

Серия докторских диссертаций, допущенных к защите в ИМПЕРАТОРСКОЙ  
Военно-Медицинской Академии в 1903-1904 учебном году.

№ 91.

812.8  
13-12

# О ДВУСТОРОННЕЙ ПРОВОДИМОСТИ НЕРВНОГО ВОЛОКНА.

7-ноя 2012

481

**ПРОВЕРЕНО**

Экспериментально-критическое исследование.

Библиотека Чита 1487  
16291  
12

ДИССЕРТАЦИЯ

на степень доктора медицины

П. Ю. КАУМАНА.

№ 12

Цензорами диссертации, по поручению Конференции, были: академик  
В. М. Бехтеревъ, профессор И. П. Павловъ и приват-доцентъ  
П. Я. Розенбахъ.

Изм. № НАУЧНАЯ БИБЛИОТЕКА  
1-го Харьк. Мед. Института

Перечисл  
1906 г.

С.-ПЕТЕРБУРГЪ.  
Типографія П. П. Солякина. Стр. 12.  
1904.

БИБЛИОТЕКА  
Харьковского  
№ 2300  
МЕДИЦИНСКОГО ИНСТИТУТА  
ХАРЬКОВА

1950

Переучет-60

7 - ноя 2012

Докторскую диссертацию доктора Павла Юрьевича Кауфманъ под заглавием: „О двусторонней проводимости иерного волокна“ печатать разрешается съ тѣмъ, чтобы по отпечатаніи было представлено въ Императорскую Военно-Медицинскую Академію 500 экз. ея (125 экз. диссертации и 300 отдельныхъ оттисковъ краткаго резюме ея (выводовъ) представляются въ Канцелярію Конференціи Академіи, а 375 экз. диссертаций— въ академическую бібліотеку).

С.-Петербургъ, 24 апрѣля 1904 года.

Ученый Секретарь, Ординарный Профессоръ,  
Академикъ А. Данинъ.

ahshj

Посвящается

моей матери.

Поводомъ къ настоящей работѣ послужили изслѣдованія, начатыя еще въ эпоху моего студенчества съ цѣлью провѣрить извѣстные опыты Paul'я Bert'a. Отрицательные результаты, получившіеся при этомъ, и вмѣстѣ съ тѣмъ соображенія теоретическаго характера показали, что эти опыты не могутъ ничего сказать въ пользу проводимости нерва и заставили меня приступить къ изученію другихъ методовъ, предложенныхъ для рѣшенія этого вопроса. О результатахъ одной половины моихъ изслѣдованій было сдѣлано сообщеніе на XI-омъ сѣздѣ врачей и естествоиспытателей. Другая же часть заключаетъ въ себѣ опыты, начатыя въ лабораторіи Hertmann'a въ Königsberg'ѣ, во время моего кратковременнаго пребыванія тамъ, своею большею частью выполненные въ лабораторіи профессора *И. П. Павлова* и законченные въ 1903 году въ лабораторіи профессора *В. М. Бехтерева*.

Считаю для себя приятнымъ долгомъ выразить глубокую благодарность моему учителю, профессору *Ивану Петровичу Павлову*, непосредственному влиянію котораго я обязанъ своимъ физиологическимъ образованіемъ, за тѣ годы, которые я провелъ въ его лабораторіи и за его неизмѣнное ко мнѣ расположеніе. Профессору *Владимиру Михайловичу Бехтереву* приношу мою искреннюю признательность и благодар-

ность за разрѣшеніе производить изслѣдованія въ его лабораторіи и за то участіе, съ которымъ онъ относился ко мнѣ и къ моей работѣ. Профессора *С. Я. Терещина* и доктора *Н. А. Орлова* прошу принять мою сердечную благодарность за указанія въ физическихъ вопросахъ, съ которыми мнѣ неоднократно приходилось обращаться къ нимъ и въ которыхъ они всегда съ полной готовностью, жертвуя своимъ временемъ, давали мнѣ необходимыя разъясненія. Прошу также д-ра *Н. П. Тимуткина* принять искреннюю признательность за разрѣшеніе производить въ его лабораторіи микроскопическія изслѣдованія и за его постоянно дружественное отношеніе ко мнѣ.



## Введеніе.

### Общее значеніе двусторонней проводимости.

Die Frage, ob die Nervenfasern der einen oder der anderen Gattung nur nach einer, oder ob sie nach beiden Richtungen ihrer Axe zugleich fähig seien, das sogenannte Nervenprincip zu leiten, ist eine der wichtigsten, zugleich aber auch der dunkelsten der neueren Nervenphysik.

*Des Bois Reymond's Untersuchungen ü. thier. Electricität, Bd. II, I, S. 370.*

Вопросъ о двусторонней проводимости нервнаго волокна тѣснымъ образомъ связанъ съ представленіемъ о сущности самого нервнаго процесса и является какъ бы первой ступенью къ познанію этой сущности. Всякая теорія, которая беретъ на себя задачу дать представленіе о механизмѣ нервнаго возбужденія, должна по необходимости столкнуться съ вопросомъ, можетъ ли это возбужденіе распространяться по нерву въ обѣ стороны или же только въ одну. Болѣе того, рѣшеніе его обусловило бы самое существованіе той или другой гипотезы, такъ какъ указало бы на характерный признакъ процесса, совершающагося въ нервѣ. Поэтому двусторонняя проводимость, наряду съ закономъ уединеннаго проведенья, необходимой непрерывности и самостоятельной раздражительности вполне справедливо причисляется къ кардинальнымъ свойствамъ нерва.

Проще всего было бы приписать нервному волокну способность проводить только въ одномъ направленіи, но эта

простота, как справедливо замечает *du Bois Reymond* <sup>1)</sup>, только кажущаяся. Действительно, в нормальных условиях, при наличии своеобразных концевых приборов, происходит только одностороннее действие, но, чтобы признать эту односторонность свойственной самому нервному волокну, необходимо сделать сложная допущения. Нerve в таком случае должен обладать особенными приспособлениями, чем-то в родѣ клапанов. Но насколько клапанный аппарат в гидродинамикѣ кровообращения является целесообразным и понятным, настолько же создание подобаго механизма в нервѣ явилось бы недоступным нашему представлению. Не говоря уже о сложности, само его существование с телеологической точки зрѣнія было бы бесполезно, так как одно присутствие концевых аппаратов, воспринимающих раздраженіе и передающих его по принадлежности, обеспечивает постоянство односторонняго действия. Признание же за нервами двусторонней функціи является весьма заманчивым, так как устраняет необходимость в таких сложных механизмах и дает возможность без всяких препятствій объяснять нервный процесс различными формами энергіи. Конечно, всякое упрощеніе в сложнѣйших явлениях животнаго организма является в высшей степени желательным, но только тамъ, гдѣ оно может быть несомнѣнным. Между тѣмъ, тщательное изученіе нерва—этого простаго отростка нервной клеткѣи выясняет все большую и большую сложность его функціи. Не имѣя возможности вдаваться здѣсь в эту обширную область, укажу лишь, хотя бы только на тѣ своеобразная измѣненія, которыя нерв испытываетъ подъ влияніемъ воздѣйствія ядовъ. Одни и тѣ же участки нерва могутъ проявлять различная функціи, обнаруживая торможеніе и т. д. <sup>2)</sup> Поэтому, возможность упрощенія безъ серьезныхъ доказательствъ ничего еще не говоритъ за двустороннюю функцію. Но несомнѣнно, что для успешнаго истолкованія нервнаго процесса, это свойство является необходимымъ.

<sup>1)</sup> Untersuchungen u. s. w. Bd II, S. 574.

<sup>2)</sup> *Введенскій*. Возбужденіе, торможеніе и наркозъ. СПб., 1901.

Действительно, мы видимъ, что задача всякой теоріи состоитъ в томъ, чтобы неизвѣстную натуру возбужденія объяснить тѣмъ или другимъ извѣстнымъ явленіемъ, и все онѣ поэтому стремятся свести нервный процесс на извѣстныя намъ формы энергіи, именно: на механическую, электрическую, химическую. *D'Arsonval* <sup>1)</sup>, напримеръ, думаетъ, что этотъ процесс обусловливается колебаніями в степени поверхностнаго натяженія нервовъ, и нервная волна в сущности является механической. Такое же воззрѣніе высказалъ и *Delboeuf* <sup>2)</sup>. Что касается до непосредственнаго объясненія дѣятельности нерва электричествомъ, то оно имѣетъ теперь только историческій интерес и, по *du Bois Reymond*'у <sup>3)</sup>, было впервые предложено *Hausen*'омъ в половинѣ XVIII вѣка. Объ отождествленіи этихъ двухъ процессовъ не можетъ быть и рѣчи, так какъ уже одна ихъ скорость совершенно различна. Электричество продолжаетъ и теперь входить в теоріи, но уже в качествѣ вспомогательнаго фактора. Такъ, *Schäfer* <sup>4)</sup> полагаетъ, что нервный процесс имѣетъ химическую натуру, но передаетъ его отъ одной молекулы къ другой происходитъ только при помощи развивающагося электричества. Наконецъ, представителемъ ученія о чисто химической природѣ возбужденія является *Hering* <sup>5)</sup> съ его диссимиляціей и ассимиляціей нервнаго вещества.

Кромѣ этихъ гипотезъ были предложены еще многія другія и въ числѣ ихъ весьма сложныя, принимающія смѣшанный физико-химическій характеръ нервнаго возбужденія (*Rosenbach*, *Spenser*, *Wundt* и др.). Но я считаю излишнимъ входить здѣсь в ихъ разсмотрѣніе, такъ какъ мы отнюдь не делаемъ рѣшимаго дѣла въ пользу той или другой, и наша задача лишь указать на ихъ общій характеръ. Правда ихъ на существованіе зависяетъ, конечно, отъ того, насколько

<sup>1)</sup> Archives de physiologie. 1889, p. 460.

<sup>2)</sup> Etudes psychophysiques. 1873. Bruxelles.

<sup>3)</sup> Untersuchungen. Bd. II, 1, S. 211.

<sup>4)</sup> Brain. V. XVI, p. 134.

<sup>5)</sup> E. Hering. Lotos IX. 1883, p. 59. Цитир. по Biedermann'у (Electro-physiologie, S. 723).

успешно онъ могутъ объяснить всѣ нервныя свойства посредствомъ той энергіи, которая принимается за сущность перваго возбужденія. Каждая изъ этихъ теорій болѣе или менѣе удачно справляется съ своей задачей, но ни одна изъ нихъ не можетъ дать указаній, посредствомъ чего эти процессы направлялись бы только въ одну сторону.

Итакъ, если допустить, что нервъ обладаетъ только одно-сторонней проводимостью, то ни одна изъ этихъ теорій не можетъ имѣть мѣста. Въ этомъ случаѣ пришлось бы признать, что, хотя мы и придаемъ извѣстное толкованіе сущности перваго возбужденія, по отношенію его къ пути, по которому оно распространяется, намъ совершенно неизвѣстно. Говоря другими словами, мы также не имѣли бы никакого понятія о механизмѣ работы нерва, какъ это было и до возникновенія любой теоріи. Конечно, дать въ такомъ случаѣ объясненіе нервному процессу становится затруднительнымъ, и, можетъ быть, въ настоящее время придется отъ него отказаться. Но все же такое рѣшеніе было бы чрезвычайно важно, такъ какъ указало на особенныя, совершенно новыя свойства нерва. Возможно также, что механизмъ, который въ настоящее время не можетъ быть нами выясненъ и кажется безполезнымъ, на самомъ же дѣлѣ, при расширеніи нашихъ знаній, окажется прямымъ слѣдствіемъ строенія и функций нерва.

Но значеніе проводимости имѣть не только теоретическій интересъ, а находить себѣ и практическое примѣненіе.

Такъ, къ этой способности нерва прибѣгъ Langley <sup>1)</sup>, что бы объяснить функціи симпатическаго нерва. По его мнѣнію извѣстный рефлексъ на мочевой пузырь, получаемый съ центрального конца *nervi hypogastrici* черезъ *gang. mesen. inf.*, не является въ полномъ смыслѣ слова рефлексомъ, такъ какъ рефлекторная дуга состоитъ только изъ центробѣжныхъ нервовъ. Предположеніе это онъ основываетъ на явленіяхъ перерожденія, которыя доказываютъ, что трофическій центръ этихъ нервовъ находится въ передней рогахъ спинного мозга. Раздраженіе, слѣдовательно, распространяется въ обратномъ на-

правленіи по центробѣжному нерву, потомъ черезъ коллатераль переходить на находящуюся по пути кѣтку и съ нею уже центробѣжно по другому двигательному волокну къ мочевому пузырю. Такое же соотношеніе онъ пытается установить и для другихъ частей симпатической системы. Въ этомъ возрѣвѣнн, которое хотя и не можетъ быть въ настоящее время вполне доказано, видно стремленіе придать способности нерва функционировать въ различныхъ направленіяхъ утилитарное значеніе для организма, освобождая его отъ лишняго количества нервныхъ элементовъ.

Такая же попытка была сдѣлана и по отношенію къ центральной нервной системѣ.

Проф. Вестеревъ обратилъ вниманіе на то, что въ нѣкоторыхъ ея отдѣлахъ протоплазматическіе отростки однихъ кѣтокъ сплетаются съ протоплазматическими отростками другихъ <sup>2)</sup>. Такое соотношеніе заставило его предположить, что посредствомъ этихъ отростковъ возбужденіе передается отъ одной кѣтки къ другой и что, такимъ образомъ, они должны обладать двусторонней проводимостью. Это допущеніе онъ считаетъ весьма важнымъ для выясненія анатомическихъ связей и по этому поводу говоритъ слѣдующее: „только съ предположеніемъ о возможности проведенія въ томъ и другомъ направленіи становится вполне понятнымъ какъ сѣщеніе ихъ другъ съ другомъ, какое мы встрѣчаемъ, напр., въ передней спайкѣ спинного мозга, въ мозжечкѣ и въ корѣ большого мозга, такъ и участіе въ проведеніи апарныхъ кѣтокъ“ <sup>3)</sup>.

Но все изложенное еще не исчерпываетъ полностью значенія, которое имѣетъ вопросъ о двусторонней проводимости. Проблема эта почти съ самаго начала своего возникновенія связывалась съ вопросомъ объ идентичности центростремительныхъ и центробѣжныхъ нервовъ. Конечно, въ настоящее время не можетъ быть и рѣчи объ отождествленіи этихъ двухъ задачъ, такъ какъ весьма ясно, что причина различ-

<sup>1)</sup> Проводяще пути спинного и головного мозга СПб. 1898, II, стр. 289.

<sup>2)</sup> Обзоръ нннзіатрн. 1896. № 1, стр. 22.

<sup>3)</sup> Смъ Anderson'омъ. Journal of Physiology. V. 16, p. 410.

наго дѣйствія тѣхъ и другихъ нервовъ заключается въ кон- цовыхъ приборахъ; но нельзя не признать, что между ними существуетъ известная зависимость.

Рѣшеніе одной изъ нихъ даетъ известныя данныя для выясненія другой. Слѣдуетъ впрочемъ указать, что такая зависимость вѣрна только въ одномъ отношеніи: вопросъ о двусторонней проводимости до известной степени касается идентичности нервовъ, давая для оцѣнки ея новый признакъ сходства или различія, но отнюдь не наоборотъ. Дѣйстви- тельно, если удастся доказать идентичность тѣхъ и другихъ, то этимъ проводимости несколько не разъяснится, такъ какъ нервныя волокна безъ всякаго ущерба для своей нормальной функціи могутъ быть и однопроводящими и двупроводящими. Съ другой же стороны, фактъ односторонней проводимости уже даетъ известный критерій, позволяющій говорить объ ихъ основномъ сходствѣ. Конечно, вопросъ этимъ вполнѣ не исчерпывается, такъ какъ, являясь по существу сходными они тѣмъ не менѣе могутъ функционировать въ различномъ ритмѣ, съ различной силой и т. д. Различная же проводи- мость, наоборотъ, указала бы на ихъ коренное отличие.

Итакъ, если идентичность несколько не разъясняетъ, про- водять ли волокна въ одну сторону или въ обѣ, то проводи- мость въ известномъ случаѣ можетъ способствовать рѣ- шенію вопроса объ идентичности.

Последнее примѣненіе является далеко не лишнимъ, такъ какъ существуетъ цѣлый рядъ фактовъ, которые говорятъ за различіе между центростремительными и центробѣжными нервами. Известно, напримѣръ, что они обнаруживаютъ не- одинаковое отношеніе къ раздражающимъ агентамъ. Такъ, *Eckhard* \*) нашелъ, что вообще химическое раздраженіе на чувствительные нервы дѣйствуетъ слабѣе, чѣмъ на двига- тельные. Это подтвердилъ *Сивенцовъ* †) для нервовъ лягушки и *Grützner* ‡) для нервовъ теплокровныхъ. Поваренная соль,

которая, какъ известно, сильно раздражаетъ двигательные нервы, на центростремительные почти не оказываетъ или ока- зываетъ слабое дѣйствіе. По опытамъ *Grützner'a* съ *Alexan- der'омъ* †) и съ *Groves'омъ* ‡) концентрированный растворъ Na Cl, приложенный къ центральному концу блуждающаго нерва, реагирующаго на крайне слабые токи, не вызываетъ никакого измѣненія дыханія. Правда, *Wertheimer* §) наблюдалъ рефлекторное отдѣленіе слюны, вызванное раздраженіемъ центральнаго конца *lingualis* солью и продолжавшееся все время, пока нервъ лежалъ въ ней. Также онъ видѣлъ повы- шеніе кровяного давленія при раздраженіи солью плечевого нерва. На блуждающемъ нервѣ онъ получалъ, минути черезъ 3, измѣненіе дыханія—значительное замедленіе съ длинными экспираторными остановками. Но результаты его опытовъ не опровергаютъ наблюденій *Grützner'a*, такъ какъ *Wertheimer* употреблялъ соль въ видѣ порошка, тогда какъ *Grützner* бралъ растворъ и прежде тщательно испытывалъ его дѣ- йствіе на двигательные нервы. Совершенно отрицать раздра- жающаго дѣйствія соли, конечно, нельзя уже на основаніи того, что она вызываетъ подавленіе рефлексовъ, но можно только утверждать, что дѣйствіе это различно для двига- тельныхъ и чувствительныхъ нервовъ. Самъ *Wertheimer* даетъ этому многочисленные примѣры: онъ нашелъ, напримѣръ, что растворъ сахара, дѣйствующій на двигательные нервы не возбуждаетъ центральнаго отрѣзка *vagus* и *lingualis*; то же онъ наблюдалъ и относительно концентрированнаго раствора бычьей желчи.

Относительное дѣйствіе другого химическаго раздражи- теля—амміака также высказывались различныя мнѣнія. *Eckhard* и *Kähne* §) отрицали всякое раздражающее дѣйствіе его на двигательные нервы, о которомъ ранѣе говорилъ *Pum- boldt* †). Другіе наблюдатели вообще сходились на томъ, что амміакъ убиваетъ, спорили лишь, съ предварительнымъ ли

\*) *Zeitch. f. ration. Med. N. Folge.* Bd. I, S. 303, 1851.

†) *Ueber die electr. und chem. Reizung. der sensiblen Rückenmarksnern- ven des Frosches.* Graz. 1868.

‡) *Pflüger's Archiv.* Bd. 17, S. 215.

†) *Pflüger's Archiv.* Bd. 17, S. 250.

‡) *Journal of physiology.* V. 14, p. 221.

§) *Archives de physiologie.* 1890, p. 790.

†) *Archiv f. Physiologie.* 1859, S. 213; 1860, S. 315.

§) *Versuche über die gereizte Muskel u. Nervenfasern.* II, S. 171, 1797.

раздраженіем или без него. *Funke* <sup>1)</sup> и *Schelske* <sup>2)</sup> признают слабое раздражающее дѣйствіе газообразнаго амміака на возбужденный уже высушенный нервъ. *Harless* <sup>3)</sup> утверждаетъ, что газообразный амміакъ моментально убиваетъ нервъ и прекращаетъ раздраженіе отъ высыхания (*Köhne* подтвердилъ это). *Abeking* <sup>4)</sup>, который не признавалъ раздражающаго дѣйствія амміака, не признавалъ и мгновеннаго убиванія. Во всякомъ случаѣ, всѣ эти наблюденія показываютъ, что раздражающее дѣйствіе амміака незначительно и что на двигательный нервъ онъ почти не оказываетъ вліянія. Между тѣмъ для центростремительныхъ нервовъ онъ является сильнымъ раздражителемъ. Будучи приложенъ къ центральному концу блуждающаго нерва, онъ вызываетъ сильныя дыхательныя движенія. *Grützner* <sup>5)</sup> подтверждаетъ, что амміакъ изъ всѣхъ щелочей является самымъ сильнымъ раздражителемъ центростремительныхъ нервовъ.

Термическій раздражитель также оказываетъ на разныя категории нервовъ неодинаковое вліяніе. *Grützner* <sup>6)</sup>, дѣйствуя на нервы тешотой, нашелъ, что t° выше 40° не раздражаетъ двигательнаго нерва, тогда какъ на чувствительность вызываетъ сильныя рефлексы.

Наконецъ, при анестезіи между нервами обнаруживается разница—чувствительныя раньше парализуются и поздно восстанавливаются, чѣмъ двигательныя (*Kochs* <sup>7)</sup>).

Слѣдовательно, въ всякихъ сомнѣній, что двигательныя и чувствительныя нервы къ одинаковымъ раздражителямъ относятся совершенно различно. Конечно, сейчасъ возникаетъ вопросъ, чему приписать такое различіе, самому ли

перву или оно указываетъ на особенности соединенныхъ съ нимъ приборовъ, нервной кѣтки и мышечной пластинки.

*Stenonov* <sup>1)</sup> и *Hermann* <sup>2)</sup>, не считая возможнымъ признавать различія въ физиологической дѣятельности нервныхъ стволовъ, объясняютъ отсутствие рефлексовъ тѣмъ, что возбуждаются особая задерживающія волокна.

*Grützner* (Вд. 58, S. 74) справедливо возражаетъ, что и другіе раздражители, какъ, напримеръ, электричество, должны бы также возбуждать тормозящія волокна. Однако, этого при электрическомъ раздраженіи не наблюдается. Поэтому такое объясненіе не только не обобщаетъ дѣйствія раздражителей, но, напротивъ, показываетъ, что тормозящія волокна совершенно различно относятся къ химическимъ и электрическимъ раздражителямъ. Гораздо естественнѣе причину искать въ кодовыхъ аппаратахъ. Различныя раздражители, быть можетъ, вызываютъ возбужденія, различныя по своей силѣ и ритму. *Gad* допускаетъ, что при дѣйствіи амміака ритмъ другой, чѣмъ при замораживаніи нерва, и что центральныя органы приспособлены къ опредѣленному ритму, свойственному въ данномъ случаѣ амміаку. *Grützner* (I. с., S. 75) полагаетъ, что дѣло заключается въ способности нервныхъ центровъ къ суммированію раздраженій при извѣстной ихъ частотѣ. Химическій раздражитель дѣйствуетъ на отдѣльныя волокна не сразу и черезъ неравные промежутки времени, какъ это можно видѣть въ началѣ раздраженія двигательнаго нерва по мышечнымъ сокращеніямъ. Такого аритмическаго раздраженія нервныя центры воспринимать не могутъ или воспринимать съ трудомъ. По мнѣнію *Веденскаго*, все дѣло сводится къ способности концевыхъ снарядовъ съ одной стороны суммировать слабыя возбужденія, съ другой тормозиться сильными и частыми. Двигательныя пластинки по его опытамъ обладаютъ способностью до извѣстной степени угнетаться сильными и частыми возбужденіями <sup>3)</sup>. Угнетеніе же нервныхъ центровъ составляетъ хо-

<sup>1)</sup> Pflüger's Archiv, Bd. 9, S. 417.

<sup>2)</sup> Archiv f. Physiologie, 1860, S. 263.

<sup>3)</sup> Zeitsch. f. ration. Med. XII, S. 63.

<sup>4)</sup> Jênaische Zeit. f. Med. II, S. 256. Цитир. по Герману. II, стр. 145.

<sup>5)</sup> Pflüger's Archiv, Bd. 58, S. 86.

<sup>6)</sup> Pflüger's Archiv, Bd. 17, S. 215.

<sup>7)</sup> Centralbl. f. klin. Med. 1886, Nr. 46 и 51.

<sup>1)</sup> I. с.

<sup>2)</sup> Руководство къ физиолог. II, стр. 149.

<sup>3)</sup> О соотношеніяхъ между раздраженіемъ и возбужденіемъ при тетанусѣ. Спб. 1886.

рошо известный в физиологии факт. Датше, двигательный нерв хорошо реагирует на отдельный индукционный удар (*v. Kries*<sup>1)</sup> и слабо суммирует, тогда как чувствительный не отвечает на одиночное раздражение и обладает высокой способностью суммировать. Эти различия в концевых аппаратах позволяют объяснить и различие в действии раздражителей. Так, поваренная соль, можно думать, вызывает сильное возбуждение, действующее угнетающим образом на нервную клетку; на двигательной же пластинке она вызывает торможение только с большим трудом<sup>2)</sup>. Аммиак дает слабая раздражения, которая суммируется нервной клеткой, чрезвычайно расположенной к этому, и не воспринимается мышечной пластинкой, обладающей слабой способностью суммирования.

Таким образом, различия, наблюдаемая на центробежных и центростремительных нервах, легко можно объяснить, связав их с теми или другими, известными нам свойствами концевых аппаратов. Но возможность объяснения отнюдь еще не означает его достоверности. С этим не трудно согласиться, если обратить внимание на приводимые объяснения. Один автор придает решающее значение ритму, другой силе, и каждое из этих объяснений имеет свой *raison d'être*. Понятно, что они не охватывают вопроса целиком, а останавливаются на одном или нескольких его признаках. Относительно же функций и нервной клетки, и мышечной пластинки следует сознаться, что они далеко еще не выяснены. Кроме того, все эти объяснения, да и многие другие в физиологии, основываются на априорном признании единства первого процесса. Но высказывались и противоположные взгляды, доказывающие разность первых процессов в разных отделах нервной системы<sup>3)</sup>. Поэтому, крайне необходимо, независимо от посто-

<sup>1)</sup> Archiv. f. Physiologie, 1881, S. 66.

<sup>2)</sup> Сенть-Пьер. Изв. Ак. Наук, т. 61, стр. 37, Введенский. Comptes Rendus. 111, p. 984, Kaiser. Zeitsch. f. Biologie. Bd. 28, S. 417.

<sup>3)</sup> Оршанский. Механизм нервных процессов. Спб., 1898, стр. 247.

ронных образований, сравнить отправления их и других волокон. Задача эта представляется весьма трудной, в виду отсутствия ясных признаков деятельного состояния нерва и недостаточного знакомства с механизмом этой деятельности и потребует, конечно, специальных исследований. Но, во всяком случае, рассматриваемое нами свойство нервной волны может пролить некоторый свет и представить известную опору для окончательного решения вопроса об идентичности нервов.

Итак, нельзя не согласиться, что вопрос о двусторонней проводимости имеет фундаментальное значение для нервной физиологии, и становится понятным, почему больше, чем на протяжении полустолетия он привлекал к себе физиологов. Просматривая литературу за истекшие годы, невольно обращаешь внимание, что не было почти ни одного выдающегося физиолога, который бы не уделил ему своего внимания и труда. Объясняется это только его близким отношением к интимным процессам, совершающимся в нерв и стремлением проникнуть в их сущность. Но во то же время нельзя не указать, что этот вопрос принадлежит к числу таких, а priori решение которых не вызвало разногласий. Действительно, до сих пор не существовало факта, который бы противоречил способности нерва к двусторонней функции; равн только ее полная бесполезность в условиях нормальной деятельности. Но, конечно, целесообразность, как понятие субъективное, должно применяться с большою осторожностью и не может приниматься в расчет. Все же известные нам свойства первого волокна вполне совместимы с его двусторонней функцией. Однако, экспериментальное решение является в высшей степени желательным и вместе с тем весьма трудным. История для выяснения этого вопроса было много труда и остроумия для выяснения этого вопроса было затрачено исследователями, но почти все предложенные методы оказались несостоятельными, и в настоящее время интерес к нему упал. Конечно, значение его осталось все таким, как и было раньше, но настоящей необходимости в разрешении не существовало. Но недавно

быть обнаруженъ фактъ, заставляющій вспомнить о почти забытомъ вопросѣ и указывающій на одностороннюю проводимость нервного волокна.

*Du Bois Reymond* <sup>1)</sup>, какъ извѣстно, замѣтилъ, что между обоими поперечными сѣченіями вырѣзаннаго нерва, центральнымъ и периферическимъ, существуетъ электрическая разность, причемъ направленіе тока не всегда бываетъ одинаковымъ; токъ этотъ былъ названъ имъ осевымъ. *L. Frédéricq* <sup>2)</sup> подтвердилъ это и могъ убѣдиться, что нервы теплокровныхъ обнаруживаютъ такое же свойство. Наконецъ, *Mendelssohn* <sup>3)</sup>, по предложенію *du Bois Reymond*'а, предпринялъ изслѣдованіе съ цѣлью рѣшить, существуетъ ли связь между направленіемъ тока и естественной функціей нерва. Какъ въ этой работѣ, такъ и впоследствии <sup>4)</sup>, онъ убѣдился, что эта связь несомнѣнно существуетъ. На нервахъ центростремительныхъ наблюдается нисходящій токъ, а на центробѣжныхъ восходящій. То же самое на электрическихъ нервахъ ската видѣлъ и *du Bois Reymond* <sup>5)</sup>. Постоянное направленіе токъ обнаруживается лишь на нервахъ, состоящихъ исключительно изъ волоконъ, функционирующихъ въ одну сторону. На смѣшанныхъ же стволахъ направленіе его является непостояннымъ въ зависимости, какъ полагаетъ *Mendelssohn*, отъ числа центробѣжныхъ и центростремительныхъ элементовъ. Электродвигательная сила этого тока растетъ съ длиною нервного отрѣзка, а также и съ его толщиной, но безъ строгой пропорциональности. Величина ея, какъ показали опыты, зависитъ отъ токовъ покоя, именно, она представляетъ разность электродвижущихъ силъ экватора нерва съ однимъ концомъ и экватора съ другимъ концомъ. Что касается до направленія, то можно, слѣдовательно, сказать, что конецъ, отъ котораго при физиологической дѣятельности нерва идетъ возбужденіе, всегда болѣе положительнѣе, чѣмъ противоположный.

<sup>1)</sup> Gesammelte Abhandlungen, Bd. II, S. 196.

<sup>2)</sup> Archiv f. Physiologie, 1880, S. 68.

<sup>3)</sup> Archiv f. Physiologie, 1886, S. 381.

<sup>4)</sup> Comp. Rend. V. 103, p. 393; Comp. Rend. de la Soc. de biol. 1886.

<sup>5)</sup> Archiv für Physiologie 1887, S. 196.

Недавно же въ докладѣ французской академіи наукъ *Mendelssohn* <sup>1)</sup> заявилъ, что, по его наблюденіямъ, осевой токъ при раздраженіи нерва обнаруживаетъ измѣненіе, именно, онъ такъ же, какъ и обыкновенный, показываетъ отрицательное колебаніе. Все мыслимая возможности ошибки, по его заявленію, были устранены; конечно, на первомъ планѣ стояли петли тока, которыя по самымъ условіямъ опыта должны были попадать въ гальванометръ. Но при достаточной длинѣ нерва, эти петли, какъ я самъ могъ убѣдиться на мертвыхъ нервахъ, вълѣдствіе высокаго сопротивленія нерва, настолько малы, что гальванометръ съ чувствительностью  $10^{-9}$  ихъ не обваривается. Отрицательное колебаніе продолжается во все время раздраженія, и по окончаніи его магнитъ болѣе или менѣе быстро возвращается въ прежнее положеніе. Все нервы какъ мякотные, такъ и безмякотные, теплокровныхъ даютъ отрицательное колебаніе. Величина его увеличивается съ силой раздраженія, однако безъ прямого соотвѣтствія и представляетъ собою разность отрицательныхъ колебаній демаркаціонныхъ токовъ обоихъ поперечныхъ сѣченій.

Отчего же можетъ происходить описанное явленіе?

Оба поперечныхъ сѣченія нерва имѣютъ отрицательное напряженіе, какъ это видно по явленіямъ демаркаціоннаго тока и его отрицательнаго колебанія. Но, очевидно, отрицательность ихъ неодинаковой величины, и эта разница напряженій служить источникомъ тока. Волна же возбужденія какъ намъ извѣстно, всегда сопровождается электрической волной, такъ какъ всякое возбужденное мѣсто имѣетъ меньшій потенциалъ, чѣмъ покоиле. Если бы она распространялась равномерно къ обоимъ концамъ, то къ каждому принесла бы измѣненіе его электрическаго напряженія. Измѣненіе это на обоихъ концахъ было бы одинаково и поэтому, независимо отъ абсолютнаго значенія каждаго, разность ихъ напряженій должна бы остаться неизмѣнной. Ири томъ безразлично, будетъ ли прибывающая волна положительна или отрицательна. Но относительно электрическихъ свойствъ этой

<sup>1)</sup> Comptes Rendus. V. 129, p. 844.

волны, можно высказаться определеннее. Нам известно, что при раздражении наступает уменьшение тока, но никогда извращение, следовательно возбужденное место нерва положительно по отношению к поперечному сечению. Для появления же отрицательного колебания осевого тока необходимо, чтобы или уменьшилось напряжение того сечения, от которого в нормальных условиях исходит возбуждение или же увеличилось напряжение другого. Эти изменения могут произойти в том случае, если волна возбуждения от места раздражения распространяется только в одну сторону, к одному концу. Следовательно, необходимо предположить, что нерв обладает односторонней проводимостью. Можно было бы объяснить отрицательное колебание и тем, что волна в одну сторону идет с положительным знаком, в другую с отрицательным, т. е. происходит одновременно различное изменение напряжения на обоих концах. Но это предположение было бы слишком произвольным, так как ни что не указывает на такое свойство возбуждения. Напротив, все известные нам факты говорят за его отрицательность, которая, кроме того, является неизбежным следствием нашего представления о возбуждении. Единственное, повидимому, исключение наблюдается *Введенским*<sup>1)</sup> при наркозе нерва в видѣ продормального тока, но зависело, по его мнению, от того, что в участки, соседнем с наркотизированным, наступали более сильные изменения, чем в нем самом.

Но кроме допущения одностороннего действия нервного волокна возможно еще и другое. Можно предположить, что возбуждение в одну сторону, распространяется легче, в другую труднее, иными словами, сопротивление нерва для различного направления возбуждения неодинаково. По существу это будет аналогично абсолютной односторонней проводимости, представляя только меньшую ее степень. При различном сопротивлении нерва волна возбуждения *respond.* электрическая, будет в каждую сторону ослабляться не в одинаковой степени и до каждого конца дойдет волна

<sup>1)</sup> Возбуждение, торможение и т. д., стр. 70.

разного напряжения, что, смотря по месту раздражения, обусловит положительное или отрицательное колебание тока. В работѣ *Mendelsohn'a* мы и встречаем какъ бы указание на это. Онъ наблюдалъ, что на центростремительныхъ нервахъ приближение раздражения къ центральному концу увеличиваетъ отрицательное колебание, а къ периферическому уменьшаетъ, на центробѣжныхъ наоборотъ. Вообще онъ могъ замѣтить, что раздражение около сѣчения увеличиваетъ его отрицательность, но извращения колебания тока онъ не отмѣчаетъ.

Съ физической точки зрѣнія предположеніе о различномъ сопротивленіи, является вполнѣ возможнымъ, такъ какъ физика знаетъ не мало случаевъ подобнаго различія. Если въ Гейслерову трубку вставить рядъ стеклянныхъ воронокъ, обращенныхъ отверстиями въ одну сторону, то по направленію ихъ она хорошо проводитъ токъ и испускаетъ яркій свѣтъ, а при перемены направленія тока сопротивление оказывается большимъ и свѣтъ потухаетъ. Но на нервѣ измененіе величины возбужденія неизбежно повлекло бы за собой появленіе тока дѣйствія постоянного направленія, который бы возникъ вслѣдствіе неравенства фазовыхъ токовъ и который можно было бы обнаружить безъ помощи реотома. Между темъ на нервѣ этого не наблюдается, а если отъ продольной поверхности и получаютъ токи, то очень слабые и несостояннаго направленія. Можно, поэтому, утверждать, что нервная волна, конечно, въ предѣлахъ точности измѣреній, въ противоположность мышечной, не испытываетъ ослабленія. Кроме того, и самъ *Mendelsohn* указываетъ, что длина нерва не вліяетъ на величину отрицательнаго колебанія.

Слѣдовательно, искать причину въ самомъ волокнѣ было бы неправильно. Но причина можетъ находиться на концѣ волокна, въ его сѣченіи. Въ физикѣ мы встречаемъ подобный примѣръ: электролитическій прерыватель Вевеля, состоящій изъ двухъ электродовъ—платиновой иглы и свинцовой пластинки, погруженныхъ въ  $H_2SO_4$ , имѣетъ также различную проводимость. Сопротивленіе не распределено равномерно на всемъ пространствѣ между концами электродовъ, а концентрируется на одномъ изъ нихъ, и, вѣроятно,

зависит от газовой оболочки, выдвляемой при электролизе кислоты. Быть может, в нервѣ каждое сѣчение создает особое сопротивление для прибывающей волны. По своей натурѣ сѣчение не является, такъ сказать, пассивнымъ, но, надо думать, находится въ состояніи особаго возбужденія. Къ такому убѣжденію приводитъ изученіе электрическихъ явленій въ нервѣ: уменьшеніе демаркаціоннаго тока, его возстановленіе при новомъ разрывѣ и т. д. Въ послѣднее время *Введенскому* удалось показать, что переходныя состоянія нерва между нормальной дѣятельностью и смертью—парабозъ, по терминологіи автора, являются активными, и нервъ находится въ состояніи своеобразнаго возбужденія. Также этотъ авторъ смотритъ на поперечное сѣченіе и измѣненіями въ этомъ сѣченіи старается, напримѣръ, объяснить появленіе положительнаго колебанія тока <sup>1)</sup>.

Поэтому мы имѣемъ основаніе предположить, что возбужденіе распространяется по нерву безпрепятственно до его сѣченія; здѣсь же оно какъ бы интерферируетъ съ мѣстнымъ раздраженіемъ, результатомъ чего является на каждомъ концѣ различное измѣненіе электрическаго напряженія. Конечно къ физиологической интерференціи нельзя предъявлять тѣхъ требованій, какъ къ физической, такъ какъ первая имѣетъ дѣло съ чрезвычайно сложнымъ субстратомъ. Указывая поэтому на интерференцію, а только хочу сдѣлать сопоставленіе, но отнюдь не разрѣшить этимъ вопроса. Въ чемъ заключается это взаимодействіе, отчего опредѣленные, въ физиологическомъ смыслѣ, концы, всегда различнымъ образомъ дѣйствуютъ на возбужденіе, пока мы не можемъ сказать. Но вопросъ о способѣ дѣйствія явится уже потомъ, сначала надо выяснитъ, дѣйствительно ли причина этого явленія заключается въ сѣченіи. Необходимо доказать, что нервное волокно безразлично къ направленію возбужденія, что самое простое предположеніе объ одностороннемъ дѣйствіи, которое направляется само собой, неосновательно. На первомъ планѣ, поэтому, должно стоять рѣшеніе вопроса о способности нерва къ двухсторонней функціи.

Заканчивая этотъ обзоръ значенія нервной проводимости, вполнѣ умѣстно спроситъ, не имѣется ли уже достаточно доказательствъ для опредѣленнаго рѣшенія. Доказательствъ дѣйствительно было предложено много, такъ какъ въ прежнее время этотъ вопросъ возбуждалъ живой интересъ. Подробное описаніе и оцѣнка ихъ будутъ сдѣланы въ слѣдующей главѣ. Пока же лишь укажу, что наиболѣе убѣдительныя изъ нихъ относятся исключительно къ центробѣжнымъ нервамъ, что же касается до центростремительныхъ, то относительно ихъ нельзя сказать ничего опредѣленнаго. Уже въ силу одного этого приходится признать, что вопросъ, о двухсторонней проводимости еще далеко не получилъ окончательнаго разрѣшенія. Но и тѣ способы, о которыхъ я упомянулъ, какъ о наиболѣе доказательныхъ, получили со стороны различныхъ авторовъ неодинаковую расцѣнку. Между тѣмъ нельзя не признать, что вопросъ этотъ представляетъ для физиологій значительный интересъ, какъ самостоятельно, такъ и потому, что онъ тѣсно связанъ съ другими важными свойствами нервнаго волокна. Кромѣ того въ физиологій этого волокна, наука стоитъ передъ своими основными вопросами и имѣетъ дѣло съ простѣйшимъ элементомъ организма и потому все, что можетъ способствовать уясненію его интимной дѣятельности, имѣетъ высокое значеніе.

<sup>1)</sup> Л. с., стр. 72.

## Г Л А В А I.

## Краткій исторической очеркъ.

Естественно было бы ожидать, что вопрос о двусторонней проводимости нервного волокна долженъ былъ возникнуть сейчасъ же, какъ только появилось известное научное представление о сущности нервного процесса. Въ настоящее время даже трудно установить, кто впервые выдвинулъ этотъ вопросъ, но, по свидѣтельству *I. Müller'a* <sup>1)</sup>, первымъ, кто пытался разрѣшить его экспериментально, былъ *Schwann*. *Du Bois Reymond*, какъ можно видѣть изъ его словъ, поставленныхъ эпиграфомъ къ этой книгѣ, считалъ вопросъ о проводимости однимъ изъ важнѣйшихъ въ нервной физиологii. Поэтому неудивительно, что первымъ примѣненiемъ открытаго имъ отрицательнаго колебаниа было изслѣдованiе способности нерва къ двусторонней функцii. Конечно, распространение этого колебаниа въ обѣ стороны на сѣдалищномъ нервѣ, служившемъ для обыкновенныхъ опытовъ, не представляло отвѣта на вопросъ, такъ какъ этотъ нервъ состоитъ изъ различныхъ нервовъ, центробѣжныхъ и центростремительныхъ и, въ случаѣ ихъ односторонней проводимости, отрицательное колебание могло бы распространяться въ обѣ стороны по различнымъ элементамъ. Чтобы избѣжать этого и дать опыту съ отрицательнымъ колебаниемъ полную убѣдительность, необходимо было произвести изслѣдованiе на однородныхъ нервахъ. Выборъ *du Bois Reymond'a* остановился на спинномозговыхъ корешкахъ, которые состоятъ, по изслѣдованiямъ *Bell'* и *Magenie*, только изъ центробѣжныхъ или центростремительныхъ волоконъ. Соединяя поперечное сѣченіе и продольную поверхность одного конца съ гальванометромъ, другой онъ раздражалъ электрическимъ токомъ и

наоборотъ. На основанiи изслѣдованiя надъ тѣми и другими корешками, онъ пришелъ къ убѣжденiю, „dass in beiden Faser-gattungen die Innervation sich nach beiden Richtungen und zwar, innerhalb der uns gesteckten Grenzen der Genauigkeit, mit gleicher Leichtigkeit fortpflanze“ (S. 590).

Такимъ образомъ, вопросъ этотъ получилъ экспериментальное разрѣшенiе, но разрѣшенiе это было основано на другомъ явленiи, также весьма сложномъ. Хотя его физиологическая натура была доказана самимъ же *du Bois Reymond'омъ*, но всѣ промежуточные моменты оставались совершенно неизвѣстными. Поэтому, опыты *du Bois Reymond'a*, по мнѣнiю другихъ физиологовъ, не могли считаться вполне убѣдительными. *Hermann* <sup>1)</sup> много лѣтъ спустя высказывалъ желанiе, чтобы были представлены прямая доказательства. Это обстоятельство и вызвало многочисленныя попытки найти болѣе простое разрѣшенiе.

Основанiемъ для большинства изъ нихъ послужили опыты *Schwann'a* <sup>2)</sup>, который, съ цѣлью получить сращенiе разнородныхъ волоконъ, перерѣзалъ у лягушки сѣдалищный нервъ и снова соединялъ перерѣзанные концы. Онъ полагалъ, что если нервныя волокна проводить въ обоихъ направлениахъ, т. е. являются по существу однородными, то въ нервѣ могутъ срастись различныя волокна, и вслѣдствiе этого при раздраженiи заднихъ корешковъ должно получиться сокращенiе мышцъ. Однако, этотъ опытъ не далъ желаемаго результата.

*Bidder* <sup>3)</sup>, думая, что неудача этого опыта у *Schwann'a* и у повторившаго его *Steinrück'a* произошла отъ того, что они избрали дѣло со смѣшаннымъ нервомъ, рѣшилъ срастить нервы двухъ различныхъ функцii. Для этого онъ избралъ *lingualis* и *hypoglossus* собаки, какъ болѣе крупнаго животнаго.

Въ двухъ опытахъ онъ соединилъ центральный конецъ *lingualis* съ периферическимъ *hypoglossus*, а въ шести центральныхъ *hypoglossus* съ периферическимъ *lingualis*. Отъ тѣхъ частей, которая остались не соединенными, онъ отрѣзалъ по

<sup>1)</sup> Руководство, т. II, стр. 13.

<sup>2)</sup> L. c.

<sup>3)</sup> *Müller's* Archiv. 1842, S. 102.

<sup>1)</sup> *Handbuch der Physiologie* Bd. I, S. 334, 1844.

куску около 8 мм. длиною, чтобы помѣшать имъ соединиться со своими концами. Если бы произошло сращеніе, то въ случаѣ двусторонней проводимости, при раздраженіи центрального конца *lingualis* должны бы получиться сокращенія языка, а при раздраженіи периферической части *hyroglossus*'a — ошущеніе. Эти опыты также не дали опредѣленнаго результата, такъ какъ не наступило желаемого сращенія; то оба нерва, то одинъ оказывались соединенными со своими нормальными отбѣсками, то, наконецъ, всё четыре срастались въ одинъ общій рубецъ. Хотя *Bidder* въ нѣсколькихъ случаяхъ наблюдалъ при раздраженіи начальной части *hyroglossus*'a движеніе языка, но въ виду указанныхъ условий, эти сокращенія, по его убѣжденію, не могли ничего доказать.

