

612.015

H-319

612.015

атласе  
пития и обмен  
веществ в мышцах



324

# ХИМИЯ И ОБМѢНЪ ВЕЩЕСТВЪ

## ВЪ МЫШЦАХЪ.

Профессора доктора Отто Нассе въ Галле.

2012

Р. А.

1912

БИБЛИОТЕКА  
 СТУДЕНТОВЪ-МЕДИКОВЪ  
 № ~~4342~~  
 Новороссійскаго Университета.

ИНВЕНТАР  
№ 3072



Правленіе бібліотеки студенто́въ-  
меди. оубъ напослѣдствѣ товарищамъ,  
что они оубъ не допустили порчу и  
поврежденіе книгъ и документовъ.

## ПЕРВАЯ ГЛАВА.

### Химическое строеніе мышць.

#### ВВЕДЕНІЕ.

#### Изслѣдованіе и источники его ошибокъ.

Изслѣдованіе химическаго строенія мышць наталкивается, подобно соотвѣтственнымъ изслѣдованіямъ другихъ органовъ животнаго тѣла, на значительныя затрудненія, которыя по большей части еще не побѣждены и состоятъ прежде всего изъ того, что нигдѣ въ животномъ организмѣ мышечная ткань не встрѣчается сама по себѣ, а напротивъ того, вездѣ неразрывно соединяется съ цѣлымъ рядомъ другихъ тканей и органовъ, съ соединительной тканью, съ упругой тканью и жиромъ, съ нервами, съ кровяными и лимфатическими сосудами и съ содержимымъ сосудовъ. Только незначительная часть этихъ примѣсей, необходимыхъ для мышцы въ качествѣ органа, можетъ быть удалена механическимъ путемъ, а именно, болѣе грубыя соединительнотканныя массы, сосуды и такъ далѣе, при помощи ножа и ножницъ, а содержимое кровеносныхъ сосудовъ посредствомъ прощпринцовыванія. Для выщпринцовыванія сосудовъ пользуются теперь растворомъ хлористаго натрія въ 0,5 и до 0,75<sup>0</sup>/<sub>0</sub>, такъ какъ теперь уже извѣстно вредное вліяніе дистиллированной воды на мышцу (впервые это вредное вліяніе было замѣчено А. Гумбольдтомъ<sup>1</sup>) и на большинство другихъ тканей. Изъ всѣхъ перепробован-

<sup>1</sup>) *A. von Humboldt*, Versuche über die gereizte Muskel- und Nervenfasern, II, стр. 222, Posen und Berlin, 1797.



ныхъ до сихъ поръ растворовъ разнообразѣйшихъ веществъ, растворъ хлористаго натрія представляется именно тѣмъ, въ которомъ жизненные свойства (лягушечьей) мышцы сохраняются всего дольше. Къ нему близко подходят растворы другихъ натрійныхъ солей, такъ, напр., растворъ  $\text{Na NO}_2$  въ 1%, далѣе, растворъ  $\text{Na}_2 \text{SO}_4$  въ 1,4% и т. д. Само собой разумѣется, что при этомъ сосуды бывають вмѣсто крови наполнены другой, чуждой мышцѣ жидкостью и присутствіе ея должно быть принимаемо во вниманіе; но въ очень многихъ случаяхъ она вовсе не мѣшаетъ. Въ тѣхъ случаяхъ, когда дѣло идетъ о составныхъ частяхъ золы, можно бываетъ, по примѣру Дю-Буа Реймона <sup>1)</sup> употребить для вышпринцовыванія сосудовъ растворъ сахара.

Главная масса постороннихъ тканей, впрочемъ, не можетъ быть отдѣлена отъ мышцы и потому для рѣшенія важнаго вопроса о томъ, какія именно изъ найденныхъ химическихъ тѣлъ представляютъ собою существенныя составныя части мышцы, необходимо бываетъ произвести обширный рядъ изслѣдованій относительно мышцъ, взятыхъ съ различныхъ мѣстъ тѣла одного и того же животнаго, а также и относительно мышцъ самыхъ разнообразныхъ животныхъ и затѣмъ сравнить полученные при этихъ изслѣдованіяхъ результаты съ тѣми, которые добыты были путемъ изслѣдованія входящихъ въ мышцы тканей и органовъ. Можно было бы думать, что при этомъ окажется особенно рѣзко затрудненнымъ опредѣленіе количественнаго состава мышцы, и главнымъ образомъ, по отношенію къ такимъ веществамъ, какъ вода, извѣстныя бѣлковые тѣла, и преимущественно по отношенію къ жиру, потому что всѣ подобныя тѣла свойственны какъ мышцѣ, такъ и другимъ тканямъ; но въ практическомъ отношеніи это обстоятельство не имѣетъ такого большаго значенія, потому что уклоненія въ составѣ различныхъ мышцъ одного и того же субъекта, а также и въ составѣ однѣхъ и тѣхъ же мышцъ различныхъ животныхъ одного и того же вида, при различныхъ жизненныхъ состояніяхъ и, наконецъ, въ мышцахъ различныхъ животныхъ, оказываются до того значительными, что передъ ними ничтож-

---

<sup>1)</sup> *E. Du-Bois-Reymond*, Monatsber. d. Berliner Acad. 1859, стр. 288.



ными представляются примѣси болѣе или менѣе значительныхъ количествъ постороннихъ тканей.

Къ числу разобранныхъ нами анатомическихъ затрудненій присоединяется еще также и физиологическое. Это послѣднее зависитъ отъ способности мышцы подпадать непосредственно вслѣдъ за ея удаленіемъ изъ организма болѣе или менѣе быстро совершающемуся химическому измѣненію, подъ вліяніемъ котораго нѣкоторыя вещества даже совершенно исчезаютъ и въ тоже время появляются новыя. Большинство изслѣдованій прежняго времени, производившихся согласно тогдашнему положенію науки и оставившихъ совершенно безъ вниманія этого рода условія, оказываются теперь въ значительной степени лишенными своего значенія, несмотря на то, что многія изъ нихъ стоили большихъ трудовъ. Впрочемъ, даже при самомъ точномъ знакомствѣ съ процессами, совершающимися въ вырѣзанной мышцѣ, нельзя бываетъ все-же совершенно избѣгнуть подобныхъ ошибокъ, такъ какъ въ виду того, что различныя найденныя данныя допускаютъ различнаго рода объясненія и здѣсь опять-таки продолжаютъ существовать неопредѣленности. При дальнѣйшемъ изложеніи, когда намъ придется говорить о подробностяхъ, мы убѣдимся, какимъ именно образомъ различные изслѣдователи пытались произвести изслѣдованіе мышцы «совершенно въ смыслѣ физиологовъ» (Дю-Буа Реймонъ).

Наконецъ, при подобныхъ изслѣдованіяхъ дѣло не обходится также и безъ техническихъ затрудненій: до сихъ поръ еще не найдены средства и пути для того, чтобы изъ такой сложной въ химическомъ смыслѣ смѣси, какъ мышца, изолировать съ необходимой отчетливостью отдѣльныя составныя части и опредѣлить ихъ количество.

Несмотря на все это, однако, можно все-же и даже должно сдѣлать попытку различить составныя части свѣжей, покоящейся и находившейся и передъ тѣмъ въ покоѣ мышцы отъ составныхъ частей мышцы, работавшей передъ тѣмъ или находящейся въ состояніи трупнаго окоченѣнія, и, кромѣ того, слѣдуетъ сдѣлать противупоставленіе обмѣна покоящейся съ обмѣномъ дѣятельной.



## I. СВѢЖАЯ ПОКОЮЩАЯСЯ МЫШЦА.

Въ свѣжей мышцѣ, а также и въ тканяхъ, которыя подходятъ къ ней и не могутъ быть отдѣлены отъ нея, доказано было присутствіе слѣдующаго рода веществъ:

A. Органическія вещества и притомъ, во-первыхъ, азотистыя: между ними цѣлое число бѣлковыхъ тѣлъ и близко сродныя съ ними вещества, какъ-то: гѣмоглобинъ, эластинъ, коллагенъ; затѣмъ, производныя отъ бѣлковыхъ тѣлъ: креатинъ и креатининъ, карнинъ, гипоксантинъ, ксантинъ, мочева кислота, мочевина, инозиновая кислота, тауринъ, лецитинъ, а также и различныя бродила; во-вторыхъ, безазотистыя вещества: углеводы: гликогенъ и инозитъ и жиры; кромѣ того, B. неорганическія вещества: вода, такъ называемыя составныя части золы или соли и газы.

Прежде, чѣмъ мы будемъ подробно говорить объ этихъ веществахъ въ только-что указанномъ нами порядкѣ, мы должны сначала предпослать этому короткое замѣчаніе о реакціи свѣжей мышцы. Въ противоположность къ заявленіямъ большинства химиковъ и фізіологовъ, уже Эндерлинъ<sup>1)</sup> и фонъ Бибра<sup>2)</sup> объявили свѣжую мышцу нейтральной и даже слабо щелочной и заявили, что она ни въ какомъ случаѣ не можетъ имѣть кислой реакціи; но окончательное рѣшеніе этого вопроса было дано только работами Дю-Буа Реймона<sup>3)</sup>, который, во-первыхъ, примѣнилъ къ этого рода изслѣдованіямъ такого рода точныя методы, которые были свободны отъ всякихъ возраженій и отъ всякихъ источниковъ ошибокъ (посредствомъ выщипыванія сосудовъ растворомъ тростниковаго сахара онъ удалялъ щелочное содержимое, какъ кровеносныхъ, такъ и лимфатическихъ сосудовъ), а во-вторыхъ, онъ подвергнулъ подробному изученію тѣ условія, подъ вліяніемъ которыхъ мѣняется реакція мышцъ. Дю Буа Реймонъ формулируетъ полученный имъ результатъ вкратцѣ слѣдующимъ положеніемъ:

<sup>1)</sup> *Enderlin*, Ann. d. Chemie und Pharmacie, L, стр. 64, 1844.

<sup>2)</sup> *E. von Bibra*, Arch. f. physiol. Heilkunde, IV, стр. 536, 1845.

<sup>3)</sup> *E. Du-Bois Reymond*, Fortschritte der Physik in den Jahren 1850 и 1851, стр. VII, Berlin, 1855; De fibrae muscularis reactione etc. Berolini, 1859; Monatsber. d. Berliner Acad. 1859; стр. 228; а также *Du-Bois Reymond*, Ges. Abh. II, стр. 3, Berlin, 1877.



«вообще въ свѣжихъ мышцахъ совершенно отсутствуетъ всякая свободная кислота, которая могла бы быть доказана реакціей на лакмусовую бумажку». Нейтральная реакція, повидимому, встрѣчается во всѣхъ свѣжихъ мышцахъ и въ особенности въ человѣческихъ мышцахъ (письменное сообщеніе Бенсъ Джонса Дю-Буа Реймону), а также и въ мышцахъ безпозвоночныхъ животныхъ, напр., въ мышцахъ рака и тѣхъ прямостворныхъ слизняковъ, которые извѣстны подъ названіемъ беззубковъ [Бернштейнъ<sup>1)</sup>]. Эта нейтральная реакція была позднѣе названа также амфихроматичной [Гейденгайнъ<sup>2)</sup>] или амфотерной [Гейнтцъ<sup>3)</sup>], потому что при ней мѣняется, какъ красный, такъ и синій красящій пигментъ и притомъ въ фіолетовый цвѣтъ. Одно только сердце можетъ въ совершенно свѣжемъ состояніи представлять кислую реакцію, какъ это впервые было замѣчено Кюне<sup>4)</sup>, а затѣмъ подтверждено также и Фойтомъ<sup>5)</sup>; но, конечно, «покоющагося» сердца еще никто ни разу не изслѣдовалъ.

#### Бѣлковыя тѣла.

Бѣлковыя тѣла мышцы находятся въ ней отчасти въ растворенномъ, отчасти въ нерастворенномъ видѣ. Кюне<sup>6)</sup> показалъ, какъ слѣдуетъ отдѣлять обѣ группы этихъ бѣлковыхъ другъ отъ друга и въ тоже время избѣгнуть тѣхъ ошибокъ, которыя прежде постоянно дѣлались при всѣхъ попыткахъ отдѣлить такъ называемую, по Кюне, «мышечную плазму» отъ нерастворенныхъ бѣлковыхъ частей. Прежніе изслѣдователи, съ одной стороны, упускали изъ виду необходимость освобождать сосуды отъ крови, а съ другой, и это было главное, они не обращали ни малѣйшаго вниманія на то обстоятельство, что даже самымъ тщательнымъ образомъ отпрепарованныя мыш-

<sup>1)</sup> *J. Bernstein*, De animalium evertibratorum musculis nonnulla. Дисс. Berolini, 1862.

<sup>2)</sup> *Heidenhain*, Mechanische Leistung etc. bei der Muskelthätigkeit, стр. 153, Leipzig 1864.

<sup>3)</sup> *Heintz*, Journ. f. pract. Chemie, VII, стр. 374, 1872.

<sup>4)</sup> Письменное сообщеніе Дю-Буа Реймону, приведенное имъ въ его вышеупомянутомъ сочиненіи.

<sup>5)</sup> *Voit*, Zeitschr. f. Biologie, IV, стр. 77, 1868.

<sup>6)</sup> *W. Kühne*, Arch. f. Anat. und Physiol. 1859, стр. 748; Monatsber. der Berliner Acad. 1859, стр. 493; Untersuchungen über das Protoplasma etc. Leipzig 1864. Lehrbuch d. physiol. Chemie, стр. 270, Leipzig 1866.



цы подпадаютъ все-же измѣненію при томъ механическомъ истязаніи, которому онѣ подвергаются во время выжиманія ихъ. Впрочемъ, въ нѣкоторыхъ случаяхъ на это обстоятельство изслѣдователи того времени обращали, правда, свое вниманіе, но въ тоже время они не принимали никакихъ мѣръ для устраненія его. Въ тѣхъ случаяхъ, когда мышцы прямо помѣщаются подъ прессъ, получается обыкновенно лишь совершенно незначительное количество жидкости и при этомъ изслѣдователь по необходимости остается въ неизвѣстности относительно того, не остались-ли первоначально растворенныя части въ прессованной массѣ и не примѣшались-ли къ жидкости, напротивъ того, различные продукты разложенія. Способъ Кюне добывать по возможности неизмѣненную мышечную плазму и притомъ въ большомъ количествѣ опирается на тотъ фактъ, что лягушечьи мышцы, доведенныя при  $-7^{\circ}$  и до  $-10^{\circ}$  Ц. до замораживанія, оказываются вслѣдъ за послѣдовательнымъ оттаиваніемъ возбудимыми еще, но во время своего замороженного состоянія онѣ бываетъ совершенно неспособными реагировать на раздраженія и вслѣдствіе этого ихъ можно бываетъ подвергнуть безусловно необходимому размельченію. При этомъ полезно бываетъ обращать вниманіе на одно, сдѣланное Л. Германномъ <sup>1)</sup> замѣчаніе и согласно съ нимъ подвергать мышцы лишь совершенно постепенному охлажденію для того, чтобы избѣгнуть того нарушенія правильнаго хода опыта, которое обуславливается неизбѣжными при быстромъ замораживаніи судорожными сокращеніями мышцъ, а также и чтобы избѣгнуть слишкомъ быстро появляющихся измѣненій растаявшей массы. Кюне приготовлялъ снѣгоподобный порошокъ изъ мышцъ, которыя были доведены замораживаніемъ до совершенно твердаго состоянія, которыя затѣмъ были разрѣзаны охлажденными ножами на пластинки, и въ сильно охлажденной ступѣ были осторожно растерты пестикомъ. Этотъ порошокъ снѣжнаго вида таялъ уже при  $-3^{\circ}$  Ц. и превращался въ сиропобразную жидкость, которая фильтровалась съ трудомъ. Получаемый фильтратъ, окрашенный въ слабо желтый цвѣтъ, слегка опалесцировалъ, былъ сиро-

---

<sup>1)</sup> *L. Hermann*, Arch. f. d. ges. Physiol. IV, стр. 189, 1871.



пообразный, представлялъ ясно щелочную реакцію и свертывался (также, какъ и нефльтрованная масса) самопроизвольно. Свертываніе этого филтратъ происходило крайне медленно, при  $0^{\circ}$  Ц., зато при максимальной температурѣ  $40^{\circ}$  Ц. оно совершалось до того быстро, что время, нужное на это, оказалось недоступнымъ измѣренію; путемъ свертыванія филтратъ превращался въ твердую, прозрачную массу, которая позднѣе мутнѣла и по прошествіи нѣкотораго времени начинала представлять кислую реакцію; рядомъ съ этимъ сверткомъ, оставалось небольшое количество опалесцирующей, кислой жидкости, выдавленной изъ свертка. Жидкость эта и есть такъ назыв. мышечная сыворотка. Если каплю мышечной плазмы пускали въ воду, то она образовывала бѣлый непрозрачный шаръ, она тотчасъ же становилась твердой при опусканіи ея въ растворъ ѣдкаго кали и соляной кислоты въ  $0,1\%$ ; но, затѣмъ, при погруженіи она снова растворялась. Совершенно тѣже явленія плазма представляла и при помѣщеніи ея въ  $10\%$  растворъ поваренной соли. Наконецъ, для того, чтобы получить болѣе значительное количество плазмы, Кюне примѣшивалъ къ мышечному снѣгу хлористый натрій и чистый снѣгъ въ вѣсовомъ отношеніи равномъ 1 на 100. Разведенная  $1\%$  растворомъ поваренной соли мышечная плазма представляла существенно тоже самое отношеніе, какъ и неразведенная, съ тою только разницею, что свертываніе наступало позднѣе и что свертокъ бывалъ болѣе рыхлый и легче рвался.

Слѣдовательно, путемъ свертыванія въ мышечной плазмѣ развивается такое же раздѣленіе, какое получается и въ кровяной плазмѣ. Выдѣлившееся вещество Кюне назвалъ миозиномъ.

Миозинъ можетъ быть полученъ также и изъ мышцъ теплокровныхъ животныхъ, а, по всѣмъ вѣроятіямъ, также и изъ всѣхъ мускулезныхъ образованій вообще. Что касается до элементарнаго состава миозина, то онъ до сихъ поръ остается неизвѣстнымъ, хотя, судя по реакціямъ, миозинъ несомнѣнно принадлежитъ къ бѣлковымъ тѣламъ. Послѣ достаточнаго промыванія, которое всего легче достигается посредствомъ пусканія капель плазмы въ дистиллированную воду, миозинъ оказывается нейтральной реакціи, нерастворимымъ въ водѣ и ал-



коголь и очень легко растворимымъ въ 5—10% растворахъ поваренной соли. Уже Дени <sup>1)</sup> доказалъ, что миозинъ изъ растворовъ поваренной соли можетъ быть снова осажденъ посредствомъ превращеннаго въ порошокъ хлористаго натрія и что при этомъ онъ сохраняетъ неизмѣненными всѣ свои свойства. Разведенные растворы ѣдкаго кали или натра и соляной кислоты не ограничиваются простымъ раствореніемъ миозина, но превращаютъ его въ алкалиальбуминатъ и въ кислый альбуминатъ. Послѣдній, по примѣру Кюне, зовется теперь по большей части синтониномъ. Подобнаго рода миозиново-солянокислый синтонинъ, смѣшанный съ синтонинами другихъ бѣлковыхъ тѣлъ мышцы, получался уже въ болѣе старой химіи и въ особенности Либихомъ <sup>2)</sup> и затѣмъ Леманномъ <sup>3)</sup> и другими и притомъ, какъ изъ свѣжихъ мышцъ, такъ и изъ окоченѣвшихъ. Тѣло это было тогда безъ дальнѣйшихъ разсужденій отождествлено съ сократительнымъ веществомъ и это мнѣніе держалось до тѣхъ поръ, пока Кюне не доказалъ, что синтонины или кислые альбуминаты получаютъ изъ всѣхъ бѣлковыхъ тѣлъ. Только быстрота перехода въ синтонины отличаетъ бѣлковыя тѣла мышцы и въ особенности миозинъ отъ остальныхъ бѣлковъ.

Если миозинъ подвергаютъ кипяченію, все одно, будетъ-ли это въ растворенномъ видѣ или послѣ его выдѣленія въ небольшомъ количествѣ воды, то онъ свертывается вторично и при этомъ начинаетъ представлять тѣже свойства, которыя присущи всѣмъ бѣлковымъ тѣламъ, свернувшемуся подъ вліяніемъ температуры кипѣнія въ присутствіи воды. Отъ кроваваго фибрина миозинъ отличается вышеперечисленными качествами совершенно опредѣленнымъ образомъ; ко всему этому присоединяется еще то обстоятельство, что миозиновый свертокъ никогда не бываетъ такимъ плотнымъ, какъ фибриновый свертокъ, и далѣе миозинъ становится твердымъ въ растворѣ углекислаго кали, тогда какъ волокнина крови, напротивъ того, растворяется. Общимъ свойствомъ обоихъ этихъ ве-

<sup>1)</sup> Denis, Nouvelles études chimiques, physiologiques et médicales sur les substances albuminoïdes. Paris, 1856.

<sup>2)</sup> Liebig, Ann. d. Chemie und Pharm. LXII, стр. 257, 1847.

