

Ухтомский Алексей Алексеевич

**О зависимости кортикальных
двигательных эффектов от
побочных центральных влияний**

**Москва
«Книга по Требованию»**

УДК 61(035)
ББК 51.1
А47

А47 **Алексей Алексеевич У.**
О зависимости кортикальных двигательных эффектов от побочных центральных влияний
/ Ухтомский Алексей Алексеевич – М.: Книга по Требованию, 2024. – 258 с.

ISBN 978-5-519-78521-1

ISBN 978-5-519-78521-1

© Издание на русском языке, оформление
«YOYO Media», 2024
© Издание на русском языке, оцифровка,
«Книга по Требованию», 2024

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 первоизданном 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.

Предисловіе.

Весною 1904 года мнѣ пришлось случайно сдѣлать слѣдующее наблюденіе. Приготовляя собаку для одного изъ опытовъ проф. Н. Е. Введенскаго надъ двигательною областью коры большого мозга, я опредѣлялъ расположеніе и раздражительность корковыхъ центровъ переднихъ конечностей, примѣняя фарадическіе токи и пользуясь обыкновенными биполярными переносными (платиновыми) электродами. Это происходило приблизительно черезъ полчаса послѣ обоюдосторонняго обнаженія коры, и въ то время, когда примѣнявшійся при операціи хлороформный наркозъ болѣе не поддерживался уже минутъ 20. При этомъ меня вскорѣ поразило слѣдующее явленіе: послѣ ряда болѣе или менѣе выраженныхъ движеній, какія удалось вызвать съ коры въ переднихъ конечностяхъ, раздражительность соотвѣствующихъ кортикальныхъ областей, иннервирующихъ эти движенія конечностей, какъ бы внезапно упала, — прикладывая электроды къ тѣмъ точкамъ, съ которыхъ я только что передъ тѣмъ получалъ очень ясныя и опредѣленные движенія въ плечахъ, въ локтяхъ, въ выпрепарованномъ экстензорѣ пальцевъ, я теперь не получалъ никакихъ видимыхъ движеній въ переднихъ лапахъ, во всякомъ случаѣ никакихъ опредѣленныхъ движеній, а, вмѣсто того, стали получаться слабыя движенія въ хвостѣ. Въ нѣкоторомъ замѣшательствѣ я сталъ усиливать раздражающіе токи, продолжая послѣдовательно прикладывать электроды къ тѣмъ же точкамъ коры, иннервирующимъ обыкновенно переднія конечности, и теперь, при усиленіи

раздраженій, стала очень ясною такая картина: въ переднихъ лапахъ глазъ не улавливалъ никакихъ движеній, но, зато, въ отвѣтъ за каждое раздраженіе коры получались подниманія хвоста, все усиливающіяся по мѣрѣ усиленія токовъ. Затѣмъ внезапно содержимое прямой кишки было выброшено, очевидно съ большою силою; и почти сразу послѣ этого центры переднихъ конечностей стали дѣйствовать нормально, т. е. при приложеніи токовъ къ соотвѣтствующимъ корковымъ точкамъ стали получаться опять прежнія опредѣленные движенія въ переднихъ лапахъ; притомъ пороги корковой возбудимости переднихъ конечностей на нѣкоторое время даже еще нѣсколько понизились сравнительно съ тѣмъ, каковы они были до описаннаго временнаго „упадка корковой возбудимости“.

