

Ухтомский Алексей Алексеевич

**Физиология двигательного
аппарата**

**Москва
«Книга по Требованию»**

УДК 61(035)
ББК 51.1
А47

А47 **Алексей Алексеевич У.**
Физиология двигательного аппарата / Ухтомский Алексей Алексеевич – М.:
Книга по Требованию, 2022. – 170 с.

ISBN 978-5-519-78520-4

ISBN 978-5-519-78520-4

© Издание на русском языке, оформление
«YOYO Media», 2022

© Издание на русском языке, оцифровка,
«Книга по Требованию», 2022

Эта книга является репринтом оригинала, который мы создали специально для Вас, используя запатентованные технологии производства репринтных книг и печати по требованию.

Сначала мы отсканировали каждую страницу оригинала этой редкой книги на профессиональном оборудовании. Затем с помощью специально разработанных программ мы произвели очистку изображения от пятен, клякс, перегибов и попытались отбелить и выровнять каждую страницу книги. К сожалению, некоторые страницы нельзя вернуть в изначальное состояние, и если их было трудно читать в оригинале, то даже при цифровой реставрации их невозможно улучшить.

Разумеется, автоматизированная программная обработка репринтных книг – не самое лучшее решение для восстановления текста в его первозданном виде, однако, наша цель – вернуть читателю точную копию книги, которой может быть несколько веков.

Поэтому мы предупреждаем о возможных погрешностях восстановленного репринтного издания. В издании могут отсутствовать одна или несколько страниц текста, могут встретиться невыводимые пятна и кляксы, надписи на полях или подчеркивания в тексте, нечитаемые фрагменты текста или загибы страниц. Покупать или не покупать подобные издания – решать Вам, мы же делаем все возможное, чтобы редкие и ценные книги, еще недавно утраченные и несправедливо забытые, вновь стали доступными для всех читателей.



Серия Книжный Ренессанс

www.samizday.ru/reprint

Введение.

I-я лекция.

Именем „возбуждение“ мы условно отмечаем момент перехода от состояния покоя к деятельному состоянию, а также само деятельное состояние, пока оно снова не вернется к покою. В природе мы знаем, в сущности, только один случай полного покоя, это состояние при абсолютном нуле температуры, когда прекращается даже *Броуновское* колебание. Поэтому во всех других случаях приходится говорить не о безусловном переходе от совершенного покоя к деятельному состоянию, а о большей или меньшей степени деятельного состояния, или о начале той или иной специальной реакции. Когда химический препарат, стоявший много лет у нас на полке, будет растворен в воде и, встретившись в ней с другими веществами, вступит с ними в реакцию, мы говорим, что от состояния химического покоя он перешел к химической деятельности и возбудилась определенная химическая реакция. Но это не значит, что он перешел от совершенного покоя к деятельности, ибо ведь, стоя на полке, он подвергался действию тепла, света и других энергий, стало быть, в нем происходили известные перемещения вещества. И если мы говорим, что с известного момента в нем возбудилась деятельность и покоившаяся до сих пор потенциальная химическая энергия перешла в свободное состояние и дала подобающий химический и физический эффект, то тут совершенно условно мы отмечаем начало и течение именно специальной химической реакции.

Точно также в физиологии „возбуждение“ есть момент перехода от покоя к деятельному состоянию и само деятельное состояние; но это не надо понимать в том смысле, будто до возбуждения был какой-то абсолютный покой и абсолютная физико-химическая бездеятельность. Состояние возбуждения противоплагается в физиологии состоянию покоя относительно, как более высокая степень деятельности, или как специальная реакция определенного физико-химического субстрата, требующая определенных условий для своего начала.

