

Г. Гельмгольц

**Скорость распространения нервного
возбуждения**

Серия «Классики естествознания»

**Москва
«Книга по Требованию»**

УДК 57
ББК 28
Г11

Г11 **Г. Гельмгольц**
Скорость распространения нервного возбуждения: Серия «Классики естествознания» / Г. Гельмгольц – М.: Книга по Требованию, 2023. – 97 с.

ISBN 978-5-458-50436-2

Классические работы Гельмгольца по определению скорости нервного процесса принадлежат к наиболее замечательным произведениям человеческого гения. Здесь поражает всякого не только изумительный по простоте и ясности замысел опыта, но и масса тонких деталей, которые одни только могли бы составить крупное имя автору. Еще более поражает специалиста, знающего историю вопроса, та смелость, с которой Гельмгольц подходит к разрешению, по-видимому, неразрешимого вопроса. Подробное описание его работы вы найдете в настоящем томе из серии «Классики естествознания».

ISBN 978-5-458-50436-2

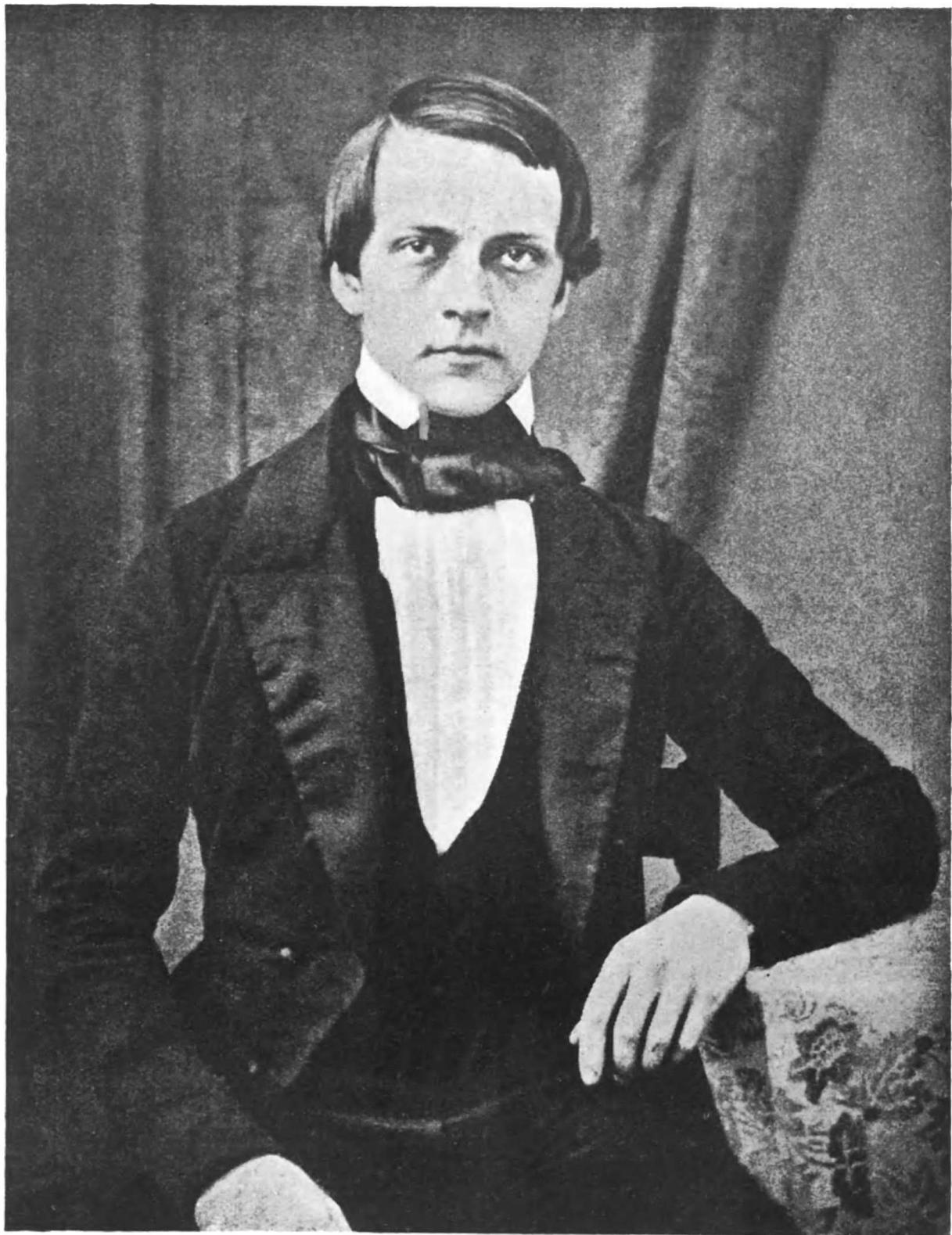
© Издание на русском языке, оформление
«YOYO Media», 2023
© Издание на русском языке, оцифровка,
«Книга по Требованию», 2023

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 оригиналe, 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.



