

~~3000~~ 612.8  
~~10.16~~ 1016

0281-1220  
00-1016-00

1-НОН 2002

1-НОН 5015

# ТОКИ ДѢЙСТВІЯ НЕРВОВЪ.

Диссертация на степень доктора медицины

**А. Юдина,**

Ассистента при кафедрѣ физиологии Императорскаго  
Московскаго Университета.

256



У. С. Р. Р. - Н. К. С

Харківський Медический Інститут  
КАТЕДРА ФІЗІОЛОГІЇ

Переучет  
1966 г.

~~256~~ 197

4

1950

№ 6-181-09

7 - NOV 1950

7 - NOV 1950

ТОКН ДЪЙСТВИЯ НЕРВОВЪ

Disserthine na teme doktor mechnika

A. ЮДНОВ

НА КОВЪ

## ВВЕДЕНИЕ.

Предлагаемая работа заключаетъ въ себѣ попытку рѣшенія нѣкоторыхъ вопросовъ относительно электрическихъ свойствъ мякотныхъ нервовъ при ихъ дѣятельности.

Шестидесять слишкомъ лѣтъ протекло уже со времени первоначальныхъ изслѣдованій, сдѣланныхъ по этому вопросу Дю-Буа Реймондомъ. Много выдающихся физиологовъ потрудилося въ указанной области электрофизиологій, много получено цѣнныхъ результатовъ при этихъ изслѣдованіяхъ, но еще больше вопросовъ подлежитъ дальнѣйшему разрѣшенію. При просмотрѣ новѣйшей литературы по данному вопросу мы сплошь и рядомъ наталкиваемся на обычное для многихъ отраслей науки явленіе, а именно, мы встречаемся съ подавляющимъ количествомъ фактовъ, обнаруженныхъ изслѣдователями относительно электрическихъ свойствъ нервовъ, фактовъ, касающихся различнѣйшихъ условий дѣятельности нерва и свидѣтельствующихъ о необычайной изобрѣтательности экспериментаторовъ, и тѣмъ не менѣе до сихъ поръ мы не можемъ съ увѣренностью судить о нѣкоторыхъ изъ самыхъ основныхъ явленій тока дѣйствія нервовъ. Для примѣра можно сослаться на проф. Н. Е. Введенскаго, который, разбирая вопросъ объ открытомъ имъ парабіозѣ говоритъ, что до сихъ поръ непонятно явленіе, что однопольное отрицательное колебаніе можетъ превосходить величину покоящагося тока нерва <sup>1)</sup>. Какъ на другой примѣръ можно указать на работы Weiss'a <sup>2)</sup>, въ которыхъ онъ пытается доказать, что температура не вліяетъ на скорость проведенія нервовъ.

Единственной причиной такого рода сомнѣній по моему является отсутствіе надлежащихъ методовъ, а главное, инструментовъ для из-

<sup>1)</sup> Введенскій. Возбужденіе, торможеніе и наркозъ. Спб. 1901; стр. 70.

<sup>2)</sup> Compt. rend. d. la Soc. d. biol. 1900 p. 51; 1902 p. 1886; 1903 p. 31.

слѣдованія подобныхъ вопросовъ. Въ послѣдніе годы физиологами было удѣлено особенное вниманіе изслѣдованіямъ при помощи капиллярнаго электрометра, открывшаго широкое поле дѣятельности для рѣшенія вопросовъ въ области электрофизиологіи, и дѣйствительно, многіе авторы подарили насъ цѣнными фактами въ указанной области. Естественно, что и мое вниманіе было привлечено этимъ инструментомъ, но несмотря на всѣ старанія мнѣ не удалось при его помощи получить достаточно удовлетворительныхъ результатовъ. Построенный мною инструментъ былъ хорошъ для изслѣдованія электрическихъ свойствъ мышцъ, но не позволялъ съ увѣренностью судить о таковыхъ же явленіяхъ въ нервахъ. Къ счастью въ 1901, а затѣмъ 1903 годахъ <sup>1)</sup> появляется описаніе замѣчательнаго гальванометра Эйнтгофена, въ которомъ заключены почти всѣ необходимыя условія для успѣшныхъ изслѣдованій въ названной области. И вотъ, пользуясь находящимся подъ рукой матеріаломъ, я принялся за постройку этого инструмента. Послѣ многихъ разочарованій удалось наконецъ довести эту задачу до конца и въ настоящее время въ моихъ рукахъ находится инструментъ, доставившій мнѣ много истиннаго наслажденія при работѣ съ нимъ.

Приводимые ниже результаты опытовъ представляютъ только начало задуманныхъ мною изслѣдованій, и несмотря на это, въ нихъ уже заключаются небезынтересные факты изъ области электрическихъ свойствъ нервовъ.

Большинство физиологовъ въ настоящее время согласны въ томъ, что отрицательное колебаніе нервнаго тока есть выраженіе дѣятельности нерва. Въ самомъ дѣлѣ, трудно представить себѣ, чтобы передача раздраженія по нерву распространялась безъ какихъ-либо физическихъ и химическихъ процессовъ въ нервѣ. Слѣдствіемъ этихъ процессовъ являются электрическія явленія. Такъ какъ изслѣдованіе соответствующихъ химическихъ измѣненій до сихъ поръ представляетъ чрезвычайныя трудности, то понятно, что изслѣдованіе электрическихъ свойствъ привлекаетъ къ себѣ большинство физиологовъ, работающихъ въ данной области. Кромѣ того можно думать, что именно изученіе электрическихъ свойствъ дастъ

<sup>1)</sup> Einthoven.—Arch. néerland. d. sienc. phys. et nat. (3) 6 p. 625. 1901.  
Einthoven.—Annal. d. Phys. (5) 12 p. 1059. 1903.

вслѣдствіи возможность приблизиться и къ опредѣленію характера химическихъ процессовъ, совершающихся въ нервѣ. Исходя изъ такой точки зрѣнія я и ограничился пока чисто формальнымъ изслѣдованіемъ отрицательнаго колебанія нервнаго тока, не входя въ разсмотрѣніе тѣхъ или иныхъ теорій его.

Что касается литературнаго матеріала, то въ виду его чрезвычайной обширности я ограничился приведеніемъ только главнѣйшихъ данныхъ, необходимыхъ для того, чтобы поставить въ связь съ предшествующими данными найденные мною результаты, тѣмъ болѣе, что всѣ относящіяся сюда работы, имѣющія то или иное значеніе, приведены 1) въ руководствѣ Германа: *Handbuch der Physiologie* II B. 1 Th. Leipzig 1879; 2) въ сочиненіи Бидермана: *Elektrophysiologie*, Jena 1875 и 3) новѣйшія работы въ статьѣ того же Бидермана въ *Ergebnisse der Physiologie* 2-ter Jahrgang II Abth. p. 206; 1903. Что касается вопроса о безмякотныхъ нервахъ, то литература по этому вопросу собрана въ монографіи Garten'a: *Beiträge zur Physiologie der Marklosen Nerven*. Jena 1903.

Настоящая работа предпринята по совѣту глубокоуважаемаго учителя Л. Э. Мороховца, которому я долженъ высказать свою глубокую благодарность за предоставленныя въ мое распоряженіе средства для производства опытовъ, за литературныя указанія, а въ особенности за нравственную поддержку въ теченіе всей работы. Выражаю искреннюю благодарность Медицинскому Факультету Московскаго Университета, давшему средства для напечатанія этой работы. Большое спасибо завѣдующему университетской мастерской Н. В. Разживину за внимательное исполненіе нѣкоторыхъ частей къ описанному ниже гальванометру.

### Историческій обзоръ изслѣдованій въ области токовъ дѣйствія нервовъ.

Лѣтомъ 1843 г. Дю-Буа Реймондъ <sup>1)</sup> произвелъ рядъ слѣдующихъ опытовъ. Получивъ въ гальванометрѣ при помощи неполяризующихся электродовъ токъ отъ вырѣзаннаго сѣдалищнаго нерва лягушки, при чемъ на одномъ электродѣ находился поперечный разрѣзъ нерва, а на другомъ продольная его поверхность, онъ сталъ раздражать нервъ переменнымъ токомъ при помощи платиновыхъ электродовъ. При этомъ обнаружилось, что величина покоющагося тока нерва уменьшается. Если раздраженіе прекращалось, то величина нервнаго тока снова восстанавливалась почти до первоначальной величины. Опытъ можно было повторять много разъ на одномъ и томъ же нервѣ до тѣхъ поръ, пока оставался замѣтнымъ собственный токъ нерва. Отводился ли къ гальванометру центральный конецъ нерва или периферическій, результатъ получался одинъ и тотъ же. Описанное уменьшеніе нервнаго тока при раздраженіи Дю-Буа Реймондъ назвалъ *отрицательнымъ колебаніемъ*. Дальнѣйшіе опыты показывали, что величина отрицательнаго колебанія находится въ прямой зависимости отъ величины покоющагося нервнаго тока, никогда однако не превосходя величины послѣдняго. Это обстоятельство Дю-Буа Реймондъ доказалъ разнообразными опытами, которые схематически можно представить такимъ образомъ. Пусть къ гальванометру будутъ отведены поперечный разрѣзъ нерва и одна изъ точекъ продольной его поверхности. Гальванометръ покажетъ нѣкоторой величины токъ — собственный токъ покоющагося нерва. Будемъ затѣмъ постепенно перемѣщать электроды къ серединѣ нерва, сохраняя первоначальное

разстояніе между самими электродами; собственный токъ нерва будетъ при этомъ уменьшаться и сдѣлается равнымъ нулю, когда электроды окажутся приложенными къ симметричнымъ точкамъ нерва. Если при всѣхъ этихъ манипуляціяхъ наблюдать также и величину отрицательнаго колебанія, то окажется, что эта величина также постепенно уменьшается отъ своей первоначальной величины до нуля. Словомъ, отрицательное колебаніе наблюдается только при наличности собственного тока нерва и притомъ зависитъ отъ величины послѣдняго, никогда однако не превосходя величины его.