<sup>3)</sup> C. G. Lehmann, Lehrb. d. physiol. Chemie III, стр. 71, Leipzig 1851.



щество является ихъ способность разлагать перекись водорода (Кюне <sup>1</sup>).

Тѣла, образующія миозинъ и принадлежащія вмѣстѣ съ настоящимъ миозиномъ, по всѣмъ вѣроятіямъ, къ группѣ глобулиновъ, не ограничиваются исключительно одними только сократительными тканями. Такъ, напр., Брунсъ <sup>2</sup>) получилъ изъ роговицы, Швейгеръ-Зейдель <sup>3</sup>) изъ роговицы и сухожилій теплокровныхъ и холоднокровныхъ животныхъ, растворы бѣлка путемъ мацерирования съ 10% растворомъ поваренной соли, которые во всѣхъ отношеніяхъ представлялись похожими на хлористо-натрійные растворы миозина. По мнѣнію Брунса, мѣстомъ, въ которомъ локализуется это вещество, служатъ сократительныя тѣльца роговицы, а Швейгеръ-Зейдель, напротивъ того, на основаніи тщательно произведенныхъ микроскопическихъ изслѣдованій надъ вліяніемъ раствора поваренной соли, пришелъ къ тому выводу, что вещество это добывается изъ межволокнустаго вещества роговицы и сухожилій. Въ красныхъ кровяныхъ шарикахъ, по словамъ Гейнзуса <sup>4</sup>), находится вещество, дающее подобныя же реакціи. Впрочемъ, во всѣхъ этихъ случаяхъ до сихъ поръ еще не удалось получить самопроизвольно свертывающуюся жидкость.

Мышечная сыворотка, полученная путемъ выдавливанія изъ быстро, но вполне свернувшейся мышечной плазмы или путемъ разведенія мышечной плазмы дистиллированной водой, въ которую она пускается по каплямъ и затѣмъ фильтруется, представляетъ сначала нейтральную реакцію, но затѣмъ быстро становится кислой. Кюне различаетъ въ мышечной сывороткѣ трехъ родовъ бѣлокъ. Первый, который ради краткости мы при послѣдующемъ изложеніи будемъ называть мускулиномъ, отличается тѣмъ, что совершенно независимо отъ реакціи сыворотки онъ осаждается подъ вліяніемъ совершенно определенной температуры, а именно при опытахъ съ мышечной сы-

---

<sup>1</sup>) *W. Kühne*, Lehrb. d. physiol. Chemie, стр. 275, Лейпцигъ, 1866.

<sup>2</sup>) *Brunns*, Hoppe-Seyler's med. chem. Untersuchungen, Heft 2, стр. 260, Берлинъ, 1869.

<sup>3</sup>) *Schweigger-Seidel*, Arbeiten a. d. phys. Anstalt zu Leipzig, IV, стр. 121, Лейпцигъ, 1870.

<sup>4</sup>) *Heynsius*, Arch. f. d. ges. Physiol. III, стр. 404, 1870.



вороткой холоднокровныхъ животныхъ (лягушекъ) при 45° Ц. а изъ мышечной сыворотки теплокровныхъ животныхъ при 50—55° Ц. Мускулинъ можетъ быть полученъ свободнымъ отъ примѣси всякихъ другихъ бѣлковыхъ тѣлъ, если только образующуюся кислоту, при усиливающемся согрѣваніи, постоянно нейтрализовать. Въ солевыхъ растворахъ мускулинъ нерастворимъ. Во-вторыхъ, мышечная сыворотка содержитъ щелочной вѣлокъ, о которомъ уже упоминалъ Леманнъ <sup>1)</sup> и температура осажденія котораго понижается соотвѣтственно съ нарастаніемъ количества кислоты. Этотъ фактъ объясняетъ намъ, почему сокъ мертвыхъ, то есть, кислыхъ мышцъ представляетъ различныя и зачастую паразитально низкія температуры свертыванія, какъ это неоднократно указывали въ прежнее время, между прочимъ, Шлоссбергеръ <sup>2)</sup> и Баумгауеръ <sup>3)</sup>. Наконецъ, третій родъ бѣлка, встрѣчающійся въ мышечной сывороткѣ, состоитъ изъ растворимаго вѣлка, который по своему количеству преобладаетъ надъ двумя первыми бѣлками и, насколько его знаютъ, теперь онъ представляется не отличающимся отъ сывороточнаго бѣлка. Нѣкоторая часть этого растворимаго бѣлка, хотя бы и незначительная, должна получаться изъ придаточныхъ мышечныхъ тканей.

Паразитальное сходство міозиноваго свертыванія со свертываніемъ фибрина распространяется, какъ это доказалъ Кюне, даже на различныя подробности; фибринопластическое вещество, полученное изъ крови животныхъ одного вида, замороженные и снова оттаявшіе красные кровяные шарики ускоряютъ свертываніе мышечной плазмы, подобно тому, какъ наоборотъ прибавленіе мышечной плазмы ускоряетъ свертываніе фибриногенаго вещества. Далѣе, повторное раствореніе однажды свернувшагося міозина или фибрина никогда не даетъ намъ такой жидкости, которая способна бываетъ къ самопроизвольному свертыванію. Наконецъ (О. Нассе <sup>4)</sup>), калийныя

<sup>1)</sup> C. G. Lehmann, Lehrb. d. physiol. Chemie III, стр. 89, Leipzig, 1851.

<sup>2)</sup> Schlossberger, Vergleich. Untersuch. über das Fleisch verschiedener Thiere, стр. 36, Stuttgart, 1840.

<sup>3)</sup> Mulder u. von Baumhauer, Ann. d. Chem. u. Pharm. XLVII, стр. 322, 1843.

<sup>4)</sup> Не обнародованное наблюденіе.



соли уже въ незначительныхъ количествахъ задерживаютъ обогото рода свертыванія. Вслѣдствіе этого, свертываніе міозина можетъ также, какъ и свертываніе фибрина, разсматриваться за ферментативный процессъ. Впрочемъ, до сихъ поръ у насъ отсутствуютъ болѣе подробныя изслѣдованія.

Нерастворимыя бѣлковыя тѣла мышечнаго волокна извѣстны гораздо менѣе, потому что они не могутъ быть отдѣлены отъ остальныхъ нерастворимыхъ частей мышцы безъ помощи сильно дѣйствующихъ средствъ. Рядомъ съ ядрами, которыя содержатъ нерастворенныя бѣлковыя вещества неизвѣстнаго характера, а также несомнѣнно и нуклеинъ, мы должны еще имѣть въ этомъ отношеніи въ виду также и *sarcous elements*. О бѣлковомъ характерѣ мясныхъ дисковъ мы заключаемъ на основаніи ихъ свойствъ, которыя по большей части были установлены Брюкке <sup>1)</sup> и которыя сводятся на слѣдующее: мясные диски (*sarcous elements*) измѣняются, то есть, утрачиваютъ свои двоякопреломляющія свойства подъ вліяніемъ большинства тѣхъ вліяній, которыя глубокимъ образомъ мѣняютъ бѣлковыя тѣла вообще; такъ, на примѣръ, они мѣняются подобнымъ образомъ подъ вліяніемъ кислотъ и щелочей, а также и подъ вліяніемъ температуры кипѣнія, хотя послѣдняя и дѣйствуетъ на нихъ не такъ быстро и не съ такою полнотою. Далѣе, Плоссъ <sup>2)</sup> утверждаетъ, что ему изъ такихъ мышечныхъ волоконъ, которыя путемъ обработки растворомъ поваренной соли были совершенно освобождены отъ міозина, удавалось получать посредствомъ разведенной соляной кислоты синтонинъ, причемъ двоякопреломляемость исчезала, а посредствомъ углекислаго натра щелочной бѣлокъ. Между тѣмъ поразительно то обстоятельство, что мясные кружки (*sarcous elements*) вовсе, повидимому, не мѣняются подъ вліяніемъ алкоголя, тогда какъ всѣ остальные извѣстныя бѣлковыя тѣла, если они только вообще бывають нерастворимы въ алкогольъ, превращаются подъ его вліяніемъ по прошествіи нѣкотораго времени въ свернувшіяся, совершенно подобно тому, какъ еслибы ихъ подвергали температурѣ кипѣнія. Нѣчто похожее наблюдает-

<sup>1)</sup> *E. Brücke*, Untersuch. über den Bau der Muskelfasern. Wien, 1858. Separ. Abdr. aus den Denkschriften d. Wiener Acad. mathem.-naturwiss. Cl. XV.

<sup>2)</sup> *Plósz*, Hoppe-Seyler's med.-chem. Untersuch., тетр. 4, стр. 510, Berlin, 1871.



ся также и по отношенію къ салициловой кислотѣ, которая вызываетъ свертываніе бѣлковъ, но вовсе не уничтожаетъ въ мышцѣ ея двоякопреломляемость (О. Нассе <sup>1)</sup>).

Если ко всему этому присоединить еще тотъ фактъ, что Плоссъ вовсе не доставилъ требуемаго доказательства въ пользу полного удаленія міозина и что доказать это вообще представляется очень затруднительной, если и не невозможной задачей (см. ниже Германнъ), то мы найдемъ, что сомнѣнія, вызываемыя относительно бѣлковаго характера мясныхъ кружковъ, имѣютъ полное основаніе. Быть можетъ, мы вмѣстѣ съ Плоссомъ могли бы предположить соединеніе бѣлка съ какимъ нибудь другимъ тѣломъ и притомъ такое соединеніе, которое не распадается подъ вліяніемъ солей, а только подъ вліяніемъ кислотъ и щелочей.

Общее содержаніе бѣлка въ мышцахъ колеблется у различныхъ животныхъ и на различныхъ мѣстахъ тѣла у одного и того же животнаго. Колебанія эти совершаются приблизительно между 16 и 20 процентами. По отношенію къ жирнымъ сортамъ мяса приведены гораздо болѣе незначительныя количества бѣлковъ; но при подобнаго рода анализахъ или преднамѣренно оставляли неудаленнымъ не относящійся къ мышцамъ жиръ или же устраненіе его оказывалось невыполнимымъ. Что касается до отношенія количествъ различныхъ бѣлковыхъ веществъ другъ къ другу, то въ этомъ направленіи пока ничего еще неизвѣстно. Опыты Германна <sup>2)</sup>, имѣвшіе цѣлью извлечь изъ мелко-растертыхъ мышцъ міозинъ при помощи десяти-процентнаго раствора поваренной соли и такимъ образомъ опредѣлить количество его, оказались неудачными, потому что задолго до полного извлеченія міозина изъ мышцъ появлялось своеобразное гніеніе, сопровождавшееся запахомъ, похожимъ на сыръ, вслѣдствіе чего и приходилось поневолѣ прекращать опытъ.

#### Гэмоглобинъ.

Красный, красящій пигментъ мышцъ, подобно большинству веществъ, подлежащихъ ниже разсмотрѣнію, за исключеніемъ

<sup>1)</sup> *O. Nasse*, Arch. f. d. ges. Physiologie, XVII, стр. 282, 1878.

<sup>2)</sup> *L. Hermann*, Untersuchungen über den Stoffwechsel der Muskeln etc., стр. 96, Berlin, 1867.



только эластина, коллагена и нѣкоторой части жира, находится въ мышцахъ въ растворенномъ состояніи и переходитъ въ плазму; относительно этого пигмента уже Генле <sup>1)</sup> предполагалъ, во 1) что онъ принадлежитъ самой мышцѣ и во 2) что онъ тождественъ или, по крайней мѣрѣ, сродни съ краснымъ пигментомъ крови. Первое предположеніе Генле основывалъ на фактѣ существованія у птицъ мышцъ съ различной по своей интенсивности окраской, а также и на основаніи желтоватаго блеска въ изолированныхъ мышечныхъ волокнахъ; второе предположеніе свое онъ опиралъ на явленія, замѣчаемыхъ въ мышцахъ подъ вліяніемъ атмосфернаго воздуха, съ одной стороны (измѣненіе окраски въ болѣе свѣтлую), и сѣрнистаго водорода, съ другой (измѣненіе окраски въ болѣе темную). Этотъ взглядъ на дѣло Генле нашелъ себѣ приверженцевъ въ Симонѣ <sup>2)</sup>, Бибра <sup>3)</sup> и Кѣлликерѣ <sup>4)</sup>; но положительное доказательство тождества краснаго мышечнаго пигмента съ гѣмоглобиномъ было доставлено только Кюне <sup>5)</sup> посредствомъ точнаго спектроскопическаго изслѣдованія тонкихъ, вполне освобожденныхъ отъ крови мышцъ (грудобрюшная преграда) и водныхъ вытяжекъ обезкровленныхъ мышцъ, а также и путемъ добыванія кристалловъ гѣмина.

Что касается до распредѣленія гѣмоглобина, то у теплокровныхъ животныхъ почти всѣ мышцы тѣла оказываются красными и безцвѣтными мышцы являются исключеніями; напротивъ того, у холоднокровныхъ животныхъ красныя мышцы образуютъ исключеніе и во многихъ случаяхъ окрашенной оказывается одна только сердечная мышца. Далѣе, въ ряду безпозвоночныхъ животныхъ извѣстны также красно окрашенныя мышцы; такъ, напр., подобнаго рода мышцы были найдены Лебертомъ <sup>6)</sup> въ глоткѣ *buccinum*, а позднѣе Лейдигомъ <sup>7)</sup> въ жевательныхъ органахъ различныхъ моллюсковъ и, по за-

<sup>1)</sup> *Henle*, Allg. Anatomie des menschl. Körpers, стр. 587, Leipzig, 1841.

<sup>2)</sup> *Simon*, Handb. d. angewandten med. Chemie, II, стр. 524, Leipzig, 1842.

<sup>3)</sup> *E. von Bibra*, Arch. f. physiol. Heilkunde, IV, стр. 536, 1845.

<sup>4)</sup> *Kölliker*, Mikroskop. Anat. II, стр. 248, Leipzig, 1850.

<sup>5)</sup> *Lebert*, Ann. d. sc. natur. 3 série, XIII, стр. 170, 1850.

<sup>6)</sup> *Lebert*, Ann. d. sc. natur. 3 serie, XIII, стр. 170, 1850.

<sup>7)</sup> *Leydig*, Lehrb. der Histologie, стр. 137. Frankfurt am Main, 1857.



явленіямъ Ланкастера <sup>1)</sup>), и это красящее вещество тоже должно быть признано тождественнымъ съ гѣмоглобиномъ.

Послѣ всего изложеннаго нами нельзя будетъ болѣе толковать о вхожденіи красящаго вещества крови въ мышцу, какъ это дѣлалось неоднократно, а, напротивъ того, придется предположить развитіе этого пигмента на мѣстѣ въ самыхъ мышцахъ. При болѣе подробной разработкѣ этого вопроса, вѣроятно, обратятъ вниманіе на тотъ фактъ, что красное красящее вещество появляется въ первоначально почти безцвѣтныхъ телячьихъ мышцахъ въ совершенно опредѣленный періодъ ихъ жизни, а именно при переходѣ телятъ съ молочной пищи на свѣжую траву.

Изученіе образованія гѣмоглобина въ мышцѣ, въ которой онъ, конечно, является далеко не существенной составной частью, не представляетъ слишкомъ большого интереса для физиологіи, тѣмъ болѣе, что изслѣдованія Э. Мейера <sup>2)</sup> доказали, что открытіе Ранвье <sup>3)</sup> не имѣетъ общаго значенія и что всѣ одинаково окрашенныя мышцы одного и того же животнаго вовсе не имѣютъ одинаковыхъ анатомическихъ свойствъ (положеніе мышечныхъ ядеръ, форма капилляровъ), или однихъ и тѣхъ-же физиологическихъ качествъ (быстрота и продолжительность сокращенія).

Относительно различныхъ свойствъ другихъ красящихъ веществъ мышцъ, хотя бы, напр., красновато-желтаго пигмента леца [Валансиенъ и Фреми <sup>4)</sup>] и желто-коричневаго пигмента грудныхъ мышцъ насѣкомыхъ, одаренныхъ сильнымъ полетомъ [Лейдигъ <sup>5)</sup>] въ настоящее все одно, что ничего неизвѣстно.

#### Эластинъ и коллагенъ.

Упругая ткань, которая находится въ мышцѣ, какъ въ органѣ, принадлежитъ по большей части, хотя и не исключительно, соединительной ткани и сосудамъ, а никакъ не мышечной ткани.

<sup>1)</sup> *Lankaster*, Arch. f. d. ges. Physiologie, IV, стр. 315, 1871.

<sup>2)</sup> *E. Meyer*, Arch. f. Anat. und Physiol. 1875, стр. 217.

<sup>3)</sup> *Ranvier*, Traité technique d'histologie, стр. 466, Paris 1875.

<sup>4)</sup> *Valenciennes et Frémy*, Compt. rend. XLI, стр. 738, 1855.

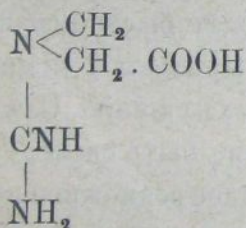
<sup>5)</sup> *Leydig*, Lehrbuch der Histologie, стр. 137. Frankfurt a/M. 1857.



Въ теченіи нѣкотораго времени принимали, что будто сарколемма состоитъ изъ упругой ткани, но затѣмъ это мнѣніе было оставлено, потому что упругая ткань никогда не растворяется такъ легко въ разведенныхъ кислотахъ и въ пищеварительныхъ сокахъ, какъ сарколемма, которая въ этомъ отношеніи гораздо болѣе походитъ на клейдающую ткань, нежели на упругую. Если сарколемма, дѣйствительно, состоитъ изъ клейдающей ткани, то при этомъ является затрудненіе по отношенію къ опредѣленію того, какая именно часть найденнаго въ мышцѣ коллагена можетъ быть причислена къ существеннымъ составнымъ частямъ мышцы. Строго говоря, нельзя проводить различіе между болѣе тонкими соединительнотканными оболочками, извѣстными подъ названіемъ сарколеммы и окружающими только одно сократительное вещество, и тѣми болѣе грубыми перепонками, которыя соединяютъ извѣстное число мышечныхъ волоконъ въ болѣе или менѣе крупныя, въ болѣе или менѣе мелкія группы.

#### Креатинъ и креатининъ.

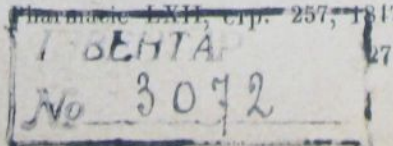
Креатинъ  $C_4H_9N_3O_2$  въ видѣ метилово-гуанидиново-уксусной кислоты.



извѣстенъ, реагируетъ нейтрально, съ баритовой водой прокипяченный распадается на саркозинъ (метилово-амидо-во-уксусная кислота), мочевины и метилгидантоинъ; подъ вліяніемъ болѣе продолжительнаго кипяченія съ водой и еще лучше съ разведенными кислотами онъ переходитъ при отдачѣ воды въ креатининъ  $C_4H_7N_3O$ . Креатинъ былъ открытъ въ 1835 году Шеврёлемъ <sup>1)</sup>, а проанализированъ только Либихомъ <sup>2)</sup>. На основаніи очень значительнаго ряда изслѣдованій, произведенныхъ надъ мясомъ человѣка и различныхъ животныхъ, приходится заключить, что креатинъ представляетъ со-

<sup>1)</sup> *Chevreul*, Journal. d. pharm. XXI, стр. 231, 1835.

<sup>2)</sup> *J. von Liebig*, Ann. d. Chemie und Pharmacie LXII, стр. 257, 1847.





бою постоянную составную часть сократительной ткани позвоночных животных и беспозвоночных. Впрочемъ, креатинъ не ограниченъ одними мышцами, а встрѣчается также и во многихъ другихъ тканяхъ и органахъ.

Креатининъ въ теченіи одного времени былъ вычеркнутъ изъ ряда составныхъ частей мышцы и это произошло послѣ того, какъ Нейбауеръ <sup>1)</sup> доказалъ, что химическія операціи и въ особенности продолжительное выпариваніе по большей части кислыхъ растворовъ креатина, добытаго изъ мышцъ, могутъ вести къ послѣдовательному образованію креатинина. При осторожной работѣ Нейбауеръ нашелъ послѣ этого въ мышцахъ только одинъ креатинъ; къ тому же самому результату пришелъ послѣ него Навроцкій <sup>2)</sup>; но К. Фойтъ <sup>3)</sup> находилъ все-же необходимымъ признать въ нѣкоторыхъ случаяхъ возможность существованія креатинина въ мышцѣ, хотя бы и въ до нельзя малыхъ количествахъ.

При такомъ положеніи дѣла можно было бы все-же воспользоваться болѣе старыми заявленіями фізіологической химіи путемъ вычисленій превращая креатининъ въ креатинъ, если бы только эти заявленія не страдали еще другой, гораздо болѣе важной недоступной для поправки ошибкой, которая была открыта Фойтомъ и которая состоитъ въ болѣе быстромъ или болѣе медленномъ исчезаніи креатина въ вырѣзанной мышцѣ и при томъ вслѣдствіе процессовъ, подобныхъ гніенію. Слѣдовательно, въ этомъ отношеніи мышца должна быть изслѣдована въ совершенно свѣжемъ состояніи и каждое возможное послѣ удаленія мышцы изъ тѣла разложеніе должно быть сдѣлано невозможнымъ посредствомъ нагрѣванія, посредствомъ варки. Этого не было сдѣлано при прежнихъ изслѣдованіяхъ, при нихъ вообще не были указаны условія времени и, слѣдовательно, всѣ выводы, сдѣланные на основаніи прежнихъ количественныхъ опредѣленій, оказываются совершенно невѣрными.

