

ФИЗИОЛОГИЯ ЖИВОТНЫХ

Академик И. БЕРИТОВ и А. БАКУРАДЗЕ

**О ЗАВИСИМОСТИ СПИННОМОЗГОВОГО ТОРМОЖЕНИЯ ОТ СИЛЫ,
ЧАСТОТЫ И ДЛИТЕЛЬНОСТИ РАЗДРАЖЕНИЯ**

На лумбальных препаратах кошки подробно было исследовано, как влияет сила, частота и длительность раздражения задних корешков на интенсивность центрального торможения и какое при этом устанавливается взаимоотношение между ними и центральным возбуждением. Работа производилась таким же образом, как в предыдущей статье. Задние корешки раздражались индукционным током и регистрировались рефлексорные реакции на *mm. quadriceps* и *semitendinosus* обеих ног.

Принято думать на основании работ Шеррингтона и его школы, что возбуждающая иннервация одних мышц реципрокно связана с торможением антагонистов, что поэтому с усилением или учащением раздражения чувствительных нервов одинаково должна усилиться как возбуждающая, так и тормозящая иннервация мышц, или с утомлением центральной деятельности под влиянием длительного раздражения одинаково должны ослабевать как возбуждающая, так и тормозящая иннервация.

Мы уже раньше показали, что, по существу говоря, торможение не может быть реципрокно связано с возбуждением, ибо торможение всегда является общим, наступает помимо возбуждения уже при пороговых раздражениях и затем наступает тем сильнее, чем сильнее раздражение; возбуждение же происходит по определенным нервным путям и направление его зависит от того, что именно раздражается, какое рецептивное поле, какие чувствительные волокна (1, 2, 3).

В настоящей статье мы хотим представить новые фактические данные, хорошо выясняющие с новой точки зрения взаимоотношение возбуждения и торможения в спинном мозгу.

А. Влияние силы раздражения лучше всего можно проследить путем прикладывания тетанического раздражения разной силы к одному из сгибательных или разгибательных задних корешков. Для выявления торможения это раздражение производится на фоне рефлексорных вздрагиваний антагонистической пары мышц, вызываемых раздражением того или другого заднего корешка отдельными индукционными ударами. Первоначально с усилением тетанического раздражения происходит усиление как возбуждения одной мышцы, так и торможения другой. На тормозящейся мышце быстро протекающие вздрагивания ослабевают тем сильнее, чем сильнее сокращение другой мышцы (фиг. 1, оп. А, В). При дальнейшем усилении тетанического раздражения торможение продолжает усиливаться, но на возбуждаемой мышце сокращение не усиливается, а наоборот,

рот,—ослабевают. Это хорошо видно на фиг. 1, оп. *C, D, E*. Таким образом при сильных раздражениях реципрокная связь нарушается: усиленное торможение антагониста происходит при ослабленном сокращении агониста. Этот факт вполне гармонирует с той точкой зрения, что общее торможение простирается и на те мышцы, которые сокращаются. Первоначально, пока торможение сравнительно слабое, оно не проявляется на сокращающихся мышцах, тем более, что с усилением раздражения увеличивается и возбуждающая их иннервация. Но когда центральное торможение усиливается значительно, оно начинает влиять и на возбуждаемые мышцы, ослабляя их сокращение, несмотря на, быть может, продолжающееся усиление центрального возбуждения.

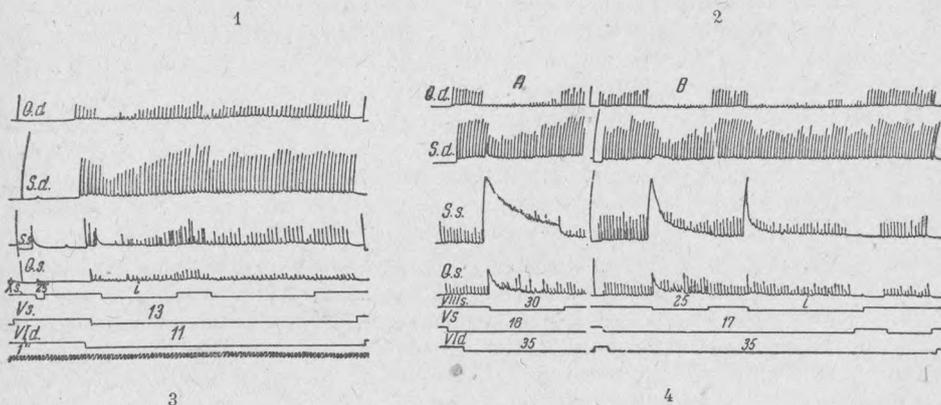
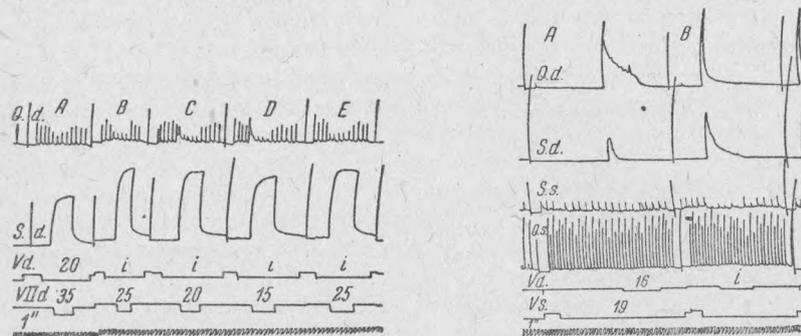
Что ослабление тетанического сокращения в связи с усилением раздражения зависит от торможения, это можно легко выявить, если производить такое сокращение во время рефлекторных вздрагиваний значительной высоты. Эти вздрагивания будут ослабевать во время заторможенного тетанического сокращения. Это хорошо видно на фиг. 4 в оп. *B*, где сильное раздражение VIII заднего корешка, сгибательного, производит заторможенное сокращение сгибателя, и в это время отдельные вздрагивания от раздражения VI заднего корешка в значительной мере ослабевают.