Мышца в состоянии физиологического покоя продолжает ту химическую деятельность, которая свойственна ей в состоянии возбуждения: она образует из гликогена молочную кислоту, затем опять синтезирует из нее свой гликогенный запас, забирая для этого не только ту молочную кислоту, которая в ней образовалась, но и ту, которая приносится к ней кровью. По расчету *Тигерштедта* тело человека в состоянии совершенного покоя выделяет 1 большую калорию на 1 кило веса в 1 час. Значит, человек в 70 кило веса дает суточное теплообразование 1680 б. калорий. Если отсюда вычесть теплообразование сердца, печени, желез, легких и проч., то на долю скелетной мускулатуры останется не менее 1000 б. калорий. Значит, при совершенном отсутствии внешней работы и возбуждения скелетная мышца

продолжает весьма энергичную химическую деятельность. С переходом к состоянию возбуждения химический процесс и теплообразование мышцы значительно увеличивается в степени, и тогда мы получаем общее теплообразование работающего человека от 2400 до 6000 б. калорий в сутки — в зависимости от интенсивности мышечной работы. Тут между покоем и возбуждением разница в степени.

С другой стороны, как в химии говорят о температуре начала реакции, так в физиологии мышцы приходится говорить о совершенно специальных условиях, при которых мышца начинает проявлять свое специальное состояние возбуждения, соответствующее ее рабочей функции в организме.

Говоря вообще, для каждого органа возбуждение выражается в увеличении той активности, которая для него специфична. Возбуждение надпочечника выражается в увеличенном выделении в кровь гормона—адреналина. Возбуждение кишечника—в увеличении секреции и перистальтики. Так возбуждение мышцы выражается в выработке специально *механической энергии* движения и эластического сопротивления деформации.

Возбуждение всякого органа, помимо той главной для него деятельности, ради которой он специализировался, может сопровождаться еще тепловыми, электрическими и др. эффектами. По отношению к специальной деятельности органа эти эффекты будут иметь значение сопровождающих или побочных признаков возбуждения.

Мы увидим в дальнейшем, что электрические эффекты, сопровождающие возбуждение мышцы, представляют чрезвычайный интерес для физиолога. Ими занимались в течение многих десятилетий и продолжают заниматься с неослабевающим вниманием, как весьма деликатными показателями функционального состояния тканей. С течением времени для многих исследователей, и притом весьма авторитетных, эти электрические признаки возбуждения превратились в самое возбуждение. Физиологическое возбуждение стали отождествлять с возбуждением электрических токов в ткани. Повторилось то, что делали в свое время Гаузен (1743) и де-Соваж (1744), отождествлявшие проведение возбуждения с проведением электрического тока по ткани. Рассуждая последовательно, мы придем тогда непременно к выводу, что лишь электрическая деятельность мышцы, т.-е. выработка ею электрических токов, соответствует ее физиологической деятельности, механический же эффект сокращения будет уже не физиологической деятельностью. Возбудимость (*Erregbarkeit*) мышцы резко отделяется от ее сократительной деятельности (*Kontraktilität*). А так как возбудимость мышцы служит показателем ее жизни, то некоторые авторы последовательно приходят к тому, что „жизненный“, собственно физиологический, процесс в мышце связан исключительно с электрической ее деятельностью, механический же эффект сокращения есть уже „мертвый“ процесс, не связанный с наличием „живого“ вещества.

Я, со своей стороны, полагаю, что для физиолога нет принципиальной разницы между „живым“ и „мертвым“ веществом, как нет этой разницы для физика и химика. С точки зрения метода физика и химика—или все живо, или все мертво. Электрическая энергия и механическая энергия вырабатываются в организме по тем же самым принципам, что в так называемой мертвой природе. И если приурочивание акта возбуждения исключительно к электрическому эффекту в мышце приводит к полу-виталистическому отмежеванию „живого вещества“,

или „возбуждающего вещества“, от „мертвого вещества“, то это знак, что приурочивание это с самого начала неправильно. Для непредубежденного человека в высшей степени странно отделение механической функции мышцы от ее физиологической деятельности в то время, как ее физиологическая роль именно в выработке механической энергии.