Mr. Nebuchadnezzar

СКОРОСТЬ РАСПРОСТРАНЕНИЯ НЕРВНОГО ВОЗБУЖДЕНИЯ.

Из Joh. Müller's Archiv für Anatomie und Physiologie. Jahrg. 1850. (Стр. 276—364). Доложено в Физическом Обществе в Берлине 19 июля 1850 г.

Измерения над ходом сокращения животных мышц и скоростью распространения возбуждения в нервах.

Первая половина настоящего исследования составляет часть предпринятой мною работы по широко задуманному плану. Э. д. Вебер установил законы, по которым ведут себя мышцы в покоящемся и длительно возбужденном состоянии; тем самым были заложены основы познания механики их действия. Однако один из основных вопросов всей проблемы, именно вопрос о механической работе, выполняемой мышцей, не может быть разрешен одними исследованиями над длительным возбуждением последней. Мыщца, возбуждаемая равномерно в течение некоторого времени, находится в состоянии крайнего напряжения, в результате которого наступает утомление; однако работы в смысле механики при этом не происходит: этим обусловливается лишь то, что точки тела пребывают в покое, достигнув некоторого нового состояния равновесия. Для того, чтобы произвести работу, вызвать движения тела или изменения во внешней среде, мыщца должна сама изменяться между состояниями покоя и возбуждения. При этом величина работы будет сильно зависеть от скорости этого изменения. Исходя из такой точки зрения, я предпринял изучение процессов при простом сокращении мышцы; под таковым я разумею то укорочение ее, которое наступает в результате раздражения бесконечно малой длительности. Как выясняется из изучения электрических явлений¹⁾, каждое внешне длительное укорочение мышцы, повидимому, не является таким в действительности, а есть результат быстрой смены противоположно направленных молекулярных состояний. Таким образом, мы должны себе представлять длительное

¹⁾ См. E. du Bois Reymond. Untersuchungen über thierische Elektrizität. Bd. II, Abschnitt 3, Kap. IV. § 4.

укорочение, как ряд простых сокращений, следующих друг за другом настолько быстро, что каждое предыдущее не успевает заметно ослабнуть к моменту наступления последующего. При таком положении вещей простое сокращение является элементарным процессом, из которого слагаются все другие, и изучение его поэтому обещает нам возможность наиболее легкого подхода к разбираемым здесь проблемам.

Мое исследование механических соотношений при простом сокращении пока разрешает лишь часть поставленных вопросов; я бы дождался окончательного их разрешения, прежде чем опубликовывать настоящую работу, если бы заключающиеся в ней факты не прокладывали путей к разрешению вопроса, которому посвящена вторая половина этой статьи: вопроса о скорости распространения возбуждения по нерву. Но результаты последней части не могут быть изложены независимо от того, что мне удалось показать на процессах сокращения; с другой стороны и очень большой самостоятельный интерес, который представляют исследования мышечных сокращений оправдывает опубликование их, даже и в не совсем законченном виде; это и заставило меня пойти по упомянутому пути. Краткое описание метода и результатов исследования над скоростью распространения возбуждения по нерву было уже дано в февральской тетради Ежемесячника Берлинской Академии Наук за 1850 г. и в *Comptes rendus de l'Acad. d. sc. T. XXX, p. 204.*

§ 1.

Предварительный метод и его результаты.

По исследованию Эд. Вебера, механические свойства мышцы¹ схожи со свойствами эластического шнуря с переменной упругостью; как и у этого последнего, тяга, производимая мышцей на точки ее прикрепления, ее напряжение, зависит от длины. Когда мышца находится в состоянии возбуждения, напряжение при равной длине становится иным, оно возрастает; в связи с этим длина, соответствующая той же степени напряжения, уменьшается. Моеей непосредственной задачей является установить промежутки времени, в течение которых эти изменения, наступающие под влиянием раздражения бесконечно малой длительности, возникают и вновь исчезают. Эд. Вебер назвал состояние возбужденной мышцы „деятельным“. Так как деятельность мышцы в этом состоянии не

ограничивается одними механическими явлениями, а к ним присоединяются еще электрические, термические и химические, и так как, с другой стороны, мы не знаем заранее, происходят ли изменения всех этих явлений в каждом отдельном случае одновременно, то мы условимся для настоящей статьи называть энергией мышцы лишь механическое проявление ее деятельности. В этом случае можно так формулировать вопрос, подлежащий непосредственному разрешению:

В какие промежутки времени и периоды происходит нарастание и убывание мускульной энергии под действием мгновенного раздражения?