B. Подобно усилению тетанического раздражения действует учащение раздражения. Первоначально в пределах некоторой малой частоты учащение производит усиление как тетанического сокращения одной мышцы, так и торможения ее антагониста. Когда же частота сильно повышается—от 50 до 100 в 1 сек., торможение антагониста продолжает усиливаться, сокращение агониста же, наоборот, уменьшается. Правда, начальная высота сокращения может быть выше при высоких частотах раздражения, чем при редких, но это сокращение много быстрее расслабевает при высоких, чем при редких раздражениях (фиг. 2). Что это быстрое расслабление не зависит от возникновения пессимального состояния в самых чувствительных нервных волокнах под влиянием рефракторной фазы, ясно видно из того, что в это время тормозятся рефлекторные вздрагивания, производимые раздражением какого-либо другого заднего корешка. Что оно не зависит также от возникновения пессимального состояния в промежуточных нейронах мозга, видно из того, что одновременно с расслаблением сокращенной мышцы происходит усиленное торможение мышц другой стороны, где возбуждение и торможение вызываются, главным образом, через промежуточные нейроны. Значит, ослабление рефлекторного сокращения в связи с учащением раздражения, безусловно, обуславливается общим торможением, которое возникает в мозгу от каждого заднекорешкового импульса, и становится тем сильнее, чем чаще раздражение, чем меньше интервал раздражения (см. предыдущую статью).

Следует отметить, что как в связи с усилением, так и с учащением раздражения ослабление сокращения под влиянием общего торможения наблюдается, главным образом, на тех мышцах, которые получают двигательную иннервацию из сегмента, куда входит раздраженный корешок. В этом сегменте общее торможение наступает сильнее всего, а потому оно в состоянии затормозить возбуждаемые нервные пути. Так, например, на фиг. 2 с учащением раздражения V заднего корешка ослабевает сокращение разгибателя, который получает двигательную иннервацию, главным образом, из V сегмента, а сокращение сгибателя, иннервируемого из дальнейших VII и VIII сегментов, усиливается.

C. Когда тетаническое раздражение длится долго, десятки секунд, двигательный эффект на сокращающихся мышцах постепенно ослабевает. Одновременно ослабевает торможение. Но фактически между ними нет параллелизма. Обычно торможение длится много дольше, чем возбужде-

ние. Разница между длительностью возбуждения и торможения, вызываемых раздражением данного заднего корешка, выступает рельефнее в отношении мышц, получающих двигательную иннервацию из отдаленных сегментов. Так, при раздражении X заднего корешка на мышцах колена обычно наступают очень кратковременные и слабые сокращения, иногда измеряемые 2—3 секундами. В то же время торможение длится десятки



Фиг. 1.—27 III 1939 г. Верхняя кривая от *m. quadriceps dex.*, нижняя от *m. semitendinosus dex.* Раздражается V задний корешок правой стороны (разгибательный корешок) отдельными индукционными ударами (верхний сигнал) и VII (сгибательный корешок) той же стороны тетанически (нижний сигнал). Цифры на сигнальных линиях означают силу раздражения в сантиметрах индукционной катушки. Здесь, как и в последующих опытах, индуктории без сердечника. Внизу время в секундах. Прочие объяснения см. в тексте.