Содержаніе креатина въ свѣжихъ мышцахъ бываетъ, на ос-

---

<sup>1)</sup> *Neubauer*, Ztschr. f. analyt. Chemie II, стр. 22, 1863.

<sup>2)</sup> *Nawrocki*, Centralbl. f. d. med. Wissensch. 1865, стр. 417 und Ztschr. f. analyt. Chemie II, стр. 330, 1865.

<sup>3)</sup> *Voit*, Ztschr. f. Biologie IV, стр. 77, 1868.



нованіи произведенныхъ по безупречнымъ способамъ изслѣдованій, слѣдующимъ:

У лягушки . . .	0,21	—0,35
» лисицы . . .	0,2064	—0,2373
» рогатаго скота	0,2198	—0,2763
» собаки . . .	0,2231	—0,2479
» лошади . . .	0,1171	—0,2160
» кролика . . .	0,2693	—0,3361
» человекъ . . .	0,282	—0,3016 <sup>o</sup> / <sub>o</sub> (Фойтъ).

Изъ этихъ цифръ Фойтъ дѣлаетъ тотъ выводъ, что различія у различныхъ видовъ животныхъ бываютъ не больше тѣхъ, которыя наблюдаются въ содержаніи креатина и у особой одного и того же вида. Причины, обуславливающія этого рода колебанія въ содержаніи креатина въ мышцахъ животныхъ одного и того же вида, до сихъ поръ остаются неизвѣстными.

По отношенію къ различнымъ мышцамъ одного и того же животнаго (курица) Щелковъ <sup>1)</sup> нашелъ при своихъ изслѣдованіяхъ, что содержаніе креатина въ нихъ мѣняется; Навроцкій <sup>2)</sup>, напротивъ того, производя опыты какъ разъ надъ тѣмъ же самымъ животнымъ, какъ и Щелковъ, то есть, надъ курицей, пришелъ къ діаметрально противоположному результату, вслѣдствіе чего онъ и отрицаетъ существованіе какой бы то ни было разницы. Соотвѣтственныхъ наблюденій надъ животными другихъ видовъ мы пока еще не имѣемъ; только Фойтъ сравнивалъ въ этомъ отношеніи сердце съ мышцами конечностей и нашелъ, что сердце постоянно содержитъ меньше креатина, нежели произвольныя мышцы. Результатъ его противорѣчитъ, слѣдовательно, даннымъ Либиха, которыя, впрочемъ, завѣдомо опираются на ложную основу.

### Карминъ.

Карминъ  $C_7H_8N_4O_2$ , открытый Вейделемъ <sup>3)</sup>, представляетъ собою бѣлыя, какъ мѣлъ, кристаллическія массы; въ водномъ растворѣ онъ реагируетъ нейтрально, посредствомъ бромной

<sup>1)</sup> *Sczelkow*, Centralbl. f. d. med. Wissensch. 1866, стр. 481.

<sup>2)</sup> *Nawrocki*, тамже, стр. 625.

<sup>3)</sup> *Weidcl*, Ann. d. Chem. und Pharmacie CLVIII, стр. 353, 1871.



воды переводится въ бромоводородисто-кислый гипоксантинъ, приче́мъ отъ него отщепляются бромметилъ и угольная кислота  $C_7H_8N_4N_3 + 2 Br = C_5H_4N, O.H Br + CH_2 Br + CO_2$  и потому его слѣдуетъ быть можетъ считать за предварительную ступень въ образованіи гипоксантина.

До сихъ поръ тѣло это найдено было только одинъ разъ и притомъ въ американскомъ мясномъ экстрактѣ; впрочемъ, его болѣе и не искали.

#### Гипоксантинъ.

Гипоксантинъ  $C_5H_4N_4O$ , образующійся подь вліяніемъ редуцирующихъ агентовъ изъ мочево́й кислоты и переходящій при обработкѣ азотной кислотой при поглощеніи кислорода въ ксантинъ, былъ впервые найденъ Шереромъ <sup>1)</sup> въ селезенкѣ, а затѣмъ и въ сердечной мышцѣ. Далѣе Штрекеръ <sup>2)</sup> изолировалъ изъ произвольныхъ мышцъ различныхъ животныхъ такое вещество, которое онъ сначала принялъ за новое тѣло и описалъ подь названіемъ саркина; но затѣмъ онъ убѣдился въ тождествѣ саркина съ гипоксантиномъ Шефера <sup>3)</sup>. Съ опредѣленіями Штрекера, который въ бычачьемъ мясѣ нашель 0,0222% гипоксантина, сходятся какъ нельзя лучше числа, добытыя Нейбауеромъ <sup>4)</sup> для мяса рогатаго скота (0,0221) и кролика (0,0266). Впрочемъ, необходимо замѣтить, что гипоксантинъ встрѣчается не въ одной только мышцѣ.

#### Ксантинъ.

Ксантинъ  $C_5H_4N_4O_2$ , открытый Марсе <sup>5)</sup> въ животномъ организмѣ, былъ найденъ Шереромъ <sup>6)</sup> въ различныхъ сортахъ мяса и количество его въ свѣжей мышцѣ лошади было опредѣлено въ 0,0026%. Доказать присутствіе этого тѣла не легко и потому нельзя безусловно довѣрять отрицательнымъ заявленіямъ относительно этого тѣла. Въ виду этого пока можно при-

<sup>1)</sup> Scherer, тамже, LXXIII, стр. 328, 1862.

<sup>2)</sup> Strecker, тамже СII, стр. 214, 1857.

<sup>3)</sup> Strecker, тамже CVIII, стр. 129, 1858.

<sup>4)</sup> Neubauer, Ztschr. f. analyt. Chemie VI, стр. 33, 1867.

<sup>5)</sup> Marcet, Essay on the chemical history etc. London. 1819.

<sup>6)</sup> Scherer, Ann. d. Chemie und Pharmacie CVII, стр. 314, 1858.



нять, что ксантинъ представляетъ собою постоянную составную часть мышцъ. Подобно гипоксантину, ксантинъ встречается, кромѣ мышцъ, также еще и во многихъ другихъ органахъ животнаго тѣла.

### Мочевая кислота.

Въ настоящее время мы не можемъ еще рѣшить, представляетъ ли мочевая кислота  $C_5H_4N_4O_3$ , служащая ближайшимъ высшимъ продуктомъ окисленія ксантина, нормальную составную часть мышцы или нѣтъ. Либихъ <sup>1)</sup>, несмотря на то, что онъ употреблялъ всевозможныя старанія для того, чтобы доказать присутствіе мочевой кислоты, только одинъ разъ получилъ слабую мурексидовую реакцію; Мейсснеръ <sup>2)</sup> нашелъ въ куриномъ мясѣ лишь до того незначительное количество мочевой кислоты, что оно было едва замѣтно.

Что касается до найденныхъ Пагенштехеромъ <sup>3)</sup> болѣе значительныхъ количествъ мочевой кислоты въ трупахъ аллигаторовъ, то намъ кажется не лишнимъ основанія возраженіе Мейсснера, что въ этомъ случаѣ, быть можетъ, онъ имѣлъ дѣло съ трупами больныхъ животныхъ. Мыслимо также, что мочевая кислота вообще является составной частью мышцъ только у тѣхъ животныхъ, у которыхъ азотъ оставляетъ тѣло, главнымъ образомъ, въ формѣ мочевой кислоты.

### Мочевина.

Либихъ <sup>4)</sup> отрицалъ, чтобы въ мышцахъ находилась мочевина; Штеделеръ <sup>5)</sup> нашелъ, что мышцы *gaja clavatus* и различныхъ видовъ торпедо очень богаты мочевиной; но этимъ отдѣльно стоящимъ фактамъ не приписывали никакого значенія. Только въ самое новѣйшее время стало увеличиваться число голосовъ, высказывающихся въ пользу правильнаго присутствія и образованія мочевины въ мышцахъ. Такъ, напр.,

---

<sup>1)</sup> *J. v. Liebig*, тамже LXII, стр. 257, 1847.

<sup>2)</sup> *Meissner*, *Ztschr. f. rat. Med.* XXXI, стр. 144, 1868.

<sup>3)</sup> *Pagenstecher*, *Verh. d. naturhist. Vereins zu Heidelberg* III, стр. 129, 1868.

<sup>4)</sup> *Liebig*, *Ann. d. Chemie und Pharm.* LXII, стр. 257, 1847.

<sup>5)</sup> *Staedeler*, *Journ. f. prakt. Chemie* LXXVI, стр. 58, 1858.



Овсянниковъ и Истоминонъ <sup>1)</sup> при искусственномъ кровообращеніи въ собачьей мышцѣ находили вытекавшую кровь гораздо богаче мочевиной нежели втекавшую въ мышцу и П. Пикару <sup>2)</sup> удалось также изолировать мочевины изъ мышцъ собаки и кролика. Большая часть мышцъ кролика содержала болѣе 3<sup>o</sup>/<sub>o</sub> мочевины.

### Инозиновая кислота.

Вещество съ характеромъ кислоты, имѣющее слѣдующій составъ  $C_{10}H_7N_2O_{11}$ , было впервые изолировано изъ мышечнаго отвара Либихомъ <sup>3)</sup> и съ той поры его находили въ мышцахъ различныхъ теплокровныхъ; такъ, напр., Грегори <sup>4)</sup> и Мейснеръ <sup>5)</sup> нашли инозиновую кислоту у курицы, Крейте <sup>6)</sup> нашелъ ее у утки, гуся, голубя, кролика и кошки. Относительно инозиновой кислоты намъ пока ничего неизвѣстно, кромѣ вышеприведеннаго состава ея. Количество этой кислоты въ мышцахъ всегда бываетъ лишь незначительное; по словамъ Крейте, мышцы курицы содержатъ 0,005 — 0,008<sup>o</sup>/<sub>o</sub>, а мышцы утки 0,26<sup>o</sup>/<sub>o</sub> инозиновокислаго барита. Изолированіе инозиновой кислоты бываетъ до того трудно, что заявленія изслѣдователей объ отсутствіи ея не могутъ считаться окончательно рѣшающими вопросъ относительно того составляетъ-ли инозиновая кислота общую всѣмъ мышцамъ составную часть и намъ приходится признать этотъ вопросъ все еще открытымъ. Мейснеръ опредѣлилъ на курахъ, что способъ кормленія производить извѣстное вліяніе на количество инозиновой кислоты; а именно, при кормленіи ячменемъ это количество оказывалось въ десять разъ больше, чѣмъ при кормленіи мясомъ.

---

<sup>1)</sup> *Owsjannikow und Istomin*, Arb. d. Peterburger Gesellsch. d. Naturforscher. Sitzung d. Zoolog. Abtheil. vom 28 Febr. 1876, цитировано по Jahresber. von *Hofmann und Schwalbe*.

<sup>2)</sup> *P. Picard*, Compt. rend. LXXXVII, № 15 и 25, 1878.

<sup>3)</sup> *Justus von Liebig*, Ann. der Chemie und Pharmacie LXII, стр. 237, 1847.

<sup>4)</sup> *Gregory*, тамже, LXIV, стр. 106, 1847.

<sup>5)</sup> *Meissner*, Ztschr. f. rat. Med. XXXI, стр. 144, 1868.

<sup>6)</sup> *Creite*, тамже, XXXVI, стр. 195, 1869.



### Тауринъ.

Тауринъ  $C_2H_7NSO_3$  (амидоэтилсульфоновая кислота) является по Валансиенну и Фреми <sup>1)</sup>, составной частью мышц у моллюсковъ; кромѣ того, повидимому, часто встрѣчается также и въ мясѣ высшихъ животныхъ, такъ, напр., по преимуществу въ мясѣ лошади [Лимприхтъ <sup>2)</sup> Якобсонъ <sup>3)</sup>], а также и въ мышцахъ рыбъ [Лимприхтъ <sup>4)</sup>]. Мышцы дельфина совершенно свободны по Якобсону отъ таурина.

### Лецитинъ.

Лецитинъ въ маленькихъ количествахъ былъ найденъ въ мышцахъ Дьяконовымъ <sup>5)</sup>; а Валансиенъ и Фреми уже раньше нашли въ мышцахъ продуктъ разложенія лецитина—глицеринофосфорную кислоту. Принадлежитъ-ли лецитинъ самой мышцѣ или только межмышечнымъ нервамъ,—до сихъ поръ еще не рѣшено; но въ виду значительнаго распространенія лецитина въ самыхъ разнообразныхъ частяхъ тканей первое предположеніе ни въ какомъ случаѣ не можетъ быть названо невѣроятнымъ.

### Ферменты или бродило.

Богатство мышцы растворимыми ферментами или энзимами [Кюне <sup>6)</sup>] сказывается уже сильнымъ разложеніемъ перекиси водорода подъ влияніемъ мышечнаго вещества. Если отдѣленіе и изолированіе отдѣльныхъ ферментовъ еще и не удалось и если подробное изученіе ихъ до сихъ поръ даже не представлялось возможнымъ, то все-же уже цѣлый рядъ ферментовъ можетъ быть различаемъ съ большою вѣроятностію и притомъ, какъ ферменты по отношенію къ бѣлковымъ тѣламъ, такъ и ферменты для углеводовъ.

<sup>1)</sup> Valenciennes et Frémy, Cosmos, 1855, 16 ноября.

<sup>2)</sup> Limpricht, Ann. d. Chemie und Pharmacie CXXXIII, стр. 293, 1865.

<sup>3)</sup> Jacobsen, тамже, CLVII, стр. 227, 1871.

<sup>4)</sup> Limpricht, тамже, CXXVII, стр. 185, 1863.

<sup>5)</sup> Diaconow, Centralbl. f. d. med. Wissensch. 1867, стр. 674.

<sup>6)</sup> Kühne, Verh. d. naturhist. Vereins zu Heidelberg. N. S. 1, стр. 3, 1876.



Между ферментами для бѣлковыхъ тѣлъ мы должны прежде всего назвать пепсинъ, потому что онъ всего лучше извѣстенъ. Сходство, существующее между раствореніемъ мяса въ очень разведенной соляной кислотѣ и процессомъ пищеваренія, побудило Брюкке <sup>1)</sup> искать пепсинъ въ самомъ мясномъ сокѣ и ему дѣйствительно удалось посредствомъ того способа, который оказался очень пригоднымъ по отношенію къ слизистой оболочкѣ желудка, получить также пепсинъ и изъ мяснаго сока. На основаніи этого факта Брюкке и заключилъ, что вышеупомянутая легкая растворимость миозина и другихъ бѣлковыхъ тѣлъ мышцы должна быть сведена на присутствіе въ мясѣ пепсина. Къ этому мнѣнію присоединились Виттихъ <sup>2)</sup> и Кюне <sup>3)</sup>; но, тѣмъ не менѣе, мнѣ этотъ взглядъ на дѣло кажется еще сомнительнымъ и притомъ на слѣдующихъ основаніяхъ: съ одной стороны, пищевареніе никогда не заходитъ далѣе этого перваго періода, а съ другой стороны, фактъ, приводимый Кюне въ пользу этого взгляда, допускаетъ также еще и другое объясненіе. Кюне указалъ именно, что вареный миозинъ или мясо гораздо труднѣе растворяется подѣ вліяніемъ соляной кислоты; между тѣмъ это можетъ быть въ достаточной степени объяснено также и тѣмъ, что всѣ подѣ вліяніемъ жара свернувшіяся бѣлковыя тѣла оказываютъ болѣе значительное препятствіе дѣйствию разведенной соляной кислоты. Отношеніе пепсина къ фізіологическимъ процессамъ, совершающимся въ мышцѣ, до сихъ поръ еще не было опредѣлено.

О возможности или вѣроятности дѣйствія ферментовъ при свертываніи миозина было уже упомянуто нами раньше, когда мы говорили тамъ объ этомъ процессѣ, забѣгая, правда, нѣсколько впередъ въ нашемъ изложеніи. Всѣ попытки [напр., произведенныя Михельсономъ <sup>4)</sup>] добыть подобнаго рода ферментъ оказывались, правда, до сихъ поръ тщетными. Въ пользу существованія фермента можно, кромѣ аналогіи со свертыв-

<sup>1)</sup> *Brücke*, Sitzungsber. der Wiener Acad. Mathem.-naturwiss. Classe XLIII, II отд., стр. 601, 1861.

<sup>2)</sup> *Wittich*, Königsberger med. Jahrb. III, стр. 210, 1862.

<sup>3)</sup> *W. Kühne*, Unters. über. d. Protoplasma und die Contractilität, стр. 13 Leipzig, 1864.

<sup>4)</sup> *Michelson*, Einige Versuche über die Todtenstarre des Muskels. Diss. Dorpat, 1872.



ваніемъ фибрина, привести еще только могучее вліяніе міозина, выдѣленнаго изъ плазмы на перекись водорода. При этомъ другіе ферменты не увлекаются, какъ этого можно было бы ожидать, потому что послѣ удаленія свертка міозина остальные бродильные процессы продолжаютъ безостановочно-далѣе и въ особенности это наблюдается по отношенію къ развитію кислой реакціи въ мышцѣ. Въ виду всего этого мы и считаемъ невозможнымъ объяснять могучее вліяніе міозина на перекись водорода присутствіемъ въ немъ другихъ ферментовъ, увеличенныхъ будто-бы при свертываніи.

Что касается до вродиль для углеводовъ, то уже Мажанди <sup>1)</sup> упоминалъ о томъ, что крахмалъ превращается въ сахаръ подъ вліяніемъ перевариванія его мышечнымъ веществомъ; кромѣ того, Піотровскій <sup>2)</sup> добылъ изъ мышцъ сахарообразующій ферментъ посредствомъ видоизмѣненнаго Конгеймомъ <sup>3)</sup> для слюнной желѣзы Брюккескаго способа. I. Мункъ <sup>4)</sup> говоритъ, что ферментъ этотъ отличается отъ птіалина и панкреатина уже потому, что онъ оказывается чувствительнымъ къ каждому, даже самому незначительному излишку щелочи или кислоты. Впрочемъ, это заявленіе не можетъ все-же считаться совершенно рѣшающимъ дѣло, потому что въ немъ ни словомъ не упомянуто о томъ, были ли взятые для сравненія съ мышечнымъ ферментомъ птіолинъ и панкреатинъ получены отъ того-же самаго животнаго, отъ котораго взяты были и мышцы или нѣтъ; между тѣмъ, мы не имѣемъ права прямо признавать за одинаковые тѣ сахарообразующіе ферменты, которые получены были отъ различныхъ животныхъ (O. Нассе <sup>5)</sup>). Впрочемъ, различіе мышечнаго сахарообразующаго фермента отъ птіалина и панкреатина представляется вѣроятнымъ на основаніи другой причины. Ни Зегену <sup>6)</sup> ни O. Нассе не удалось получить изъ гликогена винограднаго сахара въ тѣхъ случаяхъ, когда они обрабатывали его отдѣленіями или вы-

<sup>1)</sup> *Magendie*, Compt. rend. XXIII, стр. 189.

<sup>2)</sup> *Piotrowski*, у *W. Kühne*, Lehrb. d. physiol. Chemie, стр. 288, Leipzig, 1866.

<sup>3)</sup> *Cohnheim*, Arch. f. pathol. Anat. XXVIII, стр. 241, 1863.

<sup>4)</sup> *J. Munk*, Deutsche med. Wochenschr. 1877, стр. 575.

<sup>5)</sup> *O. Nasse*, Arch. f. d. ges. Physiol. XIV, стр. 473, 1877.

<sup>6)</sup> *Seegen*, Centralbl. f. d. med. Wissensch. 1876, № 48.



тяжками изъ различныхъ слюнныхъ желѣзъ, но они постоянно получали при этомъ другой родъ сахара, который, во всякомъ случаѣ, совершенно отличался отъ винограднаго сахара и могъ быть превращаемъ въ виноградный сахаръ только посредствомъ кипяченія его съ кислотами. Мускулусъ и фонъ-Мерингъ <sup>1)</sup> считаютъ этотъ ферментъ, получаемый изъ мышцъ, за мальтозъ, тогда какъ гипотетичный диастатическій ферментъ мышцы образуетъ, по крайней мѣрѣ, въ самой мышцѣ изъ гликогена такого рода сахаръ, который, по всеѣмъ вѣроятіямъ, принадлежитъ къ группѣ винограднаго сахара.

Кромѣ того, мы имѣемъ всѣ основанія предполагать въ мышцѣ присутствіе фермента, образующаго молочную кислоту, хотя это бродило и не было до сихъ поръ получено отдѣльно. Въ пользу существованія подобнаго фермента говоритъ одно изслѣдованіе Дю-Буа Реймона <sup>2)</sup>, о которомъ намъ придется подробно говорить ниже и въ которомъ онъ разбираетъ условія развитія кислой реакціи въ мышцѣ и въ особенности условія, задерживающія и ускоряющія ее.