*Schiff* повторилъ эти опыты <sup>1)</sup>, но, въ тѣхъ трехъ случаяхъ, когда онъ получилъ сращеніе центрального отбѣска *hyroglossus* съ окончаніемъ *lingualis*, онъ при раздраженіи не наблюдалъ никакого движенія. Онъ думалъ, что незначительное число непрерывающихся волоконъ, которое при микроскопическомъ изслѣдованіи было найдено въ нервѣ, есть ничто иное, какъ сосудо-двигательныя волокна, которыя, конечно, неспособны вызвать сокращеніе языка.

*Gluge* и *Thiernesse* <sup>2)</sup> произвели этотъ опытъ въ такой же точно формѣ и также съ отрицательнымъ результатомъ. Одинъ только разъ они при раздраженіи соединенныхъ нервовъ получили сокращеніе языка, но по ихъ мнѣнію, въ этомъ случаѣ нельзя было исключить вѣтвленія тока. На основаніи этихъ опытовъ они сдѣлали заключеніе, что нервы способны проводить возбужденіе только въ одномъ направленіи.

Спустя годъ послѣ этого желаемое сращеніе центрального конца язычного нерва съ отбѣскомъ подъязычного было получено *Philipeaux* и *Vulpian*'омъ <sup>3)</sup>. Раздраженіе *lingualis* давало ясныя сокращенія языка. Опытъ этотъ былъ повторенъ

ими черезъ 3 года съ такимъ же точно успѣхомъ. Результатъ былъ еще болѣе убѣдительнымъ, потому что эти сокращенія получались и при механическомъ раздраженіи нерва.

*Rosenthal* <sup>4)</sup> и *Bidder* <sup>5)</sup>, повторивъ этотъ опытъ, вполне подтвердили результаты, полученныя *Philipeaux* и *Vulpian*'омъ. *Pintschoni* <sup>6)</sup> сдѣлалъ то же самое у лягушки, у которой *lingualis* является чувствительнымъ нервомъ, а *hyroglossus* смѣшаннымъ, и послѣ нѣсколькихъ неудачъ получилъ желаемое сращеніе. Однако, *Gluge* и *Thiernesse* <sup>4)</sup>, повторивъ второй разъ *Bidder*'овскій опытъ снова получили отрицательные результаты.

Но черезъ 10 лѣтъ послѣ своихъ первыхъ опытовъ *Vulpian* <sup>7)</sup> написалъ, что успѣшный результатъ ихъ былъ обязанъ не сращенію нервныхъ волоконъ обоихъ нервовъ, а присутствію въ *lingualis* центробѣжной chord'ы тупраи, которая и соединялась съ мышцами языка. Если же предварительно ее перерѣзать и дать переродиться, то раздраженіе сращенныхъ обычнымъ порядкомъ нервовъ не вызываетъ уже никакого эффекта. Такимъ образомъ, этотъ опытъ закончилъ серію сращеній, показавъ въ концѣ концовъ, что и при успѣшномъ исходѣ они совершенно не могли разрѣшить вопроса о проводимости нерва.

Французскій физиологъ *Paul Bert* пытался разрѣшить эту задачу также путемъ сращенія нервовъ.

Изслѣдованія надъ пересадками живыхъ тканей натолкнули его на мысль воспользоваться такой пересадкой для выясненія вопроса о проводимости нервовъ. Его опыты <sup>8)</sup> состояли въ томъ, что онъ вводилъ крысъ обнаженный кончикъ ея хвоста подъ кожу спины и укрѣплялъ его нѣсколькими швами. Черезъ нѣсколько дней рана застала, и тогда онъ перерѣзалъ петлю, образованную хвостомъ. За этотъ короткий срокъ успѣвало образоваться соединеніе сосудовъ, и отбѣ-

<sup>1)</sup> Centralbl. f. und. Wissen. 1864. S. 449.

<sup>2)</sup> Archiv f. Physiologie. 1865. S. 246.

<sup>3)</sup> Archiv f. Physiologie. 1872. S. 455.

<sup>4)</sup> Gaz. hebdom. 1864, p. 423.

<sup>5)</sup> Archiv de physiologie. 1873, p. 579.

<sup>6)</sup> Comp. Rend. de la soc. de Biol. 1863, p. 179; Journ. de physiol. 1864

p. 53.

<sup>1)</sup> Цит. по *Philipeaux* и *Vulpian*'у, см. ниже.

<sup>2)</sup> Journal de physiologie. 1859, p. 686.

<sup>3)</sup> Comp. Rend. V. 51, p. 363; V. 53, p. 54; Journal de physiologie. 1863 p. 421—474.

ченный конец хвоста, который казался сначала блѣдным и безжизненным, оправлялся. Въ немъ устанавливалось правильное кровообращеніе, и черезъ 2 мѣсяца онъ выросъ—внутренняя часть, подъ кожей, на 40%, свободно висящая на 24%; хотя корень хвоста въ то же время увеличился на цѣлыхъ 80%. Въ первое время послѣ операціи пересаженный хвостъ не обнаруживалъ никакой чувствительности; черезъ 3 мѣсяца появились первые признаки ощущенія, но только черезъ пять мѣсяцевъ чувствительность вернулась вполне, хотя была еще достаточно слаба.

Этотъ опытъ, конечно, не могъ ничего сказать о проводимости нервовъ, онъ только показывалъ, что въ пересаженномъ отрѣзкѣ скоро устанавливается правильное кровообращеніе и появляется исчезнувшая послѣ операціи чувствительность. Восстановленіе чувствительности происходитъ вслѣдствіе вращанія въ отрѣзокъ хвоста нервовъ спины; нервы же отрѣзка, отдѣленные отъ ихъ центра, перерождаются. На это указываетъ и продолжительный срокъ, черезъ который появляется чувствительность и, наконецъ, то обстоятельство, что въ первое время по восстановленіи послѣдней крыса относитъ раздраженіе къ спинѣ и только потомъ она научается правильно распознавать мѣсто раздраженія.

Но черезъ 14 лѣтъ *P. Bert* описалъ уже такую форму опыта, на основаніи которой онъ рѣшился судить о проводимости нерва<sup>1)</sup>. Для опыта опять служили крысы и описаннымъ способомъ имъ вводился подъ кожу спины кончикъ хвоста. Перерѣзка хвоста была произведена только черезъ 8 мѣсяцевъ, и при этомъ отрѣзокъ обнаружилъ явственную чувствительность: при сдавленіи его пинцетомъ крыса кричала и старалась убѣжать. Здѣсь, по мнѣнію *Bert*'а произошло сращеніе чувствительныхъ нервовъ спины и хвоста, и поэтому въ послѣднемъ возбужденіе распространялось въ обратномъ нормальному направленію. Но эта чувствительность оказывалась мимолетной и черезъ нѣсколько дней совершенно исчезала съ тѣмъ, чтобы появиться, какъ и при обычныхъ условіяхъ, черезъ 5—6 мѣсяцевъ. Микроскопическое изслѣ-

дованіе, произведенное *Rancvier*'омъ, обнаружило въ нервахъ явленія перерожденія. Происходить все это, по мнѣнію *Paul Bert*'а, слѣдующимъ образомъ: чувствительные нервы хвоста раненные при сниманіи кожи, соединяются съ чувствительными нервами спины. Черезъ извѣстное время нервный рубецъ дѣлается способнымъ передавать „les ébranlements de nature insouffrable“, которыя возбуждаются въ нервѣ раздраженіемъ. Но не происходитъ полного слиянія нервной ткани, на что требуется большее время, и потому, послѣ перерѣзки хвостовые нервы, отдѣленные отъ нервныхъ клѣтокъ, начинаютъ дегенерироваться. Все это указываетъ, по его мнѣнію, особая свойства центровъ.

Объ опытахъ *Paul Bert*'а однимъ *Hermann*'омъ было высказано теоретическое сужденіе, и только спустя 10 лѣтъ они были повторены *Kochs*'омъ<sup>1)</sup>. Онъ могъ убѣдиться, что удержать долгое время хвостъ приращеннымъ къ спинѣ, представляетъ трудную задачу, такъ какъ, вслѣдствіе эластичности хвоста и сокращенія мышцъ, кожа спины вытягивается въ мѣшокъ и, наконецъ, образовавшійся рубецъ разрывается. Наибольший срокъ, въ теченіе котораго ему удалось выдержать молодую крысу съ непрерыванной петлей было 2 $\frac{1}{2}$  мѣсяца. Когда черезъ 18 дней у крысы была сдѣлана перерѣзка, то изъ отрѣзаннаго конца текла темная кровь непрерывной струей, и конецъ его уже черезъ 2 дня омертвѣлъ на протяженіи 1,5 см. (длина всего отрѣзка была 5 см.). Въ виду этого была сдѣлана ампутація на 1 см. выше границы омертвѣнія, но оставшіяся кусокъ, изъ котораго вытекала свѣтлая кровь, черезъ 2 дня былъ отгрызенъ самой крысой. Съ той же части, которая была приращена къ спинѣ, въ теченіе 2-хъ мѣсяцевъ, слущивалась кожа, сама она уменьшалась, и черезъ 3 мѣсяца позвонки подверглись полному расасыванію. У другихъ крысъ, которыя были продемонстрированы авторомъ въ нижнерейнскомъ обществѣ врачей и естествоиспытателей и у которыхъ перерѣзка хвоста была произведена черезъ 5 недѣль, черезъ 6 мѣсяцевъ не оказа-

<sup>1)</sup> Comptes Rendus. V. 74, p. 173.

<sup>1)</sup> Biologisches Centralbl. 1887, S. 523.

дось никакого признака чувствительности, и пересаженные части не только не росли, как утверждал *Bert*, но все уменьшались и, наконец, совершенно расосались. Опыт, произведенный над молодой кошкой, не привел ни къ каким результатам.

Нервы въ хвостѣ крысы проходятъ въ глубинѣ рядомъ съ артеріями и къ кожѣ отдають только короткія вѣтви. Чтобы выяснитъ это, *Kochs* сдѣлалъ на хвостѣ кольцообразныя вырѣзки кожи шириною въ 2—3 мм., на разстояніи 1—2 см. одна отъ другой. Всѣ образованные такимъ образомъ, островки обнаруживали явственную чувствительность, а промежутки между ними очень скоро заросли. Для выясненія же вопроса, могутъ ли нервы вросли въ новыя мѣста, онъ на протяженіи  $\frac{1}{2}$  всего хвоста вынулъ его хрящевую часть, а кожу сложилъ пополамъ, и периферическій конецъ ея пришилъ къ центральному углу раны. Следовательно, одна часть кожи находилась въ нормальномъ положеніи, другая же была перевернута. Черезъ 2 мѣсяца это кожное продолженіе хвоста уменьшилось на  $\frac{1}{2}$  своей длины, но затѣмъ обнаружилась разница между нормальной и перевернутой частью; первая не измѣнилась, тогда какъ вторая сморщилась и хвостъ принялъ кольцообразный видъ. Черезъ 8 мѣсяцевъ нормальная половина была отчасти чувствительна, а перевернутая не обнаруживала никакого ощущенія.

Наконецъ, онъ пригибалъ кончикъ хвоста къ основанію и приращивалъ къ тому мѣсту, гдѣ проходятъ нервъ и артерія. Перерѣзка производилась не ножомъ, а постепеннымъ перетягиваніемъ тонкой проволокой въ теченіе 8 дней. Чувствительность исчезла уже въ первые дни перетягиванія. Черезъ 3 дня хвосты сдѣлались цаногичными и крысы ихъ отъѣли, не смотря на сильное кровотеченіе. Вообще отъѣданіе крысами своихъ пересаженныхъ хвостовъ составляло обычное явленіе, съ которымъ приходилось бороться автору, и указывало, конечно, на полную ихъ нечувствительность.

На основаніи своихъ опытовъ *Kochs* приходитъ къ убѣжденію, что въ пересаженныхъ хвостахъ кровообращеніе устанавливается только съ большимъ трудомъ, между тѣмъ

какъ, судя по описанію *Bert*'а, это должно происходить быстро (1 недѣля); *Kochs* же и черезъ 2 $\frac{1}{2}$  мѣсяца не могъ получить полного приживленія. Точно также всегда развивалась атрофія отрѣзка, и ни разу не наблюдалось его выроста. Даже уже приросшая кожа не находится въ нормальныхъ условіяхъ, на что указываетъ ея шелушеніе. *Kochs* вообще сомнѣвается, чтобы возможно было продержатъ крысу съ хвостовой петлей въ теченіе 8 мѣсяцевъ, по неизбежнымъ чисто механическимъ условіямъ. Возрожденія чувствительности онъ также никогда не наблюдалъ, и потому думаетъ, что образованіе новыхъ нервныхъ путей не такъ легко, какъ это считалъ *P. Bert*. Основываясь на своихъ многочисленныхъ опытахъ (болѣе 30 приживленій и болѣе 8 мѣсяцевъ наблюденія) онъ позволяетъ себѣ высказать, что «das wird wohl genügen die bekannten, um nicht zu sagen berühten Versuche, *P. Bert*'s aus der Litteratur verschwinden zu lassen».

Я самъ произвелъ около десятка приживленій хвоста и могъ убѣдиться, что дѣйствительно его сильно затрудняетъ мышечная тяга. Мнѣ удавалось ее ослабить, перекручивая немного хвостъ и пришивая его сбоку спины или подѣрзая сухожилия разгибательныхъ мышцъ. Въ тѣхъ случаяхъ, когда приживленіе удавалось, черезъ 2 недѣли отрѣзокъ хвоста не обнаруживалъ ни малѣйшей чувствительности и вскорѣ отрезался самою крысой. Кусокъ, оставшійся подъ кожей спины, черезъ нѣсколько мѣсяцевъ совершенно расасывался.

Но и по существу дѣла опыты *Bert*'а ничего не могли бы доказать, такъ какъ можно съ полнымъ правомъ возразить, что срались нервы не чувствительные съ чувствительными, а двигательные съ чувствительными. *Hermann* относительно этихъ опытовъ, высказалъ предположеніе, что при сдавливаніи хвоста пинцетомъ можно было получить раздраженіе вросшихъ въ рану нервовъ спины. Наконецъ, въ высшей степени невѣроятнымъ кажется установленіе такой функциональной связи, которая черезъ нѣсколько дней исчезаетъ. Самъ *Bert* объясняетъ эту мимолетную чувствительность слѣдующимъ образомъ: «les relations avec les centres nerveux percepteurs d'où résulte la sensation s'établissement plus aisément que celles avec les centres ganglionnaires trophiques, qui maintiennent l'intégrité de

structure des nerves de sensibilité». Конечно, въ настоящее время это объясненіе не можетъ быть ни въ какомъ случаѣ принято во вниманіе, и потому уже по теоретическимъ соображеніямъ самый фактъ этой чувствительности является въ высшей степени сомнительнымъ.

Итакъ, всѣ попытки разрѣшить проблему двусторонней проводимости посредствомъ сращенія двигательныхъ и чувствительныхъ нервовъ не привели къ желаемому результату. Конечно, со времени установленія *Waller'*омъ закона перерожденія нервовъ, не можетъ быть и рѣчи о непосредственномъ соединеніи волоконъ въ вершиномъ рубцѣ, но тѣмъ не менѣе эти опыты могли бы дать цѣнные результаты, если бы получилось вращеніе новообразованныхъ волоконъ центробремительнаго нерва въ периферическій отрѣзокъ центробъязнаго. Весьма понятно, что это соединеніе при жизни животнаго ничѣмъ бы не обнаружилось, такъ какъ на эти волокна имдулся съ двигательныхъ клѣтокъ не могли бы передаваться. Но при искусственномъ раздраженіи во время физиологическаго опыта сокращенія мышцъ свидѣтельствовали бы о двусторонней проводимости нервныхъ волоконъ. Что касается до соединенія центральнаго конца двигательнаго нерва съ окончаніемъ чувствительнаго, то этотъ видъ опыта даже при полной успѣшности не привелъ бы ни къ какому результату. Благодаря изслѣдованіямъ *Bernstein'a* <sup>1)</sup>, подтвержденнымъ другими экспериментаторами, извѣстно что съ двигательныхъ клѣтокъ возбужденіе не можетъ передаваться на центробремительныя волокна. Поэтому, если бы двигательныя волокна образовали чувствительныя нервныя окончанія, то этотъ фактъ ни при жизни животнаго, ни при опытѣ не могъ ничѣмъ обнаружиться. Но чтобы быть вполне доказательнымъ даже для центробремительныхъ нервовъ методъ сращенія долженъ былъ бы имѣть дѣло съ совершенно однородными нервами, въ противномъ же случаѣ всегда могутъ получиться такіе результаты, какъ у *Philipaux* и *Vulpian'a*. Найти же вполне

однородные нервы невозможно, потому что всѣ они, какъ мы вскорѣ убѣдились, являются до извѣстной степени смѣшанными. Кромѣ того, способность нервовъ образовывать чуждые ихъ натурѣ концевые аппараты уже a priori кажется сомнительной. Опыты же *Vulpian'a* съ перерѣзкой chorda tympani экспериментальнымъ путемъ указываютъ на невозможность такого новообразованія.

Когда многолѣтніе опыты со сращеніемъ нервовъ показали непригодность этого способа къ рѣшенію вопроса о проводимости, то вниманіе изслѣдователей было обращено на нервныя окончанія. Идея опытовъ надъ ними и выполненія ихъ принадлежитъ *Kühne* <sup>2)</sup>. Онъ вырѣзывалъ у лягушки портняжную мышцу и погружалъ ея конецъ въ масло, нагрѣтое до 40°, при этомъ мышечныя волокна подвергались околеченію, тогда какъ и рвныя еще сохраняли свою возбудимость. Разрѣзы околеченной части ножницами вызвали сокращенія всей мышцы. Основываясь на изслѣдованіяхъ *Brücke* и *Müller'a*, которые показали, что нервное волокно, вступая въ мышцу, дѣлится на многочисленныя вѣточки, *Kühne* полагаетъ, что въ этомъ опытѣ раздраженіе нервной вѣтви, находящейся въ убитой части мышцы, доходитъ до ея соединенія съ общимъ стволомъ, а отсюда передается на другія вѣтви. Такимъ образомъ, по этой вѣтви возбужденіе распространяется въ обратномъ направленіи. Другая форма опыта еще болѣе подтверждала это предположеніе: *Kühne* продольно расщеплялъ конецъ мышцы на два лоскута и при раздраженіи одного получалось сокращеніе другого, очевидно, при посредствѣ вилки, составленной изъ нервныхъ вѣточекъ въ обоихъ лоскутахъ.

Спустя 20 лѣтъ этотъ видъ опыта, но уже надъ другимъ объектомъ, былъ произведенъ *Бабунинымъ* <sup>3)</sup>. У электрическаго сома (*malapterurus electricus*) его электрическій органъ иннервируется однимъ только нервнымъ волокномъ гигантской толщины, получающимъ начало отъ такой же гигантской нервной клѣтки, лежащей между 2-мъ и 3-мъ позвонкомъ. Это волокно, входя въ органъ, дѣлится на многочи-

<sup>1)</sup> Pflüger's Archiv. Bd. 73 S. 374.

<sup>2)</sup> Archiv. f. Physiologie. 1850. S. 595.

<sup>3)</sup> Archiv f. Physiologie. 1877, S. 250.

сленныя вѣтви, которыя имѣютъ значительную длину и толщину. *Babuzina* перерѣзала оду изъ крупныхъ вѣтвей и, раздражая механически ея центральный конецъ, получала разрядъ органа такой же силы, какъ и при раздраженіи периферической части нерва, оставшейся въ связи съ органомъ. Эготы опыты, при которомъ всѣ объекты являются макроскопическими, онъ считаетъ гораздо болѣе убѣдительнымъ, чѣмъ опытъ съ sartorius'омъ, гдѣ, вслѣдствіе микроскопичности нервныхъ окончаній, можно сдѣлать заключеніе только путемъ умозаключенія. Черезъ нѣсколько лѣтъ эготы опытъ съ такимъ же успѣхомъ былъ повторенъ *Manthey*'емъ<sup>1)</sup>.

Вскорѣ послѣ этого *Kühne* опубликовалъ новую работу посвященную этому вопросу<sup>2)</sup>. Въ этой работѣ онъ уже основывался не на общихъ явленіяхъ развѣтвленія нервныхъ волоконъ, а на специальныхъ изслѣдованіяхъ относительно ихъ хода, произведенныхъ *Mays*'омъ<sup>3)</sup>. Свои опыты *Kühne* перенесъ и на другія мышцы (cutaneus pectoris и gracilis). На этихъ мышцахъ онъ дѣлалъ надрѣзы въ разныхъ направленіяхъ и получалъ, такимъ образомъ, различныя формы лоскуты, которые заключали въ себѣ изолированныя нервныя вѣточки. Удобнѣе всего была грудная мышца, въ которой ходъ нервныхъ волоконъ лучше изученъ, и вообще она давала болѣе постоянные результаты, чѣмъ sartorius. Раздраженіе одного лоскута вызывало сокращеніе другого; раздраженіе примѣнялось въ формѣ механической, химической и электрической. Петли тока исключались тѣмъ, что примѣнялись слабыя электрическіе токи. Чтобы вообще устранить возраженіе о прямой передачѣ раздраженія, соответствующій опытъ производится и на кураризованной мышцѣ. При этомъ получались только легкія вздрагиванія волоконъ, которыя составляли непосредственное продолженіе волоконъ лоскута. Вообще же при опытахъ лоскуты вырѣзались такъ, чтобы между ними не было общихъ мышечныхъ элементовъ. Наконецъ, *Kühne* удалось изолировать отдѣльную нервную вѣточку и непосредственно

<sup>1)</sup> Sitzungsberichte der k. preuss. Akad. der Wissen. zu Berlin. 1882, S. 477.

<sup>2)</sup> Zeitsch. f. Biologie. Bd. 22 (4), S. 305

<sup>3)</sup> *ib.*, Bd. 20, S. 449.

ее раздражать. Опытъ эготы получилъ отъ самого автора названіе Zipfelversuch и, по его мнѣнію, свободенъ отъ всякихъ возраженій. При этомъ онъ думаетъ, что эта форма опыта съ нервными окончаніями по своей доступности превосходитъ опытъ *Babuzina* на электрическихъ рыбахъ.

Итакъ, въ этомъ способѣ указателемъ возбужденія нерва служить его нормальный аппаратъ—мышечное волокно. Поэтому нельзя не признать, что онъ подкупаетъ своей простотой и естественностью и, казалося бы, что лучшаго нельзя и желать. Но простота эта является лишь кажущейся. Дѣло въ томъ, что здѣсь приходится имѣть дѣло съ двумя раздраженными образованіями—нервомъ и мышечнымъ волокномъ, и чтобы сдѣлать заключеніе о дѣятельности перваго, надо исключить передачу возбужденія черезъ второе, что въ виду разбѣговъ препарата довольно затруднительно. *Du Bois Reymond* находить, что вообще было бы весьма трудно доказать слѣды такого перехода, въ томъ случаѣ, если онъ дѣйствительно существуетъ<sup>4)</sup>. И потому нельзя не согласиться со слѣдующими словами *Kochs*'а: „Wenn aber bedenkt ist, dass es sich nur um eine Nervengabel in einem Muskel handelt, so wird es doch gewagt sein, aus dieser Reizübertragung auf so kurzer Strecke in einem Gewebe, welches selbst Reize sehr gut nach allen Richtungen fortpflanzt, auf das doppelsinnige Leitungsvermögen der Nerven überhaupt zu schliessen“. Правда, *Kühne* обратилъ на это вниманіе и предпринялъ контрольные опыты, но все же нельзя не признать, что они мало убѣдительны, тѣмъ болѣе, что результатъ Zipfelversuch'a не всегда бываетъ удачнымъ и съ груднымъ мускуломъ, а съ sartorius'омъ, по признанію самого автора, удается еще рѣже. Что же касается до отпрепаровыванія и раздраженія электрическимъ токомъ отдѣльной вѣточки, то, конечно, это, въ виду легкой возможности повредить столь нѣжный препаратъ и въ виду вѣтвленія тока, является еще менѣе убѣдительнымъ.

Весьма понятно, что къ опыту *Babuzina*, въ силу макроскопическихъ разбѣговъ перваго волокна, не примѣнимы эти соображенія и въ этомъ отношеніи онъ безусловно пре-

<sup>4)</sup> Gesamm. Abhandl. Bd. II, S. 733.

восходить *Zweizipfelversuch*. Вообще же эта форма опыта могла бы быть вполне доказательна только в том случае, если бы осевой цилиндр был вполне гомогенным, но известно, что он состоит из цѣлага ряда нервныхъ фибриллъ. Если фибриллы также дѣлятся тамъ, гдѣ дѣлится и волокно, то это дѣление подтвердило бы доказательность этихъ опытовъ. Но оно до сихъ поръ не могло быть доказано съ полной очевидностью.

Конечно, возможно, что возбужденіе съ одной фибриллы передается на другую, но утверждать это нельзя, такъ какъ ихъ отправленія намъ совершенно неизвѣстны. Наконецъ, намъ также неизвѣстенъ ихъ ходъ, быть можетъ, онѣ образуютъ петли, по волокнамъ которыхъ возбужденіе переходитъ въ другую нервную вѣтвь, но уже въ обычномъ направленіи. Итакъ, нельзя не признать, что опыты надъ нервными развѣтвленіями и въ практическомъ и въ теоретическомъ отношеніи являются весьма сложными. Наконецъ, если даже допустить, что онъ вполне доказателенъ, то все же онъ относится исключительно къ центробѣжнымъ нервамъ и ничего не можетъ сказать о центростремительныхъ. Поэтому, нельзя не признать, что единственнымъ методомъ, приложимымъ къ обоимъ родамъ нервовъ, является указанное *du Bois Reymond*'омъ, распространеніе отрицательнаго колебанія по нервному волокну. Но, не касаясь сложности этого явленія, о чемъ будетъ рѣчь ниже, для его доказательности необходима физиологическая однородность нерва. Съ этой цѣлью *du Bois Reymond* и призвалъ изслѣдованіе надъ спинномозговыми корешками, такъ какъ по закону *Bell*'я и *Magendie* они состоятъ только изъ однородныхъ элементовъ. Но въ настоящее время извѣстенъ цѣлый рядъ наблюденій, позволяющихъ усомниться въ его необходимости.

*Brown-Sequard* <sup>1)</sup> наблюдать, что у теплокровныхъ послѣ перерѣзки заднихъ корешковъ наступаетъ повышеніе <sup>2)</sup> и расширеніе сосудовъ въ тѣхъ органахъ, которые иннервируются черезъ соотвѣтствующіе корешки. *Stricker* <sup>2)</sup> же при

механическомъ и электрическомъ раздраженіи периферическаго конца заднихъ корешковъ въ области начала сѣдлащнаго нерва наблюдалъ, при извѣстныхъ условіяхъ, явное повышеніе <sup>1)</sup> въ задней конечности. На основаніи этихъ опытовъ онъ также пришелъ къ заключенію, что въ заднихъ корешкахъ содержится центробѣжные элементы изъ категоріи сосудорасширителей. Но его заявленіе большею частью физиологовъ не было принято. *Vulpian* <sup>1)</sup> и *Cossy*, повторивъ опыты *Stricker*'а при тождественныхъ условіяхъ, не могли получить быстрого повышенія температуры, указанного имъ, и пришли къ убѣжденію, что это явленіе не достаточно еще выяснено. Но на него уже было обращено вниманіе и *Dastre* и *Moral*, когда имъ удалось показать сосудорасширяющее дѣйствіе шейногрудной части симпатическаго нерва, рѣшили изслѣдовать, черезъ какие корешки онъ получаетъ эти волокна. На основаніи непосредственно видимаго расширенія сосудовъ они остановились на переднихъ корешкахъ; раздраженіе же заднихъ не давало видимаго эффекта. На основаніи этого они не рѣшились признать за задними корешками сосудодвигательной функціи, тѣмъ болѣе, что она бы противорѣчила „une des lois réputées les mieux établis de la physiologie du système nerveux“.

Но мнѣніе, высказанное *Stricker*'омъ, было подтверждено *Gärtner*'омъ <sup>2)</sup>. Онъ указалъ, что для успѣшности этихъ опытовъ должны быть приняты слѣдующія предосторожности: удаленъ спинной мозгъ и предварительно охлаждены заднія лапки. Кромѣ того необходимо экспериментировать съ молодыми животными и раздражать прерывистымъ гальваническимъ токомъ, такъ какъ индукціонные токи, по его мнѣнію, не дѣйствуютъ на сосудорасширителей. При этомъ *Gärtner* указалъ на недоразумѣніе, которое, быть можетъ, привело къ разногласію. Дѣло въ томъ, что у человѣка вѣтъ поясничныхъ корешковъ, у собаки же семь, и изъ нихъ только два входятъ въ составъ сѣдлащнаго нерва. Поэтому, раздражая 4-й и 5-й, нельзя получить эффекта на задней

<sup>1)</sup> Gaz. med. de Paris. 1856, № 16, 17, 23.

<sup>2)</sup> Wiener medic. Jahrbücher. 1877.

<sup>1)</sup> Archiv de physiologie. 1876.

<sup>2)</sup> Wien. klin. Wochenschrift. 1889, II, S. 980.

кочности. Самъ же онъ изъ 19 опытовъ только въ 7-ми имѣлъ неудачу. Еще ранѣе (1886 г.) *Vonniaggi* изъ 12 опытовъ <sup>1)</sup> въ 10-ти получили положительныя результаты.

Въ 1892 г. *Morat* <sup>2)</sup> предпринялъ специальное изслѣдованіе этого вопроса. Полагая, что измѣненіе температуры не можетъ еще служить безусловнымъ доказательствомъ дѣйствія сосудорасширителей, какъ потому, что самъ термометръ достаточно инертенъ, такъ и оттого, что измѣненіе <sup>3)</sup> зависитъ не только отъ состоянія сосудовъ конечности, но и отъ окружающей среды, онъ рѣшилъ судить о ихъ дѣйствіи только на основаніи доступнаго глазу расширенія сосудовъ и измѣненія въ силу этого окраски органа.

Для опытовъ онъ употреблялъ животныхъ различныхъ возрастовъ и убѣдился, что молодыя животныя болѣе подходятъ на старыхъ эффектъ не бываетъ столь очевиднымъ. Для раздраженія онъ употреблялъ гальваническій и индукціонный токи. Оба они вполне пригодны при 4—20 прерывахъ въ секунду. При этомъ онъ вполне убѣдился, что „l'excitation centrifuge de certaines des racines posterieurs lombo-sacrées détermine bien réellement de la dilatation vasculaire primitive, directe et limitée aux régions qui correspondent au territoire de distribution de ces nerfs (p. 695). По всемъ своимъ признакамъ: продолжительности, фазамъ возрастанія и убыванія, оно вполне соответствуетъ тому, что происходитъ при раздраженіи симпатическаго нерва въ поясничной области. Все эти явленія получаютъ не только у собакъ, но и у кошекъ.

Вскорѣ *Steinach* <sup>4)</sup> представилъ еще болѣе вѣское доказательство въ пользу смѣшаннаго состава корешковъ. Раздражая задніе корешки у лягушки, онъ получалъ сокращенія мочевого пузыря и кишекъ; онъ установилъ при этомъ, какимъ изъ спинномозговыхъ корешковъ иннервируется соответствующій отдѣлъ пищеварительнаго тракта. Сокращенія эти получались не только при непосредственномъ раздраженіи периферическаго отрѣзка задняго корешка, но рефлекторно при раздраженіи его центрального конца, причемъ

механическое раздраженіе давало тотъ же эффектъ, какъ и электрическое.

Смѣшанный составъ корешковъ былъ установленъ не только на основаніи физиологическихъ данныхъ, но и анатомическимъ путемъ. *V. Lenhossek* <sup>1)</sup> на куриномъ зародышѣ видѣлъ, что кѣтки переднихъ роговъ посылаютъ волокна въ задніе корешки, и эти волокна проходятъ черезъ кѣтки спинныхъ узловъ, не вступая съ ними въ соединеніе. *Vejas* и *Joseph* <sup>2)</sup> подтвердили его наблюденіе. *Sherrington* <sup>3)</sup> вырѣзая у кошки спинные узлы и, черезъ 33 дня, изслѣдуя задніе корешки, видѣлъ, что осталось известное количество нерожденныхъ волоконъ; черезъ 42 дня количество нерожденныхъ волоконъ еще болѣе увеличилось. На основаніи этого *Sherrington* заключилъ, что эти волокна представляютъ собою регенерирующіеся элементы. Если бы его мнѣніе было и справедливо, то во всякомъ случаѣ самъ фактъ все таки указалъ, что въ задніе корешки врастаютъ волокна изъ спиннаго мозга. Наконецъ, неопровержимымъ образомъ смѣшанный составъ корешковъ доказали *Morat* и *Bonne* <sup>4)</sup>. Они перерѣзали у собакъ 6-ой и 7-ой поясничные и 1-ый крестцовый позвонки и, изслѣдуя ихъ черезъ 8, 30, 42, 64, 80 и 106 дней, нашли, что въ центральномъ концѣ среди большого количества нерожденныхъ волоконъ всегда содержится небольшое количество нерожденныхъ, въ периферическомъ, конечно, наоборотъ.

Однако, не одни только задніе корешки оказались неоднородными, но и другіе нервы, считавшіеся совершенно однородными, обнаружили такое же свойство. Такъ, уже давно *Kühne* и *Steiner* <sup>5)</sup> нашли, что въ составъ зрительнаго нерва входятъ сосудодвигательныя волокна. *Engelmann* же <sup>6)</sup> показалъ, что въ этомъ нервѣ содержатся центробѣжныя волокна, оканчивающіяся въ слѣпчатой оболочкѣ глаза. Нако-

<sup>1)</sup> Anat. Anzeig. V., 1890.

<sup>2)</sup> Archiv. f. Physiologie. 1887. S. 296.

<sup>3)</sup> Цит. по *Joseph*'у.

<sup>4)</sup> Comptes Rendus. V. 125, p. 126.

<sup>5)</sup> *Kühne*, l. c.

<sup>6)</sup> *Ibidem*.

<sup>1)</sup> Atti de la R. Accad. med. di Roma. 1886—87, Ser. II, V, III.

<sup>2)</sup> Archiv de Physiologie. 1892, p. 687.

<sup>3)</sup> Pflüger's Arch. Bd. 60, S. 593.

нецъ, недавно Эллисонъ <sup>1)</sup> пришелъ къ заключенію, что orbis содержитъ большое количество центробѣжныхъ элементовъ, присоединяющихся изъ симпатическаго нерва вслѣдствіе анастомоза въ sin. cavern., и столько же или еще большее число изъ цилиарнаго узла. По Manakow<sup>2)</sup>, въ зрительный нервъ также входятъ центробѣжныя волокна изъ четверохолмія.

Такимъ образомъ, матеріалъ, надъ которымъ *du Bois Reymond* произвелъ свои изслѣдованія, оказался неудовлетворительнымъ, и могли имѣть значеніе только его опыты на переднихъ корешкахъ, относительно смѣшаннаго состава которыхъ нѣтъ прямыхъ доказательствъ. Но кромѣ изслѣдованія корешковъ и зрительнаго нерва рыбъ, *du Bois Reymond* пользовался случаемъ, когда въ Берлинѣ была живая электрическій скатъ (*torpedo*), и произвелъ наблюденія надъ его электрическими нервами <sup>2)</sup>, которые онъ считалъ чисто центробѣжными. Тетанизируя нервъ по срединѣ, онъ видѣлъ, что отрицательное колебаніе появляется на обоихъ его концахъ.

Этотъ опытъ не можетъ служить неопровержимымъ доказательствомъ, такъ какъ электрическіе нервы еще не вполне обследованы въ анатомическомъ отношеніи вслѣдствіе сравнительной рѣдкости животнаго и, конечно, весьма возможно, что они содержатъ примѣсь центростремительныхъ волоконъ, выходящихъ изъ того же электрическаго органа и, быть можетъ, также необходимыхъ для него, какъ эти волокна необходимы для мышцъ.

Приведенныя выше изслѣдованія съ достаточной ясностью показали, что большинство нервовъ содержитъ въ большей или меньшей степени примѣсь волоконъ, функционирующихъ въ другомъ направленіи. Относительно нѣкоторыхъ нервовъ нѣтъ прямыхъ доказательствъ (*acusticus*), но это, конечно, не даетъ права утверждать, что они чистые, тѣмъ болѣе, что нервы, считавшіеся совершенно чистыми, оказались потомъ также смѣшанными. Можно даже утверждать, что вообще

все нервы безъ исключенія являются смѣшанными. Таковъ, повидимому, общій планъ построенія организма, и въ немъ выражено какъ бы преднамѣренное стремленіе природы смѣшать все нервы, пусть ихъ на всякій случай по разнымъ путямъ организма, которые, имѣя центробѣжную связь съ мозгомъ, не нуждались бы въ центростремительной иннервации и наоборотъ. Все эти соображенія примѣнимы къ такимъ нервамъ, какъ, напримеръ, слуховой. Вообще же все приведенныя изслѣдованія показываютъ, что сосудистые нервы не подчиняются общему распорядку, выхода и черезъ передніе и черезъ задніе корешки.

Изъ этого очерка работъ, произведенныхъ для рѣшенія вопроса о двусторонней проводимости, мы могли видѣть, что за все время его существованія были предложены всего три способа. Одинъ изъ нихъ, основанный на сраженіи нервовъ различныхъ функций, долженъ быть признанъ совершенно непригоднымъ для этой цѣли, такъ какъ даже въ случаѣ полной возможности образованія чувствительными волокнами двигательныхъ окончаній, смѣшанный составъ нервовъ лишилъ бы его всякой доказательности. Другой — изслѣдованіе первыхъ окончаній, имѣть дѣло съ весьма сложнымъ и мало изученнымъ образованіемъ и отчасти выполненъ при такихъ условіяхъ, которыя допускаютъ сомнѣніе. Наконецъ, третій, основанный на измѣненіи электрическихъ свойствъ нерва, не располагаетъ такимъ объектомъ, который бы его показанія могъ сдѣлать вполне убѣдительными. Дѣйствительно, примѣсь къ заднимъ корешкамъ волоконъ другого направленія и въ случаѣ ихъ односторонней проводимости вызвала бы на соответствующемъ концѣ появленіе отрицательнаго колебанія. *Миславскій* <sup>1)</sup>, раздражая одинъ задній корешокъ, на центральномъ концѣ другого наблюдалъ отрицательное колебаніе, слѣдовательно, въ такихъ условіяхъ, которыя аналогичны случаю односторонней проводимости. Но несомнѣнно надо признать, что распространение отрицательнаго колебанія является методомъ, единственно вѣрнымъ и общимъ для всехъ категорій нервовъ. Однако, въ

<sup>1)</sup> Обзоръ вѣстника, 1896 г., стр. 228.

<sup>2)</sup> Archiv f. Physiologie, 1887, S. 10.

<sup>1)</sup> Неврологическій вѣстникъ, 1895, стр. 91.

виду осложненій со стороны анатомическаго устройства нерва, его показанія являются совершенно неопредѣленными. Задача нашего изслѣдованія и заключалась въ томъ, чтобы выяснитъ значеніе, которое могутъ имѣть эти осложненія, и представить такіе опыты, которые бы вполне очевидно рѣшили, способно ли нервное волокно проводить возбужденіе въ обѣихъ направленіяхъ. Мы уже указали, что этотъ способъ не имѣетъ наглядности и является весьма сложнымъ, такъ какъ между объектомъ и экспериментаторомъ становится другое не менѣе сложное явленіе. Конечно, научное значеніе метода черезъ это не утрачивается, такъ какъ для науки цѣнно всякое отношеніе, хотя бы оно могло быть установлено только аналитическимъ путемъ. Но въ виду сложности электрофизиологическаго феномена, необходимо остановиться на немъ и рассмотреть, насколько овъ можетъ считаться выраженіемъ нервной функціи и пѣтъ ли такихъ условий, при которыхъ измѣняется его отношеніе къ физиологической дѣятельности. Необходимость эта увеличивается еще тѣмъ, что въ послѣднее время раздаются голоса, которые утверждаютъ, что оба эти явленія не находятся между собою въ непосредственной связи. Поэтому, мы нашли необходимымъ слѣдующую главу посвятить специально выясненію этого вопроса.

## Г Л А В А II.

### О физиологическомъ значеніи отрицательнаго колебанія.

Уменьшеніе перваго тока во время раздраженія нерва, открытое *du Bois Reymond* омъ въ 1843 году и получившее названіе отрицательнаго колебанія, явилось важнымъ моментомъ въ развитіи нервной физиологіи. Съ этимъ нельзя не согласиться, если вспомнить, что дѣятельное состояніе нерва не выражается въ немъ самымъ никакими видимыми измѣненіями. Такъ, до настоящаго времени не существуетъ доказательствъ въ пользу измѣненія его реакціи. Заявленіе о выдѣленіи кислоты, сдѣланное *Funke* <sup>1)</sup>, не могло быть подтверждено позднѣйшими экспериментаторами (*Heidenhain*). Самые тонкіе методы изслѣдованія не могли открыть въ немъ развитія тепла (*Helmholtz*, *Heidenhain*). Однимъ словомъ, процессы, происходящіе въ нервѣ, остаются совершенно скрытыми отъ глазъ физиолога. Единственнымъ выраженіемъ ихъ служить дѣятельность тѣхъ органовъ, съ которыми онъ соединенъ, и о возбужденіи центростремительнаго нерва, можно судить лишь по рефлексу, а центробѣжнаго по сокращеніямъ гладкихъ или поперечнополосатыхъ мышцъ. Но, не говоря уже о рефлексѣ, который зависитъ отъ функціи нервной кѣтки, и характеръ мышечнаго сокращенія не можетъ служить гарантіей, что нервный процессъ измѣняется, какъ это сокращеніе, такъ какъ возбужденіе должно пройти черезъ концевую нервную пластинку, обладающую своеобразными свойствами. Таково ея отношеніе къ ядамъ (напр., *curare*), переохлажденію (*Хорватъ* <sup>2)</sup>), утомленію, отношеніе къ ритму и силѣ раздраженія <sup>3)</sup> и т. д. Наконецъ, необходимо счтаться и съ самымъ мышечнымъ веществомъ, которое также обладаетъ особыми свойствами, — декрементъ волны возбужде-

<sup>1)</sup> Archiv für Physiologie, 1859, S. 835; Central. f. med. Wiss. 1896, S. 721.

<sup>2)</sup> Central. f. med. Wiss. Bd. IX, S. 532.

<sup>3)</sup> Введенскія, О соотношеніяхъ, и т. д.

ния (*Hermann*), быстрое утомление и проч. Возможно предположить, что возбуждение мышц не является простым отражением нервного, а связано с ним определенным отношением, пока нам неизвестным.

Поэтому, было чрезвычайно важно иметь непосредственного и точного указателя возбуждения в самом нервном стволе, независимо от связанных с ним образований. Такой указатель и был представлен *du Bois Reymond*'ом в отрицательном колебании <sup>1)</sup>. Ослабление тока, которым оно выражается, происходит вследствие уменьшения его электродвигательной силы и не зависит от изменения сопротивления. Оно вызывается процессом физиологического возбуждения, и наоборот, возбуждение всегда сопровождается отрицательным колебанием. Физиологическая натура отрицательного колебания была *du Bois Reymond*'ом подтверждена убедительными доказательствами, которые все приведены в его знаменитых *Untersuchungen* и со свойственной этому автору строгостью и ясностью подробно разобраны. Он показал, что отрицательное колебание не имеет физической связи с употребляющимися для раздражения токами <sup>2)</sup>; не вызывается попаданием в гальванометр петель тока или униполярных токов. Оно не зависит также от электрохимического состояния нерва, так как не обнаруживает фаз электротона и появляется при таких слабых раздражающих токах, что, благодаря значительному расстоянию между отведенным участком и тем, по которому проходит ток, электротон не может оказывать никакого влияния. Перевязка или перерывка нерва между раздражаемым и отведенным участком уничтожает отрицательное колебание. Помимо того, что для явления отрицательного колебания исключается всякое другое объяснение, *du Bois Reymond* указал, что оно обладает кардинальным свойством нервного возбуждения — проходить нерв без потери энергии. Так, величина его не зависит от того, близко или далеко от наблюдаемого места прикладывается раздражение <sup>3)</sup>.

<sup>1)</sup> *Untersuchungen*. II, S. 425—528.

<sup>2)</sup> *Ibid.*, S. 430.

<sup>3)</sup> *Ibid.*, S. 462.

На основании происхождения отрицательного колебания можно было бы ожидать, что оно будет иметь свою величину так же, как и мышцы, сокращения. Действительно, *Bernstein* нашел <sup>1)</sup>, что подвэл янием алектротона и катэлектротона отрицательное колебание изменяется так же, как мышечные сокращения, и закон сокращения *Pflüger*'а может быть повторен над нервом, соединенным с гальванометром вместо мышцы. Годом позднее он представил новое важное доказательство в пользу физиологического происхождения отрицательного колебания. С помощью устроенного им дифференциального реотома он показал, что в мышцах скорость распространения отрицательного колебания совпадает со скоростью волны сокращения <sup>2)</sup>. Такое же совпадение было им установлено и для нерва <sup>3)</sup>. Большое значение имеют обнаруженная при этом зависимость между скоростью появления отрицательного колебания и положением отведенной точки продольной поверхности. Чем ближе она к месту раздражения, тем скорее наступает отрицательное колебание; отсюда можно прямо заключить, что процесс, обуславливающий уменьшение тока покоя, связан с физиологической функцией нерва, так как он очевидно имеет близкое отношение к деятельности нерва и либо непосредственно ее выражает, либо является ее спутником.

Само собой понятно, что для выяснения физиологической природы отрицательного колебания было необходимо применить различные методы раздражения. Электрический раздражитель, конечно, является самым удобным, так как его сила и локализация находится в руках экспериментатора, но, с другой стороны, он сам по себе обуславливает появление в нерв сложных изменений, требующих всестороннего и точного выяснения. Хотя безукоризненность его может быть безусловно доказана, но этим

<sup>1)</sup> *Archiv. f. Physiologie*. 1866, S. 596.

<sup>2)</sup> *Untersuch. ü. den Erregungsvorgang im Nerven-und Muskelsystem*. Heidelberg, 1871.

<sup>3)</sup> *Pflüger's Archiv*. Bd. I, S. 187.

она уже не так очевидна и свободна от возражений, как раздражение механическое, химическое и т. п.

