

ФИЗИОЛОГИЯ ЖИВОТНЫХ

Академик И. БЕРИТОВ и А. БАКУРАДЗЕ

О ТОРМОЖЕНИИ В СПИННОМ МОЗГУ

В 1923 г. впервые было показано одним из нас, что торможение, которое наступает в спинном мозгу кошки в ответ на раздражение задних корешков, носит общий характер. Оно распространяется не только на мышцы антагонисты, но и на другие мышцы, не участвующие в данной двигательной реакции (1). Тогда же было заключено, что реципрокная иннервация Шеррингтона является частью общего торможения в отношении антагониста сокращенной мышцы. Затем было показано, что общее торможение с участием всех мышц получается у лягушки при раздражениях кожи, которые не дают двигательных реакций или дают в очень локальной и слабой форме (2, 3, 4). Было установлено такое же общее торможение при раздражениях чувствительных нервов на лумбальных кошках (5), на спинальных лягушках и жабах (6).

Как в опытах на лягушке, так и на кошке торможению подвергаются не только мышцы, которые не сокращаются, но и сокращенные мышцы. Значит, последние испытывают торможение наравне с возбуждением. Так называемое заторможенное сокращение, наблюдаемое Сеченовым (7) и другими авторами, является следствием такой двойственной иннервации.

На основании детального изучения явлений общего торможения было сделано заключение, что это торможение является функцией нейропиля, т. е. того густого сплетения дендритов и нервных окончаний, которые заполняют свободные пространства между нервными путями и нервными центрами и проникают во все эти нервные пути и центры.

Каждый чувствительный нейрон связан своими телодендриями с клетками определенных двигательных и промежуточных нейронов синаптически. Но он же связан с дендритным сплетением нейропиля как непосредственно своими коллатеральями, так и через коллатерали промежуточных и двигательных нейронов. Эта связь с нейропилем также, повидимому, осуществляется синаптическим путем. Когда раздражается данный чувствительный нейрон, в активное состояние приходят как промежуточные и двигательные клетки, так и нейропиль. От возбуждения двигательных клеток происходит сокращение мускулатуры, а благодаря активному состоянию нейропиля наступает торможение. Далее, нами было предположено, что активное состояние нейропиля производит торможение посредством отвечающего ему колебания электрического потенциала. Биоэлектрическим током нейропиля были признаны медленные токи, наблюдаемые многими авторами при регистрации биоэлектрических токов мозга [Ch. Umrath и K. Umrath (8), Hughes и Gasser (9) и др.].

Биоэлектрические токи нейропиля, распространяясь в мозгу, должны действовать на нервные клетки и, вероятно, на нервные волокна, при проникновении внутрь их, подобно аноду постоянного тока, анэлектротонически, т. е. в смысле понижения возбудимости. Разумеется, чем сильнее активное состояние нейропиля и чем больший участок нейропиля оно охватывает, тем интенсивнее должен быть соответствующий биоэлектрический ток, тем интенсивнее должно быть его анэлектротоническое действие и тем дальше оно должно распространиться. Вот это анэлектротоническое понижение возбудимости в клетках двигательных и промежуточных нейронов и представляет по нашему мнению известное нам явление спинномозгового торможения [подробнее см. статью Беритова (10)].

Мы вновь подробно изучили спинномозговое торможение на лумбальных кошках, вызывая рефлекторные реакции раздражением задних корешков. Препараты готовились частью под эфирным наркозом, частью под хлоралозным. После трахеотомии и перевязки сонных артерий перерезывали спинной мозг на уровне последних грудных позвонков и затем обнажали спинной мозг, начиная от III поясничного сегмента до конца. Для раздражения часть задних корешков от V до X пары перерезывалась. Раздражение корешков производилось биполярными электродами, которые прикреплялись по бокам вскрытого позвоночника к мышцам.

Рефлекторные реакции записывались на мышцах антагонистах колена той и другой конечности: оба *quadriceps* и *semitendinosus*. Эти мышцы отпрепарировались по способу Шеррингтона еще до обнажения мозга. Препараты согревались электрическими лампами. Опыты начинались через 2 часа после операции и продолжались до 10 часов.

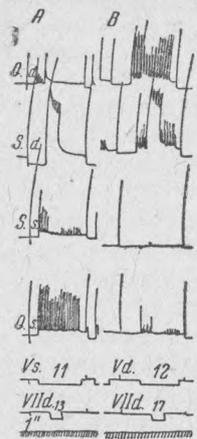
Результаты опытов

По нашим предыдущим исследованиям известно, что раздражение IV—V заднего корешка производит по преимуществу разгибательный рефлекс как на соответствующей стороне, так и на противоположной. Раздражение же VII и VIII—по преимуществу сгибательный рефлекс на обеих сторонах. Только в обоих случаях для получения перекрестного рефлекса нужно приложить более сильное раздражение, чем для непрерывного. VI задний корешок, как находящийся между сгибательной и разгибательной областью мозга, производит как один, так и другой рефлекс. IX и X задние корешки производят двигательные эффекты по преимуществу сгибательного характера. Но в определенных случаях наступает при их раздражении разгибательный рефлекс.