Первой причиной измѣнчивости мышечнаго вещества, о которой мы уже упоминали выше, являются именно ферменты, которые, какъ это будетъ доказано ниже, находятся въ живыхъ мышцахъ постоянно въ состояніи извѣстной дѣятельности и при извѣстныхъ условіяхъ они приходятъ въ болѣе оживленную дѣятельность. Даже въ вырѣзанной мышцѣ («переживающей» по Дю-Буа Реймону), или въ мышцахъ мертваго животнаго ферменты эти представляются до извѣстной степени дѣятельными. Для того, чтобы сдѣлать ферменты безвредными или даже чтобы въ случаѣ надобности разрушить ихъ, у насъ имѣются различныя средства и пути, а именно: быстрое нагрѣваніе до 100° Ц. («варка» Германнъ), холодъ, антисептическія средства въ родѣ солей калия, салициловая кислота и такъ далѣе, концентрированные растворы солей и т. д. Что касается до того, который именно изъ этихъ путей окажется вѣрнымъ, то все дѣло зависитъ въ этомъ отношеніи отъ характера того вещества, которое служитъ предметомъ

<sup>1)</sup> *Musculus und von Mering*, Ztschr. f. physiol. Chemie II, стр. 403, 1879.

<sup>2)</sup> *Du Bois Reymond*, Monatsber. d. Berliner Acad. 1859, стр. 288.



изслѣдованія. Кромѣ разложеній, обусловленныхъ ферментами, наблюдается еще другое, совершенно недавно замѣченное Пфлюгеромъ <sup>1)</sup> разложеніе, которое подробнѣе будетъ разобрано ниже. Это разложеніе, этотъ диссоціаціонный процессъ не можетъ быть остановленъ въ мышцѣ температурой кипѣнія, а напротивъ того, онъ еще болѣе ускоряется.

### Гликогенъ.

Гликогенъ мышцъ  $C_6H_{10}O_5$  (?), повидимому, не отличается существеннымъ образомъ отъ гликогена печени. Въ нѣкоторыхъ случаяхъ, правда, замѣчаемы были небольшія различія, а именно незначительная опалесценція раствора мышечнаго гликогена [Люксингеръ <sup>2)</sup>] и синеватый тонъ въ краскѣ іодо-мышечныхъ гликогеновъ [Наунинъ <sup>3)</sup>]. Этого рода окраска выступала особенно рѣзко въ мышечномъ гликогенѣ курицы, а также и въ гликогенѣ кролика, всего-же менѣе она замѣчалась въ мышечномъ гликогенѣ собаки. Всѣ только-что указанныя различія были особенно настоятельно указаны Бёмомъ и Германномъ <sup>4)</sup>, но противъ всего этого можно въ качествѣ возраженія указать на одинаковый способъ разложенія обоихъ родовъ гликогена при перевариваніи его слюной [О. Нассе <sup>5)</sup>] и потому всѣмъ этимъ различіямъ нельзя приписывать слишкомъ большаго значенія.

Въ теченіи долгаго времени гликогенъ считался встрѣчающимся только въ эмбриональной мышцѣ, въ которой его нашелъ Клодъ-Бернаръ <sup>6)</sup>, и притомъ только постольку, поскольку она является эмбриональной тканью и самое большее, что допускали—это нахожденіе гликогена въ мышцахъ совершенно молодыхъ животныхъ. Въ тоже время было извѣстно, что иногда гликогенъ встрѣчается также и въ мышцахъ взрослыхъ животныхъ при богатой крахмаломъ пищѣ, какъ это,

<sup>1)</sup> *Pflüger*, Arch. f. d. ges. Physiol. XVIII, стр. 381, 1878.

<sup>2)</sup> *Luchsinger*, Exper. und krit. Beiträge zur Physiol. und Pathol. d. Glykogens, стр. 14. Diss. Zürich, 1875.

<sup>3)</sup> *Naunyn*, Arch. f. exper. Pathol. III, стр. 85, 1875.

<sup>4)</sup> *Boehm und Hoffmann*, тамже, X, стр. 12, 1878.

<sup>5)</sup> *O. Nasse*, Arch. f. d. ges. Physiol. XIV, стр. 473.

<sup>6)</sup> *Claude Bernard*, Compt. rend. XLVIII, стр. 673, 1859.



напримѣръ, наблюдали Клодь Бернаръ <sup>1)</sup>, Сансонъ <sup>2)</sup> и Макъ Доинель <sup>3)</sup>; далѣе знали, что гликогенъ находится въ мышцахъ, нервы которыхъ были перерѣзаны (Макъ Доинель <sup>4)</sup> или въ мышцахъ, которыя въ теченіи долгаго времени удерживались насильственно въ покоѣ [Огль <sup>5)</sup>], а также и въ мышцахъ, подверженныхъ зимней спячкѣ животныхъ [Клодь Бернаръ <sup>6)</sup>]; но всё эти факты считались непонятными исключеніями, во всякомъ случаѣ, не имѣющими никакой связи съ процессами, совершающимися въ мышцѣ и составляющими ея существенную принадлежность.

Изслѣдованія О. Нассе <sup>7)</sup>, а также и дальнѣйшія изысканія Брюкке <sup>8)</sup>, Вейсса <sup>9)</sup> и другихъ авторовъ показали, что гликогенъ встрѣчается вездѣ, гдѣ его ищутъ, какъ у позвоночныхъ животныхъ, такъ и у беспозвоночныхъ, у ракоподобныхъ [О. Нассе <sup>10)</sup>], у моллюсковъ [Бизио <sup>11)</sup>, Читтенденъ <sup>12)</sup>], у червей [Г. Швальбе <sup>13)</sup>] и потому въ виду всѣхъ этихъ фактовъ приходится признать гликогенъ за одну изъ постоянныхъ составныхъ частей мышцы.

Необыкновенно легко появляющееся разложеніе гликогена повело къ тому, что при изслѣдованіяхъ его приходится примѣнять вышеупомянутыя мѣры предосторожности и, главнымъ образомъ, быстрое согрѣваніе мышцъ (какъ это уже раньше примѣнялось по отношенію къ печени); и, кромѣ того, легко появляющееся разложеніе гликогена повело къ тому, что продукты разложенія его декстрины [Лимпрехтъ <sup>14)</sup>] и сахаръ [Мейс-

1) *Claude Bernard*, тамже, XLIV, стр. 1325, 1857.

2) *Sanson*, тамже, XLIV, стр. 1323, 1857.

3) *Mac Donnel*, *Journ. of anat. and physiol.* II, стр. 275, 1867.

4) *Mac Donnel*, *Amer. Journ. of the med. sciences* XLVI, стр. 523, 1863.

5) *Ogle*, *St. George Hospital Reports* III, стр. 149, 1868.

6) *Claude Bernard*, *Compt. rend.* XLVIII, стр. 673, 1859.

7) *O. Nasse*, *Arch. f. d. ges. Physiol.* II, стр. 97, 1869.

8) *Brücke*, *Sitzungsber. d. Wiener Acad.* LXIII, отд. II, 1871, февраль.

9) *J. Weiss*, тамже LXIV, отд. I, 1871, июль.

10) Не обнаруженное наблюдение.

11) *Bizio*, *Compt. rend.* 1866, I, стр. 675.

12) *Chittenden*, *Ann. d. Chem. und Pharm.* CLXXVIII, стр. 266, 1875.

13) *G. Schwalbe*, *Archiv f. mikroskop. Anat.* V, стр. 205, 1869.

14) *Limprecht*, тамже CXXXIII, стр. 293, 1865.



снеръ <sup>1)</sup>) были признаны за составныя части мышцы. Слѣды обоихъ веществъ этихъ могутъ, конечно, постоянно существовать въ мышцѣ, но такъ какъ доказать ихъ присутствіе оказывается въ высшей степени трудной задачей, а о доступныхъ измѣренію количествахъ ихъ не можетъ быть и рѣчи, и постоянно приходится имѣть дѣло только съ гликогеномъ, то единственнымъ представителемъ настоящихъ углеводовъ въ свѣжей, покоившейся и покоящейся мышцѣ мы и можемъ признать только гликогенъ.

Для количественныхъ опредѣленій нельзя болѣе пользоваться смѣсью различныхъ мышцъ одного и того-же животнаго, которая къ тому-же никогда не можетъ быть сдѣлана равномерно, потому что теперь уже извѣстно, что различныя мышцы одного и того-же субъекта представляютъ крайне различное количество гликогена [О. Нассе <sup>3)</sup>]. Такъ, напр., у кроликовъ, собакъ и кошкѣ въ 100 частяхъ свѣжаго вещества длинныхъ спинныхъ мышцъ и *m. m. abductores femoris* находились слѣдующія количества:

	Кролики				Собаки		Кошка
	1	2	3	4	1	2	
Спинныя мышцы . . .	0,94	0,93	0,68	0,95	0,97	0,69	0,54
<i>Adductores femoris</i> . . .	0,74	0,74	0,47	0,7	0,97	0,69	0,86

Въ сердцѣ одной собаки Вейссъ послѣ сорокачасоваго голода нашелъ только двѣ трети того количества гликогена, которое обыкновенно находится въ приблизительно такихъ же количествахъ спинныхъ мышцъ.

Изъ этихъ данныхъ прежде всего вытекаетъ, что одноименныя мышцы различныхъ животныхъ оказываются неодинаковыми по своему составу и, слѣдовательно, невозможно, для сравненія различныхъ животныхъ относительно состава ихъ мышцъ опираться на изслѣдованіе ихъ одноименныхъ мышцъ. Для выясненія этого положенія, которое всего отчетливѣе сказывается въ полномъ противорѣчій условій, существующихъ у кроликовъ, съ одной стороны, и у кошки, съ другой, слѣдовало-бы точнѣе прослѣдить за движеніями этихъ животныхъ.

<sup>1)</sup> *G. Meissner*, *Göttinger Nachrichten* 1861, № 15 и 1862 № 10.

<sup>2)</sup> *O. Nasse*, *Arch. f. d. ges. Physiol.* XIV, стр. 473, 1877.



Между тѣмъ очевидно, что кролики всего чаще напрягаютъ бедренныя мышцы, а кошки, напротивъ того, спинныя мышцы, и если мы сопоставимъ этотъ фактъ съ вышеприведенными наблюденіями Макъ Доннея и Огя, то мы будемъ имѣть право сдѣлать слѣдующаго рода заключеніе: содержаніе гликогена въ мышечной ткани бываетъ обратно пропорціонально дѣятельности отдѣльныхъ мышцъ.

Далѣе замѣчаются значительныя, отчасти еще недостаточно выясненныя индивидуальныя колебанія въ содержаніи гликогена у животныхъ одного и того-же вида. Питаніе, во всякомъ случаѣ, имѣетъ гораздо болѣе значительное вліяніе. Гораздо точнѣе Люксингеръ <sup>1)</sup> прослѣдилъ за уменьшеніемъ гликогена при лишеніи животнаго пищи. Еще до наступленія смерти, въ то время, когда печень представляетъ еще ясныя количества гликогена, мышцы могутъ уже быть свободными отъ гликогена. Въ совершенно покоящихся мышцахъ, какъ, напр., въ грудной мышцѣ курицы, гликогенъ сохраняется дольше, чѣмъ въ дѣятельныхъ мышцахъ и даже дольше, чѣмъ въ печени. Вейссъ <sup>2)</sup> изслѣдовалъ у голодавшихъ курицъ только грудныя мышцы и при этомъ легко могъ придти къ совершенно другому выводу и высказаться въ пользу независимости количества гликогена отъ пищи.

#### Инозитъ.

Инозитъ  $C_6H_{12}O_6 + H_2O$  былъ открытъ Шереромъ <sup>3)</sup> въ 1850; онъ состоитъ изъ многоатомнаго алкоголя, который, впрочемъ, до сихъ поръ остается неизвѣстнымъ по своей конституціи. Онъ раздѣляется съ углеводами общій составъ и сладкій вкусъ, и вслѣдствіе этого его приводятъ въ числѣ углеводовъ и притомъ тѣхъ, которые принадлежатъ къ группѣ винограднаго сахара; но отъ нихъ онъ отличается отсутствіемъ способности къ вращенію и редуцированію, а также и неспособностью приходить въ алкогольное броженіе и, кромѣ того, своимъ противодѣйствіемъ вліянію ѣдкихъ щелочей, а также и температуры кипѣнія; съ другой стороны, онъ отличается

<sup>1)</sup> *Luchsinger*, loco cit. и *Arch. f. d. ges. Physiol.* XVIII, стр. 472, 1878.

<sup>2)</sup> *Weiss*, l. cit.

<sup>3)</sup> *Scherer*, *Ann. d. Chemie und Pharm.* LXXIII, стр. 322, 1850.



также отъ углеводовъ группы крахмалистаго и тростниковаго сахара своимъ противодѣйствіемъ вліянію разведенныхъ кислотъ. Напротивъ того, инозитъ бываетъ способенъ къ молочному броженію; образующаяся молочная кислота, по словамъ Фоля <sup>1)</sup>, состоитъ изъ этилидово-молочной кислоты и при томъ изъ молочной кислоты, образовавшейся путемъ броженія, а по словамъ Гильгера <sup>2)</sup> она представляетъ собою этиловомолочную кислоту. Такъ какъ у насъ нѣтъ никакого основанія сомнѣваться въ вѣрности этихъ двухъ заявленій, то приходится только предположить, что протеканіе броженія зависитъ отъ неизвѣстныхъ намъ еще внѣшнихъ условій.

Только въ сердечной мышцѣ инозитъ, повидимому, встрѣчается правильнымъ образомъ; напротивъ того, въ произвольныхъ мышцахъ присутствіе его оказывается непостояннымъ. По отношенію къ заявленіямъ о полученныхъ при анализѣ мышцъ на инозитъ отрицательныхъ результатахъ, слѣдуетъ всегда помнить, что добываніе этого вещества представляется затруднительнымъ и что, слѣдовательно, подобнаго рода заявленія не могутъ имѣть большаго значенія. Во всякомъ случаѣ, можно все-же утверждать, что количества инозита не могутъ быть очень значительными. Якобсенъ <sup>3)</sup> опредѣляетъ содержаніе инозита въ лошадиномъ мясѣ въ 0,003, а въ мясѣ дельфина только въ 0,0008%.

Кромѣ того, инозитъ встрѣчался не только во многихъ органахъ и жидкостяхъ животнаго тѣла, но также и въ растительномъ царствѣ. Фазеоманнитъ Фоля <sup>4)</sup> оказывается тождественнымъ съ инозитомъ.

### Жиры.

Опредѣленіе жира въ мышцѣ затрудняется анатомическими условіями болѣе, чѣмъ изслѣдованіе всѣхъ остальныхъ, только-что разобранныхъ нами составныхъ частей. Кромѣ того, что жиръ находится въ содержимомъ сарколемнаго мѣшка, онъ можетъ встрѣтиться также и въ межмышечной соединитель-

<sup>1)</sup> *Vohl*, Ber. d. deutsch. chem. Gesellsch. 1876, стр. 984.

<sup>2)</sup> *Hilger*, Ann. d. Chemie und Pharm. CLX, стр. 337, 1871.

<sup>3)</sup> *Jacobsen*, тамже, CLVII, стр. 231, 1871.

<sup>4)</sup> *Vohl*, тамже, XCIX, стр. 125, 1856 и CI, стр. 50, 1857.



ной ткани, и, наконецъ, постоянно находится въ видѣ жира въ нервахъ. Тѣмъ не менѣе, однако, мы можемъ все-же утверждать, что мышечное волокно, какъ таковое, всегда содержитъ жиръ, что доказывается, съ одной стороны, тѣмъ фактомъ, что мышцы представляютъ замѣчательное содержаніе жира даже послѣ самаго тщательнаго, проконтролированнаго микроскопомъ удаленія соединительной ткани и нервовъ, а съ другой стороны, такъ какъ при этомъ все же остаются въ мышечныхъ волокнахъ концевыя части нервовъ, то мы наблюдаемъ, что при обработкѣ мышцъ эфиромъ, исчезаютъ извѣстныя зернышки изъ внутреннихъ частей первичнаго пучка, а также и зернышки, расположенныя продольными рядами между мышечными столбиками. Какое именно количество жира составляетъ минимальное содержаніе, необходимое для мышцы, способной къ нормальной дѣятельности, и безъ котораго развивается уже разстройство функціи, остается до сихъ поръ неизвѣстнымъ. Нѣкоторымъ указаніемъ при опредѣленіи первой величины могутъ служить изслѣдованія мышцъ дикихъ животныхъ, которыя вообще бывають очень бѣдны жиромъ. Самыми низкими цифрами жира оказываются по опредѣленіямъ I. Кеннига и Б. Фарвика <sup>1)</sup> 1,07% въ мышцахъ рябчика; впрочемъ, Петерсонъ <sup>2)</sup> нашелъ еще болѣе низкое содержаніе жира (0,76%) въ мышцахъ тощаго быка.

Дальнѣйшимъ вопросомъ, заслуживающимъ вниманія, является вопросъ о составѣ мышечнаго жира, который до сихъ поръ остается совершенно неразслѣдованнымъ. По всѣмъ вѣроятіямъ, въ этомъ отношеніи у различныхъ животныхъ наблюдаются тѣже самыя различія, какъ и въ жирѣ жировой клѣтчатки и, кромѣ того, можно предположить также, что, подобно остальному жиру тѣла, и мышечный жиръ тоже колеблется въ своемъ составѣ, смотря по различнымъ мѣстамъ своего нахожденія въ организмѣ одного и того-же животнаго.

Что касается тѣхъ летучихъ жирныхъ кислотъ, которыя были изолированы Шереромъ <sup>3)</sup> изъ мышечной вытяжки послѣ предварительнаго удаленія бѣлка и осажденія баритомъ, при

<sup>1)</sup> I König и B. Farwick, Ztschr. f. Biologie XII, стр. 497, 1876.

<sup>2)</sup> Petersen, тамже VII, стр. 166, 1871.

<sup>3)</sup> Scherer, Ann. der Chemie und Pharm. LXIX, стр. 196, 1849.



посредствѣ кипяченія съ сѣрной кислотой, то хотя онѣ и находимы были Шереромъ въ качествѣ постоянныхъ мышечныхъ составныхъ частей, тѣмъ не менѣе, все же Кюне <sup>1)</sup> совершенно основательно замѣчаетъ, что мы ничего не можемъ сказать ни объ ихъ отношеніи къ настоящему мышечному веществу, ни объ ихъ предсуществованіи въ мышцахъ.

### Вода.

По своему количеству, вода среди составныхъ частей мышцы занимаетъ, конечно, первое мѣсто. При количественномъ опредѣленіи воды, однимъ изъ самыхъ важныхъ условий является наивозможно полное удаленіе жировой ткани, потому что въ жировой ткани мы имѣемъ ткань гораздо болѣе бѣдную водой, нежели настоящее мышечное вещество, какъ это показали изслѣдованія мышцъ, по возможности освобожденныхъ отъ жира. Такъ, напр., при анализахъ мяса въ экономическомъ отношеніи было постоянно найдено, что вода и жиръ находятся другъ къ другу въ обратномъ отношеніи. Впрочемъ, и послѣ удаленія жировой ткани всегда остается тоже самое положеніе дѣла: а именно, у одного и того же животнаго или у одного и того-же вида животныхъ, минимальное количество жира всегда соотвѣтствуетъ максимальному количеству воды. Впрочемъ, не слѣдуетъ думать, чтобы одинъ только жиръ обусловливалъ различія въ содержаніи воды; такъ, напр., мышца телянка бываетъ богаче водою не только потому, что она меньше содержитъ жира, нежели соотвѣтственная мышца быка, но также и на основаніи всеобщаго закона, гласящаго, что органы болѣе молодыхъ организмовъ постоянно содержатъ меньшее количество твердыхъ составныхъ веществъ, нежели органы болѣе взрослыхъ особей; законъ этотъ распространяется также и на мышечную ткань.

Въ ряду безпозвоночныхъ животныхъ, а также и среди холонокровныхъ, позвоночныхъ животныхъ и среди млекопитающихъ до птицъ включительно, у которыхъ содержаніе воды уменьшается отъ приблизительно 85<sup>0</sup>/<sub>0</sub> у рака (Шлоссбер-

---

<sup>1)</sup> Н. Kühne, Lehrb. d. physiol. Chemie, стр. 304, Leipzig, 1866.



геръ <sup>1)</sup>] до приблизительно 70% у воробья [фонъ Бибра <sup>2)</sup>] жиръ оказывается играющимъ во всякомъ случаѣ лишь второстепенную роль. Какъ во всемъ животномъ царствѣ вообще, такъ и у одного и того же вида животныхъ наблюдаются постоянныя различія въ содержаніи воды въ отдѣльныхъ мышцахъ. У кролика I. Ранке <sup>3)</sup> опредѣлилъ содержаніе воды въ спинныхъ мышцахъ въ среднемъ выводѣ въ 75,1, а въ бѣлыхъ бедренныхъ мышцахъ въ 76,5%. Сердце, по заявленіямъ различныхъ авторовъ, какъ-то Бишоффа <sup>4)</sup>, Г. Ранке, Данилевскаго <sup>5)</sup> и др., содержитъ постоянно наибольшее количество воды.

Ближайшія заявленія и числовыя данныя не могутъ быть приведены здѣсь, потому что изслѣдованія были произведены не при одинаковыхъ условіяхъ и въ особенности мышцы сушились не при одинаковой температурѣ; иногда для высушиванія ихъ брались слишкомъ низкая температура, а иногда въ 100° Ц.