Тогда, въ 1904 году, я не видѣлъ никакого опредѣленнаго фізіологическаго смысла въ описанномъ наблюденіи, но связь явленій, сама по себѣ, показалась мнѣ замѣчательною и я записалъ о ней для памяти. Въ послѣдствіи, болѣе и болѣе знакомясь, подѣ руководствомъ проф. Н. Е. Введенскаго, съ процессами торможенія въ нервной системѣ, я сталъ догадываться, что въ описанномъ наблюденіи, по всей вѣроятности, я имѣлъ дѣло именно съ явленіемъ временнаго торможенія корковыхъ иннервацій переднихъ конечностей. А съ этой точки зрѣнія связь явленій въ описанномъ наблюденіи представляетъ еще и новый интересъ: вѣдь раздраженіе корковыхъ центровъ конечностей, не вызывая движеній въ этихъ послѣднихъ, не пропадало однако даромъ и всякій разъ вызывало движенія хвоста, пока не совершился актъ опорожненія кишки; возбужденіе, возникавшее въ корковыхъ центрахъ переднихъ конечностей, вмѣсто того, чтобы распространяться обычнымъ образомъ на эти послѣднія, такъ сказать оттекало на другіе, необычные пути, иннервирующие хвостъ и, по всей вѣроятности, кишки. Съ точки зрѣнія ученія о торможеніи и корроборации возбужденій надо было понимать дѣло такъ, что кортикальныя иннерваціи, не вызывая видимыхъ эффектовъ въ своихъ обычныхъ путяхъ въ силу развившагося на нихъ торможенія, въ то же время создавали корроборации возбужденій въ другихъ, отдаленныхъ путяхъ.

Во всякомъ случаѣ описанное явленіе представляло

значительный интерес не только съ точки зрѣнія общаго вопроса о локализаціи двигательныхъ функцій въ корѣ большого мозга, но и для болѣе детальнаго вопроса объ условіяхъ, опредѣляющихъ смѣну процессовъ возбужденія и торможенія въ центральной нервнѣй системѣ, — тѣхъ процессовъ, изъ которыхъ интегрируются сложныя сочетанныя движенія животнаго.

Настоящая работа является попыткой разобраться экспериментально въ описанномъ явленіи, и только лишь первой попыткой, потому что явленія этого рода, при ближайшемъ разсмотрѣніи, оказываются весьма сложными и требующими многихъ, разностороннихъ и детальныхъ изслѣдованій.

Для экспериментальнаго воспроизведенія интересующаго меня явленія мнѣ надлежало прежде всего выбрать извѣстную часть скелетной мускулатуры, на которой можно было бы удобно изучать эффекты отъ корковыхъ раздраженій; а затѣмъ надлежало выработать способы для искусственнаго вызова актовъ опорожненія кишки или другихъ сложныхъ иннервационныхъ актовъ, способныхъ также развивать болѣе или менѣе рѣшительное вліяніе на двигательныя функціи мозговой коры.

Въ настоящей работѣ я ограничиваюсь изслѣдованіемъ корковыхъ двигательныхъ функцій въ заднихъ конечностяхъ и именно въ сгибателяхъ и разгибателяхъ колѣна. Выборъ этого двигательнаго аппарата опредѣлялся тѣмъ, что анатомическое расположеніе флексоровъ и экстензоровъ колѣна благопріятствуетъ примѣненію графическаго метода для регистраціи эффектовъ въ избранныхъ для наблюденія мышцахъ при исключеніи побочныхъ механическихъ вліяній со стороны прилежащихъ скелетныхъ частей и другихъ мышцъ. Подготовительная операція, требующаяся для примѣненія графическаго метода, была уже выработана у меня по отношенію именно къ этимъ мышцамъ во время совмѣстной работы съ проф. Введенскимъ¹⁾.

1) Н. Е. Введенскій и кн. А. А. Ухтомскій. Рефлексы антагонистическихъ мышцъ при электрическомъ раздраженіи чув. нервовъ. Работы фیزیол. Лабораторіи СПБ. Университета. Годъ III, Юрьевъ 1909. Стр. 145.

Тогда же, при работѣ съ проф. Введенскимъ, я въ значительной степени освоился и съ рефлекторной дѣятельностью въ этихъ мышцахъ, такъ, что теперь я сразу имѣлъ возможность сравнивать кортикальные эффекты въ изслѣдуемыхъ мышцахъ съ эффектами рефлекторными и могъ достаточно точно отличать явленія торможенія центральныхъ иннервацій въ этихъ мышцахъ отъ какихъ-либо другихъ формъ „упадка возбудимости“ центровъ.