*Du Bois Reymond*, который первый указал и изучил осложнения, вызываемыя электрическим раздражителем применил для исследования отрицательного колебания и различные другие способы раздражения. Он мог констатировать, что отрицательное колебание появляется при химическом, механическом и, наконец, рефлекторном раздражении.<sup>1)</sup> Химическое он производил посредством влажного пороха, чтобы избежать быстрого воспламенения и получить медленное обугливание нерва, и наблюдал при этом явственное движение стрелки мультипликатора. Но этот опыт, конечно, не может считаться вполне чистым, так как явление могло произойти вследствие укорочения нервного отрѣзка при его обугливаніи, на что уже указал *Grützner*. Собственные же его опыты<sup>2)</sup> не могли выяснитъ значительнаго влияния измѣненія температуры на токъ покоя. Правда, онъ наблюдалъ уменьшеніе этого тока по довольно медленному и незначительному, продолжавшемуся много дольше, чѣмъ раздраженіе, и только при примѣненіи невысокихъ температуръ (40—50°С) возстановлялась первоначальная сила тока. Во всякомъ случаѣ, это явленіе въ сравненіи съ получаемымъ отъ электрическаго раздраженія было вполнѣ ничтожно. Но, какъ указываетъ самъ авторъ, нельзя ихъ и сравнивать, такъ какъ электрическій токъ раздражаетъ весь водокла въ одинаковой степени, тогда какъ термическій раздражитель дѣйствуетъ неравномерно и неодновременно. Механическое раздраженіе въ видѣ раздѣлыванія и даже прерывки перерѣзки нерва у *du Bois Reymond'a* также давало отрицательное колебаніе. *Steinach* вполнѣ подтвердилъ это<sup>3)</sup>. Онъ наблюдалъ, что единичная перерѣзка можетъ вызвать значительное отрицательное колебаніе, которое по своему характеру вполнѣ соответствуетъ колебанію при электрическомъ раздраженіи. Позднѣе *Boruttan*<sup>4)</sup>

также получилъ отрицательное колебаніе при однократномъ механическомъ раздраженіи и въ 2—3 раза сильнѣйшее при тетаномоторѣ; наблюденія свои онъ производилъ при помощи чувствительнаго капиллярнаго электрометра. При химическомъ раздраженіи *Grützner* замѣчалъ постепенное паденіе тока, что зависитъ, вѣроятно, отъ той же причины, какъ и при термическомъ раздраженіи. *Steinach* у удалось послѣ обрѣзанія раздраженнаго химически участка или его обмыванія физиологическою солью получить полное возстановленіе тока. *Boruttan* при употребленіи химическихъ веществъ также видѣлъ длительное отклоненіе въ смѣстѣ отрицательнаго колебания и послѣдующее его возстановленіе.

*Du Bois Reymond* представилъ еще въ высшей степени важное доказательство физиологической природы отрицательнаго колебания въ видѣ рефлекторнаго колебания на центральномъ концѣ перерѣзаннаго сдѣлщика нерва, которое онъ получилъ на лягушкѣ, отравленной стрихниномъ, при раздраженіи ея кожи (S. 510). Опытъ этотъ съ такимъ же успѣхомъ былъ повторенъ *Boruttan*, который свидѣтельствуетъ, что при каждой судорогѣ получалось явственное отрицательное колебаніе. Въ позднѣйшей своей работѣ<sup>5)</sup> онъ представилъ рядъ фотографій, изображающихъ протеканіе этого колебания. Наконецъ, *Kühne*<sup>6)</sup> удалось получить отрицательное колебаніе на зрительномъ нервѣ шуки при раздраженіи свѣтотки свѣтомъ. Подобные же токи при адекватномъ раздраженіи были установлены чѣмъ рядомъ изслѣдователей (*Caton*, *Степановъ*, *Вериго*, *Веек*, *Цибульскій*, *Fleischl*, *Ларіоновъ*, *Триуеъ* и др.) и для мозговой коры.

Еще большее значеніе получило отрицательное колебаніе съ тѣхъ поръ, какъ *Bernstein* показалъ, что каждая точка продольной поверхности мышцы, какъ только до нея доходитъ возбужденіе, дѣлается отрицательной по отношенію къ другой невозбужденной<sup>7)</sup>. Поэтому, при отведеніи, конечно, съ помощью реотма продольной поверхности, появляется

<sup>1)</sup> L. c. II, 1, S. 507—23.

<sup>2)</sup> Pflüger's Archiv. Bd. 25, S. 258.

<sup>3)</sup> Pflüger's Archiv. Bd. 55, S. 516.

<sup>4)</sup> Pflüger's Archiv. Bd. 58, S. 31.

<sup>5)</sup> Pflüger's Archiv. Bd. 84, S. 361.

<sup>6)</sup> Цит. по Biedermann'y, S. 661.

<sup>7)</sup> L. c., S. 64.

двойственное колебаніе магнита, сначала въ смыслѣ отрицательномъ, потомъ положительномъ. Промежутокъ времени между обими фазами оказался пропорціональнымъ разстоянію между отвѣденными точками. Труднѣе было показать, что такіе же токи появляются въ нервѣ, такъ какъ скорость распространенія возбужденія въ немъ сравнительно велика, но *Hermann* у удалось это сдѣлать<sup>1)</sup>, прибѣгнувъ къ охлажденію, чтобы имъ замедлить скорость проведенія. При своихъ опытахъ онъ также пользовался ретирирующимъ реотомомъ и употреблялъ пучки нервовъ изъ 4—6 штукъ.

Открытие *Bernstein*'а послужило исходнымъ пунктомъ для выясненія связи между отрицательнымъ колебаніемъ и физиологическимъ возбужденіемъ нерва. Существованіе этой связи было впервые выяснено и доказано *Hermann*'омъ. Онъ высказалъ предположеніе, что неповрежденные мышцы и нервы не обладаютъ электродвигательными свойствами<sup>2)</sup>. Къ этому предположенію привелъ его фактъ, указанный еще *du Bois Reymond*'омъ и заключавшійся въ томъ, что неповрежденная мышца давала токи неопредѣленнаго направленія, а иногда и совсѣмъ ихъ не обнаруживала. Причиной этого явленія *du Bois Reymond* считалъ особое состояніе естественнаго конца мышцы и назвалъ его паралектрономіей<sup>3)</sup>. Между тѣмъ *Engelmann* <sup>4)</sup> путемъ опыта подтвердилъ, что предположеніе *Hermann*'а вполне справедливо и что отсутствіе токовъ является не частнымъ случаемъ паралектрономіи, а общимъ правиломъ. Свои опыты онъ производилъ надъ сердцами, мышцами гладкими и поперечнополосатыми, обладающими параллельными волокнами (*pleiomere*), и нервами. Еще ранѣе этого самъ *Hermann* <sup>5)</sup> показалъ, что у лягушки, непосредственно послѣ уничтоженія кожного тока быстрымъ погруженіемъ ея въ сулему, черезъ кожу нельзя констатировать присутствія мышечныхъ токовъ, которые при аналогичныхъ условіяхъ находилъ *du Bois Rey-*

*mond*. У рыбъ, не имѣющихъ кожного тока, достаточно одно кураризированія, чтобы получить отсутствіе мышечнаго<sup>6)</sup>. При обычномъ способѣ прижатія, употреблявшемся *du Bois Reymond*'омъ, жидкое вещество проникало сквозь кожу и вызывало въ мышцѣ поврежденія, обусловливающія появленіе тока. При осторожномъ же препарированіи мышцъ, свободныхъ отъ сращенія съ соседними, удается также получить отсутствіе тока и на вырѣзанныхъ мышцахъ<sup>7)</sup>. Эти данныя получили подтвержденіе и со стороны другихъ исследователей (*Munk, Müller* <sup>8)</sup>).

Всѣ эти наблюденія послужили *Hermann*'у основаніемъ, на которомъ онъ построилъ свою альтераціонную теорію электрическихъ явленій въ мышцахъ и нервахъ<sup>9)</sup>. Намъ нѣтъ нужды, конечно, вдаваться въ ея изложеніе, но нѣкоторыя изъ ея положеній имѣютъ для насъ существенное значеніе. Оставивъ въ сторонѣ все, что основано на предположеніяхъ, укажемъ лишь на ту сторону, которая должна быть отнесена къ основнымъ законамъ электрическихъ явленій. Первый законъ, точно сформулированный *Hermann*'омъ, заключается въ томъ, что неповрежденный нервъ и мышца не обладаютъ электрической разницей, которая является точасъ послѣ всякаго частичнаго ихъ поврежденія. Возникаетъ она потому, что въ поврежденномъ нервѣ оказываются два электрически различныхъ вещества—однимъ является нормальная его часть, другимъ измѣнившая свой физическій и химическій составъ вслѣдствіе поврежденія. Поэтому токъ, получающійся отъ продольной поверхности и поперечнаго сѣченія, токъ покоя по терминологіи *du Bois Reymond*'а, *Hermann*'омъ по существу дѣла былъ названъ демаркаціоннымъ. Далѣе, всякое возбужденное мѣсто является электроотрицательнымъ къ покойному; двойственные токи, которые вслѣдствіе этого пробѣгаютъ вперед и назадъ каждой волны возбужденія и которые были изучены имъ и *Bernstein*'омъ, получили названіе фазовыхъ токовъ дѣйствія.

<sup>1)</sup> Pflüger's Archiv. Bd. 18, S. 219.

<sup>2)</sup> Untersuch. zur Physiologie der Muskeln und Nerven. III, 1868.

<sup>3)</sup> Untersuchungen. II, 2, S. 118.

<sup>4)</sup> Pflüger's Archiv. Bd. 15, S. 116.

<sup>5)</sup> Pflüger's Archiv. Bd. 3, S. 20.

<sup>1)</sup> Pflüger's Archiv. Bd. 4, S. 152.

<sup>2)</sup> Ibid. Bd. 3, S. 35.

<sup>3)</sup> Archiv f. Physiologie, 68, 69, 76 и 70 г.г.

<sup>4)</sup> Руководство къ физиологіи. I, стр. 318. II, стр. 240.

Как видно, эти положения не заключают в себя чего-либо гипотетического, а констатируют лишь те соотношения, которые были установлены путем опыта. Кроме того, все это с физической точки зрения является вполне понятным, так как выражает основной закон всех электрических явлений. Вообще, причина всякого электрического тока заключается в различии интенсивности энергий тех тел, которые его производят. Безразлично, какая это энергия: тепловая, химическая, механическая и т. д., необходимо только изменение ее силы, чтобы возникло то, что с электрической точки зрения называется разностью потенциалов.

Отрицательное же колебание представляет ни что иное, как частный случай токов действия. Если отнести середину и конец неповрежденной мышцы, то из фазовых токов, получающихся при раздражении—атерминального и обтерминального (*Hermann*<sup>1)</sup>), второй исчезает, как только будет произведено на конец съечение. Поэтому можно его рассматривать, как результат алгебраического суммирования тока действия с током покоя. Между ними не существует принципиального различия, и, таким образом, отрицательное колебание приобретает еще больше прав в смысле истолкователя изменений, совершающихся в нерве.

В последнее время *Boruttai*<sup>2)</sup> при помощи усовершенствованных методов (сальванометры, четыре системы, чувствительный капиллярный электрометр) произвел обширные исследования над токами действия. Результаты его исследования записывались фотографическим путем, и в своей работе он представил целый ряд фотограмм протекания этих токов при различных раздражениях под влиянием ядов, при рефлекторных возбуждениях и т. д. Наконец, токи действия в телефоне нашли себя точного и удобного указателя<sup>3)</sup>. Представляя чрезвычайно чувствительный прибор (по Введенскому дает явственные звуки при 0,0000087 *Daniela*), он в то же время исклю-

чает необходимость перерезать нерв и дает возможность контролировать показания телефона на мышечных сокращениях.

Связь отрицательного колебания с токами действия, подтверждаемая экспериментом и необходимая с физической точки зрения, ставила вне всякого сомнения его физиологическое значение. Целый ряд работ в последнее время основан исключительно на явлении отрицательного колебания или токов действия. При помощи их недавно *Введенский* мог констатировать в нерве целый ряд своеобразных изменений, возникающих под влиянием различных ядов<sup>4)</sup>.

Тем не менее были физиологи, которые утверждали, что физиологический процесс возбуждения и физический, обуславливающий возникновение отрицательного колебания, не относятся друг к другу, как причина к следствию, а могут наблюдаться независимо один от другого. Основанием к подобным заключениям послужили наблюдения над нервами, или потерявшими свое обычное физиологическое действие на мышцы или же поставленными в такие условия, при которых их жизненные функции должны были утрачиться. Так, *Hermann*<sup>5)</sup> на нервах кролика спустя много часов после смерти, когда уже действие их на мышцы было утрачено, видел при раздражении отрицательное колебание. *Frédéricq*<sup>6)</sup> мог также его констатировать на нервах кролика, собаки и лошади, после потери прямой и непрямой возбудимости мышц, спустя 24 часа после смерти. Следует впрочем указать, что оба эти физиолога считали присутствие отрицательного колебания доказательством живдеятельности нерва.

*Boruttai*<sup>7)</sup> утверждает, что он в течение многих лет демонстрировал отрицательное колебание на нервах через 8 дней после смерти животного, когда не было следа мышечных сокращений. Ему даже удалось у лягушек, сохранле-

<sup>1)</sup> Возбуждение, торможение и т. д.

<sup>2)</sup> Руководство II, стр. 171.

<sup>3)</sup> Arch. f. Physiologie. 1880. S. 70.

<sup>4)</sup> Pflüger's Archiv. Bd. 58, S. 28.

<sup>1)</sup> Pflüger's Archiv. Bd. 16, S. 235.

<sup>2)</sup> Pflüger's Archiv. Bd. 84, S. 310.

<sup>3)</sup> Введенский. Телефоническая исследования и т. д. СПб. 1884 г.

мых во влажномъ и прохладномъ мѣстѣ, получить его на 12-й день; на 13-й оно исчезло, и тогда микроскопическое изслѣдованіе показало, что нервы утратили свою структуру, превратившись въ безформенную массу. Въ нервахъ же, дававшихъ гальваническія явленія, всегда были волокна, сохранившія свое двуконтурное строеніе. Еще болѣе удивительное наблюденіе принадлежитъ *Steinachy* <sup>1)</sup>. Выхушеннѣй лягушечій нервъ, послѣ размачиванія въ физиологическомъ растворѣ поваренной соли, давалъ ясное отрицательное колебаніе, *Boruttaw* повторилъ этотъ опытъ, но убѣдился, что отрицательное колебаніе много слабѣе того, которое было раньше; на нервахъ теплокровныхъ послѣ такой же обработки онъ при раздраженіи тетаномоторомъ также видѣлъ слабое, но ясное отрицательное колебаніе. Наконецъ, *Boruttaw*, отравивъ лягушку стрихниномъ и приподнявъ ея сѣдалищный нервъ, доводилъ его до полного высыханія и исчезновенія тока покоя; затѣмъ, размочивъ его, онъ снова получалъ при каждой судорогѣ отрицательное колебаніе. На основаніи всего этого въ связи съ чисто физическими явленіями, наблюдавшимися на такъ называемыхъ ядерныхъ проводникамъ, *Boruttaw* высказалъ слѣдующее: „So viel glaube ich aber festgestellt zu haben, dass alle electricischen Phänomene des Nerven sich erklären lassen, wenn man ihn als Kernleiter auffasst“. Поэтому и отрицательное колебаніе есть ничто иное, «als wellenförmig ablaufender Katelectrotonus» (Bd. 58, S. 64).

Подобныя наблюденія, конечно, могли бы поколебать физиологическое значеніе отрицательнаго колебанія, но только въ томъ случаѣ, если было бы доказано, что нервы дѣйствительно были мертвыми. Между тѣмъ доказать это затруднительно, такъ какъ въ настоящее время прямо невозможно провести границу между жизнью и смертью, какъ насъ въ этомъ убѣждаютъ многія явленія (оживленіе сердца и т. д.). Гораздо естественнѣе было бы поставить вопросъ наоборотъ и на основаніи появленія отрицательнаго колебанія утверждать, что нервы сохранили свои жизненные свойства. Тѣмъ болѣе, что за это говорить само происхожденіе отрицатель-

наго колебанія, а тѣ вредные моменты, которые дѣйствовали на нервъ, могли и не привести его къ окончательной гибели. Высушиваніе, напримѣръ, которому онъ подвергался, могло часть волоконъ въ глубинѣ его ветвяхъ оставить неповрежденными. Поэтому, подобные опыты могутъ только показать, при какихъ невѣроятныхъ условіяхъ и какъ долго способенъ существовать нервъ. Кромѣ того они не представляютъ зауряднаго явленія и не могутъ быть такъ легко получены. Лишь мнѣ на нервахъ лягушки и теплокровныхъ не удалось при подобныхъ опытахъ обнаружить отрицательное колебаніе. Единственнымъ же доказательствомъ смерти нерва могла бы служить его неспособность давать мышечныя сокращенія. Но мышца отнюдь не можетъ считаться вѣрнымъ указателемъ нервнаго возбужденія. *Введенскій* прямо показалъ, что въ то время, когда мышца разслаблена, нервъ можетъ посылать въ нее сильныя импульсы.

Само собой понятно, что аналогичныя явленія, наблюдаемыя въ ядерныхъ проводникахъ, также не могутъ служить доказательствомъ чисто физическаго происхожденія электрическихъ явленій въ нервѣ. Тѣмъ болѣе, что по наблюденію *Biedermann'a* <sup>1)</sup> на безмякотныхъ нервахъ всегда получается отрицательное колебаніе, хотя постоянный токъ и не даетъ вѣшняго электротона. Самъ *Boruttaw* въ своей послѣдующей работѣ <sup>2)</sup> признаетъ, что оба дѣйствія нераздѣльны, и считаетъ долгомъ выставить слѣдующее положеніе: „dass Auftreten von Actionsströmen ohne wirkliche „Action“ des Nerven und umgekehrt physiologisches Functioniren des Nerven ohne Auftreten von Actionsströmen ausgeschlossen sei“.

Но не смотря на всѣ вѣскія доказательства въ пользу физиологическаго значенія отрицательнаго колебанія, у него до настоящаго времени остался противникъ, правда почти единственный, въ лицѣ *A. Herzen'a* и его ученика *Radzi-kowsk'а*. Оба эти физиолога стремились во что бы то ни стало отыскать факты, подтверждающіе справедливость ихъ воз-

<sup>1)</sup> Pflüger's Archiv. Bd. 55, S. 516, Ann.

<sup>1)</sup> Цит. по *Boruttaw*. Pf. Ar. Bd. 58.

<sup>2)</sup> Pflüger's Archiv. Bd. 84, S. 325.

аръній, и въ послѣдніе годы съ этой цѣлью опубликовали рядъ работъ.

Такъ, въ 1899 году *Herzen* помѣстилъ въ *Centralblatt für Physiologie* <sup>1)</sup> статью, въ которой доказывается, что электрическая функція и физиологическое возбужденіе суть два независимыхъ явленія. Существуютъ средства, посредствомъ которыхъ можно подавить раздражимость нерва, оставивъ его проводимость сохранной. Въ качествѣ такого она раньше употребляли кокаинъ, но затѣмъ *Radeikowski* нашелъ, что еще лучшимъ является хлоралоза. Если посыпать ею средній участокъ нерва, то черезъ 12—15 минутъ возбудимость его совершенно угасаетъ, тогда какъ изъ верхней части перва слабыя раздраженія безпрестанно проходятъ въ мышцу черезъ нераздражимое мѣсто. Если въ это время перерѣзать нервъ и соединить его съ гальванометромъ, то раздраженіе хлорозированнаго, не вызывающаго физиологическаго эффекта участка даетъ значительное отрицательное колебаніе. Величина его нисколько не отличается отъ той, которая получается при раздраженіи *plexus*'а или же наблюдается на совершенно нормальномъ нервѣ. Этотъ опытъ, по мнѣнію *Herzen*'а, служитъ неопровержимымъ доказательствомъ раздѣльности обѣихъ функцій. Онъ допускаетъ, правда, еще предположеніе о томъ, что могутъ быть двѣ формы отрицательной волны—одна скорая и сильная, другая постепенная и медленная, но такое предположеніе, по его мнѣнію, нуждается въ доказательствахъ.

Еще ранѣе этого *Radeikowski* <sup>2)</sup> нашелъ, что на умирающихъ и отравленныхъ нервахъ раздраженіе центральнаго конца не даетъ на мышцѣ эффекта, а раздраженіе периферическаго оказывается дѣйствительнымъ. Однако, этотъ недѣятельный конецъ вызываетъ отрицательное колебаніе. Отсутствие сокращенія въ этомъ случаѣ не можетъ быть приписано недѣятельности концевой пластинки, чѣмъ принято объяснять всѣ подобныя факты. Но *Herzen* въ своей работѣ

<sup>1)</sup> Bd. XIII, S. 455 и *Comp. Rend.* V. 129, p. 897.

<sup>2)</sup> *Intermédiaire de biologistes*, 1898 и *Travaux de l'Institut Solvay*, T. III fasc. 1, p. 18. Цит. по *Herzen*'у.

оговаривается, что эти опыты не могутъ имѣть рѣшающаго значенія, такъ какъ здѣсь все таки имѣютъ дѣло съ болѣе или менѣе измѣненнымъ (*alterirte*) препаратомъ, и потому опыту съ хлоралозой онъ придаетъ особую важность.

Однако, не смотря на такое заключеніе, онъ вскорѣ въ *Revue scientifique* <sup>1)</sup> опять возвращается къ этимъ опытамъ и изъ нихъ почерпаетъ объясненіе феномену съ отрицательнымъ колебаніемъ. Явленіе это, какъ сказано, наблюдается на нервахъ отчасти уже измѣненныхъ, находящихся въ нѣкоторомъ среднемъ состояніи альтераціи. По толкованію *Herzen*'а, въ это время въ нервѣ развивается высокое сопротивленіе, благодаря которому возбужденіе изъ далекаго конца не можетъ достигъ до мышцы, тогда какъ изъ близкаго къ ней мѣста еще въ состояніи преодолѣть меньшее сопротивленіе. Вообще онъ думаетъ, что возбудимость въ нервѣ исчезаетъ не отъ центральнаго конца къ периферическому, а сразу, причѣмъ сопротивленіе его увеличивается. Во время его опытовъ нервъ былъ не такъ уже измѣненъ, чтобы быть невозбудимымъ, но настолько, чтобы не проводить раздраженія къ мускулу. Если же предположить, что отрицательное колебаніе, появляющееся при раздраженіи дальней недѣятельной части, есть выраженіе возбужденія, то пришлось бы допустить, что это возбужденіе все таки приходитъ въ нижнюю часть, гдѣ оно почему-то остается безъ дѣйствія на мышцу.

Что касается до опыта съ хлоралозой, то уже вскорѣ *Cybulski* и *Sosnowski* <sup>2)</sup> заявили, что *Herzen* имѣлъ дѣло съ каталетротонической фазой индукціоннаго тока, а не съ отрицательнымъ колебаніемъ. Прежде всего они убѣдились, что время, указанное имъ для отравленія хлоралозой, слишкомъ мало, и нераздражимость они могли получить только черезъ 1½ ч. Если такой нервъ раздражать прерывистымъ (20 въ 1 сек.) гальваническимъ токомъ, то при нисходящемъ его направленіи всегда получается отрицательное колебаніе, а при

<sup>1)</sup> V. XIII, Nr. 2, p. 40.

<sup>2)</sup> *Centralbl. f. Physiologie*, Bd. XIII, S. 515.

восходящемъ — положительное; свѣдѣній нервъ при этихъ условіяхъ давалъ только отрицательное колебаніе. Явленія эти зависѣли отъ разстоянія обонхъ паръ электродовъ и наступали послѣ ихъ сближенія на 25 мм. Такой же точно отравленный нервъ они раздражали индукціоннымъ токомъ и нашли, что, при извѣстной его силѣ (растетъ катушекъ 200 мм.), отрицательное колебаніе мѣняетъ свою величину въ зависимости отъ направленія этого тока (электродъ, ближайшій къ отводимымъ, былъ соединенъ съ землей). Появленіе въ этомъ случаѣ одной только отрицательной фазы электротона объясняется тѣмъ, что она при замыканіи тока быстрее растетъ и при очень непродолжительныхъ токахъ оказывается болѣе сильной, что можно видѣть и по приводимому авторами при мѣру; въ гальванометръ появляется, конечно, алгебраическая сумма этихъ токовъ въ видѣ отрицательнаго колебанія.

Въ опытѣ *Herzen's* были, повидимому, условія, которыя благоприятствовали проявленію электротона, такъ какъ хлоралоза насыпалась въ щель между мышцами бедра и врядъ ли разстояніе электродовъ, хотя и употреблялись крупныя лягушки, было болѣе того, при которомъ можетъ обнаружиться его дѣйствіе. Правда, *Herzen* въ своей работѣ говоритъ, что онъ мѣнялъ направленіе тока и принималъ предосторожности противъ петель тока и униполярныхъ токовъ. Допустимъ даже, что съ этой стороны его опыты были произведены безупречно.

Дѣло въ томъ, что еще болѣе простая причина Герценовскаго феномена была указана *Введенскимъ*<sup>1)</sup>, который тщательнo изучилъ дѣйствіе хлоралозы и ей подобныхъ веществъ. Онъ могъ констатировать, что дѣйствіе ея очень быстро исчезаетъ (S. 176) и достаточно незначительнаго времени, необходимого для перерывки и соединенія съ гальванометромъ, чтобы функція нерва восстановилась. Поэтому онъ думаетъ, что *Герценъ* при гальванометрическомъ изслѣдованіи имѣлъ дѣло съ оправившимся уже нервомъ. Такое объясненіе является тѣмъ болѣе вѣроятнымъ, что *Herzen* для соединенія съ гальванометромъ долженъ былъ приподнять нервъ и осво-

бодить его такимъ образомъ отъ вліянія хлоралозы. *Введенскій* же производитъ свои опыты при помощи телефона на изолированномъ препаратѣ. При этомъ онъ установилъ, что не существуетъ раздѣленія проводимости и раздражимости нерва и, когда исчезаютъ мышечныя сокращенія, одновременно исчезаютъ токи дѣйствія. До этого хлоралоза вызываетъ въ нервѣ особаго измѣненія возбужденія, зависящія отчасти отъ силы раздраженія; но во всякомъ случаѣ вѣрнымъ зеркаломъ всѣхъ этихъ измѣненій являются тѣ же самыя токи дѣйствія, выслушиваемыя въ телефонъ. Сущность же измѣненій, вызываемыхъ хлоралозой, заключается въ особомъ мѣстномъ возбужденіи нерва, что онъ доказываетъ цѣлымъ рядомъ опытовъ<sup>2)</sup>.

*Boruttan*, повторивъ опыты *Введенскаго* съ хлоралозой<sup>3)</sup>, вполнѣ соглашается съ нимъ относительно характера ея дѣйствія. Такимъ образомъ, внѣ всякихъ сомнѣній, что указанный *Herzen'омъ* фактъ по существу своему не вѣренъ и раздѣленія электрическихъ и физиологическихъ явленій при дѣйствіи хлоралозы на самомъ дѣлѣ не происходятъ. Кромѣ того, *Boruttan* указываетъ и на другой возможный источникъ ошибокъ въ опытѣ *Herzen'a*. Дѣло въ томъ, что хлоралоза очень трудно растворима въ водѣ и нейтральныхъ соляхъ. Поэтому въ щели изъ мышцъ, куда ее въ порошокъ насыпалъ *Herzen*, образовывалось тѣсто, которое служило короткимъ замыканіемъ для раздражающаго тока. По мѣрѣ растворенія хлоралозы, гальваническое сопротивленіе ея все уменьшалось, вѣтви тока, проходившаго короткимъ путемъ, становились значительнѣе, и, конечно, при этомъ условіи нервъ могъ совершенно не раздражаться. *Boruttan* удалось съ молочнымъ сахаромъ и порошкомъ глины получить тѣ же явленія, какъ *Herzen'у* съ хлоралозой. Стоило только немного приподнять нервъ для соединенія съ гальванометромъ, чтобы увеличилась густота тока и появилось отрицательное колебаніе. Въ виду этого *Boruttan* думаетъ, что нѣтъ даже не-

<sup>1)</sup> Pflüger's Archiv. Bd. 82, S. 134.

<sup>2)</sup> Возбужденіе, торможеніе и т. д.

<sup>3)</sup> Pflüger's Archiv. Bd. 84, S. 310.

обходимости допускать, какъ это дѣлаетъ *Веденскій*, что нервъ у *Herzen'a* былъ дѣйствительно наркотизированъ.

Итакъ, трудно даже установить, какая причина ошибокъ была у *Herzen'a*, но только несомнѣнно, что возможно любое объясненіе, за исключеніемъ только того, которое хотѣлъ придать своему опыту самъ авторъ.

Однако, заявленія *Веденскаго* и *Boruttai* не остановили его ассистента *Radzikowski'а*, и онъ началъ съ ними полемику, стараясь въ то же время представить еще новыя экспериментальныя доказательства<sup>1)</sup>. Чтобы исключить всякую возможность восстановленія нерва, онъ приготавливалъ нервно-мышечный препаратъ и, помѣстивъ его въ щель между мышцами, наркотизировать обычнымъ порядкомъ; потомъ перерѣзалъ нервъ у позвоночника и, соединивъ центральный конецъ съ гальванометромъ, видѣлъ отрицательное колебаніе при полномъ отсутствіи мышечныхъ сокращеній.

Но, не говоря уже о томъ, что по существу этотъ опытъ не можетъ считаться доказательнымъ, такъ какъ сравниваются волокна центробѣжная и центростремительныя, *Boruttai* повторившій его, не могъ получить ничего подобнаго (l. c.). Теоретическія же возраженія *Radzikowski'а* сводятся къ слѣдующему: при опытахъ на мертвыхъ нервахъ тепловыхъ токъ могъ получать въ теченіи 18, 20 и 24 часовъ токи дѣйствія, уступавшія затѣмъ мѣсто электрогидрическому отклоненію, зависящему отъ положенія коммутатора; иногда для полученія электротона необходимо было усилить токъ. Въ наркотизированномъ нервѣ токъ дѣйствія постепенно падаетъ, но послѣ его исчезновенія постоянный токъ все же даетъ электротонъ. Наконецъ, при опытахъ на естественныхъ нервахъ получается только положительная фаза.

Что касается до электрона, то, конечно, трудно рѣшить, насколько онъ могъ быть замѣняемымъ въ опытахъ *Herzen'a*, хотя методика ихъ была весьма несовершенна. Относительно же явленій на мертвыхъ нервахъ *Boruttai*, который самъ въ этомъ отношеніи видѣлъ удивительныя вещи, энергично протестуетъ и говоритъ, что по отсутствію мышечнаго

эффекта еще нельзя судить о смерти нерва. Наоборотъ, на основаніи отрицательнаго колебанія надо утверждать, что такой физиологически недѣятельный нервъ живъ. Опыты надъ искусственными нервами, конечно, не могутъ дать никакого разъясненія.

Въ дополненіе къ этой работѣ *Radzikowski* помѣстилъ въ *Centralblatt* 2) замѣтку подъ громкимъ названіемъ „Actionstrom ohne Action“. Въ ней онъ болѣе подробно описалъ одинъ изъ опытовъ, приведенныхъ въ предыдущей работѣ. Именно, онъ перерѣзалъ сѣдланный нервъ въ томъ мѣстѣ, гдѣ послѣдній раздѣляется на двѣ вѣтви. Перерѣзанная вѣтка соединялась съ гальванометромъ, а другая оставалась въ связи съ мышцей. При раздраженіи центральнаго конца каждый разъ наблюдалось и мышечное сокращеніе, и отрицательное колебаніе. Потомъ въ влажную камеру, гдѣ былъ препаратъ, помѣщалась баночка съ эфиромъ, и по прошествіи различнаго времени (отъ 15 минутъ до 1 часу) мышца переставала давать сокращенія, тогда какъ въ нервной вѣтви продолжало появляться отрицательное колебаніе. Невозбудимость нервныхъ окончаній должна быть исключена, такъ какъ раздраженіе нерва около мышцы вызывало сильное сокращеніе. Таки же явленія онъ наблюдалъ на самопроизвольно умирающихъ нервахъ.

Явленіе это казалось *Radzikowski'у* совершенно новымъ и вполнѣ убѣдительнымъ. Но если бы онъ взялъ на себя трудъ ознакомиться съ литературой, то увидалъ бы, что оно давно извѣстно. Уже въ 1849 году *du Bois Reymond* 3) указалъ, что часто можно замѣтить слѣды отрицательнаго колебанія, когда совершенно нѣтъ мышечныхъ сокращеній.

Всякій другой на мѣстѣ *Radzikowski'а* описанный опытъ формулировалъ бы только слѣдующимъ образомъ: въ нервѣ можетъ происходить возбужденіе безъ того, чтобы оно дѣйствовало на мышцу. Между прочимъ, *Waller* 4) по поводу этой замѣтки говорить, что опытъ *Radzikowski'а* выражаетъ только

1) *Bd. XV, S. 273.*

2) *Untersuchungen. II, I, S. 457.*

3) *Centralblatt f. Physiologie. Bd. XV, S. 385.*

4) *Pflüger's Archiv. Bd. 84, S. 57.*

всѣмъ извѣстный фактъ, что нервный стволъ можетъ быть приведенъ въ дѣйствіе безъ видимаго дѣйствія на мышцу. Поэтому, онъ считаетъ и его претенціозное выраженіе „токъ дѣйствія безъ дѣйствія“ совершенно нелогичнымъ, если только примѣнять его къ нервному возбужденію, а не къ мышечнымъ сокращеніямъ <sup>1)</sup>. Впрочемъ естественно, что всѣмъ безпристрастный наблюдатель, желающій только изучать физиологическія явленія, а не доказывать ими предвзятыя мнѣнія, могъ бы сдѣлать заключеніе только такое, какъ Waller. Такъ, по мнѣнію Boruttau <sup>2)</sup>, это явленіе доказываетъ, что гальванометръ въ качествѣ искусственнаго концоваго аппарата чувствительнѣе на токъ дѣйствія, чѣмъ нормальный мышечный аппаратъ на нервное возбужденіе. Такое же различіе въ показаніяхъ гальванометра и мышцы онъ находилъ и на долго лежавшихъ лягушечьихъ препаратахъ. Кроме того, онъ утверждаетъ, что только у крѣпкихъ животныхъ, въ особенности у зимнихъ лягушекъ, онъ могъ видѣть совпаденіе гальванометрическаго и мышечнаго порога.

Правда, Введенскій, при своихъ опытахъ, могъ констатировать, что оба порога почти одинаковы. Но не надо забывать, что у Radzikowsk'аго концовый аппаратъ находился подъ влияніемъ эфира, также какъ и нервный стволъ, и не можетъ поэтому считаться нормальнымъ. Что касается до контрольной перевязки, которую Radzikowski'и производилъ у колѣна, то она тоже не имѣетъ никакого значенія, такъ какъ для раздраженія верхняго и нижняго участковъ нерва, по свидѣтельству самого автора, употреблялись индукціонные аппараты различной величины. При томъ верхній участокъ нерва могъ быть въ достаточной степени поврежденъ предыдущей тетанизацией. На возможность этого уже давно указалъ Введенскій <sup>3)</sup>. Поэтому не будетъ удивительно, если другой экспе-

<sup>1)</sup> Въ томъ же № Centralblatt'a помѣщено возраженіе Herzen'a и Radzikowsk'аго Waller'у, но такъ какъ оно не заключаетъ никакихъ фактическихъ данныхъ, а содержитъ повтореніе ихъ теоретическихъ воззрѣній, то я и не нахожу нужнымъ говорить о немъ что-нибудь.

<sup>2)</sup> Pflüger's Archiv. Bd. 90, S. 234.

<sup>3)</sup> О неутомляемости нерва, стр. 23.

риментаторъ не получить ничего подобнаго, какъ это уже случилось съ предыдущими опытами этихъ авторовъ.

Существуетъ еще одно наблюденіе, говорящее за раздѣльность электрическихъ и физиологическихъ явленій, но уже другихъ авторовъ. Gotch и Burch <sup>1)</sup> видѣли, что дегенерирующіе нервы не обнаруживаютъ отрицательнаго колебанія, тогда какъ даютъ физиологическій эффектъ. При регенерации наблюдается обратный феноменъ. Явленіе это объясняется очень просто и заключается въ томъ, что нѣкоторые изъ совершенно перерожденныхъ волоконъ представляютъ короткій путь, по которому замыкается токъ, производимый дѣятельными элементами. Въ томъ, что перерожденныя волокна, благодаря внутреннему замыканію, создаютъ неблагопріятныя условия для проявленія отрицательнаго колебанія, я самъ могъ убедиться на опытѣ (см. главу III). Различіе же явленій при регенерации и дегенерации, по мнѣнію Boruttau (l. c.), можетъ быть только случайнымъ и зависѣть отъ того, что не во всѣхъ волокнахъ перерожденіе идетъ равномерно. Въ силу этого, сопротивленіе для внутренняго замыканія будетъ различно и вызоветъ этимъ различное измѣненіе отрицательнаго колебанія. Кроме того, можно еще предположить, что и степень возбужденія волоконъ, находящихся въ неодинаковыхъ стадіяхъ перерожденія, можетъ быть различна, что обусловитъ, какъ показываютъ мои изслѣдованія (глава IV), самыя сложныя измѣненія величины отрицательнаго колебанія.

Итакъ, надо признать, что, не смотря на всѣ усилія Herzen'a и Radzikowsk'аго, значеніе отрицательнаго колебанія, какъ показателя нервнаго возбужденія, остается непоколебленнымъ. Относительно всѣхъ ихъ фактическихъ возраженій можно привести слѣдующее заключеніе Boruttau: „So viel steht fest dass von einem Auftreten des Actionstroms ohne „Action“ in allen diesen Fällen auch nicht entfernt die Rede sein kann“ <sup>2)</sup>.

Но Herzen и Radzikowski'и не единственные противники физиологическаго значенія отрицательнаго колебанія, а въ

<sup>1)</sup> Пат. по Boruttau, Bd. 84, S. 329.

<sup>2)</sup> Pflüger's Archiv. Bd. 84, S. 328.

последнее время была сдѣлана еще одна попытка такого-же рода. Въ виду того, что авторъ ея, профессоръ *Чиревъ*, совершенно отрицаетъ самое существованіе токовъ дѣйствія, я считаю необходимымъ остановиться на ней болѣе подробно.

*Чиревъ* одну за другой напечаталъ три работы, являющіяся взаимнымъ дополненіемъ другъ къ другу.

Въ первой <sup>1)</sup> онъ желалъ рѣшить, „существуютъ ли въ мышцахъ и нервахъ особая жизненная приспособленія, которая при извѣстныхъ условіяхъ даютъ разницы электрическаго потенциала“. Съ этой цѣлью онъ провѣряетъ всѣ основныя положенія объ электрическихъ явленіяхъ въ мышцахъ и нервахъ. Исследованія онъ производилъ при помощи гальванометра *Wiedemann'a* и капиллярнаго электрометра. Прежде всего онъ считалъ необходимымъ выяснитъ, даютъ ли электрическіе токи неповрежденные мышцы, т. е. справедливо ли положеніе *du Bois Reymond'a* объ ихъ паралектрономіи. Для этой цѣли мышцы кураризованныхъ или нормальныхъ лягушекъ крайне осторожно вырѣзывались, причемъ верхній конецъ оставался соединеннымъ съ костью. Изъ приводимыхъ имъ таблицъ опытовъ видно, что на *m. sartorius* въ 9-ти случаяхъ обнаружена положительность продольной поверхности, въ 8-ми положительность сухожильнаго конца и въ 4-хъ тока совѣмъ не было. На *m. gracilis* въ 13-ти случаяхъ положительность продольной поверхности, въ 2-хъ—сухожилья, въ 5-ти тока не было. На *m. gastrocnemius* при соединеніи обоихъ концовъ оказался восходящій токъ (3 опытовъ); при соединеніи продольной поверхности и одного изъ сухожильныхъ концовъ нижній всегда былъ отрицательнымъ, а верхній положительнымъ (3 опыта). Наблюдавшіяся при этомъ разницы потенциаловъ были незначительны—отъ 0,0005 до 0,019 V. Обрѣзаніе или прижатіе кровотоку мышечнаго конца увеличивало силу тока во много разъ, причемъ продольная поверхность всегда была положительна.

Съ цѣлью получить покойный и неповрежденный поперечный разрѣзъ нерва, *Чиревъ* перерѣзалъ у кролика п.

*ischiadicus*, заживляя рану и наблюдалъ нервъ спустя 10 дней послѣ операціи. Центральный конецъ такого нерва при соединеніи его поперечнаго (старого) сѣченія и продольной поверхности съ гальванометромъ оказался электрически недѣлятельнымъ. Послѣ вырѣзыванія куска длиною въ 2 см. продольная поверхность этого отрѣзка была отрицательна къ старому сѣченію и положительна къ новому. Освѣженіе старого сѣченія дало его отрицательность, а соединеніе обоихъ сѣченій обнаружило положительность освѣженного конца. Вопреки *du Bois Reymond'u* *Чиревъ* не могъ найти разницы въ электродвижущей силѣ, когда онъ отводилъ различныя точки продольной поверхности: передвижаніе электрода къ экватору давало только незначительное ея увеличеніе (0,023; 0,04; 0,005 V.). Поэтому онъ думаетъ, что электрическая поверхность находится у поперечнаго сѣченія.

На основаніи указанныхъ таблицъ онъ заключаетъ, что неповрежденныя мышцы почти вовсе не даютъ никакихъ электрическихъ разницъ, ибо наблюдавшіяся были весьма незначительны и непостоянны, такъ что имъ нельзя придавать какого-либо значенія. Такое же отношеніе, какъ мы видѣли, показалъ и нервъ съ покойнымъ поперечнымъ сѣченіемъ.

Отрицательное колебаніе по наблюденію *Чирева* протекаетъ совершенно такъ-же, какъ его описалъ *du Bois Reymond*. Въ тѣхъ же случаяхъ, когда неповрежденная мышца даетъ незначительную электрическую разницу, оно можетъ доходить до полнаго исчезновенія тока. Если же мышца была электрически недѣлятельна, то таковой она остается и при раздраженіи (1 наблюденіе надъ *sartorius'*омъ). Онъ приводитъ 13 опытовъ такого рода надъ *sartorius* и *gracilis*: въ одномъ, уже упомянутомъ, не было ни тока, ни отрицательнаго колебанія, въ одномъ былъ токъ, но не было отрицательнаго колебанія, въ остальныхъ было то и другое. Надъ *gastrocnemius'*омъ было произведено 4 наблюденія: въ двухъ отсутствіе отрицательнаго колебанія, не смотря на электрическую разницу отъ 0,0030 до 0,0040 V, въ другихъ двойственное колебаніе.

На основаніи всѣхъ опытовъ онъ дѣлаетъ слѣдую-

<sup>1)</sup> Извѣстія Академіи Наукъ, т. XV, № 3, с. 317.

щие выводы: 1) недѣятельное состояніе мышц и нервовъ совершенно неправильно было *du Bois Reymond*'омъ объяснено парэлектроніемъ; 2) при раздраженіи такого электрически недѣятельнаго мышечнаго волокна, „также не происходитъ никакого тока возбужденія, а тѣмъ болѣе никакого тока дѣйствія въ смыслѣ *Hermann*'а“; „по волокну протекаетъ процессъ *sui generis*, который и заставляетъ мышцу сокращаться“; 3) при поврежденіи волокна электрическая разница появляется вслѣдствіе того, что въ немъ предсуществуютъ электрическія разности, которыя въ нормальномъ состояніи остаются связанными; связанными онѣ остаются и при возбужденіи неповрежденной мышцы. Отрицательное колебаніе заключается въ томъ, что прибывающая волна возбужденія стремится сгладить искусственно созданную поврежденіемъ разницу. Свою же вторую работу <sup>1)</sup> онъ начинать словами: „я установилъ новый фактъ: мышцы совершенно живыя, но непораненныя и потому не обнаруживающія опредѣленныхъ электрическихъ разницъ при своемъ полномъ сокращеніи, вслѣдствіе раздраженія ихъ нервовъ, также не обнаруживаютъ никакихъ опредѣленныхъ разницъ электрическаго потенциала“.

Не вдаваясь пока въ подробное разсмотрѣніе работы *Чирьева*, обратимъ сначала вниманіе на это положеніе и постараемся выяснитъ, имѣлъ ли онъ какія-либо основанія дѣлать подобные выводы.

Прежде всего не трудно замѣтить, что *Чирьевъ* выступаетъ противъ факта, твердо установленнаго и подробно разработаннаго в теченіи многихъ лѣтъ людьми, совершенно не сходящимися въ своихъ теоретическихъ воззрѣніяхъ (*du Bois Reymond* и *Hermann*), имѣя въ своемъ распоряженіи всего лишь одно наблюденіе. Дѣйствительно, изъ таблицы V (Т. XVII, стр. 327) мы видимъ, что такой случай наблюдался только однажды на *m. gracilis*. Въ другихъ 3-хъ (1—*sartor.*, 2—*gastrocnem.*) отрицательнаго колебанія также не оказалось, хотя известная электрическая разница была на лицо (0,001; 0,003; 0,004 V.) въ одномъ обычная, въ двухъ извращенная. Слѣдуетъ замѣ-

тить, что во всѣхъ остальныхъ случаяхъ (13) отрицательное колебаніе обнаруживалось при совершенно такихъ же условіяхъ величинъ и направленія тока покоя, какъ и въ этихъ трехъ. Очевидно, что *Чирьевъ* какія-либо изъ своихъ наблюденій считаетъ случайными, основанными на ошибкахъ. Рѣшительно непонятно, почему онъ таковыми считаетъ вторія которыя подтверждаютъ прочно установленный фактъ, а не первыя, полученные въ ничтожномъ количествѣ и абсолютномъ и относительномъ. По существу дѣла подобныя попытки не должны бы и приниматься во вниманіе, ибо раньше онъ долженъ доказать свои права на существованіе, тѣмъ болѣе, что отрицательные результаты могутъ получиться рѣшительно во всѣхъ физиологическихъ опытахъ при неправильномъ ихъ выполненіи. Для того, чтобы опровергнуть факты такого рода, какъ отрицательное колебаніе, необходимо употребитъ и совершенную методику и представить значительное количество абсолютныхъ чиселъ.