Поэтому в словах „возбуждение мышцы“ мы будем видеть описательный термин для совокупности тех физических и химических эффектов, в которых выражается деятельное состояние этого органа; на первом же плане практически надо поставить выработку именно механической энергии.

Ламарк (1809) дал путь к пониманию того, как сама работа органа может влиять на его строение, из принципа: „употребление органа вызывает его увеличение, бездеятельность же ведет к его уменьшению“. Впоследствии известный биолог Вильгельм Ру развил эту мысль в том смысле, что работа сообщает ткани „трофическое раздражение“, усиливает в местах наибольшей работы ее ассимиляционный процесс, так что он здесь начинает преобладать над диссимиляцией, и тогда понятно, что по траекториям наибольшей деятельности перестраивается орган, как „функциональная структура“. Кратко эту теорию можно высказать так: работа строит орган. Известные

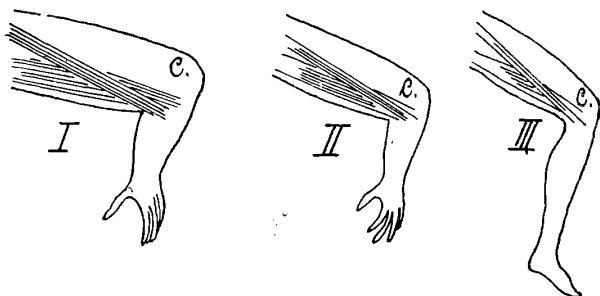


Рис. 1.

исследования Кульмана над строением губчатого вещества кости служили наглядным подтверждением. Что касается мышцы, легко заметить, что при одной и той же длине ее тела количество сухожильного вещества тем больше, а количество деятельных мышечных волокон тем меньше, чем меньше величины сокращений, которые приходится развивать мускулу в физиологических условиях. В этом отношении очень характерны структурные изменения в сгибателях колена у хвостатых обезьян (I), бесхвостых обезьян (II) и у человека (III). В зависимости от того, что дистальное сухожилие прикрепляется все ближе к центру вращения колена, экскурсии сокращения мышц при сгибании становятся все меньше, а деятельная мышечная масса мускула прорастает сухожилием все больше. У четвероногих сгибатель колена *biceps femoris* прикреплен почти по всей длине *tibiae* и почти совершенно лишен сухожилий.

Musc. pectoralis major характерным образом перестраивается у птиц. У орла и фрегата при их огромных крыльях мышца может давать во время полета очень небольшие амплитуды сокращений при большой силе: у этих животных *pectoralis* содержит короткую, но

очень толстую массу мышечных волокон. Напротив, у пингвина или чистика при их малых крыльях полет сопровождается частыми маханиями с большими амплитудами плечевой кости: и *pectoralis* здесь длинен и тонок.

У *pectoralis* есть и еще замечательная черта, на которую анатомы давно обращали внимание: волокна его, направляясь от *clavicula* и *sternum* к *humerus*, перекрещиваются. Легко видеть на рисунке, что если бы они не перекрещивались (рис. а), то при угловых перемещениях *humeri* растяжения и активные сокращения крайних волокон были бы очень неравномерны. Напротив, при перекрещивании волокон их пассивное растяжение и активное сокращение выравниваются. При более или менее одинаких условиях питания сохранились и развивались лишь равномерно работающие волокна. Здесь мы видим наметки на то, что чрезмерная работа, при прочих равных условиях, так же неблагоприятна, как и бездеятельность. Положение *Ламарка*, *В. Ру* и *Ле-Дантена* должно быть дополнено оговоркой: не всякая работа, но оптимальная работа (по условиям питания) строит орган. Мы потом увидим, каковы условия для такой оптимальной работы. Известно, что

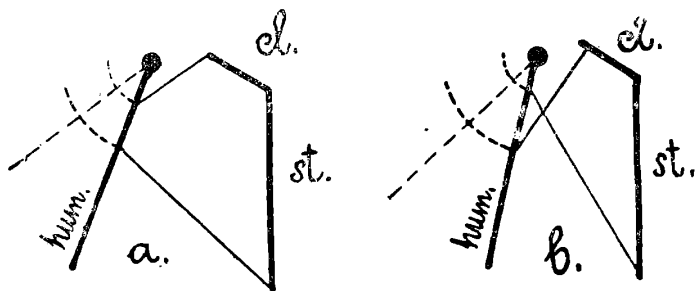


Рис. 2.

