

ФИЗИОЛОГИЯ ЖИВОТНЫХ

Р. О. Барсегян

Рефлекторная деятельность антагонистов конечности при комбинированном раздражении двух афферентных нервов

(Представлено Л. С. Коштовцем 25. XII 1945)

После того как Сеченовым было установлено явление торможения в центральной нервной системе (1862) и пределы его распространения (1868), это явление привлекло к себе большое внимание многих физиологов (Гольц, Гейденгайн, Бубнов, Шеррингтон, Введенский и Ухтомский и др.) и в последующем было установлено место и значение тормозного процесса в актах центральной иннервации и координации движений.

Так, например, Шеррингтон и Геринг, изучая процесс торможения, как координирующий фактор деятельности центральной системы, нашли, что торможение представляет собою процесс, обязательно участвующий в каждом акте центральной иннервации: в виде реципрокной иннервации, проприоцептивных рефлексов и при более сложных актах координации в процессе овладения общими конечными эфферентными путями.

С другой стороны изучалась природа самого торможения и условия возникновения этого явления. Введенский и Ухтомский установили, что торможение в центральной нервной системе по существу есть парабихотическое состояние центра и возникает от сильного и частого раздражения электрическим током, в зависимости от состояния центра. Авторы установили также, что положительное возбуждение одного из антагонистов сопряжено с торможением другого.

Надо отметить также, что Введенский придает большое значение процессу коороборации импульсов, которая происходит в результате комбинированных воздействий двух разных источников, эффект которых сильнее, чем при простом сложении их.

При исследовании этой сложной проблемы были испытаны различные пути: применялось комбинированное раздражение центральной нервной системы с чувствительным нервом (Ухтомский), раздражались кожный рецептор с чувствительным нервом (Шишова, Прийма и Ши-

рокий) и т. д., с целью вызвать торможение двигательного акта, вызванного первым раздражением.

В настоящем сообщении приводятся результаты опытов, предпринятых с целью выяснить характер торможения в координации рефлекторной деятельности антагонистов колена, при комбинированном раздражении двух афферентных нервов той же конечности. Этим самым ставился вопрос и о взаимодействии центров двух афферентных истоков.

Методика. Для разрешения поставленной задачи мы ставили опыты над собакой. У собаки под наркозом (морфий-хлороформ) отпрепарировались на одной задней конечности антагонистические мышцы колена: флексор *M. semitendinosus* (обозначается *m. sem.*) и экстензор *M. quadriceps* (обозначается *m. quadr.*). Дистальные сухожилия указанных мышц отпрепарировались и были соединены с миографами для регистрации сокращения их на кимографе. Отпрепарировались нервы *Cutaneus femoris lateralis* (обозначается *p. cut.*) и *p. tibialis* (обозначается *p. tib.*). Нервы раздражались ритмическим индукционным током. В качестве прерывателя для каждой катушки в цепь включался ртутный метроном с ритмом один удар в одну секунду или $1\frac{1}{2}$ удара в секунду. Электроды серебряные биполярные погружные.

Раздражая *p. cut.*, обычно наблюдалось ритмическое или тетаническое сокращение *m. quadr.*, только в некоторых случаях сокращался и *m. sem.* (особенно это наблюдалось при сильном раздражении). При раздражении *p. tib.* обычно сокращался только *m. sem.*, редко также сокращался одновременно и *m. quadr.*

Момент раздражения того или другого нерва и прекращения его отмечался стрелой ($\uparrow$ •) на миограмме в следующем порядке: при раздражении *p. tib.* стрелка отмечается на линии миограммы *m. sem.*, направленной к линии, во время же прекращения раздражения отмечается стрелкой от линии миограммы. При раздражении *p. cut.* стрелка отмечалась на линии кривой *m. quadr.*

Экспериментальные данные и их обсуждение. При раздражении двух нервов, имеющих определенное отношение к регистрируемым антагонистическим мышцам, создается большая возможность проследить за тем, что происходит в центральном аппарате антагонистов, чем при раздражении одного, соответствующего, чувствительного нерва (как делали многие авторы до сих пор).