Конечно, сказать, въ чемъ именно заключалась ошибка *Чирьева*, затруднительно, такъ какъ онъ не приводитъ методологическихъ подробностей, но можно отчасти предугадать ея причину. Совершенно неизвѣстенъ въ высшей степени важный фактъ, каковымъ образомъ *Чирьевъ* раздражалъ мышцу, непосредственно или черезъ нервъ. Въ виду нѣкоторыхъ неясныхъ указаній можно предполагать послѣднее. Именно, онъ въ началѣ работы говоритъ на стр. 322 (Т. XV, № 3): „удаленіе мышцы съ нервомъ занимало времени не болѣе 15—8 минутъ“ и на стр. 39 (Т. XVII, № 1): „вслѣдствіе раздраженія ихъ нервовъ“. Экспериментировалъ же онъ болѣе частью надъ живыми мышцами, *sartorius* и *gracilis*, которыя, по его заявленію, вырѣзывались изъ тѣла лягушки, и, если наше предположеніе о раздраженіи съ нерва справедливо, то не здѣсь ли кроется объясненіе опыту *Чирьева*. Весьма вѣдь легко было повредить при препараткѣ тонкія нервныя вѣточки и получить даже во всѣхъ случаяхъ отсутствіе отрицательнаго колебанія.

Но если даже допустить, что заявленіе *Чирьева* объ отсутствіи электрическаго колебанія въ неповрежденныхъ мышцахъ совершенно вѣрно, то изъ него яи въ какомъ случаѣ нельзя

<sup>1)</sup> Известія Академіи Наукъ, XVII, № 1, стр. 39.

заклѣчить, что не существуетъ токовъ дѣйствія. Чтобы выяснитъ это, позволимъ себѣ сдѣлать историческую справку, которая на заключение *Чирева* прольетъ должный свѣтъ.

*Du Bois Reymond*, какъ извѣстно, установилъ, что поврежденная икроножная мышца, не дающая определенной электрической разницы (паралектрономичная) при тетаническомъ раздраженіи обнаруживаетъ нисходящій ток<sup>1)</sup>. Онъ произвелъ наблюденія надъ другими, также паралектрономичными, мышцами и могъ констатировать, что во всѣхъ во время раздраженія развивается токъ, идущій отъ продольной поверхности къ естественному концу<sup>2)</sup>. Если существовалъ незначительный токъ покоя, то онъ, суммируясь съ нимъ, даетъ или отрицательное или положительное колебаніе. Абсолютная величина этого тока меньше величины отрицательнаго колебанія мышцъ, снабженныхъ поперечнымъ сѣченіемъ по относительная, къ первоначальному току, конечно, значительно больше (unendlich gross<sup>3)</sup>).

*Hermann* именно этотъ токъ и назвалъ токомъ дѣйствія (декрементационнымъ); появляется же онъ, по его мнѣнію, вслѣдствіе неравенства обоехъ фазовыхъ токовъ. Еще *Bertstein*<sup>4)</sup>, при своихъ опытахъ съ отведеніемъ при помощи реотома двухъ точекъ продольной поверхности, замѣтилъ, что два, послѣдовательно получающіеся, тока неравны по своей силѣ: второй оказывается болѣе сильнымъ, чѣмъ первый. Причину этого *Hermann* видитъ въ ослабленіи (decrement) волны возбужденія, которое имъ было доказано на миографической кривой при раздраженія одного конца мышцы. Чтобы получить отъ мѣста, болѣе удаленнаго отъ раздраженія, такое же утолщеніе, какъ отъ близкаго, онъ долженъ былъ примѣнить болѣе сильное раздраженіе<sup>5)</sup>. Конечно, чѣмъ сильнѣе возбужденіе какого либо участка нерва, тѣмъ значительнѣе электрическая разница между

этимъ мѣстомъ и мѣстомъ покойнымъ. Если волна возбужденія въ началѣ слабѣе, чѣмъ въ концѣ, то ея передній и задній фазовый токъ будутъ неодинаковой силы, а гальванометръ обнаружитъ ихъ алгебраическую сумму. При раздраженіи съ нерва возбужденіе возникаетъ въ томъ мѣстѣ, гдѣ нервныя волокна соединяются съ мышечными. У *gastrocnemius'a* и большей части мышцъ это мѣсто соотвѣтствуетъ геометрическому экватору, отсюда уже возбужденіе распространяется къ обѣимъ концамъ. Слѣдовательно и при непрямомъ раздраженіи отъ середины къ сухожилію происходитъ ослабленіе волны возбужденія.

Но недостаточно было сдѣлать предположеніе объ ослабленіи волны возбужденія, необходимо было представить доказательство, что различіе въ токахъ дѣйствія обусловлено именно имъ, а не чѣмъ-либо другимъ.

Если возбужденіе не можетъ распространяться безъ убыли противъ своей первоначальной величины, то этой убыли не произойдетъ въ томъ случаѣ, когда мышца будетъ раздражаться сразу во всѣхъ своихъ точкахъ, а поэтому не должно получиться и тока дѣйствія. Исходя изъ этой мысли, *Hermann* поставилъ слѣдующій опытъ съ падающимъ реотомомъ<sup>1)</sup>. Колодка реотома при своемъ паденіи замыкала или размыкала первичную цѣпь индукціоннаго аппарата и пропускала черезъ всю мышцу восходящій или нисходящій индукціонный ударъ. При дальнѣйшемъ движеніи та же колодка черезъ короткое, произвольно мѣняемое время, замыкала цѣпь гальванометра, соединеннаго съ продольной поверхностью и однимъ изъ сухожилій мышцы. Всякій опытъ продѣлывался и съ токомъ противоположнаго направленія, чтобы выснѣить величину поляризаціи, развивавшейся въ мышцѣ при прохожденіи черезъ нее тока. При такомъ способѣ раздраженія отклоненія гальванометра были настолько ничтожны и непостоянны, что ими можно было совершенно пренебречь и утверждать, что уменьшенія возбужденія не происходило. Но достаточно было, нанесъ поперечное сѣченіе, уничтожить аттерминальный фазисъ, чтобы абтерминальный проявилъ въ

<sup>1)</sup> Untersuchungen. II, 2, S. 142.

<sup>2)</sup> Gesammelte Abhandlungen. II, S. 416.

<sup>3)</sup> L. c., S. 42.

<sup>4)</sup> Untersuchungen. S. 64.

<sup>5)</sup> Pflüger's Archiv. Bd. 10, S. 50.

<sup>1)</sup> Pflüger's Archiv. Bd. 16, S. 204.

полной силѣ свое дѣйствіе и показали значительное отрицательное колебаніе. Не получались токи дѣйствія и въ томъ случаѣ, когда *Hermann* съ помощью вращающаго коммутатора тетанизировалъ мышцу <sup>1)</sup> и попеременно соединялъ ее, то съ индукціоннымъ аппаратомъ, то съ гальванометромъ. Такимъ образомъ, имъ было доказано, что токи дѣйствія зависятъ отъ количественнаго измѣненія волны возбужденія.

*Hermann* находилъ decrement въ каждой совершенно свѣжей и неповрежденной мышцѣ <sup>2)</sup>. *Du Bois Reymond* допускалъ существованіе декрементационныхъ токовъ, но только утверждалъ, что на свѣжихъ, неизмѣненныхъ мышцахъ ихъ не существуетъ. Съ цѣлью обнаружить умаленіе онъ тетанизировалъ одинъ конецъ мышцы, а двѣ другія точки продолжной поверхности отводилъ къ гальванометру <sup>3)</sup>. Въ случаѣ умаленія долженъ былъ появиться токъ въ смыслѣ отрицательнаго колебанія. Однако, при многочисленныхъ опытахъ надъ *sartorius*, *adductor magnus*, *semimembranosus* и *gracilis* онъ нашелъ, что „die Wirkungen sind stets nur klein und oft nur spärweise vorhanden“. Когда же мускулу начнетъ измѣняться вслѣдствіе умирания, появляется болѣе значительное отклоненіе. Опыты съ тетанизаціей онъ не считаетъ свободными отъ возраженій, такъ какъ она измѣняетъ мышцу.

Оставимъ въ сторонѣ всѣ возраженія, которыя по поводу этого опыта сдѣлалъ *Hermann*, и обратимся къ выясненію интересующаго насъ вопроса. Несомнѣнно, что токи дѣйствія отъ продольной поверхности и неповрежденнаго сѣченія являются фактомъ, вполне установленнымъ обоими этими физиологами. Фактъ этотъ былъ настолько ясенъ, что о его дѣйствительности не было и разговора; всѣ пререканія между ними сводились лишь къ его объясненію. По мнѣнію *du Bois-Reymond*'а, причина заключалась въ паралектономическомъ слобѣ на концѣ волокна; по мнѣнію *Hermann*'а, въ умаленіи волны возбужденія, а токи могли обнаружиться и при отведеніи любыхъ двухъ точекъ продольной поверхности. *Du Bois-*

<sup>1)</sup> Ibid., S. 212.

<sup>2)</sup> Ibid., S. 194.

<sup>3)</sup> Gesammelte Abhandlungen, II, S. 588.

*Reymond* понималъ, что существованіе декремента разрѣшаетъ вопросъ о происхожденіи токовъ дѣйствія и объясненіе *Hermann*'а могъ отвергнуть только тогда, когда путемъ опыта убѣдился, какъ онъ думалъ, въ его отсутствіи. При волнѣ возбужденія, не убывающей въ своей силѣ, для объясненія токовъ дѣйствія оставалось лишь влияние паралектономического слоя. Если же, какъ утверждаетъ *Чиревъ*, совсѣмъ ихъ не наблюдается, то это обстоятельство только можетъ подтвердить, что не существуетъ декремента, а самый вопросъ о существованіи токовъ дѣйствія по смыслу дѣла долженъ остаться нерѣшеннымъ. Кроме того самый фактъ отсутствія ихъ въ совершенно нормальныхъ мышцахъ (вслѣдствіе отсутствія декремента) не является новостью. Именно, *Hermann* <sup>1)</sup> съ помощью дифференціального реотома отводилъ на члѣвкѣ верхнюю и нижнюю часть предплечія и раздражалъ нервъ въ подмышечной впадинѣ. При этомъ также получились два фазовыхъ тока, но второй былъ равенъ первому и съ теченіемъ времени не ослабѣвалъ; это дало поводъ *Hermann*'у заключить, „dass ein Decrement der Erregungswelle am ganz normalen, blutdurchströmten Muskeln nicht existirt“ (S. 415). Конечно, констатировать путемъ опыта, что сумма этихъ токовъ равна нулю невозможно, такъ какъ этому препятствуетъ электромоторная дѣятельность кожи, но это и безъ того уже достаточно ясно.

*Чиревъ* же изъ того, что онъ не наблюдалъ токовъ дѣйствія, дѣлаетъ заключеніе, что ихъ вовсе не существуетъ „не происходитъ никакого тока возбужденія, а тѣмъ болѣе никакого тока дѣйствія“. Не говоря уже, что по указанной причинѣ этотъ выводъ является неправильнымъ, авторъ не довольствуется, очевидно, одной игрой словъ—ранѣе онъ находилъ неосновательнымъ названіе „токъ дѣйствія“ и считалъ болѣе приличнымъ „токъ возбужденія“ (стр. 319). Теперь же онъ, повидимому, расчлѣняетъ оба термина, но, что онъ разумѣетъ подъ каждымъ, этого не поясняетъ. Поэтому, намъ будетъ позволительно говорить только о токахъ дѣйствія, какъ общепринятомъ и удовлетворяющемъ своему названію тер-

<sup>1)</sup> Pflüger's Archiv, Bd. 16, S. 410.

минъ и въ томъ именно смыслѣ, въ какомъ его разумѣлъ *Hermann* и другіе физиологи.

Неправильность заключеній *Чирьева* состоитъ уже въ томъ, что нельзя произносить сужденій надъ токами дѣйствія, имѣвъ дѣло только съ результатомъ ихъ алгебраическаго суммированія, необходимо сначала наблюдать ихъ въ такой обстановкѣ, гдѣ каждый можетъ проявиться отдѣльно. Для этого физиологія располагаетъ реотомомъ, телефономъ и капиллярнымъ электрометромъ. Съ помощью этихъ средствъ многие изслѣдователи изучили токи дѣйствія во всѣхъ деталяхъ. Но *Чирьевъ*, понимая все значеніе этихъ аппаратовъ, смѣшить оговориться и указать на ихъ полную непригодность. Въ своей второй работѣ онъ заявляетъ, что „самый дифференціальныи реотомъ *Bernstein'a*, какъ я впоследствии покажу, совершенно неприложимъ къ подобнаго рода опытамъ, потому что, послѣ нѣкотораго продолженія опыта при наименьшей скорости вращенія электродвигателя *Helmholtz'a* и реотома, можно наблюдать такое на первый разъ абсурдное явленіе, какъ наступленіе электродвигательнаго колебанія въ мышцѣ повидимому тотчасъ передъ раздраженіемъ“... Но если репетирующій реотомъ заключаетъ въ себѣ источникъ ошибокъ, какъ это *Чирьевъ* только собирается показать, то что онъ можетъ сказать про падающій реотомъ, съ которымъ работали *Hermann* <sup>1)</sup> и *Gad* <sup>2)</sup> подъ руководствомъ *du Bois Reymond'a*.

Относительно телефона онъ счелъ необходимымъ помѣстить особую замѣтку <sup>3)</sup>, въ которой заявляетъ, что всѣ работы съ нимъ, преимущественно *Введенскаго*, есть ничто иное, какъ сплошная ошибка; что *du Bois Reymond* уже давно предупреждаетъ о возможности вмѣшательства униполярныхъ токовъ, и ихъ-то именно неосторожные наблюдатели принимали за токи дѣйствія. На мертвомъ или на искусственномъ нервѣ *Чирьевъ* получилъ такой же рокоутъ, какъ и на живомъ. Наконецъ, раздражая нервъ тетаномоторомъ онъ не полу-

чилъ никакихъ звуковъ въ телефонѣ, тогда какъ индукціонный токъ давалъ явственный рокоутъ.

Всякому, кто ознакомился съ работами *Введенскаго*, вполне ясно, что *Чирьевъ* подставляетъ свои собственныя условія опыта и, получивъ при нихъ отрицательный результатъ, рѣшается на основаніи нѣсколькихъ опытовъ, можетъ быть даже одного, отвергать изслѣдованія, въ вѣрности которыхъ могли убѣдиться и другіе экспериментаторы (*Boruttan*). Несомнѣнно, *Чирьевъ* получилъ униполярные токи, но относительно ихъ уже давно предупреждалъ самъ *Введенскій*, который при сильныхъ раздражающихъ токахъ всегда видѣлъ вмѣшательство униполярныхъ. Но всякій, кто слышалъ пѣвучіе токи дѣйствія, легко отличитъ униполярные по ихъ рѣзкому трескучему характеру. Между прочимъ *Чирьевъ* не находить нужнымъ упомянуть, какой силой раздраженія онъ пользовался, это еще болѣе удивительно, потому что все это было ему демонстрировано *Введенскимъ* <sup>1)</sup>. Наконецъ, *Введенскій* контролировалъ свои опыты, убивая нервъ амміакомъ; всѣ явленія въ телефонѣ исчезали, причемъ дальѣйшее усиленіе раздражающихъ токовъ давало уже униполярный трескъ. Самъ профессоръ *Введенскій*, отвѣчая на статью *Чирьева* <sup>2)</sup>, приводитъ рядъ доказательствъ, подтверждающихъ правильность своихъ опытовъ. Но я не повторяю ихъ здѣсь, такъ какъ въ общемъ они всѣ изложены въ прежнихъ трудахъ профессора *Введенскаго* на русскомъ языкѣ, да и безъ нихъ достаточно ясно, какую цѣнность можно вообще придавать этимъ опытамъ *Чирьева*. Что касается до раздраженія тетаномоторомъ, то извѣстно, что оно по своему характеру отличается отъ электрическаго и при немъ трудно получить телефоническія явленія, какъ на это уже давно указалъ *Введенскій*. Въ своихъ „телефоническихъ изслѣдованіяхъ“ <sup>3)</sup> онъ говоритъ, что при тетаномоторѣ болѣею частью слышатся „шорохи и глухіе шумы“, а „токи въ соотвѣтствіи съ тетаномоторомъ удавалось слышать очень рѣдко,

<sup>1)</sup> Pflüger's Archiv. Bd. 15, S. 233.

<sup>2)</sup> Archiv für Physiologie. 1877, S. 37.

<sup>3)</sup> Известія Академіи Наукъ. Т. XVI, № 3, стр. 133.

<sup>1)</sup> Journal de physiologie. 1903, p. 1050.

<sup>2)</sup> Ib., p. 1042.

<sup>3)</sup> Стр. 64.

притомъ только на короткое время и въ крайне слабой формѣ, которая не можетъ идти ни въ какое сравненіе съ тѣмъ, что наблюдается при электрическомъ раздраженіи“. Между прочимъ интересно, что самъ же *Чиревъ* въ своей послѣдующей работѣ (Т. XVII, 1, стр. 39) заявляетъ, что отрицательное колебаніе при тетаномоторѣ меньше, чѣмъ при электрическомъ раздраженіи. Наконецъ, *Введенскій* указываетъ, что *Чиревъ* пользовался телефономъ старой марки и не принялъ рекомендованныхъ имъ средствъ для увеличенія чувствительности этого прибора (р. 1048).

Полагая, что онъ уже достаточно ясно доказалъ неправильность ученія о токахъ дѣйствія, *Чиревъ* высказываетъ сужденія объ отрицательномъ колебаніи. Въ особой работѣ<sup>1)</sup>, посвященной этому вопросу, онъ заявляетъ, что отрицательное колебаніе ослабляется не вследствие утомленія мышцы, а благодаря ея обмранію. Это можно видѣть изъ слѣдующаго опыта: онъ бралъ двѣ мышцы, одну изъ нихъ оставлялъ лежать спокойно, а другую раздражалъ. Когда у послѣдней отрицательное колебаніе доходило уже до незначительной величины, первая обнаруживала то же самое явленіе. При этомъ собственный токъ былъ прежней силы, и мышцы продолжали „сокращаться какъ и раньше, хотя отдѣльныя содроганія начинали уже сливаться, вследствие известной ригидности, развивавшейся въ мышцѣ“. Если же оставить мышцу въ нормальныхъ условіяхъ кровообращенія, то величина колебанія почти не мѣняется. Ослабленіе отрицательнаго колебанія до ничтожной величины на нераздражаемой мышцѣ *Чиревъ* могъ констатировать уже черезъ 15 минутъ послѣ вырѣзыванія (стр. 40). Нельзя, конечно, не удивиться этому, такъ какъ при обыкновенныхъ демонстраціяхъ случается брать препараты, лежащіе болѣе часа и всетаки получать значительное отрицательное колебаніе. Наконецъ, многія наблюденія показывають, что отрицательное колебаніе мышцъ и нервовъ даже у тепловыхъ сохраняется въ теченіе значительнаго времени послѣ смерти

<sup>1)</sup> Извѣстія Академіи Наукъ. Т. XVII, № 1, стр. 39.

животнаго. Между прочимъ *Чиревъ* заявляетъ, что всѣ тетанусы „суть силовыя, непрерывныя укороченія мышцъ и вторичныхъ тетанусовъ не даютъ“ (стр. 43). Последнее заключеніе основано на томъ, что при тетаномоторѣ онъ не могъ получить вторичнаго столбняка и что вообще при нѣкоторыхъ условіяхъ получается только вторичное начальное сокращеніе. Это обстоятельство было уже давно извѣстно, но тѣмъ не менѣе, никто не рѣшался сдѣлать подобнаго заявленія, такъ какъ надо было считаться съ токами дѣйствія. Но *Чиревъ*, сдѣлавъ неудачный опытъ съ телефономъ, съелъ себя въ правѣ совсѣмъ ихъ отвергнуть.

Что касается до его изслѣдованій съ капиллярнымъ электрометромъ, на основаніи которыхъ онъ принимаетъ, что въ мышцѣ во время столбняка происходитъ уступообразное, а не зигзагообразное пониженіе тока, то онъ забываетъ, что до него были произведены съ капиллярнымъ электрометромъ многочисленныя и точныя изслѣдованія. Нельзя не привести здѣсь словъ *Введенскаго*, высказанныхъ по этому поводу: „Et ces affirmations sont produites par M. Tchiriev après les belles recherches avec l'électromètre capillaire de M. M. Burdon-Sanderson, Gotch et Burch, Borutau, Garten etc.“...

Судя по началу первой работѣ *Чирева*, можно было думать, что онъ для рѣшенія столь сложнаго и первѣннаго *du Bois Reymond*’омъ въ теченіе всей его жизни (ib.) вопроса о пресуществованіи предложитъ особые методы изслѣдованія или обратитъ вниманіе на тѣ стороны, которыя оставались до сихъ поръ въ тѣни. На самомъ же дѣлѣ ничего подобнаго онъ не дѣлаетъ и только провѣряетъ основныя электрофизиологическіе факты, давно извѣстные и многократно повторенныя, и работаетъ по собственному призванію со старымъ гальванометромъ *Wiedemann*’а и съ такимъ же устарѣвшимъ телефономъ (*Введенскій*). Въ результатъ онъ заявляетъ, что неповрежденныя мышцы и нервы тока не даютъ, забывая, что это давно доказано *Hermann*’омъ и *Engelmann*’омъ<sup>1)</sup>. Всѣ опыты онъ описываетъ такъ, какъ

<sup>1)</sup> L. c.

будто бы инициатива принадлежит именно ему и совершенно не желает считаться съ тѣмъ, что было произведено до него. Такъ, опытъ съ покойнымъ поперечнымъ сѣченіемъ нерва, которому онъ придаетъ важное значеніе, не представляетъ ничего новаго. Уже въ 1870 г. онъ былъ описанъ Schiff'омъ <sup>1)</sup> въ совершенно аналогичной обстановкѣ, на что *Чиревъ* не дѣлаетъ никакихъ указаній. Schiffъ нашелъ, что рубецъ центрального конца перерѣзаннаго нерва не даетъ электрической разницы съ продольной поверхностью и положительнъ относительно свѣжаго сѣченія. Engelmann такую же недѣятельность поперечнаго сѣченія установилъ и для мышцъ <sup>2)</sup> и на основаніи ея заключилъ, что въ нормальныхъ мышцахъ не существуетъ электрической разницы. Слѣдуетъ, впрочемъ, замѣтить, что этотъ опытъ не можетъ имѣть того значенія, которое ему приписываетъ *Чиревъ*. Если, по предположенію *du Bois Reymond'a*, недѣятельное состояніе обязано своимъ существованіемъ паралектрономическому слову, то послѣдній, конечно, легко могъ образоваться въ теченіе 10 дней послѣ перерѣзки подъ влияніемъ кровообращенія.

Что же касается до теоретическихъ возрѣній *Чирева*, то они оказываются совершенно не согласными со всѣми, высказавшимися ранѣе. Судя по мнѣнію *Чирева* объ электрической недѣятельности мышцъ, можно было бы думать, что онъ сходится съ *Hermann'омъ*, но напротивъ онъ весьма далека отъ него, пронизываетъ надъ нимъ и считаетъ его теорію нелѣпою, въ чемъ можно убѣдиться изъ слѣдующихъ строкъ: „по гипотезѣ *Hermann'a* мышечное волокно никакихъ пресуществующихъ электродвигательныхъ источниковъ въ себѣ не содержитъ и вообще въ электродвигательномъ отношеніи совершенно индифферентно, и тѣмъ не менѣе мѣсто возбужденія его начинаютъ относиться къ покойному волокну электростригательно и даже распространяется по волокну волообразно“.

Рѣшительно нельзя понять, почему *Чиреву* кажется не-

лѣпою мысль, что подъ влияніемъ химическихъ измѣненій недѣятельное до сихъ поръ вещество обвариваиваетъ электродвигательную силу. Конечно, можно утверждать, что нѣтъ въ природѣ тѣла, которое бы не имѣло электричества въ связанномъ состояніи, но не объ этомъ идетъ рѣчь. Представленіе же *Hermann'a* о томъ, что электрическая разница возникаетъ вслѣдствіе двухъ различныхъ моментовъ, вызванныхъ естественнымъ возбужденіемъ или искусственнымъ инсультомъ, является физически вполнѣ понятнымъ (*Arsonval* <sup>1)</sup>), и, наоборотъ, совершенно нельзя себѣ представить, какимъ образомъ между возбужденною и покойной частью не существуетъ электрической разницы, такъ какъ нервъ принадлежитъ къ числу электролитовъ. Чтобы создать такое представленіе, необходимо снабдить возбужденіе совершенно особенными, неизвѣстными наукаѣ свойствами. Это и дѣлаетъ *Чиревъ*, говоря, что возбужденіе есть процессъ „*sui generis*“, т. е. такой, который стоитъ внѣ всякихъ законовъ. Въ другомъ мѣстѣ (стр. 46) онъ заявляетъ, что возбужденіе есть „процессъ своеобразный—физиологическій, а не физическій“. Никто, я думаю, не станетъ оспаривать того, что возбужденіе есть процессъ физиологическій, а не физическій, но не слѣдуетъ забывать, что ни одно физиологическое явленіе не можетъ идти въ разрѣзъ съ общими физическими законами, и потому слово—физиологическій не выражаетъ всей своеобразности этого процесса.

*Чиревъ* подаетъ, что разрѣшилъ вопросъ о происхожденіи электрическихъ явленій въ пользу предсуществованія ихъ, на самомъ же дѣлѣ его слова (не факты, которые могутъ быть объяснены иначе) доказываютъ несостоятельность гипотезы предсуществованія, стоитъ лишь поглубже вникнуть въ ихъ значеніе. Мышечная ткань, по его мнѣнію, обладаетъ совершенно невѣроятными свойствами. Именно, она заключаетъ въ себѣ связанную электрическую энергію, но это электричество, надо думать, связано не съ живой молекулою, а съ тѣмъ-то другимъ, иначе невозможно представить, что молекула во время дѣятельности подвергается измѣненіямъ,

<sup>1)</sup> Nuovo Cimento (2) III. 1870. Цитир. по *Герману*. Т. II, стр. 242.

<sup>2)</sup> Pfüger's Archiv. Bd. 15, S. 328.

<sup>1)</sup> Archives de physiologie 1892, remarq., p. 602.

между тѣмъ какъ электричество, которое заключено въ ней, остается in statu quo. Остается только сдѣлать фантастическое представленіе, что молекула раздѣляется на двѣ части: одна всегда остается неизмѣняемой и съ ней связано электричество, другая же, подвергающаяся при возбужденіи превращеніямъ, лишена всякаго электрическаго значенія. Слѣдуетъ признать, что гипотеза *du Bois Reymond*<sup>1)</sup> несравненно логичнѣе поправокъ къ ней, произведенныхъ *Чирсовымъ*, такъ какъ *du Bois Reymond* сознавалъ, что разъ идетъ рѣчь о живой ткани, то слѣдуетъ связывать объясненія съ тѣмъ, что составляетъ ея жизненное свойство, а не съ тѣмъ, что является постороннимъ для ея функций. Дальнѣйшіе выводы *Чирсова* обнаруживаютъ еще болѣе странныя отношенія: послѣ сѣченія, поражающаго и электрически дѣятельную часть, возбужденіе само по себѣ совершенно ей постороннее, получаетъ почему-то возможность вліять на нее. Объясненіе отрицательнаго колебанія тѣмъ, что прибывающая волна стремится сгладить (неизвѣстнымъ и непонятнымъ образомъ) электрическую разницу, является не объясненіемъ, а только простымъ перифразомъ наблюдаемаго факта. Еще хуже совершенно уже гипотетическое и рѣшительно ничѣмъ не подтверждаемое предположеніе о поворотѣ молекулъ (т. XVII, стр. 45).

Но, я думаю, уже достаточно ясно, какое научное значеніе могутъ имѣть не только теоретическіе выводы, но и всѣ приведенные выше опыты *Чирсова*. Не могу не согласиться съ тѣмъ, что въ цитированномъ мѣстѣ (р. 1051) было по этому поводу высказано профессоромъ *Веденскимъ*: «Ces exemples nous montrent que les autres appareils, aussi bien que le téléphone, entre les mains de *M. Tchiriev*, donnent des résultats que personne ne pouvait obtenir avant lui et d'autre part, qu'ils ne fournissent pas ce qui a été constaté par tous les prédecesseurs de ce savant».

Итакъ, бросая общій взглядъ на все ученіе о токахъ дѣйствія, нельзя не убѣдиться въ томъ, что до настоящаго времени не извѣстно ни одного факта, который бы говорить противъ ихъ фізіологическаго значенія. Всѣ возраженія, которыя въ разное время были представлены, основывались на

вѣточно произведенныхъ или неправильно истолкованныхъ опытахъ. Въ заключеніе позволю себѣ привести слова *Hergsen*<sup>1)</sup>, хотя и сказанныя съ другою цѣлью, но прекрасно характеризующія современное положеніе ученія о токахъ дѣйствія<sup>1)</sup>: „Ничто въ фізіологіи не соответствуетъ основаніямъ болѣе очевиднымъ, постояннымъ и многочисленнымъ и не встрѣчается факта, опровергающаго или дающаго сомнѣвіе, и нельзя указать въ нервѣ функциональнаго дѣйствія безъ электрической дѣятельности“.

Поэтому, мы въ правѣ, какъ на основаніи фактическихъ данныхъ, такъ и на основаніи теоретическихъ представлений высказать слѣдующее положеніе: отрицательное колебаніе есть ясный и точный указатель измѣненій, совершающихся въ нервѣ, наше дѣло только въ томъ, чтобы понять эти указанія и сумѣть ихъ правильно истолковать. Этотъ указатель не представляетъ изъ себя чего-либо сложнаго, запутывающаго дѣло, напротивъ, онъ вводитъ сюда элементы другой, болѣе точной и ясной науки и связуетъ физику организма съ физикой природы.

<sup>1)</sup> Revue scientifique, V. XIII, 2, p. 40.

## Г Л А В А III.

Распространение отрицательного колебания в искусственно очищенных нервахъ.

Итакъ, отрицательное колебание есть вѣрный критерій, позволяющій судить о дѣятельности нерва, но, чтобы на основаніи его распространения рѣшить вопросъ о двусторонней функціи, отъ нерва, служащаго для изслѣдованія, прежде всего требуется физиологическая однородность. Какъ мы могли убѣдиться, этому условію не можетъ вполнѣ удовлетворить ни одинъ изъ нихъ: всѣ нервы, надо думать, оказываются болѣе или менѣе смѣшанными. Слѣдовательно, чтобы имѣть право воспользоваться для рѣшенія нашей задачи классическимъ способомъ *du Bois Reymond*'а, мы должны прежде всего выяснить вопросъ, нельзя ли, если пѣть въ организмѣ необходимыхъ намъ нервовъ, получить ихъ искусственнымъ путемъ. Такое предположеніе не представляетъ собою чего-либо невозможнаго, стоитъ лишь бросить взглядъ на современное ученіе о строеніи центральной нервной системы.

Какъ известно всякое нервное волокно соединено съ нервной кѣлкой, которая является его нервнымъ и мѣстѣ съ тѣмъ трофическимъ центромъ. Расположеніе этихъ кѣлокъ для обѣихъ категорій нервныхъ волоконъ, центробѣжныхъ и центростремительныхъ, неодинаково. Трофическій центръ первыхъ лежитъ въ переднихъ рогахъ спинного мозга, вторыхъ— въ межпозвоночныхъ узлахъ. Это положеніе установлено на основаніи многочисленныхъ изслѣдованій и, какъ показавъ опытъ, его должно считать вѣрнымъ и въ томъ случаѣ, когда даже самыя волокна выходятъ аномальнымъ путемъ— черезъ задній рогъ и корешокъ. Поэтому, стоитъ лишь разрушить одинъ изъ этихъ трофическихъ центровъ, чтобы всѣ его волокна переродились и нервъ состоялъ бы исключительно изъ волоконъ другой категоріи. Благодаря вполнѣ

обособленному положенію центровъ, на практикѣ это представляется вполнѣ выполнимымъ. Такъ, если перерѣзать передній корешекъ около узла, то всѣ центростремительныя волокна, примѣшанныя къ нему, должны переродиться, такъ какъ они отдѣлены отъ ихъ центра, который находится въ межпозвоночномъ узлѣ; центробѣжныя волокна при этомъ останутся неизмѣненными, перерожденіе не пойдетъ далѣе перваго перехвата, (*Ranvier*), и только спустя долгое время можно будетъ замѣтить въ нихъ дегенеративныя измѣненія, состоящія, главнымъ образомъ, въ распадѣннй мѣлнновой оболочки и зависящія, вѣроятно, отъ ихъ функциональной недѣлятельности.

Перерѣзка заднихъ корешковъ около спинного мозга вызоветъ дегенерацию всѣхъ центробѣжныхъ волоконъ и сохранитъ неприкосновенными всѣ центростремительныя.

Такимъ образомъ, посредствомъ перерѣзокъ можно получить спустя нѣкоторое время необходимое для перерожденія, совершенно однородный нервный стволъ. Всѣ примѣшанныя къ нему волокна другого проведенія, переродятся, конечно, при томъ условіи, чтобы ихъ нервныя центры лежали въ указанныхъ выше мѣстахъ. Но эти перерѣзки примѣнимы не только къ корешкамъ, а посредствомъ ихъ можно также получить однородный нервъ, правда, состоящій исключительно изъ центростремительныхъ волоконъ.

Если перерѣзать на одной сторонѣ достаточное количество переднихъ и заднихъ корешковъ, не повреждая межпозвоночныхъ узловъ, то въ начинающемся этими корешками смѣшанномъ нервѣ переродятся всѣ центробѣжныя волокна, а центростремительныя, какъ сохранившія связь съ нервными кѣлками, останутся неизмѣненными. Получить такой же нервъ, состоящій изъ центробѣжныхъ волоконъ, не представляется возможнымъ вслѣдствіе чисто техническихъ затрудненій: глубокое положеніе узла и тѣсная его связь съ корешкомъ не позволяютъ разрушить узелъ безъ поврежденія спаянныхъ съ нимъ переднихъ корешковъ.

Такіе опыты съ перерѣзками и были произведены на холдокровныхъ—лягушкахъ и теплокровныхъ—собакахъ.

Для корешковъ употреблялись крупныя собаки отъ 20

до 30 к. съ целью получить болѣе длинные препараты. Для периферическихъ нервовъ употреблялись лягушки, такъ какъ при этомъ необходимо разрушить много корешковъ, что на собакахъ и трудно выполнимо, и представляетъ собою чрезвычайно тяжелую операцію.

Операція перерѣзки корешковъ производилась слѣдующимъ образомъ. Собака привязывалась къ доскѣ; со спины сбивалась шерсть. Отпрепаровывалась *vena saphena* въ нижней части бедра и въ нее вводилась металлическая канюля для шприца. Для наркоза собаки черезъ эту канюлю вводился 1% растворъ морфия по 1 к. с. на каждые 2 кіло ея вѣса. Приготовленное, такимъ образомъ, животное переносилось въ операціонную комнату и тамъ помѣщалось на особомъ, выкрашенномъ масляной краской, столѣ.

Операціонное поле тщательно вымывалось мыломъ и горячей водой съ помощью щетокъ, обтиралось 0,1% растворомъ сулемы и прикрывалось стерелизованными компрессами. Вся собака, за исключеніемъ поля операціи, закрывалась стерелизованнымъ полотенцемъ. Дальнѣйшій наркозъ поддерживался хлороформомъ.

Разрѣзъ кожи проводился по остистымъ отросткамъ позвонковъ сант. въ 15 длиною. Fascia *lumbo-dorsalis* раздѣлалась надъ самыми остистыми отростками вплоть до кости и распаторомъ отдѣлялись мышцы обѣихъ сторонъ вмѣстѣ съ надкостницей. Можно просто ножомъ разсѣчь мышцы вдоль остистыхъ отростковъ, но при этомъ всегда получается обильное кровотеченіе изъ мелкихъ мышечныхъ сосудовъ, тогда какъ поднадкостничное отдѣленіе даетъ ничтожное паренхиматозное кровотеченіе.

Послѣ раздѣленія мышцъ, распаторомъ же отдѣляется надкостница отъ дугъ до суставныхъ отростковъ и костными щипцами отсѣкаются остистые отростки у ихъ основанія. Послѣ этого уже можно приступить къ вскрытію позвоночнаго канала. Для этой цѣли трепаномъ высверливалось нѣсколько отверстій, которая посредствомъ костныхъ щипцовъ соединялись между собой, и рана щипцами нѣсколько расширялась. Необходимо было слѣдить за тѣмъ, чтобы не поранить мелкихъ артерій, проходящихъ между суставными

отростками позвонковъ, такъ какъ кровотеченіе изъ нихъ весьма трудно остановить. Когда, посредствомъ компрессовъ, небольшое кровотеченіе останавливалось, можно было приступить къ перерѣзкѣ корешковъ. Для этой цѣли твердая мозговая оболочка захватывалась пинцетомъ и оттягивалась въ противоположную сторону, тупая изогнутая игла вводилась въ промежутокъ между мозгомъ и костной стѣнкой, и ею легко извлекалась пара корешковъ. У каждой собаки я обыкновенно довольствовался перерѣзкой двухъ или трехъ паръ корешковъ, такъ какъ для перерѣзки избирались самые длинные нижние поясничные корешки. Сокращенія мышцъ, получившіяся въ моментъ перерѣзки, указывали, что былъ перерѣзанъ двигательный корешокъ. Когда все было окончено, рана зашивалась и присыпалась йодоформомъ, а сверху выкладывалась повязка. Заживленіе обыкновенно шло быстро; черезъ нѣсколько дней собака уже бродила по комнатѣ, а черезъ недѣлю, если не было нагноенія, кожа настолько спаивалась, что можно было снять швы. Всего мною было оперировано 17 собакъ; изъ нихъ 2 погибли отъ наркоза, 1 отъ неизвестной причины, спустя нѣсколько дней послѣ операціи и 5 отъ послѣдствій самой операціи. Дѣло въ томъ, что при первыхъ опытахъ я вскрывалъ позвоночникъ пилой и чтобы свободно ею дѣйствовать срезалъ суставные отростки. При этомъ открывалось сильное кровотеченіе, которое останавливалось только съ трудомъ и часто возобновлялось.

У лягушекъ, гдѣ операція является весьма простой, производилась или перерѣзка переднихъ и заднихъ корешковъ съ одной только стороны, или же выщипалась вся поясничная часть спинного мозга, а кожа закрывалась узловымъ швомъ. Обыкновенно въ тѣхъ случаяхъ, когда была произведена односторонняя перерѣзка, въ послѣдствіи на мѣстѣ мозга оказывалась сѣрая гноевидная масса. Послѣ операціи лягушки помѣщались на блюдо и прикрывались стекляннмъ колпакомъ. Въ концѣ первой и въ началѣ второй недѣли лапки начинали отекать, животъ лягушки раздувался отъ переполненія парализованнаго мочевого пузыря. Чтобы устранить это, я ежедневно выдавливалъ изъ него мочу. При одно-

сторонней перерѣзкѣ со временемъ появлялся отекъ и въ другой конечности, очевидно, вслѣдствіе пораженія мозга. 7-ки лапокъ быстро увеличивались; лягушки же черезъ 7—10 дней начинали гибнуть. Изъ 58-ми оперированныхъ въ разное время лягушекъ, я могъ сохранить черезъ четыре недѣли только 7; остальные, несмотря на тщательный уходъ, погибли при чрезвычайно сильномъ отеѣ.

Нервы оперированныхъ описаннымъ способомъ животныхъ, послѣ извѣстнаго времени, необходимаго для перерожденія, подвергались гальванометрическому изслѣдованію. У собакъ они вынимались черезъ 9, 13, 19 и 21 дней. Конечно, болѣе долгій срокъ даетъ лучшую гарантію ихъ очищенія, чѣмъ непродолжительный, но, съ другой стороны, въ это время корешки настолько плотно обстраютъ соединительную тканьъ, затягивающей рану, что ихъ даже трудно отскатать и нельзя освободить, не причиняя извѣстнаго поврежденія. Въ виду особой чувствительности корешковъ къ механическимъ insultамъ, это можетъ явиться причиной неудачи при гальванометрическомъ изслѣдованіи, и потому я предпочелъ вынимать черезъ болѣе короткий срокъ отъ 12 до 14 дней. Микроскопическое изслѣдованіе въ это время показало сильное жировое распадентіе мѣдиновой оболочки, при чемъ осевые цилиндры плохо окрашивались ядерными красками.

У лягушекъ перерожденіе идетъ болѣе медленнымъ шагомъ, и поэтому ихъ нервы подвергались изслѣдованію не ранее 3-хъ, 4-хъ недѣль. Чтобы установить время, когда нервъ перестаетъ дѣйствовать на мышцу, я обнажилъ нервъ и раздражалъ его индукционнымъ токомъ. На 13-й день раздраженіе нерва еще вызывало сокращенія, на 20-й же прикладываніе электродовъ недалеко отъ колѣна при сдвинутыхъ катушкахъ (5 см.) не давало никакого эффекта. Конечно, можно было бы предположить, что это зависѣло только отъ перерожденія нервныхъ окончаній, хотя нервъ самъ по себѣ еще не утратилъ возбудимости, тѣмъ болѣе, что посредствомъ окраски метиленовой синькою я не могъ открыть въ мышцѣ нервныхъ окончаній. Но, какъ извѣстно, икроножная мышца для этой окраски менѣе всего пригодна; кромѣ того, желая

сохранить для физиологическаго опыта нервъ, я синьку не вспрыскивалъ въ сосуды, а поливалъ ею мышцу. Микроскопическое же изслѣдованіе нервовъ въ однихъ случаяхъ обнаружилъ такую же картину, какъ въ корешкахъ, въ другихъ же можно было видѣть большое количество пустыхъ Schwann'овскихъ оболочекъ съ сильно размножившимися ядрами. Безспорно, лучше было бы брать нервы еще позднѣе (4-хъ недѣль), но сильная смертность животныхъ, прогрессирующая увеличивающаяся съ теченіемъ времени, не допускала этого.

Въ большинствѣ случаевъ нервы, по окончаніи опыта, подвергались микроскопическому изслѣдованію. Это произошло, главнымъ образомъ, съ цѣлью провѣрить причины отрицательнаго результата иногда получавшагося при опытахъ. Такъ, на двухъ лягушкахъ, которыя не обваружили ни малѣйшаго признака отрицательнаго колебанія и дали весьма слабый токъ покоя, обнаружилось, что всѣ волокна находятся въ довольно сильной степени перерожденія. Вѣроятно, или во время операции, или послѣ нея были повреждены спинно мозговые узлы. Этимъ же путемъ было открыто, что у собаки нѣсколько разъ корешки были по ошибкѣ перерѣзаны не въ томъ мѣстѣ, гдѣ надо. Окраска нервовъ производилась гематоксилиномъ по Pal'ю или осмевой кислотой по Marchi и Буны<sup>1)</sup>, иногда послѣ гематоксилина примѣнялась дополнительная окраска осевыхъ цилиндровъ пикрокарминомъ. При изслѣдованіи въ заднихъ корешкахъ собаки всегда находилось извѣстное количество волоконъ, которыя при окраскѣ оставались почти совершенно безцвѣтными (гематоксилинъ, пикрокарминъ) или же выдѣлялись своимъ чернымъ цвѣтомъ (Marchi, Буны<sup>2)</sup>). Въ переднихъ корешкахъ почти всегда можно было видѣть отдѣльныя перерождающіяся волокна, вѣроятно, центростремительные нервы мозговой оболочки, обнаруживающіе такъ называемую sensibilité recurrente<sup>3)</sup>, которые, какъ было указано, не могутъ помѣшать успѣшно-

<sup>1)</sup> Кальденз. Техника гистологическаго изслѣдованія, Спб. 1894; Телленикъ. Объ окончаніяхъ языкоглоточнаго нерва. Диссерт. Спб. 1896; Эрментъ. О нисходящихъ связяхъ зрительныхъ бугровъ, Спб. 1902.

<sup>2)</sup> Германъ. Руководство. II, 2, стр. 325.

сти опытовъ, такъ какъ въ нихъ направленіе импульсовъ одинаково съ волокнами передняго корешка.

Корешки собакъ и нервы лягушекъ по истеченіи опредѣленнаго срока подвергались гальванометрическому изслѣдованію. Такъ какъ на этомъ способѣ основана вся наша работа, то я считаю нелишнимъ сдѣлать описаніе тѣхъ условий, при которыхъ производились наши изслѣдованія.

Для большинства опытовъ я пользовался зеркальнымъ гальванометромъ *Hermann'a* и только послѣдніе произведены съ гальванометромъ *Wiedemann'a*, видовымъ именемъ *d'Arsonval'емъ*<sup>1)</sup>. Тотъ и другой гальванометры построены совершенно одинаково и различаются только въ деталяхъ конструкции. Гальванометръ *Hermann'a*<sup>2)</sup> имѣетъ четыре катушки, по двѣ съ каждой стороны, и легкой магнитъ въ видѣ кольца; *Arsonval'я*—2 катушки и магнитъ въ видѣ подковы. Общее сопротивление его катушекъ равно 30000 омъ по 15000 съ каждой стороны<sup>3)</sup>. Заглушитель въ обоихъ гальванометрахъ устроенъ въ видѣ толстаго мѣднаго цилиндра, расположеннаго горизонтально или вертикально, смотря по формѣ магнита. Катушки могутъ двигаться по латуному брусу и передвиженіемъ ихъ измѣняется чувствительность гальванометра.

Въ такомъ видѣ однако гальванометръ не можетъ еще служить для физиологическихъ цѣлей, такъ какъ онъ не аперіодиченъ, т. е. магнитъ по инерціи совершаетъ рядъ колебаній.

Мѣдный заглушитель способствуетъ болѣе скорому успокоенію магнита, потому что движеніе магнита индуцируетъ

<sup>1)</sup> Archives de Physiologie. 1889, p. 431.

<sup>2)</sup> Pfüger's Archiv. Bd. 21, S. 430.

<sup>3)</sup> Обозначеніе сопротивленіе гальванометра съ подвижнымъ магнитомъ служитъ для выраженія его чувствительности, такъ какъ это сопротивление говоритъ о большомъ количествѣ оборотовъ проволоки. Собственно же сопротивление гальванометра для нанюгоднѣшаго дѣйствія тока по формулѣ *Ома* должно быть много ниже. На гальванометръ, построенномъ по типу *Arsonval'я* (съ неподвижнымъ магнитомъ), бываетъ вполнѣ достаточно 200—1000 омъ.