#### Зола.

Анализы золы мяса производились очень часто, но, къ сожалѣнію, по различнымъ и отчасти несовершеннымъ методамъ; а главное при этихъ изслѣдованіяхъ оставляемы были неудаленными изъ мышцы такія части, которыя могли быть удалены. Такъ, напр., до сихъ поръ еще не было сдѣлано анализа совершенно обезкровленной мышцы. Вслѣдствіе этого уклоненія въ указаніяхъ оказываются очень значительными. Съ опредѣленностію мы можемъ утверждать только одно, а именно, что наибольшая часть золы, получаемой изъ свѣжей мышцы, составляющей около 1 и 1,5%, оказывается состоящей изъ фосфорнокислаго калія. Затѣмъ второе мѣсто по количеству занимаютъ фосфорнокислыя извести и магнезія, находящіяся въ самой тѣсной связи съ бѣлковыми тѣлами и желѣзомъ. Натрій и хлоръ встрѣчаются въ настоящемъ мышечномъ веще-

<sup>1)</sup> *Schlossberger*, Erster Versuch einer allgemeinen und vergleichenden Tierchemie, II, стр. 168. Leipzig und Heidelberg, 1856.

<sup>2)</sup> *Von Bibra*, Arch. f. physiol. Heilkunde IV, стр. 536, 1845.

<sup>3)</sup> *L. Ranke*, Tetanus, стр. 68. Leipzig, 1865.

<sup>4)</sup> *E. Bischoff*, Ztschr. f. rat. Med. (3) XX, стр. 75, 1863.

<sup>5)</sup> *Danilewski*, Ueber den Ursprung der Muskelkraft. Charkow, 1876.



ствѣ только въ видѣ слѣдовъ и они могутъ получаться изъ со-  
держимаго сѣти канальцевъ внутри сарколемнаго мѣшка.

### Газы.

Газы свѣжихъ, освобожденныхъ отъ крови лягушечьихъ  
мышцъ были сначала изслѣдованы Л. Германномъ <sup>1)</sup> при по-  
мощи Гейслеровскаго ртутно-воздушнаго насоса; при этомъ  
онъ бралъ мышцы въ замороженномъ, измельченномъ состоя-  
ннн и смѣшивалъ ихъ съ полупроцентнымъ растворомъ пова-  
ренной соли. Азотъ найденъ былъ только въ видѣ слѣдовъ,  
кислорода вовсе не удалось получить и при примѣненнн раство-  
ра поваренной соли, содержавшаго кислородъ, оказалось далѣе  
уменьшенн количества находящагося въ растворѣ кислорода.  
Газы мышцъ оказались также исключительно состоящими изъ  
угольной кислоты, количество которой увеличивалось соответ-  
ственно съ продолжительностн выкачиванн, и нарастанн это  
продолжалось до извѣстнаго градуса примѣняемой температу-  
ры; всего-же быстрѣе увеличенн количества угольной кисло-  
ты происходило при 45—50° Ц. На основанн этого Германнъ  
заклучилъ, что найденная углекислота была не вся цѣликомъ  
заклучена въ помещенныя въ аппаратѣ мышцы, а что по  
крайней мѣрѣ часть ея должна была образоваться во время  
выкачиванн газовъ. По наблюденнмъ Германа, образованн  
углекислоты прекращается, если мышцу въ теченн какаго бы  
то ни было времени нагрѣть до 70° Ц. Этому заявленн про-  
тиворѣчитъ экспериментальное изслѣдованн Штинцинга <sup>2)</sup>,  
произведенное подъ руководствомъ Пфлюгера <sup>3)</sup> и по изобре-  
денному имъ способу. Пфлюгеръ и Штинцингъ быстро пере-  
носили мелко изрубленныя въ свѣжемъ или замороженномъ  
состоянн кроличьи мышцы въ кипящую воду и, продолжая  
поддерживать кипѣнн и проводя черезъ кипящую жидкость  
чистую струю воздуха (свободнаго отъ углекислоты), они опре-  
дѣляли въ немъ газы и такимъ образомъ нашли, что взятыя  
мышцы даютъ около 100 объемныхъ процентовъ угольной ки-

<sup>1)</sup> *L. Hermann*, Untersuchungen über den Stoffwechsel der Muskeln. Berlin, 1867.

<sup>2)</sup> *Stintzing*, Arch. f. d. ges. Physiologie XVIII, стр. 388, 1871.

<sup>3)</sup> *Pflüger*, Arch. f. d. ges. Physiologie, XVIII, 1871, стр. 381.



слоты (0° и 0,76 м.). Слѣдовательно, судя по этимъ опытамъ, образование угольной кислоты не задерживается даже болѣе высокими температурами, чѣмъ какія примѣнялъ Германнъ. Впрочемъ, тотъ фактъ, что образование угольной кислоты совершается также и при низкой температурѣ, доказывается, кромѣ того, также и тѣмъ обстоятельствомъ, что мышцы, которыя не сразу помѣщались въ бутылъ, погруженную въ кипятокъ, давали меньшія количества угольной кислоты при кипѣніи. Такъ, на примѣръ, мышца, дигерированная въ теченіи 22 часовъ въ печи для высиживанія яицъ при 40—50° Ц., давала при кипяченіи приблизительно только еще 30 объемныхъ процентовъ угольной кислоты, тогда какъ развившаяся при дигерированіи мышца угольная кислота оказалась выдѣлившейся.

Штинцингъ старается доказать, что главная масса образованной углекислоты не предсуществовала въ мышцахъ, а дѣйствительно образовалась вслѣдствіе распаденія неизвѣстнаго вещества и съ этою цѣлію онъ произвелъ рядъ опытовъ, въ которыхъ для удаленія существующей уже въ мышцахъ угольной кислоты, за нѣсколько времени до кипяченія, мышцы, при низкой температурѣ, промывались разведенной фосфорной кислотой или сѣрной кислотой, а въ заключеніе и водой; затѣмъ мышцы эти подвергались кипяченію и, несмотря на только-что описанную предварительную обработку, онѣ давали все же такое количество угольной кислоты, которое лишь незначительно отличалось отъ первоначальнаго. Слѣдовательно, въ этомъ отношеніи опыты Штинцинга находятся въ полномъ согласіи съ наблюденіями и выводами Германна.

Какимъ образомъ отъ Германна могъ ускользнуть тотъ фактъ, что варенная мышца можетъ еще развивать угольную кислоту, остается пока непонятнымъ. Быть можетъ, онъ прерывалъ опытъ слишкомъ рано; но мыслимо также допустить существованіе двухъ различныхъ источниковъ для образованія угольной кислоты, изъ которыхъ одинъ не переноситъ температуры выше 45—50° Ц. и уничтожается при болѣе сильномъ нагрѣваніи, тогда какъ другой источникъ угольной кислоты становится тѣмъ обильнѣе, чѣмъ значительнѣе бываетъ согрѣваніе. Впрочемъ, было бы рискованно уже теперь вда-



ваться, не имѣя дальнѣйшихъ экспериментальныхъ основаній, въ различнаго рода предположенія <sup>1)</sup>).

Разница между обѣими работами распространяется, впрочемъ, еще на другой пунктъ. Кромѣ угольной кислоты, которая можетъ быть прямо выкачена, Германнъ послѣ окончанія перваго развитія угольной кислоты изъ свѣжихъ или вареныхъ мышцъ получалъ еще небольшое, очень постоянное количество крѣпко связанной угольной кислоты неизвѣстнаго происхожденія, которая отдѣлялась при прибавленіи кислоты. Пфлюгеръ и Штинцингъ выгоняли, впрочемъ, и эту угольную кислоту путемъ болѣе долгаго кипяченія или также путемъ простаго нагрѣванія мышцъ до 80° Ц. и притомъ они выгоняли ее не только изъ мышцъ, но также и изъ крови, и что угольная кислота въ опытахъ ихъ дѣйствительно была удалена названными приемами, это доказывалось тѣмъ, что при послѣдовательномъ прибавленіи фосфорной кислоты новое развитіе угольной кислоты уже не получается. Очевидно, что Пфлюгеровскій очень энергичный способъ извлеченія газовъ не годится для того, чтобы доказать существованіе подобныхъ различій въ фиксированіи угольной кислоты.

## II. ОКОЧЕНѢВШАЯ МЫШЦА.

### 1. Образование кислоты при окоченіи.

Между тѣми внутренними или физическими измѣненіями, которымъ подвергается мышца при развитіи трупнаго окоченія, прежде всего бросается въ глаза измѣненіе реакціи: окоченѣвшая мышца реагируетъ кисло и притомъ у всѣхъ животныхъ безъ исключенія.

Какъ уже упомянуто было выше по поводу покоящейся мышцы, кислая реакція считалась въ прежнее время за нормальную реакцію мышцы до тѣхъ поръ, пока Дю-Буа Реймонъ <sup>2)</sup> не доказалъ самымъ убѣдительнымъ образомъ, что свѣжая покоящаяся и покоившаяся мышца реагируетъ нейтрально и «что все то количество кислоты, которое было найдено въ мышцахъ

<sup>1)</sup> См. замѣчанія *L. Hermann*, въ *Allg. Muskelphysik*, стр. 151. Примѣчаніе.

<sup>2)</sup> *Du-Bois-Reymond*, *De fibrae muscularis reactione*. Berolini 1859; *Monatsber. d. Berliner Acad.* 1859, стр. 288.



химиками, освобождается только во время окоченія внутри первичныхъ мышечныхъ пучковъ». Это положеніе оказывается вѣрнымъ по отношенію къ мышцамъ всѣхъ животныхъ. Вопросъ о томъ, имѣемъ ли мы при этомъ дѣло съ свободной кислотой или только съ кислымъ фосфорнокислымъ калиемъ, какъ это утверждали Валенсіеннъ и Фреми <sup>1)</sup>, рѣшается Дю-Буа Реймономъ въ томъ смыслѣ, что, рядомъ съ кислымъ фосфорнокислымъ соединеніемъ, должна несомнѣнно находиться еще также и свободная кислота; при этомъ Дю-Буа Реймонъ опирается на изслѣдованіе Митчерлиха <sup>2)</sup> по поводу отношенія кислыхъ фосфорнокислыхъ щелочей къ лакмусовой бумажкѣ. Митчерлихъ доказалъ именно, что красныя пятна, вызванныя кислыми, фосфорнокислыми щелочами на лакмусовой бумажкѣ, исчезаютъ при высыханіи, тогда какъ пятна, сдѣланныя на лакмусовой бумажкѣ мышцами, остаются и послѣ высыханія и этотъ фактъ, по мнѣнію Дю-Буа Реймона доказываетъ присутствіе свободной кислоты. Оставляя пока въ сторонѣ вопросъ о характерѣ этой свободной мышечной кислоты, мы считаемъ необходимымъ напомнить читателямъ что, если къ смѣси солей различныхъ кислотъ примѣшается кислота, то эта послѣдняя никогда не можетъ быть послѣ этого названа свободной кислотой смѣси, даже и въ томъ случаѣ, если другія уже раньше существовавшія въ смѣси кислоты окажутся принадлежащими къ группѣ болѣе сильныхъ, нежели она, кислотъ; при этихъ условіяхъ часть всѣхъ кислотъ мы должны представлять себѣ или въ видѣ свободныхъ кислотъ, или въ видѣ кислыхъ солей, если только образованіе этихъ послѣднихъ окажется возможнымъ. Отношеніе между свободными кислотами и кислыми солями бываетъ, конечно, крайне различное и зависитъ къ тому же отъ температуры и отъ другихъ условій.

При развитіи кислой реакціи мышцы, какъ это подробно было доказано Дю-Буа Реймономъ, кислородъ окружающей среды не принимаетъ никакого участія; кислая реакція мышцы съ одинаковой быстротой развивается какъ въ маслѣ, какъ подъ ртутью

<sup>1)</sup> *Valenciennes et Fremy, Ann. d. chimie et phys. XIX, стр. 363, 1822, 3-я серия, L, стр. 171, 1857.*

<sup>2)</sup> *Mitscherlich, Ann. d. Phys. und Chemie XXXI, стр. 319, 1834.*



въ безвоздушномъ пространствѣ въ присутствіи воды, такъ и среди атмосфернаго воздуха, и даже при отсутствіи атмосфернаго воздуха она нерѣдко развивается еще быстрѣе; въ двухъ первыхъ случаяхъ это ускореніе развитія кислой реакціи зависитъ, по всѣмъ вѣроятіямъ, отъ задержанія угольной кислоты.

Большое вліяніе на быстроту развитія кислой реакціи оказываетъ температура; при повышеніи этой послѣдней до извѣстнаго градуса (45° Ц. у лягушекъ, 50° Ц. у млекопитающихъ, 50—55° Ц. у птицъ) быстрота усиливается, а затѣмъ она снова ослабѣваетъ и притомъ крайне быстро, такъ что лягушечьи мышцы, быстро нагрѣтыя до 60° Ц. или выше, не дѣлаются кислыми и если температура въ теченіи нѣкотораго времени удерживается на этой высотѣ, то способность мышцы принимать кислую реакцію вообще утрачивается. При низкихъ градусахъ температуры развитіе кислой реакціи зачастую происходитъ до того медленно, что она можетъ быть маскирована аммоніакальными продуктами гніенія, которое тоже начинается постепенно развиваться. Въ тѣхъ случаяхъ, когда мышцы тотчасъ же помѣщались подъ масло и, слѣдовательно, были по возможности защищены отъ бактерій, Германну <sup>1)</sup> удалось безъ всякаго нарушенія наблюдать развитіе кислой реакціи.

Такъ какъ въ каждой вырѣзанной мышцѣ тотчасъ-же начинаютъ дѣйствовать также и гнилостныя бактеріи, то это въ значительной степени затрудняетъ вообще изслѣдованіе образованія кислоты въ мышцѣ и въ особенности трудно бываетъ точно установить максимумъ развитія кислоты, послѣ котораго мышца болѣе или менѣе быстро начинаетъ терять свою кислотность, что и продолжается до тѣхъ поръ, пока въ мышцѣ не разовьется вонючаго гніенія, причемъ она начинаетъ реагировать сильно щелочнымъ образомъ. Для опредѣленія максимальной кислотности мышцы всего благопріятнѣе бываетъ давать кислой реакціи развиваться быстро при возможно высокой температурѣ, потому что въ короткое время едва ли можетъ замѣтнымъ образомъ сказаться нейтрализующее дѣйствіе тѣхъ продуктовъ, которые зависятъ отъ присутствія

<sup>1)</sup> *Hermann*, Arch. f. d. ges. Physiol. IV, стр. 192, 1871.



немногочисленныхъ вначалѣ бактерій. Кромѣ того, при подобномъ изслѣдованіи цѣлесообразно бываетъ производить по нѣскольку опредѣленій на различныхъ порціяхъ одной и той же мышцы въ различное время.

Послѣ изслѣдованій I. Ранке теперь уже извѣстно, что вырѣзанная мышца способна бываетъ образовывать совершенно опредѣленное количество кислоты, и если только опыты обставлены бываютъ необходимыми предосторожностями, то мышца производитъ опредѣленное количество кислоты, все одно будетъ ли развитіе кислотности совершаться быстрѣе при высокой температурѣ (само собой разумѣется ниже вышеуказанной границы), или медленнѣе при низкой температурѣ. Кромѣ того, приходится предположить, что количество кислоты остается одинаковымъ, если вырѣзанная мышца тетанизовалась въ теченіи нѣкотораго времени и, напротивъ того, экспериментально доказано, что если мышца *intra corporis* при сохраненномъ кровообращеніи производила работу, то способность ея образовывать кислоту бываетъ незначительнѣе, чѣмъ въ соотвѣтственной покоившейся мышцѣ противоположной половины тѣла.

Количественныя опредѣленія кислоты, произведенныя Ранке, доказали, далѣе, что содержаніе кислоты въ различныхъ окоченѣвшихъ мышцахъ одного и того-же животнаго представляется различнымъ; такъ, напр., у кроликовъ постоянно встрѣчается болѣе кислоты въ мышцахъ спины, нежели въ мышцахъ бедра. Кромѣ того, извѣстно, что количество кислоты представляется различнымъ въ одноимянныхъ мышцахъ различныхъ особей одного и того-же вида. Не подлежитъ никакому сомнѣнію, что питаніе оказываетъ при всемъ этомъ значительное вліяніе. Мышцы голодавшихъ животныхъ вообще не представляютъ кислой реакціи, какъ это показали наблюденія Клодъ Бернара.

## 2. Новая составныя части окоченѣвшихъ мышць.

Мышца, находящаяся въ состояніи трупнаго окоченѣнія, содержитъ, кромѣ того, нѣсколько новыхъ веществъ: сахаръ и

<sup>1)</sup> J. Ranke, Tetanus, стр. 142, Leipzig 1865.



молочныя кислоты, которые въ виду ихъ самыхъ важныхъ качествъ должны предшествовать подробному изложенію химическихъ измѣненій мышцы.

### Сахаръ мышцы.

Сахаръ мышцы, который впервые былъ изолированъ Мейсснеромъ <sup>1)</sup> и названъ мяснымъ сахаромъ, былъ, впрочемъ, нѣсколько разъ находимъ и въ прежнія времена, хотя бы, напр., Гейнзіусомъ <sup>2)</sup>, ванъ Дееномъ <sup>3)</sup>, Виноградовымъ <sup>4)</sup> и другими изслѣдователями. Въ кристаллической формѣ онъ еще ни разу не былъ полученъ до сихъ поръ и точно также его пока не удалось еще получить въ кристаллическихъ соединеніяхъ съ солями и съ другими веществами и вообще сахаръ этотъ до сихъ поръ еще не былъ изслѣдованъ въ достаточной степени. Изъ заявленія Мейсснера, что этотъ родъ сахара способенъ къ алкогольному броженію, а также и изъ заявленія О. Нассе <sup>5)</sup> относительно того, что редуцирующая способность этого сахара не мѣняется сколько нибудь замѣтнымъ образомъ подъ вліяніемъ кипяченія съ сѣрной кислотой, можно, впрочемъ, уже заключить, что мышечный сахаръ долженъ принадлежать къ группѣ винограднаго сахара. Быть можетъ, онъ окажется даже тождественнымъ съ винограднымъ сахаромъ.

### Молочныя кислоты.

Органическая химія знаетъ въ настоящее время четыре изомерныхъ кислоты слѣдующаго состава  $C_3H_6O_3$ . Эти кислоты суть слѣдующія: двѣ этилидовыя молочныя кислоты, одна этиловомолочная кислота и одна гидракриловая кислота. Последняя, впрочемъ, не встрѣчается въ животномъ тѣлѣ и потому она не представляетъ для насъ въ настоящемъ случаѣ какого бы то ни было интереса. Впрочемъ, за послѣднее время существованіе гидракриловой кислоты нѣкоторые авторы ста-

<sup>1)</sup> *Meissner*, Göttinger Nachrichten 1861, № 15 und 1862 № 10.

<sup>2)</sup> *Heynsius*, Nederl. Tijdschr. f. Geneesk. I, стр. 209, 1857.

<sup>3)</sup> *Van Deen*, тамже; 1861, стр. 67.

<sup>4)</sup> *Winogradoff*, Arch. f. pathol. Anat. XXIV, стр. 600, 1862.

<sup>5)</sup> *O. Nasse*, Arch. f. d. ges. Physiol. XIV, стр. 473, 1877.



ли отрицать (Эрленмейеръ) <sup>1)</sup>, такъ что, быть можетъ, окажется въ концѣ концовъ, что въ сущности существуютъ только три молочныя кислоты.

Три первыхъ кислоты, то есть, обѣ этилиденовомолочныя и этиловомолочная представляются схожими въ общемъ характерѣ, а именно: всѣ онѣ представляются въ видѣ сиропообразныхъ, сильно кислыхъ на вкусъ и по реакціи жидкостей; всѣ онѣ растворяются въ водѣ, въ алкогольъ и эфиръ и при согрѣваніи, отдавая воду, переходятъ въ дилактиловую кислоту  $C_6H_{10}O_5$  (ангидридъ молочной кислоты) и въ лактидъ  $C_3H_4O_2$ . Всѣ эти кислоты уже были найдены въ мышцѣ. Сходство ихъ прекращается на только-что указанныхъ общихъ свойствахъ, потому что въ соляхъ своихъ, а отчасти также и въ продуктахъ разложенія и въ способѣ искусственнаго образованія онѣ представляются различными. На основаніи именно этихъ различій и было заключено о составѣ этихъ кислотъ.



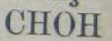
1. Этилиденомолочныя кислоты  $CH.OH$  даютъ при окисленіи  $COOH$

уксусную кислоту и муравьиную. Между ними различаютъ:

а) оптически недѣятельную, обыкновенную или бродильную молочную кислоту. Эта молочная кислота встрѣчается естественнымъ образомъ при броженіи углеводовъ, а также и при броженіи инозита (Фоль) <sup>2)</sup>; далѣе, она встрѣчается въ мышцахъ, въ которыхъ Гейнтцъ <sup>3)</sup> находилъ ее уже много разъ. Синтетически эта кислота получается изъ  $\alpha$ -бромпропіоновой кислоты.