у кузнеца руки особенно мощны; но известно также, что его правая, наиболее работающая рука от долговременной и негигиеничной работы становится слабее левой.

Положение, что работа строит орган, напоминает нам, что физиологическая функция и морфогенез стоят в непрерывной зависимости между собою. Быстро протекающий „поступок“ или рефлекс непрерывными переходами связан с медленно протекающими растительными тропизмами, а тропизмы растений суть очень ускоренные во времени процессы формообразования. Это обобщение, намеченное *Льбом*, полезно в качестве проверки себя, насколько единообразно выдерживаем мы метод при подходе к биологическим явлениям в разных масштабах времени.

Мышечная ткань дает пример чрезвычайно высокой дифференцировки в направлении ее наибольшей работы. В соединительно-тканном футляре, скрепленном внутри соединительно-тканными прослойками (наружный и внутренний перимизий), расположены „мышечные пучки“, т.-е. самые клетки мышечной ткани, представляющие из себя тела, чрезвычайно вытянутые в длину, в том направлении, в котором они производят рабочее сокращение. Если мы сравним индифферентную эмбриональную клетку со взрослой мышечной клеткой, нельзя будет не признать, что функциональное приспособление сказывается

Здесь чрезвычайно. Достаточно сказать, что поперечно-полосатая мышечная клетка при микроскопических размерах в толщину (0,04—0,2 мм) может достигать вполне макроскопических размеров в длину (до 10—12 см). Размеры гладких мышечных клеток меньше: 0,004—0,01 мм толщиной и 0,01—0,1 мм в длину. Для сравнения напомним, что размер тела типической нервной клетки около 0,004 мм. Как исключения, существуют „гигантские нервные клетки“ в коре головного мозга, тела которых достигают 0,106 мм (у человека) и 0,133 мм (у льва).

Вдоль по длине мышечной клетки в ее протоплазме (саркоплазме) имеются дополнительные продукты дифференцировки—*миофибриллы*. До сих пор не решен вопрос, принадлежит ли саркоплазме способность самостоятельного возбуждения и сокращения, или сократительная деятельность целиком ложится на миофибриллы. Последние бросаются в глаза своей своеобразной архитектурой в поперечно-полосатой мышце. Это именно они сообщают ей ее поперечную полосатость. По всей длине миофибрилла представляет из себя последовательный ряд цилиндров, состоящих попеременно из анизотропного и изотропного вещества. Анизотропная физическая среда это такая, в которой в разных направлениях пространства физические свойства неоднородны, и есть такие направления, в которых она оказывает наибольшую упругость, наибольшее сопротивление разрыву, наибольшую твердость, теплопроводность и электропроводность. Старая физика считала анизотропность среды доступною лишь твердым телам и видела в ней принадлежность твердых кристаллических сред как следствие постоянства в распределении частиц вещества в пространстве. Потом было установлено, что в самом твердом веществе направления анизотропности могут наступать вновь: так, напр., стекло в сильном электрическом поле становится анизотропным и дает двойное лучепреломление (*Керр*, 1875). Тот же *Керр* открыл затем, что многие жидкости делаются двоякопреломляющими в электрическом поле (1880). *Коттон* и *Муттон* показали, что органические жидкости делаются двоякопреломляющими в магнитном поле (1910). Теперь установлено, что даже газы, как CO_2 , NH_3 , HCN , CH_3Cl , CH_3Br , $\text{C}_2\text{H}_5\text{Cl}$ и др., становятся двоякопреломляющими в электрическом поле.