въ немъ токи (Фуко) направленія противоположнаго движенію; магнитъ при этомъ движется какъ бы въ вязкой средѣ, которая задерживаетъ его осцилляціи. Для лучшаго заглашенія требуется наличность двухъ условій—легкость магнита и сильная заглушающая трубка. Существуютъ такіе магниты<sup>1)</sup>, которые, благодаря малому моменту кривости и сильному заглашенію (шарообразное влагаліце) движутся аперіодично. Но для достиженія аперіодичности въ употребляемомъ нами гальванометрѣ приходилось прибѣгать къ астази по способу *Hauy*. Сильный магнитный прутъ, укрѣпленный около гальванометра, нейтрализуетъ земной магнитъ и дѣлаетъ, такимъ образомъ, магнитъ астатичнымъ. Степень астази зависитъ отъ степени приближенія магнитнаго прута. Правда, какъ указалъ *Gauss*, паденія съ аперіодическимъ магнитомъ бывають менѣе точны, нежели съ заглушеннымъ, такъ какъ онъ не такъ быстро отвѣчаетъ на колебанія тока. Но при физиологическихъ опытахъ, гдѣ показанія гальванометра должны служить вѣрнымъ выраженіемъ измѣненія электрическихъ состояній нерва и мышцы, аперіодичность является необходимымъ условіемъ.

Въ гальванометрѣ *Hermann'a* прутъ *Hauy* помѣщается сбоку на продолженіи саеи и кромѣ измѣненія разстоянія допускаетъ вращательное передвиженіе съ помощью особаго винта; въ гальванометрѣ *Arsonval'я* онъ воздуженъ на трубкѣ въ которой проходитъ коконовая нить отъ магнита, и боковыя его движенія должны производиться рукою, что при сильныхъ степеняхъ астази представляетъ большія неудобства—магнитъ ускользаетъ и поворачивается къ противоположному полюсу прута.

Для опыта гальванометръ помѣщается на неподвижной подставкѣ, вдали отъ всѣхъ металлическихъ предметовъ, которые могутъ оказать сильное вліяніе на подвижность магнита. Съ помощью компаса приборъ устанавливался въ плоскости магнитнаго меридіана. Затѣмъ ватерпасомъ вывѣря-

<sup>1)</sup> Теорія заглушеннаго магнита подробно изложена *Du Bois Reymond'омъ* (Ges. Abh. I, SS. 284—388).

лось его горизонтальное положение и магнитъ движеніемъ винта, на который наматывается конецъ коконовой нити, завѣшивался въ просвѣтъ демфера. Катушки сдвигались вплотную, такъ какъ для нашихъ опытовъ была необходима большая чувствительность.

На разстояніи  $2-2\frac{1}{2}$  метровъ помѣщалась шкала, дѣленія которой отсчитывались съ помощью зрительной трубы. Зрительную трубу я всегда предпочиталъ свѣтовому рефлексу, такъ какъ она устраняетъ необходимость въ затемненіи комнаты и придаетъ большую точность отсчету, благодаря увеличенію дѣлений.

Казалось бы, что удаление шкалы должно благоприятствовать увеличенію чувствительности гальванометра, такъ какъ при этомъ увеличивается  $\sin$  угла отклоненія. Но такое предположеніе оказывается ошибочнымъ <sup>1)</sup>, такъ какъ одновременно уменьшается величина видимыхъ въ трубу дѣлений, такъ какъ сила зрительной трубы имѣетъ свою определенную величину и тѣмъ ослабляется точность отсчета. Это бываетъ незамѣтнымъ только до извѣснаго предѣла, каковымъ обыкновенно являются  $2-2\frac{1}{2}$  м. Дальнѣйшее же удаление уже уменьшаетъ чувствительность. Кромѣ того для чувствительности имѣетъ значеніе измѣненіе ея въ десятки, сотни разъ, а передвиженіемъ трубы мы получаемъ только удвоеніе, утроеніе и т. д.

Для астазирования гальванометра ранѣе удаленный магнитный прутъ помѣщался на свое мѣсто такъ, чтобы полюсы его соответствовали полюсамъ подвижнаго магнита. Потомъ прутъ осторожно опускался и производилось отсчитываніе отклоненія гальванометра. Наблюденія лучше производить съ помощью зайчика, такъ какъ этимъ устраняется необходимость въ пособіи другого лица. По мѣрѣ приближенія прута отклоненіе гальванометра при той же силѣ испытующаго тока, становится больше, быстрота движенія уменьшается, число осцилляцій сокращается. Такимъ способомъ легко, конечно, достигъ полной астазіи, когда магнитъ, давая

наибольшую величину отклоненія, сразу бы устанавливался въ новое положеніе. Но такая степень астазіи нежелательна, такъ какъ вполнѣ астазированный магнитъ, во-первыхъ, не остается въ покоѣ, а постоянно движется, что затрудняетъ опредѣленіе нулевой точки, во-вторыхъ, чрезвычайно медленно передвигается по шкалѣ.

Поэтому я никогда не доходилъ до полной астазіи, а ограничивался той ея степенью, при которой магнитъ, прежде чѣмъ остановится въ новомъ положеніи, давалъ только одну осцилляцію; быстрота его движенія въ это время еще достаточно велика. Благодаря хорошему заглушителю и легкости магнита, для этого требовалось передвиженіе прута не болѣе, какъ на  $\frac{1}{2}$  его пути. Но установленная разъ астазія не остается таковой всегда, такъ какъ магнитное поле прута, вслѣдствіе колебаній земного магнитизма, измѣняется. Поэтому, необходимо время отъ времени ее провѣрять, но, конечно, вѣтъ нужды дѣлать это каждый разъ.

Для опредѣленія чувствительности гальванометра я пользовался шунтомъ, съ помощью котораго можно отвѣтвлять къ гальванометру  $\frac{1}{10}$ ,  $\frac{1}{100}$ ,  $\frac{1}{1000}$  часть тока. Для гальванометра *Arsonval*'я употреблялся шунтъ того же фабриканта, для *Hermann*'а же я подбиралъ соответствующее сопротивленіе на магазинѣ. Источникомъ тока служилъ или свѣже заряженный аккумуляторъ напряженіемъ 2 V., или же постоянный элементъ *Kittler*'а съ электродвижущей силой въ 1,18 V. Кромѣ того, въ цѣпь элемента для ослабленія тока вводилось добавочное сопротивленіе въ 40000 (для аккумулятора) и въ 20,000 (для элемента).

Вычисления производились слѣдующимъ образомъ:

Аккумуляторъ въ 2 V., добавочное сопротивленіе въ 40000 <sup>1)</sup>, сопротивленіе шунта равнялось  $\frac{1}{999}$  гальванометра, слѣд., онъ отвѣтвлялъ  $\frac{1}{1000}$  часть тока. При этихъ условіяхъ получалось при замыканіи тока отклоненіе зеркала на 10 мм.

<sup>1)</sup> Сопротивленіе гальванометра при шунтѣ такъ незначительно увеличивается общее сопротивленіе цѣпи, что имъ можно при такихъ большихъ числахъ пренебречь.

<sup>1)</sup> *Лермонтовъ*. Журн. Физ.-Хим. Общ. т. XXIV, 2, стр. 261.

разстояние шкалы—1 м.), слѣд., сила тока, дающаго отклоненіе въ 1 м.:  $i = \frac{e}{W} = \frac{2}{40000 \cdot 1000 \cdot 10} = 5 \cdot 10^{-9}$ ; при разстояніи шкалы въ 2 м. она будетъ вдвое больше, т. е.  $= 2,5 \cdot 10^{-9}$ .

Во всѣхъ опытахъ производилось измѣреніе электродвижущей силы по способу *Poggendorf*'а <sup>1)</sup>. Способъ этотъ, какъ извѣстно, основывается на приведеніи тока въ испытуемой цѣпи къ нулю посредствомъ отвлѣченія въ нее тока отъ другого источника съ извѣстной электродвижущей силой. Необходимымъ условіемъ для примѣненія этого способа является постоянный источникъ тока. Въ качествѣ такового я употребляетъ элементъ *Kittler*'а съ электродвижущей силой въ 1,18 V. Элементъ этотъ представляетъ комбинацію химически чистаго амальгамированнаго Zn въ разбавленной  $H_2SO_4$ , удѣльнаго вѣса 1,075, со свѣже осажденною мѣдью въ насыщенномъ растврѣ, очищеннаго перекристаллизацией, мѣднаго купороса.

Конечно, прекраснымъ источникомъ тока въ смыслѣ постоянства является аккумуляторъ, требующъ для правильной работы не большаго ухода, чѣмъ вышеуказанный элементъ. Но, къ сожалѣнію, я только въ послѣднее время получилъ возможность располагать имъ и большинство опытовъ поставлено съ элементомъ *Kittler*'а.

Для отвлѣченія тока употреблялся реохордъ съ одной тонкой платиновой проволокой длиною въ 1 м. и подвижнымъ контактомъ. Сопротивленіе каждаго миллиметра у этого реохорда было равно 0,004 ома.

Вычисленіе электродвижущей силы производилось по извѣстной формулѣ *Кирхгофа*:  $e = \frac{Ew}{W}$ , гдѣ  $E$  — электродвижущая сила источника тока,  $w$  — сопротивленіе введенной для компенсаціи проволоки реохорда,  $W$  — сопротивленіе всей цѣпи, которое составляютъ реохордъ, магазинъ и внутреннее сопротивленіе магазина. Первыя двѣ величины извѣстны, сопротивленіе же элемента будетъ различно въ каждомъ

<sup>1)</sup> Gesam. Abb. Bd. II, S. 232.

случаѣ, въ зависимости отъ количества жидкости, ея удѣльнаго вѣса, диаметра сосудовъ и т. д. Определить его можно лишь путемъ непосредственнаго измѣренія. Но производить послѣднее каждый разъ, при зарядженіи элемента, являлось бы затруднительнымъ. Поэтому лучше имъ пренебречь, но для этой цѣли необходимо сопротивленіе вѣшной цѣпи сдѣлать въ сравненіи съ нимъ очень большимъ, а само сопротивленіе элемента по возможности малымъ. Для послѣдняго наполняемъ большую элементъ до верху жидкостью, сопротивленіе его приблизительно бываетъ равно 1 ому, для перваго магазиномъ вводимъ любое сопротивленіе.

Главнымъ условіемъ успѣшности гальванометрическаго опыта служитъ отсутствіе тока во всѣхъ частяхъ цѣпи, поэтому, чрезвычайно важнымъ является способъ, которымъ животная ткань соединяется съ металлическимъ проводникомъ, такъ какъ непосредственное соприкосновеніе металла съ жидкостями служитъ источникомъ поляризаціоннаго тока. Для устраненія его введены физиологіей неполяризующіеся электроды различныхъ системъ. Въ общемъ всѣ эти электроды стремятся удовлетворить слѣдующимъ требованіямъ: быть однородными съ животными тканями, не поляризоваться, совмѣщать все въ возможно маломъ объемѣ и обладать легкой подвижностью.

Основнымъ типомъ являются глиняные электроды, предложенные впервыя *Reynaud*'омъ <sup>1)</sup>, улучшенные *Mattenti* и *du Bois Reymond*'омъ <sup>2)</sup>.

Они какъ извѣстно, состоятъ изъ стеклянныхъ трубокъ, наполненныхъ насыщеннымъ растворомъ  $ZnSO_4$ , въ который погружена металлическая палочка изъ амальгамированнаго цинка; снизу трубка закупорена пробкой изъ скульптурной глины, замѣшанной на 0,7%  $NaCl$ . Электроды эти, удовлетворяя требованіямъ о подвижности и объемѣ, являются въ то же время однородными, такъ какъ глина разведена на физиологическомъ растврѣ  $NaCl$ , и неполяризующимися. Однородность ихъ при

<sup>1)</sup> Comp. Rend. V, 33, p. 891.

<sup>2)</sup> Gesamm. Abb. Bd. I, S. 52.

вънромъ употребленія оказывалась абсолютной <sup>1)</sup>, тогда какъ неполяризуемость только относительной, особенно, если токи сильны, а поверхность цинка мала. Последнее обстоятельство имѣетъ вліяніе въ силу того, что у анода, гдѣ растворяется *Zn*, концентрація раствора мало-по-малу увеличивается, а у катода, гдѣ цинкъ осаждается, концентрація уменьшается. Различіе концентрацій служить поводомъ къ возникновенію диффузионнаго тока. Изъ другихъ электродовъ укажемъ на электроды *d'Arsonval'* <sup>2)</sup>, состоящие изъ серебряной проволоки, покрытой *AgCl* и погруженной въ растворъ 0,6% хлористаго натра. Но они отличаются значительной поляризацией, такъ какъ разлагаются подъ вліяніемъ свѣта и для чувствительныхъ опытовъ не годятся.

Остальные электроды представляютъ только различныя видоизмѣненія электродовъ *du Bois Reymond'a*. Таковы, напр., электроды *Fleischl'a*, гдѣ глина замѣнена кисточкой, *Fuchs'* <sup>3)</sup>, кускомъ оплотвѣнаго легкаго и др.

Для своихъ опытовъ я всегда пользовался глиняными электродами, во-первыхъ, въ силу ихъ превосходства надъ другими въ отношеніи поляризации, во-вторыхъ, потому, что благодаря пластичности глины электроду можетъ быть придана любая форма, что для нѣкоторыхъ моихъ опытовъ являлось важнымъ.

Стеклянная трубочка, употреблявшаяся, для электродовъ была достаточно вѣсистельна, диаметромъ около 1 см. и длиною 10 см. Металлъ употреблялся химически чистый и амальгамировался растворомъ ртути въ азотной и соляной кислотахъ <sup>4)</sup>. Для приготовления раствора *Zn*, который, какъ нашьелъ *Patry* <sup>5)</sup>, долженъ быть свободенъ отъ кислоты продажныи химически чистый *Zn*, всегда имѣющій кислую

<sup>1)</sup> *Hermann*, въ ук. м. стр. 270. *D'Arsonval* же, наоборотъ, считаетъ ихъ неомогенными, такъ какъ соприкасаются двѣ различныя соли — *NaCl* и *ZnSO<sub>4</sub>* (*Archiv. de phys.* 1889).

<sup>2)</sup> *Ibi.*

<sup>3)</sup> См. *Kühne*. *Pflüger's Arch.* Bd. 56, S. 432.

<sup>4)</sup> *Burdock* *Сайденромъ*. *Практ. курсъ*, I, 252.

<sup>5)</sup> *Annal. der Physik* Bd. 136, S. 495.

реакцію, кипятился съ *ZnO* и нѣкоторое время оставался стоять надъ неф <sup>1)</sup>.

Приготовленные съ соблюденіемъ всѣхъ предосторожностей оба электрода передъ началомъ опыта соединялись другъ съ другомъ и провѣрялись гальванометромъ на присутствіе тока. Обыкновенно электроды давали незначительное отклоненіе въ нѣсколько мм. шкалы. Если даже это отклоненіе бывало больше (10—15 мм.), то вскорѣ оно выравнивалось, необходимо только было оставить ихъ соединенными до тѣхъ поръ, пока гальванометръ не покажетъ отсутствія тока. Если же отклоненіе было значительно, что указывало на недостаточную осторожность въ приготовленіи электродовъ, то послѣдніе готовились вновь.

Для раздраженія при опытѣ съ сѣдальнымъ нервомъ служили жестяные электроды *du Bois Reymond'a* <sup>2)</sup> на стеклянной пластинкѣ. Эти электроды представляють большія удобства по легкости, съ которой приспособляются, а также потому, что можно легко измѣнять раостояніе между ними. Часто употреблялись цинковыя амальгамированныя вилочки, отличающіяся сравнительно малой поляризуемостью, а при вѣкоторыхъ опытахъ употреблялись и неполяризующіяся.

Для раздраженія употреблялся нормальный санний индукціонный аппаратъ *du Bois Reymond'a* фабрики *Hirschmann'a* въ Берлинѣ <sup>3)</sup> съ 5000 оборотовъ проволоки во вторичной спиралі. Прерывателемъ служилъ электромагнитный молоточекъ *Wagner'a*. Для выравниванія размыкательныхъ ударовъ ввошло приспособленіе *Гельмгольца*. Въ первичную катушку включался одинъ нормальный элементъ *Küttler'a*. Индукціонный аппаратъ устанавливался такъ, чтобы обороты его были перпендикулярны оборотамъ гальванометра и не могли бы въ немъ индуцировать токовъ. Помѣщался онъ на большемъ разстояніи отъ гальванометра, иногда даже въ другой комнатѣ. Размыканіе цѣпи вторичной катушки производилось введеніемъ побочнаго замыканія посредствомъ ключа

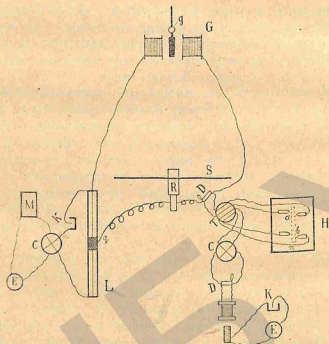
<sup>1)</sup> *Hermann*, *Leitfaden f. das phys. Pract.* 1898, S. 79.

<sup>2)</sup> *Unters.* Bd. I, Taf. II, Fig. 20.

<sup>3)</sup> Типъ, установленный на электрическомъ конгрессѣ въ Парижѣ, въ 1881 г.

du Bois Reymond'a. Для размыкания цѣпи элемента служилъ ртутный ключъ Steinach'a (вашим)<sup>1)</sup>.

Чтобы дать ясное представление о той электрофизиологической обстановкѣ, при которой производились мои опыты, считаю не лишнимъ привести здѣсь чертежъ, указывающій расположение приборовъ (фиг. 1).



Фиг. 1.

G—гальванометръ, S—шкала, R—зрительная труба, L—компенсаторъ съ подвижнымъ мостикомъ q, M—магазинъ, H—влажная камера, а и b—электроды съ нервомъ n (пушистикъ), D—ключи du Bois Reymond'a, K—ключи Steinach'a, E—элементы, C—коммутаторы, T—трансформаторъ (описание его въ главѣ V).

<sup>1)</sup> Pflüger's Archiv. Bd. 72, S. 286.

При всякомъ гальванометрическомъ опытѣ необходима еще влажная камера, такъ какъ измѣненіе влажности нерва отражается на его электрическихъ свойствахъ.

Употреблявшаяся мною влажная камера была изготовлена по указаніямъ Hermann'a<sup>1)</sup>. Она настолько помѣстительна что свободно вмѣщаетъ четыре неполяризующихся электрода. Боковыя ея стѣнки, за исключеніемъ передней, покрыты марлей; передъ опытомъ вся камера ополаскивалась водою. Чтобы поддержать постоянную влажность воздуха, въ нее помѣщалась мокрая губка.

Въ виду того, что сущающіеся водяные пары, покрывая металлические предметы, мѣшаютъ ихъ изоляціи, что можетъ, конечно, измѣнить всѣ результаты опыта, проводки, идущія къ электродамъ, были заключены въ каучуковыя трубки. Постѣ смачиванія стѣнокъ, камера закрывалась и опытъ начинался только тогда, когда воздухъ въ ней достаточно насыщался водяными парами, о чемъ можно было судить по появленію капелекъ росы.

Для изслѣдованія нерва лягушки и корешки собакъ поперечнымъ сѣченіемъ и продольной поверхностью укладывались въ влажной камерѣ на неполяризующіеся электроды. свободный же ихъ конецъ раздражался индукціоннымъ токомъ. Потомъ, такимъ же порядкомъ отводился второй конецъ, а первый раздражался. Результаты опытовъ надъ пятью лягушками представлены въ таблицѣ 2-ой.

На двухъ сетаельныхъ лягушкахъ, какъ было сказано при такой же величинѣ тока пока не получилось ни слѣда отрицательнаго колебанія. На основаніи микроскопической картины можно было думать, что причиной этого явленія было поврежденіе спинныхъ узловъ, вызвавшее перерожденіе центростремительныхъ волоконъ.

<sup>1)</sup> Руководство 1, стр. 28.

ТАБЛИЦА 1.

Корешки собаки.

а) Задние.

№ опыта.	Центральный конец:		Периферический конец:	
	Токъ покоя.	Отрицательное колебаніе.	Токъ покоя.	Отрицательное колебаніе.
1	184	4	658	21
2	120	3	542	4
3	78	5	365	5
4	210	7	541	5
5	490	5	327	12
6	222	9	252	0
7	155	2	265	7
8	41	2	590	10
9	330	8	92	3
10	384	5	230	9

б) Передние.

№ опыта.	Центральный конец:		Периферический конец:	
	Токъ покоя.	Отрицательное колебаніе.	Токъ покоя.	Отрицательное колебаніе.
1	55	3	47	2
2	758	12	340	7
3	404	14	368	11
4	123	10	305	4
5	400	15	660	10
6	93	4	145	5
7	320	8	54	2
8	602	17	250	10
9	320	5	480	12
10	240	3	84	5

ТАБЛИЦА 2.

Нервы лягушки.

№ опыта.	Центральный конец:		Периферический конец:	
	Токъ покоя.	Отрицательное колебаніе.	Токъ покоя.	Отрицательное колебаніе.
1	237	12	422	41
2	352	31	332	14
3	307	18	67	15
4	269	21	100	14
5	303	28	266	11
6	316	24	255	13
7	436	29	244	10
8	370	26	290	18
9	399	48	193	09
10	254	13	300	11
Средн.	333	25	248	15

Изъ приведенныхъ опытовъ вполне ясно, что въ нервѣ, состоящемъ только изъ центроствѣтительныхъ волоконъ, отрицательное колебаніе, а, слѣдовательно, и возбужденіе распространяется въ обѣ стороны. Однако, тѣ величины, которыя получались при этомъ, по абсолютному своему значенію меньше обычныхъ. Такъ, можно видѣть, что средняя величина тока покоя меньше той, которая наблюдается на нормальныхъ нервахъ (см. таблицу 1-ю въ слѣд. главѣ). Для послѣднихъ она составляетъ 0,008, для перерожденныхъ же нервовъ—0,003. Точно также и отрицательное колебаніе у нормальныхъ составляетъ въ среднемъ около  $\frac{1}{4}$ ; здѣсь же оно едва достигаетъ до  $\frac{1}{12}$ . Явленіе это не заключаетъ въ

себя чего-либо неожиданного, и причина его, надо думать, лежит в чисто физических условиях нерва. Перерожденная часть волокон, нефункциональная в электрическом отношении, представляет собою путь для внутреннего замыкания тока, вследствие чего наблюдаемая разность потенциалов должна быть меньше обычной.

Из опытов над корешками собаки, передними и задними, также можно видеть, что возбуждение распространяется в обе стороны. Но при этих опытах весьма часто получались неудачи—или совершенно не было отрицательного колебания, или же оно наблюдалось только на одном конце нерва. Иногда этим концом оказывался противоположный нормальной функции. Весьма часто появлялось положительное колебание. В тех случаях, когда совершенно не было отрицательного колебания, возникло подозрение, не переродился ли весь ствол целиком, но микроскопическое исследование показало, что этого нет. Явления же эти зависели от особенностей в условиях работы нервов тепловых и почти исчезли, когда был применен способ предварительного охлаждения животного<sup>1)</sup>.

Но как ни убедительны описанные опыты над оцищенными нервами, все же они не совершенно свободны от возражений. Возможно предположить, что, быть может, дегенерирующие остатки нервных волокон, которые мы считали неспособными к нормальной функции, могут все-таки проявлять действие. Конечно, это возражение не опирается на точные факты, но и доказать его несправедливость также нельзя. Кроме того, опыты эти основаны на признании за нервными центрами всегда определенного положения. Мы принимаем, что клетки центробежных нервов исключительно находятся в передних рогах, а клетки центростремительных только в спинномозговых узлах. Но если это составляет правило, верное для подавляющего большинства случаев, то все же нельзя его признать абсолютным законом. Нельзя уже потому, что оно является только анатомическим фактом, а связь его с физиологи-

ческой функцией той и другой категории нервов нам неизвестна. В настоящее время мы решительно не можем постигнуть, почему необходимо, чтобы трофические центры двигательных волокон лежали в одном месте, а чувствительных в другом, даже не в мозгу; мы не знаем даже наверное, является ли спинной узел только трофическим центром или в то же время и нервным. Наконец, следует признать, что методы, которыми мы располагаем для исследования хода волокон, не отличаются особой точностью. Они дают, правда, весьма ценные указания на общий ход и распределение их в мозгу, но не могут ничего сказать относительно отдельного волокна. И вряд ли кто решится утверждать, что распределение центров есть непреложный закон, недопускающий исключения. Ведь еще сравнительно недавно считалось законом особое анатомическое распределение волокон в передних и задних корешках, теперь же известны многочисленные исключения из него. Поэтому, нет ничего невозможного в предположении, что могут существовать волокна, центры которых имеют другое положение: центробежные—в спинном узле, а центростремительные—в мозгу, причем ход их остается обычным, т. е. первых через задние, вторых через передние корешки. Конечно, если есть так, то их ничтожное количество, иначе все же их присутствие могло бы быть обнаружено. Понятно также, что по способу перерождения их невозможно открыть.

Но, если бы это было так, то мы не имели бы никакой гарантии в физиологической чистоте нервного ствола, и возражения, которые были сделаны раньше по поводу применения посторонних элементов остались бы в полной силе. Конечно, в настоящее время ничего подобного неизвестно, но кто может поручиться, что это не обнаружится впоследствии, тем более, что такое предположение не представляется по существу ничего невнятного. Таким образом, способ, описанный в предыдущей главе, не может быть абсолютным и, для решения вопроса в высокой степени вероятным, все же оставляет место известному сомнению и не исключает его из числа вопросов.

<sup>1)</sup> Способ этот будет подробно описан в главе V.

## Г Л А В А IV.

## Изменение отрицательного колебания при частичном возбуждении нерва.

Чтобы на основании распространения отрицательного колебания судить о двусторонней проводимости нервного волокна, надо или оперировать над физиологически однородными нервами или же воспользоваться для доказательства самую примесь инородных волокон. Исследованию первой задачи была посвящена предыдущая глава, в настоящее же время постараемся выяснить, представляет ли эта примесь абсолютное или только относительное препятствие.

Если мы допустим, что нервы обладают односторонней проводимостью, то в нерв, который преимущественно состоит из волокон какого-либо одного направления, число волокон, дающих отрицательное колебание на одном его конце и на другом, будет, конечно, неодинаково. Следовательно, все дело сводится к вопросу, останется ли отрицательное колебание, не смотря на различное число образующих его элементов, одинаково или же изменится сообразно с их количеством. Относительно этого до сих пор не было произведено точных исследований; дать же определенный ответ на основании одних только теоретических представлений невозможно по причинам, которые будут изложены в следующей главе.

Поэтому, постараемся выяснить, существует ли связь между числом волокон и величиной отрицательного колебания и нельзя ли ее выразить определенным отношением.

Конечно, не следует смешивать этого случая с общим вопросом, влияет ли вообще на отрицательное колебание число нервных волокон. На последний вопрос можно ответить только отрицательно. Действительно, путем опыта мы можем констатировать, что толщина нерва почти не оказывает влияния на электродвижущую силу его демарка-

ционного тока и отрицательного колебания. Между электродвижущей силой самых толстых и самых тонких нервов наблюдается весьма незначительная разница. Что касается до теоретических оснований этого явления, то с физической точки зрения мы должны рассматривать нервный ствол, как состоящий из целого ряда электродвигательных элементов— нервных волокон, причем их сечения имеют отрицательный знак, а продольные поверхности положительный. В нерв все эти элементы соединены одноименными поверхностями, и, таким образом, он представляет параллельную систему. Из физики же нам известно, что электродвигательная сила такой системы равна силе отдельного волокна. Поэтому, совершенно безразлично, состоит ли нерв из тысяч волокон или из единиц. Все это имеет силу и по отношению к отрицательному колебанию; хотя во время его и происходят изменения электрических свойств нерва—уменьшается разность потенциалов, но физическая конструкция остается прежней: сечение также заряжено отрицательно, а продольная поверхность положительно. Но указанные соображения неприменимы к нашему случаю, так как нерв, состоящий из неоднородных элементов, находится в несколько иных условиях. В силу непроводимости одних волокон,—мы предполагаем, что нервы обладают односторонней функцией отрицательное колебание, т. е. уменьшение разности напряжения, обуславливающее его появление, происходит исключительно насчет других; между тем как волокна, по которым возбуждение должно было идти в обратном направлении, находятся в покое. Следовательно, конец нерва, соединенный с гальванометром, состоит из двух частей: разность потенциалов в одной—покойной, не изменилась и такой же величины, которая свойственна демаркационному току; в другой же—возбужденной, эта разность уменьшилась. Случай этот уже представляет отличие от того, когда отрицательное колебание является выражением деятельности всего нерва. И можно утверждать, что, хотя это также параллельное соединение, но уже иного сорта, и на него нельзя близко перенести указанных выше соображений.

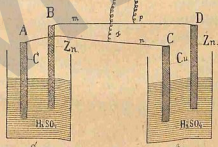
Поэтому сказать, изменится ли величина отрицательного колебания или нѣтъ, становится затруднительнымъ, и необходимо выяснитъ тѣ электрофизическія условия, которыя представляет данное соединеніе. Цѣлесообразнѣе всего, уединивъ основныя моменты, играющіе роль въ данномъ случаѣ, и отбросивъ пока биологическія особенности нерва—элемента, свести все къ простѣйшей физической схемѣ. Для лучшаго же уясненія условий, въ которыхъ находятся нервы, представимъ, что мы сложили два нерва, изъ которыхъ одинъ раздражается, а другой находится въ покоѣ. Въ силу уединеннаго проведенія возбужденіе ограничивается только тѣми волокнами, которыя раздражаются, и не можетъ перейти на сосѣднія нераздражаемыя.

Мы только что говорили о нервѣ, какъ образованіи, съ физической точки зрѣнія аналогичномъ параллельному соединенію элементовъ. Дѣйствительно, можно допустить, что указанная комбинація представляетъ собою соединеніе двухъ параллельныхъ батарей. Говоря батареи, я не хочу прибѣгать къ метафорѣ, а съ полнымъ правомъ называю каждое волокно элементомъ. Съ физической точки зрѣнія совершенно безразлично, изъ чего составленъ элементъ, дѣйствуетъ ли онъ вслѣдствіе химической, термической энергіи, диффузіи и т. д., есть ли въ немъ металлы или нѣтъ; долженъ быть на лицо только результатъ этихъ энергій—электродвижущая сила. Такъ какъ въ перерванномъ нервномъ волокнѣ она обнаруживается, то это дѣлаетъ его въ смыслѣ электрофизическихъ свойствъ простымъ элементомъ. Благодаря тому, что одни волокна возбуждены, а другія нѣтъ, они имѣютъ различное напряженіе. Опять таки для физики безразлично, отчего является эта разниця, а важнѣе лишь самый фактъ. Въ покойномъ нервѣ каждое его волокно между продольной поверхностью и поперечнымъ сѣченіемъ имѣетъ опредѣленную разницю потенциаловъ, и ту же разницю, конечно, обнаруживаютъ все его волокна, какъ находящіяся въ одномъ и томъ же состояніи. Такимъ образомъ, весь нервъ представляетъ параллельное соединеніе одинаковыхъ элементовъ, а общая электродвижущая сила его равна силѣ отдѣльнаго волокна. Другой изъ сложившихъ нервовъ, какъ

возбужденный, имѣетъ меньшую разность потенциаловъ и представляетъ такое же параллельное соединеніе элементовъ, но уже съ меньшей электродвижущей силой. Сама же комбинація этихъ двухъ нервовъ есть ничто иное, какъ параллельное соединеніе двухъ элементовъ съ различной электродвижущей силой.

Предположимъ, поэтому, что передъ нами находятся два элемента (фиг. 2); изъ нихъ одинъ представляетъ комбинацію мѣди ( $Cu$ ) и цинка

( $Zn$ ), другой—угля ( $C$ ) и цинка, жидкостью въ обоихъ служить разведенная сѣрная кислота. Элементы соединены параллельно, т. е. цинкъ съ цинкомъ, а уголь съ мѣдью, причемъ электродвижущая сила первого ( $\alpha$ ) въ разомкнутомъ состояніи— $e_1$ , его внутреннее сопротивленіе— $r_1$ , электродвижущая сила второго ( $\beta$ ) въ томъ же состояніи— $e_2$ , сопротивленіе— $r_2$ ; проводники  $m$  и  $n$ , которыми они соединены, имѣютъ безконечно малое сопротивленіе. Надо узнать, какова будетъ разность потенциаловъ въ точкахъ  $x$  и  $p$ , т. е. общая электродвижущая сила этой батареи<sup>1)</sup>. Причемъ, при такомъ соединеніи батареи представляетъ изъ себя замкнутую цѣпь и въ ней долженъ существовать



Фиг. 2.

<sup>1)</sup> Выраженіе это не совсемъ точно, такъ какъ электродвижущей силой слѣдуетъ называть лишь ту величину, которая определяется для элемента въ его разомкнутомъ состояніи. Но разъ вышняя цѣпь замкнута, то измѣряемая на концахъ электродовъ величина оказывается уже меньшей, измѣняется въ зависимости отъ сопротивленія и потому въ сущности должна называться разностью потенциаловъ. Но и въ физикѣ, не только въ физиологій, обыкновенно не дѣлаютъ точнаго разграниченія между этими двумя понятіями, и электродвижущей силой называютъ всякую разность потенциаловъ, свойственную источнику тока. Слѣдя этому укоренившемуся обычаю, я не дѣлаю строгаго различія, ибо въ каждомъ случаѣ и безъ этого ясно, о чемъ идетъ рѣчь.

токъ, такъ какъ потенциалъ точки *A* выше *C*. Допустимъ далѣе, что элементъ  $\beta$  не обладаетъ электродвижущей силой и представляетъ собой простой проводникъ. Тогда въ точкахъ *A* и *B* мы опредѣлимъ уже не электродвижущую силу, а разность потенциаловъ ( $p_1$ ) той или другой величины, въ зависимости отъ внутренняго сопротивления, и по закону Ома найдемъ, что  $p = i_1 w_1$ , гдѣ  $i_1$ —сила тока этого соединенія,  $w_1$ —вѣтшнее сопротивление, которое въ этомъ случаѣ является ничѣмъ инымъ, какъ внутреннимъ сопротивленіемъ другого элемента— $r_2$ , такъ какъ сопротивление проводниковъ = 0. Поэтому мы можемъ написать:

$$p_1 = i_1 r_2 = \frac{e_1 r_2}{r_1 + r_2}$$

Если мы представимъ и элементъ  $\alpha$  какъ простой проводникъ, то для точекъ *C* и *D* получимъ такимъ же образомъ слѣдующую величину разности потенциаловъ— $p_2$ :

$$p_2 = \frac{e_2 r_1}{r_1 + r_2}$$

Вслѣдствіе того, что разность потенциаловъ  $p_1$ , (въ *A* и *B*) выше, чѣмъ  $p_2$  (въ *C* и *D*), въ кругу, какъ указано, циркулируетъ токъ по направленію отъ *A* къ *C* и отъ *D* къ *B*. Но цѣпь состоитъ не изъ простаго проводника, а въ ней находится электродвижущая сила противоположнаго направленія, такъ какъ собственный токъ элемента  $\beta$  внутри его идетъ отъ *Zn* къ *Cu*, а потому паденіе потенциала будетъ не равномерно и въ этомъ мѣстѣ слѣдуетъ скачекъ. Слѣдовательно, разниця напряженій въ *x* и *p* окажется не такой, какой она была бы при равномерномъ паденіи по проводникамъ *m* и *n* (сопротивленіе ихъ = 0), а большей на величину  $p_2$ . Поэтому:  $x = p_1 + p_2$ , но  $p_1 = \frac{e_1 r_2}{r_1 + r_2}$ ,  $p_2 = \frac{e_2 r_1}{r_1 + r_2}$  и

$$x = \frac{e_1 r_2 + e_2 r_1}{r_1 + r_2}$$

Отсюда ясно, что, когда элементы одинаковой силы, то  $x = e$ , т. е. въ отводныхъ точкахъ, независимо отъ сопротивленія, получится полностью вся электродвижущая сила, которая свойственна одному элементу въ разомкнутомъ видѣ. Но у насъ электродвижущія силы не равны, а потому результатъ будетъ всецѣло зависеть отъ отношеній внутрен-

нихъ сопротивленій обоихъ элементовъ; такъ, если сопротивленіе одного безконечно велико, напр.,  $r_2 = \infty$ , то  $x = \frac{e_2 r_1}{r_1} = e_2$ , т. е. равнодѣйствующая выразится электродвижущей силой другого элемента.

Раздѣлимъ числитель и знаменатель полученной формулы на произведеніе  $r_1 r_2$  и тогда она приметъ слѣдующій, болѣе удобный видъ:

$$x = \frac{e_1/r_1 + e_2/r_2}{1/r_1 + 1/r_2}$$

Итакъ, электродвижущая сила параллельнаго соединенія двухъ неодинаковыхъ элементовъ представляетъ функцію ихъ электродвижущихъ силъ и внутреннихъ сопротивленій.

Для нервовъ должны имѣть силу тѣ же моменты, такъ какъ въ отношеніи своихъ электрическихъ свойствъ они подчиняются общимъ физическимъ законамъ. Поэтому, величина отрицательнаго колебанія на двухъ нервахъ, при раздраженіи одного, должна быть иной, нежели при раздраженіи обоихъ, и, слѣдовательно, развиваемая такой парой электродвигательная сила зависитъ отъ электродвигательной силы демаркаціоннаго тока, отрицательнаго колебанія и отъ внутренняго сопротивленія того и другого нерва.

Казалось бы, что вопросъ уже разрѣшенъ принципиально, но все таки и теперь утверждать, что эти измѣненія обнаружатся, было бы преждевременно. Дѣло въ томъ, что электрофизическія свойства нерва не такъ просты, какъ это мы приняли для элементовъ, а въ немъ существуютъ еще и другіе моменты, усложняющіе дѣло и не допускающіе полнаго отождествленія съ приведенной схемой.

Прежде всего наше вниманіе привлекаетъ то обстоятельство, что структура нервовъ оказывается неоднородной. Микроскопическое изслѣдованіе показываетъ, что они состоятъ изъ двухъ частей—цилиндровъ нервнаго вещества и окружающихъ ихъ соединительнотканнныхъ оболочекъ <sup>1)</sup>. Какое же

<sup>1)</sup> Здѣсь я преднамѣренно не упоминаю о миелиновомъ веществѣ, такъ какъ физиологическое значеніе его до настоящаго времени остается

значение эти части имѣютъ для электрической функціи нерва, являются ли онѣ вполне равнозначущими или нѣтъ. Мы можемъ утверждать, что электрическія явленія возникаютъ вслѣдствіе функциональных измѣненій, происходящихъ въ живой ткани и указываютъ на различные физико-химическіе процессы, совершающіеся въ изслѣдуемыхъ мѣстахъ этой ткани. Безразлично при этомъ, наблюдаемъ ли мы, такъ называемый, токъ дѣйствія, между неповрежденными частями нерва или мышцы, или же демаркаціонный, между неповрежденнымъ и искусственно поврежденнымъ мѣстомъ. Всѣ свойства демаркаціоннаго тока говорятъ за то, что въ его образованіи имѣетъ значеніе процессъ предсмертнаго возбужденія протоплазмы и, слѣдовательно, начало его кроется въ биологическихъ условіяхъ. Поэтому, естественно предположить, что въ нервѣ имѣетъ значеніе только та часть, которой свойственно постоянное измѣненіе и которая опредѣляетъ его физиологическое назначеніе — его нервная субстанція. Соединительнотканная же оболочка, въ анатомическомъ отношеніи представляющая только опорную ткань, не имѣетъ никакого отношенія къ его дѣятельности, а, слѣдовательно, и къ электрическимъ явленіямъ. Всякій нервъ, поэтому, и въ электрофизиологическомъ отношеніи состоитъ изъ двухъ частей: электрически дѣятельной — нервнаго вещества и электрически недѣятельной — оболочки. Въ силу этого необходимо допустить, что оболочка служить проводникомъ для внутренняго замыканія тока и что въ гальванометръ отводится только часть тока, производимаго нервнымъ веществомъ. Такимъ образомъ, въ двухъ точкахъ нерва мы измѣряемъ не всю электродвижущую силу, а только разность потенциаловъ, величина ея зависитъ настолько же отъ внутренняго сопротивленія, насколько и отъ вѣдшаго, которое составляютъ эти оболочки и вмѣстательство котораго не было предсмотрано.

неизвѣстнымъ. Крімъ того, отнесемъ ли его къ той или другой части, сущность дѣла отъ этого не измѣнится, такъ какъ количественное отношеніе ихъ другъ къ другу для насъ безразлично, а важенъ лишь самый фактъ присутствія различныхъ элементовъ.

*Du Bois Reymond* уже давно указалъ на внутреннее замыканіе <sup>1)</sup> и предполагалъ даже, что отвѣтляемая часть тока есть меньшая и что несравненно большая замыкается короткимъ путемъ внутри нерва. Къ этому убѣжденію его привели опыты, при которыхъ онъ, обмазавъ мышцу слоемъ глинны около 1 мм. толщины, получилъ паденіе электродвижущей силы до  $\frac{1}{10}$  прежней величины <sup>2)</sup>; погруженіе же мышцы въ жидкость возводило эту силу до нуля. Исходя изъ этого, онъ вообще приходитъ къ заключенію, dass jeder thierische Erreger fortwährend als im Zustande der geschlossenen Kette befindlich zu denken ist.

*Hermann* <sup>3)</sup> хотя и не такъ настойчиво, но все же выдвигаетъ значеніе для общаго опредѣленія электродвижущей силы, недоступной измѣрѣнью части тока. Въ послѣднее время въ его лабораторіи *Самойловъ* <sup>4)</sup> попытался опредѣлить, какая часть электродвижущей силы утрачивается черезъ внутреннее замыканіе.

Планъ его изслѣдованія заключался въ томъ, чтобы искусственно мѣняя сопротивленіе побочнаго проводника (*Nebenleiter*), изъ наблюдений надъ получаемыми при этомъ разностями потенциаловъ, найти законъ ихъ измѣненія и на основаніи его опредѣлить полную электродвижущую силу. Прежде всего онъ рѣшилъ провѣрить правильность такихъ расчетовъ на схемахъ и убѣдился въ ихъ возможности. Для опытовъ надъ мышцами въ качествѣ искусственнаго побочнаго проводника онъ употреблялъ пропускную бумагу, смоченную физиологическимъ растворомъ соли, въ однихъ случаяхъ накладывая ее сверху, въ другихъ обертывая всю мышцу кругомъ. Измѣренія, произведенныя такимъ способомъ, показали, что разность потенциаловъ съ каждымъ новымъ слоемъ бумаги постепенно падаетъ. По величинѣ этихъ измѣненій можно заключить, что первоначальное выравниваніе тока въ мышцѣ далеко не такъ значительно, какъ предполагалъ *du Bois Reymond*. Такое сравнительно незначительное

<sup>1)</sup> Untersuchungen, Bd. 1, S. 685.

<sup>2)</sup> Gesamm. Abhand. Bd. 2, SS. 376 и 380.

<sup>3)</sup> Руководство, I, стр. 337.

<sup>4)</sup> Pflüger's Archiv, Bd. 78, S. 38.

падение потенциала возможно только в том случае, если сопротивление оболочек значительно больше сопротивления мышечного ядра. На основании измерений *Langendorf'a*<sup>1)</sup> он заключает, что толщина оболочек для этих мышц равняется 0,154 мм., толщина же одного слоя бумаги составляет 0,125 мм., поэтому сопротивление их должно быть одинаково, так как в обоих образованиях оно создается проницающей их почти однородной жидкостью (*NaCl* и паренхиматозная жидкость). Отношение же внутреннего сопротивления к наружному можно определить из колебаний разности потенциалов, и для приводимых *Самойловым* таблиц оно составляет от  $\frac{1}{3}$  до  $\frac{1}{5}$ . Произведя на основании этих данных вычисление полной электродвижущей силы, он находит, что через естественное внутреннее замыкание утрачивается всего 20% ее. Что касается до нервов, то в виду технических трудностей он не мог сделать подобных опытов и произвел только один с сдвигивым нервом кошки, причем одно обертывание дало незначительное падение электродвижущей силы (на  $\frac{1}{6}$ ).

В последнее время *Чаговец*<sup>2)</sup>, развивая электродиффузионную теорию мышечных токов, совершенно отверг внутреннее замыкание и входит в решительную критику выводов *Самойлова*. Уже по существу он полагает, что расчеты, основанные на сравнении соединительнотканного образования с фильтровальной бумагой, хотя бы только в отношении их сопротивления, не могут быть правильны. Кроме того он находит, что эти расчеты покоятся на признании выравнивающего действия оболочек, тогда как оно само нуждается в доказательствах. Из цифровых данных *Самойлова*, по его мнению, можно сделать вывод только при предвзятом предположении о внутреннем замыкании. На самом деле, они столько же говорят и в пользу совершенного отсутствия этого замыкания. Именно, *Самойлов* из колебаний электродвижущей силы при увеличении слоев пропускной бумаги устанавливает постоянное изменение

<sup>1)</sup> Pflüger's Archiv, Bd. 42, S. 63.

<sup>2)</sup> Очерк электрических явлений на живых тканях и т. д. Диез, Спб., 1903.

соотношения между внутренним и наружным сопротивлением мышц. Если внутреннее сопротивление назвать через  $r$ , наружное через  $w$ , то это отношение выразится дробью  $\frac{r+w}{w}$ ,

а полная электродвижущая сила  $e = p \cdot \frac{r+w}{w}$  ( $p$  — наблюдаемая разность потенциалов). Приняв, как сказано раньше, что отношение этих сопротивлений в самой мышце равно  $\frac{4}{3}$  и что сопротивление оболочек одинаково со слоем бумаги, он находит, что полная электродвижущая сила мышцы, которая при измерении дала 51,66 mv., на самом деле есть 68,8 mv. Проверяя справедливость этого отношения на других наблюдениях, при которых было введено несколько слоев бумаги, он получает для полной электродвижущей силы такие же или очень близкие величины. Это совпадение доказывает, что принятое для мышцы соотношение сопротивлений было правильно. *Чаговец* же на основании этих данных составляет собственную таблицу, из которой видно, что, если принять, что в мышце не существует внутреннего замыкания, т. е. измеряется вся электродвижущая сила целиком, то результаты, произведенных таким же порядком вычислений, также окажутся тождественными. Эта таблица вместе с таблицей *Самойлова* и приводится здесь.