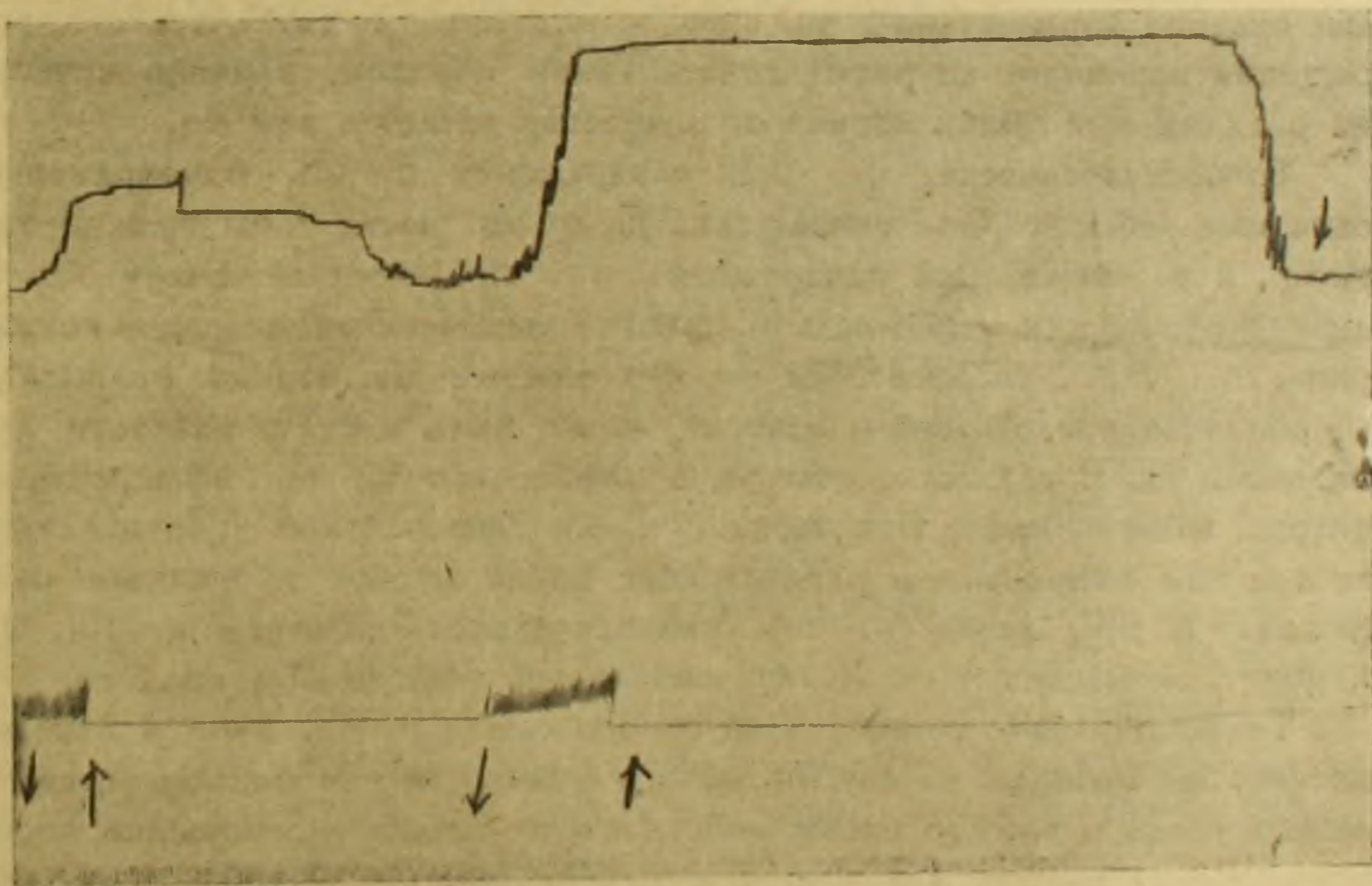
Кроме того, присоединение раздражения второго нерва на фоне уже некоторого действия первого делает более возможным следить за распространением влияния возбуждения второго нерва на центры тех же антагонистов и выявлять координирующую деятельность центральной иннервации.