Длительность сокращения животной мышцы, если отрешиться от остающегося слабого последействия, составляет небольшую долю секунды. Наши органы чувств не приспособлены к непосредственному восприятию отдельных моментов в пределах столь малой длительности; поэтому мы должны прибегнуть к искусственным методам их наблюдения и измерения. На двух из них здесь следует остановиться. При применении одного, процессы, длительность которых должна быть определена, заносятся, при помощи специально приспособленного механизма, на равномерно движущуюся поверхность. Таким образом, промежутки времени запечатлеваются в виде пропорциональных им долей пространства и могут быть измерены при помощи последних. Этот способ был уже использован Людвигом для физиологических целей, при сопоставлении колебаний кровяного давления в артериях и воздушного давления в грудной полости. Второй, существенно от него отличный, метод измерения промежутков времени был предложен Пулье¹⁾ (Pouillet). Здесь длительность определяется при помощи действия, совершающего за это время силой, интенсивность которой известна. Пулье заставляет гальванический ток, начало и конец которого точно соответствуют началу и концу измеряемого промежутка времени, действовать на покоящийся магнит; в этом случае величина углов колебаний, совершаемых магнитом, пропорциональна измеряемому промежутку времени.

В своих исследованиях я прибегнул вначале к первому методу. Перед тем как сконструировать специальный прибор, могущий служить для точных измерений, я воспользовался обычным, который помог бы мне предварительно ориентироваться в ходе простого со-

¹⁾ Comptes rendus. T. XIX. p. 1384. Poggend. Ann. d. Physik. Bd. LXIV p. 452.

кращения. Совершенно подобно тому, как поступал Людвиг при измерении высот кровяного давления, я записывал высоты, которых достигал подвешенный к мышце груз в последовательные моменты сокращения. Из опытов выяснилась непригодность этого метода для исчерпывающего разрешения интересующего меня вопроса, из-за неустранимого трения в отдельных частях прибора. Метод, однако, сослужил службу в том отношении, что при этом выяснились, в ходе сокращения, некоторые новые факты, знание которых позволило применить второй метод для измерения длительности описываемых здесь взаимоотношений. Описание последнего, более совершенного, способа без знания упомянутых фактов представило бы, вероятно, большие трудности; так как, с другой стороны, первый метод позволяет дать краткий и основанный на простых заключениях обзор хода сокращения, то я считаю уместным привести здесь краткую сводку достигнутых при этом результатов, хотя они не претендуют на такую точность, как результаты второго метода.

К вырезанной икроножной мышце лягушки подвешивался груз при посредстве нескольких твердых звеньев. В число последних был включен хорошо отполированный прямой стальной стерженек, проходивший сквозь два отверстия, расположенные вертикально друг над другом в двух металлических пластинках; таким образом без значительного трения устраивались боковые движения стержня. К стержню, перпендикулярно ему, было прикреплено твердое стальное перо, которое чертило по горизонтально движущейся слегка закопченой стеклянной пластинке или по поверхности вращающегося цилиндра. Движение производилось падающим грузом и, по всей вероятности, было не строго равномерным, а слегка ускоренным; во всяком случае это ускорение, в пределах рассматриваемых промежутков времени в $1/10$ — $1/3$ секунды, было настолько незначительно, что не могло извращать характера записей. Таким образом сокращавшаяся мышца вычерчивала кривые, горизонтальные абсциссы которых были пропорциональны времени, а вертикальные ординаты равнялись высотам подъема груза. Эти кривые в общем были подобны изображенной на табл. I рис. 3; последняя скопирована при помощи микроскопа с записи, произведенной на закопченой стеклянной пластинке. АВ представляет горизонтальную линию, вычерченную мышцей, находившейся в покое. На ней, как и на кривой, вертикальными штрихами отмечены равные отрезки абсцисс, соответствующие промежуткам времени в 0,03—0,04 секунды; вертикальные подъемы увеличены в $6^{2/3}$ раз. Мыщца

возбуждалась пропускаемым через нее одиночным размыкательным ударом электромотора Нэфа, описанного мною в „Архиве“ за 1845 г. (стр. 154); удары ослаблялись, как и тогда, путем введения большого сопротивления в цепь индуцирующего тока. Прибор этот во время колебаний якоря мог давать в секунду до 300 таких размыкательных ударов и столько же, направленных противоположно, замыкательных. Принимая во внимание значительно большую длительность последних, следует признать время каждого отдельного размыкательного удара значительно меньшим $1/600$ доли секунды. Поэтому я считаю возбуждающий ток мгновенным по сравнению с промежутками времени, рассматриваемыми при сокращении мышцы.

