюда следует, что координирующая деятельность спинного мозга осуществляется тормозным процессом и только при определенной последовательности сочетания в комбинированном раздражении нервов. На основе полученных данных из этой серии опытов можно заключить, что односторонняя деафферентация задней конечности нарушает координацию деятельности антагонистических мышц симметричной „здоровой“ конечности по причине отсутствия симметричных афферентных тонизирующих импульсов. Эти данные являются новым материалом к теории акад. Л. А. Орбели о возникновении спинно-мозговой координации и новым подтверждением взгляда проф. Э. Асратяна относительно значения симметричных афферентных импульсов в интегративной деятельности субкортикальной нервной системы.

Кроме вышеприведенного материала, мы имеем некоторые данные, относящиеся к значению иных периферических афферентных импульсов для этой формы спинно-мозговой координации. Импульсы, которые поступают в центральную нервную систему не из симметричных половин соответствующих сегментов, являются необходимым условием обеспечения определенного состояния для этой деятельности. Таковыми являются, например, импульсы, идущие из лабиринтов и из грудной части тела. Следовательно, интегративная деятельность спинного мозга указанной природы определяется совокупностью проприоцептивных импульсов из всего тела.

Влияние продольного расщепления спинного мозга на рефлекторную деятельность антагонистов конечности при комбинированном раздражении двух афферентных нервов.

Работами многочисленных авторов было показано, что продольное расщепление спинного мозга на разных уровнях производит глубокое нарушение чувствительной и моторной функции (холодно-кровных и теплокровных) животных. (Галиен¹³, Фолкманн¹⁴, Валентин¹⁵, Стиллинг¹⁶, Барсегян¹⁷ и др.). С другой стороны, было доказано также, что полностью изолированный участок спинного мозга продольным и поперечным разрезами способен к рефлекторной деятельности (Сеченов¹⁸, Тен-Кате¹⁹). Было установлено также, что произвольное и рефлекторное движение, осуществляемое через продольно-расщепленный участок спинного мозга не имеет координированный характер (Барсегян).

В связи с имеющимися данными интересно было выяснить характер рефлекторной деятельности антагонистов конечности (в условиях продольного расщепления соответствующих спинно-мозговых сегментов) и значение сегментарной симметричности периферических афферентных импульсов. Было уже известно из предыдущих наших работ, что продольное расщепление спинного мозга, соответственно области иннервации конечностей, сильно нарушает координацию движения локомоции. На основании этого можно ожидать

нарушение и взаимодействие двух афферентных импульсов в спинном мозгу. Для разрешения поставленной задачи мы на собаках производили операцию—продольное расщепление спинного мозга люмбо-сокральной области. После операции животных оставляли жить от 10 до 30-ти дней, чтобы отошло прямое влияние самой операции. За этот период замечалось некоторое восстановление движения.

Опыты были поставлены на 4-х собаках. В результате этой операции на собаках наблюдалось резкое изменение в характере односторонней рефлекторной реакции мышц при раздражении соответствующих нервов. Так, например, раздражение большого берцового нерва не всегда вызывает обычное явление—рефлекторное сокращение полусухожильной мышцы. Раздражение его иногда вызывало рефлекторное торможение полусухожильной мышцы и одновременно тетаническое сокращение четырехглавой мышцы. Рефлекторное явление при раздражении наружно-кожного нерва бедра нормальное—ритмическое сокращение четырехглавой мышцы. Характер же комбинированного раздражения нервов отличается от нормы, что видно из опыта от 1 III 1946 г. Порог рефлекторного сокращения четырехглавой мышцы при раздражении наружно-кожного нерва бедра—12 см. Характер сокращения ритмический. Порог рефлекторного сокращения полусухожильной мышцы при раздражении большого берцового нерва—23 см. Характер сокращения ритмический. При комбинированном раздражении двух нервов в порядке—первоначально раздражение большого берцового нерва, затем сочетание с ним раздражения наружно-кожного нерва бедра—усиливается сокращение полусухожильной мышцы, т. е. от ритмического сокращения переходит в тетаническое (Рис. № 7).