Контрольные опыты привели Дю-Буа Реймонда къ убѣжденію, что 1) отрицательное колебаніе не есть продуктъ вѣтвленія тетанизирующаго тока; 2) что отрицательное колебаніе не является результатомъ электрическаго состоянія нерва; 3) что отрицательное колебаніе не есть продуктъ увеличенія сопротивленія нерва во время его дѣятельности. Вотъ главнѣйшія доказательства этихъ положеній, данныя Дю-Буа Реймондомъ. Первое положеніе доказывается тѣмъ, что перевязка нерва влажной ниткой прекращаетъ явленіе отрицательнаго колебанія, а также тѣмъ, что отрицательное колебаніе по-является не только при электрическомъ, но также и при механическомъ (химическомъ etc.) раздраженіи нерва. Второе положеніе доказывается уже упомянутой пропорціональностью величинъ отрицательнаго колебанія и покоющагося тока нерва и опять-таки примѣненіемъ неэлектрическихъ раздражителей. Третье положеніе доказывается прямыми измѣреніями сопротивленія нерва во время его дѣятельности, а также тѣмъ обстоятельствомъ, что отрицательное колебаніе имѣетъ мѣсто и при компенсаціи покоющагося тока.

Далѣе Дю-Буа Реймондъ изслѣдовалъ зависимость величины отрицательнаго колебанія отъ силы раздраженія и нашелъ, что при усиленіи раздраженія отрицательное колебаніе увеличивается до извѣстнаго предѣла, послѣ чего дальнѣйшее усиленіе раздраженія уже не увеличиваетъ отрицательнаго колебанія.

При дальнѣйшихъ своихъ опытахъ Дю-Буа Реймондъ всесторонне изслѣдовалъ зависимость отрицательнаго колебанія отъ продолжительности тетанизированія нерва, отъ разстоянія между отведеннымъ къ гальванометру и раздражаемымъ участками нерва, отъ длины отведеннаго участка. Чтобы получить отрицательное колебаніе нервнаго тока не только при электрическихъ, но и при механиче-

<sup>1)</sup> Du-Bois Reymond. Untersuchung. II. B. 1 Th. p. 425.

скихъ, химическихъ и проч. раздраженіяхъ, Дю-Буа Реймондъ долженъ былъ построить новый необычайно чувствительный гальванометръ <sup>1)</sup> при помощи котораго ему удалось получить отрицательное колебаніе при стрихнинномъ тетанусѣ, при механическомъ тетанизованіи нерва и нѣкоторыхъ другихъ неэлектрическихъ раздраженіяхъ.

Прерывистый или постоянный характеръ носить отрицательное колебаніе нервнаго тока при тетанизованіи? Этотъ вопросъ Дю-Буа пытался рѣшить при помощи вторичнаго сокращенія съ нерва, но пришелъ къ заключенію, что если вторичное сокращеніе при нѣкоторыхъ условіяхъ опыта и наступаетъ, то оно зависитъ исключительно отъ электротона. «Что отрицательное колебаніе, наблюдаемое при отведеніи отъ поперечнаго разрѣза нерва, является послѣдствіемъ дошедшаго туда нервнаго раздраженія, вытекаетъ не только изъ того обстоятельства, что здѣсь исключается всякое другое объясненіе, но главнымъ образомъ и того наблюденія Дю-Буа Реймонда, что величина колебанія не зависитъ отъ разстоянія точки приложенія раздраженія» <sup>2)</sup>.

При изслѣдованіи отрицательнаго колебанія мышечнаго тока Дю-Буа <sup>3)</sup> пытался опредѣлить максимальную величину этого колебанія при помощи прибора, который давалъ возможность замыкать на короткое время цѣпь буссоли въ любой моментъ между двумя раздраженіями мышцы при ея тетанизованіи. Построенный по его указаніямъ приборъ не далъ желательныхъ результатовъ. Впослѣдствіи эту мысль осуществилъ Бернштейнъ, построившій свой дифференціальныи реотомъ <sup>4)</sup>, который далъ возможность изслѣдовать ходъ отрицательнаго колебанія какъ мышечнаго, такъ и нервнаго тока при одиночномъ раздраженіи. Бернштейнъ своими опытами съ реотомомъ доказалъ предположеніе Дю-Буа Реймонда, что отрицательное колебаніе нервнаго тока носить прерывистый характеръ. Онъ показалъ: 1) что между моментомъ раздраженія нерва въ одной точкѣ и началомъ отрицательнаго колебанія въ другой проходитъ измѣримый промежутокъ времени; 2) что скорость рас-

<sup>1)</sup> Unters. II B. 1 Th. p. 477.

<sup>2)</sup> Германнъ. Руководство къ физиологіи т. II ч. 1 стр. 213.

<sup>3)</sup> Untersuch. II B. 1 Th. p. 120.

<sup>4)</sup> Bernstein. Untersuchung. 1871; или Pflüger's Archiv B. 1. p. 173.

пространенія отрицательнаго колебанія равняется скорости распространенія возбужденія по нерву; 3) что начало отрицательнаго колебанія въ раздражаемомъ участкѣ повидимому совпадаетъ съ моментомъ раздраженія; 4) что все явленіе отрицательнаго колебанія длится весьма малый промежутокъ времени, въ среднемъ равный 0,0007 сек.; 5) что отрицательное колебаніе можетъ быть изображено кривой, изъ которой видно, что послѣднее постепенно, но быстро достигаетъ своего максимума и сравнительно медленно падаетъ.

Итакъ, процессъ отрицательнаго колебанія въ нервѣ распространяется въ обѣ стороны въ видѣ волны, которую Бернштейнъ назвалъ волной раздраженія «Reizwelle». «Wir haben gezeigt, dass die Erregung in Form einer Welle vorschreitet, ähnlich wie die Lichtwelle im Aether, wie die Schallwelle in der Luft...» <sup>1)</sup>. Длину волны онъ считаетъ равной приблизительно 18 mm (minimum) при скорости распространенія отъ 30 до 60 метъ въ 1 сек. Затѣмъ изъ опытовъ Бернштейна слѣдуетъ, что усиленіе отрицательнаго колебанія при болѣе интенсивномъ тетаническомъ раздраженіи зависитъ не отъ удлиненія періода отрицательнаго колебанія, какъ можно было бы предположить, а исключительно отъ увеличенія амплитуды каждаго отдѣльнаго колебанія.

Что касается вопроса о томъ, можетъ ли отрицательное колебаніе по своей амплитудѣ превосходить собственный токъ нерва, то Бернштейнъ вначалѣ (Unters. p. 28) рѣшилъ его положительно и замѣтилъ, что при очень сильныхъ раздраженіяхъ амплитуда отрицательнаго колебанія во много разъ можетъ превосходить собственный токъ нерва. Впослѣдствіи онъ отказался отъ подобнаго взгляда <sup>2)</sup>, предположивъ, что ошибка могла произойти вслѣдствіе вліянія электротона.

Опыты Бернштейна подтвердили положеніе Дю-Буа Реймонда о двусторонней проводимости нерва. Слѣдуетъ замѣтить, что всѣ опыты Бернштейна производились при отведеніи къ гальванометру поперечнаго сѣченія нерва и продольной его поверхности. Разъ отрицательное колебаніе распространяется волнообразно, то есте-

<sup>1)</sup> Bernstein.—Untersuch. p. 36.

<sup>2)</sup> Pflüger's Arch. B. 8 p. 53.

ственно было задать вопрос, нельзя ли при отведении къ гальванометру двухъ симметричныхъ точекъ нерва (stromlose Ableitung) получить по аналогіи съ мышцей «двойной фазовый токъ дѣйствія»<sup>1)</sup>, причемъ сначала ближайшая къ раздражаемому участку точка отведения, а затѣмъ болѣе удаленная будутъ относиться попеременно одна къ другой отрицательно. Что при такомъ отведении тетанизация нерва не даетъ эффекта на гальванометръ, легко объясняется равно противоположнымъ дѣйствіемъ той и другой фазы на гальванометръ.

Герману<sup>2)</sup> при повтореніи опытовъ Бернштейна съ реотомомъ удалось уловить этотъ двуфазный токъ дѣйствія. Онъ воспользовался съ одной стороны охлажденіемъ нерва почти до 0°, что въ значительной степени уменьшаетъ скорость распространения возбужденія по нерву, а съ другой стороны усилилъ дѣйствіе на гальванометръ тѣмъ, что употреблялъ пучекъ изъ 4—6 нервовъ.

Впослѣдствіи Германъ, пользуясь болѣе чувствительнымъ гальванометромъ обнаружилъ двуфазный токъ уже безъ помощи охлаждения<sup>3)</sup>. Результаты опытовъ Германа сводятся къ слѣдующему: 1) періодъ отрицательнаго колебанія при охлажденіи удлинняется; въ первой серіи опытовъ онъ оказался равнымъ 0,0056 сек., а во второй, съ болѣе чувствительнымъ гальванометромъ,—болше чѣмъ 0,0132 сек. Безъ охлаждения тотъ же періодъ найденъ равнымъ 0,00526 сек. (у Бернштейна 0,0007 сек.). 2) Обнаружилось, что длина волны тока дѣйствія значительно превосходитъ разстояніе между двумя отведенными къ гальванометру точками нерва (послѣднее доходило у Германа до 33 миллим.). Послѣдствіемъ этого является наложеніе фазъ той и другой точки; а такъ какъ волна не симметрична, имѣетъ болѣе крутой подъемъ, чѣмъ паденіе, то вторая фаза регистрируется съ меньшей амплитудой. 3) Германъ утверждаетъ, что при продольно-поперечномъ отведении ему удалось обнаружить въ нѣкоторыхъ случаяхъ то обстоятельство, что токъ дѣйствія превосходитъ почти вдвое демаркаціонный токъ.