Кривая дает высоты, до которых поднимался груз в различные моменты, отложенные по абсциссе. Эти высоты не совпадают с теми, на которых имеет место равновесие между тяжестью груза и мускульным напряжением в каждый данный момент. Мы будем называть последние „высотами равновесия“. Инерция препятствует грузу немедленно принять состояние равновесия под влиянием действующих на него сил; следовательно, по необходимости, кривая высот подъема должна более или менее отличаться от кривой высот равновесия. Сразу бросается в глаза, что начальный отрезок вычерченной кривой состоит из колебаний вокруг некоторого изменяющегося состояния равновесия. Совершенно подобные волнообразные линии записывал бы груз, подвешенный к эластичному шнуре с большим упругим последействием и приведенный в состояние вертикальных колебаний. Но и начальный отрезок кривой состоит из чередующихся впадин и горбов, которые, правда, не обнаруживают такой правильной волнистости, как первые. Каждое вогнутое место выявляется в восходящей части в виде ускоренного подъема, в нисходящей—в виде замедленного спуска. Наличие обоих видов движения могло быть вызвано лишь тем, что результирующая действующих сил была в это время направлена вверх. Наоборот, каждая выпуклость обнаруживает на подъеме замедление, на спуске—ускорение, что заставляет предполагать существование в этом месте силы, направленной вниз. Следовательно, в вогнутых местах напряжение мышцы было большим, а в выпуклых меньшим, чем тяжесть груза; поэтому в первом случае кривая высот равновесия должна лежать выше, а во втором ниже, чем записанная кривая. В тех точках, где впадины переходят в горбы, обе кривые должны пересекаться, и высоты подъема должны совпадать с высотами равновесия. Этим путем мы можем для ряда

моментов определить высоты равновесия; они обозначены на чертеже вертикальными пунктирными линиями при a , b , c , и т. д. И эти высоты вначале нарастают, затем постепенно спадают. Отсюда мы устанавливаем неизвестный доселе факт, что и в животных мускулах, подобно органическим, где это имеет место лишь в гораздо больших временных пределах, мышечная энергия не развивается полностью в момент мгновенного раздражения, но, по большей части уже после его прекращения, постепенно нарастает, достигает максимума и снова исчезает. До сих пор мы пренебрегали влиянием трения на форму записанной кривой. Таковое имеет место частью внутри мускульного вещества, частью между частями прибора. Трение влияет всегда в смысле замедления прямолинейного движени¤я, следовательно так, как вела бы себя в восходящей части кривой сила, направленная вниз, а в нисходящей части — сила, направленная вверх; при том это воздействие тем сильнее, чем больше скорость движения. Правильные волнообразные линии в конце кривой указывают на то, что трение было слишком слабо, чтобы повлиять заметно на общий ход движения, отсюда мы можем распространить то же самое и на другие места. Однако помимо этого, с целью обеспечить правильность нашего основного вывода, я приведу здесь строгое доказательство того, что мускульная энергия за время, соответствующее отрезку bc , была большей, чем в момент, соответствующий точке b . Огрезок bc вогнут на подъеме, поэтому скорость на его протяжении была увеличенной и, следовательно, во всех его точках превосходила таковую при b ; усилилось также и зависящее от скорости трение. В точке b , переходном месте между впадиной и горбом, по вышесказанному, напряжение мышцы должно было равняться сумме из тяжести груза и силы трения; в других вогнутых частях bc напряжение должно было превосходить сумму оставшейся неизменной тяжести и трения, которое увеличилось вследствие увеличения скорости. Вследствие этого, вопреки продолжавшемуся укорочению мышцы, напряжение ее в точке b было меньшим, чем в других частях отрезка bc ; отсюда следует, что, по сравнению с b , энергия мышцы возросла.