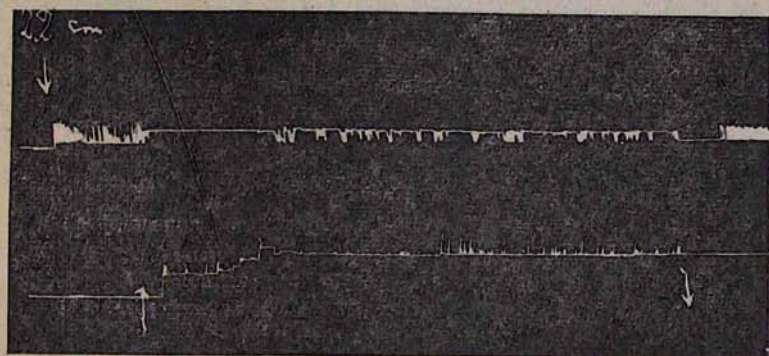


Рис. 7

Регистрируются мышцы. Полусухожильная (верхняя линия) четырехглавая (нижняя линия). Первоначально раздражается большой берцовый нерв, затем сочетается раздражение наружно-кожного нерва бедра.

В тех случаях, когда от раздражения большого берцового нерва возникало рефлекторное торможение полусухожильной мышцы и тетаническое сокращение четырехглавой мышцы при сочетании с ним одновременно раздражения наружно-кожного нерва бедра, обычно снималось рефлекторное торможение полусухожильной мышцы и переходило в ритмическое, что видно из опыта от 19 IV 1945 г. Порог рефлекторного сокращения четырехглавой мышцы при раздражении наружно-кожного нерва бедра—16 см. Характер сокращения ритмический. Порог рефлекторной реакции полусухожильной мышцы при раздражении большого берцового нерва — 17 см. Характер реакции—торможение полусухожильной мышцы и тетани-

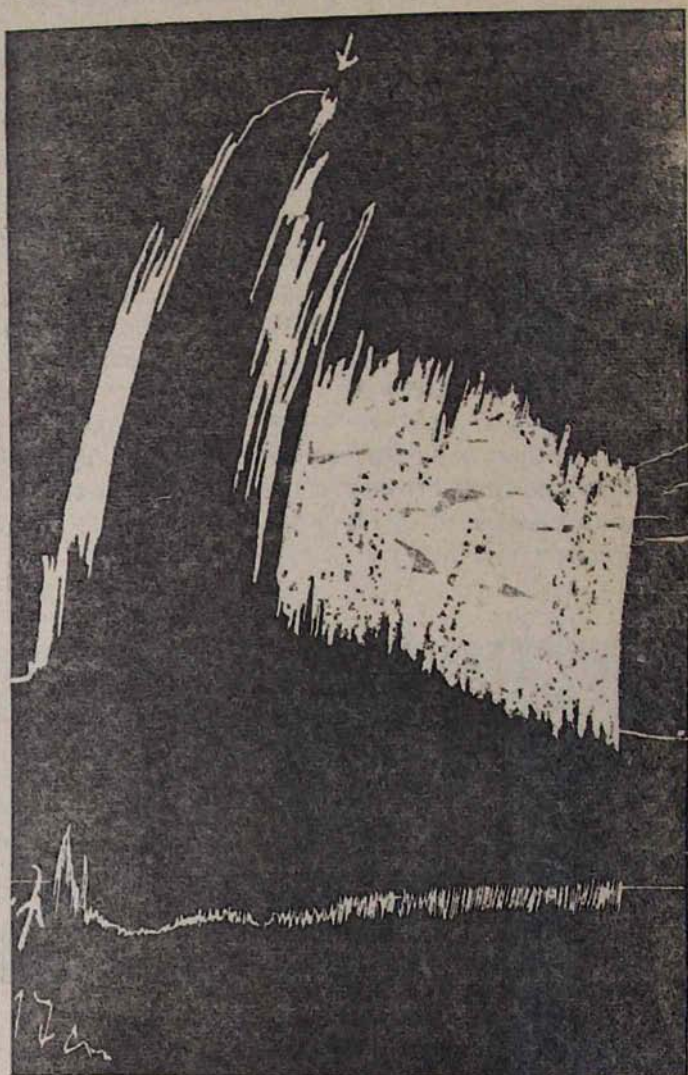


Рис. 7-а

Регистрируются мышцы. Четырехглавая (верхняя линия), полусухожильная (нижняя линия). Первоначально раздражается большой берцовый нерв, затем сочетается наружно-кожный нерв бедра.