Опыты на собаках показали в основном, что влияние того или другого нерва на антагонисты постоянно, с небольшими вариациями; так, например, умеренное раздражение *p. cut.* вызывает ритмическое сокращение (соответственно ритму раздражения) *m. quadr.*, в то время как регистрирующийся антагонист *m. sem.* находится в покое, что же

касается раздражения п. tib., оно вызывает то ритмическое сокращение м. sem., то тетаническое, а то и тоническое сокращение ее. Иногда мы наблюдаем одновременное сокращение и м. quadr. Однако, бывает и так, что в одном и том же опыте при разных пробных раздражениях сокращение м. quadr. может быть и вызвано и не вызвано, тогда как сокращение м. sem. при раздражении п. tib. обязательно.

В описанном условии раздражения одного или другого нерва никогда не удалось регистрировать одновременное торможение одного антагониста при сокращении другого; повидимому, по причине умеренной силы раздражения с небольшим ритмом во времени.

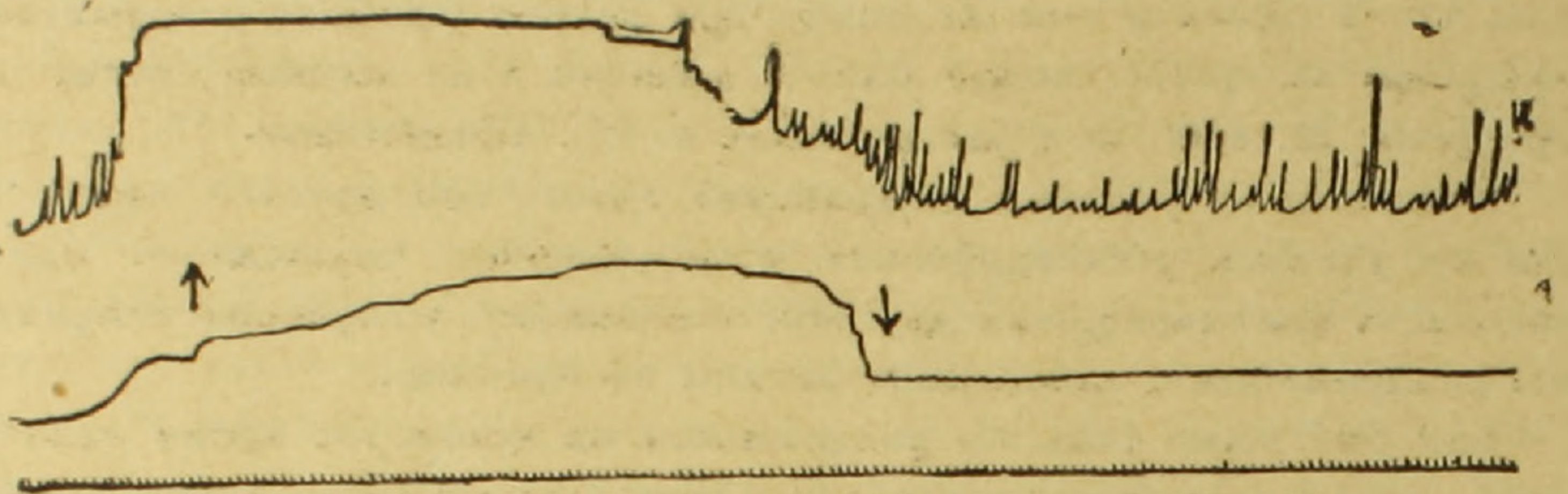
Как уже было сказано, раздражался на некоторое время один из нервов, после чего присоединялось к нему одновременно и раздражение другого нерва. В зависимости от последовательности раздражения этих нервов, эффект получался совершенно противоположным, а именно: когда вначале раздражался п. tib., затем к нему присоединялось раздражение п. cut., то эффект от раздражения первого нерва был заторможен (торможение сокращения м. sem.). Но при этих условиях сокращение м. quadr. имеет такой характер, как если бы раздражался только п. cut., только с той разницей, что теперь м. quadr. сокращается сильнее. После прекращения раздражения п. cut. при продолжающемся раздражении п. tib. сокращение м. sem. восстанавливалось (см. крив. № 1).