$CHBr$ , а также изъ этилиденоваго гидратаціанюра  $CHON$



и вслѣдствіе этого она называется  $\alpha$ -гидроксипропіоновая кислота или этилиденовомолочная кислота. Цинковая соль этой кислоты, кристаллизуясь съ 18, 18% воды, оказывается ра-

<sup>1)</sup> *Erlenmeyer*, Ann. d. Chemie und Pharm. CIC, стр. 261, 1878.

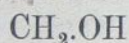
<sup>2)</sup> *Vohl*, Bericht d. deutsch. chem. Gesellsch. 1876, стр. 984.

<sup>3)</sup> *Heintz*, Ann. d. Chemie und Pharmacie CLVII, стр. 314, 1871.



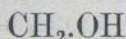
створимой въ 56—63 частяхъ воды при 14° Ц.; въ алкогольѣ же она не растворяется.

в) Оптически дѣятельная или парамолочная кислота называется также и мясной молочной кислотой. Она встрѣчается въ мышцѣ только въ качествѣ естественной составной части, также, какъ и въ другихъ животныхъ частяхъ и жидкостяхъ, а Мали <sup>1)</sup> открылъ ее разъ и при броженіи тростниковаго сахара. Цинковая соль (поворачиваетъ влѣво, тогда какъ свободная кислота вращаетъ вправо) кристаллизуется съ 12,9% воды и оказывается растворимой уже въ 17,5 частяхъ воды, а также до нѣкоторой степени и въ алкогольѣ.



2. Этиленовомолочная кислота  $\text{CH}_2$ , оптически недѣятельная, при окисленіи доставляетъ малоновую кислоту,

встрѣчается естественно въ мышцѣ, а также и при броженіи инозита [Гильгеръ <sup>2)</sup>] и синтетически получается изъ



этиленоваго гидратціанюра  $\text{CH}_2$ . Цинковая соль содержитъ



подобно парамолочной кислотѣ 12,9% воды, она расплывается на воздухъ и легко растворяется въ алкогольѣ.

### 3. Превращенія мышечныхъ веществъ при окоченѣніи.

Теперь намъ предстоитъ прослѣдить за остальными химическими измѣненіями мышцы и притомъ по отдѣльнымъ составнымъ частямъ ея и въ томъ порядкѣ, въ какомъ они были приведены въ покоящейся мышцѣ.

### Бѣлковая тѣла.

Мышцы, находящіяся въ состояніи трупнаго окоченѣнія и подвергнутыя выжиманію, доставляютъ при всѣхъ условіяхъ жидкость, въ которой отсутствуетъ міозинъ, или, быть можетъ, вѣрнѣе было бы сказать, міозинообразующія вещества.

<sup>1)</sup> *Maly*, Berichte d. deutsch. chem. Gesellsch. стр. 1567.

<sup>2)</sup> *Hilger*, Ann. d. Chemie und Pharm. CLX, стр. 337, 1871.



Слѣдовательно, эти миозинообразующія вещества должны были перейти въ нерастворимое, свернувшееся состояніе. Брюкке <sup>1)</sup> уже давно тому назадъ (1842) старался свести трупное окоченѣніе на такую простую причину, какъ свертываніе крови, то есть, на свертываніе гипотетической волокнины, какъ это уже и раньше доказывали иногда другіе авторы, которые, однако, не сумѣли подкрѣпить свое мнѣніе достаточными основаніями. Брюкке въ защиту только-что упомянутаго взгляда приводилъ цѣлый рядъ аналогій, въ которыхъ во всѣхъ встрѣчались явленія свертыванія крови и трупнаго окоченѣнія. Изъ этихъ аналогій нѣкоторыя имѣютъ значеніе еще и въ настоящее время, каковы, напр., сокращеніе кровянаго свертка, съ которымъ можно сравнить движенія членовъ при трупномъ окоченѣніи, наблюдающіяся, какъ извѣстно, часто; дальѣ, выдавливаніе сыворотки изъ кровянаго свертка Брюкке сравнилъ съ накопленіемъ жидкости въ поперечныхъ разрѣзахъ мышцъ во время болѣе поздняго періода трупнаго окоченѣнія; наконецъ, онъ сравнивалъ размягченіе кровянаго сгустка подъ вліяніемъ начинающагося гніенія съ расслабленіемъ окоченѣвшихъ мышцъ при тѣхъ же условіяхъ. Нѣкоторыя другія указанныя Брюкке аналогіи, хотя бы, напримѣръ, неизмѣняемость объемовъ какъ при свертываніи крови, такъ и при трупномъ окоченѣніи, признаны въ настоящее время невѣрными. Тотъ фактъ, что Брюкке считалъ мышечную волокнину тождественной съ волокниной крови, не имѣетъ особаго значенія въ интересующемъ насъ вопросѣ. На эту ошибку Брюкке указалъ главнымъ образомъ Вирховъ <sup>2)</sup>, который при этомъ ссылался на замѣченную уже Берцеліусомъ разницу въ отношеніи къ углекислому калию. Важнѣе представлялось то обстоятельство, что Брюкке не удалось получить изъ мышцы самопроизвольно свертывающуюся жидкость. По отношенію къ тѣмъ жидкостямъ, которыя получены были Симономъ <sup>3)</sup> и Вирховомъ путемъ выжиманія еще не успѣвшихъ остыть мышцъ и которыя оказались способными къ свертыванію, можно было сдѣлать одно важное возраженіе, а именно, что при

<sup>1)</sup> *Brücke*, Arch. f. Anat. und Physiol. 1842, стр. 178.

<sup>2)</sup> *Virchow*, Ztschr. f. rat. Med. IV, стр. 262, 1846.

<sup>3)</sup> *Simon*, Handb. d. angewandten med. Chemie II, стр. 524, Leipzig, 1842.



этомъ способѣ дѣйствія въ мышцѣ оставались неудаленными кровь и лимфа. Брюкке совершенно вѣрно понялъ также, какъ и послѣ него Дю-Буа-Реймонъ <sup>1)</sup> и другіе авторы, что отрицательный результатъ, получаемый при выжиманіи свѣжихъ мышцъ, не только не противорѣчитъ объясненію, даваемому Брюкке, но даже скорѣе подтверждаетъ его, ибо мышца должна впадать въ окоченѣніе подѣ влияніемъ тѣхъ механическихъ истязаній, которымъ она подвергается въ прессовальномъ приборѣ. Вѣрность теоріи Брюкке была доказана только Кюне путемъ вышеупомянутаго подробнаго изслѣдованія мышечной плазмы, путемъ твердаго установленія того факта, что мышца окоченѣваетъ въ то самое время, когда мышечная плазма свертывается, и что для трупнаго окоченѣнія и для свертыванія существуетъ одна и таже максимальная температура; кромѣ того, Кюне подтвердилъ теорію Брюкке еще также и тѣмъ, что онъ изъ находящихся въ состояніи трупнаго окоченѣнія мышцъ добылъ путемъ вытягиванія ихъ 10% растворомъ соли бѣлковое тѣло, которое обладаетъ всѣми свойствами свободно выдѣлившагося изъ мышечной плазмы миозина.

Въ какой именно мѣрѣ выжатая жидкость содержитъ другія бѣлковыя тѣла мышцы, зависитъ отъ внѣшнихъ условій, среди которыхъ развивалось трупное окоченѣніе. Если температура мышцы не превышала 40° Ц. у лягушки, 45° Ц. у теплокровныхъ животныхъ, то своеобразное бѣлковое тѣло, свертывающееся при 45° или 50° Ц. и извѣстное подѣ названіемъ мускулина, должно еще имѣться въ мышцѣ, тогда какъ щелочной альбуминатъ можетъ уже оказаться выдѣлившимся, если только развилось достаточное количество кислоты. Въ тѣхъ случаяхъ, когда температура превышала нѣсколько, хотя и немного, только-что названные градусы (сумму явленій, развивающихся при этомъ, зовутъ тепловымъ окоченѣніемъ), то рядомъ съ выдѣлившимся щелочнымъ бѣлкомъ оказывается отсутствующимъ также и мускулинъ и, наконецъ, если мышца постепенно нагрѣвалась до 70°—80° Ц., то въ ней оказывается отсутствующимъ также и растворимый бѣлокъ, экстрактъ

---

<sup>1)</sup> *E. Du-Bois-Reymond*, Untersuchungen über thierische Electricität, II, 1 стр. 156, Berlin. 1849.



мышцы представляется при этихъ условіяхъ совершенно свободнымъ отъ бѣлка, потому что всѣ бѣлковыя тѣла свернулись и при этомъ нельзя бываетъ болѣе извлечь миозинъ при помощи раствора поваренной соли. Необходимо еще замѣтить, что важнымъ условіемъ для полученія этого результата является именно постепенность согрѣванія, потому что, если свѣжія покоившіяся мышцы возможно быстро доводятся до высокой температуры, то свертыванію подвергаются не всѣ бѣлковыя тѣла и именно щелочной альбуминатъ, нуждающійся для своего свертыванія въ кислотѣ, остаѣтся несвертнувшимся и соотвѣтственно съ этимъ онъ и встрѣчается въ той выжатой изъ мышцъ жидкости, которая отличается еще щелочной реакціей [Дю-Буа-Реймонъ <sup>1)</sup>].

#### Содержаніе азотъ экстрактивныя вещества.

Единственное до сихъ поръ замѣченное измѣненіе наблюдается со стороны креатина. Фойтъ <sup>2)</sup> наблюдалъ, какъ объ этомъ уже было упомянуто у насъ выше, въ вырѣзанной мышцѣ постоянное уменьшеніе количества креатина; но онъ не въ состояніи былъ опредѣлить, что именно становится при этомъ изъ креатина. Переходъ въ креатининъ имъ положительно отрицается. Возможно, конечно, что при этомъ все дѣло сводится на гніеніе, то есть, слѣдовательно, на такой процессъ, который въ сущности вовсе не составляетъ чего нибудь спеціально присущаго мышцѣ.

#### Углеводы.

Начиная съ извѣстнаго момента, который приблизительно совпадаетъ съ максимальнымъ количествомъ кислоты, мышца, находящаяся въ состояніи трупнаго окоченѣнія, перестаетъ содержать гликогенъ, вмѣсто котораго появляется въ ней вышеупомянутый мясной сахаръ [О. Нассе <sup>3)</sup>]. Можно бываетъ прослѣдить шагъ за шагомъ за постепеннымъ появленіемъ мяснаго сахара во время исчезанія гликогена и потому сахаръ этотъ можно, не задумываясь, признать за производное тѣло

<sup>1)</sup> *E. Du-Bois Reymond*, Monatschr. d. Berliner Acad. 1859, стр. 288.

<sup>2)</sup> *C. Voit*, Ztschr. f. Biologie, IV, стр. 77, 1868.

<sup>3)</sup> *O. Nasse*, Arch. f. d. ges. Physiol. II, стр. 97, 1869 и XIV, стр. 473, 1877.



отъ гликогена. Къ тому-же мы не знаемъ никакого другаго простаго маточнаго вещества для образованія мяснаго сахара; но зато мы знаемъ въ мышцѣ ферментъ (см. выше), который обладаетъ способностью превращать углеводы крахмалистой группы. Наконецъ, уже довольно часто наблюдались также промежуточные продукты этого рода превращенія гликогена; такъ, на примѣръ, Лимприхтъ <sup>1)</sup> нашелъ въ мясѣ молодыхъ лошадей эритродекстринъ, а Кюне добылъ его отъ несовершенно свѣжихъ мышцъ кроликовъ. Этого рода промежуточные вещества должны бы по настоящему встрѣчаться во всѣхъ тѣхъ случаяхъ, когда умирающая мышца изслѣдуется до полнаго исчезновенія гликогена. До настоящаго времени не въ достаточной степени обращали вниманіе на этого рода промежуточные продукты, а между тѣмъ, они могли бы существеннымъ образомъ содѣйствовать выясненію того способа, путемъ котораго совершается превращеніе гликогена въ виноградный сахаръ подъ вліяніемъ фермента, отличающагося отъ птіалина. Въ этомъ отношеніи наши знанія могли бы много выиграть, если бы произведены были опыты съ изолированнымъ по возможности ферментомъ, или также опыты съ прибавленіемъ гликогена къ размельченной мышечной ткани.

Подобно тому, какъ количество мяснаго сахара постепенно увеличивается въ мышцѣ, находящейся въ состояніи трупнаго окоченѣнія, точно также постепенно наблюдается и уменьшеніе этого количества, начинающееся послѣ того, какъ количество мяснаго сахара достигло извѣстной степени. Вслѣдствіе этого количественныя опредѣленія мяснаго сахара представляются довольно затруднительными и имъ можно приписывать извѣстное значеніе только въ тѣхъ случаяхъ, когда опредѣленія этого рода производились при соблюденіи всѣхъ тѣхъ мѣръ предосторожности, которыя были указаны у насъ выше, когда рѣчь шла объ опредѣленіяхъ кислоты.

Опредѣленія, произведенныя при соблюденіи всѣхъ необходимыхъ условій, доказали, что количество мяснаго сахара въ мышцѣ, находящейся въ состояніи трупнаго окоченѣнія, пред-

<sup>1)</sup> *Limpricht*, Ann. d. Chem. und Pharm. CXXXIII, стр. 293, 1865.

<sup>2)</sup> *W. Kuhne*, Lehrb. d. physiol. Chemie стр. 307, Leipzig, 1866.



ставляется, если его высчитать въ формѣ гликогена, постоянно гораздо незначительнѣе, нежели количество находящагося въ свѣжей мышцѣ гликогена; такъ, напр., въ лягушечьихъ мышцахъ во время трупнаго окоченѣнія исчезаетъ 70% гликогена. Въ тѣхъ случаяхъ, когда изслѣдованію подвергаются мышцы съ различнымъ содержаніемъ гликогена, но полученные отъ одной и той же особи, изслѣдователь находитъ, что во всѣхъ мышцахъ исчезаетъ одна и таже дробная часть углеводовъ при развитіи трупнаго окоченѣнія; у кроликовъ эта исчезающая часть равняется въ среднемъ выводѣ 70—80%. Слѣдовательно, мышцы, отличающіяся съ самаго начала различнымъ содержаніемъ гликогена, оказываются также различными и по своему содержанію въ мясномъ сахарѣ. Этотъ фактъ, если бы было нужно, могъ бы служить поддержкой того мнѣнія, которое считаетъ гликогенъ источникомъ образованія сахара. Въ количествѣ потери, испытываемой мышцей въ углеводахъ ничего не мѣняется какъ при болѣе быстромъ, такъ и при болѣе медленномъ развитіи трупнаго окоченѣнія и точно также безъ вліянія остается въ этомъ отношеніи и тетанизованіе вырѣзанной мышцы передъ наступленіемъ окоченѣнія.

Потеря мышцы въ углеводахъ наводитъ неволью насъ на вопросъ о томъ, не получается ли и молочная кислота, которая представляетъ собою второе новое тѣло въ окоченѣвшей мышцѣ, также какъ продуктъ превращенія углеводовъ. Правда, Борщовъ <sup>1)</sup> утверждалъ, что и покоящаяся мышца содержитъ молочнокислыя соединенія; но если мы примемъ во вниманіе, что употребленная Борщовымъ мышца, то есть, сердце, очень часто реагируетъ кисло уже и въ свѣжемъ состояніи, то мы поймемъ, что наблюденія Борщова вообще не пригодны для рѣшенія только-что постановленнаго вопроса; а если, далѣе, мы вспомнимъ заявленіе Фолварчни <sup>2)</sup> о томъ, что въ нейтрально реагирующемъ мясѣ сердца ему никогда не удавалось доказать присутствія молочнокислыхъ соединеній, несмотря на то, что доказать ихъ вовсе не трудно, то мы, конечно, при-

---

<sup>1)</sup> *Borseczow*, *Würzburger naturwiss. Ztschr.* II, стр. 65, 1862.

<sup>2)</sup> *Folwarczny*, *Wiener med. Wochenschr.* 1862, № 4,



демъ къ тому заключенію, что въ этомъ отношеніи прежде, чѣмъ рѣшить вопросъ нужно, по крайней мѣрѣ выждать, когда будутъ произведены болѣе точныя изслѣдованія. Впрочемъ, если молочная кислота образуется заново и не получается исключительно только путемъ освобожденія изъ солей, то въ мышцѣ мы съ одинаковымъ основаніемъ можемъ предположить присутствіе небольшого количества молочной кислоты, подобно тому, какъ мы принимаемъ въ ней и слѣды сахара.

Объ образованіи молочной кислоты изъ углеводовъ высказывались предположенія уже и прежде, потому что отношенія этой кислоты къ углеводамъ давно извѣстны; но предположеніе это, приобрѣло особенную вѣроятность послѣ того, какъ окончательно установлено было постоянное присутствіе углеводовъ въ мышцѣ и исчезаніе ихъ при развитіи трупнаго оконченія. При этомъ, конечно, принимаются во вниманіе только настоящіе углеводы, гликогенъ и его производныя, а не инозитъ, существованіе котораго въ мышцѣ бываетъ слишкомъ ограниченное и о превращеніяхъ котораго въ мышцѣ намъ ровно ничего неизвѣстно. Образованіе молочной кислоты въ мышцѣ уже выше побудило насъ признать въ мышцѣ существованіе фермента, образующаго молочную кислоту. Между тѣмъ, впрочемъ, ферментъ этотъ до сихъ поръ еще не былъ изолированъ, и даже до сихъ поръ не было сдѣлано даже опыта съ прибавленіемъ вытяжки мышцъ къ раствору мяснаго сахара. Между тѣмъ, понятно, что, если этотъ опытъ обставить всеми необходимыми мѣрами предосторожности для того, чтобы предотвратить попаданіе нисшихъ грибовъ въ растворъ, то превращеніе мяснаго сахара въ молочную кислоту будетъ вполне доказательнымъ фактомъ въ пользу существованія въ мышцахъ сказаннаго фермента. Впрочемъ, у насъ имѣются все-же нѣкоторыя основанія признавать вѣроятнымъ предположеніе о подобномъ ферментѣ. Такъ, напри- мѣръ, прежде всего предположеніе это нисколько не противорѣчитъ тѣмъ количественнымъ отношеніямъ, которыя существуютъ между образованной молочной кислотой и исчезнувшими углеводами, потому что количество послѣднихъ оказывается болѣе, чѣмъ достаточнымъ для покрытія количества



получившейся молочной кислоты, изъкъ это мы видимъ изъ опредѣлений О. Нассе <sup>1)</sup>, произведенныхъ по отношенію къ общимъ величинамъ (послѣ дополненія ихъ поправкой относительно величинъ углеводовъ, которая оказалась позднѣе необходимой). Кроме того, мы имѣемъ полное право воспользоваться въ этомъ отношеніи и тѣми фактами, которые доказываютъ, что вообще въ лягушечьихъ мышцахъ количество кислоты увеличивается соотвѣтственно съ имѣвшимся первоначально количествомъ углеводовъ (гликогенъ), и что у кроликовъ также въ различныхъ мышцахъ высокое содержаніе кислоты совпадаетъ съ высокимъ содержаніемъ гликогена и наоборотъ; наконецъ, въ пользу предположенія о существованіи фермента говорить также и тотъ фактъ, что мышцы голодавшихъ животныхъ бываютъ свободны отъ гликогена, и въ то же время онѣ никогда не представляютъ кислой реакціи. Если бы въ качествѣ противудоказательства вздумали привести тотъ фактъ, что Лимприхтъ <sup>2)</sup> добылъ бродильную молочную кислоту изъ мышечнаго декстрина, при обыкновенномъ броженіи, вызванномъ шизомицетами, то на это можно возразить, во-первыхъ, что въ мышцѣ мы имѣемъ дѣло съ совершенно другимъ броженіемъ, а во-вторыхъ, какъ это уже было упомянуто выше, что, съ одной стороны, въ мышцѣ тоже встрѣчается, хотя и рѣдко, бродильная молочная кислота (Гейнтцъ <sup>3)</sup>), а съ другой, что при обыкновенномъ грибковомъ броженіи можетъ развиваться также и парамолочная кислота (Мали <sup>4)</sup>). Чѣмъ именно обуславливается то различіе, въ результатѣ котораго въ одномъ случаѣ получается больше одной молочной кислоты, а въ другомъ—другой, остается пока еще совершенно неизвѣстно и притомъ какъ по отношенію къ обыкновенному броженію, такъ и по отношенію къ разложенію въ мышцѣ. Впрочемъ, къ числу совершенно извѣстныхъ фактовъ принадлежитъ также и тотъ, что броженія въ извѣстныхъ границахъ могутъ представлять совершенно различное теченіе.

<sup>1)</sup> O. Nasse, Arch. f. d. ges. Physiologie. II, стр. 97, 1869 и XIV, стр. 473, 1877.

<sup>2)</sup> Limpricht, Annalen der Chemie und Pharmacie CXXXIII, стр. 293, 1865.

<sup>3)</sup> Heintz, тамже, CLVII, стр. 314, 1871.

<sup>4)</sup> Maly, Bericht d. deutsch. chemischen Ges. 1864, стр. 1567.