Число листов обертыв.	Наблюдае- мая эл. сила.	По Самойлову:		По Чаговцу:	
		$\frac{r+w}{w}$	Полная эл. сила.	$\frac{r+w}{w}$	Полная эл. сила.
0	51,66	$\frac{4}{3}$	68,88	1	= наблюд.
1	38,01	$\frac{5}{3}$	63,35	$\frac{4}{3}$	50,68
2	31,50	$\frac{6}{3}$	63,00	$\frac{5}{3}$	42,50
3	26,25	$\frac{7}{3}$	61,25	$\frac{6}{3}$	52,50
4	23,31	$\frac{8}{3}$	62,16	$\frac{7}{3}$	54,39
5	21,00	$\frac{9}{3}$	63,00	$\frac{8}{3}$	56,00

Что касается до этого совпадения, то не трудно убедиться, что оно основано на простом арифметическом законѣ. Все дѣло заключается въ томъ, что *Чаговецъ* вмѣсто  $\frac{4}{5}$  взялъ 1, вмѣсто  $\frac{5}{3} - \frac{4}{5}$  и т. д. и получилъ такимъ образомъ рядъ новыхъ произведеній; отсутствие рѣзкаго различія между ними зависитъ вовсе не отъ правильности его предположенія, а только отъ того, что ошибка не была значительна. Такъ, для перваго числа онъ, какъ можно видѣть изъ таблицы, получилъ  $\frac{2}{5}$  истинной величины, для втораго —  $\frac{3}{5}$ , третьяго —  $\frac{2}{5}$  и т. д. и, если дѣйствительныя значения сходились, тои между  $\frac{2}{5}$ ,  $\frac{4}{5}$  и  $\frac{2}{5}$  отъ нихъ не будетъ значительнаго различія. Весьма понятно, что каждое послѣдующее должно болѣе приближаться къ истинному значенію, чѣмъ предыдущее.

По такому способу не трудно получить цѣлые ряды чиселъ, принявъ любую разность потенциаловъ за всю электродвижущую силу, и легко также заранѣе предсказать, насколько результаты будутъ близки между собой. Позабудемъ, напримѣръ, что мы положили уже одинъ слой пропускной бумаги и примемъ эту величину за полную электродвижущую силу, тогда для слѣдующей на прежнемъ основаніи мы должны будемъ взять  $\frac{4}{5}$ , потомъ  $\frac{2}{5}$  и т. д. Попробуемъ также поступить со слѣдующей и получимъ, такимъ образомъ, приводимую таблицу, въ которой каждая разность потенциаловъ поочередно принята за полную электродвижущую силу, а въ вертикальномъ столбцѣ подъ нею помѣщены значенія для всѣхъ послѣдующихъ наблюденій, полученныя указаннымъ порядкомъ.

Можно видѣть, что полученныя, вслѣдствіе такого вычисления, ряды имѣютъ наклонность постепенно возрастать; въ то же время сходство ихъ въ каждомъ ряду мало-по-малу утрачивается, что объясняется все болѣею ошибкой, которую мы дѣлаемъ, принимая дальніе члены за полную электродвижущую силу (въ таблицѣ для каждого числа указана величина ошибки). Такимъ образомъ, неправильность первоначальнаго допущенія должна себя выдать этими свойствами. Можно, поэтому, утверждать, что приводимый *Чаговымъ* при-

Наблюденіе.	Истинная вѣл. сила.	Принята за полную электродвижущую силу разность потенциаловъ.									
		1-го наблюд. (по Чагову).	Величина ошибки.	2-го наблюд. делѣн.	Величина ошибки.	3-го наблюд. делѣн.	Величина ошибки.	4-го наблюд. делѣн.	Величина ошибки.	5-го наблюд. делѣн.	Величина ошибки.
1	68,88	51,66	$\frac{1}{5}$	38,01	$\frac{2}{5}$	31,50	$\frac{3}{5}$	26,25	$\frac{4}{5}$	23,31	$\frac{5}{5}$
2	63,35	50,68	$\frac{1}{5}$	40,50	$\frac{2}{5}$	35,00	$\frac{3}{5}$	0,00	$\frac{4}{5}$	28,00	$\frac{5}{5}$
3	63,00	52,50	$\frac{1}{5}$	43,45	$\frac{2}{5}$	38,85	$\frac{3}{5}$	35,00	$\frac{4}{5}$	—	—
4	61,25	52,50	$\frac{1}{5}$	46,62	$\frac{2}{5}$	42,10	$\frac{3}{5}$	—	—	—	—
5	62,16	54,39	$\frac{1}{5}$	49,00	$\frac{2}{5}$	—	—	—	—	—	—
6	63,00	56,00	$\frac{1}{5}$	—	—	—	—	—	—	—	—

мѣръ возрастаніемъ своихъ чиселъ доказываетъ неправильность его предположенія.

Если мы обратимся къ другимъ таблицамъ *Самойлова*, въ которыхъ отношеніе сопротивленій принято за  $\frac{1}{5}$  и  $\frac{1}{10}$ , то въ одной замѣтимъ то же самое явленіе, въ остальныхъ двухъ не найдемъ особаго различія между расчетами, произведенными по обоимъ способамъ. Но въ этихъ таблицахъ и сами числа *Самойлова* представляютъ значительныя и неправильныя колебанія. Въ этомъ нѣтъ ничего удивительнаго, такъ какъ измѣренія разностей потенциаловъ, лежація въ основѣ этихъ расчетовъ, по условіямъ физиологическаго опыта могутъ дать неточныя значенія.

Весьма понятно, что расчеты *Чагова* являются только арифметическою провѣркой выводовъ *Самойлова*, а не представляютъ возраженія по существу, такъ какъ они основаны на его же положеніи объ отношеніи сопротивленій бумаги

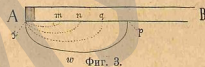
и мышечного ядра. Проверка эта могла бы иметь значение только в том случае, если бы это отношение было достаточно велико, тогда оба расчета своим неизбежным совпадением доказали бы невозможность подобных количественных определений.

Что же касается вообще до априорности предположения о внутреннем замыкании, то оно покоится на том, что признание за оболочками такой же деятельности, как в нервном веществе, нарушило бы закон уединенного проведения и противоречило бы их общей роли в организме. Сам *Чаговец* также априори принимает, что этого замыкания не существует. Отсутствие его является необходимым с точки зрения его теории, так как диффундирующие молекулы должны пронизывать мышцу во всю ее толщину и во всем поперечнике развивать одинаковое электрическое напряжение<sup>1)</sup>. Но если для мышцы возможно допустить диффузионное происхождение электрических явлений, то о нерв в настоящее время ничего нельзя сказать, так как процессы, происходящие в нем, совершенно неизвестны, и химическая натура их является весьма спорной. Но и относительно мышц эта теория, будучи в качественном отношении весьма ценной, так как указывает на непосредственные причины этих явлений, в количественном не может дать удовлетворительных результатов, так как продукты их деятельности мало исследованы. Поэтому в своих частностях она должна дѣлать априорныя допущения, и расчеты, основанные на неполных и неточных данных, могут расходиться с наблюдаемыми величинами. По признанию самого автора, его вычисления в случае внутреннего замыкания окажутся больше далекими от истинного их значения.

Во всяком случае, если внутреннего замыкания нѣтъ, то это только облегчает дѣло, так как дает возможность сдѣлать полное сопоставление с элементами. Если же оно существует, то и это ничего не может существенно изменить.

<sup>1)</sup> Вь указанном мѣстѣ, стр. 121.

Въ этомъ случаѣ, конечно, наблюдается не вся электродвижущая сила, а только разность потенциалов на концах оболочки, прилегающих къ электродамъ. Въ нервѣ оболочки и нервное вещество перемѣшаны другъ съ другомъ, но можно для упрощенія представить ихъ раздѣльно. Пусть (фиг. 3) *AB* изображаетъ нервный цилиндръ, а дуга *w* оболочки между точками *p* и *x*. Можно возразить, что вслѣдствіе такого вынесения за скобки, если можно такъ выразиться, измѣнится распределение въ нервѣ петель тока. Поэтому, представимъ, что сопротивление вынесенныхъ оболочекъ таково, что онѣ замыкаются на себя ту же часть тока, какъ и раньше. Вслѣдствіе прилегания повсюду оболочки къ нерву, всѣ точки продольной поверхности будутъ давать петли тока, и на пространствѣ между *x* и *p* черезъ *mx*, *nx*, *qx* и т. д. будетъ циркулировать безконечное число петель. Но это не можетъ имѣть вліяніе на результатъ изслѣдованія, какъ мы тотчасъ убѣдимся. Пока же предположимъ, что замыкается токъ только между *x* и *p* и что сопротивления, внутреннее *r* и вѣншее *w*, остаются постоянными, измѣняется лишь электродвижущая сила. Надо опредѣлить, какъ при этомъ измѣнится разность потенциаловъ въ *xp*.



При первоначальномъ значеніи электродвижущей силы  $-e_1$  разность потенциаловъ:  $p_1 = i_1 w$  гдѣ  $i_1 = \frac{e_1}{r + w}$ , а потому  $p_1 = \frac{e_1 w}{r + w}$ .

При измѣненіи же ея въ  $e_2$  получится другая разность потенциаловъ:  $p_2 = i_2 w$  или  $p_2 = \frac{e_2 w}{r + w}$ , такъ как  $i_2 = \frac{e_2}{r + w}$ .

Отсюда находимъ, что отношеніе:  $\frac{p_1}{p_2} = \frac{e_1}{e_2}$ , т. е. разности потенциаловъ пропорціональны электродвижущимъ силамъ при одинаковомъ вѣншемъ и внутреннемъ сопротивленіи.

Если вѣтвление будетъ происходить не только черезъ

$r$  и  $x$ , но черезъ всѣ точки между ними, то разность потенциаловъ въ  $r$  и  $x$  уменьшится, какъ будто бы сопротивление  $w$  стало меньшимъ. Но относительное распределение петель останется при всѣхъ измѣненіяхъ электродвигательной силы одинаковымъ, а потому отличіе отъ перваго случая будетъ заключаться лишь въ томъ, что  $w$  какъ бы станетъ другимъ— $w_1$ . На самомъ дѣлѣ отношеніе разности потенциаловъ къ электродвигущей силѣ неизвѣстно, такъ какъ для этого надо было бы опредѣлить отношеніе внутреннихъ и вѣшнихъ сопротивленій, что для нерва неизвѣстно. Притомъ для насъ безразлично, какая часть тока отвѣтвляется, важно лишь, чтобы условия отвѣтвленія оставались совершенно одинаковыми, а измѣненіе разницы потенциаловъ будетъ вѣрнымъ зеркаломъ всѣхъ измѣненій электродвигущей силы.

Какъ мы видѣли, выраженная въ указанной выше формулѣ, зависимость основана не только на величинѣ электродвигущихъ силъ, но и на внутреннемъ сопротивленіи. Поэтому умѣстно спросить, существуетъ ли въ нервѣ внутреннее сопротивление. Вопросъ же этотъ тѣсно связанъ съ другимъ: какъ происходитъ паденіе потенциала, постепенно или же онъ дѣлаетъ скачекъ.

*Du Bois Reymond* представлялъ, что мышца и нервъ составлены изъ ряда электродвигательныхъ молекулъ, которыя взаимно нейтрализуются и только крайнія служатъ источникомъ тока. Въ нервномъ отрѣзкѣ, ограниченномъ двумя поперечными сѣченіями, между его концами и средней, образуются симметричныя петли токовъ, проходящія по межнервнымъ промежуткамъ; петли, идущія въ глубинѣ нерва, попарно нейтрализуютъ другъ друга. При соединеніи съ гальванометромъ сѣченія и продольной поверхности въ него попадаетъ только петля, проходящая въ наружной оболочкѣ, всѣ же остальные значенія не имѣютъ, потому что, какъ указано, взаимно уничтожаются. Путь, по которому проходитъ петля, состоитъ изъ соединительнотканнаго образованія и по всему его протяженію потенциалъ равномерно падаетъ. Справедливость этого доказывается тѣмъ, что при отведеніи отъ сѣченія и экватора получается большая электро-

движущая сила, тѣмъ отъ мѣста, лежащаго ближе къ сѣченію. Происходитъ это отъ того, что въ первомъ случаѣ отвѣтвляется вся петля, во второмъ же, благодаря сопротивленію оболочки, разность потенциаловъ отводимого мѣста сдѣлалась меньшей. Такъ какъ электрически дѣятельными являются лишь крайнія молекулы, то все пространство между ними составляетъ внутреннее сопротивление, и паденіе потенциала внутри дѣлиа происходитъ такъ же равномерно, какъ и снаружи.

*Hermann* <sup>1)</sup> отвергъ ученіе о предсуществованіи и электрическихъ молекулъ и, по его мнѣнію, причина электродвигущей силы заключается въ демаркаціонной плоскости, гдѣ соприкасаются два электрически различныхъ вещества—живая и поврежденная протоплазма. Вся же остальная часть нерва служитъ лишь вѣшнимъ проводникомъ для замыканія этой электрической разницы. Такимъ образомъ, изъ понятія о демаркаціонной плоскости неизбежно вытекаетъ представленіе объ отсутствіи внутреннего сопротивления; въ томъ мѣстѣ, гдѣ соприкасаются обѣ электрическія плоскости, потенциалъ дѣлаетъ скачекъ, но остальномъ же пространствѣ онъ имѣетъ постепенное паденіе.

*Чигоревъ* <sup>2)</sup> также думаетъ, что на мѣстѣ поперечнаго сѣченія происходитъ скачекъ потенциала; въ своихъ опытахъ онъ наблюдалъ, вопреки показанію *du Bois Reymond'a*, что разница потенциаловъ, обнаруживающаяся почти въ полной силѣ у самаго сѣченія, по мѣрѣ приближенія электрода къ экватору растетъ весьма незначительно. *Чигоревъ* же, соглашаясь съ нимъ въ томъ отношеніи, что этотъ скачекъ существуетъ въ первый моментъ нанесенія сѣченія <sup>3)</sup>, полагаетъ, что потомъ паденіе потенциала происходитъ постепенно по направленію къ экватору. Его соображенія покоятся на признаніи диффузионнаго происхожденія токовъ и на нервъ не могутъ быть перенесены въ виду указанныхъ выше основаній.

<sup>1)</sup> Руководство къ физиологіи I, стр. 331.

<sup>2)</sup> Извѣстія Академіи Наукъ, Т. XV, № 3, стр. 325.

<sup>3)</sup> Въ указанномъ мѣстѣ, стр. 119 и 121.

Итак, этот вопрос в достаточной степени является спорным, и решение его зависит от возможности доказать правильность тех или других теоретических взглядов на электрические явления. Сам же я решается категорично высказаться за то, что падение потенциала в нерв должно быть постепенно. Причины, на основании которых я утверждаю это, будут изложены потом, так как они прямо вытекают из приводимых ниже опытов.

Изложенным исчерпываются те физические особенности, которая может представить нерв, а потому постараемся выяснить, насколько вообще установленная для элементов зависимость может быть применима к определению величины отрицательного колебания при частичном его возбуждении. Предположим сначала, что внутреннего замыкания нет.

Каждому из состояний нерва — покояному и возбужденному, как известно, соответствует особая электродвижущая сила, причем электрическая разница между продольной поверхностью и поперечным сечением покоящего нерва больше значительна, чем у нерва возбужденного. На этом основании мы можем принять, что нерв покойный составляет более сильный элемент, а возбужденный более слабый. Если мы сложим вместе два нерва, из которых один раздражается, а другой нет, то, очевидно, будем иметь образование, в электрическом отношении аналогичное соединению двух неодинаковых элементов; электродвижущая сила его выразится особой величиной, лежащей между электродвижущими силами соединяемых элементов. Чтобы иметь возможность вычислить ее, необходимо знать внутреннее сопротивление элемента, resp. нерва. Но точное определение его является невозможным, и все попытки, которые были сделаны, дали только приблизительные результаты. Но, если абсолютное сопротивление остается неизвестным, то можно всетаки сказать, что сопротивление нервов одинаковой толщины одинаково и что нерв, который вдвое толще, имеет сопротивление вдвое меньшее, или наоборот. Правда, предположение это мы берем без доказательства и по поводу правильности его можно было бы возразить, что при удвоении

толщины нерва, благодаря особому ходу петель тока, сопротивление не уменьшается вполне точно вдвое. Но, как будет показано ниже, возражение это в данном случае не может иметь места. Поэтому, вполне возможно определить отношение сопротивлений обоих нервов, и на основании его вычислить электродвижущую силу, которой обладает такое соединение.

Возьмем два нерва совершенно одинаковой толщины от одного и того же животного и соединим их, как указано на фиг. 4. Поперечное сечение и продольная поверхность



Фиг. 4.

обоих нервов уложены на неполяризующиеся электроды *A*, соединенные с гальванометром *G*; другой конец нерва *b* свободно свшивается, а нерв *a* раздражается индукционным аппаратом *R*. Допустим, что электрическая разница между покойной частью и сечением  $e_1$ , между возбужденной и сечением  $e_2$ , нам известны. Общая электродвижущая сила этого соединения, как показано раньше, должна выразиться формулой:

$$x = \frac{e_1/r_1 + e_2/r_2}{1/r_1 + 1/r_2} \dots \dots a.$$

Но так как мы знаем, что внутренния сопротивления  $r_1$  и  $r_2$  равны, то выражение это упрощается и принимает следующую вид:

$$x = \frac{e_1 + e_2}{2},$$

т. е. при одинаковом внутреннем сопротивлении нервов электродвижущая сила такого соединения является средним арифметическим электродвижущих сил каждого из двух соединяемых нервов.

Можно не ограничиться только двумя нервами, а доказать справедливость этой формулы для любого их числа. Сложим, например, три нерва и будем раздражать один из них. Внутреннее сопротивление двух не раздражаемых нервов  $r_1$ , имеющих электродвижущую силу  $e_1$ , будет вдвое меньше сопротивления раздражаемого нерва— $r_2$  <sup>1)</sup>, следовательно  $r_1 = \frac{r_2}{2}$ .

Подставив это значение  $r_1$  в формулу  $a$ , получим для искомой электродвижущей силы:

$$x = \frac{2e_1 + e_2}{3}.$$

Если раздражаются два нерва, в таком случае их сопротивление  $r_2 = \frac{r_1}{2}$  и электродвижущая сила выражается:

$$x = \frac{e_1 + 2e_2}{3}.$$

Наконец, если возьмем четыре нерва и будем раздражать один, то сопротивление остальных трех  $r_1 = \frac{r_2}{3}$ , а электродвижущая сила:

$$x = \frac{3e_1 + e_2}{4}.$$

При раздражении трех сопротивление их:  $r_2 = \frac{r_1}{3}$  и

$$x = \frac{e_1 + 3e_2}{4}.$$

Если же раздражаются два нерва, то очевидно сопротивление раздражаемых и не раздражаемых равно, и случай этот аналогичен комбинации двух нервов, и потому:

$$x = \frac{e_1 + e_2}{2}.$$

Взяв пять нервов, получим:

$$x = \frac{4e_1 + e_2}{5} \text{ и } x = \frac{e_1 + 4e_2}{5}.$$

Для шести нервов:

$$x = \frac{5e_1 + e_2}{6} \text{ и } x = \frac{e_1 + 5e_2}{6} \text{ и т. д.}$$

<sup>1)</sup> Для ясности условимся сопротивление раздражаемого нерва называть через  $r_2$ , его электродвижущую силу— $e_2$ , сопротивление не раздражаемого через  $r_1$ , электродвижущую силу— $e_1$ .

Для любого количества нервов  $n$ :

$$x = \frac{e_1(n-1) + e_2}{n} \text{ и } x = \frac{e_1 + e_2(n-1)}{n}.$$

Как видно, для подобных выводов необходимо знать электродвижущую силу тока покоя и отрицательного колебания. Если нерв не имеет внутреннего замыкания, то определение ее является в высшей степени простым. При нулевом способе измерения электродвижущей силы, она определяется независимо от внутреннего сопротивления и достаточно сначала измерить ее на покоящихся нервах и другой раз на тех же нервах при раздражении. Первая величина даст электрическую разницу между покойною поверхностью нерва и его съенем  $e_1$ , вторая—между тем же съением и возбужденною частью  $e_2$ . Затем остается только подвергнуть эти данные соответствующей обработке, чтобы получить искомую электродвижущую силу и сравнить ее с той величиной, которая определяется путем непосредственного измерения.

Если же в нерв существует внутреннее замыкание, то очевидно, что электродвижущая сила останется неизвестной, так как посредством измерения можно получить только разность потенциалов, величину больше или меньше близкую этой силе, но во всяком случае не тождественную. Но, как выше было указано, эта разность потенциалов прямо пропорциональна электродвижущей силе. Поэтому, измеряя электродвижущую силу тока покоя и отрицательного колебания, мы получаем пропорциональные им разности потенциалов  $p_1$  и  $p_2$ , вместо  $e_1$  и  $e_2$ . Следовательно вместо формулы:

$$x = \frac{e_1 + e_2}{2},$$

где  $x = e_0$ —электродвижущей силе этого соединения, мы на самом деле можем только написать:

$$p_0 = \frac{p_1 + p_2}{2}.$$

где  $p_0$  есть разность потенциалов того же соединения.

Но если мы не получаем полностью электродвижущих сил покойного и возбужденного первого участка, то также

точно и та величина, которую принимаем за электродвижущую силу комбинации съ частичным возбужденіемъ, не получается вся цѣликомъ. По условіямъ опыта мы опредѣляемъ электрическую разность тока покоя и отрицательнаго колебанія на всемъ нервномъ цуккѣ, и потому сопротивление проводника, черезъ который происходитъ внутреннее замыканіе, остается одинаковымъ. Конечно, и при частичномъ раздраженіи та же часть электрической разности утрачивается черезъ внутреннее замыканіе, какъ и въ первыхъ двухъ измѣреніяхъ, такъ какъ сопротивление этого проводника и здѣсь точно такое же, и потому:

$$\frac{e_1}{p_1} = \frac{e_2}{p_2} = \frac{e_0}{p_0}.$$

Если мы съ полученными разностями потенциаловъ поступимъ, какъ съ электродвижущими силами, и напишемъ уравненіе:

$$p_0 = \frac{p_1 - p_2}{2} \quad \text{вмѣсто:} \quad e_0 = \frac{e_1 - e_2}{2},$$

то  $p_0$  и будетъ той величиной разности потенциаловъ, которая соответствовать отводимымъ точкамъ, при томъ же внутреннемъ сопротивленіи.

Такимъ образомъ, между разностями потенциаловъ существуетъ то же самое соотношеніе, какъ между электродвижущими силами: зная только ихъ, тѣмъ не менѣе можно произвести всѣ необходимыя вычисленія. Слѣдовательно, то обстоятельство, что въ первѣ есть внутреннее замыканіе, не можетъ повліять на правильность измѣненія электрическихъ свойствъ при частичномъ возбужденіи. Разница будетъ въ томъ, что полученная величина выразитъ собою разность потенциаловъ въ отводимыхъ точкахъ и по абсолютному своему значенію окажется нѣсколько меньшей полной электродвигательной силы. Но найденное путемъ вычисленія значеніе, есть именно то, которое должно получиться при непосредственномъ измѣреніи, а потому мы имѣемъ возможность проверить его на опытѣ.

Собственно говоря, при опытѣ съ двумя сложенными нервами дѣло обстоитъ нѣсколько сложнѣе. Мы вѣдь не знаемъ навѣрное, возбуждаются ли при раздраженіи одного

конца нерва всѣ его волокна или же только тѣ, которыя нормально функционируютъ въ соответствующемъ направленіи. Настоящая работа имѣетъ цѣлью изслѣдовать этотъ вопросъ и было бы неосновательно а priori остановиться на томъ или другомъ предположеніи. Конечно, если волокна двухъ проводящихъ, то это возраженіе не можетъ имѣть мѣста. Если же возбужденіе распространяется по однимъ, то при раздраженіи обоихъ нервовъ, отрицательное колебаніе получится только отъ дѣятельности однихъ ихъ. Поэтому, такое раздраженіе окажется не полнымъ, а частичнымъ, и такъ какъ можно принять, что въ сдѣланномъ нервѣ центробѣжныхъ и центростремительныхъ элементовъ приблизительно одинаковое количество, то оно аналогично раздраженію одного только нерва. Когда же раздражается одинъ, то на самомъ дѣлѣ раздражается лишь четверть волоконъ и т. д. При этомъ,  $p_1$  останется такимъ же, но вмѣсто  $p_2$  получится  $\frac{p_1 + p_2}{2}$  и, когда мы въ ту же формулу подставимъ это значеніе, то  $x$  опредѣлится слѣдующимъ образомъ:  $x = \frac{3e_1 + \frac{1}{2}e_2}{4}$ , т. е.

получится величина отрицательнаго колебанія для возбужденія четверти волоконъ. Слѣдовательно, абсолютныя значенія отрицательнаго колебанія будутъ меньше, но правильность выводовъ не нарушится и, такъ какъ мы при всѣхъ опредѣленіяхъ получимъ половинныя значенія, то самый этотъ фактъ совершенно ускользнетъ отъ нашего вниманія.

Вышеизложенныя разсужденія показываютъ, что между физическими условіями соединенія элементовъ и нервовъ не существуетъ никакихъ различій. Всѣ же особенности, которыми они обладаютъ, не могутъ помѣшать примѣненію къ нимъ закона измѣненій электродвижущей силы. Но какъ все это ни правильно, только непосредственный опытъ можетъ разрѣшить, настолько ли явственны эти измѣненія, какъ должно быть по теоретическимъ соображеніямъ. Нервъ представляетъ чрезвычайное сложное образованіе, въ чемъ насъ постоянно убѣждаетъ изученіе его свойствъ, и весьма естественно уже а priori допустить, что въ немъ все не происходитъ такъ просто, какъ въ элементахъ. За это говорить

и то обстоятельство, что электрическая функция есть одно изъ многочисленныхъ проявленій его дѣятельности; назначеніе нерва, конечно, не въ томъ, чтобы производить электрическую энергію, болѣе того, можно утверждать, что послѣдняя есть только побочное явленіе, сопутствующее нервному возбужденію. Поэтому, мы можемъ допустить, что помимо разобранныхъ физическихъ осложненій, могутъ встрѣтяться неожиданныя осложненія въ его биологическихъ условіяхъ. Послѣднія трудно подводятъ опредѣленію и исчисленію, и только опытъ въ состояніи указать, могутъ ли они маскировать тѣ явленія, которыя должны вытекать изъ соединенія параллельныхъ элементовъ.

Прежде всего обращать на себя вниманіе, что электрическія свойства нервовъ подвергаются значительнымъ колебаніямъ въ зависимости отъ многихъ условій. Быть можетъ, эти колебанія настолько значительны, что въ нихъ скрываются всякія другія. Поэтому надо обставить опыты такимъ образомъ, чтобы по возможности ограничить эти колебанія, и вообще произвести всѣ измѣренія въ предѣлахъ точности, достижимой въ биологическомъ опытѣ.

При обсужденіи измѣненій отрицательнаго колебанія, мы принимали два электрически различныхъ состоянія нерва: одно, свойственное покойному, другое—возбужденному. Но важно знать, всегда ли и въсѣмъ ли нервамъ свойственна одна опредѣленная электрическая разность, зависитъ ли она отъ всегда одинаковыхъ свойствъ нервного вещества. Надо думать, что это такъ, что вообще нервная субстанція по своимъ свойствамъ у всѣхъ животныхъ является довольно близкой. Если и замѣчаются различія между холонокровными и теплокровными, какъ, напримѣръ, въ смыслѣ скорости проведенія, то это легко можетъ быть объяснено различіемъ температуры, при которой функционируютъ эти нервы. Еще *Claude Bernard*<sup>1)</sup> высказалъ предположеніе, что между ними нѣтъ коренной разницы, если только они приведены въ одинаковыя условія циркуляціи и теплопро-

<sup>1)</sup> Leçons sur la physiologie et pathologie du système nerveux. II, p. 16. Paris. 1858.

дукціи. Кромѣ того, онъ представилъ опытъ<sup>1)</sup>, который убѣдительно доказываетъ ихъ тождество. Совершенно особенными свойствами, казалось, отличаются нервы электрическаго сома (*malariae electricus*), такъ какъ вопреки общему правилу они мало чувствительны къ электрическому раздраженію и особенно чувствительны къ механическому (*Бабужинъ*)<sup>2)</sup>. Но и это обстоятельство не имѣетъ значенія, такъ какъ объясняется въ свойствамъ протоплазмы, а большимъ количествомъ оболочекъ<sup>3)</sup>.

Если нервы всѣхъ животныхъ одинаковы, то, конечно, и электродвижущая ихъ сила должна также быть одинакова. Прямые измѣренія, произведенныя *du Bois Reymond*омъ<sup>4)</sup> показали, что въ электрическомъ отношеніи между нервами кролика и лягушки почти нѣтъ разницы; такъ, для лягушки онъ получилъ 0,022, для кролика 0,026 D. То же могъ подтвердить *L. Frédéricq*<sup>5)</sup> для другихъ позвоночныхъ. Замѣчательны различія между мякотными и безмякотными нервами (*Kühne und Steiner*)<sup>6)</sup> не имѣютъ значенія, такъ какъ, вѣроятно, происходятъ отъ чисто физическихъ условій вѣтвленія тока.

Поэтому, весьма вѣроятно, что одинъ изъ факторовъ, обуславливающихъ токъ покоя, представляетъ постоянную величину. Но токъ этотъ является результатомъ электрической неоднородности неповрежденнаго нервного вещества и его сѣченія. Въ настоящее время мы должны думать, что процессы, происходящіе въ поперечномъ сѣченіи, состоятъ въ особомъ возбужденіи умирающей протоплазмы, возбужденіи, отличающемся отъ нормальнаго своимъ исключительно деструктивнымъ характеромъ. Поэтому понятно, что состояніе сѣченія въ различные моменты будетъ неодинаково, что вызоветъ, конечно, его различіе, въ электрическомъ смыслѣ, отношеніе къ продольной поверхности. Когда же весь по-

<sup>1)</sup> L. c., p. 12. Опытъ этотъ подробно будетъ описанъ въ слѣдующей главѣ.

<sup>2)</sup> Archiv f. Physiologie, 1877, S. 261.

<sup>3)</sup> Biedermann, Electrophysiologie.

<sup>4)</sup> Gesamm. Abhandl., S. 250.

<sup>5)</sup> Archiv f. Physiologie, 1880, S. 65.

<sup>6)</sup> Цит. по Biedermann'у, S. 637.

врежденный слой отомретъ, то и токъ долженъ прекратиться, такъ какъ нервъ повсюду будетъ имѣть одинаковое напряженіе потенциала.

На самомъ дѣлѣ и наблюдается постепенное угасаніе тока покоя и его полное возрожденіе послѣ новаго поперечнаго сѣченія (*Engelmann* <sup>1)</sup>, *Head* <sup>2)</sup>).

Поэтому, для получения полной разности потенциаловъ демаркаціоннаго тока, необходимо, чтобы поперечнаго сѣченія были всегда одинаковой свѣжести. Кромѣ того, важно, какъ совершается само отведеніе: измѣняя положеніе поперечнаго сѣченія на электродѣ, можно на томъ же нервѣ получить неодинаковыя величины. Необходимо поэтому, чтобы все сѣченіе было отведено цѣликомъ и электрода не касалась продольная поверхность. Для чистоты отведенія рекомендуется термическое или химическое сѣченіе <sup>3)</sup>. Манипулировать съ такимъ сѣченіемъ гораздо легче, такъ какъ убитая часть нерва, представляющая влажный проводникъ, легко примочается къ электроду. Но неудобство этого способа заключается въ томъ, что нельзя точно намѣтить границу поврежденія. Особенно это неудобно на короткихъ нервахъ, каковы спинномозговые корешки, гдѣ приходится дорожить каждымъ его миллиметромъ. Наконецъ, при навѣскѣ возможно весьма точно прильпить нервъ къ электроду какъ разъ поперечнымъ сѣченіемъ. Сравнительные опыты показали, что величина тока получается совершенно такая же, какъ при химическомъ или термическомъ сѣченіи. Но при большомъ числѣ нервовъ прильпываніе становится затруднительнымъ и лучше прибѣгнуть къ какому-либо другому способу сѣченія. При своихъ опытахъ я пользовался различными способами съ одинаковымъ успѣхомъ, причемъ механическое наносилось острой бритвой, во при наблюдѣніяхъ надъ четырьмя и болѣе нервами, по указанной причинѣ, употреблять исключительно химическое и термическое.

Но недостаточно одной свѣжести сѣченія и точнаго отве-

денія для постоянства тока: на него еще существеннымъ образомъ вліяетъ влажность и температура окружающей среды. *Steiner* <sup>1)</sup> наблюдалъ, что при нагреваніи онъ сначала увеличивается, потомъ падаетъ и максимумъ его приходится между 14° и 25°. Наконецъ, недавно (*Goltz* <sup>2)</sup>) убѣдился, что незначительныя уже колебанія температуры даютъ значительныя отклоненія въ ходѣ кривой токовъ дѣйствія. Извѣстно также, что влажность воздуха служитъ важнымъ моментомъ для жизни нерва, обуславливая рѣзкія измѣненія его возбудимости, а при продолжительномъ высыханіи и совершенное ея исчезновеніе. Кромѣ того степень влажности вліяетъ и на величину электродвижущей силы и даже на ея направленіе (*Harless* <sup>3)</sup>).

Въ виду этого обращено было самое тщательное вниманіе на влажность и температуру. Нервъ быстро отщеплялся и, если нервъ было много, то они помѣщались между мышцами, гдѣ въ тканевой жидкости и ждали своей очереди. Передъ опытомъ влажная камера насыщалась водяными парами, вблизи ея не было никакого источника тепла. Температура комнаты была весьма постоянна, какъ въ лѣтнее, такъ и въ зимнее время и держалась около 15° R. Но не смотря на принятіе самыхъ скрупулезныхъ предосторожностей, величина электродвижущей силы представляетъ всетаки колебаніе даже на одномъ и томъ же препаратѣ, и въ однихъ случаяхъ она обнаруживаетъ прогрессивное увеличеніе, въ другихъ уменьшеніе. Была попытка поставить эти колебанія въ зависимость отъ положенія отводной точки продольной поверхности. *Астацатуровъ* <sup>4)</sup> изъ лабораторіи *Введенскаго* замѣтилъ, что въ томъ случаѣ, когда отводится поперечное сѣченіе и точка продольной поверхности, отстоящая отъ него на 3—4 мм., получается самый сильный токъ, но онъ сравнительно скоро падаетъ и иногда извращается. Если же отводная точка поверхности отстоитъ на 7—8 мм.,

<sup>1)</sup> Pflüger's Archiv, Bd. 40, S. 207.

<sup>2)</sup> Pflüger's Archiv, Bd. 15, S. 138.

<sup>3)</sup> Германъ. Руководство, II, стр. 205.

<sup>1)</sup> Archiv f. Physiologie, 1876, S. 382.

<sup>2)</sup> Journal of physiology, V, 28, p. 395.

<sup>3)</sup> Archiv f. Physiologie, 1876, S. 382.

<sup>4)</sup> Труды Сиб. Общества Естествениспытателей, Т. 33, в. 1, стр. 1.

то токъ въ началѣ бываетъ болѣе слабымъ, но онъ *нерѣдко* <sup>1)</sup> обнаруживаетъ наклонность возрастать или же падаетъ лишь очень постепенно.

При своихъ опытахъ я не могъ констатировать такой зависимости паденія или возрастанія электромоторной силы отъ разстоянія между электродами. Но, какъ видно, и самъ авторъ не считаетъ ее безусловной и высказывается съ оговоркой. Кромѣ того, возможно, что эти измѣненія и наступаютъ, но только спустя долгое время, или же наблюденія по существу дѣла всё были кратковременны. Но все таки съ дѣлью поставить всё наблюденія во вполнѣ одинаковыя условія, главнымъ образомъ, одинаковаго сопротивленія нервного отрѣзка, я употреблялъ всегда одно и то же разстоянiе между электродами въ 5—6 мм. и, не смотря на это, получались различныя измѣненія электродвижущей силы, хотя, большей частью, прогрессивное паденiе. Такъ какъ каждый опытъ состоялъ изъ нѣсколькихъ наблюденiй, которыя всё сравнивались между собою, то, понятно, важно было, чтобы электродвижущая сила у всѣхъ была равна. Незначительныя отклоненiя, конечно, не имѣли значенiя въ виду относительной точности физиологическихъ измѣренiй, но всё опыты, гдѣ эти отклоненiя были болѣе значительны, не принимались во вниманiе при вычисленiяхъ, такъ какъ желательно было сравнивать только по возможности однородныя величины, полученыя при одинаковыхъ условiяхъ.

Если необходимо постоянство для тока покоя, то также оно необходимо и для отрицательнаго колебанiя. Кромѣ всѣхъ указанныхъ условiй, здѣсь имѣетъ значенiе величина возбужденiя. Съ увеличенiемъ интенсивности раздраженiя растетъ и величина эффекта возбужденiя—это положенiе представляеть собою фактъ, установленный физиологiей, по отношенiю ко всѣмъ процессамъ въ организмѣ. Отрицательное колебанiе также слѣдуетъ ему; *du Bois Reymond* <sup>2)</sup> установилъ, что его величина растетъ съ силой раздраженiя, но безъ строгой пропорциональности и до известной границы.

<sup>1)</sup> Куренъ мой.

<sup>2)</sup> Untersuchungen, II, S. 450 ff.

Естественно было бы думать, что и возбужденiе слѣдуетъ въ своемъ ростѣ за раздражителемъ. Такое предположенiе и принимается всѣми, хотя по существу оно ничѣмъ не можетъ быть доказано и покоится только на аргументномъ допущенiи.

Но въ послѣднее время была сдѣлана попытка отвергнуть это положенiе. *Goetz* <sup>1)</sup> думаетъ, что возбужденiе можетъ быть только одной степенiю; если раздражитель слишкомъ слабъ, то нервъ совсѣмъ не возбуждается, если же онъ достигъ известной силы, то наступаетъ возбужденiе, которое при дальнѣйшемъ увеличенiи раздражителя остается стационарнымъ. Въ концѣ этой главы мы разберемъ основанiя, которыя послужили ему для такого заключенiя, пока же лишь замѣтимъ, что это смѣлое утвержденiе основано на рѣшенiи одного уравненiя съ двумя неизвѣстными. Но, во всякомъ случаѣ, измѣненiе или неизмѣненiе величины возбужденiя пока не доказано, и потому оба предположенiя являются до известной степенi равноправными. Если величина возбужденiя измѣняется, то очевидно, что и разность потенциаловъ демаркацiоннаго тока у раздражаемаго нерва также есть переменная, и потому нервъ долженъ быть поставленъ въ такiя условiя, чтобы это возбужденiе было при всѣхъ наблюденiяхъ одинаковымъ. Обыкновеннымъ способомъ для этого является методъ „порога возбужденiя“. Опредѣляется порогъ возбужденiя и отъ него отсчитывается известное число сантиметровъ по шкалѣ индукцiоннаго аппарата. Но, если возможно по мышечнымъ сокращенiямъ найти порогъ для двигательныхъ нервовъ, то для чувствительныхъ, конечно, это невозможно. Опредѣленiе же порога рефлекса не можетъ имѣть значенiя, такъ какъ онъ относится къ нервной кѣлѣткѣ и нельзя сравнивать неоднородныя величины—мышечную и нервную кѣлѣтку. Кромѣ того порогъ весьма измѣчивъ, а известно, что сила индукцiонныхъ токовъ не стоитъ въ прямой пропорциональности къ разстоянiю катушекъ. Такъ, сдвиганiе отъ 40 къ 30 даетъ меньшее усиленiе, чѣмъ отъ 30 къ 20. Поэтому точность,

<sup>1)</sup> Journal of physiology, V, 28, p. 385 f.

которой хотѣть достигъ этимъ путемъ, является призрачной. И я предпочелъ опредѣлить, при какомъ разстояніи катушекъ получается наибольшая величина отрицательнаго колебанія, и въ дальнѣйшихъ опытахъ употребляетъ ту же силу тока. Конечно, не всегда эта величина представляетъ максимум колебанія, но все-таки она достаточно велика и въ этомъ смыслѣ постоянна. Приведу примѣры такого опредѣленія:

Разстояніе катушекъ въ сантиметрахъ	Величина отрицательнаго колебанія въ миллиметрахъ проволоки конденсатора					
	I.	II.	III.	IV.	V.	VI.
20 . . . . .	14	3	25	26	12	5
18 . . . . .	19	8	36	27	12	7
16 . . . . .	11	7	27	28	16	10
14 . . . . .	17	5	46	30	12	18
12 . . . . .	23	12	52	38	24	18
10 . . . . .	24	18	49	40	24	28
8 . . . . .	24	23	57	52	27	28

Изъ этой таблицы можно видѣть также, какъ измѣняется отрицательное колебаніе при усиленіи раздражителя. Слишкомъ сильный токъ является нежелательнымъ, какъ по вредному дѣйствию на нервъ, такъ и по чисто физическимъ причинамъ; на этомъ основаніи была принята сила тока въ 12 см. Какъ видно, она не всегда давала максимумъ отрицательнаго колебанія, но во всякомъ случаѣ величину близкую къ нему. Притомъ, опредѣленія дѣлались неоднократно и давали приблизительно одинаковыя значенія. Слѣдовательно, и разность потенциаловъ при возбужденіи оставалась въ принципѣ одинаковой во всѣхъ опытахъ, но на самомъ дѣлѣ она, какъ и при токѣ покоя, подвергалась колебаніямъ, по тѣмъ же самымъ причинамъ.

Помимо величины раздраженія отрицательное колебаніе еще всецѣло зависитъ отъ тока покоя. *Du Bois Reymond* <sup>1)</sup> при своихъ классическихъ послѣдовательныхъ обнаружилъ между величиной тока покоя и отрицательнаго колебанія прямое соотношеніе. Причина этого, конечно, вполне понятна и заключается въ измѣненіяхъ поперечнаго сѣченія. Если

<sup>1)</sup> Gesamm. Abhandl. II, S. 415.

электрическая разность между покойной частью и сѣченіемъ певелика, то нѣтъ основаній ожидать, чтобы разность между сѣченіемъ и возбужденною частью была значительна. Въ виду этого и принято выражать отрицательное колебаніе не въ абсолютныхъ числахъ, а отношеніемъ къ току покоя. Поэтому, въ тѣхъ случаяхъ, когда величина тока покоя значительно измѣнялась при каждомъ наблюденіи, можно было бы узнать отношеніе къ нему отрицательнаго колебанія и выразить затѣмъ его той величиной, которая соотвѣтствовала бы полученной при первомъ наблюденіи электродвижущей силѣ. Но это несомнѣнно было бы натяжкой, такъ какъ величина отрицательнаго колебанія не всегда является такой, какую бы мы ожидали. По этой причинѣ всѣ подобныя наблюденія считались неудовлетворительными и не принимались въ расчетъ.

При раздраженіи индукціонными токами необходимо, чтобы дѣйствіе ихъ ограничивалось только мѣстами раздраженія и чтобы оно не распространялось на сосѣднія части нерва, а тѣмъ болѣе на отводимый участокъ. Такое распространеніе особенно легко происходитъ при сильныхъ токахъ—причина, по которой примѣненіе ихъ было исключено. Но при нашихъ опытахъ само разстояніе между раздражающими и отводящими электродами дѣлало такое вмѣшательство мало вѣроятнымъ; для опыта употреблялись крупная лягушка и электроды размѣщались на ихъ концахъ. Но, чтобы провѣрить, не распространяются ли петли токовъ или униполярные токи, производилась перерѣзка и перевязка посылъ обычнымъ способомъ. Послѣ перевязки полное сдвиганіе катушекъ не обнаруживало ни слѣда отрицательнаго колебанія. Раздраженіе производилось, выравненными по способу *Helmholtz'a*, индукціонными ударами; здѣсь такъ же, какъ и въ другихъ категоріяхъ опытовъ, я вводилъ во вторичную цѣвь коммутаторъ. Но всѣ измѣненія направленія индукціоннаго тока не имѣли никакого вліянія на величину отрицательнаго колебанія. Слѣдуетъ еще прибавить, что для раздраженія служили иногда неполяризующіе электроды, но въ большинствѣ случаевъ, согласно указаніямъ *Hermann'a*, цинковыя амальгамированныя палочки; разстояніе

между ними во всех опытах оставалось одинаковымъ. Въ первичную цѣль быть включенъ постоянный элементъ *Kittler'a*. Описание способа измѣренія электродвижущей силы, гальванометра (при этихъ измѣреніяхъ употреблялся гальванометръ *Германа*), электродовъ и т. д. сдѣлано въ главѣ III-й. Для опытовъ служили крупныя экземпляры зимнихъ лягушекъ приблизительно одинаковой величины, содержащіяся въ особомъ сосудѣ.

Въ числѣ моментовъ, имѣющихъ значеніе для постоянства и maximum'a электродвижущей силы, не малую роль играетъ и то, какъ осторожно и скоро отщипарывалъ нервъ, и потому, я думаю, будетъ не лишнимъ описать, какимъ образомъ производилась эта препаровка. Изъ всехъ способовъ, которые употреблялись для этой цѣли, я остановилась на способѣ *du Bois Reymond'a*, какъ наиболѣе быстромъ и при которомъ нервъ менѣе всего повреждается. Вотъ его описаніе въ томъ видѣ, какъ онъ производится въ лабораторіи *Hermann'a* въ Кенигсбергѣ.

Ударомъ ножницъ перерѣзывается позвоночникъ на 1 см. выше основанія копчика, мозгъ разрушается иглой. Еще нѣсколькими взмахами заднія лапки отдѣляются отъ туловища, съ нихъ сразу, какъ перчатка, снимается кожа, и лапки кладутся на чистую фарфоровую дощечку. Дальнѣйшія манипуляціи требуютъ чистоты рукъ, чтобы избѣжать пощипанія на нервы ѣдкаго кожного отдѣленія. Лапки повертываются тыльной стороной къ верху; взявъ ихъ въ руки, раздвигаютъ мышцы бедра и обнажаютъ нервъ. Затѣмъ, вонзаютъ ножницы между костью и мышцами и перерѣзываютъ ихъ съ одной и другой стороны. Перерѣзавъ кость, голень отводятъ къ средней линіи тѣла лягушки, слѣдя за тѣмъ, чтобы нервъ не натягивался, концами ножницъ перерѣзываютъ его вѣточки, идущія къ верхней части бедренныхъ мышцъ. Тогда сама собою открывается сѣдалищная дара, въ нее вводится одна вѣтвь ножницъ, и вдоль по подвздошной кости разсѣкаются спинныя мышцы; сама кость также отдѣляется отъ позвоночника. Черезъ образовавшееся отверстіе нервъ уже легко извлекается до позвоночника. Процедура эта при надлежащемъ навыкѣ занимаетъ не болѣе 3—4 минутъ времени.