По мере увеличения трения, переходы между выпуклыми и вогнутыми местами, при таких графических опытах, все более и более стираются. Поэтому, когда я выцарапывал кривую острием по слюянной пластинке, то такая кривая, в остальном очень тонкая и точная, переходила в области впадины bc в почти прямую линию, а из вибраций в конечном отрезке сохранялось, большею частью, всего

одно колебание. Из всех применявшимися мною для записи материалов закопченное стекло дает наименьшее трение; то трение, которое еще имеет место при этом способе записи, локализируется, главным образом, в самой мышце и, в меньшей степени, в частях прибора; поэтому оно мало поддается дальнейшему устраниению. Тем самым ставится предел повышению точности измерений даже при условии наибольшего возможного усовершенствования прибора; поэтому я был вынужден, заручившись добытыми результатами, искать других путей, которые могли бы подтвердить, при помощи более точных измерений, все добытое мною.

§ 2.

1. Применение метода Пулье к исследованию мускульного сокращения.

Основа предложенного Пулье метода измерения малых промежутков времени состоит в том, что время, в течение которого гальванический ток определенной силы, проходящий по обмотке, действует на магнит, может быть точно вычислено по изменениям в движении последнего. До сих пор невозможно установить, где лежит та низшая граница промежутков времени, за пределами которой измерение таким путем становилось бы невозможным, ибо при помощи увеличения числа питающих элементов и витков проводника можно как угодно увеличивать силу тока и его воздействия на магнит. Здесь возникает, однако, ограничение с другой стороны: надо суметь достигнуть того, чтобы начало и конец упомянутого тока, который мы назовем измерительным, точно совпали с началом и концом механического процесса, длительность которого подлежит измерению. В описываемых ниже опытах измерительный ток замыкался как раз в тот момент, когда мышца или связанный с нею нерв подвергались мгновенному электрическому удару; прекращение его вызывалось тем, что мышца, сокращаясь, размыкала цепь, в которой он циркулировал. Одновременно можно было точно определять величину, которой должно было достигнуть напряжение мышцы, чтобы быть в состоянии разъединить металлические проводники. Таким образом, подлежащая определению длительность измерительного тока совпадает как раз с промежутком времени между моментом раздражения мышцы или нерва и тем моментом, когда мышечное напряжение достигает определенной величины. При помощи целого ряда таких измерений, варируя размеры приложенных к

мышце и направленных противоположно ей сил, можно обнаружить, в какие промежутки времени происходит последовательное развитие различных степеней мускульной энергии.

Применявшуюся мною установку можно подразделить на следующие основные части:

- 1) Источники, проводники и измерительные приспособления для измерительного тока.
- 2) Источники и проводники тока, служившего для возбуждения мышцы или связанного с нею нерва.
- 3) Приспособление, при помощи которого мышца размыкает измерительный ток.

Ради большей легкости усвоения, я начну с описания последнего прибора, полное изображение которого в разрезе дано на табл. I, рис. 1, а на рис. 2 представлен разрез верхней части в перпендикулярном к первому направлении. Основание состоит из двух квадратных досок *AA* и *BB*, соединенных друг с другом посредством четырех деревянных колонок. Нижняя покоятся на установочных винтах, к верхней прикреплены две латунные колонки *CD*, соединенные в своих верхних частях поперечной балкой *DD*; последняя, в свою очередь, несет на себе колонки *L* с поперечиной *FF*, на которой укреплен полый цилиндр *aabb*; верхний ровный край последнего, ради изоляции, сделан из слоновой кости. Лежащая на нем пришлифованная снизу пластинка *HH* не укреплена, а прилежит свободно. Сквозь средину последней проходит винт *I*, нижний конец которого заканчивается стальным крючечком, на котором подвешивается мышца. Чтобы укрепить на нем икроножную мышцу лягушки, я втыкал его в нижний сустав бедряной кости, после чего отделял последний от стальной кости, оставляя в соединении с мышцей. Подобным подвешиванием при помощи винта достигается возможность по мере надобности опускать или поднимать мышцу, смещать ее влево или вправо и поворачивать вокруг оси. Мышца висит при этом в почти совершенно замкнутой камере, внутри которой можно насытить воздух влагой во избежание высыхания препарата. Эта камера образована покоящейся на поперечной балке *DD* матовой стеклянной пластинкой *EE* и пришлифованным к ней стеклянным колпаком; верхнее отверстие последнего закрывается двумя латунными полукругами *gg* и проходящим сквозь них цилиндром *aabb*; в результате остается лишь отверстие в нижнем цилиндрическом прикатке с поперечной балки *DD*. Способ замыкания верхнего отверстия дает возможность удалять и вновь ставить колпак без изменений.