Кромѣ того, были вѣсскія основанія ожидать, что кортикальныя иннерваціи именно антагонистическихъ мышцъ одного и того же сочлененія обнаружатъ наиболѣе простыя зависимости между центральными процессами возбужденія и торможенія, такъ что изученіе этихъ иннервацій, самихъ по себѣ, могло дать аріаднину нить для того, чтобы разбраться въ тѣхъ процессахъ торможенія и возбужденія, изъ которыхъ слагаются болѣе обширныя сочетанныя иннерваціи въ нѣкоторые моменты раздраженія коры.

Всѣ опыты я производилъ на кошкахъ потому, что рефлекторная иннервація антагонистовъ колѣна была мнѣ наиболѣе знакома именно у этого животнаго.

Что касается способовъ для искусственнаго вызванія актовъ опорожненія кишки, или другихъ иннерваціонныхъ актовъ, эквивалентныхъ по степени вліянія на корковую возбудимость локомоціи, то въ этомъ отношеніи я ограничился пока очень примитивными методами, которые будутъ описаны на своемъ мѣстѣ.

Однако, при всемъ томъ, мнѣ кажется, что уже и теперь, на основаніи тѣхъ частичныхъ данныхъ, какія мнѣ удалось получить, можно составить нѣкоторыя положительныя сужденія объ описанномъ явленіи.

Въ своемъ изложеніи я буду держаться того порядка, въ какомъ шли мои опыты. Сначала я изложу свои наблюденія надъ наиболѣе постоянными эффектами въ антагонистахъ колѣна при раздраженіи опредѣленныхъ точекъ, или „фокусовъ“ въ двигательной области коры большого мозга. Затѣмъ перейду къ наблюденіямъ надъ вліяніями на кортикальныя двигательныя иннерваціи со стороны рефлексовъ, получаемыхъ при электрическомъ раздраженіи обнаженныхъ нервныхъ вѣтвей въ конечностяхъ. Наконецъ изложу опыты съ вліяніями сложныхъ иннерваціонныхъ

актовъ („дѣльныхъ рефлексовъ“) на кортикальныя двигательныя иннерваціи.

Считаю долгомъ высказать глубокую признательность моему учителю проф. Н. Е. Введенскому за ту широкую идейную и матеріальную помощь, которую онъ оказалъ мнѣ при выполненіи этой работы. Прошу принять мою искреннюю благодарность за неутомимое сотрудничество при моихъ опытахъ препаратора фізіологической лабораторіи СПб. университета И. А. Ветюкова и К. С. Ошуркова.

Приношу мою благодарность Физико-Математическому Факультету С.-Петербургскаго Университета за денежную субсидію для опубликованія настоящей работы, а также Императорскому С.-Петербургскому Обществу Естествоиспытателей, напечатавшему эту работу въ своихъ Трудахъ.

ГЛАВА I.

Методика.

А. Наркозъ. Во всѣхъ опытахъ, о которыхъ здѣсь говорится, я примѣнялъ хлороформный наркозъ (Scheering's Chloralchloroform). Не смотря на то, что этотъ наркозъ довольно опасенъ при опытахъ на кошкахъ, я предпочиталъ его эфирному наркозу, такъ какъ онъ во всякомъ случаѣ болѣе постояненъ, чѣмъ этотъ послѣдній; съ другой стороны я предпочиталъ его и морфійному, потому что онъ проходитъ несравненно скорѣе, чѣмъ наркозъ отъ морфія, а тѣ явленія, которыя въ данномъ случаѣ меня интересовали наиболѣе, — вліянія сложныхъ иннервационныхъ актовъ (вродѣ дефекаціи) на корковую иннервацию конечностей, — наблюдаются въ ясной формѣ по минованіи наркоза, или при слабомъ остаточномъ дѣйствіи проходящаго наркоза. Правда, хлороформъ производитъ нерѣдко весьма тяжелое дѣйствіе на кошку, и я могъ видѣть, насколько внезапно и безъ видимой причины наступаетъ подчасъ смерть животного подъ вліяніемъ этого наркоза¹⁾. Возможно однако уловить нѣкоторыя условія, дѣлающія вліяніе хлороформа на кошку особенно тяжелымъ. Одно изъ такихъ условій — высокая температура и, вѣроятно, степень атмосфернаго давленія въ день операціи: внезапная смерть кошки отъ хлороформнаго наркоза наблюдается чаще всего въ жаркіе лѣтніе дни, — такіе дни, которые для людей кажутся „утомительными“, „угнетающими“. Но такъ

1) Gp. M. Levy-Dorn, Die Katze. Centralblatt f. Physiologie, Bd. IX. 1895. S. 97.

какъ, съ другой стороны, именно жаркіе лѣтніе дни благоприятны для продолжительныхъ опытовъ надъ теплокровными животными, предупреждая въ нихъ слишкомъ быстрое охлажденіе тканей, то надо было какъ-нибудь согласить эти выгоды и невыгоды. Въ послѣдствіи, пользуясь благоприятными обстоятельствами, я устраивался такъ, что операцію, слѣдовательно и наркотизированіе, мы съ моими сотрудниками производили рано утромъ между 3—6 чч. пополудни. и наступленіе жары заставляло животное уже оперированнымъ, совершенно готовымъ для опыта, въ состояніи почти полного бодрствованія. Въ эти ранніе утренніе часы дѣйствіе хлороформа оказывалось несравненно легче и ниразу не было внезапной смерти животнаго отъ наркоза. Вмѣстѣ съ тѣмъ центральная нервная система животнаго по минованіи наркоза оказывалась свѣжей, хорошо функционирующей, такъ что въ нѣкоторыхъ благоприятныхъ случаяхъ я могъ продолжать опытъ съ раздраженіемъ коры еще до 4—5 ч. пополудни.

В. Операція. На занаркотизированномъ животномъ производилась трахеотомія и дальнѣйшій наркозъ поддерживался чрезъ трахейную канюлю. Принимались мѣры для того, чтобы въ канюлю былъ постоянный доступъ воздуха вмѣстѣ съ хлороформомъ.

Отпрепаровывались на обѣихъ заднихъ конечностяхъ антагонистическія мышцы колѣна: флексоры *Mm. Semitendinosi* и экстензоры *Mm. Vasti medii*. Эти мышцы подготавливались для міографической регистраціи, и, съ этою цѣлью, на обѣихъ ногахъ производились перерѣзки нѣкоторыхъ нервовъ, мышцъ и связокъ, чтобы обезпечить изолированное вліяніе названныхъ мышцъ на міографы во время опыта ¹⁾.

1) Эта часть операціи описана въ совмѣстной моей работѣ съ профессоромъ Введенскимъ. (loc. cit. стр. 151 и слѣд.): наносился кожный разрѣзъ по паховой складкѣ, продолжающійся затѣмъ къ колѣну параллельно *M. Sartorii*. Черезъ этотъ разрѣзъ пересѣкались мышцы: *Pectineus*, *Sartorius*, *Gracilis* и нервы: *Cutaneus externus*, *Obturatorii*, *Sartorius*, *Gracilis* и *Pudicus*. Послѣ этого, при боковомъ положеніи животнаго, паховой разрѣзъ кожи продолжался по направленію къ *Trochanter major femoris* и по *Crista iliaca*. Приподнявъ край кожного разрѣза надъ

Отпрепаровавъ требующіяся мышцы въ ногахъ и покрывъ ихъ древесной ватой (лигниномъ), увлажненной физиологическимъ растворомъ, мы поворачивали животное спиною вверхъ и приступали къ операціи на головѣ. Кожа на черепѣ разсѣкалась по медіальной линіи отъ ossa nasalia до затылка; Mm. temporalia на обѣихъ сторонахъ отдѣлялись отъ костей, вмѣстѣ съ надкостницей, при помощи скальпеля

мышцами, я пересѣкалъ: Fascia Tensoris vaginae femoris, M. Biceps femoris (поперечно на половинѣ длины), Mm. Tenuissimus и Gluteus maximus, а также (по мѣсту прикрѣпленія къ Trochanter major): Mm. Piriformis, Gemelli, Quadratus femoris и Gluteus medius. На обнажившейся такимъ образомъ Articulatio coxae пересѣкались всѣ связки, и Caput femoris освобождался изъ сочленовой ямки Acetabuli. При этомъ перерѣзались Nn. Glutei inferiores, Clunii inferiores и вѣточки Bicipitis. Черезъ кожный разрѣзъ, продолженный по Crista iliaca, разсѣкались, перпендикулярно направленію волоконъ, Mm. obliqui abdominis. Проникая черезъ эту рану перерѣзались: Mm. Iliacus, Psoas major, Psoas minor и N. Genito femoralis. Затѣмъ, послѣ тщательной перевязки по частямъ, пересѣкались: Mm. Quadratus lumborum и Sacrospinalis, а также N. ilio-hypogastricus. — Затѣмъ перевязывался прочной лигатурной нитью Ligamentum patellae приблизительно на 1 см. ниже чашки и перерѣзался нѣсколько дистальнѣе этой перевязки. Начиная отъ перерѣзки, выпрепаровывался весь дистальный конецъ M. Quadriceps ext. scuris отъ прилежащихъ тканей и кости. Чтобы отпрепаровать безъ поврежденій внутренній экстензоръ M. Vastus medius всего удобнѣе сначала отдѣлить сверху края Mm. Vasti externi и interni отъ M. Recti femoris, затѣмъ подвести лигатуру подъ M. Vastus externus, затянуть ее, а самую перевязанную мышцу перерѣзать въ дистальномъ концѣ; тогда подъ перерѣзанной мышцей откроется M. Vastus medius съ налегающимъ на него Rectus femoris. Подводя новую лигатуру подъ Rectus femoris и перерѣзая его въ дистальномъ концѣ открываемъ линію, по которой M. Vastus internus прилегаетъ къ V. medius. Эти мышцы раздѣлить нѣсколько труднѣе, чѣмъ предыдущія, но при приведенной послѣдовательности операціи мѣсто прилеганія мышцъ совершенно открыто для оператора, и раздѣленіе можно произвести очень тщательно. Подведя попрежнему лигатуру подъ M. Vastus internus и перерѣзая его въ дистальномъ концѣ, мы освобождаемъ наконецъ M. Vastus medius, который только одинъ и остается въ соединеніи въ Ligamentum patellae. Приподымая перерѣзанные экстензоры за концы, открываемъ нервные вѣточки, ихъ иннервирующія. Эти нервные вѣточки полезно исключить перевязкою или перерѣзкою. — Для отпрепарирования флексора M. Semitendinosi подъ его дистальное сухожиліе подводится лигатура, сухожиліе перерѣзается, а затѣмъ весь дистальный конецъ мышцы освобождается отъ прилежащихъ тканей. — Лигатуры отъ Lig. patellae и отъ M. Semitendinosi служатъ потомъ для соединенія съ миографами./

и распаторія и производилось вскрытіе черепной кости на обѣихъ сторонахъ при помощи ручного трепана въ 1 см. діаметромъ. Въ виду того, что надъ *Gyri Sygmoidei* толщина кости обыкновенно очень неравномѣрна и измѣняется уже на небольшихъ разстояніяхъ, пропиль черепной кости я производилъ всегда такъ, что передній край трепанационнаго отверстія приходился кзади отъ *Sulcus ansatus* миллиметра на 2—3. Отправляясь отъ трепанационныхъ отверстій я вскрывалъ черепныя кости щипцами, обнажая обширное поле коры, заходя спереди за *Sulcus supraorbitalis*, сбоковъ — за *Sulc. coronalis*, сзади — за медіальный конецъ *Sulci supracylviaci anterioris*. Наконецъ щипцами же вырѣзались и кости медіальной линіи, такъ что оба операціонныя поля соединялись въ одно и оказывалась открытою вся корковая область, принимаемая за сѣдалище двигательныхъ иннерваций локомоторнаго аппарата. Надо замѣтить, что на животныхъ средняго возраста и старыхъ эта операція, даже и перерѣзка костей по медіальной линіи, не сопровождается продолжительными кровотечениями, и тѣ кровотечения, какія есть, довольно легко остановить временнымъ томпонированіемъ. Значительно опаснѣе кровотеченіе при вскрытіи *Durae matris* именно близъ медіальной линіи, у мѣста схождения *Sulc. cruciat.* обѣихъ сторонъ. Этого кровотечения почти нельзя избѣжать, если обрѣзать *Duram* коротко надъ *Falx cerebri*, и его трудно бываетъ остановить. Въ тѣхъ случаяхъ, когда оно было особенно упорно, я видѣлъ ослабленіе возбудимости двигательныхъ реакцій съ коры. Чтобы ослабить это кровотеченіе, приходится прибѣгать также къ временному осторожному томпонированію, — обстоятельство невыгодное, такъ какъ получаются условія для механическаго раздраженія мозга. — *Duram* я вскрывалъ по краямъ всего поля, обнаженнаго отъ костей. — Затѣмъ въ *Ossa nasalia* ввинчивался стальной штативчикъ, который виденъ на рисункѣ фиг. I. (Онъ былъ сдѣланъ механикомъ Академіи Наукъ г. Мазингомъ по моему заказу). На отростки штативчика можно было надѣвать маленькія держалки для электродовъ, снабженныя артикуляціей съ такимъ расчетомъ, чтобы можно было фиксировать электроды въ любомъ положеніи — въ соприкосновеніи съ любой точкой вскрытаго кортикальнаго поля. — Тотчасъ послѣ

ввинчиванія штативчика для электродовъ хлороформированіе прекращалось (вся операція и поддержаніе наркоза длилось около 3-хъ часовъ) и. пока наркозъ оставался еще болѣе или менѣе глубокимъ, животное фиксировалось окончательно для опыта.

С. Способъ регистрированія мышечныхъ сокращеній. Фиксированіе животнаго имѣло цѣлью насколько возможно иммобилизовать скелетныя части, съ которыми связаны регистрирующія мышцы. Это необходимо для того, чтобы имѣть возможность пользоваться міограммами, какъ точными показателями реакцій именно изучаемыхъ мышцъ, независимо отъ побочныхъ и случайныхъ механическихъ вліяній со стороны окружающихъ органовъ. Съ этою цѣлью ossa Femoralia фиксировались накрѣпко къ неподвижнымъ штативамъ за винты, ввинченные еще во время операціи на ногахъ, — одинъ въ массу кости нѣсколько ниже Trochanteri majoris, другой въ Fossa intercondylea. Тазъ животнаго прикрѣплялся къ опытному столу марлевымъ бинтомъ, переднія лапы были привязаны къ тому же столу, а голова оставалась неподвижною въ намордникѣ.

Концы лигатуръ отъ дистальныхъ сухожилій изучаемыхъ мышцъ отводились къ міографамъ. Я пользовался 4-мя міографами Marey'я съ воздушными передачами и съ пружинными приспособленіями по François-Franck'у. Воспринимающія капсулы этихъ міографовъ устанавливались такъ, чтобы регистрирующія мышцы были достаточно натянуты и концы мышцъ нѣсколько приподняты надъ окружающими тканями во избѣжаніе механическихъ препятствій записыванію отъ тренія дѣйствующихъ мышцъ, или передающихъ движенія нитей о посторонніе предметы. Регистрирующія капсулы, всѣ 4 подрядъ, устанавливались на одномъ штативѣ около кимографа и именно въ слѣдующемъ порядкѣ, считая на прилагаемыхъ міограммахъ сверху:

- 1) флексоръ правой ноги
- 2) флексоръ лѣвой „
- 3) экстензоръ правой „
- 4) экстензоръ лѣвой „

Запись велась на кимографѣ Baltzar'a при небольшой, всегда одинаковой, скорости вращенія цилиндра: время