<sup>1)</sup> Германъ вмѣсто названія «отрицательное колебаніе» предложилъ названіе «токъ дѣйствія», ибо таковой же въ мышцахъ появляется независимо отъ наличности или отсутствія покоящагося тока (Hermann. Untersuch. III Heft. 1868 p. 61).

<sup>2)</sup> Hermann—Pflüg. Arch. B. 18 p. 575.

<sup>3)</sup> Hermann.—Pflüger's Arch. B. 24 p. 246.

Въ 1884 году Герингъ сообщилъ<sup>1)</sup> о своеобразномъ явленіи, наблюдающемся на нервѣ послѣ тетанизации его. Онъ замѣтилъ, что покоящийся токъ нерва претерпѣваетъ нѣкоторое усиленіе тотчасъ послѣ окончанія кратковременнаго раздраженія нерва. Это явленіе, названное имъ положительнымъ послѣдствіемъ нервнаго тока, зависитъ по своей величинѣ отъ продолжительности и отъ силы предшествующаго раздраженія нерва. Если тетанизация нерва продолжается не болѣе 1 минуты, то положительное послѣдствіе обыкновенно увеличивается по своимъ размѣрамъ соотвѣтственно продолжительности раздраженія. Болѣе долгая тетанизация влечетъ за собой снова уменьшеніе этого положительнаго отклоненія, а послѣ тетанизации въ продолженіе примѣрно 5 минутъ его совсѣмъ не наступаетъ. Положительное послѣдствіе наступаетъ совершенно независимо отъ того, компенсируется предварительно покоящийся токъ нерва или нѣтъ. Продолжительность всего этого явленія измѣряется немногими секундами.

Head<sup>2)</sup> повторилъ опыты Геринга относительно положительнаго послѣдствія нервнаго тока и пришелъ къ тѣмъ же результатамъ. Кромѣ того онъ задался вопросомъ, нельзя ли прослѣдить это положительное отклоненіе при помощи реотома. Для этого онъ воспользовался реотомомъ построеннымъ Герингомъ. (Главное отличіе этого реотома отъ реотома Бернштейна состоитъ въ томъ, что первый позволяетъ раздражать нервъ съ гораздо болѣе частотой и, кромѣ того, даетъ возможность замыкать цѣпь гальванометра на несравненно болѣе большой промежутокъ времени. Такая частота раздраженія достигается тѣмъ, что при одномъ оборотѣ Геринговскаго реотома происходитъ многократное замыканіе и размыканіе цѣпи индукціоннаго аппарата). Положительнаго отклоненія Head при этомъ не обнаружилъ, но за то пришелъ къ важному результату, что періодъ отрицательнаго колебанія (при продольно-поперечномъ отведении) оцѣнивается несравненно болѣе величинной, чѣмъ это напелъ Германъ, не говоря уже о данныхъ Бернштейна. Эта величина по Head'у колеблется между 0,0079 и 0,02397 сек., смотря по изслѣдуемому объекту (весеннія и зимнія лягушки). Кромѣ того,

<sup>1)</sup> Sitzungsberichte d. Kaiserl. Akad. d. Wissensch. III Abth. 1884 p. 137.

<sup>2)</sup> Pflüg. Arch. B. 40 p. 207.

анилизируя опыты Бернштейна, Head заключает о невѣроятности короткаго періода изъ того обстоятельства, что суммарное отрицательное колебаніе при тетанизированіи имѣетъ достаточно большую величину, для объясненія которой пришлось бы допустить, что амплитуда отрицательнаго колебанія во много разъ превосходитъ демаркаціонный токъ нерва, а между тѣмъ такое допущеніе не соотвѣтствуетъ дѣйствительности.

Изъ своихъ опытовъ Head заключилъ еще, что величина тока дѣйствія находится въ прямой зависимости отъ величины демаркаціоннаго тока и совершенно не зависитъ отъ утомленія.

Примѣненіе Липмановскаго капиллярнаго электрометра дало новый методъ въ дѣлѣ изученія токовъ дѣйствія нервовъ.

Впервые Gotch и Burch<sup>1)</sup> смогли при помощи капиллярнаго электрометра записать кривую какъ однофазнаго, такъ и двуфазнаго тока дѣйствія при раздраженіи нерва. Далѣе, какъ въ этой работѣ, такъ и въ слѣдующей<sup>2)</sup> названные авторы говорятъ о томъ, что они нашли такъ-называемый критическій интервалъ при дѣйствіи на нервъ двухъ послѣдовательныхъ раздраженій, слѣдующихъ другъ за другомъ съ короткимъ промежуткомъ времени. Этотъ критическій интервалъ выражается въ томъ, что если второе раздраженіе слѣдуетъ за первымъ менѣе чѣмъ черезъ 0,002 сек. (при температурѣ 21° С.), то на нервѣ не наблюдается никакого дѣйствія этого второго удара. При охлажденіи нерва до 2° С этотъ интервалъ увеличивается до 0,009—0,012 сек.

Далѣе слѣдуетъ упомянуть о весьма детальнахъ работахъ Боруттау<sup>3)</sup>, который испробовалъ всѣ находившіяся въ его распоряженіи средства для изслѣдованія токовъ дѣйствія нервовъ. Онъ пользовался и реотомомъ, и капиллярнымъ электрометромъ и даже телефономъ. Онъ между прочимъ подтвердилъ найденный Gotch'емъ и Burch'емъ критическій интервалъ и кромѣ того нашелъ, что охлажденіе нерва вызываетъ уменьшеніе тока дѣйствія, что наблюдалось также Herrick'омъ<sup>4)</sup> и тѣмъ же Gotch'емъ<sup>5)</sup>. Но центръ

<sup>1)</sup> Journ. of physiol. V. 23 p. XXII—XXIII.

<sup>2)</sup> Journ. of physiol. XXIV p. 410.

<sup>3)</sup> Pflüger's Archiv B. 81 p. 360; B. 84 p. 309.

<sup>4)</sup> Amerik. journal of physiol. IV p. 301.

<sup>5)</sup> Journ. of phys. V. 28 p. 395.

тяжести работы Боруттау покоится на изслѣдованіи влиянія на нервъ различныхъ химическихъ агентовъ, а этотъ вопросъ пока не входитъ въ кругъ поставленныхъ нами для изслѣдованія вопросовъ.

Относительно работъ съ капиллярнымъ электрометромъ здѣсь умѣстно будетъ упомянуть о замѣчаніи Германа<sup>1)</sup>, что этотъ инструментъ даетъ всегда очень искаженную кривую, нуждающуюся въ соотвѣтствующемъ исправленіи. Въ самомъ дѣлѣ, стоитъ только взглянуть на кривыя, полученныя Боруттау при тетанизации нерва, чтобы съ нѣкоторой долей сомнѣнія отнести къ подобнымъ кривымъ.

Въ 1903 году появилась монографія Garten'a, въ которой онъ тщательнѣйшимъ образомъ разработалъ вопросъ о токахъ дѣйствія въ безмякотныхъ нервахъ. Для своихъ опытовъ онъ также пользовался капиллярнымъ электрометромъ, который въ примѣненіи къ данному случаю оказался превосходнымъ инструментомъ, въ особенности благодаря свойствамъ самаго объекта изслѣдованія, обонятельнаго нерва щуки. Этотъ нервъ обладаетъ прежде всего значительной электродвигательной силой тока дѣйствія, а самое главное—ничтожной скоростью распространенія возбужденія въ немъ (около 14 миллим. въ 1 сек.). На такомъ объектѣ онъ помимо однофазнаго легко и притомъ впервые несомнѣннымъ образомъ могъ зарегистрировать и двуфазный токъ дѣйствія, при чемъ та и другая фаза послѣ соотвѣтствующей коррекціи полученной кривой могли быть представлены почти раздѣльно. Онъ подтвердилъ обычный видъ кривой тока дѣйствія (крутое восходящее и пологое нисходящее колѣно), затѣмъ обнаружилъ совершенно новое обстоятельство, а именно, появленіе при нѣкоторыхъ условіяхъ второй фазы даже при продольно-поперечномъ отведеніи нерва къ гальванометру. Послѣднее онъ объяснилъ тѣмъ, что раздраженіе идетъ вплоть до поперечнаго разрѣза. Но самое главное, что ему удалось доказать, это — утомляемость этого нерва и способность его отдыхать.

Между прочимъ Гартенъ наблюдалъ и положительное послѣдѣйствіе въ смыслѣ Геринга.

<sup>1)</sup> Pflüger's Archiv B. 63 p. 440.

### Гальванометръ Эйнтгофена.

Въ 1903 году Эйнтгофенъ описалъ <sup>1)</sup> построенный имъ гальванометръ, обладающій весьма большой чувствительностью и, самое главное, чрезвычайной быстротой. Принципъ, положенный въ основу этого гальванометра, тотъ же, что и въ гальванометрахъ системы Дебре д'Арсонваля. Тамъ и тутъ подвижный проводникъ, по которому течетъ изслѣдуемый токъ, находится въ сильномъ магнитномъ полѣ. Подвижнымъ проводникомъ въ гальванометрѣ Эйнтгофена является кварцевая посеребренная нить, толщиной въ 2,4 микрона, и длиной 12,5 сант.; сопротивление нити 10,000 омъ. Нить помещается между полюсами сильнаго электромагнита. При прохожденіи тока черезъ нить, послѣдняя отклоняется по направленію, перпендикулярному магнитному потоку, при чемъ величина отклоненія 1) пропорціональна силѣ тока, проходящаго по нити, 2) обратно пропорціональна натяженію нити. Отклоненія нити наблюдаются при помощи микроскопа. Изъ микрофотограмъ Эйнтгофена видно, что при слабомъ натяженіи нити, т.-е. при большой чувствительности гальванометра, движенія нити вполнѣ аперіодичны, несмотря на то, что во внѣшней цѣпи находилось сопротивление въ одинъ мегомъ. Заглушателемъ здѣсь является сопротивление воздуха. При болѣе сильномъ натяженіи воздушнаго заглушенія уже недостаточно, если сопротивление внѣшней цѣпи велико. Въ такихъ случаяхъ Эйнтгофенъ прибѣгаетъ къ слѣдующему приему <sup>2)</sup>. Оба конца нити соединяются съ обкладками конденсатора, емкость котораго подбирается такъ, чтобы при соответствующемъ сопротивленіи внѣшней цѣпи движенія нити были аперіодичны. При этомъ емкость конден-

<sup>1)</sup> Annal. d. Physik B. 12 p. 1059.