Анизотропность мышцы *одноосная*, при чем направление оси совпадает с длиною волокна. Скорость распространения света наибольшая по главной оси.

Изотропное вещество можно отделить от анизотропного вещества мышцы, благодаря тому, что последнее труднее растворяется. Изотропное вещество растворимо в 0,1% HCl , в желудочном соке, во всех растворителях белка, в слабых щелочах, наконец, при простом замораживании и оттаивании. Тогда остаются так наз. „*Баумановы диски*“, состоящие из анизотропного вещества.

Специфическими раздражителями мышцы служат слабые кислоты, желчь, соли тяжелых металлов *Fe*, *Mn*, *Ag*, *Pb*. Напротив, слабые щелочи мышцу не раздражают, но легко раздражают нерв, а уже через него действуют на мышцу. Вот этим обстоятельством очень остроумно воспользовался *Ролетт* для того, чтобы сравнить возбужденные и покоящиеся части поперечно-полосатой мышцы, — какие перемены происходят в анизотропном веществе с переходом от покоя к возбуждению. Дело было рассчитано так: брался несильный гистологический фиксатор мышцы, убивающий ее не слишком быстро, и к нему прибавлялась в известной концентрации щелочь; нервно-мышеч-

ный препарат целиком погружался в эту жидкость; щелочь раздражала нерв, который успевал сообщить свое возбуждение ближайшим частям мышцы, но возбуждение по мышце не успевало распространиться, как вступало в силу действие фиксатора. Таким образом, на одном и том же препарате можно иметь возбужденные части мышцы и покоящиеся и сравнить их непосредственно. Впрочем, и при таком непосредственном сравнении гистологическая картина не дала несомненного ответа о значении отдельных дисков миофибриллы для ее деятельности. Возникло много толкований. Отчетливую, очень интересную, но не бесспорную гисто-физиологическую теорию дал Ранвье. В совершенном равновесии миофибрилла представлена посредине на схеме *a*. Если ее растягивать, не раздражая с нерва, то форма анизотропных дисков не изменяется, наблюдается же эластическое растяжение белых изотропных дисков (схема *b*). Если к такой сильно растянутой мышце еще прибавить возбуждение с нерва, получается сокращение анизотропных дисков, а изотропные при этом растягиваются еще более и, стало быть, увеличивают свое эластическое напряжение (схема *c*). Теперь дадим мышце вполне успокоиться, т.-е. вернемся к схеме *a*. Укрепив концы мышцы так, чтобы она общего сокращения дать

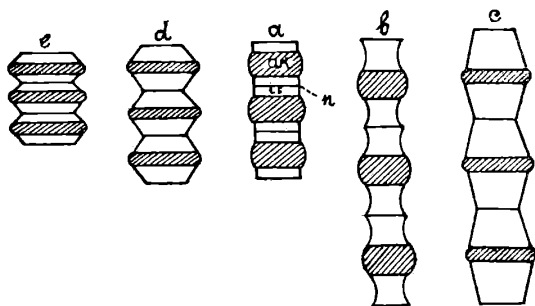


Рис. 3.

не могла, нанесем ей раздражение. При прежней длине миофибрилла произведет сокращение анизотропных дисков, а это вызовет эластическое напряжение в изотропных (схема *d*). Наконец, если мы отпустим нижний конец мышцы и дадим ей сокращаться, миофибрилла, при прежнем сокращении возбужденных анизотропных дисков, даст укорочение вследствие предыдущего эластического напряжения изотропных дисков (схема *e*). Как видим, при всех изменениях остаются совершенно индифферентными средние темные слои в изотропном веществе. Ранвье назвал их „нейтральными дисками“.