Считая образованіе молочной кислоты изъ гликогена или изъ мяснаго сахара вполне доказаннымъ, мы при этомъ все же не можемъ до сихъ поръ дать удовлетворительное объясненіе тому, куда именно исчезаетъ извѣстное количество углеводовъ въ мышцѣ и притомъ далеко не незначительное и превышающее то, которое идетъ на образованіе молочной кислоты. Всего ближе было-бы предположить, что угольная кислота, развивающаяся въ мышцѣ при трупномъ окоченѣніи, развивается насчетъ исчезнувшихъ углеводовъ. Что касается до фактической стороны образованія угольной кислоты, то Германнъ <sup>1)</sup> вполне точно и твердо установилъ своими эвакуаціонными опытами то, что уже на основаніи примѣненія менѣе точныхъ способовъ предполагалъ I. Ранке <sup>2)</sup>, а именно, что каждая вырѣзанная мышца обладаетъ способностью производить (при извѣстныхъ условіяхъ температуры и такъ далѣе, о которыхъ мы подробно говорили выше по поводу образованія молочной кислоты), опредѣленное количество угольной кислоты приблизительно 0,018—0,024 вѣсовыхъ процентовъ или около 15 объемныхъ процентовъ въ мышцахъ лягушки. Способность мышцы образовывать угольную кислоту оказалась, далѣе, совершенно независимой отъ одновременнаго притока кислорода, а также и отъ тѣхъ состояній, чрезъ которыя мышца проходитъ вплоть до наступленія окоченѣнія; точно также безразличнымъ оказалось въ этомъ отношеніи и то, наступаетъ-ли трупное окоченѣніе въ болѣе короткій или въ болѣе долгій срокъ и совершаетъ-ли мышца, которая, конечно, должна быть при этомъ защищена отъ отдачи угольной кислоты, сокращенія или нѣтъ. Сокращенія мышцы только ускоряютъ образованіе угольной кислоты, тогда какъ мышца, которую тетанизировали на воздухъ и только послѣ этого помѣстили подъ газовый насосъ, образуетъ при окоченѣніи меньшее количество угольной кислоты.

Слѣдовательно, въ мышцѣ имѣлся извѣстный запасъ вещества, образующаго угольную кислоту, подобно тому, какъ въ ней-же имѣется и извѣстный запасъ вещества, дающаго

<sup>1)</sup> *Hermann*, Untersuch. über den Stoffwechsel der Muskeln etc. Berlin, 1867.

<sup>2)</sup> *I. Ranke*, Tetanus, стр. 159, Leipzig, 1865.



молочную кислоту, о чемъ мы говорили уже выше, и такъ какъ оба вещества, повидимому, потребляются при одинаковыхъ условіяхъ, то Германнъ (не зная ничего объ углеводистомъ содержаніи мышцы и о затратѣ углеводовъ, совершающейся въ ней) и предполагалъ, что молочная кислота и угольная кислота являются въ сущности продуктами разложенія одной и той же составной части мышцы. Если бы эта составная часть дѣйствительно состояла изъ гликогена или изъ мяснаго сахара, а положеніе занимаемое этими веществами въ мышцѣ какъ нельзя болѣе соответствуетъ подобному предположенію, то къ этому применилъ бы цѣлый рядъ едва поднятыхъ и уже вовсе еще не разрѣшенныхъ вопросовъ. Вопросы эти прежде всего стали бы касаться того, какія именно силы обуславливаютъ разложеніе этого вещества и самый способъ разложенія его. Хотя и нельзя признать невозможнымъ, чтобы угольная кислота прямо образовывалась изъ молекулы сахара, тѣмъ не менѣе, мы должны все-же признать болѣе вѣроятнымъ, что угольная кислота получается только путемъ распаденія молочной кислоты (по этому поводу я позволю себѣ напомнить ради примѣра о молочнокисломъ броженіи молочной кислоты) и, слѣдовательно, атомъ углерода прежде, чѣмъ онъ приметъ форму угольной кислоты, долженъ пройти цѣлый рядъ промежуточныхъ ступеней, начиная съ гликогена. При подобнаго рода окисленіи углерода, которое можетъ происходить также и въ свободныхъ отъ газа смѣсяхъ, а также и въ безвоздушномъ пространствѣ, должны во всякомъ случаѣ развиваться болѣе бѣдныя кислородомъ, редуцирующія вещества, все одно, будутъ ли они представлять собою части первоначальной углеводной молекулы или молекулы молочной кислоты или даже части другихъ мышечныхъ составныхъ частей, потому что именно на счетъ содержащагося въ нихъ кислорода и происходитъ въ подобныхъ случаяхъ окисленіе. Подобнаго рода вещества уже были найдены въ дѣятельной мышцѣ, а при значительномъ сходствѣ химическихъ процессовъ, протекающихъ, съ одной стороны, въ дѣятельной, а съ другой, въ окоченѣвающей мышцѣ, и о которыхъ намъ придется еще говорить подробнѣе ниже, мы имѣемъ всѣ основанія предполагать присутствіе подобныхъ веществъ также и въ окоченѣвающей



мышцъ. Быть можетъ, возстановленіе окоченѣвающей мышцы кровью, содержащей кислородъ, а также и наблюдавшееся Лудвигомъ и А. Шмидтомъ потребление кислорода въ вырѣзанной мышцѣ, по которой продолжала циркулировать кровь, дадутъ намъ возможность уже въ настоящее время доказать важность только-что высказаннаго предположенія.

Только-что изложенное нами предположеніе, которое еще до самаго послѣдняго времени представлялось по крайней мѣрѣ совершенно возможнымъ, испытало сильный ударъ съ тѣхъ поръ, какъ Пфлюгеръ и Штинцингъ <sup>2)</sup> открыли еще второй вышеупомянутый источникъ угольной кислоты. Этотъ открытый Пфлюгеромъ и Штинцингомъ источникъ угольной кислоты оказывается совершенно различнымъ отъ только-что разобраннаго нами, и въ тоже время онъ можетъ доставлять значительно большія количества угольной кислоты, чѣмъ весь остающійся за вычетомъ сахара и молочной кислоты остатокъ углеводовъ. Только-что изложенное нами представленіе объ образованіи угольной кислоты было-бы совершенно опровергнуто, если бы оказалось, что новый указанный Пфлюгеромъ и Штинцингомъ источникъ угольной кислоты представляетъ собою и единственный. Это, впрочемъ, еще не доказано пока. Если-бы это было доказано, то намъ оставалось-бы еще изслѣдовать, что сталося съ остаткомъ углеводовъ при трупномъ окоченѣннй мышцы.

Образованіе тепла въ окоченѣвающей мышцѣ изучено въ настоящее время крайне подробно, и мы упоминаемъ о немъ здѣсь, не вдаваясь въ разборъ отдѣльныхъ наблюденій. Что же касается до электрическихъ явленій, то мы совершенно оставляемъ ихъ въ сторонѣ при настоящемъ изложеніи.

#### 4. Объясненіе мышечнаго окоченѣннй.

##### А) Общее сопоставленіе явленій.

Окоченѣннй, развивающееся ниже извѣстной, неоднократно упоминавшейся у насъ температуры, называется также само-

<sup>1)</sup> *C. Ludwig und A. Schmidt*, Arbeiten aus der physiol. Anstalt zu Leipzig, 3-й годъ, 1868, стр. 1. Leipzig. 1869.

<sup>2)</sup> *Pflüger*, Arch. f. d. ges. Physiol. XVIII, стр. 381, 1878 и *Stintzing*, там же, стр. 388.



произвольнымъ или временнымъ окоченѣніемъ и процессъ этотъ состоитъ изъ цѣлаго ряда измѣненій мышечнаго вещества. Эти «частичныя явленія окоченѣнія» состоятъ изъ слѣдующихъ: во 1) выдѣленіе или свертываніе міозина; во 2) осажденіе кали-албумината; это явленіе не бываетъ безусловно необходимымъ и, слѣдовательно, оно несущественно и является вторичнымъ процессомъ, о которомъ мы вслѣдствіе этого и не будемъ вдаваться въ большія подробности; въ 3) переходъ гликогена въ мясной сахаръ; въ 4) образованіе молочной кислоты изъ мяснаго сахара; въ 5) освобожденіе угольной кислоты. Соединяя все только-что изложенное въ одно, и признавая хотя отчасти вѣрными тѣ доказательства, которыя мы пытались привести въ пользу существованія превращеній и новообразованій, мы можемъ выразиться слѣдующимъ образомъ: въ процессѣ окоченѣнія участвуютъ, съ одной стороны, бѣлковыя тѣла, обуславливающія существеннымъ образомъ внѣшнія или механическія измѣненія мышцъ, а съ другой, углеводы и какое-то другое неизвѣстное еще, безазотистое соединеніе атомовъ обуславливають совершенно или по большей части всѣ внутреннія или химическія измѣненія мышцы.

Выраженіе «высота окоченѣнія» употребляется часто, но при этомъ точно не установлено еще, совпадаетъ-ли наисильнѣйшее развитіе частичныхъ явленій этого процесса, какъ-то: образованіе сахара, молочной кислоты и угольной кислоты, по времени другъ съ другомъ. Послѣ разобранныхъ нами отношеній этихъ веществъ другъ къ другу, представляется вѣроятнымъ, что названные процессы слѣдуютъ другъ за другомъ въ названномъ порядкѣ, если только они могутъ настолько быстро слѣдовать другъ за другомъ, что временное различіе остается едва замѣтнымъ. Всего труднѣе, впрочемъ, бываетъ наблюдать за сверткомъ міозина, потому что у насъ до сихъ поръ отсутствуетъ мѣрило для опредѣленія полнаго образованія его. Опредѣленіе наисильнѣйшаго развитія выдѣленія міозина вообще представляется совершенно невозможнымъ; кромѣ того, до тѣхъ поръ, пока мышца не станетъ непрозрачной и не сократится, нельзя бываетъ замѣтить ничего опредѣленнаго; при сокращеніи міозина, который сначала выдѣляется въ студневидной формѣ и о сокращеніи котораго говорятъ и



Брюкке <sup>1)</sup>) и послѣ него Германнъ <sup>2)</sup>), дѣло сводится въ сущности, какъ это прямо заявляетъ Германнъ, не на прямыя наблюденія свертыванія, а на заключенія, выведенныя изъ наблюденій надъ мышечной плазмой.

### В) Общія условія окоченѣнія.

Сущность окоченѣнія выясняется кромѣ выводовъ, которые могутъ быть сдѣланы изъ всего только-что сказаннаго, прежде всего посредствомъ внимательнаго изученія тѣхъ условій, которыя частью уже были упомянуты въ общей мышечной физикѣ, въ главѣ, посвященной трупному окоченѣнію; здѣсь мы должны будемъ въ связи изложить всѣ условія, при которыхъ мышца подпадаетъ окоченѣнію.

Мышечное окоченѣніе появляется послѣ смерти всего организма, а также и на вырѣзанныхъ мышцахъ; кромѣ того, окоченѣніе можетъ появляться также и въ отдѣльныхъ мышцахъ остающихся въ тѣлѣ, если только притокъ крови къ нимъ прекращенъ. Прекращеніе кровообращенія посредствомъ наложенія лигатуры на артеріи даетъ въ результатѣ локализованное мышечное окоченѣніе, какъ это впервые наблюдалъ Стенсонъ <sup>3)</sup>), прослѣдившій процессъ по крайней мѣрѣ въ его первоначальныхъ періодахъ. Тоже самое наблюдали затѣмъ Станніусъ <sup>4)</sup>) и Броунъ-Секаръ <sup>5)</sup>); но всѣ эти наблюденія касались только теплокровныхъ животныхъ; мышцы холоднокровныхъ животныхъ оказываются въ гораздо болѣе значительной степени независимыми отъ кровообращенія.

Трупному окоченѣнію подпадаютъ всѣ мышечныя образованія какъ позвоночныхъ животныхъ, такъ и безпозвоночныхъ <sup>6)</sup>). Въ тѣхъ случаяхъ, когда встрѣчались или еще теперь встрѣ-

---

<sup>1)</sup> *Brücke*, Arch. f. Anat. und Physiol. 1842, стр. 178.

<sup>2)</sup> *Hermann*, Untersuch. über den Stoffwechsel der Muskeln. Berlin, 1867.

<sup>3)</sup> *Stenson*, *Haller*, Elementa physiologiae corp. human. etc. IV, стр. 544, Lausanne, 1762.

<sup>4)</sup> *Stannius*, Arch. f. physiol. Heilk. XI, стр. 1, 1852.

<sup>5)</sup> *Brown-Séguard*, Compt. rend. I, стр. 855, 1851.

<sup>6)</sup> При общемъ разсмотрѣніи вопроса о трупномъ окоченѣніи, пришлось бы принимать во вниманіе и совершенно аналогичныя явленія, наблюдающіяся при умираліи сократительной протоплазмы печеночныхъ клѣточекъ и т. д.



чаются исключения, слѣдуетъ предположить присутствіе различныхъ нарушающихъ вліяній, дѣйствующихъ извнѣ, какъ-то: вхожденіе жидкости, быстрое развитіе гніенія или тому подобныя вліянія.

Время, проходящее до наступленія полнаго окоченія, оказывается различнымъ у различныхъ животныхъ; вообще же вѣрнымъ оказывается слѣдующее положеніе: трупное окоченіе появляется скорѣе у теплокровныхъ животныхъ, нежели у холоднокровныхъ. Фактъ этотъ находится, какъ на это указываютъ и результаты, получаемые при мѣстномъ прекращеніи кровообращенія, въ прямой зависимости отъ потребности въ кислородѣ (или, другими словами, отъ быстроты, съ которой совершается обмѣнъ въ тѣлѣ). Впрочемъ, до сихъ поръ еще никогда не были произведены опыты при совершенно одинаковыхъ условіяхъ, и въ особенности при совершенно одинаковой температурѣ. Въ виду того факта, что максимальная температура для трупнаго окоченія лягушечьихъ мышцъ находится гораздо ниже, чѣмъ такая же температура для мышцъ теплокровныхъ, а также въ виду наблюденія Клодь-Бернара, гласящаго, что мышцы теплокровныхъ животныхъ, охлажденныхъ передъ смертью до 20° Ц. (кролики), подпадаютъ трупному окоченію почти также медленно, какъ и мышцы лягушки, мы должны признать необходимыми новыя, болѣе подробныя изслѣдованія.

У животныхъ одного и того же вида возможно бываетъ ускорить наступленіе трупнаго окоченія, а съ другой стороны, точно также возможно замедлить его появленіе, или даже совершенно задержать его.

### С) Ускореніе трупнаго окоченія.

Къ средствамъ, ускоряющимъ наступленіе трупнаго окоченія, принадлежатъ слѣдующія:

1) Теплота, какъ мы уже объ этомъ упоминали, говоря о различныхъ частичныхъ явленіяхъ трупнаго окоченія; оставая опять-таки въ сторонѣ Пфлюгеровскій источникъ угольной кислоты, мы находимъ, что максимальная температура трупнаго окоченія, повидимому, бываетъ одинаковой. Ускоряющее вліяніе теплоты бываетъ до того значительно, что



даже при существующемъ кровообращеніи можно довести отдѣльные члены тѣла до трупнаго окоченѣнія, если только нагрѣть ихъ до максимальной температуры (Германнъ <sup>1)</sup>). При пониженіи температуры окоченѣніе развивается все медленнѣе и медленнѣе, но оно появляется также и при 0° Ц., какъ это доказалъ Германнъ <sup>2)</sup>, на мышцахъ, сохраняемыхъ подъ масломъ и по возможности защищенныхъ отъ бактерій.

2) Сокращеніе какъ цѣлаго животнаго передъ наступленіемъ общей смерти, такъ и отдѣльныхъ вырѣзанныхъ мышцъ. Дѣйствіе сокращенія было впервые наблюдаемо Брюкке <sup>3)</sup> по отношенію къ физическимъ измѣненіямъ. То же самое было подтверждено Кёлликеромъ <sup>4)</sup>, Броунъ-Секаркомъ <sup>5)</sup> и др., и притомъ неоднократно; вліяніе сокращенія сказывается на всѣхъ частичныхъ явленіяхъ трупнаго окоченѣнія <sup>6)</sup>. Въ виду того, что различнаго рода механическія истязанія, какъ-то: разрѣзаніе, разрываніе, ушибы и т. д. дѣйствуютъ, въ качествѣ механическихъ раздраженій и вызываютъ сокращеніе, мы и должны упомянуть здѣсь о томъ ускореніи надъ развитіемъ трупнаго окоченѣнія, которое зависитъ отъ подобнаго рода истязанія. Только замороженные мышцы могутъ быть измельчаемы безъ всякихъ подобныхъ послѣдствій, какъ мы знаемъ это уже на основаніи всего вышеизложеннаго о мышечной плазмѣ. Впрочемъ, самое замораживаніе мышцы, если только холодъ дѣйствуетъ быстро, можетъ, судя по наблюденіямъ Германна, тоже дѣйствовать въ качествѣ механическаго раздраженія, вызывать сокращеніе, а вмѣстѣ съ тѣмъ ускорять и трупное окоченѣніе.

---

<sup>1)</sup> *Hermann*, Untersuchungen über den Stoffwechsel der Muskeln etc., стр. 94, Berlin, 1867.

<sup>2)</sup> *Hermann*, Arch. f. d. ges. Physiologie, VI, стр. 192, 1871.

<sup>3)</sup> *Brücke*, Arch. f. Anat. und Physiol. 1842, стр. 178.

<sup>4)</sup> *Kölliker*, Arch. f. pathol. Anat. X, стр. 259, 1856.

<sup>5)</sup> *Brown-Séguard*, Gaz. méd. de Paris, 1857, стр. 214.

<sup>6)</sup> Въ практической жизни тоже уже давно извѣстно это вліяніе: въ лучшихъ бояхъ велѣдствіе этого животныхъ быстро хватаютъ и убиваютъ почью именно для того, чтобы замедлить наступленіе трупнаго окоченѣнія и слѣдующаго за нимъ гніенія. Съ другой стороны, всѣмъ извѣстную быструю разлагаемость рыбьяго мяса можно отчасти объяснять именно продолжительной предсмертной агоніей ихъ.



3) Растяжение мышц или отягощение их. Сильно напряженные мышцы до того быстро приходятъ въ трупное окоченѣніе въ сравненіи съ расслабленными, что Э. Краузе могъ даже не замѣтить окоченѣнія мышцъ счибателей въ сильно согнутыхъ конечностяхъ <sup>1)</sup> и послѣ нѣсколькихъ произведенныхъ на вырѣзанныхъ кроличьихъ и лягушечьихъ мышцахъ опытовъ, при которыхъ мышцы растянутыя и расслабленныя взвѣшивались въ влажномъ пространствѣ, онъ считалъ себя въ правѣ утверждать, что для появленія трупнаго окоченѣнія безусловно необходимо извѣстное напряженіе мышцы. Выводъ этотъ, однако, совершенно ошибоченъ, какъ это и доказалъ Вундтъ <sup>2)</sup> путемъ новыхъ тщательныхъ и продолжительныхъ изслѣдованій подобнаго рода мышцъ. Онъ убѣдился, что и совершенно расслабленныя мышцы поддаются окоченѣнію, но только гораздо медленнѣе, нежели растянутыя. Ошибка Э. Краузе объясняется, впрочемъ, отчасти уже тѣмъ, что напряженная мышца съ самаго начала представляется на ошупь тверже; между тѣмъ, Краузе вообще измѣрялъ степень трупнаго окоченѣнія только по измѣненіямъ механическихъ свойствъ мышцы. Въ то время, когда Краузе производилъ свои изслѣдованія, химическія измѣненія мышцы при трупномъ окоченѣніи были еще неизвѣстны.

Для того, чтобы всего легче и быстрѣе убѣдиться въ вліяніи напряженія мышцы на появленіе трупнаго окоченѣнія, слѣдуетъ дать умирать обѣимъ вырѣзаннымъ и подлежащимъ сравненію мышцамъ при такой температурѣ, которая лежитъ по близости къ максимальной (О. Нассе <sup>3)</sup>). Только-что упомянутое нами явленіе находится въ полномъ согласіи съ тѣмъ вліяніемъ, которое напряженіе дѣятельныхъ мышцъ производитъ на утомленіе и на образованіе кислоты и которое было определено Гейденгайномъ <sup>4)</sup>.

По всѣмъ вѣроятіямъ, въ мышцѣ имѣются еще вещества, которыя совершенно своеобразнымъ образомъ ускоряютъ раз-

<sup>1)</sup> *E. Krause*, Die rigore mortis etc. стр. 40, Dissert. Dorpat., 1853.

<sup>2)</sup> *Wundt*, Die Lehre von der Muskelbewegung, стр. 71, Braunschweig, 1858.

<sup>3)</sup> *O. Nasse*, Arch. f. d. ges. Physiol. XVII, стр. 282, 1878.

<sup>4)</sup> *Heidenhain*, Mechanische Leistungen etc. bei der Muskelthätigkeit. Leipzig, 1864.



витіе окоченія подобно тому, какъ ферментативные процессы ускоряются подѣ вліаніемъ извѣстнаго рода веществъ. Имѣющійся у насъ фактической матеріалъ оказывается очень незначительнымъ, и вообще намъ извѣстны только дѣйствія различныхъ веществъ на отдѣльныя частичныя явленія всего процесса; такъ, напр., намъ знакомо дѣйствіе крови на свертываніе міозина (см. выше), дѣйствіе различныхъ солей и алкалоидовъ на образованіе молочной кислоты, и въ то же время мы не имѣемъ права прямо безъ дальнѣйшихъ околичностей переносить наблюденіе, сдѣланное нами надъ какимъ нибудь частичнымъ явленіемъ на всѣ остальные.