<sup>2)</sup> Einthoven. Ueber eine neue Methode zur Dämpfung oscillirender Galvanometerausschläge. Annal. d. Physik B. 16. 1905. p. 20.

сатора должна выбираться минимальной, такъ какъ чрезмѣрное ея увеличеніе влечетъ за собой слишкомъ сильное заглушеніе гальванометра, а слѣдовательно и уменьшеніе быстроты его показаній. Впрочемъ аперіодичность гальванометра можетъ быть достигнута также введеніемъ побочнаго сопротивления (безъ замѣтной самоиндукціи) къ гальванометру, какъ это дѣлается съ гальванометрами Дебре д'Арсонваля, при чемъ чувствительность гальванометра понятно уменьшается на нѣкоторую долю первоначальной.

Гальванометръ, которымъ я пользовался при описанныхъ ниже опытахъ, построенъ слѣдующимъ образомъ. Возбудителемъ магнитнаго поля служитъ большой электромагнитъ работы Эдельмана (Мюнхенъ). На рис. 1 видна форма и обозначены размѣры электромагнита. Нѣсколько видовзмѣненные сердечники электромагнита были сдѣланы въ здѣшней университетской мастерской. Каждый полюсъ электромагнита представляетъ цилиндръ, скошенный съ двухъ сторонъ. По оси сердечниковъ проходитъ цилиндрической каналъ, настолько широкій, что въ него съ одной стороны можно ввести трубу микроскопа, а съ другой — малый освѣтитель Аббе. Между полюсами электромагнита находится горизонтальная щель въ 8 сант. длиной 1,5 миллим. шириной и 2 милл. высотой. Въ этой щели располагается нить, по которой проходятъ изслѣдуемые токи. На устройство этой нити и было обращено главное вниманіе. Мною брались нити не кварцевыя, а стеклянныя. Предпочтеніе стекляннымъ было дано исключительно потому, что послѣднія я могъ готовить самъ въ любомъ количествѣ и любой толщины. Рис. 2 показываетъ способъ укрѣпленія нити и ея натяженія; *a*—квадратная палочка изъ фибры, *b*, *c*—мѣдные стержни, къ которымъ прикрѣплена нить *s* при помощи сплава Вуда, *d*—пружина, регулируемая винтомъ, *e*—стеклянная пружина, однимъ концомъ прикрѣпленная къ мѣдной пружинѣ *d*, а другимъ къ нити *s* при помощи мендѣевской замазки. Натянута часть нити *f* служитъ заглушителемъ собственныхъ колебаній пружины *e*. При описанной системѣ укрѣпленія нити оказываются слѣдующія преимущества въ сравненіи со способомъ, употребляемымъ Эдельманомъ по указанію Эйнтгофена. Эдельманъ оба конца нити прикрѣпляетъ къ металлическимъ стержнямъ, одинъ изъ которыхъ соединяется съ металлической пружиной, а другой укрѣпляется неподвижно. Такъ какъ сила, отклоняющая нить, крайне



ничтожна (по Эйнтофену въ его гальванометрѣ эта сила менѣе одной десятиmillionной миллиграмма, если черезъ гальванометрѣ идетъ токъ въ  $10^{-12}$  амп.), то нельзя допустить, чтобы прогибъ нити (отклоненіе) совершался на счетъ ея растяженія, а не на счетъ перемѣщенія подвижнаго конца нити. Разъ это такъ, необходимо стремиться къ тому, чтобы подвижный конецъ, т.-е. натягивающая его пружина, имѣлъ возможно малую массу, если желаютъ получить возможно быстрыя колебанія нити. Здѣсь очевидно лежитъ причина того, что построенный мною гальванометръ даетъ приблизительно въ 6 разъ болѣе быстрыя отклоненія по сравненію съ гальванометромъ Эйнтофена при одной и той же чувствительности <sup>1)</sup>. Последнее можно видѣть изъ рис. 3 по сличенію его съ кривыми Эйнтофена. Всѣ описанные ниже опыты сдѣланы при одной и той же чувствительности гальванометра, а именно, отклоненіе изображенія нити на 1 миллим. соотвѣтствуетъ силѣ тока въ  $3 \cdot 10^{-9}$  амп.

Укрѣпленная описаннымъ образомъ нить устанавливалась надлежащимъ образомъ въ магнитномъ полѣ при помощи подвижныхъ салазокъ, придѣланныхъ къ одному изъ сердечниковъ электромагнита. Устройство салазокъ видно на рис. 4. При помощи ихъ нить можно перемѣщать въ желаемомъ направленіи. Толщина нити около 7  $\mu$ , длина 10 мм сопротивление 2200 омъ.

При фотографированіи кривыхъ употреблялось увеличеніе въ 800 разъ (объективъ Цейсса D и компенсаціонный окуляръ <sup>2)</sup>). Установка на фокусъ производилась отъ руки. На приводимыхъ ниже фотограммахъ сѣтка наносилась по нѣсколько видоизмѣненному способу Гартена <sup>3)</sup>, а именно, ординаты наносились при помощи камертона въ 200 двойныхъ колебаній; къ одной ножкѣ камертона прикрѣплялось остріе изъ фольги, которое и колебалось непосредственно передъ окуляромъ <sup>3)</sup>. На фотограммахъ видно, что вертикальныя линіи попарно сближены между собой, это результатъ неполной центрировки ножки камертона. Отсчетъ времени слѣдуетъ

<sup>1)</sup> Очевидно, что отклоненія гальванометра могутъ быть сдѣланы еще болѣе быстрыми. Въ моемъ гальванометрѣ нить была почти втрое толще, чѣмъ у Эйнтофена.

<sup>2)</sup> Abhandl. d. k. sächs. Gesellsch. d. Wissensch. Mathem.—phys. Klasse 26 № 5 p. 331.

<sup>3)</sup> На нѣкоторыхъ кривыхъ время отмѣчено обычнымъ способомъ при помощи хронографа Мареа.

производить черезъ одну ординату, при чемъ получаются промежутки въ 0,005 сек., какъ это и указано на рис. 3 и 5.

Горизонтальныя линіи—абсциссы получались слѣдующимъ образомъ. На одномъ изъ краевъ узкой (0,6 милл.) щели, которая ставилась непосредственно передъ фотографической пластинкой были сдѣланы небольшія зазубрины, расстояние между которыми равнялось 2 миллим. Этихъ зазубринъ было достаточно для того, чтобы онѣ оставили ясный слѣдъ на пластинкѣ при фотографированіи. Сама пластинка закрѣплялась въ пружинномъ міографѣ Дю-Буа, но приводилась въ движеніе не пружинной, а тяжестью. Относительно прочей методики слѣдуетъ замѣтить, что всѣ опыты были сдѣланы надъ сѣдалищнымъ нервомъ лягушки (*rana esculenta*), при чемъ по примѣру Германа брался не одинъ нервъ, а пучокъ изъ 2 или 4 нервовъ. Этимъ достигалось достаточное уменьшеніе сопротивления вѣншей цѣпи гальванометра, такъ что его показанія были вполне аперіодичны и не было надобности прибѣгать къ какому-либо другому способу заглушенія. Отведеніе къ гальванометру дѣлалось при помощи глиняныхъ электродовъ Дю-Буа Реймонда. Для раздраженія служили санныя аппараты Дю-Буа, а моментъ раздраженія отмѣчался непосредственно на фотографической пластинкѣ сначала при помощи рычага Пфлюгеровскаго молотка, а затѣмъ при помощи отмѣтчика-прерывателя, устроеннаго по образцу Гартена <sup>1)</sup>.

При предварительныхъ опытахъ оказалось, что пользованіе гальванометромъ должно сопровождаться рядомъ предосторожностей.

Во-первыхъ гальванометръ долженъ быть предохраненъ отъ сотрясеній. У меня онъ былъ поставленъ на крошечный, придѣланный къ каменной стѣнѣ и тѣмъ не менѣе сотрясенія почти всегда давали себя знать, что замѣтно наприм. на рис. 20, 21. Во-вторыхъ, на гальванометръ, благодаря его большой чувствительности, сильно вліяли провода переменнаго тока, которымъ освѣщается лабораторія. Пришлось выключить изъ сѣти всѣ расположенные вблизи гальванометра провода и питать электромагнитъ гальванометра токомъ не отъ умформера, а отъ аккумуляторовъ. Въ третьихъ, вредно отзываются на нити гальванометра замыканіе и размыканіе тока въ его электромагнитѣ, такъ какъ сердечники его электризуются

<sup>1)</sup> Ibid.

притягивают нить, а это часто ведет къ поврежденію ея серебряной оболочки. Во избѣжаніе этого одинъ конецъ нити соединяется проводникомъ съ тѣломъ электромагнита. Въ четвертыхъ, воздушныя теченія, сильно отклоняющія нить, уничтожались двойной защитной оболочкой изъ бумаги и картона.

Но несмотря на всѣ эти предосторожности, на рѣдкихъ фотограммахъ нельзя найти слѣдовъ того или иного, часто совершенно неожиданнаго вліянія. Какъ примѣръ можно привести рис. 32, 33, гдѣ при внимательномъ разсматриваніи начала кривой можно замѣтить вліяніе камертона, отмѣчавшаго время.