Кривая № 1. Сверху—м. sem., снизу—м. quadr.

В другом порядке комбинации раздражения нервов, когда раньше раздражался п. cut. и вызывалось сокращение м. quadr., затем присоединялось к нему и раздражение п. tib., то в этих условиях одновременно

с сокращением *m. sem.* усиливалось сокращение *m. quadr.* Часто от ритмического мышца переходила в состояние тетанического сокращения (см. крив. № 2).



Кривая № 2. Сверху—*m. quadr.*, снизу—*m. sem.*

Подобное явление наблюдалось у всех собак в течение всего опытного дня, продолжительностью иной раз по пяти часов.

Кроме вышеописанных основных видов рефлекторной деятельности антагонистов, наблюдаются и некоторые разновидности этого явления; например, от раздражения *n. tib.* часто возникает рефлекторное сокращение как *m. sem.*, так и *m. quadr.* Сокращение обеих мышц большей частью тетаническое. В таких условиях присоединение раздражения *n. cut.* к первоначальному раздражению *n. tib.* вызывает опять-таки сильное торможение в *m. sem.*, а *m. quadr.* с тетанического сокращения переходит на ритмическое. Таким образом, влияние сочетания раздражения обоих нервов по существу остается тем же.

То обстоятельство, что при раздражении *n. tib.* одновременно возникшее рефлекторное сокращение *m. quadr.* носит тетанический характер, в то время как раздражение *n. cut.* (который имеет более близкое отношение к центрам *m. quadr.*) вызывает ритмическое сокращение *m. quadr.*, указывает на то, что каждый из нервов оказывает своеобразное воздействие в центрах, может быть в силу разности лабильности их. В данном случае речь может идти не об эфферентных центрах, как указывает Введенский, а об афферентных центрах, так как при комбинированном раздражении обоих нервов в порядке раздражения *n. tib.*, затем *n. cut.* первоначальное действие *n. tib.* на *m. quadr.* снимается, хотя и первоначальный эффект был сильнее.

Таким образом, устанавливая отношение *n. n. tib.* и *cut.* к антагонистическим мышцам колена (*m. sem.* и *quadr.*), можно считать установленным также и то, что взаимодействие этих нервов в отношении координации деятельности антагонистов определено и постоянно (у собак), причем доминирующим влиянием обладает *n. cutaneus lateralis femoris* по отношению к *n. tibialis* и в результате мы имеем доминирующую деятельность *m. quadriceps* по отношению к *m. semitendinosus*.

Институт Физиологии
Академии Наук Арм. ССР
Ереван, 1945, январь.

Վերջույթի անաթոմիոս մկանցների ռեզեկտի գործունեությունը երկու աճե-
րենոսներվերի զուգակցվող գրգռումների պայմաններում

Այն բանից հետո, երբ Սեչենովը հայտարարեց արգելակման երևույթը
կենտրոնական ներվային համակարգության մեջ (1862), այդ երևույթը
դեպի ինքը գրավեց շատ ֆիզիոլոգների ուշադրությունը (Հոլց, Հայդենհայն,
Բուքնով, Շերրինգտոն, Վվեդենսկի, Ուխտոմսկի և ուրիշներ), որոնց աշխա-
տություններով որոշվեց արգելակման պրոցեսի տեղն ու նշանակությունը
կենտրոնական ներվավորման և շարժումների համագործակցության մեջ
(կենտրոնական ներվային համակարգության ինոբրատիվ և ռեցիպրոկ
ներվավորման մեջ)։