ческое сокращение четырехглавой мышцы. При комбинированном раздражении нервов первоначально большого берцового, когда имеют место торможения полусухожильной мышцы и тетаническое сокращение четырехглавой мышцы, затем сочетание с ним раздражения наружно-кожного нерва бедра происходит расторможение центра полусухожильной мышцы, что приводит в тетаническое сокращение обе мышцы. Это явление сильнее сказывается на четырехглавой мышце. (Рис № 7-а).

При обратном порядке комбинации раздражения нервов, когда, первоначально раздражается наружно-кожный нерв бедра, затем сочетается раздражение большого берцового нерва, усиливается деятельность первого нерва, т. е. четырехглавая мышца из ритмического переходит в тетаническое сокращение, а деятельность полусухожильной мышцы тормозится. (Рис. № 7-б).

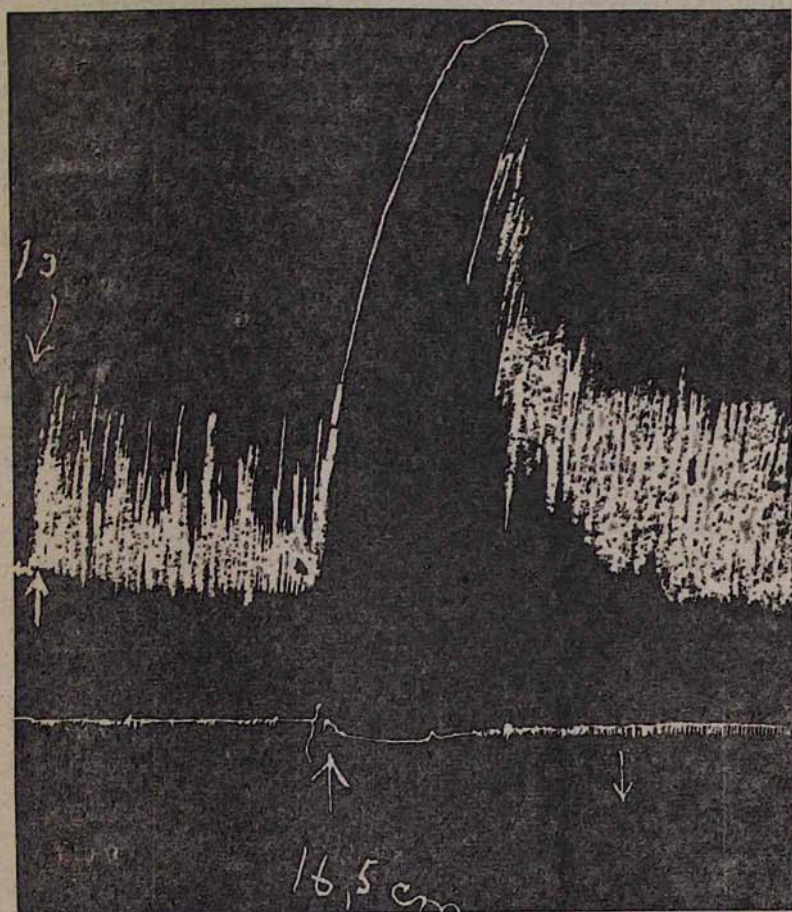


Рис 7-б

Регистрируются мышцы. Четырехглавая (верхняя линия), полусухожильная (нижняя линия). Первоначально раздражается наружно-кожный нерв бедра, затем сочетается большой берцовый нерв.

Таким образом, мы наблюдаем как извращение рефлекторной реакции мышц, так и нарушение в обычном взаимодействии периферических афферентных импульсов, в спинном мозгу.

Данные, полученные в этой серии опытов, до некоторой степени аналогичны с данными первой серии опытов, когда была произведена односторонняя деафферентация. На этом основании можно сказать, что сегментарно-симметричные импульсы необходимы для осуществления первоначальной координации импульсов правильной реципрокной иннервации и для более сложной координационной деятельности спинного мозга, имеющей интегративный характер.

В ы в о д ы

1. В условиях морфинно-хлороформного наркоза ставились опыты на собаках и регистрировались антагонистические мышцы колена при электрическом раздражении большого берцового нерва из области сгибания, наружно-кожного нерва бедра из области разгибания. Раздражение большого берцового нерва вызывает рефлекторное сокращение полусухожильной мышцы, часто и одновременное сокращение четырехглавой мышцы. Раздражение наружно-кожного нерва бедра вызывает рефлекторно-ритмическое сокращение четырехглавой мышцы, очень редко и сокращение полусухожильной мышцы.

2. Комбинированное раздражение этих двух нервов, в порядке первоначально большого берцового нерва, затем сочетание с ним раздражения наружно-кожного нерва бедра, **тормозит** эффект, вызванный раздражением первого большого берцового нерва.

3. Комбинированное раздражение нервов—в порядке первоначально раздражение наружно-кожного нерва бедра, затем сочетание раздражения большого берцового нерва—**усиливает** эффект, вызванный раздражением первого нерва наружно-кожного бедра.

4. После односторонней деафферентации задней конечности комбинированное раздражение двух нервов, в порядке первоначально большого берцового нерва, затем сочетание с ним раздражения наружно-кожного нерва бедра **не тормозит**, как в норме, а **усиливает** деятельность первого нерва, иногда и усиливает свой эффект.

5. Комбинация раздражения нервов в обратном порядке, первоначально наружно-кожного нерва бедра, затем сочетание с ним раздражения большого берцового нерва, аналогично с нормой **усиливает** эффект, вызванный раздражением первого нерва.

6. После продольного расщепления спинного мозга в люмбо-сакральной области нарушается нормальная реципрокная иннервация и взаимодействие импульсов в соответствующей половине мозга.

В заключение можно сказать, что при комбинированном раздражении двух определенных периферических афферентных нервов большого берцового и наружно-кожного бедра в определенной последовательности сочетания (первоначально раздражение большого берцового нерва, затем сочетание с ним раздражения наружно-кожного

нерва) возникает их взаимодействие. В результате имеем торможение в спинно-мозговом центре полусухожильной мышцы.

Это явление имеет интегративную природу, ибо другой порядок комбинации раздражения этих нервов не вызывает явления торможения, а наоборот. Поэтому необходимым условием для возникновения этой интегративно-координирующей деятельности спинного мозга являются как симметричные проприоцептивные импульсы, идущие из соответствующих конечностей, так и совокупность проприоцептивных импульсов всего тела, в условиях наркоза. Таким образом, интегративная деятельность спинного мозга может быть выражена также в определенной координации взаимодействия двух периферических афферентных импульсов. Благодаря этому искусственно вызванное взаимодействие двух определенных нервных импульсов (в определенном порядке их сочетания) может выявить состояние спинного мозга к интегративной деятельности.—

ԺԱՅՐԱՆԳԱՐԻ ԱՆՏԱՐԱՆԻՍՏՆԵՐԻ ՌԵՅԼԵԿՏՈՐ ԴՈՐԺՈՒՆԵՐՈՒԹՅՈՒՆԸ ԺԱՅՐԱՆԳԱՐԻ ԴԵՓԵՐԵՆՏԱՅԻՆՆԵՐԻ ԵՎ ՈՂՆՈՒԳԵՂԻ ԵՐԿԱՐԱԶԻԳ ՀԱՏՈՒՄԻՑ ՀԵՏՈ

2. Բարեկալ

Մինչև այժմ գրականության մեջ վիճելի են մնացել, ոչնուդեղի կոորդինացիայի վերաբերյալ մի շարք կարևոր խնդիրներ:

Այս ուղղությամբ կատարված մեր ժողովրդական տվել են հետևյալ արդյունքները.

1. Մեծ ոլոքային ներվի գրգռումն առաջացնում է կիսաշլային մկանի ռեֆլեկտոր կծկում, հաճախ միաժամանակ և քառազույն մկանի կրծկում:

Ազդրի արտաքին-մաշկային ներվի գրգռումն առաջացնում է քառազույն մկանի ռեֆլեկտոր-ռիթմիկ կծկում, շատ հազվադեպ նաև կիսաշլային մկանի կծկում:

2. Այդ երկու ներվերի կոմբինացրած գրգռը սկզբում մեծ ոլոքային ներվի, իսկ այնուհետև նրա հետ զուգակցված ազդրի արտաքին մաշկային ներվի գրգռն արգելակում է մեծ ոլոքային առաջին ներվի գրգռումով առաջացած էֆեկտը:

3. Ներվերի կոմբինացված գրգռը, սկզբում ազդրի արտաքին մաշկային ներվի, այնուհետև զուգակցված մեծ ոլոքային ներվի գրգռը ուժեղացնում է ազդրի արտաքին մաշկային գրգռումով առաջացած էֆեկտը:

4. Հետին վերջույթի միակողմանի դիաֆերենտացիայից հետո երկու ներվերի կոմբինացրած գրգռը սկզբում մեծ ոլոքային ներվի, այնուհետև ազդրի արտաքին մաշկային ներվի զուգակցված գրգռը, որպես նորմա, չի արգելակում, այլ ուժեղացնում է առաջին ներվի գործունեությանը, երբեմն էլ ուժեղացնում իր էֆեկտը:

5. Ներվերի գրգռման կոմբինացիան հակառակ կարգով, սկզբում ազդրի արտաքին մաշկային ներվի, այնուհետև գուգակցված մեծ ուղքային ներվի գրգռման գուգակցումը նորմայի համեմատ ուժեղացնում է առաջին ներվի գրգռումով առաջացած էֆեկտը:

6. Ողնուղեղի երկայնակի ճեղքումից հետո գտակա-սրբանային մասում խախտվում է նորմալ ռեցիպրոկ ներվավորումն և իմպուլսների փոխազդեցութունը:

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Сеченов И — О механизмах в головном мозгу лягушки, угнетающих рефлексы спинного мозга. Избранные труды. 1935 г. стр. 117.
Электрические и химические раздражения чувствующих спинно-мозговых нервов. Там же. Стр. 123
2. Магнус — Цит. по Л. А. Орбели — Лекции по физиологии нервной системы, 1934 г.
3. Шерингтон и Геринг — Цит. по А. А. Ухтомскому — Работы физиологической лаборатории — С. Петербургского Университета 1900 — 10 г. г. т. IV — V. и Орбели — Лекции по физиологии нервной системы.
4. Введенский Н. — Работы физиологической лаборатории С. Петерб. 1906.
5. Ухтомский А. — Работы физиологической лаборатории С. — Петерб. 1909 — 10 г. г. т. IV. V.
6. Беритов Н. — работы физиол. лабор. С. Петерб. 1909 — 10 г. г. и Труды Института физиологии им. акад. Н. Бериташвили, т. IV 1941.
7. Орбели Л. — Лекции по физиологии нервной системы. 1934.
8. Асратян Э. — Новые данные по пластичности нервной системы. Сообщение IV. Роль коры большого мозга в компенсации моторики после деафферентации конечностей. Бюлл. Эксп. Биол. и Мед. т. IX, в. I, 1940.
9. Gellhorn and Thompson — The Amer. jour. of Physiol. vol. 144 — № 2, 1945.
10. Барсегян Р. — Бюлл. Эксп. Биол. и Мед. т. IX, в. 1, 1940.
11. Барсегян Р. — Доклады АН. Арм. ССР, т. III, № 4, 1945.
12. Гедевани Д. — Труды Института Физиологии им. акад. Н. Бериташвили, 4. 1941.
13. Galien — Revue Neurologique. T. 1 № 3, 1933, mars. s. 316.
14. Volkmann — Arch. fur Anatomie, Physiol. u. Wissensch. medicin I. Müller, 1838 P. 15.
15. Valentin — De Functionibus nervorum cerebrabium et. Nervi Sympathici. T. IV, 1839. Bernae et Sanqallà Helvetiorum.
16. Stilling — Untersuchungen über die functionen des Rückenmarks und der Nerven 1842, Leipzig.
17. Барсегян Р. — Бюлл. Эксп. Биол. и Мед. т. IV, В. 2, 1937. Функциональные особенности продольного рассечения спинного мозга. Диссертация. 1940 г. (в библиотеке Акад. Наук. СССР Ленинград).
18. Сеченов И. — Физиология нервных центров 1891 г. Лекции, читавшиеся на собрании врачей, Москва, 1889 — 1890 г. г.).
19. Ten-Kate — Arch. Neerlandaises de Phys. L Homme et des Anémalx. T. XVII, 3-e liv. — 1932, s. 331. Там же т. XVII. liv. 4-e s. 525.