

О примѣненіи теоріи диссоціаціи растворовъ электролитовъ Арреніуса къ электрофизиологіи.

В. Чаговца.

(Окончаніе).

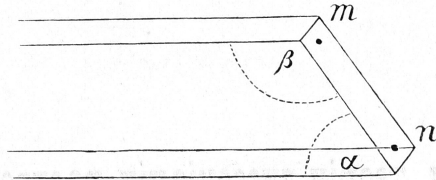
Токи наклоненія.

Извѣстно, что если сдѣлать поперечный разрѣзь мышцы подъ прямымъ угломъ къ ея оси, то точки, находящіяся на равномъ разстояніи и симметричныя относительно центра поверхности разрѣза, будутъ обладать одинаковыми потенциалами, а потому при отведеніи отъ этихъ мѣстъ никакого тока мы не получимъ; если же разрѣзь производится подъ болѣе или менѣе острымъ угломъ, то при отведеніи двухъ симметричныхъ точекъ такого поперечнаго разрѣза, изъ которыхъ одна находится ближе къ тупому, а другая къ острому углу, токъ получается, причемъ оказывается, что мѣсто, лежащее у тупого угла, всегда положительно по отношенію къ лежащему у остраго. Такіе токи называются токами наклоненія.

Для теоретическаго разсмотрѣнія этихъ токовъ вообразимъ, что имѣемъ дѣло съ совершенно правильнымъ мускуломъ,

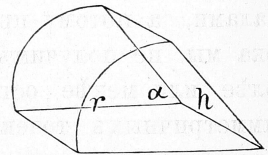
имѣющимъ форму параллелипипеда или мясистой ленты, одинаковой ширины и толщины на всемъ протяженіи (фиг. 1);

Фиг. 1.



сдѣлаемъ поперечный разрѣзъ подѣ угломъ α и отведемъ токъ отъ двухъ точекъ m и n , лежащихъ на поперечномъ срѣзѣ у вершинъ острого и тупого угловъ. Электромоторная сила тока будетъ въ нашемъ случаѣ зависѣть отъ разницы осмотическихъ давленій іоновъ CO_3 и H въ двухъ отводимыхъ точкахъ, а осмотическія давленія, очевидно, прямо пропорціональны количеству CO_3H_2 , которое приходится на единицу объема въ томъ и другомъ изъ отводимыхъ мѣстъ. Чтобы вычислить, сколько будетъ приходиться CO_3H_2 на одинъ и тотъ же объемъ въ точкахъ m и n , опишемъ изъ вершинъ угловъ α и β двѣ дуги однимъ и тѣмъ же радіусомъ r . Эти двѣ дуги отдѣляютъ отъ нашего параллелипипеда двѣ фигуры, представляющія изъ себя части цилиндровъ, оси которыхъ совпадаютъ съ ребрами параллелипипеда, и высоты которыхъ такимъ образомъ равны (фиг. 2). Объемъ такой части цилиндра = площади основанія на высоту; основаніе будетъ секторъ круга, котораго радіусъ r , а уголъ сектора α° .

Фиг. 2.



Слѣд. объемъ всей фигуры $v = \frac{\pi r^2 \alpha}{260} \cdot h$.

Точно также найдемъ, что объемъ части цилиндра у угла β будетъ $v_1 = \frac{\pi r^2 \beta}{360} \cdot h$.

Что касается до „количества раздраженія“, а слѣд. и CO_3H_2 , которое будетъ приходиться на каждый изъ этихъ цилиндрическихъ отрѣзковъ, то раздраженіе, исходящее отъ естественнаго продольнаго разрѣза, можно совершенно игнорировать, вслѣдствіе его чрезвычайной малости сравнительно съ раздраженіемъ, исходящимъ отъ поперечнаго разрѣза, а такъ какъ, съ другой стороны, вслѣдствіе равенства радіусовъ r , которыми мы описывали дуги изъ вершинъ угловъ α и β , величина площади поперечнаго разрѣза, приходящейся на долю каждаго цилиндрическаго отрѣзка, будетъ одинакова, то можно сказать, что „количество раздраженія“ или другими словами количество мышечнаго вещества, раздраженнаго ad maximum, будетъ въ обоихъ отрѣзкахъ одинаково, а потому и общее количество CO_3H_2 будетъ и въ томъ, и въ другомъ мѣстѣ одинаково, но въ первомъ отрѣзкѣ (отъ остраго угла) объемъ меньше, а потому, очевидно, на единицу объема здѣсь будетъ приходиться CO_3H_2 больше, т. е. напряженіе гесп. осмотическое давленіе іоновъ CO_3 и H здѣсь будетъ больше, и именно во столько разъ больше, во сколько объемъ отрѣзка меньше, т. е. обратно пропорціонально объемамъ этихъ отрѣзковъ.

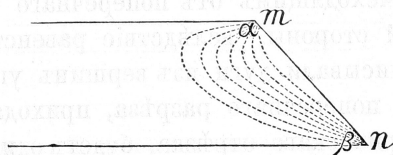
$$p/p_1 = v_1/v = \frac{\pi r^2 \beta}{360} \cdot h : \frac{\pi r^2 \alpha}{360} \cdot h = \beta/\alpha$$

Къ такому же самому результату придемъ мы при сравненіи распредѣленія силовыхъ линій у вершинъ тупого и остраго угловъ. Съ точки зрѣнія теоріи Арреніуса, такъ наз. силовыя линіи, или петли тока, очевидно, представляютъ изъ себя не что иное, какъ пути, по которымъ движутся іоны отъ одного полюса къ другому (фиг. 3).

Предположимъ, что у насъ отведенъ токъ отъ точекъ m и n , лежащихъ на поверхности поперечнаго разрѣза у самой

вершины угловъ α и β . Такъ какъ поверхность поперечнаго разрѣза совершенно симметрична и одинакова у вершинъ обоихъ угловъ, то количество CO_3H_2 , развиваемой въ томъ и другомъ мѣстѣ, тоже одинаково, но у вершины тупого угла ионамъ представляется больше пространства, уголъ разхожденія силовыхъ линій здѣсь гораздо больше, слѣд. скученность и взаимное отталкиваніе ионовъ, т. е. осмотическое давленіе, меньше,

Фиг. 3.



и при томъ во столько разъ, во сколько уголъ β больше угла α , т. е.

$$P/p_1 = \beta/\alpha$$

При только-что приведенномъ раздраженіи, мы предполагали, что силовыя линіи выходятъ прямо изъ вершинъ угловъ, т. е. другими словами, что отводимыя точки лежатъ возможно ближе къ этимъ вершинамъ. При нахожденіи же отношенія P/p_1 по первому способу, предполагалось, что образовавшаяся CO_3H_2 распредѣляется по всему цилиндрическому отрѣзку равномерно, а это въ дѣйствительности будетъ имѣть мѣсто только тогда, когда радіусъ цилиндрическихъ отрѣзковъ весьма малъ, т. е. опять-таки когда отводимыя мѣста находятся по возможности близко къ вершинамъ соответствующихъ угловъ.

При такомъ отведеніи мы получимъ максимальный токъ наклоненія, электромоторную силу котораго такимъ образомъ не трудно вычислить. Отношеніе осмотическихъ давленій, какъ это только-что было выведено, $P/p_1 = \beta/\alpha$, при чемъ β тупой, а α острый уголъ. Слѣд. электромоторная сила

$$E = 0,047 \log. \beta/\alpha \text{ volt.}$$

Такъ какъ осмотическое давленіе у остраго угла больше, чѣмъ у тупого, то въ мышцѣ токъ будетъ идти отъ остраго къ тупому углу, а въ цѣпи, слѣдовательно, наоборотъ, что и наблюдается въ дѣйствительности.

Если мышца съ параллельнымъ ходомъ волоконъ, то $\beta = 180^\circ - \alpha$, откуда

$$E = 0,047 \log \frac{180 - \alpha}{\alpha} \text{ volt.}$$

Если, напр., проведемъ поперечный разрѣзъ подъ угломъ $\alpha = 45^\circ$, то

$$E = 0,047 \log \frac{135^\circ}{45^\circ} = 0,047 \log 3 = 0,047 + 0,477 = 0,024 \text{ вольта.}$$

Если $\alpha = 30^\circ$, то $E = 0,047 \log 5 = 0,047 + 0,699 = 0,033 \text{ вольта.}$

При $\alpha = 60^\circ$, $E = 0,047 \log 2 = 0,047 + 0,301 = 0,014 \text{ вольта.}$

Такимъ образомъ, чѣмъ меньше уголъ, т. е. чѣмъ наклоннѣе проведенъ разрѣзъ, тѣмъ больше электромоторная сила.

Если $\alpha = 90^\circ$, то $E = 0,047 \log 1 = 0$, т. е. если разрѣзъ проведенъ подъ прямымъ угломъ къ оси мышцы, то при отведеніи отъ вершинъ угловъ никакого тока не получится, что и есть въ дѣйствительности; въ этомъ случаѣ напряженіе іоновъ будетъ, разумѣется, вездѣ въ симметричныхъ мѣстахъ одинаково. Чтобы провѣрить эти цифры на опытѣ, необходимо брать мышцу, возможно больше похожую на правильный параллелипипедъ или ленту одинаковой толщины и ширины на всемъ протяженіи. Этому условію удовлетворяетъ хорошо внутренняя прямая мышца бедра лягушки (*m. rectus internus*); но можно взять и другія мышцы, напр., икроножную, при чемъ разрѣзъ нужно дѣлать тамъ, гдѣ волокна идутъ болѣе параллельно; для *m. gastrocnemii* это придется, слѣдовательно, въ наиболѣе мясистой его части, недалеко отъ мускульнаго экватора. Что касается до *sartorius*'а, то хотя по своему строенію онъ какъ нельзя лучше подходитъ къ нашимъ требованіямъ, но онъ настолько тонокъ и узокъ, что, при отведеніи съ двухъ точекъ

поперечнаго разрѣза, невозможно избѣжать происходящаго въ слѣдствіе близости отводимыхъ мѣстъ самовыравниванія потенциаловъ при помощи индифферентныхъ оболочекъ и т. п. Поэтому для портняжной мышцы получаются нѣсколько меньшія цифры, чѣмъ для другихъ.

Вотъ результаты измѣреній, полученные на различныхъ мышцахъ. Въ таблицѣ указаны среднее, maximum и minimum найденныхъ чиселъ.

Разрѣзъ дѣлался острымъ скальпелемъ; предварительно расправляли мышцу надлежащимъ образомъ на пробковой дощечкѣ.

Въ этихъ, равно какъ и во всѣхъ другихъ опытахъ, упоминаемыхъ въ настоящей работѣ, измѣреніе электромоторной силы производилось по способу компенсаціи, при чемъ эталономъ служилъ элементъ Даніеля (насыщ. растворъ мѣднаго купороса и 20% $NaCl$), электромоторная сила котораго равна 1,06 V., а потомъ уже полученные величины перечислены на вольты.

$\alpha^{\circ} =$	60°			45°			30°		
Названіе мышцы.	Средн.	Max.	Min.	Средн.	Max.	Min.	Средн.	Max.	Min.
Rectus internus . .	0,012	0,013	0,010	0,021	0,024	0,017	0,035	0,038	0,031
Gastrocnemius . .	0,013	0,014	0,011	0,022	0,023	0,018	0,035	0,037	0,032
Triceps . .	0,013	0,014	0,012	0,024	0,026	0,018	0,037	0,041	0,033
Sartorius . .	0,011	0,013	0,009	0,018	0,020	0,015	0,029	0,031	0,025
Среднее для всѣхъ	0,012			0,021			0,034		
Вычислен. величина	0,014			0,022			0,033		
Разность . .	-0,002			-0,001			+0,001		

Такимъ образомъ наблюденія надъ токами наклоненія окончательно доказываютъ, что то мѣсто, гдѣ напряженіе CO_3H_2 больше, отрицательно по отношенію къ другимъ. Съ этой точки зрѣнія легко можно объяснить нѣкоторыя явленія, которыя приходится наблюдать на поперечныхъ разрѣзахъ мышцъ. Извѣстно, что если поперечный разрѣзъ слѣланъ перпендикулярно къ оси мышцы, то при отведеніи симметричныхъ точекъ этого разрѣза никакого тока не получается, но если одинъ электродъ положить на мѣсто болѣе близкое къ оси мышцы, а другой у периферіи поперечнаго разрѣза, то получается токъ, при чемъ мѣсто, лежащее ближе къ оси, оказывается всегда отрицательнымъ по отношенію къ болѣе удаленному. Другими словами, напряженіе іоновъ у оси будетъ больше. Это и понятно, такъ какъ по направленію къ периферіи въ мышцѣ увеличивается содержаніе между мышечными волокнами соединительной ткани, а собственно мышечныхъ элементовъ меньше, слѣд. при одной и той же поверхности разрѣза у оси будетъ задѣто больше мышечныхъ элементовъ, а потому производство CO_3H_2 здѣсь будетъ значительнѣе, чѣмъ у периферіи. Эта же самая причина должна играть извѣстную роль и въ указанномъ выше нѣкоторомъ увеличеніи противъ теоріи электромоторной силы при отведеніи отъ середины поверхности искусственнаго перпендикулярнаго сѣченія и отъ экватора, такъ какъ на экваторѣ электродъ прикладывается къ естественной продольной поверхности мышцы, гдѣ мышечныхъ элементовъ, а слѣд. и количество CO_3H_2 меньше. Вслѣдствіе этого разница между напряженіемъ CO_3H_2 у экватора и у центра поперечнаго разрѣза больше, чѣмъ это принималось нами при опредѣленіи отношеній осмотическихъ давленій, $P/p_1 = 6,5$, на основаніи опыта Германа, гдѣ мы считали, что вообще въ каждой точкѣ мышцы равномѣрно при тетанусѣ вырабатывается въ 6,5 больше CO_3H_2 , чѣмъ при покоѣ. Дѣйствительно, если отрицательный электродъ прикладывать не къ центру поверхности поперечнаго разрѣза, а ближе къ периферіи, въ то время когда положительный находится на преж-

немъ мѣстѣ у экватора, то электромоторная сила тока будетъ меньше. Но точныя числовыя измѣренія при такой постановкѣ опыта затруднительны съ технической стороны, потому что необходимо абсолютно вѣрный поперечный разрѣзъ, перпендикулярный къ оси мышцы; съ другой стороны при отведеніи точекъ, близкихъ къ границѣ естественной продольной поверхности, не возможно избѣжать самовыравниванія потенциаловъ при помощи побочныхъ замыканій смачивающей жидкостью и проч.

Гальваническія явленія на неправильно построенныхъ мышцахъ (m. gastrocnemius).

Извѣстно, что если взять икроножную или трехглавую мышцу лягушки, вообще такую, которая постепенно суживается по направленію къ сухожильному концу, то, при отведеніи тока отъ экватора и сухожильнаго конца волоконъ, оказывается, что всякое мѣсто тѣмъ болѣе положительно, чѣмъ ближе оно къ экватору.

Дю-Буа Реймондъ объясняетъ это явленіе тѣмъ, что концы мышечныхъ волоконъ, т. наз. естественное поперечное сѣченіе, относится такъ же отрицательно къ продольной поверхности, какъ и искусственное поперечное сѣченіе. Съ точки зрѣнія теоріи Дю-Буа Реймонда такое объясненіе вполне удовлетворительно.

Что же касается Германа, то онъ этотъ токъ считаетъ токомъ наклоненія (Л. Германъ. Руков. къ физиологіи. I, 1. Стр. 295). Такимъ образомъ естественная поверхность мышцы, по мѣрѣ приближенія къ сухожилию, уподобляется наклонному поперечному сѣченію, становящемуся все болѣе отрицательнымъ по направленію къ острому углу, гдѣ отрицательность достигаетъ maximum'a.

Мы видѣли уже, какъ можно объяснить токи наклоненія при помощи электрохимической теоріи Аррениуса. Нетрудно подобнымъ же образомъ объяснить и токъ икроножной мышцы.

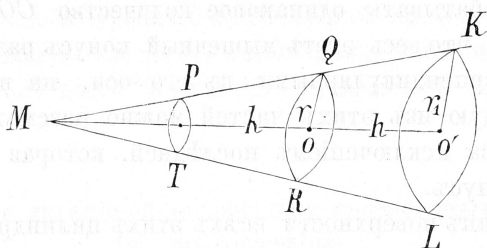
M. gastrocnemius лягушки имѣетъ видъ не вполне правильнаго конуса, вершина котораго примыкаетъ къ зеркальцу Ахиллова сухожилія. Очевидно, что если на всей поверхности такой мышцы дѣйствуетъ во всѣхъ точкахъ равномерное раздраженіе, то каждый элементъ поверхности въ одно и то же время будетъ вырабатывать одинаковое количество CO_3H_2 . Вообразимъ теперь, что весь этотъ мышечный конусъ раздѣленъ плоскостями, перпендикулярными къ его оси, на весьма малыя части; каждую изъ этихъ частей можно разсматривать, какъ цилиндръ, за исключеніемъ послѣдней, которая будетъ представлять конусъ.

Такъ какъ поверхности всѣхъ этихъ цилиндровъ, по мѣрѣ приближенія къ сухожилію (т. е. къ вершинѣ мышечнаго конуса), будутъ уменьшаться пропорціонально квадрату разстоянія отъ него, а объемы ихъ пропорціонально кубу этого разстоянія, то очевидно, что на каждый элементъ поверхности будетъ приходиться тѣмъ меньше объема, чѣмъ ближе онъ къ сухожилію. Такъ какъ, съ другой стороны, каждый элементъ поверхности, при равномерномъ раздраженіи извѣдъ, вырабатываетъ одинаковое количество CO_3H_2 , то, по мѣрѣ приближенія къ сухожилію, объемъ, въ которомъ распредѣляется выдѣленная такимъ образомъ CO_3H_2 , будетъ уменьшаться, а слѣд. напряженіе или осмотическое давленіе CO_3H_2 увеличиваться. А потому при отведеніи отъ двухъ мѣстъ, находящихся на разныхъ разстояніяхъ отъ сухожилія, токъ будетъ итти въ мышцѣ отъ болѣе близкаго къ сухожилію мѣста (съ большей концентраціей іоновъ CO_3 и H) къ болѣе удаленному; во внѣшней цѣпи, слѣдовательно, наоборотъ. Такимъ образомъ, чѣмъ ближе отводимое мѣсто къ сухожилію, тѣмъ болѣе оно будетъ отрицательно.

Чтобы пояснить все это числовыми величинами, представимъ себѣ конусъ (фиг. 4.), раздѣленный равноотстоящими другъ отъ друга плоскостями, параллельными его основанію, и слѣд. перпендикулярными къ оси, на части, которыя такимъ образомъ будутъ, за исключеніемъ послѣдней, представлять

усѣченные конусы; но если ограничивающія ихъ плоскости находятся весьма близко одна отъ другой, напр. на разстояніи 1 мм., то безъ ошибки можно разсматривать ихъ, какъ

Фиг. 4.



цилиндры, высота которыхъ и равна въ такомъ случаѣ 1 мм., а радиусъ основанія тѣмъ больше, чѣмъ дальше находится разсматриваемый цилиндръ отъ вершины конуса.

Не трудно найти соотношенія между поверхностью и объемомъ каждаго изъ этихъ цилиндровъ. Возьмемъ, напр., усѣченный конусъ $FQRT$ и будемъ разсматривать его, какъ цилиндръ, котораго высота $=h$, а радиусъ основанія $=r$. Если уголъ FMO , который образуетъ боковая поверхность нашего конуса съ его осью, обозначимъ черезъ α , а разстояніе основанія разсматриваемаго цилиндра отъ вершины конуса MO черезъ H , то $r = Htg\alpha$. А потому искомая поверхность цилиндра: $S = 2\pi r h = 2\pi Htg\alpha h$, а объемъ его: $V = \pi r^2 h = \pi H^2 tg^2 \alpha h$.

Точно также для другого цилиндра, $OKLR$, находящагося отъ вершины на разстояніи $MO_1 = H_1$, радиусъ основанія котораго r_1 , а высота h_1 , найдемъ:

$$S_1 = 2\pi r_1 h_1 = 2\pi H_1 tg\alpha h_1$$

$$V_1 = \pi r_1^2 h_1 = \pi H_1^2 tg^2 \alpha h_1$$

Если мы раздѣлимъ S на V , и S_1 на V_1 , то частныя $S/V = 2/Htg\alpha$, $S_1/V_1 = 2/H_1tg\alpha$, очевидно, будутъ выражать, сколько

единицъ поверхности приходится на каждую единицу объема въ томъ и другомъ цилиндрическомъ отрѣзкѣ мышцы. А такъ какъ единица поверхности, при равномерномъ внѣшнемъ раздраженіи, вездѣ вырабатываетъ одинаковое количество CO_3H_2 , то напряженіе или осмотическое давленіе іоновъ CO_3 и H въ различныхъ цилиндрахъ будетъ тѣмъ больше, чѣмъ больше поверхности приходится на каждую единицу объема; другими словами, осмотическія давленія CO_3H_2 въ томъ и другомъ мѣстѣ пропорціональны частнымъ S/V и S^1/V_1 , или:

$$P/P_1 = S/V : S^1/V_1 = {}^2/H \operatorname{tg} \alpha : {}^2/H_1 \operatorname{tg} \alpha = \frac{H}{H_1}$$

Такимъ образомъ осмотическія давленія іоновъ CO_3 и H въ разныхъ точкахъ мышечнаго конуса *m. gastrocnemii* обратно пропорціональны разстояніямъ этихъ точекъ отъ вершины конуса, гесп. сухожилія мышцы; и такъ какъ токъ всегда будетъ итти въ самой мышцѣ отъ мѣста съ большимъ осмотическимъ давленіемъ, то слѣд. всякое мѣсто, находящееся ближе къ сухожилію, будетъ отрицательно по отношенію къ болѣе отдаленному отъ сухожилія и болѣе близкому къ экватору.

Для того, чтобы вычислить, какова должна быть электро-моторная сила тока, получающагося при отведеніи отъ двухъ различныхъ точекъ *m. gastrocnemii*, достаточно такимъ образомъ только знать разстоянія этихъ точекъ отъ Ахиллова сухожилія. Тогда въ уравн. $E = 0,047 \log. P/P_1$ нужно только отношеніе P/P_1 замѣнить отношеніемъ $\frac{H_1}{H}$, гдѣ H и H_1 эти разстоянія.

Отсюда $E = 0,047 \log. H_1/H$ Volt.

Потому, если одинъ электродъ поставить на экваторъ (въ среднемъ около 20 mm. отъ Ахиллова сухожилія), а другой на разстояніи 1 mm. отъ сухожилія, то $H = 1$, а $H_1 = 20$, и

$$E = 0,047 \log. 20 = 0,061 \text{ вольта.}$$

Разсужденіе подобнаго рода приложимо ко всѣмъ мыш-

цямъ, которыя конусообразно суживаются по мѣрѣ приближенія къ сухожилию.

Кромѣ того, этимъ же способомъ легко объяснить замѣчательное явленіе, наблюдаемое при вытягиваніи какого-нибудь мѣста на поверхности мышцы въ конусъ; по мѣрѣ вытягиванія въ конусъ отрицательность отводимаго мѣста увеличивается. „Если, напр., при помощи двухъ неполяризующихся электродовъ съ глиною соединить точку экватора и центръ одного изъ поперечныхъ сръззовъ какого-либо прямого мышечнаго цилиндра съ гальванометромъ и затѣмъ, получивъ извѣстное постоянное отклоненіе магнита, осторожно отодвигать электродъ, касающійся поперечнаго сръза такъ, чтобы этотъ послѣдній вслѣдствіе прилипанія его центра къ электроду вытягивался въ конусъ, то замѣчается значительное усиленіе отклоненія магнита (т. е. отрицательность поперечнаго сръза увеличивается); при обратномъ движеніи электрода и, особенно, при вдавленіи его въ поперечный сръзъ, наоборотъ, возвращеніе магнита въ первоначальное положеніе и даже дальнѣйшее движеніе къ нулю.“ (С. И. Чирьевъ. Физиологія человѣка, стр. 103. Кіевъ 1888). Очевидно, что при вытягиваніи въ конусъ должно измѣняться отношеніе между раздражаемой поверхностью, гдѣ вырабатывается CO_2, H_2 , и объемомъ, въ которомъ она распредѣляется; чѣмъ больше вытянуть конусъ, тѣмъ больше поверхности приходится въ немъ на каждую единицу объема, а слѣд. тѣмъ болѣе осмотическое давленіе въ этомъ мѣстѣ, и тѣмъ болѣе оно отрицательно. Подобно тому какъ это мы видѣли при токаxъ наклоненія у вершины остраго угла, такъ и здѣсь силовыя линіи тока будутъ сближаться по мѣрѣ вытягиванія конуса; при вдавливаніи же уголъ расхожденія силовыхъ линій, наоборотъ, становится больше, и мѣсто дѣлается болѣе положительнымъ.

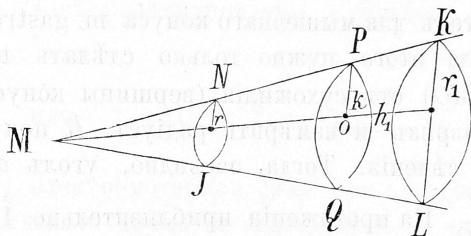
Можно употребить еще одинъ приемъ для вычисленія силы тока при отведеніи отъ экватора и сухожильнаго конца икроножной мышцы.

Мы видѣли, что не трудно найти отношеніе P/p_1 осмоти-

ческихъ давленій въ двухъ мѣстахъ мышцы, если намъ известны отношенія, существующія между величиной поверхности и объема мышцы въ этихъ мѣстахъ. Эти послѣднія отношенія легко найти слѣдующимъ образомъ.

Если мы проведемъ черезъ экваторъ *m. gastrocnemii* разрѣзь, перпендикулярный оси мышечнаго конуса (фиг. 5.), то въ сѣченіи получимъ почти правильный кругъ, діаметръ кото-

Фиг. 5.



раго *KL* при непосредственномъ измѣреніи оказывается въ среднемъ 6 мм, а слѣд. радіусъ $r_1 = 3$ мм. Если теперь представить себѣ цилиндрической отрѣзокъ мышцы *PKL* между двумя плоскостями, проведенными перпендикулярно къ оси въ этомъ мѣстѣ, на близкомъ разстояніи h_1 одна отъ другой, то поверхность этого цилиндра $S_1 = 2\pi r_1 h_1$, а объемъ $V_1 = \pi r_1^2 h_1$; такъ какъ $r = 3$ мм, то $S_1 = 2\pi 3 h_1 = 6\pi h_1$, а $V_1 = \pi 3^2 h_1 = 9\pi h_1$.

Слѣдовательно отношеніе поверхности къ объему $\frac{S_1}{V_1} = \frac{6\pi h}{9\pi h} = \frac{2}{3}$.

Отрѣзокъ *JMN* у сухожильнаго края мышцы, гдѣ находится второй электродъ, очевидно, представляетъ конусъ. Если мы заостримъ глиняный электродъ такъ, чтобы діаметръ его наконечника былъ равенъ определенной и по возможности меньшей величинѣ, напр. 1 мм., и плотно приложимъ его къ поверхности мышцы такъ, чтобы отводимое мѣсто простиралось какъ разъ на 1 мм. отъ ея сухожильнаго края, то распредѣленіе CO_2H_2 на такомъ небольшомъ участіи можно признать

равномѣрнымъ, и потому намъ остается только узнать отношеніе между поверхностью и объемомъ разсматриваемаго конуса. Такъ какъ образующая линія l этого конуса будетъ, по предыдущему, равна 1 мм., то для того, чтобы имѣть возможность вычислить поверхность и объемъ его, нужно имѣть еще одну данную. Радиуса основанія непосредственнымъ образомъ измѣрить въ этомъ случаѣ нельзя вслѣдствіе его малости, поэтому удобнѣе найти уголъ у вершины конуса между его осью и образующею линіею, т. е. уголъ $NMO = \alpha$.

Этотъ уголъ для мышечнаго конуса *m. gastrocnemii* найти нетрудно. Для этого нужно только сдѣлать на извѣстномъ разстояніи (MO) отъ сухожилія (вершины конуса) перпендикулярный разрѣзъ и измѣрить радиусъ R полученнаго при этомъ круга сѣченія. Тогда, очевидно, уголъ α найдется по формулѣ: $\frac{R}{MO}$. На протяженіи приблизительно 1 сант. отъ сухожилія икроножная мышца лягушки представляетъ почти

правильный конусъ; если сдѣлать разрѣзъ на такомъ разстояніи, то радиусъ R , измѣренный непосредственно, оказывается въ среднемъ $R = 2,5$ мм., при чемъ, слѣдовательно, $MO = 10$ мм. А потому $l g \alpha = \frac{R}{MO} = \frac{2,5}{10} = \frac{1}{4}$, отсюда $\alpha = 14^\circ$. Теперь не-

трудно найти поверхность и объемъ разсматриваемаго маленькаго конуса въ 1 мм. длины, находящагося на сухожильномъ концѣ *m. gastrocnemii*. Поверхность его $S = \pi r l$, гдѣ l образующая, а r радиусъ основанія конуса, а такъ какъ $r = l S n \alpha$, то $S = \pi l^2 S n \alpha$.

Объемъ же $V = \frac{\pi r^2 h}{3}$, при $r = l S n \alpha$, и $h = l \cos \alpha$,

$$V = \frac{\pi l^2 S n^2 \alpha l \cos \alpha}{3} = \frac{\pi l^3 S n^2 \alpha \cos \alpha}{3}$$

А слѣд. отношеніе поверхности къ объему

$$s/v = \pi l^2 S n \alpha : \frac{\pi l^3 S n^2 \alpha \cos \alpha}{3} = \frac{3}{l S n \alpha \cos \alpha}$$

или, такъ какъ $l=1$ мм., а $\alpha=14^\circ$, найдемъ

$$s/v = \frac{3}{\text{Sn } 14^\circ \cdot \text{Cos } 14^\circ} = 12,8.$$

Такимъ образомъ оказывается, что на экваторѣ отноше-
ніе поверхности къ объему $s^1/v_1 = 2/3$, а у Ахиллова сухожилія
то же отношеііе $s/v = 12,8$. Мы видѣли выше, что, зная эти
отношеііа, нетрудно найти отношеііе осмотическихъ давленій
іоновъ CO_3 и H въ разсматриваемыхъ точкахъ по пропорціи
 $p/p_1 = s/v : s^1/v_1$,

$$\text{или } p/p_1 = 12,8 : 2/3 = 19,2.$$

А потому электромоторная сила при отведеніи отъ эква-
тора и сухожильнаго конца *m. gastrocnemii*

$$E = 0,047 \log 19,2 = 0,060 \text{ вольта.}$$

Это вполне совпадаетъ съ величиной, найденной по пер-
вому способу.

Изъ многочисленныхъ измѣреній, произведенныхъ мною,
получилось въ среднемъ

$$E = 0,065 \text{ V.}$$

По выведенной выше формулѣ $p/p_1 = H_1/H$, т. е. что
осмотическія давленія обратно пропорціональны разстояніямъ
отъ вершины мышечнаго конуса, можно вычислить электро-
возбудительную силу для отведенія отъ какихъ угодно двухъ
точекъ *m. gastrocnemii*. Напримѣръ, если одинъ электродъ
находится у сухожилія ($H=1$ мм.), а другой на срединѣ
между экваторомъ и сухожиліемъ ($H=10$ мм.), то для элект-
ромоторной силы получимъ: $E = 0,047 \log 10 = 0,047 \text{ volt.}$

На самомъ дѣлѣ въ среднемъ получается около $0,045 \text{ V.}$

Если $H=10$ мм., а $H_1=20$ мм., т. е. если одинъ электродъ находится на экваторѣ, а другой на срединѣ между экваторомъ и сухожильнымъ концомъ, то $E=0,014$ V., и т. д. Полученныя такимъ образомъ цифры весьма близки къ дѣйствительности.

Электромоторныя явленія на нервахъ.

На предыдущихъ страницахъ была сдѣлана попытка объяснить съ точки зрѣнія электрохимической теоріи рядъ электрическихъ явленій, наблюдаемыхъ на мышцахъ животныхъ. Разбору подверглись только самыя важныя и изученныя явленія этого рода, при томъ касающіяся только такъ наз. токовъ покоя; цѣлый рядъ другихъ электрическихъ явленій, обнаруживаемыхъ мышечнымъ веществомъ при наличности различныхъ внѣшнихъ и внутреннихъ причинъ, нарушающихъ это покойное состояніе, остались совершенно въ сторонѣ.

Впрочемъ, ознакомившись съ тѣмъ способомъ объясненія, какой даетъ электрохимическая теорія вышеразсмотрѣннымъ явленіямъ покойнаго тока, весьма легко понять, какъ можно объяснить съ ея помощью всѣ другія проявленія мышечнаго тока. Здѣсь можно ограничиться токами покоя еще и потому, что именно примѣнимость этой теоріи къ токамъ покоя выступаетъ съ особой ясностью, благодаря тому обстоятельству, что результаты могутъ быть повѣрены тутъ не только качественнымъ, но и количественнымъ образомъ, черезъ сравненіе предвычисленныхъ цифръ съ данными опытнаго измѣренія.

Всѣ до сихъ поръ предложенныя теоріи для объясненія электрическихъ явленій на живыхъ тканяхъ всегда принимали одинъ и тотъ же источникъ электричества для всѣхъ тканей: мышцъ, нервовъ, железъ и т. д., поэтому естественнымъ является вопросъ, можно ли примѣнить электрохимическую теорію также для объясненія электрическихъ явленій на другихъ тканяхъ, кромѣ мышечной, напр. на нервахъ.

Конечно, на нервѣ производство такихъ точныхъ измѣреній электрической силы, какъ на мышцахъ, встрѣчаетъ весьма сильныя затрудненія, поэтому приходится прибѣгать здѣсь къ инымъ, чѣмъ для мышцъ, косвеннымъ способамъ доказательства. Мы рассмотримъ только слѣдующія три ряда явленій, которыя ни одна изъ предложенныхъ до сихъ поръ электрофизиологическихъ теорій даже не пыталась объяснить рационально и которыя однако не встрѣчаютъ сколько нибудь серьезнаго затрудненія при объясненіи съ точки зрѣнія электрохимической теоріи, а потому и могутъ служить непрямымъ доказательствомъ ея справедливости:

- 1) Законъ раздраженія Пфлюгера.
- 2) Невозбудимость нерва прерывистымъ токамъ со слишкомъ большимъ числомъ колебаній и
- 3) Психофизическій законъ Веберъ-Фехнера. Первымъ двумъ законамъ подчиняются въ большей или меньшей степени и мышцы, третій составляетъ специфическое свойство нервной ткани.

Законъ раздражимости Пфлюгера.

Хотя до сихъ поръ мы не имѣемъ почти никакихъ свѣдѣній относительно того процесса, который совершается въ нервѣ при его раздраженіи, но большинство физиологовъ представляютъ себѣ дѣло такимъ образомъ, что для приведенія извѣстнаго участка нерва въ состояніе раздраженія, необходимо сообщить нервной субстанціи извнѣ нѣкоторое количество живой энергіи, все равно механическаго, электрическаго или иного какого характера. Это незначительное количество энергіи, поступившей извнѣ, служитъ толчкомъ, который вызоветъ „разрядъ“ потенциально скрытой въ нервномъ веществѣ энергіи; освободившаяся при этомъ живая сила послужитъ для дальнѣйшаго проведенія раздраженія въ нервѣ.

Дѣйствіе всѣхъ агентовъ, вызывающихъ въ нервѣ раздраженіе, можетъ быть сведено именно на такое доставленіе

извѣстнаго количества живой силы, необходимой для первоначальнаго импульса. Для механическихъ и химическихъ раздражителей источникъ этой силы ясенъ, тоже самое можно сказать относительно раздражающаго дѣйствія тепла; въ затрудненіе можетъ ввести развѣ только раздражающее при нѣкоторыхъ условіяхъ дѣйствіе холода. Но относительно термическихъ раздражителей вообще можно еще спорить, какъ раздражаютъ они, непосредственно какъ таковые, или при посредствѣ другихъ процессовъ, совершающихся въ протоплазмѣ подѣ влияніемъ тепла и холода, напр., измѣненій въ распредѣленіи воды; съ другой стороны, вѣдь, несомнѣнно извѣстно, что охлажденіе (постепенное) дѣйствуетъ вообще угнетающе на отправленія живой протоплазмы, а нагрѣваніе наоборотъ.

Совершенно иначе обстоитъ дѣло съ электрическимъ раздраженіемъ. Извѣстно, что при замыканіи постояннаго тока раздраженіе нормальнаго нерва или мышцы начинается съ катода,—отрицательнаго полюса, гдѣ электрической потенціалъ долженъ быть наименьше, а не съ анода, гдѣ входитъ электрическая энергія. Наоборотъ, согласно многимъ наблюдателямъ, анодъ дѣйствуетъ даже расслабляющимъ образомъ на живую ткань, если она до того времени находилась въ состояніи раздраженія. При размыканіи тока результатъ будетъ діаметрально противоположенъ. Объяснить такое противорѣчіе не представляетъ никакихъ затрудненій, если только мы предположимъ, что раздражающимъ дѣйствіемъ на нервное (resp. мышечное) вещество обладаетъ не самъ электрический токъ, какъ таковой, а іоны, образующіеся при прохожденіи его черезъ жидкость живыхъ тканей. Въ самомъ дѣлѣ, при замыканіи тока къ отрицательному полюсу—катоду притянутся іоны, заряженные положительнымъ электричествомъ (водородъ и металлы,) а къ аноду—отрицательнымъ (кислотные радикалы). (Что не только въ обыкновенныхъ растворахъ, но и въ живыхъ тканяхъ такое распредѣленіе щелочныхъ и кислотныхъ іоновъ дѣйствительно имѣетъ мѣсто, доказывается

опытами, гдѣ послѣ продолжительнаго дѣйствія постояннаго тока на живую мышцу у катода обнаруживалась щелочная, а у анода кислая реакція мышечнаго вещества). Легко видѣть, что если у катода соберутся положительные іоны, то вмѣстѣ съ тѣмъ здѣсь произойдетъ то накопленіе энергіи (въ данномъ случаѣ электрической), которое необходимо, чтобы дать первоначальный толчокъ нервному импульсу. Съ другой стороны, у анода должно произойти паденіе потенціала, а вмѣстѣ съ тѣмъ нѣкоторое пониженіе жизнеспособности.

Какъ только токъ будетъ прерванъ, іоны устремятся въ обратномъ направленіи (появится поляризаціонный токъ), и *mutatis mutandis* результатъ получится обратный. Приписывая іонамъ непосредственное участіе при раздражающемъ дѣйствіи электрическаго тока, весьма наглядно можно представить условія, при которыхъ должно произойти извращеніе Пфлюгеровскаго закона сокращенія, напр., при усилившейся поляризуемости вещества раздражаемой ткани (реакція перерожденія).

Нечувствительность нерва къ прерывистому току съ весьма большимъ числомъ колебаній.

Уже давно извѣстно, что раздраженіе, производимое на живую ткань прерывистымъ токомъ, увеличивается съ числомъ колебаній послѣдняго только до извѣстной границы, далѣе которой, по мѣрѣ увеличенія числа перерывовъ, производимое имъ раздражающее дѣйствіе начинаетъ слабѣть. Предѣлы, за которыми начинается такое уменьшеніе раздражающаго эффекта тока, различными наблюдателями указываются различно; вѣроятно, это зависитъ отъ большой сложности условій дѣйствія тока на протоплазму. А. д'Арсонваль, который въ послѣднее время особенно занимался этимъ вопросомъ, нашелъ, что раздражающее дѣйствіе тока данной силы увеличивается съ числомъ колебаній, пока не достигнетъ 2500—3000 перерывовъ въ секунду, далѣе остается безъ измѣненій до 3000—5000 перерывовъ и затѣмъ начинаетъ постепенно

уменьшаться до 10000 и далѣе (A. d'Arsonval. *Comp. rend. de la Soc. de Biologie*, p. 283, séance du 2 mai 1891).

Во всякомъ случаѣ наличность этого феномена не подлежит никакому сомнѣнію, и еще недавно всеобщее вниманіе было привлечено замѣчательными фізіологическими опытами съ машиной Тесля, гдѣ прерывистый токъ весьма большого напряженія, проходя черезъ тѣло изслѣдователя, накаливала находящуюся у него въ рукахъ электрическую лампочку, не причиняя ни малѣйшаго вреда самому наблюдателю.

Если сдѣланное нами выше предположеніе относительно сущности раздражающаго дѣйствія тока на живую протоплазму вѣрно, т. е. если не самъ электрическій токъ, какъ таковой, вызываетъ раздраженіе, а только появляющіеся при его прохожденіи іоны, то единственный способъ объяснить нечувствительность протоплазмы къ весьма быстрымъ токамъ,—это предположить, что даже сильные токи, но съ очень частымъ числомъ колебаній, проходятъ черезъ жидкость живой ткани, не разлагая ее на іоны. Знаменитый Г. Герцъ, работая надъ распространеніемъ электрическихъ волнъ по проволокамъ, занялся также вопросомъ о скорости распространенія электричества въ жидкихъ тѣлахъ—растворахъ электролитовъ. Герцъ предполагалъ, что скорость электричества въ электролитахъ должна быть меньше, чѣмъ въ проволокахъ, такъ какъ здѣсь переносъ электричества сопряженъ съ движеніемъ вѣсомой матеріи—іоновъ. При этихъ опытахъ электрическія волны производились помощью особаго вибратора съ весьма большимъ числомъ колебаній въ секунду (продолжительность одного колебанія равнялась 1, 4 стомилліоннымъ долямъ секунды). (H. Hertz. *Ueber die Ausbreitungsgeschwindigkeit der elektrodinamischen Wirkungen*. Ges. Werke. Bd. II. S. 121—122. 2 Aufl. Leipzig. 1895, u. *Wied. Ann.* 34, p. 551. 1888).

Сначала Герцъ не получилъ никакихъ результатовъ. Однако потомъ оказалось, что электрическія волны распространяются по трубкамъ 2 см. въ діаметрѣ, наполненнымъ

растворомъ мѣднаго купороса, съ такою же скоростью, какъ и въ проволокахъ (H. Hertz. *Gesam. Werke u. s. w.* P. 289. Anmerk. 15).

Извѣстно, что самъ Герцъ держался того взгляда, что электрическія волны распространяются вообще не въ самой проволоцѣ, а въ окружающемъ ее діэлектрическомъ пространствѣ, какъ бы скользя по ея поверхности. Доказательства этого положенія разобраны имъ въ статьѣ: *Ueber die Fortleitung elektrischer Wellen durch Drähte* (*Ges. Wer. u. s. w.* Стр. 176 и *Wiedemann's Annalen.* 37, стр. 395. 1889). Можно думать, что при тѣхъ условіяхъ опыта, при которыхъ работалъ Герцъ, т. е. когда волна получалась путемъ весьма частыхъ электрическихъ колебаній вибратора, она тоже какъ бы скользила по поверхности электролита, не разлагая его на іоны. Дѣйствительно, вскорѣ послѣ Герца Коноу показалъ, что при быстрыхъ колебаніяхъ такого порядка, какъ въ опытахъ Герца, прохожденіе электрической волны можетъ совершаться безъ участія вѣсомой матеріи электролита, т. е. іоновъ (E. Cohn. *Wied. Ann.* 38. p. 217; цит. по Hertz'у, *op. cit.* 289. Anmerk. 15). Едва ли можно сомнѣваться, что открытая Коноу неразложимость электролитовъ при весьма частыхъ перерывахъ тока съ одной стороны, и нечувствительность къ такимъ токамъ живой протоплазмы съ другой,—явленія одной и той же категоріи.

Психофизическій законъ Веберъ-Фехнера.

Психофизическій законъ выражается обыкновенно въ такой формѣ: ощущеніе пропорціонально логариему раздраженія.

Эта формула есть простое слѣдствіе и математическое выраженіе найденной Веберомъ зависимости между силою раздраженія, дѣйствующаго на какой-нибудь органъ чувствъ, и интенсивностью получаемаго при этомъ центральнымъ органомъ ощущенія. Зависимость эта, какъ извѣстно, сводится къ тому, что интенсивность ощущенія зависитъ не отъ обсо-

лютой величины раздраженія, а отъ отношенія этого новаго раздраженія къ непосредственно предшествующему. Если наблюдатель держитъ въ рукѣ 40 грам. и прибавитъ 1 гр., или держитъ 400 гр. и прибавитъ 10 гр., то ощущение этого увеличенія вѣса въ обоихъ случаяхъ будетъ одинаково, потому что и въ томъ, и въ другомъ увеличеніе произошло на $\frac{1}{10}$ первоначальной величины.

Найденный Веберомъ законъ безъ труда можетъ быть объясненъ съ точки зрѣнія электрохимической теоріи, если принять, что переносъ раздраженія съ периферическаго чувствительнаго аппарата въ центральный органъ происходитъ при помощи іоновъ, накапливающихся на мѣстѣ раздраженія.

Въ самомъ дѣлѣ, если подѣ влияніемъ раздраженія въ периферическомъ чувствующемъ органѣ произойдетъ усиленное образованіе іоновъ (напр CO_3H_2), то осмотическое давленіе ихъ здѣсь повысится, а они, естественно, должны устремиться отсюда по чувствительнымъ нервнымъ приводамъ въ воспринимающія клѣтки мозга, гдѣ вызовутъ извѣстную реакцію—ощущеніе. Въ извѣстныхъ предѣлахъ (въ которыхъ только и вѣренъ психофизическій законъ) можно считать, что количество выдѣлившихся на мѣстѣ раздраженія іоновъ пропорціонально силѣ раздраженія. Такимъ образомъ, съ нашей точки зрѣнія, *раздраженіе будетъ измѣряться количествомъ или осмотическимъ давленіемъ іоновъ на раздраженномъ мѣстѣ.*

Что же принять за мѣрило ощущенія? Выше было подробно разобранъ вопросъ о томъ, что іоны, переходя отъ мѣста съ большимъ осмотическимъ давленіемъ къ мѣсту, гдѣ давленіе меньше, производятъ извѣстную работу, которая освобождается на этомъ послѣднемъ мѣстѣ. Есть полное основаніе думать, что освободившаяся такимъ образомъ въ клѣткахъ мозга работа и вызоветъ тотъ процессъ, который мы называемъ ощущеніемъ. Такимъ образомъ можно сказать, что *ощущеніе измѣрится работой, освобожденной при переходѣ іоновъ изъ раздраженнаго мѣста въ центральный органъ.*

Такое передвиженіе іоновъ отъ периферіи къ центру будетъ продолжаться до тѣхъ поръ, пока осмотическое давленіе въ обоихъ мѣстахъ сравняется.

Предположимъ, что на какой-нибудь органъ чувствъ дѣйствуетъ длительное раздраженіе; въ концѣ концовъ вызванное черезъ это повышенное осмотическое давленіе въ периферическомъ воспринимающемъ органѣ распространится на весь чувствующій аппаратъ, такъ что и въ центрѣ, и на периферіи установится нѣкоторое среднее осмотическое давленіе p ; пусть далѣе съ периферіи воздѣйствуетъ новое раздраженіе, которое, суммируясь съ первымъ, вызоветъ здѣсь новое нарастаніе осмотическаго давленія, которое достигнетъ величины P . Въ результатѣ мы получимъ въ центрѣ осмотическое давленіе p , а на периферіи P , вслѣдствіе чего явится токъ іоновъ отъ периферіи къ центру, который произведетъ въ центральномъ органѣ работу:

$$E = RT \log.nat. \frac{P}{p_1} \quad (\text{см. ур. } \alpha).$$

Легко видѣть, что величина этой работы, т. е. ощущеніе не зависитъ отъ абсолютной величины осмотическихъ давленій, геср. раздраженій P и p , а только отъ ихъ отношенія. Это и есть законъ Вебера.

Излишне говорить, что если въ периферическомъ воспринимающемъ аппаратѣ будутъ образовываться не только положительные, но и отрицательные іоны, то это не измѣнитъ дѣла по существу: работа выразится въ этомъ случаѣ формулой:

$$E = \frac{u/n + v/m}{u + v} RT \log.nat. \frac{P}{p}$$

Если весь чувствующій аппаратъ находится въ покоѣ, тогда и въ центральномъ и въ периферическомъ органѣ осмотическое давленіе одинаково. Всякій покой, разумѣется, только относительный, и въ нервной ткани всегда должно быть извѣстное осмотическое давленіе іоновъ.

Примемъ это осмотическое давленіе въ покойномъ органѣ за единицу.

Пусть теперъ произойдетъ на периферіи раздраженіе (осмотическое давленіе) p_1 , т. е. осмотическое давленіе увеличится въ p_1 разъ противъ покойнаго, тогда ощущение (работа тока):

$$S = RT \log.\text{nat. } p_1/1$$

Допустимъ, что когда органъ снова успокоится, происходитъ новое раздраженіе (осмот. дав.) p_2 , тогда ощущение:

$$S_1 = RT \log.\text{nat. } p_2/1$$

Для первое уравненіе на второе, имѣемъ:

$$s/s_1 = \frac{\log.\text{nat. } p_1}{\log.\text{nat. } p_2},$$

то есть ощущенія пропорціональны логарифмамъ раздраженій,—формула, которую далъ для выраженія психофизическаго закона Фехнеръ.

Весьма интересны, какъ экспериментальное доказательство предполагаемаго нами тождества первнаго тока съ электрическимъ, происходящимъ вслѣдствіе переноса іоновъ изъ периферическаго органа чувства въ центральную нервную систему,—опыты Дювора и М'Кендрика. Названные наблюдатели отводили токъ отъ глаза и поверхности коры *lobus opticus* собаки. Когда на глазъ направлялся свѣтъ, то немедленно появлялся электрической токъ, направленіе котораго въ зрительномъ нервѣ было отъ сѣтчатки къ мозгу, при чемъ электромоторная сила этого тока стояла въ *обратно пропорціональномъ отношеніи съ логарифмомъ силы свѣта*. Что прямо слѣдуетъ изъ нашего предположенія.