Как мы потом увидим, схема *e*, в которой мышца при возбуждении сокращается свободно, соответствует так назыв. *изотоническому режиму мышечной работы*. Другой крайний случай *c*, при котором мышца сильно растянута и ей приходится возбуждаться без возможности сокращения, а все возбуждение идет на развитие сильной эластической тяги на концы, соответствует так назыв. *изометрическому режиму мышечной работы*, в данном случае при чрезвычайной нагрузке (этот случай будет для мышцы наиболее трудным и будет сопровождаться наибольшим теплообразованием и тратой ее вещества). Случай *d* соответствует, очевидно, тоже изометрическому режиму, но при такой нагрузке, которая только что уравнивает подъемную силу мышцы при ее естественной длине покоя. Случай этот несравненно менее изнурительный для мышцы, чем *c*, но он сопряжен все-таки с большим теплообразованием и тратой вещества, чем случай *e*,

где возбуждение мышцы получает выражение в виде измеримой *механической работы*.

Я привел схемы *Ранвье* потому, что они сразу очень поучительно подчеркивают две стороны мышечной деятельности: во-первых, деятельность по выработке механического рабочего эффекта (механической энергии движения) и, во-вторых, деятельность по поддержанию тяжести на постоянной высоте (механической энергии напряжения). Соответственно, кроме нейтральных дисков *n*, *Ранвье* различает диски „сократительные“ (анизотропные) и диски „эластические“ (изотропные).

Что касается физико-химического процесса, производящего сокращения анизотропных дисков, то тут имеются две основные точки зрения: возможно, что анизотропное вещество набухает, принимая в себя воду в присутствии кислоты (*Энгельман*). В пользу этого можно указать, что анизотропные коллоиды при набухании сокращаются в направлении главной оси. Но возможно понимать дело и так, что с появлением новых молекул от распада вещества увеличивается поверхностное натяжение анизотропных дисков (*Д'Арсонваль*).

Поперечно-полосатая мускулатура является в животном царстве продуктом высокого развития. У моллюсков вся мускулатура гладкая. Она появляется среди червей, напр., у коловраток. У членистоногих все мышцы поперечно-полосатые. В царстве позвоночных скелетная мускулатура исключительно поперечно-полосатая, полостная—по преимуществу гладкая. Старинное разделение, будто мускулатура, иннервирующаяся церебро-спинально, поперечно-полосатая, и иннервирующаяся симпатической системой—гладкая, более не приемлемо с тех пор, как доказано, что, с одной стороны, мышцы, иннервируемые с *sympatricus* (напр., цилиарная мышца орла), могут быть поперечно-полосатыми; с другой—что скелетная мускулатура обслуживается с *sympatricus*.

Сравнительно-анатомически одна и та же мышца заменяет в себе гладко-мышечное вещество поперечно-полосатым в зависимости от характера своей функции: когда сокращения развиваются во времени очень быстро и быстро прекращаются, это выполнимо лишь поперечно-полосатым веществом, ибо оно обладает значительно большей функциональной подвижностью, чем гладкое мышечное вещество.

Глава I.

Учение о тетанусе.

II-я лекция.

Возбуждения мышц, которые мы наблюдаем на себе самих, выражаются в более или менее продолжительных сокращениях или напряжениях, так что каждый отдельный приступ сокращения или напряжения представляется в виде непрерывного, сплошного процесса, длящегося секундами, минутами или даже часами. Если при быстром писании отдельные сокращения сгибателей и разгибателей пальцев длются, каждое в отдельности, около 0,2—0,3 секунды, то в то же время поддержка головы, склоненной над бумагой, в равновесии по отношению к силе тяжести производится непрерывным напряжением мышц шеи и спины в течение многих минут, а стойка часового на посту сопряжена с почти непрерывным напряжением мускулатуры шеи, туловища и ног в течение часов. *Вольт* в 1792 г. впервые уловил, что сплошной и длительный процесс сокращения мышцы может быть результатом суммирования отдельных кратких сокращений. Если на нерв действует очень краткий электрический ток, то мышца дает быстрое сокращение, которое скоро прекращается. Но если краткие электрические токи следуют скоро один за другим, отдельные быстрые сокращения начинают сливаться в непрерывный приступ сокращения.