Все произведенныя опыты можно раздѣлить на нѣсколько категорій; въ первой изслѣдовались нервы сложенные по два, во второй—по три, потомъ по четыре; болѣе тѣмъ надъ пятью систематическаго изслѣдованія я не производилъ въ виду его сложности и относительной безопасности, такъ какъ предыдущія группировки дали ясныя результаты.

При опытахъ съ двумя нервами, они брались отъ одной и той же лягушки, укладывались на электроды, какъ показано на фиг. 4 (стр. 115). Затѣмъ опредѣлялась электродвижущая сила тока покоя ( $p_1$ ). Послѣ этого оба нерва помещались на раздражающіе электроды, открывался ключъ индукціоннаго аппарата, и измѣрялась электродвижущая сила отрицательнаго колебанія ( $p_2$ ). Теперь объ величины, — разность потенциаловъ собственной покойному и возбужденному нерву были извѣстны. Оставалось только скинуть одинъ нервъ съ электродовъ, какъ это показано на той же фигурѣ, и раздражая другой получить разность потенциаловъ при частичномъ возбужденіи нерва ( $x$ ). Для болѣе точности то же продѣлывалось и съ другимъ нервомъ. Такимъ образомъ, получалось для  $x$  два значенія, часто весьма близкихъ другъ къ другу и для таблицъ бралось ихъ среднее арифметическое. Внутреннее сопротивление перваго пучка и сопротивление замыкающихъ оболочекъ при всехъ наблюденіяхъ оставалось одинаковымъ, сопротивление каждаго нерва порознь и раздражаемаго ( $r_2$ ) и нераздражаемаго ( $r_1$ ) принималось за равныя, такъ какъ нервы одинаковой толщины и взяты отъ одного и того же животнаго<sup>1)</sup>. Вълѣдствіе этого можно вычислить по извѣстной намъ формулѣ:

$$x = \frac{r_1 + p_2}{2}$$

чему должна быть равна величина отрицательнаго колебанія при раздраженіи половины волоконъ, на основаніи найденныхъ изъ опыта значеній разности потенциаловъ покойныхъ и возбужденныхъ нервовъ. Величина, полученная посредствомъ вычисленія, помѣщена въ 4-мъ столбцѣ таблицы 1-й, въ 5-мъ же находится величина разности между двѣйстви-

<sup>1)</sup> Весьма понятно, что это равенство, конечно, далеко отъ абсолютнаго, какъ и все вообще значенія при всякомъ физиологическомъ опытѣ.

тельно наблюдаемымъ значеніемъ и вычисленнымъ. Приводимые въ этой таблицѣ опыты содержатъ только часть всѣхъ произведенныхъ мною, и, какъ указано, изъ числа тѣхъ, гдѣ точки покоя оставались безъ особенныхъ измѣненій, причѣмъ измѣненія тока покоя здѣсь, какъ и въ слѣдующихъ таблицахъ производились каждый разъ передъ новымъ раздраженіемъ нерва. Можно еще прибавить, что нервы соединялись различнымъ способомъ, но всегда одноименными частями; въ нѣкоторыхъ случаяхъ отводились ихъ центральные концы, въ другихъ периферическіе. Толстый центральный конецъ содержитъ часть волоконъ, которые отходятъ на пути, не достигнувъ его нижней части. Поэтому понятно, что при отведеніи тонкаго периферическаго конца раздражается половина волоконъ, тогда какъ при отведеніи центральнаго меньше половины, потому что часть ихъ не доходитъ до раздражающихъ электродовъ. Слѣдовательно, центральныя отведенія не являются вполнѣ точными, но тѣмъ не менѣе я ихъ помѣстилъ тутъ же въ таблицѣ. Дѣлая это, я преслѣдовалъ цѣль не подбирать наиболѣе точныхъ чиселъ, а брать въ безпорядкѣ изъ тѣхъ, которые по всѣмъ другимъ условіямъ являются удовлетворительными. Въ приводимыхъ таблицахъ въ графѣ раздраженій показана величина не разности потенциаловъ, а отрицательнаго колебанія, т. е. величина, на которую уменьшается токъ покоя и которая  $= p_1 - p_2$ . Электродвижущая сила выражена въ частяхъ элемента *Kittler*'а.

Слѣдующая категорія опытовъ заключалась въ изслѣдованіи нервныхъ лучковъ, сложенныхъ каждый изъ трехъ нервовъ. Здѣсь, какъ и въ дальнѣйшемъ, уже по необходимости приходилось брать нервы отъ разныхъ животных, но я стремился сгладить вытекающія отсюда различія въ сопротивленіи, подбирая для каждаго опыта одинаковой величины лягушекъ. Сначала измѣрялся токъ покоя ( $p_1$ ), затѣмъ раздражались всѣ три нерва ( $p_2$ ). Для частичнаго возбужденія раздражались два нерва, и тогда, принимая, что  $r_2 = \frac{r_1}{2}$ , разность потенциаловъ вычислялась по формулѣ:

$$x = \frac{p_1 + 2p_2}{3}$$

Потомъ раздражался каждый изъ трехъ нервовъ по очереди, и числа подъ рубрикой „раздраженіе 1-го нерва“ (таблица 2-я) представляютъ среднюю величину. Въ этомъ случаѣ принимали, что  $r_1 = \frac{r_2}{2}$ , и вычисления производились на формулѣ:

$$x = \frac{2p_1 - p_2}{3}$$

Въ таблицѣ 3-й приведены опыты съ 4-мя нервами. Всѣхъ такихъ опытовъ было произведено около 15-ти, но не всѣ они могли войти въ таблицу, такъ какъ въ нѣкоторыхъ раздражался не каждый изъ отдѣльныхъ нервовъ, въ другихъ при какой-нибудь манипуляціи произошло неяснѣе, вродѣ того, что нервъ сдвинулся, такъ что одну изъ рубрикъ пришлось выкинуть. Вообще при большомъ количествѣ нервовъ всѣ операціи надъ ними ставаются затруднительными. Уже самое перекладываніе нервовъ на раздражающихъ электродахъ не легко, такъ какъ они слипаются и легко смѣстятъ ихъ отводимую часть, т. е. нарушатъ одно изъ существенныхъ условій опыта. Кромѣ того весь опытъ поневолѣ продолжается долго, что, конечно, служитъ неблагоприятнымъ моментомъ для колебанія электромоторной силы.

Опредленіе  $p_1$  и  $p_2$  производилось обычнымъ порядкомъ. Затѣмъ раздражались три нерва—вычисленіе по формулѣ:  $x = \frac{p_1 + 3p_2}{4}$ , такъ какъ  $r_2 = \frac{r_1}{3}$ . При раздраженіи одного нерва сопротивленіе нерадражаемыхъ было  $r_1 = \frac{r_2}{3}$  и употреблялась формула:  $x = \frac{3p_1 + p_2}{4}$ . Кромѣ того, раздражались также по два нерва вмѣстѣ, и тогда расчетъ велся уже по простой формулѣ:  $x = \frac{p_1 + p_2}{2}$ , такъ какъ сопротивленіе раздражаемыхъ и нерадражаемыхъ въ этомъ случаѣ равны ( $r_1 = r_2$ ).

Просматривая эти таблицы, легко видѣть, что не смотря на стремленіе достигнуть постоянства электродвижущей силы и получить ее максимальную величину, все же въ отдѣльныхъ наблюденіяхъ встрѣчаются значительныя отклоненія. При раздраженіи отдѣльныхъ нервовъ также получались не совсѣмъ тождественныя значенія (въ таблицахъ этого не видно, такъ какъ въ нихъ приведено среднее значеніе). Весьма понятно,

ТАБЛИЦА I.

Наблюдения над двумя сложными судачиными нервами лягушки.

№ опыта.	Наблюдаемая величина:			Вычисленная величина отрицательного колебания при раздражении <sup>1)</sup> :	Разность между наблюдаемой и вычисленной величиной
	Тока покоя.	Отрицательного колебания при раздражении:			
		2-х первов.	1-го перв.	1-го нерва.	отрицательного колебания.
I	0,00633	0,00068	0,00028	0,00043	- 0,00015
II	0,01333	0,00132	0,00060	0,00066	- 0,00006
III	0,01161	0,00057	0,00039	0,00028	+ 0,00011
IV	0,00841	0,00039	0,00026	0,00020	+ 0,00006
V	0,00799	0,00395	0,00214	0,00197	+ 0,00017
VI	0,00616	0,00164	0,00093	0,00082	+ 0,00011
VII	0,01293	0,00111	0,00066	0,00056	+ 0,00010
VIII	0,00568	0,00077	0,00043	0,00038	+ 0,00005
IX	0,00665	0,00127	0,00066	0,00063	+ 0,00003
X	0,00271	0,00067	0,00013	0,00033	- 0,00020
XI	0,01161	0,00227	0,00096	0,00114	- 0,00018
XII	0,00910	0,00074	0,00026	0,00037	- 0,00011
XIII	0,00455	0,00124	0,00080	0,00062	+ 0,00018
XIV	0,00426	0,00056	0,00026	0,00025	- 0,00002
XV	0,01326	0,00118	0,00072	0,00059	+ 0,00013
XVI	0,00501	0,00050	0,00027	0,00025	+ 0,00002
XVII	0,01040	0,00035	0,00034	0,00032	+ 0,00002
XVIII	0,00535	0,00056	0,00031	0,00028	+ 0,00003
XIX	0,01235	0,00095	0,00048	0,00048	± 0,00000
XX	0,00681	0,00046	0,00025	0,00022	+ 0,00002
Среднее.	0,00627	0,00108	0,00056	0,00054	+ 0,00002

<sup>1)</sup> Вычисление производилось сь точностью до 0,00001.

ТАБЛИЦА 2.

Наблюдения над тремя сложными судачиными нервами лягушки.

№ опыта.	Наблюдаемая величина:			Вычисленная величина отрицательного колебания при раздражении:		Разность между наблюдаемой и вычисленной величиной отрицательного колебания для:	
	Тока покоя.	Отрицательного колебания при раздражении:		2-х первов.	1-го нерва.	2-х первов.	1-го нерва.
		3-х нерв.	2-х нерв.				
I	0,00480	0,00098	0,00065	0,00035	0,00065	0,00033	± 0,00000 + 0,00002
II	0,00475	0,00025	0,00025	0,00014	0,00023	0,00012	+ 0,00002 + 0,00002
III	0,01056	0,00132	0,00096	0,00046	0,00088	0,0004	+ 0,00005 + 0,00002
IV	0,00686	0,00079	0,00048	0,00024	0,00048	0,00024	± 0,00000 ± 0,00000
V	0,01068	0,00078	0,00054	0,00028	0,00052	0,00026	+ 0,00002 + 0,00002
VI	0,00792	0,00104	0,00080	0,00040	0,00069	0,00035	+ 0,00011 + 0,00003
VII	0,01020	0,00050	0,00034	0,000	0,00033	0,00017	+ 0,00001 + 0,00005
VIII	0,01246	0,00046	0,00028	0,00018	0,00031	0,00015	- 0,00003 + 0,00003
IX	0,00600	0,00048	0,00034	0,00012	0,00032	0,00016	+ 0,00002 - 0,00004
X	0,00738	0,00064	0,00050	0,00020	0,00043	0,00021	+ 0,00007 - 0,00001
XI	0,00656	0,00076	0,00046	0,00022	0,00050	0,00025	- 0,00004 - 0,00003
XII	0,01310	0,00065	0,00032	0,00022	0,00045	0,00023	- 0,00013 - 0,00001
XIII	0,01390	0,00068	0,00052	0,00026	0,00045	0,00023	+ 0,00007 + 0,00003
XIV	0,01146	0,00042	0,00032	0,00016	0,00028	0,00014	+ 0,00004 + 0,00002
XV	0,01494	0,00074	0,00052	0,00020	0,00049	0,00025	+ 0,00003 - 0,00005
XVI	0,01764	0,00032	0,00066	0,00034	0,00061	0,00031	+ 0,00005 + 0,00003
XVII	0,00998	0,00100	0,00060	0,00056	0,00067	0,00033	- 0,00007 + 0,00023
XVIII	0,01004	0,00056	0,00042	0,00024	0,00037	0,00019	+ 0,00005 + 0,00005
XIX	0,01128	0,00070	0,00040	0,00028	0,00047	0,00023	- 0,00007 + 0,00005
XX	0,01152	0,00110	0,00086	0,00044	0,00073	0,00037	+ 0,00013 + 0,00007
Среднее	0,01010	0,00074	0,00051	0,00027	0,00049	0,00025	+ 0,00002 + 0,00008

№	опис.	Наблюдения величины.									
		Ориентального колебания при раздражении:					Вычисленная величина отрицательного колебания при раздражении:				
		Тотальное	4-х нер-вольт.	3-х нер-вольт.	2-х нер-вольт.	1-го нер-во.	3-х нер-вольт.	2-х нер-вольт.	1-го нер-во.	3-х нер-вольт.	2-х нер-вольт.
I	0,01254	0,00072	0,00046	0,0010	0,00010	0,00054	0,00036	0,00018	-0,00008	+0,00004	-0,00008
II	0,01338	0,00135	0,00126	0,00094	0,00066	0,00118	0,00079	0,00040	+0,00008	+0,00015	+0,00026
III	0,01340	0,00084	0,00056	0,00036	0,00012	0,00062	0,00042	0,00022	-0,00008	-0,00006	-0,00010
IV	0,00730	0,00084	0,00048	0,00032	0,00016	0,00062	0,00042	0,00022	-0,00014	-0,00010	-0,00008
V	0,00638	0,00076	0,00062	0,00044	0,00026	0,00056	0,00038	0,00020	+0,00000	+0,00006	+0,00006
Фрагмент	0,01060	0,00095	0,00067	0,00049	0,00026	0,00071	0,00047	0,00024	-0,00004	+0,00002	+0,00002

Наблюдения над величиной сложнейших сочетательных нервных дуги.

Т А Б Л И Ц А 3

что между величинами электродвигательной силы должно существовать постоянное отношение; так, при двух нервах раздражение одного даст вдвое меньшее отрицательное колебание, чем раздражение двух. Отрицательное колебание при раздражении двух =  $p_1 - p_2$ , при раздражении одного  $p - \frac{p_1 + p_2}{2}$ , откуда отношение их =  $\frac{2(p_1 - p_2)}{p_1 - p_2} = 2$ . На том же

основании при 3-х нервах раздражение одного даст  $\frac{1}{3}$ , двух  $\frac{2}{3}$ , всего возможного отрицательного колебания и т. д. Между тем, из таблиц видно, что наблюдаемые величины несколько уклоняются от точного соотношения; величина уклонения в виде арифметической разницы представлена в последней граффе. Отклонения эти вполне нормальны, если можно так выразиться, так как встречаются во всяком физиологическом опыте. Причем, размер этих колебаний лежит в пределах наибольшей точности, возможной для опыта. Причины их не могут быть точно выяснены. Возможно, что влияло изменение влажности, так как по условиям опыта приходилось часто открывать камеру. Быть может, влияла и неодинаковая сила раздражения, так как, очевидно, при раздражении одного нерва густота тока больше, чем при двух или трех. Могли быть и другие моменты, совершенно ускользавшие от внимания наблюдателя. Но, как известно, эти колебания почти совершенно не могут быть устранены в обстановке обыкновенного гальванометрического исследования.

Хотя отдельные опыты и не дают полного совпадения, но в них ясно видна закономерность в изменении отрицательного колебания. Уже на незначительном числе опытов (20) эти погрешности отдельных наблюдений сглаживаются и средние числа дают величины, почти вполне совпадающие с определенными на основании теоретических соображений. Очевидно, уклонения вызывались причинами, особыми для каждого отдельного случая, но отнюдь не зависящими от основных свойств данной комбинации. Поэтому, становится возможным сказать, что между элементами и нервами во всем отношении нет различия. Величина электродвигательной силы нерва при возбуждении только

части его волокон представляет функцию сопротивлений возбужденных и невозбужденных волокон и свойственных им электродвижущих сил. Переведем эту формулировку на физиологический язык и вместо электродвижущей силы возбужденного нерва, поставим более употребительный термин—отрицательное колебание. Кроме того мы увидели, что вместо отношения сопротивлений можно взять отношение числа волокон, считая, конечно, их тождественными. Тогда получим окончательную формулировку: *величина отрицательного колебания при частичном возбуждении нервов, изменяется прямо пропорционально количеству возбужденных и невозбужденных волокон.*

На основании этого правила можно легко объяснить, почему, напр., величина отрицательного колебания на различных концах нерва неравномерной толщины оказывается неодинаковой. Так, если взять сближенный нерв, который, постепенно отдавая вѣтви, утончается по мѣрѣ своего хода, то отрицательное колебание на его периферическом концѣ окажется относительно большим, чѣм на центральномъ. Причина этого понятна и заключается въ томъ, что на периферическомъ концѣ отрицательное колебание образуютъ все волокна, тогда какъ на центральномъ часть ихъ остается невозбужденной. Наконецъ, извѣдая величину отрицательнаго колебания въ какомъ-либо нервѣ или спинномъ мозгу при полномъ и частичномъ его раздраженіи, можно прямо заключить о числѣ возбужденныхъ волоконъ. Какъ видно, и практическія примѣненія, которыя можетъ имѣть указанное правило, имѣютъ значительный интересъ.

Какъ было указано выше, мы принимали, что разность потенциаловъ тока покоя представляетъ постоянную величину; то же положеніе мы распространяли и на токъ возбужденнаго нерва при условіи раздраженія постоянной силы. Все это справедливо только при одинаковыхъ условіяхъ со стороны поперечнаго сѣченія, что и было предметомъ особыхъ заботъ. Но, если это все такъ, если мы думали, что достигли желаемаго постоянства, то, казалось бы, не было нужды дѣлать опредѣленія каждый разъ на всемъ нервномъ пучкѣ, а легче было бы взять для этого одинъ нервъ,—

результатъ долженъ быть такимъ же. Дѣйствительно, если мы сложимъ два одинаковыхъ нерва, то какъ внутреннее, такъ и вѣдшее сопротивление такого пучка уменьшится вдвое, а слѣдовательно и разность потенциаловъ въ отводимыхъ точкахъ останется безъ переменъ. При одномъ нервѣ разность потенциаловъ:  $P_1 = i_1 w_1$ , на двухъ:  $P_2 = i_2 w_2$ , но такъ какъ по условіямъ:  $w_2 = \frac{w_1}{2}$ ,  $r_2 = \frac{r_1}{2}$ , а  $e$  одинаково для обоихъ, то отношеніе ихъ:  $\frac{P_1}{P_2} = \frac{i_1 w_1}{i_2 w_2}$ , но  $i_1 = \frac{e}{r_1 + w_1}$  и  $i_2 = \frac{e}{r_2 + w_2} = \frac{2e}{r_1 + w_1}$  и потому  $\frac{P_1}{P_2} = \frac{e r_1 (r_1 + w_1)}{e r_1 (r_1 + w_1)}$  останется безъ переменъ. Дѣйствительно, мы видимъ по таблицамъ, что увеличеніе числа нервовъ несколько не измѣняетъ электродвижущую силу пучка.

Но если по существу безразлично, производятъ ли измѣренія на цѣломъ пучкѣ или на одномъ нервѣ, то съ практической стороны это не безразлично. Помимо различныхъ вѣдшихъ моментовъ, которые могутъ измѣняться, само прилеганіе нерва къ электроду на пучкѣ можетъ быть не совсемъ точно, что отчасти повліяетъ на получаемую величину. Но, конечно, если всѣ наблюденія производятся при тождественномъ положеніи, то эта разица не можетъ имѣть значенія.

На основаніи указаннаго постоянства разности потенциаловъ, можно было бы ожидать, что на болѣе толстомъ концѣ нерва она будетъ такая же, какъ на тонкомъ, но это оказывается не совсемъ вѣрнымъ. Такъ при взглядѣ на приведенныя таблицы при всемъ разнообразіи чиселъ можно замѣтить, что чередуются относительно большія и меньшія величины. И по нимъ можно безошибочно опредѣлить, гдѣ отводился центральннй, гдѣ периферическій конецъ. Такое, хотя въ сущности незначительное различіе, можетъ быть объяснено только различнымъ отношеніемъ оболочки и перваго вещества, т. е. внутренняго и вѣдшняго сопротивленія нерва. Конечно, доказать это затруднительно, но относительно наружной оболочки (perineurium) это весьма вѣроятно. При увеличеніи круга отношеніе между длиною окружности и площадью измѣняется въ пользу послѣдней. Слѣдовательно, сопротивление оболочки на болѣе толстомъ концѣ относи-

тельно большее чѣмъ на тонкомъ, а потому и разность его потенциаловъ должна быть значительнѣе.

Наконецъ, въ заключеніе позволю себѣ еще разъ коснуться вопроса о характерѣ паденія потенциала внутри нерва.

Выше, говоря объ этомъ, мы приняли его равномернымъ, во основанія, послужившія для подобнаго заключенія не были изложены. На самомъ дѣлѣ рваться его въ то время было невозможно, такъ какъ то или другое предположеніе не могло быть съ точностью доказано. Но мы все-таки должны были помѣстить его среди обстоятельствъ, которыя не только усложняютъ примѣненіе известной формулы, но даже прямо дѣлаютъ это невозможнымъ, такъ какъ отсутствуетъ одна изъ входящихъ въ нее величинъ — внутреннее сопротивление. И наоборотъ, если существуютъ всѣ измѣненія, которыя вытекаютъ изъ этой формулы, то, слѣдовательно, внутреннее сопротивление существуетъ, и скачекъ потенциала невозможенъ. Та часть нерва  $m$ , которая



Фиг. 5

лежитъ между электродвижущей плоскостью  $q$  (фиг. 5) и электродомъ  $p$ , конечно, и при его скачкѣ вліяетъ на разность потенциаловъ въ  $x$  и  $p$ , но уже въ качествѣ вѣщающей сопротивленія, составивъ его часть. Весьма понятно, раздражается ли одинъ нервъ или два или же они совмѣстно раздражаются, сопротивленіе это останется безъ пере-  
мѣнъ.

Поэтому, приходится придти къ тому же заключенію, которое относительно мышцы, на основаніи теоретическихъ соображеній, сдѣлалъ Чаговецъ <sup>1)</sup> и утверждать, что въ нервѣ не существуетъ скачка потенциала, а онъ падаетъ равномерно. Такое предположеніе не заключаетъ въ себѣ и съ точки зрѣнія альтераціонной теории чего-либо невѣроятнаго. Можно думать, что нѣтъ рѣзкой границы между возбужденнымъ на сѣченіи слоемъ и покойной частью нерва, а это возбужденное состояніе постепенно на значительномъ раз-

стояніи переходить въ покойное. Собственно говоря, почти на это уже указывалъ *Hermann* <sup>1)</sup>, говори по поводу токовъ наклоненія, о вредящемъ заходженіи поперечнаго сѣченія. Только въ этомъ случаѣ заходженіе основано на анатомическомъ характерѣ расположенія мышечныхъ и нервныхъ элементовъ, въ отдѣльномъ же волокнѣ на физиологической пріемственности между покоемъ и дѣятельностью.

Заключеніе такого рода имѣетъ для насъ чрезвычайно важное значеніе, такъ какъ находится въ непосредственной связи съ другимъ вопросомъ, рассмотрѣніе котораго мы также отложили.

Именно, для вычисленія разности потенциаловъ при частичномъ возбужденіи нерва мы могли пользоваться, выведенной изъ соединенія элементовъ формулой, только потому, что соотношенія внутреннихъ сопротивленій принималось известнымъ. Основывалось это на томъ положеніи, что сопротивление 2-хъ нервовъ вдвое меньше сопротивленія одного, 3-хъ—втрое и т. д. Но собственно говоря, это можетъ быть правильнымъ только въ томъ случаѣ, если токъ проходитъ черезъ всю площадь поперечнаго сѣченія той и другой стороны нерва, когда, слѣдовательно, петли его внутри нерва совершенно параллельны и во всѣхъ мѣстахъ одинаковой силы. Практически достигъ этого можно тѣмъ, что къ каждому сѣченію  $A$  и  $B$  приложитъ проводникъ съ малымъ сопротивленіемъ, на которомъ бы напряженіе повсюду было одинаково. Но при отведеніи демаркаціоннаго тока достигъ такого распредѣленія представляется невозможнымъ, такъ какъ по смыслу опыта одинъ электродъ долженъ находиться на продольной поверхности. Если даже приложить другой ко всему поперечному сѣченію  $A$ , то все же первый будетъ касаться нерва только въ точкѣ  $p$ . Въ такомъ случаѣ петли тока, выходящія изъ всей электромоторной плоскости  $q$  соберутся въ  $p$  такъ, какъ показано на фиг. 5 пунктирными линиями.

Очевидно, что при удвоеніи нерва сопротивленіе уменьшится не въ 2 раза, а меньше, такъ какъ густота петель

<sup>1)</sup> Въ указ. мѣствъ, стр. 121.

<sup>1)</sup> Руководство къ физиологіи, Т. I, стр. 353.

вблизи стороны  $xr$  пера больше, а чѣмъ дальше отъ нея, тѣмъ они дѣлаются слабѣе. Установить распредѣленіе ихъ въ такомъ случаѣ, т. е. рѣшить, во сколько разъ уменьшится въ сопротивленіе, оказывается невозможнымъ по причинамъ, въ обсужденіе которыхъ мы не можемъ впасть. Конечно, чѣмъ больше сложено нервовъ, тѣмъ это несоответствіе становится значительнѣе и потому допускать такое измѣненіе сопротивленія, какъ мы дѣлали, оказывается весьма неточнымъ. Но эта неправильность будетъ только тогда, если въ нервѣ одна электромоторная плоскость, т. е. потенциалъ дѣлаетъ скачекъ. Если же онъ представляетъ равномерное паденіе, то въ такомъ случаѣ находятся двѣ электрическія плоскости въ  $q$  и  $p$ , и все пространство  $m$  для нихъ служитъ внутреннимъ сопротивленіемъ. Очевидно, что отъ одной плоскости къ другой токъ пойдетъ по совершенно параллельнымъ линиямъ, обозначеннымъ стрѣлками (фиг. 5), такъ какъ поверхности этихъ плоскостей равны, и, поэтому, сопротивленіе при той же длинѣ отрѣзка должно измѣняться пропорціонально площади его поперечнаго сѣченія.

Всѣ эти опыты были начаты мною еще лѣтомъ 1901 г., въ лабораторіи *Германа (Königsberg)*, а въ 1902 г. появилась работа *Gotch'a* <sup>1)</sup>, посвященная тому же вопросу и въ качественномъ отношеніи вполнѣ подтверждающая мои опыты. Въ то же время она по своему характеру отличается отъ моего изслѣдованія, такъ какъ *Gotch* только указалъ на зависимость величины отрицательнаго колебанія отъ числа возбужденныхъ волоконъ; я же подвергъ ее подробной разработкѣ и выяснилъ связь между отдѣльными моментами. Во всякомъ случаѣ мнѣ было пріятно ее встрѣтить, такъ какъ въ ней я нашелъ принципиальное подтвержденіе моихъ выводовъ. Въ виду этой цѣнности ея для изслѣдуемаго вопроса опишу опыты, которые произвелъ *Gotch*.

Онъ задался цѣлью прослѣдить, какъ протекаетъ отрицательное колебаніе и токи дѣйствія при максимальномъ и субмаксимальномъ раздраженіи нерва. Для этого онъ употреблялъ очень чувствительный капиллярный электрометръ,

показанія котораго регистрировались фотографическимъ путемъ. Чтобы замедлить протеканіе электрическихъ измѣненій, онъ помѣщалъ препаратъ въ камеру съ температурой 4°C. Камера эта была снабжена особымъ термоэлектрическимъ регуляторомъ, такъ какъ выяснилось, что различія 1° имѣютъ большое вліяніе на ходъ колебанія. Изслѣдуя такимъ способомъ ходъ однофазной кривой отрицательнаго колебанія и двуфазной токовъ съ продольной поверхности, онъ убѣдился, что продолжительность фазъ обѣихъ вполнѣ одинакова при максимальномъ и субмаксимальномъ раздраженіи. Хотя высота ихъ различна, но обѣ онѣ пересекаютъ абсциссу въ одной точкѣ, и характеръ протеканія вполнѣ одинаковъ.

Точно такого же рода кривыя получаются, если соединить съ электрометромъ сѣдланный нервъ, раздражая, то всѣ корни его сплетенія, то одинъ изъ нихъ. На основаніи этого онъ полагаетъ, что существуетъ только одна степень возбужденія нерва, а кажущіяся различія ея, которыхъ мы судимъ по измѣненію величины мускульнаго сокращенія и отрицательнаго колебанія, должны быть объяснены различнымъ количествомъ возбужденныхъ волоконъ. Токъ, который раздражаетъ нервъ, раздѣляется въ немъ на одинаковой силы петли; тѣ изъ нихъ, которыя проходятъ по болѣе короткому пути сильнѣе, другія же слабѣе, и по тому только первыя достигаютъ порога раздраженія. Увеличивая силу тока, мы усиливаемъ петли настолько, что всѣ онѣ уже могутъ раздражать. Поэтому, измѣненія эффекта раздраженія всегда могутъ быть объяснены различнымъ числомъ возбужденныхъ элементовъ. Тѣ же самыя соображенія имѣютъ силу и для мышцъ: различія въ ихъ сокращеніи основаны на числѣ работающихъ волоконъ. Опытъ, произведенный на мышцѣ, показавъ, что высота сокращенія при частичномъ и полномъ раздраженіи измѣняется обычнымъ порядкомъ. Сердечная мышца, въ которой всѣ волокна образуютъ сѣтъ, доказываетъ правильность этого предположенія, такъ какъ она даетъ всегда одинаковый эффектъ.

Свои заключенія онъ переноситъ и на явленія въ центральной нервной системѣ, полагая, что и здѣсь дѣло не

<sup>1)</sup> Journal of physiology. V. 28, p. 895.

въ силѣ возбужденія, а въ количествѣ возбужденныхъ элементовъ.

Безспорно, опыты *Gotch'a* являются весьма важными для подтвержденія того, что величина отрицательнаго колебанія измѣняется при раздраженіи части нерва, но нельзя не признать, что выводы эти весьма смѣлы. Можно думать, что *Gotch* не оцѣнилъ по достоинству того сложнаго образованія, съ которымъ онъ имѣлъ дѣло, и рѣшаетъ уравненіе съ двумя неизвестными, зная только одно. Правда, какъ мы уже говорили, измѣненіе степени возбужденія не можетъ быть доказано прямыми опытами, но, если величина отрицательнаго колебанія можетъ зависѣть отъ числа волоконъ, то это еще не значитъ, что всякое измѣненіе этой величины обуславливается непременно частичнымъ возбужденіемъ нерва.

## ГЛАВА V.

Рѣшеніе вопроса о двусторонней проводимости на основаніи измѣненій отрицательнаго колебанія.

Въ предыдущей главѣ было доказано, что отрицательное колебаніе измѣняется пропорціонально числу нервныхъ волоконъ въ томъ случаѣ, если только часть нерва приведена въ возбужденное состояніе. Положеніе это является весьма важнымъ для вопроса о двусторонней проводимости, такъ какъ выясняетъ значеніе, которое можетъ имѣть при гальванометрическомъ изслѣдованіи примѣсь волоконъ другой функціи. Если въ нервномъ стволѣ одинаковое количество центростремительныхъ и центробѣжныхъ волоконъ, то, въ случаѣ ихъ односторонней проводимости, на томъ и на другомъ концѣ нерва окажется одинаковое количество возбужденныхъ элементовъ, гср. одинаковое отрицательное колебаніе. Величина его будетъ вдвое меньше обычной, но это обстоятельство, въ виду непостоянства электрическихъ явленій, врядъ ли можетъ обратить на себя вниманіе. Совершенно иное получится, если въ нервѣ преобладаютъ волокна одной категоріи. Въ такомъ случаѣ величина отрицательнаго колебанія на томъ и другомъ концѣ укажетъ на ихъ относительное количество. Поэтому, если нервы обладаютъ односторонней проводимостью, то при указанномъ условіи должна получиться рѣзкая разница въ отрицательномъ колебаніи на обоихъ его концахъ. Если же проводимость его двусторонняя, то, конечно, ничего подобнаго не будетъ и величина отрицательнаго колебанія окажется совершенно одинаковой.

Способъ такого рѣшенія является чрезвычайно простымъ и по своей ясности не оставляетъ мѣста никакимъ сомнѣніямъ. Чтобы примѣнить его, надо найти нервъ, въ которомъ бы волоконъ той и другой функціи было различное

число, что, конечно, весьма не трудно, ибо таковым может быть каждый из нервов, считавшихся прежде чистыми. Но необходимо замѣтить, что этотъ способъ можетъ быть примѣненъ только потому, что мы на опытѣ убѣдились въ справедливости указанного закона измѣненій отрицательнаго колебанія. Рѣшить же это а priori, на основаніи однихъ только теоретическихъ соображеній, невозможно. Дѣло въ томъ, что, если бы въ нервѣ былъ скачокъ потенциала въ мѣстѣ демаркаціонной плоскости, то задача оказалась бы неразрѣшимой. Въ этомъ случаѣ внутренняго сопротивленія не существуетъ, а отрѣзокъ нерва, находящійся между электродами, представляетъ лишь часть вѣшняго, и, конечно, величина разности потенциалов, измѣряемая въ отводимыхъ точкахъ, зависитъ отъ паденія потенциала по этому отрѣзку, т. е. отъ его сопротивленія. Сопротивленіе же, какъ при возбужденіи каждаго изъ нервныхъ пучковъ въ отдѣльности такъ и при возбужденіи обоихъ вмѣстѣ, остается одинаковымъ, слѣдовательно, и величина отрицательнаго колебанія на обоихъ концахъ этого сложнаго нерва должна быть одинакова, не смотря на то, что на одномъ возбуждено меньшее количество волоконъ, а на другомъ большее. Заключение это впрочемъ, не совсѣмъ правильно: измѣненія нѣсколько распредѣленіе петель тока, которыя идутъ отъ поперечнаго сѣченія къ отводимой точкѣ, какъ это показано на фиг. 5 (стр. 138); благодаря этому паденіе потенциала отъ сѣченія до точки *p* въ обоихъ случаяхъ будетъ неодинаково. Эта точка какъ бы станетъ перемѣщаться то дальше, то ближе къ демаркаціонной плоскости. Величина воображаемаго перемѣщенія будетъ зависетьъ отъ длины отведеннаго отрѣзка и отъ толщины нерва. Определить ее не представляется возможнымъ и надо думать, что измѣненія должны быть весьма ничтожны и лежать въ предѣлахъ погрѣшностей измѣренія. Поэтому, надо допустить, что измѣненія величинъ отрицательнаго колебанія при этомъ условіи, дѣйствительно, не должно бы наблюдаться. Но мы показали, что паденіе потенциала внутри нерва происходитъ постепенно и отрицательное колебаніе подвергается измѣненіямъ.

Поэтому, если мы возьмемъ нервъ, въ которомъ центро-

бѣжныхъ элементовъ въ 15 разъ меньше, чѣмъ центростремительныхъ, и будемъ раздражать то одинъ, то другіе, то при односторонней проводимости на общемъ концѣ отрицательное колебаніе должно получиться въ 15 разъ большее и меньшее. Конечно, отношеніе тѣхъ и другихъ элементовъ въ нервахъ неизвѣстно, и потому можно только предсказать разницу, но нельзя определить ее количественно. Однако *lingualis* въ этомъ отношеніи представляетъ исключеніе. Какъ извѣстно, къ нему присоединяется центробѣжный пучокъ въ видѣ *chorda tympani*, который слѣдуетъ вмѣстѣ съ нимъ на нѣкоторомъ пространствѣ, а затѣмъ отходить къ сплюснутой железнѣ. Если взять *lingualis* въ этомъ мѣстѣ, то, зная поперечникъ того и другого нерва, легко можно опредѣлить, какая величина отрицательнаго колебанія должна получиться на каждомъ концѣ въ случаѣ односторонней проводимости. Это опредѣленіе и было произведено мною слѣдующимъ образомъ: *lingualis* и *chorda tympani* перерѣзались въ томъ мѣстѣ гдѣ они расходятся; концы нерва на протяженіи нѣсколькихъ миллиметровъ отсѣкался острой бритвой по возможности перпендикулярно къ его оси. Сѣченіе смазывалось краской и отпечатывалось на бѣломъ листѣ бумаги. Отпечатки, какъ и сами нервы, представляли неправильно эллиптическую фигуру. Посредствомъ циркуля *Стоменова*, циферблатъ котораго раздѣленъ на 200 частей, производилось измѣреніе ихъ длинныхъ и короткихъ осей, ариметическое же среднее было принято за диаметръ равновеликаго круга. Изъ 13-ти измѣреній для радиусовъ того и другого нерва были получены величины: 100 и 26. Слѣдовательно, отношеніе ихъ площадей поперечныхъ сѣченій, resp. сопротивленій въ круглыхъ числахъ есть 15. Поэтому и отрицательное колебаніе на одномъ концѣ должно быть въ 15 разъ меньше, чѣмъ на другомъ. Справедливость этого предположенія можно было проверить на соответствующемъ количествѣ лягушечьихъ нервовъ такимъ же способомъ, какъ мы дѣлали раньше. Съ этой цѣлью было взято 16 нервовъ; токъ покоя всего пучка даѣтъ 485 дѣлений коммутатора, отрицательное колебаніе при раздраженіи всѣхъ нервовъ—50, при раздраженіи одного—21. При другомъ опытѣ: токъ покоя—465, отрицательное коле-

баніе всёхъ—17, одного—7. Слѣдовательно, отрицательное колебаніе было не въ 15 разъ меньше, а всего въ 2<sup>1</sup>/<sub>2</sub>. Это, конечно, не доказываетъ неправильности нашего разсужденія, и причина явленія весьма понятна. Измѣненіе отрицательнаго колебанія идетъ пропорціонально сопротивленіямъ только въ томъ случаѣ, если обѣ электродвижушія силы остаются безъ переменъ, гср. не мѣняется токъ покоя и величина возбужденія. Между тѣмъ, послѣднее возможно только тогда, когда сила раздраженія одинакова для всёхъ нервныхъ волоконъ. Это условіе и не было выполнено, такъ какъ густота тока въ 16-ти нервахъ во много разъ меньше, чѣмъ въ одномъ. Конечно и величина возбужденія въ одномъ была значительнѣе, тогда какъ при раздраженіи всего пучка каждое волокно находилось въ болѣе слабой степени возбужденія. Въ силу этого подобные опыты съ большимъ количествомъ нервовъ являются весьма неточными, и отчасти по этой причинѣ при изслѣдованіи измѣненій отрицательнаго колебанія (глава IV), мы не считали возможнымъ ихъ приводить.

Но это обстоятельство не имѣетъ никакого значенія, если то же самое частичное раздраженіе возникаетъ вслѣдствіе односторонней проводимости. Возьмемъ, напр., хотя бы Lingualis (b) съ chord'ой (a) и будемъ раздражать конецъ А, а В соединимъ съ гальванометромъ (фиг. 6) и затѣмъ, наоборотъ, от-



Фиг. 6.

ведя А, раздражимъ В. Направленіе физиологической функции каждаго нерва показано стрѣлками. Весьма понятно что густота раздражающаго тока на томъ и другомъ концѣ будетъ совершенно одинакова, такъ какъ онъ въ каждомъ случаѣ проходитъ черезъ оба нерва, и величина отрицательнаго колебанія поэтому окажется пропорціональной числу волоконъ.

Итакъ, путь, по которому должно идти изслѣдованіе вполнѣ ясенъ, необходимо только найти соответствующій матерьялъ, который бы удовлетворялъ указаннымъ выше условіямъ, и въ то-же время вѣкотормъ другимъ, завися-

щимъ отъ особенностей гальванометрическаго опыта. Выборъ нашъ остановился на язычномъ и подъязычномъ нервахъ; первый изъ нихъ состоитъ преимущественно изъ центростремительныхъ волоконъ, второй изъ центробѣжныхъ. Кромѣ того изслѣдовались спинномозговые корешки, передніе и задніе. Lingualis брался ниже отхожденія chord'ы для того, чтобы примѣсь центробѣжныхъ элементовъ была еще менѣе значительна.

Опыты эти, по разобраннмъ уже въ предыдущей главѣ причинами, являются весьма нелегкими. Въ настоящемъ же случаѣ дѣло осложнилось еще тѣмъ, что изслѣдованія производились надъ нервами теплокровныхъ.

Если при опытахъ надъ лягушечьими нервами приходилось считатьъ съ тѣмъ, что величина нерваго тока измѣнива, то здѣсь это было еще болѣе вѣскимъ.

Извѣстно, что у теплокровныхъ возбудимость мышцъ и нервовъ послѣ смерти животнаго быстро падаетъ и этимъ они существенно отличаются отъ холоднокровныхъ. Электрическія свойства ихъ также измѣняются: токъ покоя у вырѣзанныхъ нервовъ уменьшается, отрицательное колебаніе падаетъ въ своей величинѣ, доходитъ до нуля и, наконецъ, смѣняется положительнымъ колебаніемъ. Последнее служитъ указателемъ измѣненій, протекающихъ въ поперечномъ сѣченіи <sup>1)</sup> и на нервахъ лягушки, наступаетъ спустя долгое время послѣ нанесенія поперечнаго сѣченія, у теплокровныхъ же появляется скоро. Что касается до того, какъ долго на этихъ нервахъ можетъ наблюдаться отрицательное колебаніе, то приведенная въ главѣ III наблюденія Hermann'a, Frédéric'а и Boruttau показываютъ, что оно сохраняется въ теченіи долгаго времени. Но существовать и противоположныя указанія. Тотъ же Hermann на нервахъ кролика не могъ получить фазовыхъ токовъ <sup>2)</sup>, гальванометръ давалъ только электротоническія отклоненія, зависящія отъ направленія раздражающаго тока. Waller <sup>3)</sup> утверждаетъ, что на вырѣзанныхъ нервахъ совершенно нельзя по-

<sup>1)</sup> Введенскій. Возбужденіе, торможеніе и т. д., стр. 72.

<sup>2)</sup> Pflüger's Archiv. Bd. 18, S. 580.

<sup>3)</sup> Цитир. по-Boruttau. Pflüger's Archiv. Bd. 84, S. 379.

лучить токовъ дѣйствія. *Boruttau*<sup>1)</sup> хотя и говоритъ „*dass Spuren echter negativer Schwankung*“ могутъ наблюдаться въ теченіи часовъ и дней, но прибавляетъ, что сила токовъ дѣйствія значительно падаетъ послѣ вырѣзыванія. Кромѣ того между различными животными, даже между животными того же вида, онъ находилъ существенную разницу. При своихъ опытахъ я обыкновенно спуска короткое время не могъ получить отрицательнаго колебанія или же получалъ положительное. Въ сравнительно рѣдкихъ случаяхъ удавалось видѣть нѣкоторое время отрицательное колебаніе, которое при каждомъ раздраженіи сильно уменьшалось и доходило до 0 или переходило въ положительное. Тѣ неудачи, которыя я испытывалъ раньше при работѣ съ корешками собакъ (глава III), должны быть отнесены, именно, къ этой причинѣ, потому что они исчезли, какъ только послѣдняя была устранена. Различія же, которыя видѣлъ *Boruttau*, и разногласія между авторами могли быть вызваны и другимъ обстоятельствомъ, о которомъ будетъ рѣчь ниже.

Итакъ, возможно, что токи дѣйствія существуютъ долгое время, но несомнѣнно, что они круто падаютъ въ своей силѣ. Это явленіе должно было служить значительной помѣхой при нашихъ опытахъ, такъ какъ для нихъ необходимо постоянство тока покоя и отрицательнаго колебанія; измѣненіе же ихъ, особенно такое быстрое паденіе, могло дать настолько неточные результаты, что нельзя было бы сдѣлать никакихъ заключеній. Дѣйствительно, при первыхъ опытахъ этого рода я получилъ величины, на основаніи которыхъ можно было только сказать, что въ нормальныхъ колебаніяхъ отрицательнаго колебанія должны скрыться всякія другія. Примѣры такихъ колебаній можно видѣть въ опытахъ, приведенныхъ въ главѣ III.

Такъ какъ всѣ данныя указываютъ на фізіологическую натуру отрицательнаго колебанія, и самъ токъ покоя, вѣроятно, зависитъ отъ жизненныхъ свойствъ верва, то можно думать, что уменьшеніе его находится въ связи съ измѣненіями возбудимости. И все, что можетъ устранить послѣднее, дастъ также и большее постоянство электрическихъ явленій.

<sup>1)</sup> Цитир. по *Boruttau*, *Pflüger's Archiv*, Bd. 84, S. 379.

*Claude Bernard*<sup>1)</sup>, отмѣчая быстрое паденіе возбудимости послѣ смерти животнаго, указываетъ, что можно ее продлить, постепенно понижаяте температуру животнаго и замедляя кровообращеніе. Вълѣдствіе этого возбудимость сохраняется надолго послѣ смерти, и животное по свойству своихъ тканей приближается къ лягушкамъ. Для постепеннаго охлажденія онъ примѣнилъ у кроликовъ перерѣзку мозга между V и VI шейными позвонками. Нервы діафрагмы, какъ извѣстно, покидаютъ мозгъ на уровнѣ IV позвонка, и потому перерѣзка не останавливаетъ дыхательнаго акта; всѣ же остальные мышцы парализуются; парализуются и сосудосуживающіе нервы. Животное дышетъ діафрагмой и, можетъ быть, верхнею частью грудной кѣтки, такъ какъ оно сохраняетъ нѣкоторыя движенія въ переднихъ конечностяхъ. Непосредственно послѣ перерѣзки дыханіе ускоряется, уши горячія (паралитич. сосудодвигателей); вскорѣ дыханіе замедляется, наблюдается постоянная дефекація, но животное не кажется больнымъ, охотно беретъ и жуетъ предложенную морковъ. Черезъ 7 часовъ вся задняя конечность охлаждена, рефлексы чрезвычайно сильны, скорость теченія крови уменьшилась, давленіе ничтожное. Изученіе нервовъ, взятыхъ въ это время, показываетъ, что они по своимъ свойствамъ не отличаются отъ нервовъ холоднокровныхъ.

*Schiff*<sup>2)</sup> для той же цѣли примѣнилъ другіе способы. Онъ получалъ у кролика охлажденіе температуры до окружающей среды или близкой къ ней при помощи вырѣзыванія шерсти и лакированія кожи. Наконецъ, такой же результатъ имѣло привязываніе животнаго съ поднятыми кверху ногами, вспрыскиваніе въ брюшную полость большой дозы алкоголя отравленіе сугаръ и конициномъ.