### Описаніе опытовъ, произведенныхъ при помощи гальванометра Эйнгофена.

Изъ предыдущаго литературнаго обзора видно, что при одиночномъ раздраженіи нерва по нему распространяется одиночная волна возбужденія со скоростью  $v$ , равной для сѣдалищаго нерва лягушки приблизительно 30 метрамъ въ 1 сек., и съ періодомъ  $t$ , который различными авторами оцѣнивался въ 0,0007 и до 0,024 сек. Если мы примемъ скорость распространенія возбужденія за постоянную величину, то зная  $v$  и  $t$  найдемъ и длину волны  $l$ . До сихъ поръ мы имѣемъ возможность судить о процессахъ, обусловливающихъ эту волну возбужденія, только по электрическимъ явленіямъ, сопровождающимъ эти процессы.

Въ животномъ организмѣ дѣятельность чуть ли не всѣхъ органовъ сопровождается электрическими явленіями, крайне сложными и запутанными по той причинѣ, что и самые органы построены слишкомъ сложно. Пучокъ нервныхъ волоконъ является однимъ изъ простѣйшихъ объектовъ изслѣдованія даже по сравненію съ мышцами. Вотъ причина, почему изслѣдованіе электрическихъ свойствъ нервовъ должно стоять на первомъ мѣстѣ.

Прежде всего, конечно, мною было обращено вниманіе на изслѣдованіе волны тока дѣйствія при одиночномъ раздраженіи. На большинствѣ приводимыхъ ниже фотограммъ (рис. 5, 13, 18, 19 и пр.) представлены результаты такого раздраженія, когда къ гальванометру были отведены поперечный разрѣзъ нерва и его продольная поверхность. Разсматривая, напр., кривую тока дѣйствія на рис. 5, мы видимъ прежде всего, что она во многомъ отличается отъ кривыхъ, получавшихся предыдущими авторами какъ при помощи капиллярнаго электрометра, такъ и реотома. Капиллярный электрометръ, какъ было уже сказано, вообще даетъ искаженныя кривыя, требующія

Харьковскій Университетъ  
КАТЕДРА ФИЗИОЛОГІИ

256 192

4

08079

затѣмъ довольно сложной коррекціи <sup>1)</sup>. Это свойство электрометра вытекаетъ изъ значительной его инертности. Такъ, наприм., время установки (судя по нормальной кривой) капиллярнаго электрометра бывшаго въ распоряженіи Боруттау больше 6—7 секундъ! Одно изъ характерныхъ свойствъ капиллярнаго электрометра—это почти всегдашнее отсутствіе конца кривой. Даже Гартенъ, получившій столь прекрасные результаты при изслѣдованіи обонятельнаго нерва щуки, не рѣшается опредѣлить конецъ кривой: «Ein bestimmter Zeitwert für den Abfall der negativen Schwankung lässt sich kaum angeben...» <sup>2)</sup>. Что касается кривыхъ, записанныхъ при помощи реотома, то на лучшихъ изъ нихъ, полученныхъ Боруттау <sup>3)</sup> почти незамѣтно разницы между восходящимъ и нисходящимъ колѣномъ кривой тока дѣйствія, что даетъ поводъ нѣсколько скептически смотрѣть на эти кривыя, тѣмъ болѣе, что они представляютъ только суммарный результатъ многихъ раздраженій. Уже указанное выше разногласіе въ опредѣленіи періода тока дѣйствія (отъ 0,0007 до 0,024 сек.) показываетъ на ненадежность метода. На кривыхъ, полученныхъ мною, видна рѣзкая разница восходящей и нисходящей частей кривой тока дѣйствія. Вся кривая протекаетъ приблизительно въ 0,03 сек., при чемъ на долю восходящаго колѣна приходится около 0,006—0,007 сек.

Принимая во вниманіе быстроту показаній гальванометра и его аперіодичность, мы можемъ сдѣлать выводъ, что не только числа Бернштейна (р. п. 7), но и Германа (р. п. 8), найденныя для періода  $t$ , слишкомъ малы и далеки отъ истины. Ближе всего подходитъ число, найденное Нead'омъ — 0,024 сек. Причина, почему Бернштейнъ и Германъ получили столь малыя величины, ясна сама по себѣ: при весьма кратковременномъ замыканіи цѣпи гальванометра въ опытахъ съ Бернштейновскимъ реотомомъ начало, а въ особенности конецъ кривой, ускользаютъ отъ наблюденія благодаря самоиндукціи гальванометра. Мы едва ли сдѣлаемъ ошибку, если предположимъ, что найденная при помощи гальванометра Эйнгофена

<sup>1)</sup> Относительно исправленія показаній капиллярнаго электрометра см. статью Гартена (Pflüg. Arch. B. 89 p. 613), гдѣ приведена также и вся литература, относящаяся къ данному вопросу.

<sup>2)</sup> Garten-Beiträge zur Physiol. d. marklos. Nerv. p. 19.

<sup>3)</sup> Pfl. Arch. B. 84. Taf. VII.

величина весьма близка къ истинѣ. Въ самомъ дѣлѣ, величина въ 0,03 сек. во всякомъ случаѣ является максимальнымъ предѣломъ для періода тока дѣйствія, такъ какъ гальванометръ Эйнгофена если и можетъ дать невѣрный результатъ, то исключительно въ сторону увеличенія періода. Нѣтъ сомнѣнія, что показанія и этого гальванометра могутъ нуждаться въ соответствующемъ исправленіи на подобіе показаній капиллярнаго электрометра, но не слѣдуетъ забывать, что при коррекціи кривыхъ, полученныхъ при посредствѣ капиллярнаго электрометра, поправки касаются главнымъ образомъ амплитуды кривыхъ, а также мѣстонахожденія вершинъ кривыхъ, тогда какъ длина кривой, т.-е. время соответствующаго процесса, при этомъ исправленіи остается почти безъ перемѣны. Въ этомъ можно убѣдиться при сличеніи исправленныхъ и неисправленныхъ кривыхъ въ той же работѣ у Гартена. Главнѣйшимъ же образомъ слѣдующія соображенія заставляютъ прійти къ заключенію о вѣрности періода, даваемаго гальванометромъ Эйнгофена. Если мы рассмотримъ кривую, полученную при субмаксимальномъ раздраженіи нерва (рис. 15), то увидимъ, что періодъ ея тотъ же, что и кривой (рис. 5) при максимальномъ раздраженіи, несмотря на незначительную величину амплитуды первой кривой.

Итакъ, придя къ заключенію, что періодъ тока дѣйствія приблизительно равенъ 0,03 сек., и принимая скорость распространенія его въ 30 метр. въ 1 сек., мы сейчасъ же находимъ и длину волны тока дѣйствія, а именно 90 сантиметровъ.

Отсюда можно сдѣлать нѣкоторые выводы, касающіеся наблюденія двуфазнаго тока дѣйствія при отведеніи къ гальванометру двухъ точекъ продольной поверхности нерва.

При ограниченной длинѣ сѣдалищаго нерва лягушки между отведенными къ гальванометру точками трудно получить разстояніе большее 2—3-хъ сантиметр.; обычно оно бываетъ меньшимъ. Отсюда вытекаетъ явленіе такъ называемой суперпозиціи, объясненной Германомъ (р. п.).

Позволю себѣ остановиться немного подробнѣе на этомъ. Пусть кривая  $abc$  (рис. 6) изображаетъ волну тока дѣйствія, бѣгущую по нерву  $mn$ ;  $a$ ,  $d$ —точки нерва, отведенныя къ гальванометру, при чемъ разстояніе  $ad$  мало въ сравненіи съ  $ac$  (на рисункѣ,

$ad : ac = \frac{1}{20}$ ); построимъ графически кривую, которую записалъ бы идеальный гальванометръ. На томъ же рисункѣ пунктирной линіей представленъ результатъ такого построения — кривая *a e c*. Сравнивая эту кривую съ соответствующей фотографией (рис. 7), полученной отъ двухъ точекъ продольной поверхности нерва, мы видимъ, что они мало чѣмъ отличаются другъ отъ друга. Это различіе сдѣлается еще меньшимъ, если мы при подобномъ построении возьмемъ отношеніе  $ad : ac$  такимъ, какимъ оно было на самомъ дѣлѣ при записываніи кривой рис. 7. При этомъ опытѣ разстояніе между электродами равнялось приблизительно 1 сантим., а потому и соответствующее отношеніе  $ad : ac$  слѣдовало бы уменьшить до  $\frac{1}{90}$ .

Итакъ, мы можемъ сдѣлать слѣдующія заключенія: 1) дву-фазная кривая тока дѣйствія есть результатъ наложенія двухъ однофазныхъ кривыхъ, и именно такихъ, каковыми они получаются при продольно-поперечномъ отведеніи нерва къ гальванометру; 2) изученіе токовъ дѣйствія даетъ болѣе вѣрные результаты при продольно-поперечномъ отведеніи нерва къ гальванометру, такъ какъ разбираться въ болѣе сложной, можно сказать случайной, зависящей отъ разстоянія электродовъ, двуфазной кривой и болѣе трудно и менѣе надежно.

Что однофазная кривая тока дѣйствія (продольно-поперечное отведение) не измѣняется по своимъ свойствамъ отъ увеличенія или уменьшенія разстоянія между электродами, видно изъ рис. 8 и 9, гдѣ это разстояніе соответственно равнялось 11 и 20 миллим.