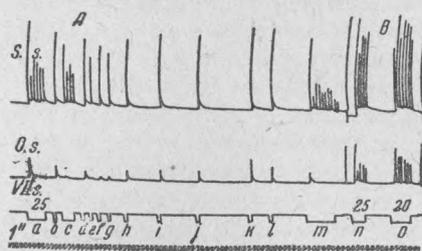
Чистые координированные иннервации наблюдаются в редких случаях как при тетаническом раздражении задних корешков, так и при их раздражении отдельными индукционными ударами. Чаще всего сокращения наступают на обоих антагонистах соответствующей стороны. Только при раздражении разгибательных корешков сгибатель начинает сокращаться на соответствующей стороне при более сильном раздражении, чем разгибатель, а при раздражении сгибательных корешков, наоборот,—сокращение разгибателя соответствующей стороны наступает при более сильном раздражении, чем сгибателей.

При тех же раздражениях задних корешков наряду с двигательной реакцией обнаруживается торможение на всех регистрируемых мышцах. Это общее торможение на одних мышцах, которые не сокращаются в данном рефлексе, проявляется в чистой форме. А на мышцах сокращающихся торможение сопровождается возбуждением (фиг. 1).

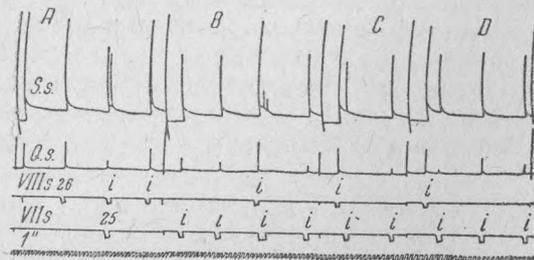
В определенных случаях на слабо возбудимых препаратах под влиянием остаточного наркоза или в результате плохого кровоснабжения мозга



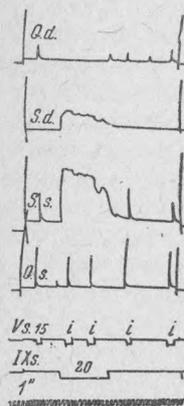
1



2



3



4

Фиг. 1.—15 III 1939 г. Лумбальная кошка. Хлоралозный наркоз. Сверху вниз записываются кривые: quadriceps dex., semitendinosus dex., quadr. sin. и semit. sin. Комбинируется тетаническое раздражение сгибательного VII заднего корешка правой стороны с одиночными раздражениями разгибательного V заднего корешка правой (оп. A) и левой (оп. B). В отдельности VII корешок дает сильное тетаническое сокращение сгибателя, начальное вздрагивание разгибателя. V задний корешок вызывает сильные рефлекторные вздрагивания на разгибателе соответствующей стороны и слабые вздрагивания на сгибателе соответствующей стороны и разгибателе противоположной стороны. При комбинациях эти рефлекторные вздрагивания ослабевают на всех трех мышцах. На всех фигурах цифры на сигнальных линиях указывают расстояние индукционных катушек в сантиметрах; индуктории без сердечника. Внизу время в секундах.

Фиг. 2.—Тот же препарат. Верхняя кривая от semit. sin., нижняя—от quadr. sin. Раздражение VII заднего корешка левой стороны через разные промежутки времени: a, c, m, n, o—через секунду, b, d, e, f, g—через 3—4 сек., h—через 6 сек., i, j—через 10 сек., K—через 16 сек. Эффекты оказываются ослабленными еще при интервале в 10 сек. Прочие объяснения см. в тексте.

Фиг. 3.—Тот же препарат. Те же мышцы. Раздражаются VII и VIII задние корешки левой стороны отдельными индукционными ударами. Оба корешка дают сокращение на обеих мышцах, сильнее на сгибателе. В оп. A раздражение VII корешка предшествует на 1 сек. и сильно угнетает последующий рефлекс на раздражения VIII заднего корешка. В оп. B раздражение VIII корешка предшествует на 2 сек., в оп. C—на 3,5 сек., а в оп. D—на 5 сек. и каждый раз происходит ослабление последующего эффекта от VIII заднего корешка.

Фиг. 4.—3 IV 1939 г. Лумбальная кошка. Эфирный наркоз. Те же мышцы. Раздражается IX задний корешок левой стороны тетанически, а у заднего корешка той же стороны—отдельными индукционными ударами в отдельности и во время тетанического раздражения. Прочие объяснения см. в тексте.