Պետք է նշել, որ Վվեդենսկին մեծ նշանակություն էր տալիս կենտրոնա-
կան ներվային համակարգության մեջ իմպուլսների կորբորացիային, որն
առաջանում է դրդումների զուգակցվող ազդեցությամբ։

Այդ բարդ պրոբլեմի հետազոտումը տարվել է տարբեր ճանապարհ-
ներով. այսպես, օրինակ, կենտրոնական ներվային համակարգության դեր-
դումը զուգակցվել է զգացող ներվի դրդման հետ (Ուխտոմսկի), գրգռե-
լեն զգացող ներվը և նրան զուգակցել մաշկային ռեցեպտորի դրդումը (Շի-
շովա, Պրիյա, Շիրոկիյ և ուրիշները) և այլն, նպատակ ունենալով առա-
ջացնել առաջնային դրդումից գոյացած շարժողական ակտի արգելակումը։

Ներկա հաղորդման մեջ մեր խնդիրն է պարզել արգելակման բնույթը
ազդրի անտագոնիստների ռեֆլեկտոր համագործակցության մեջ, նույն
վերջույթի երկու ափերենտ ներվերի զուգակցված դրդումների պայմաննե-
րում։ Դրանով իսկ դրվում է երկու ափերենտ իմպուլսների փոխազդեցու-
թյան (կորբորացիայի բնույթը) հարցը կենտրոնում։

Այդ նպատակի համար շան մոտ *n. tibialis*-ի և *n. cutaneus lateralis*
femoris-ի (*n. cut.*) զուգակցվող գրգռման պայմաններում գրի են առնվում
m. semitendinosus-ի և *m. quadriceps*-ի կծկումները։

Փորձերը ցույց են տալիս, որ *n. tibialis*-ի և *n. cut.*-ի ազդեցությու-
նը հիշված անտագոնիստների վրա մշտական է, այսինքն՝ *n. tib.*-ի գրգռման
դեպքում կծկվում է այս երկու անտագոնիստներից գլխավորապես *m. sem.*
և *n. cut.*-ի գրգռման պայմանում՝ *m. quadr.*։

Երբ *n. tib.* գրգռմանը (որի ընթացքում կծկվում է *m. sem.*-ը) 15—40
վայրկյանից հետո զուգակցում ենք *n. cut.*-ի դրդումը, ապա արգելակվում
են *m. sem.*-ի կծկումները, երբ *m. quadr.* սկսում և շարունակում է կըծ-
կվել այնքան ժամանակ, որքան ժամանակ գրգռվում է *n. cut.*-ը և *n. cut.*-ի
գրգռները գաղարեցնելուց համարյա անմիջապես հետո վերականգնվում են
m. sem.-ի կծկումները (տես միոգր. № 1)։

Երբ սկզբում գրգռում ենք *n. cut.* (որի ընթացքում ռիթմիկ կերպով
կծկվում է *m. quadr.*), ապա զուգակցում նրան *n. tib.*-ի դրդումները, այս
պայմաններում *m. quadr.*-ի կծկումները ոչ միայն չեն արգելակվում, այլև
զգալիորեն ուժեղանում են և մեծ մասամբ ձեռք բերում տետանիկ բնույթ,
միաժամանակ և սկսվում են *m. sem.*-ի կծկումները (տես միոգր. № 2)։

Այսպիսով՝ արձանագրելով n. tibialis-ի և n. cut.-ի վերաբերմունքը m. sem.-ի և m. quadr.-ի նկատմամբ, միաժամանակ կարելի է պարզված համարել այս ներվերի փոխադրեցութունը տվյալ անտագոնիստների գործունեության կոորդինացման վերաբերյալ, և որ նա այս պայմաններում մըշտական է շան մոտ: Միևնույն ժամանակ կարելի է որոշված համարել նաև այն, որ տվյալ պայմաններում գերակշռող ազդեցություն ունի n. cut. lat. fem.-ը n. tib.-ի հանդեպ: