

О примѣненіи теоріи диссоціації растворовъ электролитовъ Арреніуса къ электрофизиологии.

В. Чаговца.

Теорія диссоціації Арреніуса.

Прошло какъ разъ 150 лѣтъ съ тѣхъ поръ, какъ впервые была высказана мысль, что источникъ нервной силы есть электричество (Гаузенъ, 1743). Столь много шума надѣлавшія въ прошломъ столѣтіи заявленія Месмера, которыя тоже объясняли, какъ особое проявленіе электрическихъ и магнитныхъ силъ, еще болѣе укрѣпили вѣру, если не въ тождественность, то, по крайней мѣрѣ, въ близкое родство дѣйствующаго въ нервѣ начала съ электричествомъ. Но, кромѣ отвлеченныхъ соображеній, никакихъ прямыхъ доказательствъ въ подкѣплѣніе этихъ взглядовъ въ наукѣ не было. Только черезъ полстолѣтія послѣ Гаузена Гальвани сдѣлалъ свое знаменитое открытие, что мышцы отпрепарованной лягушечьей лапки сокращаются, если сѣдалищный нервъ и нижнюю часть ея соединить металлической проводящей дугой. Гальвани, какъ известно, приписалъ это явленіе присутствію электрическихъ силъ, вырабатываемыхъ въ себѣ самой живой тканью. Но вскорѣ противъ такого воззрѣнія возсталъ Вольта, который полагалъ въ этомъ случаѣ источникъ электричества не въ самыхъ тканяхъ лягушки, а на мѣстѣ соприкосновенія металла проводящей дуги съ жидкостью живой ткани. Здѣсь - то было

положено начало тому нескончаемому спору, который тянется уже целое столѣтие и до нашихъ дней не получиль еще окончательнаго решенія, и который можно формулировать такъ: обладаетъ ли живая протоплазма самостоятельными источниками электродвигательной силы, или электрическія явленія, наблюдаемыя въ живыхъ тканяхъ, представляютъ только вторичные результаты тѣхъ химическихъ или физическихъ условій, которые представляеть въ данную минуту эта ткань, и никакой прямой связи съ функциональной дѣятельностью ея не имѣютъ? Этотъ вопросъ громаднаго теоретического и практическаго интереса, несмотря на массу трудовъ многихъ выдающихся ученыхъ, не получиль еще удовлетворительного отвѣта. Профессоръ Бидерманъ въ появившемся въ прошломъ году своемъ обширномъ трудѣ по электрофизиологии выражаетъся по этому поводу такъ: „Къ сожалѣнію, нужно сознаться, что, несмотря на многочисленныя работы и открытия въ этой тѣлѣ много и тщательно разработанной области, существуетъ поразительное противорѣчіе между всей суммой знаній и результатами отдѣльныхъ опытовъ и почти полное невѣдѣніе объ ихъ значеніи для функции подлежащихъ тканей“. (W. Biedermann. Elektrophysiologie. I. Abtheil. S. 273. Jena 1895).

Такое положеніе дѣла объясняется въ значительной степени тѣмъ обстоятельствомъ, что до послѣдняго времени химическая сторона теоріи гальваническаго тока совсѣмъ не была разработана. Физическая сторона ученія о гальваническомъ токѣ, а именно—разнообразная, часто весьма сложная зависимость между различными компонентами, входящими въ понятие электрическаго тока, какъ-то: электро-возбудительной силой, сопротивлениемъ, силою или густотою тока, работой и т. п., была установлена уже давно, но химическая, молекулярная сторона совершающагося здѣсь процесса оставалась совершенно темной.

Только въ самое послѣднее время былъ найденъ ключъ къ разгадкѣ детальной стороны всего процесса. Этимъ открытиемъ мы обязаны С. Арреніусу, который въ 1887 году пред-

ложилъ свою т. наз. теорію диссоціації растворовъ электролитовъ. И въ теченіе сравнительно короткаго промежутка времени, которое прошло съ тѣхъ поръ, на почвѣ этой теоріи создалась цѣлая наука—электрохимія, которая не только вполнѣ уясняетъ качественную сторону явлений этого рода, но и количественную, т. е. даетъ возможность вычислить чисто теоретически любую изъ величинъ, входящихъ въ понятіе гальваническаго тока.

Такъ какъ, благодаря работамъ Арреніуса, наука обогатилась цѣлымъ рядомъ совершенно новыхъ данныхъ о причинахъ, обусловливающихъ появление гальваническаго тока, то слѣдуетъ ожидать, что примѣненіе новой электрохимической теоріи къ электрофізіологии позволить уяснить весьма много вопросовъ, которые до сихъ поръ разрабатывались только на чисто эмпирической почвѣ, часто даже безъ всякой попытки привести въ систему полученные результаты.

Въ настоящей работе я пытался примѣнить теорію диссоціації Арреніуса къ объясненію главнѣйшихъ явлений мышечнаго и нервнаго тока. Полученные совпаденія предвычиленныхъ результатовъ съ данными непосредственныхъ измѣреній, повидимому, можно считать вполнѣ удовлетворительными, тѣмъ болѣе, что до сихъ поръ никто изъ физіологовъ даже не пытался примѣнить математическія формулы къ изученію электрическихъ явлений на живыхъ тканяхъ.

Такъ какъ некоторые изъ относящихся сюда формулъ, напр., для вычисленія электродвигательной силы, которая собственно и важны для насъ, окончательно установлены не болѣе двухъ лѣтъ тому назадъ, то онѣ не получили еще примѣненія не только въ фізіологію, но даже въ физикѣ. Поэтому намъ придется разсмотрѣть вкратцѣ важнѣйшіе выводы этой теоріи, прежде чѣмъ трактовать о ея значеніи для электрофізіологии. При своемъ изложеніи я руководствовался главнымъ образомъ недавно появившейся книгой Ле-Блана (M. Le-Blanc. Lehrbuch der Electrochemie. Leipzig. 1896).

Цѣлымъ рядомъ остроумныхъ соображеній и опытовъ Арреніусу удалось доказать, что всѣ вещества, растворяющіяся въ водѣ, вообще можно раздѣлить на двѣ группы: 1) вещества (сахаръ, мочевина и др.), которыя, будучи растворены въ водѣ, сохраняютъ цѣлостность своего молекулярнаго состава,—эти вещества совсѣмъ не проводятъ электрическаго тока и изъ нихъ никогда нельзя составить даже слабаго гальваническаго элемента; 2) вещества (всѣ соли, кислоты и проч.), малекулы которыхъ въ водномъ растворѣ отчасти распадаются на свои составныя части, напр., серная кислота (SO_4H_2) распадается на водородъ и группу SO_4 , хлористый натръ ($NaCl$) распадается на Na и Cl и т. д. Вещества послѣдней категоріи всѣ суть электролиты и хорошо проводятъ гальваническій токъ. Распаденіе совершается всегда такимъ образомъ, что соль распадается на металль и кислотный радикалъ, т. е. на такъ наз. ионы.

При этомъ, какъ известно, металлы и водороды всегда заряжаются положительнымъ электричествомъ, а кислотный радикалъ отрицательнымъ. Не всѣ молекулы растворенной соли распадаются на ионы; вообще, чѣмъ болѣе концентрированъ растворъ, тѣмъ меньшій процентъ находящейся въ немъ соли распался на ионы. И только въ болѣе разведенныхъ растворахъ, напр., $\frac{1}{2}^0\%$ и ниже, можно считать всѣ или почти всѣ молекулы распавшимися; другими словами: только въ такихъ растворахъ количество ионовъ будетъ пропорціонально количеству всего раствореннаго вещества. Это важно имѣть въ виду, такъ какъ соли, растворенные въ протоплазмѣ живыхъ тканей, находятся именно въ такихъ условіяхъ. Такимъ образомъ, слѣдя за Арреніусомъ, мы должны предположить, что въ растворѣ всякаго электролита уже предсуществуютъ и положительные и отрицательные ионы, но, будучи распределены въ жидкости равномѣрно, они не могутъ проявить наружу свою электрическую дѣятельность, такъ какъ положительный и отрицательный заряды взаимно нейтрализуютъ другъ друга. Если же, вслѣдствіе какихъ-нибудь причинъ, въ данномъ мѣстѣ раствора накопится избытокъ положительныхъ или отрицательныхъ ионовъ,

то сейчас же появится электрический токъ. Съ точки зре́нія теорії Арреніуса очень легко и просто объясняются всѣ явленія, наблюдаемыя на обыкновенныхъ гальваническихъ элементахъ при ихъ дѣятельности.

Возьмемъ для примѣра элементъ Грене (безъ двухромо-калиевой соли), то есть: цинкъ — сѣриная кислота — коксъ Цинкъ растворяется, вслѣдствіе чего около цинковаго электрода въ жидкости накапливаются іоны Zn , заряженные положительнымъ электричествомъ, которые уносятъ съ цинковаго электрода часть находящагося на немъ положительного электрическаго напряженія и дѣлаютъ его такимъ образомъ отрицательнымъ. Накопившіеся положительные іоны Zn будутъ притягивать отрицательные іоны SO_4 и отталкивать положительные H , которые направляются къ коксу и сдѣлаютъ его такимъ образомъ положительнымъ. Въ этомъ случаѣ коксъ играетъ роль только собирателя положительной энергіи. Но если мы замѣнимъ коксъ мѣдью (элементъ Вольта), то здѣсь условія нѣсколько измѣняются, такъ какъ мѣдь тоже переходитъ въ растворъ и будетъ дѣйствовать слѣдовательно противоположно цинку. Но такъ какъ стремленіе мѣдиходить въ растворенное состояніе (*Lösungsdruck*) меныше, чѣмъ цинка, то токъ пойдетъ, какъ и прежде, направляясь въ жидкости отъ цинка къ мѣди, а въ цѣпи отъ мѣди къ цинку; цинкъ, какъ и въ элементѣ Грене, будетъ отрицательнымъ электродомъ, а мѣдь — положительнымъ, но разность потенціаловъ на нихъ, т. е. электромоторная сила тока во второмъ (эл. Вольта) случаѣ будетъ почти вдвое меныше.

Для насъ собственно важно приложеніе теорії Арреніуса къ диффузіоннымъ токамъ. Если взять два неодинаковые раствора, напр., HCl , отдѣлить ихъ посредствомъ пористой перегородки, допускающей свободную диффузію, и затѣмъ, погрузивши въ тотъ и другой растворъ по платиновому электроду, соединить ихъ съ гальванометромъ, то обнаруживается токъ, который въ самомъ элементѣ идетъ по направленію диффузіи, т. е. отъ болѣе концентрированного раствора къ менѣе концентрированному (во вѣнчайшей цѣпи — наоборотѣ). Процессъ,

происходящій при этомъ, состоять въ слѣдующемъ: іоны водорода, заряженные положительнымъ электричествомъ, и іоны хлора, заряженные отрицательнымъ, переходятъ изъ болѣе концентрированного раствора въ менѣе концентрированный. Но скорость диффузіи водорода гораздо больше, чѣмъ хлора¹⁾; поэтому число перешедшихъ іоновъ *H* будетъ больше, и этотъ избытокъ положительно заряженного *H* обусловить поднятіе потенціала въ менѣе концентрированномъ растворѣ, и мы получимъ такимъ образомъ токъ, идущій *въ циали* въ направлениі отъ этого раствора къ болѣе концентрированному.

Если бы положительные и отрицательные іоны двигались съ одинаковой скоростью, то въ единицу времени изъ болѣе концентрированного раствора въ менѣе концентрированный переходило бы одинаковое число положительныхъ и отрицательныхъ іоновъ, поэтому электрическій потенціалъ обоихъ растворовъ оставался бы одинаковымъ, и мы не получили бы никакого тока. Дѣйствительно, если вмѣсто соляной кислоты взять растворъ *KCl*, то не получится почти никакого тока, такъ какъ скорость *K* и *Cl* почти одинакова. Если же взять растворъ *NaCl*, то появится токъ уже въ противоположную сторону, чѣмъ при *HCl*, потому что скорость положительного *Na* меньше, чѣмъ отрицательного *Cl*. Въ настоящее время мы имѣемъ возможность весьма точно вычислять электровозбудительную силу такихъ диффузіонныхъ токовъ.

Для того, чтобы вычислить электровозбудительную силу элемента, необходимо знать, какое количество электрической энергії выдѣляется при дѣйствії этого тока. Въ данномъ случаѣ *енергія освобождається відействіємъ зміненія концентрації раствореннаго вещества*. Физикамъ уже давно известенъ фактъ, что при расширеніи газовъ выдѣляется тепло. Это и понятно: когда мы сжимаемъ известное количество газа и заставляемъ его занять меньшій объемъ, то при этомъ необхо-

¹⁾ Если скорость диффузіи водорода обозначимъ черезъ 290, то скорость калія *K*=60, *Na*=40, *Cl*=62, *NO₃*=58, *CO₃*=40, *SO₄*=60, *C₂H₃O₂* (уксус. кис.)=31, *OH* (гидроксидъ)=165.

димо для сжатія затратить нѣкоторую силу, которая будеть заключена послѣ сжатія въ скрытомъ состояніи въ частицахъ газа и опять освободится, когда газъ расширится, въ видѣ тепла или какого-либо иного вида энергії.

Совершенно тоже будетъ происходить съ растворомъ любого вещества. При разведеніи раствора, т. е. когда концентрація его становится меньше, выдѣляется тепло. Въ термодинамикѣ доказывается, что если газъ расширяется и давленіе его отъ p уменьшается до p_1 , то при этомъ количество выдѣлившейся энергії будеть:

$$E=RT \log. nat. \frac{p}{p_1} \dots \dots \dots \quad (\alpha)$$

R и T здѣсь выражаютъ нѣкоторыя постоянныя величины, которыя всегда известны для данного объема газа при данной температурѣ. Слѣдовательно, нужно только знать давленіе газа въ сжатомъ и расширенномъ состояніи, чтобы найти освободившуюся при этомъ работу.

Также самая формула годится и для вычисленія количества энергії, освобождающейся при измѣненіи концентраціи растворовъ, съ тою только разницею, что p и p_1 будутъ выражать здѣсь *концентрацію раствора до разведенія и послѣ разведенія, или то, что въ физикѣ принято называть осмотическимъ давленіемъ раствора.*

Достаточно, такимъ образомъ, знать отношеніе p/p_1 между концентраціями двухъ растворовъ, чтобы вычислить количество энергії, которое освобождается при диффузії ¹⁾, по вышеуказанной формулѣ: $E=RT \log. nat. \frac{p}{p_1}$. Здѣсь R и T тоже постоянныя числа, известныя для каждого раствора. Зная количество освобождающейся при диффузії энергії, не трудно

¹⁾ При диффузіи частицы изъ болѣе густого раствора переходятъ въ менѣе густой, т. е. отъ болѣе концентрированного состоянія къ менѣе концент., при чёмъ должна освободиться энергія въ видѣ тепла или электрич. и т. д.

найти электровозбудительную силу получающуюся при этомъ диффузіоннаго тока. Не вдаваясь въ подробности, скажемъ, что, послѣ подстановки для R и T ихъ значеній и переходя отъ натуральныхъ логаріомовъ къ обыкновеннымъ, электромоторная сила диффузіоннаго тока найдется по формулѣ:

$$\pi = \frac{u/n - v/n_1}{u + v} \cdot 0,057 \log \frac{p/p_1}{p_1}.$$

Здѣсь u и v обозначаютъ скорость диффузіи положительного и отрицательного іоновъ; n и n_1 —ихъ атомность; p и p_1 —концентрацію или осмотическая давленія диффундирующихъ растворовъ.

Если, напр., имѣемъ два раствора SO_4H_2 , одинъ $1/10\%$, а другой $1/100\%$, то здѣсь:

$$p/p_1 = 1/10 : 1/100 = 10; u = 290, v = 60; n = 1, n_1 = 2.$$

$$\text{Слѣд. } \pi = \frac{290/1 - 60/2}{290 + 60} \cdot 0,0575 \log. 10 = 0,044 \text{ вольта.}$$

Электромоторные явленія на мышцахъ съ точки зреїнїа теоріи диссоціації.

Когда Германъ доказалъ, что всякая покоящаяся ткань вовсе лишена электрическихъ токовъ, которые являются такимъ образомъ только тогда, когда вслѣдствіе дѣятельности или умирания наступаютъ извѣстныя химическія измѣненія въ живой протоплазмѣ, то это, разумѣется, должно было показаться сразу въ высшей степени парадоксальнымъ. Въ самомъ дѣлѣ, со временемъ открытій Дю-Буа Реймонда окончательно установилось мнѣніе, что производство электрической энергіи такъ же присуще всякой живой ткани, какъ, напр., теплонпродукція. Такъ какъ и покойная мышца продолжаетъ производить тепло, то можно было ожидать, что она будетъ производить и электрическую энергию; съ другой стороны, количество тепло-

вой энергии, выделяемой тканью, увеличивается пропорционально ея дѣятельности, поэтому проще всего было бы ожидать, что всякое раздражаемое мѣсто мышцы, выдѣляя больше тепла, въ тоже время будетъ выдѣлять больше и электрической энергіи, т. е., другими словами, электрическій потенціалъ его повысится, и оно такимъ образомъ будетъ относиться положительно ко всякому покойному или менѣе раздражаемому мѣсту; а между тѣмъ оказывается какъ разъ наоборотъ: раздражаемое мѣсто отрицательно по отношению къ находящемуся въ покой. Альтерационная теорія Германа ставитъ такимъ образомъ электромоторную дѣятельность живой ткани совершенно въ сторонѣ отъ другихъ жизненныхъ функцій ея. Здѣсь-то и кроется въ сущности главная причина разногласія между теоріями Германа и Дю-Буа Реймонда. Германъ связываетъ отрицательность раздражаемаго мѣста съ наступающимъ здѣсь процессомъ умирания (*anabiotisch alterirende Protoplasma*). Этотъ авторъ, какъ извѣстно, вообще проводить ту идею, что процессъ, происходящій при дѣятельности протоплазмы и связанный съ расщепленіемъ органическаго вещества, есть въ сущности физиологическое умирание. Легко представить, что при умирании ткани электрическій потенціалъ ея долженъ понижаться, т. е. электрической энергіи будетъ вырабатываться менѣе. Но такое объясненіе удовлетворительно только при поверхностномъ взгляде на дѣло. Является вопросъ, почему же при этомъ самомъ умирании вслѣдствіе дѣятельности тепла выдѣляется больше, механической или химической (железы) энергіи производится больше, а электрической менѣе. Электрическая дѣятельность, следовательно, является исключеніемъ, прямо противоположнымъ тепловой, механической и химической функциямъ протоплазмы. Такимъ образомъ сторонники теоріи измѣненія не могли найти связи между электромоторной дѣятельностью протоплазмы и ея другими функціями, напр. теплопродукціей. Между тѣмъ, даже до появленія новой теоріи гальваническаго тока, параллель между этими двумя явленіями, обнаруживаемыми всякой живой протоплазмой, не трудно было

бы установить путем аналогии съ обыкновеннымъ гальваническимъ элементомъ. Въ элементѣ, составленномъ изъ цинка—сѣрн. кис.—кокса, энергія получается на счетъ растворенія цинка въ сѣрной кислотѣ, слѣд. главная реакція происходитъ на границѣ цинка съ сѣрной кислотой, а между тѣмъ цинкъ то и будетъ служить отрицательнымъ электродомъ: теплота, получаемая при раствореніи цинка, обращается въ электрическую энергию, которая выдѣляется на противоположномъ электродѣ, гдѣ уголь служить только собирателемъ энергіи и является такимъ образомъ положительнымъ электродомъ. Нѣчто подобное должно происходить въ живой ткани: электрическая энергія, которая наравнѣ съ тепловой образуется на раздражаемомъ мѣстѣ, должна, подобно тому, какъ это происходитъ въ элементѣ, устремиться прочь отъ этого мѣста, слѣдствиемъ чего явится токъ, идущій въ мышцѣ отъ раздражаемаго мѣста; во вѣнѣшней же цѣпи направление тока будетъ какъ разъ обратное, и электродъ, приложенный къ раздражаемому мѣstu, окажется, подобно цинку въ элементѣ, отрицательнымъ. Въ покоящейся протоплазмѣ, очевидно, напряженіе электричества вездѣ будетъ одинаково, а потому мы не должны получить никакого тока, который однако сейчасъ же появляется, какъ только, вслѣдствіе раздраженія одного мѣста, это равновѣсіе будетъ нарушено.

Таково было бы самое простое и въ то же время самое удобное объясненіе фактovъ, установленныхъ Германомъ. Это объясненіе тѣмъ болѣе заслуживаетъ вниманія, что такимъ образомъ электромоторная дѣятельность ставится на одну доску съ тепловой, химической и др. функціями живой ткани: при раздраженіи извѣстнаго участка мышцы, нерва и т. п. здѣсь тоже происходитъ усиленное развитіе электрической энергіи, но только, въ виду особыхъ условій наблюденія появляющагося при этомъ тока, это мѣсто кажется отрицательнымъ по отношенію къ недѣятельной части; точно также покойная мышца не даетъ тока не потому, что въ ней отсутствуетъ способность электрической дѣятельности, а потому, что методы наблюденія,

которыми мы располагаемъ, не даютъ возможности обнаружить ее. Цѣль настоящей работы показать, что теорія диссоціації даетъ прочную опору только—что изложеному взгляду на сущность и условія происхожденія электрическихъ токовъ, наблюдаемыхъ въ живыхъ тканяхъ. Но сверхъ того эта теорія даетъ возможность теоретически вычислять величину дѣйствующихъ здѣсь электромоторныхъ силъ и полученные такимъ образомъ числа вполнѣ совпадаютъ съ результатами непосредственного измѣренія.

Въ самомъ дѣлѣ, при раздраженіи resp. дѣятельности какого-нибудь участка мышцы, здѣсь должно образоваться большое количество частицъ, заряженныхъ положительнымъ электричествомъ; вслѣдствіе отталкиванія между собою онѣ устремятся къ мѣсту, гдѣ всего менѣе такихъ частицъ, т. е. къ найменѣе раздражаемому мѣсту, и обусловлять этимъ появление тока, который въ самой мышцѣ будетъ идти отъ раздражаемаго мѣста къ покойному, а въ цѣпи наоборотъ, вслѣдствіе чего наблюдателю будетъ казаться раздражаемое мѣсто отрицательнымъ,—появится входящій токъ (*einstiegende Strom*) Германа.

Явленіе будетъ, слѣдовательно, вполнѣ аналогично концентраціонному току, идущему отъ болѣе концентрированной амальгамы къ менѣе концентрированной. Но въ живой ткани дѣло будетъ нѣсколько сложнѣе, такъ какъ наряду съ положительными іонами здѣсь будутъ образовываться и отрицательные.

При дѣятельности мышцы, какъ известно, главнымъ продуктомъ расщепленія будетъ углекислота, затѣмъ молочная и фосфорная кислоты. Другія вещества (азотистыя), какъ напр. мочевина, для насъ не имѣютъ значенія, такъ какъ, подобно сахару, они не принадлежатъ къ электролитамъ.

Количество углекислоты, которая въ данномъ случаѣ будетъ находиться въ плазмѣ въ видѣ CO_3H_2 , несравненно больше молочной и фосфорной кислоты. Поэтому мы можемъ совершенно игнорировать присутствіе всѣхъ веществъ, появ-

ляющихся при дѣятельности мышцы, за исключениемъ CO_3H_2 , и разсматривать такимъ образомъ мышцу, дающую электрическій токъ, какъ случай жидкостной цѣпи (Flüssigkeitskette), составленной изъ неодинаково концентрированныхъ растворовъ CO_3H_2 , при чемъ CO_3 будетъ играть роль отрицательного иона, а H —положительного. Электромоторную силу такой цѣпи легко вычислить, если намъ известны концентраціи, по формулы:

$$E = \frac{u/n - v/n_1}{u + v} \cdot 0,0575 \log. \frac{P}{P_1}. \quad \text{Здѣсь } u=290, v=40,$$

$n=1, n_1=2.$

Откуда:

$$E = \frac{290/1 - 40/2}{290 + 40} \cdot 0,0575 \log. \frac{P}{P_1} = 0,047 \log. \frac{P}{P_1} \text{ вольта.}$$

Но даже если бы электромоторная дѣятельность мышцы была обязана и не CO_3H_2 , а молочной кислотѣ, фосфорной кислотѣ или какимъ-либо другимъ веществамъ, то формула для вычисленія E все-таки почти совсѣмъ не измѣнилась бы. Дѣло въ томъ, что скорость отрицательного иона v , каковъ бы ни былъ іонъ, какъ это видно изъ таблицы, будетъ мало отличаться отъ скорости іона CO_3 , а такъ какъ роль положительного іона, очевидно, будетъ играть во всякомъ случаѣ водородъ, скорость котораго u весьма значительна въ сравненіи съ v , то понятно, что, при незначительномъ измѣненіи v , коэффициентъ $\frac{u/n - v/n_1}{u + v}$ измѣнится очень мало.

Исходя изъ только - что изложенного предположенія, мы можемъ вычислить, какова должна быть электромоторная сила тока, получаемаго при отведеніи отъ двухъ мѣстъ живой мышцы, находящихся въ различныхъ степеняхъ дѣятельности. Для этого намъ нужно только знать, во сколько разъ раздраженіе, resp. обмѣнъ, въ одномъ мѣстѣ больше, чѣмъ въ другомъ. Совпаденіе предвычисленныхъ такимъ образомъ результатовъ

съ данными непосредственного измѣренія будетъ служить достаточнымъ доказательствомъ справедливости развиваемой точки зреѣнія.

Прежде чѣмъ приступить къ математическому анализу электрическихъ явлений на живыхъ тканяхъ, необходимо имѣть въ виду, что концентрація всѣхъ растворимыхъ въ мышцѣ веществъ, а слѣдовательно и CO_3H_2 —весьма невелика; а потому электролиты должны быть вполнѣ диссоциированы, что весьма важно, потому что, какъ это мы видѣли раньше, только въ этомъ случаѣ количество свободныхъ іоновъ CO_3 и H будетъ пропорционально всему количеству CO_3H_2 .

Количество CO_3H_2 , какъ только-что замѣчено, очевидно пропорционально интенсивности раздраженія или, если такъ можно выразиться, „количество раздраженія“, которое приходится на данное мѣсто. Слѣдовательно, вся наша задача сводится на то, чтобы найти связь между степенью раздраженія данного мѣста и напряженіемъ въ немъ CO_3H_2 .

Первый законъ Германа. Электропоторная сила неповрежденной покойной мышцы.

Если мышца не повреждена и находится въ покое, то въ ней, разумѣется, все-таки совершается извѣстный, хотя и слабый, обмѣнъ веществъ, но, очевидно, что при этихъ условіяхъ всѣ части ея будутъ находиться въ одинаковой степени дѣятельности, слѣд. въ единицу времени будетъ вездѣ выдѣляться одинаковое количество CO_3H_2 . Электрическій токъ, какъ мы видѣли, происходитъ здѣсь на счетъ энергіи, освобождающейся при переходѣ іоновъ изъ болѣе концентрированного состоянія въ менѣе концентрированное. Такъ какъ въ этомъ случаѣ іоны распределены равномѣрно, то никакого движенія ихъ не будетъ, а потому не должно появиться и тока. Въ самомъ дѣлѣ, такъ какъ осмотическое давленіе вездѣ одинаково, то $p=p_1$, а слѣд.

$$E = 0,047 \log. \frac{p}{p_1} = 0,047 \log. 1 = 0.$$

Второй законъ Германа.

Только-что доказанное положеніе относительно отсутствія тока въ совершенно неповрежденной покоящейся мышцѣ можетъ быть названо первымъ закономъ Германа. Второй законъ, найденный имъ, гласитъ: при раздраженіи какого-нибудь раздражаемому мѣста живой ткани, оно становится отрицательнымъ по отношенію ко всякому другому нераздражаемому или менѣе раздражаемому мѣсту; слѣдовательно, при отведеніи получается входящій токъ (*einstiegende Strom*). Причина такого явленія вполнѣ понятна. Очевидно, что въ болѣе раздражаемомъ мѣстѣ выдѣляется больше $CO_3 H_2$; осмотическое давленіе іоновъ CO_3 и H будетъ, слѣдовательно, здѣсь болѣе, чѣмъ въ покойномъ или менѣе раздражаемомъ мѣстѣ. Такъ какъ скорость положительного іона H болѣе, чѣмъ отрицательного CO_3 , то появляющійся вслѣдствіе этой разности осмотическихъ давленій жидкостный токъ (*Flüssigkeitsstrom*) будетъ, какъ мы видѣли, имѣть такое же направленіе, какъ и движущіеся іоны, т. е. въ самой мышцѣ отъ болѣе раздражаемаго (съ болѣшимъ осмотическимъ давленіемъ) мѣста къ менѣе раздражаемому; въ цѣпи же—наоборотъ.

Рассмотримъ простѣйшій случай такого тока, когда одно отводимое мѣсто находится въ покоѣ, а другое раздражено *ad maxitum*. Для этого удобнѣе всего взять какой-нибудь мускуль съ параллельнымъ направленіемъ волоконъ, напр. *m. sartorius* лягушки; мыщцы, волокна которыхъ не удовлетворяютъ этому условію, какъ напр. *m. gastrocnemius*, представляютъ нѣкоторыя особенности, о которыхъ рѣчь впереди.

Если по возможности осторожно вырѣзать эту мышцу и отвести токъ отъ средины ея продольной поверхности (экватора) и отъ средины поперечного разрѣза, сдѣланного перпендикулярно къ оси мускула, то очевидно, что послѣднее мѣсто непосредственно послѣ нанесенія поперечного разрѣза будетъ находиться въ максимальной степени раздраженія, resp. дѣятельности, а продольную поверхность можно рассматривать,

какъ находящуюся въ покой. Чтобы имѣть возможность вычислить электровозбудительную силу появляющуюся при этомъ тока, нужно только знать напряженіе CO_3H_2 въ обѣихъ отводимыхъ точкахъ.

Если принять, основываясь на опыта Германа (L. Hermann. Untersuch. über d. Stoffwechsel d. Muskeln u. s. w. 1867. SS. 125 и 126. Опытъ 27-ой), что количество выдѣляемой CO_2 , а, слѣдовательно, и образованіе CO_3H_2 , при тетанинусѣ мышцы въ 6,5 разъ больше, чѣмъ при покойномъ состояніи, то можно положить въ формулѣ: $P/p_1 = 6,5$, а потому электровозбудительная сила: $E = 0,047 \cdot \log 6,5 = 0,047 \cdot 0,81 = 0,038 v.$

Измѣренія (болѣе 30), произведенныя надъ sartorius'омъ дали въ среднемъ 0,043 вольта; maximum 0,050 (одинъ разъ), minimum 0,035 (два раза). Такимъ образомъ разница между теоретически вычисленной величиной и дѣйствительно найденной не превосходитъ 0,005 *v.*, т. е. 11% всей величины. Во всякомъ случаѣ отсюда слѣдуетъ заключить, что отношеніе P/p_1 въ дѣйствительности больше, чѣмъ слѣдуетъ изъ опыта Германа. Весьма вѣроятно, что раздраженіе при нанесеніи поперечнаго разрѣза дѣйствуетъ гораздо сильнѣе, чѣмъ простое тетанизированіе. О другой причинѣ, которая вліяетъ несомнѣнно на увеличеніе противъ теоріи электромоторной силы тока при отведеніи отъ экватора и центра поперечнаго разрѣза, будетъ упомянуто ниже.

Что касается до слабыхъ токовъ при отведеніи отъ точекъ естественной продольной поверхности мускула, находящихся на различныхъ разстояніяхъ отъ поперечнаго разрѣза, то они, какъ это уже показалъ Германъ, объясняются постепеннымъ ослабленіемъ раздражающаго дѣйствія поперечнаго разрѣза по направленію къ экватору. Вообще же длина остающейся отрѣзка мышцы между поперечнымъ разрѣзомъ и экваторомъ почти не вліяетъ на электровозбудительную силу тока, получающуюся при отведеніи съ этихъ двухъ мѣстъ: можно сдѣлать мышцѣ одинъ за другимъ нѣсколько послѣдовательныхъ

поперечныхъ разрѣзовъ, и всякий новый будетъ давать приблизительно такую же электромоторную силу, какъ и предыдущій.

Этотъ фактъ, равно какъ и тотъ, что электромоторная сила сразу сильно падаетъ при перенесеніи электрода съ поверхности искусственнаго поперечнаго разрѣза на какую-нибудь точку естественной продольной поверхности, даже если эта точка находится у самаго края поперечнаго разрѣза, показываютъ, что максимальное раздражающее дѣйствіе поперечнаго разрѣза, resp. тетаническое состояніе мышечнаго вещества, не распространяется глубоко, и что остаточная часть мышцы находится въ относительномъ покой. Если же кусокъ мышцы уже слишкомъ малъ, то въ такомъ случаѣ электромоторная сила можетъ уменьшиться вслѣдствіе того, что раздраженіе распространится по всей мышцѣ и вызоветъ такъ наз. отрицательное колебаніе тока покоя.

Понятно, что это внезапное уменьшение электромоторной силы тока при общемъ раздраженіи мышцы, непосредственному или съ нерва, которое Дю-Буа Реймондъ называлъ *отрицательнымъ колебаниемъ*, послѣ всего сказанного не представляетъ ничего труднаго для объясненія: очевидно, что при такомъ раздраженіи всѣ части мышцы приходятъ въ болѣе или менѣе равномѣрное раздраженіе, а слѣдовательно количество вырабатываемой CO_3H_2 въ обоихъ отводимыхъ мѣстахъ сравнивается, и отношеніе $P_{/p_1}$ становится менѣе.