общее торможение проявляется уже при подпороговых раздражениях, которые не дают двигательных реакций. Причем оно ясно наблюдается не только при тетаническом раздражении, но и при раздражении отдельными индукционными ударами (фиг. 2). Очевидно, при остаточном наркозе или недостаточном кровоснабжении мозга промежуточные и двигательные клетки не могут восстановить свою возбудимость в полной мере, и поэтому возбуждение распространяется через них с большим затруднением. Нейропиль же, как состоящий из тончайших дендритных и нервных разветвлений, лучше обслуживается кровью, а поэтому меньше страдает от расстройства кровоснабжения и раньше освобождается от наркотического вещества. При одиночных ударах торможение проявляется, если эти удары следуют с достаточно малым интервалом. Первый эффект всегда много сильнее последующих и, конечно, уменьшение последующих эффектов тем значительнее, чем интенсивнее и длительнее наступающее при этом торможение. На одном препарате оно длилось при слабом раздражении около 5 сек., а при сильном около 10 сек. Но, конечно, с усилением одиночных раздражений усиливаются и двигательные эффекты мышц, а потому тормозящее влияние проявляется на них тем слабее, чем сильнее раздражение (фиг. 2).

Можно было думать, что мы здесь имеем ослабление последующих эффектов от утомления. Но против этого говорит тот факт, что с усилением раздражения двигательные эффекты нарастают, а затем и тот факт, что после одиночного раздражения одного корешка и другой корешок вызывает ослабленный эффект (фиг. 3).

И при одиночных раздражениях торможение проявляется как на обеих мышцах соответствующей стороны, так и противоположной. Только оно там значительно слабее. Торможение на другой стороне обнаруживается путем комбинации с последующим раздражением заднего корешка противоположной стороны.

При раздражениях отдельными индукционными ударами торможение проявляется на мышцах соответствующей стороны не только после вызываемых ими одиночных вздрагиваний, но и во время этих вздрагиваний. Торможение наступает с самого начала. Только вызываемый раздражением эффект первоначально носит двойственный характер: возбуждение определенного нервного пути сопровождается общим торможением; когда же здесь возбуждение проходит, остается одно общее торможение. Хорошая иллюстрация дана на фиг. 4, где рефлекторное сокращение сгибателей тормозится от раздражения V заднего корешка одиночными индукционными ударами. В отдельности это раздражение производит довольно сильное вздрагивание на сгибателе соответствующей стороны. И несмотря на это, при комбинации тетаническое сокращение сгибателя расслабевает в тот самый момент, когда должно было быть вздрагивание. Одновременно тормозится тетаническое сокращение сгибателя противоположной стороны.

Торможение обоих сгибателей наступает в тот самый момент, когда на разгибателе раздражаемой стороны появляется одиночное вздрагивание. Это свидетельствует, что на сгибателе раздражаемой стороны одиночное вздрагивание происходило одновременно с торможением.

Таким же путем можно доказать, что и тетаническое сокращение, вызванное раздражением задних корешков, сопровождается торможением. Но это, собственно говоря, вытекает само собой и из вышеприведенных опытов. Если после каждого одиночного рефлекторного вздрагивания налицо торможение, продолжающееся до нескольких секунд, то всякий длительный двигательный эффект должен сопровождаться торможением.

Итак, дано новое фактическое подтверждение, что общее торможение имеет место при каждом деятельном раздражении, что каждый раз пери-

ферическое раздражение, с одной стороны, возбуждает определенную группу мышц, производящих движение конечностей, а с другой, вызывает общее торможение, распространяющееся на всю мускулатуру конечностей.

Физиологическая лаборатория
Государственного университета им. Сталина
Тбилиси

Поступило
20 V 1939

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ I. Beritoff, Pfl. Arch., 198, 604 (1923). ² И. Беритов, Жур. эксп. биол. и мед., № 22, стр. 116 и 119 (1928). ³ И. Беритов и М. Гогва, Тр. Физиол. ин-та при Тбилисск. ун-те, 3, 265 (1937). ⁴ В. Данилевский, Pfl. Arch., 24, 489 (1881). ⁵ И. Беритов, А. Бакурадзе и С. Нарикашвили, Тр. Физиол. ин-та при Тбилисск. ун-те, 3, 147 (1937). ⁶ Д. Гедевани, Тр. Физиол. ин-та при Тбилисск. ун-те, 3, 479 (1937). ⁷ И. Сеченов, Об электрических и химических раздражителях чувствительности нервов лягушки, Петербург (1868). ⁸ Ch. Umgrath u. K. Umgrath, Pfl. Arch., 234, 582 (1934). ⁹ T. Hughes a. H. S. Gasser, Amer. Journ. Physiol., 108, 245, 307 (1934). ¹⁰ И. Беритов, Тр. Физиол. ин-та при Тбилисск. ун-те, 3, 21 (1937); Физиол. журн. СССР, 24, 63 (1938).