Спустя 10 лѣтъ этимъ вопросомъ специально занялся *O. Israel*<sup>3)</sup> съ цѣлью сравнить различные методы охлажденія и выяснитъ условія, при которыхъ дольше сохраняется возбудимость. Онъ могъ убѣдиться, что для полученія продол-

<sup>1)</sup> *Leçons sur la physiologie et pathologie du système nerveux*, II, p. 12 Paris, 1858.

<sup>2)</sup> *Archives de physiologie*, 1869, p. 165.

<sup>3)</sup> *Archiv f. Physiologie*, 1877, S. 443.

жительного переживания тканей (überleben), необходимо до-вольно значительное предсмертное падение температуры, но въ то же время оно не должно быть ни слишкомъ быстро, ни слишкомъ велико, такъ какъ въ первомъ случаѣ не полу-чается продолжительнаго переживания, во второмъ нервы и мышцы теряютъ свою возбудимость. (Въ послѣдніе годы *Budgett* и *Leonard* <sup>1)</sup> нашли, что между 10 и 13° С. нервы совершенно утрачиваютъ проводимость). Для maximum'a пере-живания падение должно доходить до 20° С. и совершаться въ течение 6—8 часовъ. При температурѣ въ 20° и ниже кроликъ умираетъ. Возбудимость такихъ нервовъ сохраняется гораздо дольше, чѣмъ у неохлажденныхъ животныхъ и, хотя абсолютная величина ея ниже, но и падение болѣе медленное. Температура среды, въ которой находится вырванный нервъ также имѣетъ значеніе: повышение ея ведетъ къ угасанію функций, пониженіе—къ продленію ихъ.

Что же касается до различныхъ способовъ охлаждения, то, по его опытамъ, при привязываніи кролика съ поднятыми конечностями охлажденіе наступаетъ въ весьма различное время и степень его не можетъ быть урегулирована. Предложенная *Claude Bernard* омъ медленная асфиксія <sup>2)</sup> даетъ весьма невѣрные результаты, потому что животное часто умираетъ до наступленія охлажденія. Точно такіе же непо-стоянные результаты даетъ алкоголь, причемъ нѣкоторые кролики оказываются мало воспримчивыми къ нему. Лучше другихъ способъ *Wagner*'а <sup>3)</sup>, заключающійся въ орошеніи брюшины 1/2 % растворомъ физиологической соли, но при этомъ необходимо сдѣлать многочисленные стоки, чтобы избѣжать асцит'a; болѣе удобнымъ *Israel* считаетъ обмываніе брюшной полости простой водой. Регулируя ея притокъ, можно получить болѣе быстрые или медленные паденіе температуры. Но способомъ, превосходящимъ все другіе по быстротѣ дѣйствія и по вѣрности, онъ призываетъ предложен-ную *Claude Bernard* омъ перерѣвку мозга.

<sup>1)</sup> Journal of physiology. V. 16, p. 298.

<sup>2)</sup> Leçons sur les effets des substances toxiques etc., p. 127.

<sup>3)</sup> Archiv f. Chirurgie. Bd. XX, S. 51.

Все свойства электрическихъ функций, какъ уже было сказано, позволяютъ предположить, что измѣненіе ихъ идетъ сообразно съ измѣненіемъ возбудимости. Приблизительно такое отношеніе могъ констатировать и *Israel*. Электродви-жущая сила вырванного нерва въ обычныхъ условіяхъ въ первое время падаетъ очень быстро, а затѣмъ медленно, у охлажденного она сохраняется дольше и нисходитъ почти по прямой линіи. Абсолютная же величина ея, по его опы-тамъ, не только не отличается отъ нормальной, но иногда немного ее превосходитъ.

Такимъ образомъ, предварительное охлажденіе животнаго даетъ возможность достигнуть необходимаго условія нашихъ измѣреній—постоянства электродвижущей силы. Паденіе ея, конечно, происходитъ, однако, не можетъ имѣть значенія въ виду непродолжительнаго времени, которое занимаетъ эти измѣренія.

Но охлажденіе не представляетъ единственнаго пути къ сохраненію за нервами электрическихъ функций. Недавно съ этою цѣлью *Turz* <sup>1)</sup> примѣнилъ совершенно противополож-ный способъ. Онъ экспериментировалъ надъ нервами кошки и помѣщалъ ихъ въ термостатъ, нагрѣтый до температуры животнаго. Опытъ начинался только тогда, когда нервъ, охладившійся при вырываніи, былъ достаточно нагрѣтъ. При такихъ условіяхъ функция нерва сохранялась въ теченіе 8—14 часовъ, и токъ покоя падалъ достаточно медленно.

Итакъ, были указаны два способа, оставалось только выяснитъ, который изъ нихъ болѣе пригоденъ для нашихъ цѣлей. Продѣлавъ все по способу *Tura*, я могъ убѣдиться, что электродвижущая сила ослабляется довольно быстро. Измѣренія на одномъ нервѣ, производившіяся каждыя пять минутъ, дали, напримѣръ, слѣдующій рядъ: 543; 473; 429; 402; 350. Иногда встрѣчалось положительное колебаніе, притомъ при второмъ раздраженіи нерва, хотя, судя по опытамъ *Tura*, оно должно было наступать только спустя нѣсколько часовъ. Кромѣ того сама обстановка опыта является довольно сложной и отни-маетъ много времени, которое, напримѣръ, уходитъ на вы-

<sup>1)</sup> Труды Сиб. Общества Естественныхъ Исследователей, I. 30, стр. 117.

жиданіе нагрѣванія нерва и термостата, охлаждающагося при укладываніи нерва на электроды. Наконецъ, и поддерживать необходимую влажность при возвышенной температурѣ не такъ легко.

Все это заставило меня предпочесть методъ предварительнаго охлаждения, который позволяетъ манипулировать при самыхъ обыкновенныхъ условіяхъ. Для охлаждения я избралъ перерѣзку мозга. Объектомъ для изслѣдованія служили исключительно собаки, и, вѣроятно, этимъ обусловливались нѣкоторыя различія въ ходѣ явленій, сравнительно съ тѣмъ, что описываетъ *Israel*. Прежде всего мнѣ никогда не удавалось въ теченіе 8 часовъ получить охлажденіе до 20°; самая низкая цифра, которую я получилъ, была 27,5°; обыкновенно же 1° опускалась до 28—29°. Такое болѣе медленное охлажденіе стоитъ, вѣроятно, въ прямой связи съ болѣею устойчивостью сосудистой системы собаки; кроликъ же, какъ извѣстно, крайне легко реагируетъ на всякія вѣшнія воздѣйствія, причемъ его кровяное давленіе испытываетъ рѣзкія колебанія. При температурѣ до 31—32° собака, судя по выраженію глазъ, сохраняла еще сознание, при дальнѣйшемъ же пониженіи глаза ея дѣлались стеклынными. Быстрота охлажденія, какъ на это уже указалъ *Israel*, находится въ зависимости отъ температуры комнаты. Весной, въ жаркіе дни, я испытывалъ значительныя затрудненія, такъ какъ не удавалось достигнуть достаточнаго охлажденія. Обыкновенно, съ цѣлью увеличить теплопотери, я дѣлалъ трахеотомию, выривалъ собакѣ грудь и животъ, а въ жаркіе дни покрывалъ мокрыми компрессами и орошалъ водой изъ крана.

Сама операція перерѣзки мозга производится весьма просто. У собаки грудные позвонки имѣютъ длинные остистые отростки, тогда какъ отростокъ 7-го шейнаго почти вдвое короче, у шестого еще меньше, а остальные шейные позвонки почти не имѣютъ остей. Поэтому, проведя пальцемъ по позволочнику, легко нащупать, гдѣ начинается шейная область. Разрѣзавъ кожу на протяженіи 10—15 см. и раздѣливъ поперѣкъ мышцу, я перерѣзалъ ножницами шейную связку до позвонковыхъ дугъ и тогда пальцемъ легко прощупывалъ скрытыя ранѣе ости шейныхъ позвонковъ. Седьмой позво-

нокъ служилъ этапомъ, съ котораго начиналось отсчитываніе; дойдя до соответствующаго промежутка легко можно концомъ ножа попасть между дугами позвонковъ, при этомъ удобнѣе выгнуть шею животнаго кверху. Сама перерѣзка производилась тупымъ концомъ скальпеля. Въ моментъ перерѣзки наступало, конечно, сильное возбужденіе, и спустя еще нѣкоторое время пульсъ и дыханіе были учащены. Все это происходило также, какъ и съ кроликами. Вскорѣ дыханіе начинало замедляться и, наконецъ, становилось очень медленнымъ съ длинными промежутками. Заднія конечности и туловище были совершенно парализованы. Грудная кѣтка оставалась неподвижною, и дыханіе было исключительно брюшнымъ. Температура, измѣряемая въ прямой кишкѣ, начинала неуклонно падать и опускалась почти по прямой линіи, въ среднемъ по 1° въ часъ. Если же перерѣзка была произведена выше, между VI и VII позвонкомъ, то паденіе было значительно слабѣе, и кроме того дыханіе не представляло такого замедленія, и ритмъ его иногда нарушался произвольными движеніями верхней части туловища. Опытъ начинался только тогда, когда 1° опускалась до 30°.

Способъ этотъ, какъ видно, является чрезвычайно простымъ, такъ какъ перерѣзка совершается въ нѣсколько минутъ, а все послѣдующее время собака можетъ быть представлена самой себѣ. Нервы, взятые у такого животнаго, являются прекраснымъ объектомъ для гальванометрическаго изслѣдованія, почти не отличающагося отъ нервовъ лягушки. Что касается до продолжительности сохраненія электрическихъ свойствъ, то этого вопроса я не подвергалъ специально изслѣдованію и только могу констатировать, что нервы всегда давали ясное отрицательное колебаніе и лишь дважды я получилъ положительное и нѣсколько разъ видѣлъ его отсутствіе. Это отрицательное колебаніе было выражено въ функциональной дѣятельности нерва, такъ въ это время раздраженіе нервомъ давало сильныя мышечныя сокращенія. Поэтому, мнѣ кажется удивительнымъ заявленіе *Grützner*'а <sup>1)</sup>, который на искусственно охлажденныхъ (до 21,6° С.) нервахъ кролика не могъ полу-

<sup>1)</sup> Pflüger's Archiv Bd. 25, S. 277.

чить ни слѣда отрицательнаго колебанія. Было бы весьма понятно, если бы при значительномъ охлажденіи не получилось ни отрицательнаго колебанія, ни мышечныхъ сокращеній. *Хорватъ* <sup>1)</sup> видѣлъ, что у животныхъ, которыя были охлаждены (до 9,5°) и потомъ согрѣты, утрачивалась непрямая раздражимость мышцъ. Но фактъ физиологическаго дѣйствія, не сопровождающагося токами дѣйствія, является совершенно непонятнымъ. При своихъ опытахъ, хотя и не при столь низкой температурѣ, я всегда получалъ довольно значительное отрицательное колебаніе (въ нѣкоторыхъ случаяхъ до  $\frac{1}{10}$  тока покоя) и также получилъ его на нервахъ кролика, охлажденнаго до 26° (одинъ опытъ).

Какъ я уже упоминалъ, на нервахъ обыкновенныхъ животныхъ мнѣ почти не удавалось наблюдать отрицательнаго колебанія. Гораздо лучше результаты давали нервы, которые я бралъ у кураризованныхъ животныхъ, нѣсколько часовъ пробывшихъ съ искусственнымъ дыханіемъ. Очевидно, причиной этого является извѣстная степень охлаждения, связаннаго обоими этими моментами. Съ другой же стороны, многія наблюденія показываютъ, что отрицательное колебаніе можетъ сохраняться въ теченіе долгаго времени. Какимъ же образомъ объяснить это противорѣчіе? Лично я думаю, что продолжительность сохранения отрицательнаго колебанія нисколько не опровергаетъ мои наблюденія и наоборотъ. Можно предположить, что быстрое пониженіе температуры дѣйствуетъ на нервъ въ качествѣ посторонняго фактора и вызываетъ такле, какъ любой ядъ, угнетеніе его функций; съ теченіемъ времени это вліяніе ослабляется, и тогда нервъ обнаруживаетъ дѣйствіе, но естественно весьма слабое. Проф. *Воденскій*, между прочимъ, показалъ <sup>2)</sup>, что повышеніе t° вызываетъ въ нервѣ типичную картину наркоза и, проведя его черезъ всѣ промежуточные стадіи (трансформирующую и парадоксальную), совѣмъ превращаетъ возбудимость. Весьма вѣроятно, что и пониженіе t° дѣйствуетъ также, тѣмъ болѣе, что самыя различныя вещества даютъ всегда одну и ту же

<sup>1)</sup> Centralbl. f. med. Wissenschaft. 1871, S. 531.

<sup>2)</sup> Возбужденіе, торможеніе и т. д., стр. 27.

картину наркоза. Сохраненіе же дѣятельности при искусственнымъ охлажденіи можно объяснить медленнымъ его дѣйствіемъ, которое не вызываетъ раздраженія, а измѣняетъ лишь внутреннія условія работы нерва.

Всѣ мои опыты, какъ было сказано, производились надъ собаками, причемъ выбирались животныя крупной величины. Матерьяломъ для изслѣдованія служили п. п. hypoglossus и lingualis. Кромѣ того изслѣдовались передніе и задніе корешки, которые, съ одной стороны представляють по своей сравнительной чистотѣ хорошей объектъ, съ другой же неудобны по относителю меньшей длинѣ. Lingualis брался ниже отхожденія отъ него ch. turaui. Весьма понятно, что для изслѣдованія употреблялась только та часть нерва, которая имѣла вездѣ одинаковую тощину. Условіе это необходимо, чтобы получить на обоихъ концахъ одно и то же число волоконъ. Но въ силу такого выкраиванія препарата только большія животныя могли дать нервы достаточной длинны.

Нервъ помѣщался на 2 пары неполяризующихся электродовъ такъ, что каждая пара отводила поперечное сѣченіе и продольную поверхность (фиг. 6). Расстояніе между электродами въ каждой парѣ было совершенно одинаково и составляло 4—5 мм. Сначала отводился въ гальванометръ конецъ *A* и раздражался конецъ *B*, потомъ наоборотъ. Такимъ образомъ, наблюдалась величина отрицательнаго колебанія на обоихъ сторонахъ нерва. Чтобы имѣть возможность на основаніи этихъ опытовъ сдѣлать какія-либо заключенія, необходимы, конечно, постоянство и близость обоихъ токовъ покоя и одинаковыя условія со стороны раздраженія. Для перваго требованія производилось предварительное охлажденіе животнаго и были приняты всѣ предосторожности, указанныя въ предыдущей главѣ. Достигнутъ полнаго тождества этихъ токовъ никогда не удавалось, но и нельзя было ожидать его, въ виду существованія осевого тока. Надо было только устранить всѣ различія, которыя могли возникнуть вслѣдствіе измѣненія электрическихъ свойствъ нерва, неодинаковаго отведенія и т. д.

Что касается до физическаго равенства раздражителя, то оно получилось, конечно, само собой, такъ какъ нервъ былъ

одинаковой толщины и расстояния электродов были также равны. Но здесь встречаются затруднения уже физиологического характера. Дело в том, что при втором наблюдении отводится в гальванометр конец нерва, который подвергался действию индукционного тока. Как известно, после прохождения электрического тока через нервы, в нем остается изменение возбудимости. Верно<sup>1)</sup>, исследовавший депрессивное влияние катода, предостерегает против этих изменений и говорит, что нормально может считаться только тот участок нерва, который не подвергся действию тока и находится как можно дальше от поперечного сечения. Введенский показал<sup>2)</sup>, что чрезмерно сильные токи вызывают в нерв явления наркоза. Конечно, последнего в нашем случае не могло быть, так как токи были обыкновенной силы, но все же надо было считаться с тем, что условия для обоих наблюдений не совсем одинаковы. Что касается до близости поперечного сечения, то она по смыслу самих опытов является неизбежной. Рискнуть же, насколько изменение возбудимости, если оно происходит, отражается на электрических свойствах нерва, можно было только на основании опытов. Из них действительно видно, что в большинстве случаев при втором отведении величина тока меньше, хотя в некоторых наблюдалось обратное. С целью указать на это, в приводимых ниже таблицах, часть нерва, которая раньше соединялась с гальванометром, отмечена звездочкой. Но нельзя утверждать, что падение электродвижущей силы есть результат изменения нерва вследствие действия возбудившего на него раздражения, так как величина ее вообще непрерывно уменьшается. Относительно отрицательного колебания также нельзя установить строгой последовательности: в одних случаях она была больше, в других меньше. Конечно, лучше всего было бы раздражать нерв по середине, но при этом, вследствие его относительно небольшой длины, расстояние между обоими порами электродов настолько бы уменьшилось, что опыты поте-

<sup>1)</sup> Pflüger's Archiv, Bd. 84, S. 605.

<sup>2)</sup> В указанном месте, стр. 31.

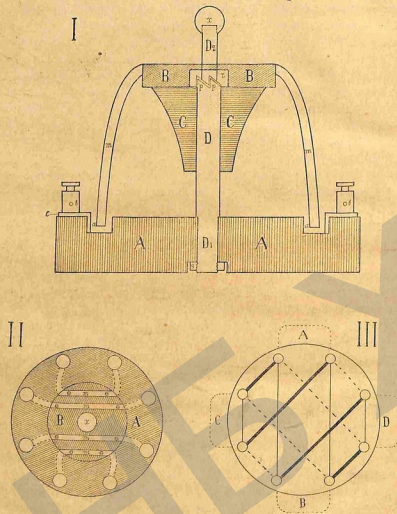
ряли бы свое значение. Чтобы устранить влияние предающей тетанизации, я избрал другой способ: отрезывал кусок нерва, подвергшийся раздражению, и при втором наблюдении соединял, таким образом, его связную часть. Результаты, полученные при этом, обнаружили такие же неправильные колебания, как и без отрезания. Но само отрезание было также невыгодно, так как благодаря ему нерв укорачивался и потому на корешках совершенно нельзя было применять его. В некоторых же опытах я брал только 2-ое и 3-ое наблюдения чтобы сравнить случаи, при которых отводился уже тетанизованный мѣста.

Но при этом могло возникнуть еще другое осложнение, сами электроды могли измениться под влиянием тока и обусловить этим изменения в показаниях гальванометра. Чтобы выяснить это, я соединял между собою оба электрода и тетанизовал их в течение 3 и 5 минут током обычной силы. В первом случае после тетанизации оставалось то же самое незначительное отклонение, которое они давали раньше или не было никакого, во втором однажды несколько уменьшилось. Собственно говоря, не было оснований ожидать заметной поляризации, так как для раздражения применялись выравненные индукционные токи, не особенно значительной силы (12—14 см. расстояния катушек). Еще менее она возможна при опыте, потому что раздражение нерва было весьма кратковременно — около 5 секунд, а сила тока была слаба, так как кусок нерва вводил себе добавочное сопротивление.

Во всяком случае оба измерения надо было производить по возможности скорее одно за другим, так как электромоторная сила нервов падает. Поэтому, перекладывание нерва с одних электродов на другие является неудобным, потому что требует времени, в течение которого может измениться величина тока. Чтобы устранить это неудобство, я построил аппарат, напоминающий по своему виду обыкновенный коммутатор Поля.

Аппарат этот (фиг. 7) состоит из трех частей: основания *A*, стержня *D* и средней вращающейся части (гайка) *B* и *C*.

Основание представляет из себя диск, приготовленный из какого-нибудь непроводника, напр., из рогового каучука



Фиг. 7.

I. Вертикальный разрезъ прибора. II. Видъ сверху. III. Схема различныхъ соединеній цѣпи A, B, C и D при различныхъ установкахъ прибора. или орѣхового дерева, пропитаннаго парафиномъ. По окружности этого диска высверлено 8 углубленій, наполняемыхъ

ртутью. Около каждого изъ нихъ, съ наружной его стороны, ввинчены мѣдные зажимы съ проволоку (b), которые соединены съ этими углубленіями латунными же пластинками с. Въ центрѣ основнаго диска неподвижно укрѣпленъ стержень D, на которомъ свободно вращается главная часть прибора. Она приготовлена также изъ непроводника и имѣетъ видъ низкаго цилиндра, на верхней поверхности котораго, съ каждой стороны стержня, укрѣплены винтами по двѣ толстыхъ латунныхъ проволоки m (фиг. 7, II). Свободные концы ихъ, выходящіе за предѣлы круга B, дугообразно изогнуты книзу и погружаются въ чашечки съ ртутью (l). Концы проволокъ, представляющихъ изъ себя болѣе короткія хорды, опускаются въ двѣ сосѣднія чашки, а представляющихъ болѣе длинныя—въ чашки, отстоящія другъ отъ друга на  $\frac{2}{3}$  окружности. Поворачивая это гнѣздо вокругъ стержня, можно соединять различнымъ образомъ цѣпи A, B, C, D (фиг. 7, III). При положеніи, указанномъ жирными штрихами, цѣпь A соединена съ C и D съ B. При поворотѣ на  $90^\circ$  цѣпь A придеть въ соединеніе съ D, а B съ C (на фигурѣ пунктиръ). При поворотѣ еще на  $45^\circ$  устанавливается уже нѣкоторая другая комбинація, именно: противоположація цѣпи A и B соединены другъ съ другомъ, а цѣпи C и D замкнуты, каждая въ самой себѣ. Чтобы избѣжать ошибочной установки, а это можетъ легко случиться при неловкомъ движеніи руки и извѣстной поспѣшности въ работѣ, на стержнѣ находятся зубцы (p), которые допускаютъ движеніе только въ одну сторону; высота ихъ рассчитана такъ, чтобы ножки (a) вращающейся части могли подниматься надъ чашками. При нажиманіи рукой гнѣздо поворачивается на одинъ зубецъ, соскакиваетъ въ слѣдующую зарубку и раздвѣсается при этомъ щелканье указываетъ, что переключеніе окончено. Число зубцовъ зависитъ отъ способа пользованія приборомъ: если желательно имѣть только установки, изображенныя жирными линіями и пунктиромъ, то ихъ должно быть 4, если же нужны всѣ, то надо сдѣлать восемь; конечно, въ послѣднемъ случаѣ диаметръ короны, несущей зубцы, долженъ быть соответственно большимъ, чтобы наклонъ ихъ плоскости не представлялъ большого препятствія къ движенію.

Для большей устойчивости гнзда къ нему снизу прибавлена еще часть *C*, имбующая вид усеченнаго конуса, обращеннаго своимъ малымъ основаніемъ книзу.

Приборъ этотъ, въ виду его специальной функціи служить для передачи тока изъ одной цѣпи въ другую, названъ мною традаторомъ.

Традаторъ былъ включенъ въ цѣпь гальванометра и индукціоннаго аппарата такъ, какъ это изображено на фиг. 1 (стр. 92). Весьма понятно, что посредствомъ его можно было чрезвычайно быстро соединять съ гальванометромъ то одинъ, то другой конецъ извлекаемаго нерва, не измѣняя его положенія. Большинство опытовъ надъ корешками и нѣкоторые надъ нервами были произведены при помощи традатора. Нѣкоторые же, до того, пока они были сдѣланы, а также и послѣ, для проверки, были поставлены безъ традатора, причемъ раздражающій токъ проходилъ не черезъ сѣченіе, какъ обыкновенно, а черезъ двѣ точки продольной поверхности. Но при примѣненіи того и другого способовъ раздраженія я не могъ замѣтить различія.

При всѣхъ этихъ опытахъ, какъ я уже упоминалъ, необходимо было обращать особое вниманіе на длину нервовъ, чтобы избѣжать вѣдательства электрона. Поэтому на опыты шли только большія собаки, и корешки вынимались изъ нижней части поясничнаго утолщенія, гдѣ они имбутъ наибольшую длину. Этимъ путемъ удавалось получать препараты длиной до  $2\frac{1}{2}$  см. Что касается до нервовъ, *lingualis* и *hypoglossus*, то въ этомъ отношеніи они не имбули передъ корешками особыхъ преимуществъ, потому что изъ нихъ вырѣзалась только та часть, которая была одинаковой толщины, и *hypoglossus* уступалъ *lingualis*, такъ какъ онъ сильно вѣтвится. Для опыта обыкновенно оставался отрѣзокъ отъ 3 до 4 см. Разстояніе между обѣими парами электродовъ колебалось отъ 1,5 см. въ корешкахъ и 2—3 см. въ нервахъ. Весьма понятно поэтому, что у корешковъ нельзя было отрѣзывать раздражающуюся ранѣе часть, какъ это дѣлалось иногда у нервовъ. По той же причинѣ и сѣченіе ихъ всегда было механическое. Этотъ способъ сѣченія здѣсь еще болѣе пригоденъ потому, что они по своей конструкціи весьма

тверды и правильно прилегаютъ къ электроду, тогда какъ *lingualis* и *hypoglossus* оказываются совершенно мягкими и весьма трудно приладить къ электроду ихъ сръзь. По этой причинѣ для послѣднихъ обыкновенно примѣнялся способъ термическаго сѣченія.

Чтобы въ каждомъ опытѣ имѣть возможность пробврить отсутствие электрона, въ цѣпь вторичной катушки былъ поштенъ коммутаторъ, и всякое раздраженіе производилось при двухъ его положеніяхъ.

Общая обстановка гальванометрическаго изслѣдованія была уже достаточно подробно описана въ предыдущихъ главахъ и поэтому я не буду на ней останавливаться. При этихъ опытахъ для контроля употреблялась не перевязка, а перерѣзка нерва, такъ какъ при растягиваніи нерва ниткой измѣняется его толщина, а, слѣдовательно, и сопротивленіе. Измѣненіе толщины особенно рѣзко выступаетъ на такихъ толстыхъ и рыхлыхъ нервахъ, какъ *lingualis* и *hypoglossus*.

Тѣ изъ опытовъ, которые удовлетворяли всѣмъ изложеннымъ требованіямъ, представлены въ таблицахъ.

Я уже говорилъ, что нельзя было получить равенства токовъ покоя на обоихъ концахъ нерва, и поэтому не было смысла сравнивать абсолютныя величины отрицательнаго колебанія, а необходимо было выразить его процентнымъ отношеніемъ. Въ данномъ случаѣ это было вполне допустимо, такъ какъ для сравненія выбиралось только тѣ опыты, въ которыхъ не было значительнаго различія между обоими токами. Въ таблицахъ для каждаго нерва представлены обѣ величины тока покоя, и звѣздочкой обозначена та, которая получена первой.

Просматривая эти таблицы, уже изъ каждаго отдѣльнаго опыта можно видѣть, что постоянного различія въ величинѣ отрицательнаго колебанія на томъ и другомъ концѣ нерва не существуетъ. Разницы, которыя наблюдались, конечно, ничего не говорятъ, какъ по своему непостоянству, такъ и по своей незначительной величинѣ. Различіе же, которое могло зависѣть отъ односторонней функціи нервовъ, должно было быть весьма велико и, конечно, не скрылось бы въ этихъ колебаніяхъ, какъ не могли скрыться, описанныя въ

ТАБЛИЦА № 1.

а) Задние корешки.

№ оплаты.	Центральный конец:			Периферический конец:		
	Токъ покая.	Отрицательное колебание	Величина его въ %.	Токъ покая.	Отрицательное колебание	Величина его въ %.
1	0,00664 *	-0,00034	5,0	0,00718	0,00040	5,6
2	0,00676 *	0,00070	10,3	0,00630	0,00050	7,9
3	0,00584 *	0,00012	2,0	0,00644	0,00010	1,6
4	0,00662 *	0,00010	1,5	0,00650	0,00010	1,5
5	0,00784 *	0,00014	1,4	0,00648	0,00010	1,6
6	0,00714 *	0,00008	1,1	0,00754	0,00006	0,8
7	0,00538 *	0,00020	3,7	0,00502	0,00017	3,4
8	0,00684 *	0,00030	3,4	0,00762	0,00027	3,5
9	0,00452	0,00013	2,9	0,00520 *	0,00015	2,9
10	0,00456	0,00017	3,8	0,00508 *	0,00021	4,1
Средн.	0,00641	0,00023	3,5	0,00633	0,00021	3,3

б) Передние корешки.

№ оплаты.	Центральный конец:			Периферический конец:		
	Токъ покая.	Отрицательное колебание	Величина его въ %.	Токъ покая.	Отрицательное колебание	Величина его въ %.
1	0,00740 *	0,00030	4,0	0,00654	0,00030	4,6
2	0,00340 *	0,00010	2,9	0,00278	0,00008	2,9
3	0,00768 *	0,00010	1,3	0,00692	0,00009	1,4
4	0,00676 *	0,00000	8,9	0,00662	0,00054	8,2
5	0,00452 *	0,00005	1,1	0,00326	0,00004	1,2
6	0,00748 *	0,00012	1,6	0,00812	0,00008	0,9
7	0,00446 *	0,00011	2,5	0,00336	0,00009	2,3
8	0,00544 *	0,00008	1,5	0,00538	0,00010	1,7
9	0,00652 *	0,00015	2,3	0,00568	0,00011	1,9
10	0,00602 *	0,00007	1,1	0,00584 *	0,00006	1,0
Средн.	0,00597	0,00017	2,8	0,00555	0,00015	2,7

ТАБЛИЦА № 2.

Lingualis.

№ оплаты.	Центральный конец:			Периферический конец:		
	Токъ покая.	Отрицательное колебание	Величина его въ %.	Токъ покая.	Отрицательное колебание	Величина его въ %.
1	0,00268 *	0,00014	5,2	0,00226	0,00012	5,3
2	0,00192 *	0,00008	4,2	0,00214	0,00008	3,7
3	0,00228 *	0,00015	6,6	0,00278	0,00017	6,1
4	0,00176 *	0,00017	6,2	0,00192	0,00012	3,3
5	0,00232 *	0,00010	4,3	0,00194	0,00008	4,2
6	0,00185 *	0,00010	5,4	0,00225	0,00009	4,0
7	0,00302 *	0,00030	9,9	0,00358	0,00025	7,0
8	0,00129 *	0,00010	7,8	0,00155	0,00013	8,4
9	0,00192 *	0,00015	7,8	0,00114	0,00008	7,0
10	0,00204 *	0,00010	4,9	0,00258	0,00016	6,2
11	0,00236 *	0,00012	5,1	0,00226	0,00015	6,6
12	0,00176	0,00014	8,0	0,00142 *	0,00011	7,8
13	0,00300	0,00030	10,0	0,00258 *	0,00034	13,2
14	0,00244	0,00024	9,8	0,00330 *	0,00030	9,1
15	0,00315	0,00042	13,3	0,00355 *	0,00031	8,7
Средн.	0,00225	0,00017	7,5	0,00235	0,00017	7,1

ТАБЛИЦА № 3.

*Hypoglossus.*

№ опыта.	Центральный конецъ:			Периферическій конецъ:		
	Токъ покоя.	Отрицательное колебаніе	Величина его въ %.	Токъ покоя.	Отрицательное колебаніе	Величина его въ %.
1	0,00276 *	0,00016	5,8	0,00264	0,00022	8,3
2	0,00180 *	0,00018	10,0	0,00168	0,00014	8,3
3	0,00180 *	0,00018	10,0	0,00204	0,00017	8,3
4	0,00210 *	0,00020	9,5	0,00200	0,00022	11,0
5	0,00266 *	0,00021	7,9	0,00250	0,00020	8,0
6	0,00330 *	0,00020	6,0	0,00280	0,00030	10,7
7	0,00208 *	0,00020	9,6	0,00156	0,00012	7,6
8	0,00300 *	0,00015	5,0	0,00250	0,00012	4,8
9	0,00292 *	0,00016	5,5	0,00268	0,00020	7,4
10	0,00250 *	0,00008	3,2	0,00188	0,00010	5,3
11	0,00166 *	0,00015	9,0	0,00148	0,00010	6,7
12	0,00202 *	0,00014	6,9	0,00190	0,00011	5,7
13	0,00300 *	0,00015	5,0	0,00238	0,00011	4,6
14	0,00232 *	0,00010	4,3	0,00216	0,00008	3,7
15	0,00254	0,00026	10,2	0,00298 *	0,00022	7,4
Средн.	0,00243	0,00017	7,0	0,00221	0,00016	7,2

предыдущей главѣ, измѣненія отрицательнаго колебанія при частичномъ возбужденіи нерва. Среднія числа также даютъ очень близкія между собой величины, и въ трехъ таблицахъ наблюдается незначительная разница въ пользу того конца, къ которому идетъ въ нормальныхъ условияхъ возбужденіе. Эта разница въ виду колебаній въ отдѣльныхъ наблюденіяхъ и своей незначительности не имѣетъ особаго значенія, тѣмъ болѣе, что въ одной таблицѣ (1-я, 6) наблюдалось обратное и поэтому для насъ важнѣе краснорѣчивыя показанія отдѣльныхъ опытовъ. Но противъ этихъ опытовъ, въ виду особыхъ условий, при которыхъ получался матеріалъ для изслѣдованія, можно было бы ожидать нѣкоторыхъ возраженій. Можно, пожалуй, сказать, что осажденные нервы отличаются отъ нормальныхъ и что, поэтому, волна возбужденія можетъ обладать иными свойствами. Но такія возраженія были бы неосновательны, такъ какъ эти нервы при раздраженіи давали сильныя мышечныя сокращенія и, слѣдовательно, функционировали нормальнымъ образомъ.

Но все же нервы теплостровковыхъ при изслѣдованіи обнаружили нѣкоторыя особенности.

Прежде всего обращало на себя вниманіе различіе въ величинѣ электрическихъ разницъ у корешковъ и нервовъ. Какъ можно видѣть изъ таблицъ, корешки въ этомъ отношеніи превосходятъ нервы, для первыхъ среднее значеніе ея—0,006, для вторыхъ—0,002; ischiadicus и cruralis въ нѣсколькихъ опытахъ дали такія же цифры. Я заподозрилъ сначала, что причиной этого являются различныя условия отведенія, зависящія отъ различной пластичности нервовъ, такъ какъ въ первыхъ опытахъ употреблялось механическое съеніе, но такіе же результаты дало и съеніе термическое. Тогда я остановился на другомъ предположеніи: оба нерва, находясь близъ поверхности тѣла, подвергаются болѣе интенсивному охлажденію, тѣмъ корешки, заключенные въ костную трубку. Чтобы провѣрить это предположеніе, я вводилъ термометръ въ позвоночный каналъ, но показанія его убѣдили, что причина эта не можетъ имѣть непосредственнаго вліянія, такъ какъ различіе въ 1° не превышало 1°. Кромѣ того оно могло бы дѣйствовать только до вскрытія позвоночника,

но не могла имѣть значенія въ дальнѣйшемъ, такъ какъ опытъ продолжался нѣсколько часовъ и рава, широко раскрытая, вслѣдствіе реэекціи дугъ, могла быстро охладиться. Впрочемъ, въ двухъ опытахъ я видѣлъ, что величина электродвижущихъ силъ нерва и корешка была почти одинакова, но къ сожалѣнію въ то время у меня былъ не градуированный компенсаторъ, и я не могъ выразить ихъ въ абсолютныхъ числахъ, чтобы видѣть, что уклонилось отъ обычнаго отношенія, корешки или нервы.

Во всякомъ случаѣ указанное явленіе было уже отмѣчено Goetz и Horsley<sup>1)</sup>, которые нашли, что у теплокровныхъ электромоторная сила спинномозговыхъ корешковъ значительно больше, чѣмъ на периферическихъ нервахъ, а еще больше электрическія разности спинного мозга. Для нервовъ кошки электродвижущую силу они опредѣляютъ въ 0,01 Давіала, а для заднихъ корешковъ въ 0,025, т. е. въ 2<sup>1/2</sup> раза большую (для мозга 0,46). При своихъ опытахъ съ собаками я никогда не получалъ такой значительной величины, но отношеніе было почти то же (1:3).

Конечно, въ настоящее время мы не имѣемъ достаточно данныхъ, чтобы рѣшить, въ чемъ, именно, заключается причина этого явленія. Но, я думаю, естественнѣе всего искать не въ какомъ-либо особомъ различіи нервнаго вещества, а въ чисто физическихъ условіяхъ. Легко можно допустить, что въ мозгу оболочки представляютъ относительно меньшую площадь, чѣмъ въ периферическихъ нервахъ; вслѣдствіе этого и разность потенциаловъ демаркаціоннаго тока въ первомъ должна быть больше. Относительно корешковъ нельзя высказаться такъ опредѣленно, но и для нихъ это предположеніе не заключаетъ въ себѣ чего-либо невозможнаго.

Наконецъ, обращала на себя вниманіе и относительная величина отрицательнаго колебанія. Уже данъ *Fridericq*<sup>2)</sup> и подвѣе его *Grützner*<sup>3)</sup> нашли, что теплокровныхъ отрицательное колебаніе имѣетъ незначительную величину. Но за-

ключенію послѣдняго оно не превышаетъ 4%, тогда какъ на нервахъ лягушки можетъ быть доведено до 10%. Изъ приведенныхъ же таблицъ опытовъ можно видѣть, что на спинно-мозговыхъ корешкахъ оно дѣйствительно невелико и въ среднемъ не превышаетъ 3,5%, но *lingualis* и *hypoglossus* даютъ уже значительное отрицательное колебаніе—въ среднемъ до 7,5%, а въ отдѣльныхъ случаяхъ даже превышающее 10%.

Необходимо упомянуть еще о другомъ явленіи, которое могло вліять на получившіяся при опытахъ числа. Вслѣдствіе существованія осевого тока можно было ожидать, что между величинами токовъ покоя на обоихъ концахъ нерва обнаружится постоянное отношеніе, по крайній мѣрѣ, это надо ждать для спинномозговыхъ корешковъ.

Однако, изъ опытовъ нельзя сдѣлать подобнаго заключенія. Наблюденія, произведенныя мною (14), показали, что въ переднихъ корешкахъ въ 6-ти случаяхъ наблюдался восходящій токъ, въ соотвѣтствіи съ величиною тока на ихъ концахъ, въ 1-мъ направленіе его не соотвѣтствовало этимъ величинамъ и въ 1-мъ онъ былъ нисходящимъ при обычномъ отношеніи токовъ покоя. На заднихъ корешкахъ, во всѣхъ 6-ти наблюденіяхъ, онъ былъ также восходящимъ, уклонившись, потому, отъ своего обычнаго направленія, и шель внутри нерва отъ болѣе отрицательнаго конца къ менѣе отрицательному. Конечно, этими наблюденіями я не думаю опровергнуть постоянство направленія этого тока, такъ какъ уже *Mendelssohn* указывалъ на нѣрѣдкія отклоненія въ заднихъ корешкахъ, но они достаточно ясно показываютъ, что въ нашихъ опытахъ различіе электродвижущихъ силъ обоихъ концовъ нерва врядъ ли всецѣло зависѣло отъ осевого тока, а скорѣе было обусловлено или вліаніемъ преддугей тетанизации или же общимъ паденіемъ электрическихъ свойствъ нерва. Что же касается до совпаденія величины осевого тока съ разностью обоихъ электродвижущихъ силъ, то ее (приблизительно) я наблюдалъ только два раза; въ остальныхъ случаяхъ осевой токъ былъ много больше этой разности. Но это и слѣдовало ожидать, такъ какъ отводился не экваторъ нерва, а точки около сѣченія.

<sup>1)</sup> Philos. transactions. V. 182 Bd. p. 267.

<sup>2)</sup> Archiv f. Physiologie. 1880, S. 65.

<sup>3)</sup> L. c. S. 272.

Относительно величины обоих отрицательных колебаний, вследствие открытого *Mendelsohn*'омъ отрицательнаго колебания осевого тока, можно было бы сдѣлать такое же предположеніе. Но изъ таблицъ уже рѣшительно нельзя усмотрѣть никакой послѣдовательности въ этихъ колебаніяхъ. Специальные же опыты только въ одномъ случаѣ показали отрицательное колебаніе осевого тока—съ 264 до 237, которое исчезло, когда нервъ былъ убитъ. Въ остальныхъ же или ничего не получалось, или же гальванометръ обнаруживалъ сильные и неправильныя колебанія, очевидно, зависящія отъ петьель тока.

Итакъ, категория опытовъ, описанныхъ въ этой главѣ, дала тѣ же результаты, которые раньше были получены на искусственно очищенныхъ нервахъ (глава III), и двумя различными путями мы пришли къ одному и тому же выводу. Оба эти способа, взаимно подкрѣпляя другъ друга, ставятъ способность нерва къ двусторонней функціи въ всякихъ сомнѣніи. На основаніи этихъ опытовъ, конечно, нельзя рѣшить, идетъ ли возбужденіе въ обѣ стороны съ одинаковой скоростью, такъ какъ гальванометръ не пригоденъ для этого, но совершенно ясно, что нѣтъ односторонней проводимости, не существуетъ также и различнаго сопротивленія для проведенія въ ту и другую сторону, которое на обоихъ концахъ нерва должно было бы дать различную величину электрической волны. По существу своей задачи мы также ничего не можемъ сказать о томъ, что представляеть изъ себя нервное возбужденіе, есть ли оно процессъ *svi generis* или же чисто физическій въ ядерномъ проводникѣ и т. д. Но на основаніи этихъ изслѣдованій, не касаясь всѣхъ сложныхъ и мало изученныхъ сторовъ нервной дѣятельности, можно утверждать, что нервъ по отношенію къ физиологическому возбужденію является простымъ проводникомъ, по натурѣ своей совершенно безразличнымъ къ направленію этого возбужденія.

Иссл.  
16

НАУЧНАЯ БИБЛИОТЕКА  
1-го Харьк. Мед. Института

## СОДЕРЖАНІЕ.

СТР.

Введеніе . . . . .	7—23
Общее значеніе двусторонней проводимости. Значеніе ея для теорій нервнаго возбужденія (7—10). Примѣненіе къ объясненію функціи симпатической и центральной нервной системы (10—11). Значеніе для идентичности центробѣжныхъ и центростремительныхъ нервовъ (11—17). Отношеніе ея къ отрицательному колебанію осевого тока (18—23).	
Глава I. . . . .	24—41
Краткій историческій очеркъ. Изслѣдованія du Bois Reymond'a (24—25). Способы сращенія различныхъ нервовъ (25—33). Опыты надъ нервными окончаніями (33—36). Смѣшанный составъ заднихъ корешковъ и зрительнаго нерва (36—41).	
Глава II. . . . .	43—77
О физиологическомъ значеніи отрицательнаго колебанія. Опыты доказывающіе его физиологическое значеніе (43—51). Наблюденія противорѣчающія этому (51—53). Опыты Herzen'a и Radzikowsk'аго и опроверженіе ихъ (53—61). Разборъ работъ проф. Чирьева (62—76).	
Глава III. . . . .	78—97
Распространеніе отрицательнаго колебанія на искусственно очищенныхъ нервахъ. Способъ очищенія нервовъ (78—79). Операніи на собакахъ и лягушкахъ (79—83). Методика гальванометрическаго изслѣдованія (84—93). Изслѣдованіе очищенныхъ нервовъ (93—97).	

Глава IV. . . . . 98—142

Изменение отрицательного колебания при частичном возбуждении нерва.

Параллельное соединение элементов с различной электродвижущей силой (100—103). О внутреннем замыкании тока в нерв (103—112). Примѣнение къ нерву формулы, выведенной для элементов (114—119). Необходимыя физиологическія условия для постоянства электрическихъ явленій въ нервахъ (120—128). Исследования надъ сложными нервами (129—137). Скачекъ потенциала (138—139). Работа Gotch'a (140—142).

Глава V. . . . . 143—168

Рѣшеніе вопроса о двусторонней прободимости на основаніи измененій отрицательнаго колебанія.

Примѣненіе измененія отрицательнаго колебанія при частичномъ возбужденіи къ рѣшенію этого вопроса (143—146). Искусственное холодокротіе (147—154). Методика исследования (155—161). Результаты опытовъ (161—168).

## Положенія.

- 1) Периферическіе нервные элементы при искусственномъ ихъ питаніи сохраняютъ свою дѣятельность въ теченіе долгого времени.
- 2) При раздраженіи предсердія вѣрзаннаго и питаемаго Локковской жидкостью сердца можно получить тетаническое сокращеніе.
- 3) Собственная стѣнка мелкихъ сосудовъ снабжена центробежными нервами, рефлекторно вызывающими измененія кровяного давленія.
- 4) Электромоторная дѣятельность мышцъ и нервовъ представляетъ собою явленіе, сопутствующее физиологическому ихъ возбужденію.
- 5) Различія въ электродвигательной силѣ, наблюдаемая на мякотныхъ и безмякотныхъ нервахъ, могутъ быть объяснены чисто физическими условиями: внутреннимъ замыканіемъ черезъ малиновую обкладку.
- 6) Законодательство не можетъ ограничивать примѣненія вивисекціи къ научной цѣлью.

## Curriculum vitae.

Павел Юрьевич Кауфманъ, православнаго вѣроисповѣданія, сынъ зубного врача, родился въ г. Москвѣ 4-го июля 1877 г. Среднее образование получилъ во 2-й Сиб. Прогимназій и Гимназій и въ 1896 г. поступилъ на 1-й курсъ Императорской Военно-Медицинской Академіи. Со 2-го курса началъ самостоятельно заниматься физиологіей въ лабораторіи проф. И. П. Павлова. Въ 1901 г. окончилъ курсъ Академіи съ отличіемъ (cum eximia laude) и Высочайшимъ приказомъ 25-го ноября назначенъ младшимъ вратаремъ въ 178-й пѣхотный полкъ; приказомъ 15-го декабря 1901 г. перемѣщенъ на должность врача для командировокъ Главнаго Военно-Медицинскаго Управленія. Экзамены на степень доктора медицины сдать въ теченіе 1902—1903 учебнаго года. Съ 1900 года въ теченіе 3-хъ лѣтъ исполнялъ обязанности прозектора при кафедрѣ физиологіи въ Женскомъ Медицинскомъ Институтѣ.

Имѣеть слѣдующіе печатные труды:

1) „Къ вопросу о двусторонней проводимости нервного волокна“. Дневникъ XI съѣзда врачей и естествоиспытателей, № 10, стр. 487.

2) „О вліяніи искусственнаго питанія, по способу Локка, на возбудимость нервныхъ элементовъ“. Больничная газета Боткина 1902 г., № 27, стр. 1194.

3) Настоящую работу: „о двусторонней проводимости нервного волокна“ представляеть въ качествѣ диссертациі для соисканія степени доктора медицины.