Ближайшим образом исследовать это явление стало возможным тогда, когда *Фарадей* открыл индукционные токи (1831), действие которых на нерв может быть сделано очень кратким и мало изменяющим его первоначальные физиологические свойства, так что ряд действующих друг за другом кратких раздражений дает ряд однородных физиологических эффектов. *Маттеуччи* в 1838 г. исследовал явление *Вольты*, подтвердил его и назвал суммированный эффект от слияния отдельных сокращений мышц *тетанусом*, а те частые ритмические раздражения, которые вызывают слитный или суммированный процесс сокращения, — „тетанизирующими“.

Методика электрического раздражения нерва и мышцы разработана с особенной тщательностью *Дю Буа Реймоном*. Индукционный прибор *Дю Буа Реймона* позволяет очень удобно изменять силу раздражающих индукционных токов в зависимости от расстояния вторичной катушки от первичной. Тут легко уловить момент, когда постепенно усиливающиеся индукционные токи впервые оказываются способными вызвать заметный физиологический эффект. Этот момент мы назовем „порогом“. Физические влияния, слишком слабые для того, чтобы вызвать заметный физиологический эффект, лежат „ниже порога“ возбудимости нервно-мышечного прибора. Раздражители более сильные, чем пороговый, мы будем называть лежащими „выше порога“ возбудимо-

сти того же физиологического прибора. Когда раздражители возрастают выше порога, то надо ожидать, что физиологические эффекты будут возрастать. Первая зависимость между двумя величинами, которая приходит нам на ум, это прямая пропорциональность: чем больше одно, тем больше другое. В действительности оказывается, что одиночные вздрагивания мышцы, получающиеся в ответ на отдельные индукционные токи, становятся в самом деле увеличивающимися по мере усиления индукционных токов, но только до известного предела. По достижении этого предела мышца дает вздрагивания некоторой максимальной величины, которые уже не увеличиваются, как бы ни усиливать дальнейшие раздражения. Тот момент на шкале индуктория, при котором постепенно возрастающий физиологический раздражитель впервые дает максимальный ответ на мышце, мы называем условно „моментом максимальных раздражений“. На самом деле он соответствует слабейшим силам раздражения, способным вызвать максимальный ответ со стороны мышцы. На рисунке в виде ординат отложены величины отдельных вздрагиваний мышцы соответственно различным силам мгновенных раздражений отдельными индукционными ударами. Момент a отвечает порогу, а момент b началу максимальных эффектов (рис. 4).

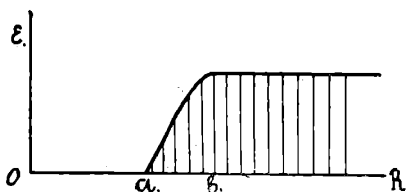


Рис. 4.

Как происходит слияние отдельных сокращений в тетанус и чем оно определяется? Молодой Гельмгольц дал этому первые разъяснения

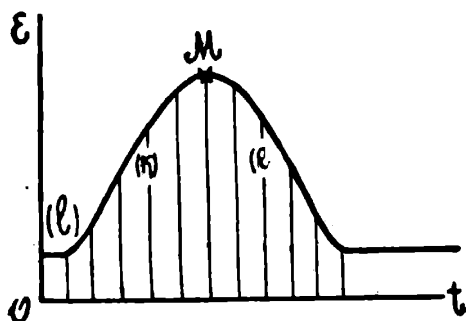


Рис. 5.