Только что разсмотрѣнныя кривыя получены при раздраженіи нерва однимъ размыкательнымъ ударомъ индукціоннаго аппарата. Естественно спросить себя, не искажены ли эти кривыя вѣтвями раздражающаго тока? При производствѣ опытовъ дѣйствительно пришлось бороться съ этимъ обстоятельствомъ, въ особенности при полученіи двуфазныхъ кривыхъ, когда одинъ изъ отводящихъ къ гальванометру электродовъ по необходимости находится близъ раздражаемаго участка. Въ качествѣ предупредительной мѣры мною были примѣнены способъ Геринга, а именно, употреблялось металлическое (платиновое) кольцо, на которое клался одинъ конецъ нерва,

и раздражающіе электроды прикладывались къ участку нерва внутри этого кольца. Несмотря на это, при достаточной силѣ раздражающаго тока вѣтви его могли забѣгать въ гальванометръ, если разстояніе между раздражаемымъ участкомъ и ближайшимъ отведеннымъ къ гальванометру электродомъ было сравнительно мало. На рис. 10 и 20 видны результаты такого забѣганія, всѣ же остальные, приводимыя здѣсь кривыя, вполне свободны отъ подобнаго искаженія. Объ этомъ, наприм., могутъ свидѣтельствовать кривыя, полученные при разныхъ направленіяхъ (рис. 11 и 12) раздражающаго тока: между ними незамѣтно никакой разницы.

Но главнѣйшимъ доказательствомъ этому могутъ служить однофазная (рис. 13) и двуфазная (рис. 14) кривыя, полученные при раздраженіи нерва механически, одиночнымъ ударомъ молоточка Гейденгейновскаго тетаномотора. Нѣкоторая растянутость этой однофазной кривой, особенно замѣтная при ея вершинѣ, объясняется неодновременнымъ раздраженіемъ всѣхъ волоконъ нерва, а неполное возвращеніе гальванометра къ нулю — поврежденіемъ нерва въ мѣстѣ раздраженія. При сравненіи двуфазныхъ кривыхъ, полученныхъ при электрическомъ (рис. 8) и [механическомъ] раздраженіи, видно почти полное ихъ тождество.

Слѣдующій рядъ кривыхъ (рис. 15 и до 20) показываетъ зависимость тока дѣйствія отъ силы раздраженія. Всѣ эти кривыя получены отъ одного и того же препарата, при чемъ разстояніе между катушками саннаго аппарата послѣдовательно было 72, 57, 47, 34, 23 и 2½ сантим. На трехъ первыхъ кривыхъ замѣтно нарастаніе амплитуды, начиная же съ третьей, амплитуда остается постоянной, несмотря на то, что раздражающій токъ увеличивается въ сотни разъ<sup>1)</sup>. Не входя пока въ объясненіе этого явленія, я ограничусь упоминаніемъ о недавней работѣ Gotch'a<sup>2)</sup> по этому же вопросу. На основаніи своихъ опытовъ онъ пришелъ къ заключенію, что кажущееся субмаксимальное дѣйствіе вытекаетъ изъ того обстоятельства, что при слабомъ раздражителѣ могутъ быть возбуждены не всѣ волокна нерва. Въ этомъ его убѣдилъ въ особенности

<sup>1)</sup> Измѣренія при помощи электро-динамометра Гильта показали, что сила тока во второй катушкѣ *ceteris paribus* въ 75 разъ больше при разстояніи между катушками въ 9½ сантим., чѣмъ при разстояніи въ 21 сантим.

<sup>2)</sup> Journal of Physiol. v. 28. p. 394.

опыты съ частичнымъ раздраженіемъ сѣдалищнаго нерва. Онъ раздражалъ «максимально» одинъ изъ корешковъ сѣдалищнаго сплетенія и въ результатѣ получилъ субмаксимальный токъ дѣйствія въ сѣдалищномъ нервѣ.

Послѣ того какъ достаточно выяснился вопросъ о токѣ дѣйствія при одиночномъ раздраженіи, мною были сдѣланы опыты съ тетанизацией нерва. Въ качествѣ предварительныхъ опытовъ былъ изслѣдованъ вопросъ о дѣйствіи на нервъ двухъ, быстро слѣдующихъ другъ за другомъ, раздраженій. Раздражителями служили два размыкательныхъ удара двухъ индукціонныхъ аппаратовъ. Рядъ кривыхъ (рис. 21—24) представляетъ результаты такого раздраженія. Порядокъ опыта таковъ: на нервъ дѣйствовалъ 1) одинъ ударъ, 2) два удара въ одинъ и тотъ же моментъ, 3) два удара съ весьма малымъ (меньше 0,0005 сек.) промежуткомъ времени, 4) два удара съ промежуткомъ въ 1/400 сек. Въ результатѣ мы имѣемъ постепенное увеличеніе амплитуды кривой. То же явленіе видно на кривыхъ 25—27. Принимая во вниманіе увеличеніе высоты кривой при двухъ раздражителяхъ съ чрезвычайно малымъ промежуткомъ времени (меньше 0,0005 сек.), едва ли мы погрѣшимъ противъ истины, сказавши, что «критическаго интервала» въ смыслѣ Gotch'a не существуетъ и что два раздраженія въ какой бы малый промежутокъ времени они ни слѣдовали другъ за другомъ, всегда суммируются. Здѣсь возможны два возраженія: 1) можетъ быть два раздраженія дѣйствуютъ какъ одно, болѣе сильное; 2) нервъ могъ вернуться какимъ-либо измѣненіемъ за промежутокъ времени между двумя опытами.

Первое возраженіе падаетъ само собой, если мы обратимъ вниманіе на кривую рис. 22, гдѣ два раздраженія дѣйствовали одновременно и гдѣ кривая не отличается по высотѣ отъ предыдущей кривой, полученной при одномъ раздраженіи. Кроме того мы видѣли уже, что раздраженіе, разъ оно перешло за максимальное, можетъ быть увеличено въ сотни разъ, нисколько не влияя на высоту кривой. Второе возраженіе опровергается по слѣдующимъ соображеніямъ: я пробовалъ отъ одного и того же препарата получить кривыя черезъ извѣстныя промежутки времени (напр. черезъ 1/2 часа), чтобы посмотрѣть, какъ вліяетъ на кривую уменьшеніе демаркаціоннаго тока; оказалось, что амплитуда кривой постепенно,

но весьма мало убываетъ; демаркаціонный токъ при этомъ могъ уменьшаться больше чѣмъ на половину. Это убываніе амплитуды, какъ мнѣ кажется, отчасти можно объяснить постепеннымъ незначительнымъ высыханіемъ препарата, а слѣдовательно увеличеніемъ омовскаго сопротивленія нерва <sup>1)</sup>. Опыты по суммированію раздраженій были произведены въ порядкѣ указанномъ выше, слѣдовательно здѣсь вліяніе времени могло сказаться только уменьшеніемъ, а никакъ не увеличеніемъ амплитудъ суммированныхъ кривыхъ.

Итакъ, при комнатной температурѣ (18—19° C) «критическаго интервала» не существуетъ. Можетъ быть онъ слишкомъ коротокъ, чтобы его можно было замѣтить? По утверженію Gotch'a этотъ интервалъ увеличивается при охлажденіи нерва.

Для провѣрки пришлось прибѣгнуть къ холодной камерѣ. Нервъ вмѣстѣ съ электродами, на которыхъ онъ покоился, былъ помѣщенъ въ мѣдную камеру съ двойными стѣнками, между которыми находился ледъ. Одна изъ стѣнокъ камеры была деревянной и служила поддержкой для электродовъ. Термометръ показывалъ внутри такой камеры 1,5° C.

Кривыя на рис. 8 и 28 даютъ понятіе о вліяніи охлажденія на токъ дѣйствія нерва. Первая изъ этихъ кривыхъ получена при температурѣ 19° C до помѣщенія нерва въ холодную камеру, вторая—*ceteris paribus* черезъ 45 минутъ послѣ помѣщенія въ сказанную камеру (1,5° C). Сравнивая кривыя мы видимъ большую разницу въ величинѣ ихъ амплитуды. Это обстоятельство можно объяснить исключительно увеличеніемъ электродвигательной силы тока дѣйствія нерва при его охлажденіи. На самомъ дѣлѣ это увеличеніе выразилось бы еще сильнѣе, если бы при охлажденіи не увеличилось омовское сопротивленіе нерва.

Контрольные опыты показали, что сопротивленіе нервовъ при ихъ охлажденіи отъ 20° до 1,5° C увеличивается приблизительно на половину. Полученный результатъ прямо противоположенъ резуль-

<sup>1)</sup> Слѣдуетъ замѣтить, что при своихъ опытахъ я только въ исключительныхъ случаяхъ прибѣгалъ къ смачиванію нерва растворомъ поваренной соли, такъ какъ благодаря хорошей влажной камерѣ высыханія въ теченіе 3—4 часовъ почти не замѣчалось.

татамъ опытовъ Боруттау <sup>1)</sup>, а также Неррик'а <sup>2)</sup> и Gotch'a <sup>3)</sup>, сдѣланныхъ при помощи капиллярнаго электрометра. Причины такого разногласія кроются, какъ кажется, въ увеличеніи сопротивленія нерва при его охлажденіи. Въ самомъ дѣлѣ, движеніе капиллярнаго электрометра всегда замедляется при увеличеніи внѣшняго сопротивленія, что при кратковременности явленія влечетъ за собой уменьшеніе высоты кривой. Изъ сравненія тѣхъ же кривыхъ (рис. 8 и 28) видно, насколько вліяетъ охлажденіе на періодъ тока дѣйствія нерва. Этотъ періодъ увеличивается чрезвычайно мало.

Тѣ же самыя кривыя позволяютъ видѣть уменьшеніе скорости распространенія тока дѣйствія по нерву при его охлажденіи. Если читать токъ дѣйствія за выраженіе дѣятельности нерва, то только что сказанное обстоятельство еще разъ служитъ возраженіемъ противъ недавнихъ попытокъ Weiss'a доказать, что температура не вліяетъ на скорость распространенія возбужденія по нерву. Изъ рис. 28 видно, что между моментомъ раздраженія и началомъ подъема кривой находится промежутокъ приблизительно въ 0,0025 сек., а такъ какъ между мѣстомъ раздраженія и ближайшимъ отводящимъ электродомъ въ данномъ случаѣ было 18—19 мм, то скорость  $v$  при температурѣ  $1,5^{\circ}\text{C}$  составляетъ около 7—8 метр. въ 1 сек. Зная эту величину сейчасъ же находимъ и длину волны: 20—25 сантим.

Возвратимся теперь къ изслѣдованію суммированія раздраженій на охлажденномъ нервѣ. На рядѣ кривыхъ (рис. 29, 30, 31), гдѣ изображены результаты сначала одного раздраженія, а затѣмъ двухъ раздраженій съ различными промежутками времени, мы видимъ, что суммированія въ смыслѣ увеличенія амплитуды ни въ одномъ случаѣ не происходитъ. Можно сдѣлать предположеніе, что охлажденіе до  $1,5^{\circ}\text{C}$  привело нервъ въ состояніе высшей, предѣльной возбудимости, гдѣ уже не можетъ происходить никакого суммированія раздраженій.

Здѣсь же слѣдуетъ упомянуть еще объ одномъ обстоятельствѣ, находящемся также, повидимому, въ связи съ повышенной чувстви-

<sup>1)</sup> Pfl. Arch. B. 84 p. 369.

<sup>2)</sup> Americ. journal of physiol. IV p. 301.

<sup>3)</sup> Journ. of Phys. U. 28 p. 395.

тельностью нерва. Если сравнить кривыя тока дѣйствія, полученныя отъ только что пойманныхъ лягушекъ и лягушекъ, голодавшихъ въ теченіе приблизительно одного мѣсяца, при чемъ всѣ прочія условія были тождественны, то можно замѣтить значительное увеличеніе электродвигательной силы тока дѣйствія у голодныхъ лягушекъ. Кривыя рис. 25, 26 даютъ понятіе о такомъ увеличеніи.

Обратимся теперь къ рассмотрѣнію кривыхъ, полученныхъ при тетанизаціи нерва.

Сначала нервъ тетанизировался при помощи индукціоннаго аппарата, въ цѣпь котораго былъ включенъ прерыватель Нефа. Кривыя рис. 32, 33 даютъ понятіе о результатѣ раздраженія въ 50 и 100 разъ въ 1 сек., при чемъ видно, что какъ замыкательные, такъ и размыкательные удары каждый разъ даютъ все новый зубецъ на кривой. Вся кривая вообще находится выше нулевой абсциссы.

Подобная же картина (рис. 34) наблюдается и въ томъ случаѣ, когда прерывателемъ служитъ камертонъ въ 100 двойныхъ колебаній, а нервъ, слѣдовательно, получаетъ 200 раздраженій въ 1 сек. Суммированіе раздраженій даетъ себя знать значительнымъ поднятіемъ кривой надъ начальной абсциссой. При переходѣ къ раздраженію въ 400 разъ въ 1 сек. (камертонъ въ 200 двойныхъ колебаній) наблюдается уже почти сплошной тетанусъ (рис. 35). Наибольшій интересъ представляютъ кривыя, когда число раздраженій доходитъ до 1000 разъ въ 1 сек. (камертонъ въ 500 двойн. кол.); кривая (рис. 36) представляетъ начало тетануса. Здѣсь мы видимъ прежде всего чрезвычайно сильный подъемъ кривой, что находится въ зависимости отъ суммированія раздраженій. Мы видимъ, что кривая тянется гладкой линіей, постепенно спускающейся къ начальной абсциссѣ. Если мы продолжаемъ раздраженіе, то эта кривая пріобрѣтаетъ уже совершенно иной характеръ, какъ это видно на фотограммѣ (рис. 37), полученной черезъ 6 минутъ послѣ начала тетануса. Почти тотъ же характеръ мы видимъ на кривой полученной черезъ 12 минутъ послѣ начала тетанизаціи (рис. 38). Итакъ, мы видимъ, что кривая тока дѣйствія при раздраженіи нерва очень частыми ударами представляется сначала ровной линіей безъ всякихъ зигзаговъ, а затѣмъ пріобрѣтаетъ чрезвычайно неправильный характеръ. Подобную неправильность нельзя объяснить ничѣмъ инымъ, какъ непра-

вильностью явлений въ самомъ нервѣ. Въ самомъ дѣлѣ, вліяніе возможной неправильности въ силѣ раздраженія должно быть исключено по соображеніямъ, приведеннымъ выше, такъ какъ раздраженіе было взято нѣсколько большимъ, чѣмъ максимальное, а слѣдовательно, усиленіе или ослабленіе раздраженія не могло сказаться на формѣ кривой. Вліяніе вѣтвей раздражающаго тока также не могло имѣть мѣста, такъ какъ его не замѣчалось въ другихъ опытахъ, произведенныхъ даже при худшихъ условіяхъ раздраженія.

Слѣдующая кривая (рис. 39) даетъ понятіе о ходѣ кратковременнаго тетануса при томъ же числѣ раздраженій въ 1 сек., а кривыя рис. 40 и 41, представляютъ конецъ тетануса, продолжавшагося 10 минутъ. Здѣсь мы видимъ, что окончаніе тетануса послѣ продолжительнаго раздраженія совершается значительно болѣе вяло, чѣмъ послѣ кратковременнаго.

При разсматриваніи только что описаннаго ряда кривыхъ невольно бросается въ глаза нѣкоторая аналогія между продолжительнымъ тетаническимъ сокращеніемъ мышцы и ходомъ кривой тока дѣйствія нерва при его тетанизации.

И тутъ и тамъ кривая послѣ крутого подъема начинаетъ мало по-малу опускаться къ своей первоначальной абсциссѣ, затѣмъ даетъ рядъ неправильныхъ зигзаговъ. Какъ въ томъ, такъ и въ другомъ случаѣ паденіе кривой послѣ болѣе продолжительнаго тетанизирования совершается медленнѣе. Для мышечнаго тетануса такой характеръ кривой свидѣлствуетъ объ утомленіи мышцы. Безъ сомнѣнія и процессы, совершающіеся въ нервѣ, поскольку они выражаются токомъ дѣйствія, не свободны отъ послѣдствій предшествующаго тетанизирования. Аналогія съ мышцами можетъ быть продолжена и далѣе. Удаленная изъ организма мышца имѣетъ способность отдыхать послѣ тетанизации, хотя и неполнѣе. Тоже можно замѣтить и на токѣ дѣйствія нерва. Слѣдующая кривая (рис. 42) представляетъ результатъ тетанизации нерва послѣ предшествовавшаго продолжительнаго тетанизирования и кратковременнаго отдыха. Здѣсь мы видимъ, что кривая представляетъ полное подобіе кривой тетануса свѣжаго нерва (рис. 36), только высота первоначальнаго подъема значительно меньше и кривая нѣсколько быстрѣе спускается къ своей начальной абсциссѣ. Привожу еще кривую (рис. 43), полученную при тетанизации нерва посредствомъ телефона, на кото-

рый дѣйствовалъ звукъ органной трубы, соотвѣтствующій приблизительно 900 колебан. въ 1 сек. Эта кривая носитъ совершенно тотъ же характеръ, что и предыдущія. Незначительная высота подъема вѣроятно зависитъ отъ того, что раздраженіе было субмаксимальнымъ, что показала контрольный опытъ съ раздраженіемъ мышцы черезъ нервъ при тѣхъ же условіяхъ. При опытахъ съ тетанизацией нерва мною вообще было замѣчено, что отрицательное колебаніе нервнаго тока убываетъ въ первыхъ стадіяхъ тетанизирования тѣмъ быстрѣе, чѣмъ большее число раздраженій приходится на 1 сек.

Въ заключеніе слѣдуетъ сказать нѣсколько словъ относительно электродвигательной силы какъ собственнаго тока покоящагося нерва при продольно поперечномъ отведеніи, такъ и тока дѣйствія. Покоющійся токъ имѣлъ обычное напряженіе въ границахъ отъ 0,01 до 0,018 вольтъ; онъ опредѣлялся по методу компенсаціи. При всѣхъ опытахъ замѣчалось значительное паденіе напряженія тока покоя съ временемъ. Черезъ 1½—2 часа послѣ нанесенія поперечнаго разрѣза напряженіе уменьшалось приблизительно на половину, затѣмъ это уменьшеніе шло все менѣе быстрымъ темпомъ и доходило до нуля часовъ черезъ 20, послѣ чего всегда наступало извращеніе направленія тока покоя. Напряженіе такого извращеннаго тока было сравнительно ничтожно, не болѣе 0,0003 вольтъ. Нанесеніе свѣжаго поперечнаго разрѣза возстановляло покоющійся токъ въ большей или меньшей степени въ зависимости отъ того, подвергался ли нервъ какимъ-либо вреднымъ вліяніямъ, напр., высыханію или нѣтъ.

Что касается напряженія тока дѣйствія, то таковое при оди-ночномъ раздраженіи оцѣнивалось въ предѣлахъ отъ 0,0008 до 0,0012 вольтъ, если опытъ производился при комнатной температурѣ. При охлажденіи нерва до 1,5° С электродвигательная сила тока дѣйствія доходила до 0,0035. Приведенныя цифры можно про-вѣрить наприм. на кривыхъ рис. 5 и 29, зная указанную выше чувствительность гальванометра и принимая во вниманіе, что со-противленіе нерва въ первомъ случаѣ равнялось приблизительно 20,000 омъ, а во второмъ—30,000 омъ. Отсюда видно, что электро-двигательная сила тока дѣйствія составляетъ въ среднемъ 15% та-ковой же демаркаціоннаго тока нерва при свѣжемъ поперечномъ

разрѣзѣ. Если въ свое время Бернштейнъ, а затѣмъ Германъ и находили, что токъ дѣйствія можетъ превосходить токъ покоя, то такой результатъ можно приписать несовершенству методики того времени. Вѣтви раздражающаго тока одинаково даютъ о себѣ знать, будетъ ли гальванометръ обладать большой или относительно малой чувствительностью. Мнѣ кажется, что перевязка нерва мокрой ниткой едва ли является непреложнымъ доказательствомъ отсутствія вѣтвления тока, такъ какъ сама нитка уже можетъ служить препятствіемъ для этихъ вѣтвей.

По позднѣйшимъ даннымъ Gotch'a и Burch'a<sup>1)</sup> напряженіе тока дѣйствія составляетъ 0,032 вольтъ, т.-е. опять таки превосходить покоящийся токъ. Я не рѣшаюсь утверждать, чтобы опыты этихъ авторовъ были совершенно свободны отъ того же недостатка, тѣмъ болѣе, что на фотограммахъ Gotch'a<sup>2)</sup> видны несомнѣнные слѣды вліянія вѣтвей раздражающаго тока.

Выше было указано, что при своихъ опытахъ я пользовался кольцомъ Геринга. Въ превосходномъ предохраняющемъ дѣйствіи этого кольца я убѣдился еще при предварительныхъ опытахъ по устройству гальванометра. На рис. 44 изображены результаты одиночнаго раздраженія нерва индукціоннымъ ударомъ при употребленіи кольца Геринга (кривая *a*) и по удаленіи этого кольца (кривыя *b* и *c*). Разница между этими кривыми достаточно очевидна.

При обзорѣ кривыхъ тока дѣйствія, полученныхъ при одиночномъ раздраженіи видно (напр., рис. 17, 18), что при окончаніи тока дѣйствія кривая нерѣдко переходитъ начальную абсциссу въ сторону противоположную току дѣйствія. Этого никогда не наблюдалось на совершенно свѣжемъ нервѣ, но всегда почти на нервѣ, подвергавшемся неоднократному раздраженію, и при томъ даже по нанесеніи свѣжаго поперечнаго разрѣза. О причинѣ такого явленія можно сдѣлать два предположенія: или это есть нѣкоторое выраженіе двуфазности, или это — положительное послѣдствіе. Первое предположеніе едва ли вѣроятно, такъ какъ такое допущеніе влечетъ за собой необходимость принять слишкомъ большой періодъ тока дѣйствія, что противорѣчитъ другимъ

опытамъ. Скорѣе можно допустить второе предположеніе, тѣмъ болѣе, что при своихъ опытахъ мнѣ приходилось всегда наблюдать положительное послѣдствіе въ смыслъ Геринга, т.-е. по окончаніи тетанизациі нерва.

Заканчивая настоящую статью, я не могу не выразить своего преклоненія передъ столь удивительнымъ гальванометромъ Эйтгофена, открывающемъ огромное поле для изслѣдованія самыхъ различныхъ электрическихъ явленій. Опыты, описанные въ этой статьѣ, представляютъ только ничтожную часть тѣхъ изслѣдованій въ области электрофизиологій, которыя могутъ быть сдѣланы при его помощи.

20. IX. 06.

<sup>1)</sup> Proceed. Royl. Soc. V. 73 p. 300.

<sup>2)</sup> Journ. of. physiol. V. 28 p. 38.



## Объяснение рисунковъ.

Таблица I.

- Рис. 1. Схематическій разрѣзъ электромагнита, служащаго основой для гальванометра. Размѣры обозначены въ сантиметрахъ.
- Рис. 2. Рамка для укрѣпленія нити; длина нити  $s$  — 10 сантиметр.
- Рис. 3. Отклоненіе нити гальванометра при замыканіи постояннаго тока; 1 миллиметръ отклоненія соответствуетъ току  $3 \cdot 10^{-2}$  амп.; читать справа налѣво.
- Рис. 4. Устройство подвижной части гальванометра.
- Рис. 5. Кривая тока дѣйствія при одиночномъ раздраженіи индукціоннымъ ударомъ. Моментъ раздраженія отмѣченъ тѣнью рычага Пфлюгеровскаго молотка, а также слѣдомъ искры (свѣтлая вертикальная полоска  $a$ ). Сопротивленіе отведеннаго отрѣзка нерва — 18,000 омъ; максимумъ электродвигательной силы тока дѣйствія 0,0008 вольтъ. Продольно-поперечное отведение. Кривая читается справа налѣво.
- Рис. 6. Построеніе двуфазной кривой  $a e c$  изъ однофазной  $a b c$ .

Таблица II.

- Рис. 7. Двуфазная кривая при раздраженіи однимъ индукціоннымъ ударомъ. Эта кривая, а также всѣ слѣдующія читаются слѣва направо. Моментъ раздраженія отмѣченъ рычагомъ.
- Рис. 8 и 9. Однофазныя кривыя; длина отведеннаго къ гальванометру участка нерва равнялась 11 мм (рис. 8) и 20 мм (рис. 9). Темпер.  $19^{\circ}$  С.
- Рис. 10. Кривая тока дѣйствія при очень сильномъ раздражающемъ токъ. Искаженіе кривой вѣтвями индукціоннаго тока, видное при вершинѣ кривой въ  $a$ .
- Рис. 11 и 12. Раздраженіе индукціоннымъ ударомъ восходящаго (рис. 11) и нисходящаго (рис. 12) направленія.
- Рис. 13 и 14. Однофазная и двуфазная кривыя при механическомъ раздраженіи (одиночный ударъ тетаномотора). Время отмѣчено камертовымъ въ 100 дв. колеб.
- Рис. 15. Субмаксимальное раздраженіе. Расстояніе между катушками индукціоннаго аппарата — 72 сант.

Таблица III.

- Рис. 16, 17, 18, 19 и 20. Препараты тотъ же, что въ предыдущемъ опытѣ. Последовательное усиленіе раздраженія. Расстояніе между катушками равнялось 57, 47, 34, 23 и  $2\frac{1}{2}$  сантим.; послѣдняя кривая (рис. 20) искажена вѣтвями индукціоннаго тока.
- Рис. 21, 22, 23 и 24 (табл. IV). Къ вопросу о суммированіи раздраженій: 1) одинъ индукціонный ударъ въ моментъ  $a$  (рис. 21); 2) два удара отъ двухъ катушекъ въ одинъ и тотъ же моментъ (рис. 22); 3) два удара съ промежуткомъ меньшимъ 0,0005 сек. (въ моменты  $a$  и  $b$ , рис. 23); 4) два удара съ промежуткомъ въ 0,0025 сек. Препараты и всѣ прочія условія одинаковы во все время опыта.

Таблица IV.

- Рис. 24. Объясненіе см. выше въ объясн. табл. III.
- Рис. 25, 26 и 27. Къ вопросу о суммированіи раздраженій. Однофазныя кривыя, полученныя отъ нерва лягушки, голодавшей 1 мѣсяць. 1) Одно раздраженіе (рис. 25); 2) два раздраженія съ промежуткомъ въ 0,003 сек. (рис. 26, отмѣчено только второе раздраженіе слѣдомъ искры  $b$ ); 3) два раздраженія съ промежуткомъ въ 0,008 сек.
- Рис. 28. Одиночное раздраженіе нерва охлажденнаго до  $1,5^{\circ}$  С. Препараты и всѣ прочія условія тѣ же, что при опытѣ рис. 8.
- Рис. 29, 30 и 31 (табл. V). Къ вопросу о суммированіи раздраженій. Нервъ при температурѣ  $1,5^{\circ}$  С. Максимальная электродвигательная сила тока дѣйствія (рис. 29) 0,0032 вольтъ; сопротивленіе отведеннаго къ гальванометру участка 30,000 омъ. Одно раздраженіе въ  $a$  (рис. 29); два раздраженія въ  $a$  и  $b$  (рис. 30 и 31). Время отмѣчено камертовымъ въ 100 двойн. кол.

Таблица V.

- Рис. 31. Объясн. см. выше въ объясн. табл. IV.
- Рис. 32 и 33. Тетаническое раздраженіе индукціоннымъ токомъ; прерыватель Нефа давалъ 25 и 50 полныхъ колебаній. Замыкательные и размыкательные удары даютъ каждый разъ новый подъемъ кривой. Нижняя черта на рис. 33 написана отмѣтчикомъ Дебре, вставленнымъ параллельно первичной катушкѣ индукторія.

Рис. 34 и 35. Тетаническое раздражение индукционным током; прерывателями служили камертоны в 100 и 200 двойных колебаний. Время отмечено камертоном в 100 двойн. колеб. Кривая рис. 34 искажена при репродукции; на оригинал замѣтны подъемы кривой какъ при замыкательныхъ, такъ и при размыкательныхъ ударахъ.

Таблицы VI и VII.

- Рис. 36. Тетаническое раздражение нерва. Прерыватель—камертонъ в 500 двойн. колебаний. Начало тетануса. Время отмечено камертономъ в 100 дв. кол.
- Рис. 37 и 38. Продолжение тетануса черезъ 6 и 12 минутъ послѣ начала; прерыватель—камертонъ в 500 дв. к. Время отмечено камерт. в 50 дв. кол.
- Рис. 39. Кратковременное тетанизирование; способъ тетанизования какъ на рис. 36.
- Рис. 40 и 41. Окончание продолжительнаго тетануса. Прерыватель—камертонъ в 500 дв. кол.
- Рис. 42. Тетанусъ послѣ продолжительнаго предшествовавшаго тетанизования. Прочія условия какъ при опытѣ рис. 36.
- Рис. 43. Тетаническое раздражение токами отъ телефона, приводившагося въ движеніе органной трубой.
- Рис. 44. Предохраняющее дѣйствіе кольца Геринга: а) однофазная кривая при раздраженіи однимъ размыкательнымъ ударомъ; б) и в) кольцо Геринга удалено; индукционные удары разныхъ направленій. Увеличеніе микроскопа—100. (См. табл. V).