Фиг. 2.—3 I 1939 г. Лумбальная кошка. Регистрируются сверху вниз: *quadriceps dex.*, *semitend. dex.*, *semitend. sin.*, *quadr. sin.* Раздражается V задний корешок левой стороны отдельными индукционными ударами: сильные вздрагивания от размыкательного удара, слабые от замыкательного (нижний сигнал). Тетаническое раздражение прикладывается к V заднему корешку правой стороны (верхний сигнал). В оп. A частота тетанического раздражения около 20 в сек., а в оп. B 70—80 в 1 сек. Прочие объяснения см. в тексте.

Фиг. 3.—15 IV 1939 г. Лумбальная кошка. Те же мышцы. Раздражается X задний корешок левой стороны тетанически (верхний сигнал), а V задний корешок левой стороны и VI задний корешок правой стороны отдельными индукционными ударами. Тетаническое раздражение производит небольшое вздрагивание на трех мышцах в самом начале. Прочие объяснения см. в тексте.

Фиг. 4.—Та же кошка, что на фиг. 3. Те же мышцы. Раздражается тетанически VIII задний корешок левой стороны, а отдельными индукционными ударами V корешок левой стороны и VI корешок правой стороны. В оп. A берется более слабое тетаническое раздражение, а в оп. B—более сильное. Соответственно во втором опыте рефлекторное тетаническое сокращение левого сгибателя ослабевает, а торможение на мышцах правой стороны усиливается. Размыкательные индукционные удары производились через $1\frac{1}{2}$ сек. Прочие объяснения см. в тексте.

секунд на обеих сторонах, как это дано, например, на фиг. 3. Когда же раздражается VIII—VII задний корешок и изучается реакция на сгибатели соответствующей стороны, который получает двигательные волокна из VIII—VII сегментов, то рефлексорное сокращение сгибателя длится дольше, постепенно ослабевая в течение десятков секунд. В этих случаях торможение на других мышцах сначала ослабевает параллельно с ослаблением возбуждения, но оно удерживается еще в течение десятков секунд после прекращения рефлексорного сокращения сгибателя (фиг. 4).

Расслабление сокращения данной мышцы при длительном раздражении заднего корешка нельзя считать исключительно проявлением утомления. Оно обуславливается также общим торможением. Это видно, между прочим, из того, что при этом тормозятся рефлексорные вздрагивания, вызываемые на этой мышце из отдаленных сегментов раздражением других задних корешков (см. фиг. 3 и 4). Очевидно, в связи с утомлением нервного пути, передающего возбуждение к двигательным нейронам, общее торможение влияет на него более интенсивно.

Когда длительное раздражение прерывается на несколько секунд, утомление частично проходит. Повторное раздражение вновь дает более сильное возбуждение одних мышц и более сильное торможение других. Теперь с течением раздражения ослабление того и другого эффекта происходит еще быстрее. Но и в этом случае торможение сохраняется много дольше времени, чем возбуждение (см. фиг. 3 и 4).

Торможение, наблюдаемое при длительном раздражении, не ослабевает совершенно равномерно. Оно сильно колеблется в своей интенсивности, и вследствие этого рефлексорные вздрагивания, вызываемые раздражением других корешков, ослабевают то сильнее, то слабее. На мышцах, возбуждаемых тетаническим раздражением, торможение колеблется особенно сильно. Здесь даже рефлексорное вздрагивание временами становится сильнее, чем было до тетанического раздражения. Это объясняется суммацией возбуждений, вызываемых тетаническим раздражением и отдельными индукционными ударами. При этом, как видно на фиг. 3 и 4, колебание торможения не происходит параллельно на всех мышцах. На каждой мышце интенсивность торможения колеблется по-своему. Это, повидимому, объясняется тем, что условия торможения двигательных нервных путей, передающих возбуждение от заднекорешковых волокон к двигательным, все время меняются по-своему в каждом данном сегменте.

Итак, сокращение и торможение мышц антагонистов изменяются в своей интенсивности в зависимости от силы, частоты и продолжительности тетанического раздражения заднекорешковых волокон не одинаково. Усиление и учащение тетанического раздражения приводят к усилению торможения, но сокращение в пределах некоторой малой силы и частоты раздражения усиливается с усилением или учащением раздражения, а выше этих пределов, наоборот, сокращение ослабевает. При длительном раздражении сокращение ослабевает и прекращается много раньше торможения. Во всех случаях ослабление сокращения в связи с учащением, усилением или удлинением раздражения обуславливается в первую очередь распространением торможения на сокращающиеся мышцы.

Физиологическая лаборатория
Государственного университета им. Сталина
Тбилиси

Поступило
20 V 1939

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ И. Беритов, Тр. Физиол. ин-та при Тбилисск. ун-те, 3, 21 (1937); Физиол. журн. СССР, 24, 63 (1937). ² Беритов, Бакурадзе и Нарикашвили, Тр. Физиол. ин-та при Тбилисск. ун-те, 3, 147 (1937).