при помощи миографического метода. В 1852 г. он исследовал протекание во времени максимального отдельного сокращения мышцы, получающегося в ответ на отдельный индукционный удар (рис. 5). Оказалось, что сокращение возникает не в тот же момент, как на мышцу подействует индукционный удар, но по истечении некоторого, очень короткого, интервала времени, в который мышца как бы собирается с силами, чтобы дать ответ. Гельмгольц

назвал этот интервал „периодом скрытого возбуждения“ (I). Он длится на лягушечьей мышце 0,01". За истечением скрытого периода начинается фаза (k) собственно сокращения, длящаяся на лягушечьей мышце 0,05". После перехода через некоторую критическую точку (M) начинается фаза расслабления мышцы (e). У совершенно свежего препарата и эта фаза длится 0,05". Таким образом, все время сокращения, тельного возбуждения мышцы в свежем ее состоянии длится 0,1" — а целый период возбуждения в совокупности 0,11". По мере изменения первоначальных свойств препарата, напр., вследствие начинающегося утомления, происходит затягивание сократительного возбуждения

мышцы во времени, преимущественно от удлинения фазы расслабления. Можно было бы выразиться так, что чем более утомлена мышца, тем дольше она не может успокоиться после однажды начавшегося возбуждения. Рядом с удлинением фазы расслабления наблюдается уменьшение амплитуды сокращения.

Если последовательные индукционные удары следуют с такими интервалами, что мышца каждый раз успевает закончить свое сокращение, то мы получаем, при прочих равных условиях, ряды правильно повторяющихся отдельных сокращений. Но если интервал между раздражениями меньше, чем длительность полного периода отдельного сокращения, то к мышце пред'является требование начать новое сокращение прежде, чем она успокоилась от предыдущего.

В 1854 г. Гельмгольц развил теорию тетануса, как результата *суперпозиции* (накладывания) каждого последующего отдельного сокра-

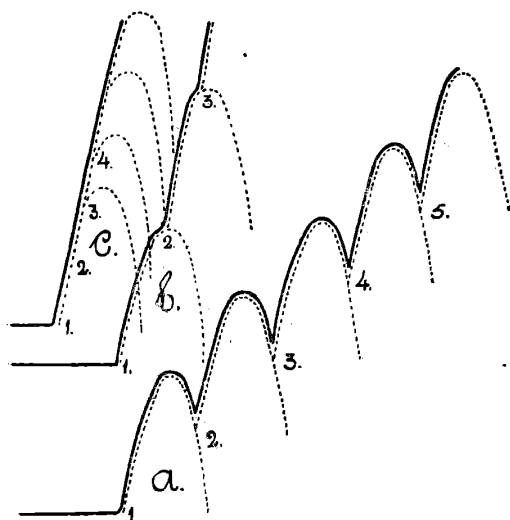


Рис. 6.

раздражающий удар, и общий контур этих двух, последовательно накладывающихся кривых дает нам ход фактического суммированного сокращения. Понятно, что мы можем здесь иметь все переходы отряда отдельных сокращений к зубчатому (а) тетанусу, уступчатому (b) тетанусу и, наконец, к сплошному, неколебательному тетанусу (с).

В общем, при одной и той же продолжительности полного периода одиночного сокращения, суперпозиция и тетанус будут наступать тем скорее, чем чаще раздражение.

А при одной и той же частоте раздражения суперпозиция и тетанус будут наступать тем скорее, чем продолжительнее полный период одиночного сокращения.

Зная продолжительность одиночного сокращения в мышцах различных органов одного и того же животного, или в мышцах различных животных, можно знать заранее, при какой частоте импульсов

сокращения на свое предыдущее в зависимости от того, насколько интервал между раздражениями меньше полного периода одиночного сокращения. Основная мысль этой теории может быть выражена так: мышца, находясь в той или иной степени сократительного возбуждения, развивает ответ на одиночный индукционный удар совершенно так же, как если бы она была в полном покое. Зная форму отдельного сокращения и считая, что она остается постоянною и при тетанусе, мы переносим ее начало на то место кривой предыдущего отдельного сокращения, где мышца начинает свой ответ на новый