Въ тѣхъ случаяхъ, когда одновременно дѣйствуютъ всѣ или многія ускоряющія обстоятельства, трупное окоченіе можетъ наступить въ высшей степени быстро.

#### Д) ЗАДЕРЖАНІЕ ОКОЧЕНІЯ.

При задержаніи трупнаго окоченія слѣдуетъ различать, бываетъ-ли это задержаніе окончательнымъ или только мимолетнымъ.

Окончательно задержаннымъ или прекращеннымъ во всѣхъ своихъ частичныхъ проявленіяхъ, за исключеніемъ только образованія угольной кислоты или по крайней мѣрѣ части ея, трупное окоченіе оказывается въ тѣхъ случаяхъ, когда мышцу быстро нагрѣваютъ до температуры кипѣнія. Дѣйствуетъ-ли алкоголь окончательно задерживающимъ образомъ или нѣтъ, остается до сихъ поръ еще нерѣшеннымъ. Если мышца въ теченіи нѣкотораго времени остается подѣ алкоголемъ, то міозинъ или міозинодающее вещество, конечно, свертывается также, какъ и подѣ вліаніемъ температуры кипѣнія, и если бы мы затѣмъ стали снова размягчать мышцу въ водѣ, то при этомъ мы могли бы получить только такого рода разложенія, которыя протекаютъ въ области углеводовъ (иногда также и осажденіе кали-альбумината); кромѣ того, при этомъ можетъ получиться также Пфлюгеровское образованіе угольной кислоты, хотя это еще и не произслѣдовано, путемъ опытовъ, но картина трупнаго окоченія не будетъ болѣе полная. Дю-



Буа Реймонъ <sup>1)</sup>, правда, не находилъ, чтобы подобная мышца снова могла представлять отчетливо кислую реакцію; но, быть можетъ, онъ наблюдалъ недостаточно долгое время.

Временныя задержанія или замедленія наблюдаются, само собою разумѣется, прежде всего въ тѣхъ случаяхъ, когда уско-ряющія условія превращаются въ наивозможно менѣе дѣй-ствительныя или когда они превращаются даже въ прямую противоположность. Такъ, напр., если въ замороженной мыш-цѣ окоченіе не появляется, то мышца умираетъ тѣмъ позд-нѣе, чѣмъ полнѣе бываетъ устранено то постоянное раздра-женіе или возбужденіе мышцы, которое получается со сторо-ны нервной системы и о которомъ намъ придется еще гово-рить подробнѣе ниже по поводу вопроса объ обмѣнѣ въ по-коящейся мышцѣ. Здѣсь умѣстно будетъ упомянуть также о томъ впервые открытомъ Лудвигомъ и Алекс. Шмидтомъ (фактъ <sup>2)</sup>), что вырѣзанныя мышцы теплокровныхъ животныхъ дольше остаются живыми въ тѣхъ случаяхъ, когда въ нихъ поддерживается искусственная циркуляція содержащей кисло-родъ крови. Лудвигъ и Алекс. Шмидтъ, установивъ этотъ фактъ, съумѣли въ тоже самое время придать ему также и практи-ческое значеніе. Кромѣ того, здѣсь нелишне будетъ также упо-мянуть о наблюденіи А. Гумбольдта <sup>3)</sup> и Г. Либиха <sup>4)</sup> относи-тельно того, что вырѣзанныя лягушечьи мышцы дольше со-храняютъ свою возбудимость въ содержащихъ кислородъ газо-выхъ смѣсяхъ и что въ тоже время онѣ позднѣе подпадаютъ трупному окоченію при этихъ условіяхъ, нежели при помѣ-щеніи ихъ въ смѣси, свободныя отъ кислорода. Даже болѣе того, кровь, содержащая кислородъ, можетъ даже, какъ это показа-ли Станніусъ и Броунъ-Секаръ въ своихъ упомянутыхъ выше опытахъ, возстановить во всѣхъ отношеніяхъ нормальныя свой-ства мышцы послѣ того, какъ трупное окоченіе успѣло уже достигнуть извѣстной, не поддающейся болѣе точному опре-

<sup>1)</sup> *Du-Bois Reymond*, Monatsbericht der Berliner Academie, стр. 288, 1859

<sup>2)</sup> *C. Ludwig und Alex. Schmidt*, Arbeiten aus d. physiol. Anstalt zu Leip-  
zig, 3-й годъ, 1868, стр. 1, Leipzig 1869.

<sup>3)</sup> *A. Humboldt*, Versuche über die gereizte Muskel- und Nervenfasern II,  
стр. 282. Posen und Berlin 1797.

<sup>4)</sup> *G. v. Liebig*, Arch. f. Anat. und Physiol. 1850, стр. 393.



дѣленію степени. Названные наблюдатели сперва доказали это посредствомъ опытовъ съ наложеніемъ лигатуры на артеріи и съ послѣдовательнымъ удаленіемъ лигатуры послѣ появленія мышечнаго окоченѣнія; а затѣмъ, Броунъ-Секаръ доказалъ это же самое также и на вырѣзанныхъ мышцахъ, въ которыя онъ проводилъ искусственную струю дефибрированной крови. Впрочемъ, въ случаяхъ, въ которыхъ кровообращеніе одно не могло устранить трупнаго окоченѣнія мышцы, Прейеру <sup>1)</sup> удавалось все же возстановить нормальныя свойства мышцы посредствомъ того, что онъ промывалъ ее 10% растворомъ поваренной соли прежде чѣмъ подвергнуть ее вліянію кровообращенія. Подобнаго рода промываніе обусловливало, слѣдовательно, раствореніе міозина.

Наконецъ, здѣсь же должны быть упомянуты еще и слѣдующія задержанія окоченѣнія; во 1) концентрированными растворами нейтральныхъ щелочныхъ солей, дѣйствіе которыхъ обусловливается тѣмъ, что солевыя молекулы завладѣваютъ той водой, которая необходима для разложеній (Дю-Буа Реймонъ <sup>2)</sup>, О. Нассе <sup>3)</sup>), и во 2) опредѣленными веществами различнаго рода, которыя точно также дѣйствуютъ специфично задерживающимъ образомъ, какъ вышеупомянутыя средства дѣйствовали ускоряющимъ образомъ (О. Нассе).

Только при самомъ точномъ вниманіи ко всѣмъ этимъ условіямъ и надлежащей оцѣнкѣ ихъ можно будетъ объяснить тотъ специфичный для каждаго вида животныхъ, а также и для человѣка порядокъ <sup>4)</sup>, въ которомъ при общей смерти организма различныя мышцы подпадаютъ окоченѣнію.

#### Е. Сущность процессовъ при окоченѣніи.

Объ одномъ изъ частичныхъ явленій окоченѣнія, а именно объ образованіи кислоты Дю-Буа Реймонъ говоритъ, что тутъ трудно бываетъ удержаться отъ того представленія, что все дѣло при этомъ сводится въ сущности на настоящій процессъ броженія, потому что явленіе это зависитъ отъ температуры,

<sup>1)</sup> *Preyer*, *Centralblatt f. d. med. Wiss.* 1864, стр. 769.

<sup>2)</sup> *Du-Bois Reymond*, *Monatsber. d. Berliner Acad.* 1859, стр. 288.

<sup>3)</sup> *O. Nasse*, *Arch. f. d. ges. Physiol.* XI, стр. 138, 1875.

<sup>4)</sup> См. выше. Общую мышечную физику, стр. 140.



оно уничтожается температурой кипѣнія, задерживается концентрированными растворами соли. По поводу свертыванія міозина напоминали о свертываніи волокнины крови, которое должно быть причислено къ броженіямъ; бродило, вызывающее образованіе сахара, уже удалось изолировать и только по отношенію къ образованію угольной кислоты до сихъ поръ еще неизвѣстенъ ферментъ. Германнъ, какъ извѣстно, на основаніи независимости образованія угольной кислоты отъ притока кислорода, доказывалъ, что при этомъ вовсе не происходитъ окисленія въ обыкновенномъ смыслѣ слова, а только распаденіе, процессъ расщепленія, похожій на тотъ, который происходитъ при расщепленіи сахарной молекулы въ присутствіи дрожжевой ячейки, однимъ словомъ, онъ доказывалъ, что образованіе угольной кислоты совершается при тѣхъ же условіяхъ, какъ и образованіе молочной кислоты; но противъ мнѣнія Германна выступили Пфлюгеръ и Штинцингъ на основаніи тѣхъ своихъ опытовъ, о которыхъ мы упоминали уже неоднократно; они стали доказывать, что угольная кислота ни подъ какимъ видомъ не можетъ быть результатомъ броженія, потому что она развивается также и при температурѣ кипѣнія и, по ихъ мнѣнію, угольная кислота обязана своимъ образованіемъ не броженію, а диссоціаціи. Между тѣмъ мы должны еще разъ обратить вниманіе читателей на тотъ фактъ, что угольная кислота можетъ получаться изъ двойнаго источника и что этому предположенію рѣшительно ничего не противорѣчить.

Во всякомъ случаѣ, слѣдовательно, трупное окоченѣніе мышцы можетъ быть въ извѣстной части, и притомъ въ большей, признано за результатъ процесса броженія и потому намъ слѣдуетъ теперь разобрать вопросъ о томъ, обуславливаются ли разложенія однимъ какимъ нибудь ферментомъ или многими. Не ожидая рѣшенія вопроса путемъ опытовъ съ изолированіемъ ферментовъ, мы можемъ все же признать вѣроятнымъ, что при этомъ дѣйствуютъ многія бродила; потому что если бы дѣйствовали только извѣстныя намъ бродила, то они вызывали бы постоянно только одно какое нибудь расщепленіе. Правда, въ пользу существованія одного фермента могли бы указать на то, что всѣ частичныя явленія всегда протекають



вмѣстѣ; но противъ этого можно возразить, что, строго говоря, этого вообще не случается, такъ какъ сначала долженъ образоваться сахаръ для того, чтобы затѣмъ могла получиться молочная кислота, и въ особенности можно возразить еще, что, когда различные ферменты находятся при однихъ и тѣхъ же условіяхъ, они при обыкновенномъ физиологическомъ ходѣ вещей какъ нельзя лучше могутъ постоянно дѣйствовать въ одно и то же время. Между тѣмъ нѣкоторые авторы утверждаютъ даже извѣстную независимость отдѣльныхъ частичныхъ явленій другъ отъ друга, хотя и не все приводимое ими въ защиту этого мнѣнія можетъ быть признано совершенно свободнымъ отъ возраженій. Если Дю-Буа Реймонъ и указываетъ на тотъ фактъ, что вареная мышца не представляетъ болѣе кислой реакціи, какъ на доказательство того, что свертываніе мышечной волокнины можетъ совершаться и помимо развитія кислой реакціи въ мышцѣ, то ему можно возразить, что въ подобномъ случаѣ имѣется совершенно иное свертываніе міозина, чѣмъ при его выдѣленіи во время окоченѣнія, какъ это и доказывается отношеніемъ міозина къ раствору поваренной соли, хотя, конечно, Дю-Буа Реймонъ и не могъ знать этого въ то время, когда онъ производилъ свои изслѣдованія въ этомъ направленіи. Кромѣ того, противъ Дю-Буа Реймона можно также въ качествѣ возраженія привести еще и указаніе на фактъ, замѣченный имъ самимъ, а именно, что быстрое согрѣваніе мышцы вообще дѣлаетъ каждый разъ невозможнымъ развитіе кислой реакціи. Точно также въ этомъ смыслѣ нельзя пользоваться и указаннымъ Дю-Буа Реймономъ фактомъ появленія кислой реакціи въ не окоченѣвшей мышцѣ, потому что теперь уже доказано, что сердце при полной способности къ своей нормальной дѣятельности можетъ представлять кислую реакцію.

Если мышцы голодающихъ кроликовъ и не развиваютъ въ себѣ кислой реакціи (Клодъ Бернаръ), то все же существуетъ возможность того, что образовавшаяся первоначально молочная кислота разложилась при одновременномъ образованіи угольной кислоты, о появленіи которой въ подобномъ случаѣ мы, впрочемъ, совершенно ничего не знаемъ пока. Къ тому же мыслимо, что первоначальное количество угольной кислоты



бываетъ до того незначительно, что оно можетъ оставаться совершенно незамѣченнымъ.

О порядкѣ, въ которомъ развивается свертываніе міозина и образованіе кислоты, мы пока еще ничего не знаемъ; но можно бы было склониться въ пользу того мнѣнія, что образованіе молочной кислоты является по времени первымъ, хотя, конечно, не всей суммы молочной кислоты; потому что легко можно доказать извѣстными опытами, что мышца можетъ быть совершенно окоченѣвшей, то есть, можетъ представляться крѣпко свернувшейся прежде, чѣмъ достигнуто будетъ въ ней максимальное количество молочной кислоты. Только-что изложенное предположеніе является тѣмъ болѣе вѣроятнымъ, что Кюне <sup>1)</sup> доказалъ уже способность молочной кислоты содѣйствовать свертыванію мышечной плазмы. Во всякомъ случаѣ изъ всего только-что изложеннаго прямо вытекаетъ, что независимость частичныхъ явленій окоченѣнія другъ отъ друга вовсе еще не можетъ считаться доказанной въ настоящее время, за исключеніемъ только того способа образованія угольной кислоты, который въ противоположность къ другимъ процессамъ, протекающимъ въ мышцѣ, не прерывается температурой кипѣнія; но, конечно, относительно этого процесса остается еще другая возможность, а именно, что онъ вовсе не принадлежитъ къ числу частичныхъ явленій трупнаго окоченѣнія мышцы. Быть можетъ, къ рѣшенію этого вопроса приведутъ тѣ опыты, въ которыхъ одинъ изъ субстратовъ превращается въ постоянно нерастворимый, хотя бы, напр., міозинодающее вещество при погруженіи мышцы въ алкоголь, или опыты съ ускоряющими или замедляющими окоченѣніе веществами, которыя, быть можетъ, все же окажутся различно вліяющими на различные гипотетичные ферменты; потому что, напр., изъ одного изслѣдованія О. Нассе <sup>2)</sup> надъ вліаніемъ угольной кислоты, повидимому, прямо вытекаетъ, что образованіе сахара и образованіе кислоты протекають съ различной быстротой въ присутствіи угольной кислоты.

---

<sup>1)</sup> *Kühne*, Arch. f. Anat. und. Physiol. 1859, стр. 231.

<sup>2)</sup> *O. Nasse*, Arch. f. d. ges. Physiol. XV, стр. 471, 1877.



### 5. Особые виды трупнаго окоченія.

До сихъ поръ мы говорили исключительно только о самопроизвольномъ или временномъ окоченіи, причемъ мы точно опредѣлили ту высшую границу температуры, которая еще совмѣстима съ этимъ явленіемъ и въ тоже время упомянули о томъ видоизмѣненіи окоченія, которое извѣстно подъ названіемъ тепловаго окоченія. Теперь мы должны еще упомянуть о нѣсколькихъ другихъ формахъ мышечнаго окоченія и при этомъ мы должны будемъ разобрать вопросъ о томъ, отличаются ли эти виды окоченія отъ самопроизвольнаго, и если они разнятся, то въ какихъ именно размѣрахъ.

Полное соотвѣтствіе съ самопроизвольнымъ окоченіемъ представляетъ, подъ условіемъ одинаковой температурной границы, такъ называемое водное окоченіе, то есть, сумма тѣхъ измѣненій, которыя появляются, когда мышцу кладутъ въ дистиллированную воду или еще быстрѣе, когда чрезъ кровеносные сосуды прогоняютъ дистиллированную воду. Можно было бы прямо предположить, что при этомъ выдѣленіе миозина бываетъ другое, чѣмъ при самопроизвольномъ окоченіи, подобно тому, какъ и при пусканіи капель мышечной плазмы въ перегнанную воду выдѣлившійся миозинъ могъ бы, пожалуй, оказаться простымъ осажденіемъ и вслѣдствіе этого онъ могъ бы отличаться отъ настоящаго продукта ферментативнаго процесса свертыванія въ томъ отношеніи, что изъ соотвѣтственнаго раствора подобнаго воднаго миозина можно бы было снова получить способную къ свертыванію жидкость; но все это остается пока одними предположеніями, потому что на эту сторону дѣла до сихъ поръ не обращали достаточнаго вниманія. Мыслимо, впрочемъ, что въ мышцѣ положеніе вещей окажется все же нѣсколько инымъ, чѣмъ въ мышечной плазмѣ, такъ какъ дѣйствительному осажденію миозина, которое узнается по непрозрачности мышцы, предшествуютъ отчетливыя сокращенія, которыя извѣстны уже давно и зачастую служили предметомъ изслѣдованія (см. общую мышечную физику).

Относительно другихъ частичныхъ явленій окоченія извѣстно только, что общая потеря мышцы въ углеводахъ бы-



васть также велика, какъ и при самопроизвольномъ окоченѣнїи, и далѣе, что при этомъ точно также образуется кислота. Впрочемъ, мышца можетъ еще реагировать нейтрально (Дю-Буа Реймонъ) <sup>1)</sup> даже тогда, когда она представляется совершенно опухшей и бѣлой; все количество кислоты развивается только постепенно. Для выясненїя тѣхъ отношенїй, которыя существуютъ между отдѣльными частичными явленїями самопроизвольнаго окоченѣнїя, этотъ фактъ, конечно, ничего не даетъ намъ.

Объ измѣненїяхъ, похожихъ на мышечное окоченѣнїе и развивающихся въ тѣхъ случаяхъ, когда мышца приходитъ въ соприкосновенїе съ совершенно чуждыми ей веществами или съ веществами, которыя свойственны ей въ совершенно иныхъ количественныхъ отношенїяхъ, а также и въ случаяхъ, когда вещества этого рода приносятся къ мышцѣ кровью, мы не можемъ сказать ничего общаго, за исключенїемъ развѣ только того, что этого рода измѣненїя въ общей сложности могутъ быть названы химическимъ окоченѣнїемъ. Въ этомъ отношенїи требуются еще точныя изслѣдованїя каждаго вида подобнаго рода окоченѣнїй и притомъ во всевозможныхъ направленихъ. Такимъ изслѣдованїямъ должны быть подвергнуты и открытый Кѣлликеромъ <sup>2)</sup> вератринный столбнякъ и хлороформный столбнякъ, который наблюдали Козъ <sup>3)</sup> Куссмауль <sup>4)</sup> и Г. Ранке <sup>5)</sup> и тому подобные другїе столбняки. Точно и обстоятельно произведенныя наблюденїя указали бы, вѣроятно, значительныя различїя между такими видами столбняка, которые съ внѣшней стороны представляются совершенно схожими. Только кислотное окоченѣнїе извѣстно намъ нѣсколько подробнѣе. Послѣ изслѣдованїй Кюне и Германна мы уже знаемъ, что молочная кислота въ сильномъ разведенїи ускоряетъ наступленїе трупнаго окоченѣнїя; далѣе, мы знаемъ относительно болѣе сильныхъ кислотъ, что въ состоянїи крайне силь-

---

<sup>1)</sup> *Du-Bois Reymond*, Monatsber. d. Berliner Acad. 1859, стр. 288.

<sup>2)</sup> *Kölliker*, Arch. f. pathol. Anat. X, стр. 259, 1856.

<sup>3)</sup> *Coze*, Compt. rend. XXVIII, стр. 534, 1849.

<sup>4)</sup> *Kussmaul*, Prager Vjschr. II, стр. 67, 1856 и Arch. f. pathol. Anat. XIII, стр. 289, 1858.

<sup>5)</sup> *H. Ranke*, Centralblatt f. d. med. Wiss. 1867, стр. 209.



наго разведенія онѣ обусловливаютъ какъ въ мышечной плазмѣ, такъ и въ свѣжей мышцѣ выпаденіе міозина; въ живой мышцѣ этому предшествуютъ болѣе или менѣе сильныя судороги, потому что разведенныя кислоты представляютъ собою мышечныя раздраженія. Затѣмъ при дальнѣйшемъ дѣйствіи разведенныхъ кислотъ міозинъ снова растворяется, такъ что во всякомъ случаѣ полной картины окоченѣнія не получается. По словамъ Кюне, молочная кислота, развивающаяся въ самой мышцѣ, можетъ обусловить послѣдовательное частичное ослабленіе міозиноваго свертка и вслѣдствіе этого окоченѣвшая мышца становится снова мягче прежде, чѣмъ успѣетъ развиться гніеніе, разрѣшающее окоченѣніе. При обработкѣ разведенными минеральными кислотами развиваются и другія частичныя явленія окоченѣнія; но способъ ихъ развитія остается неизвѣстнымъ; судя, однако, по заявленіямъ I. Мунка относительно большой чувствительности сахаробразующаго фермента, мы можемъ предположить, что развитіе это бываетъ неполное. Съ этимъ согласуется также и тотъ фактъ, что при болѣе сильныхъ кислотахъ развитія угольной кислоты не получается, а наблюдается только освобожденіе вышеупомянутой, твердо связанной угольной кислоты. По наблюденіямъ Г. Либиха <sup>1)</sup>, I. Ранке <sup>2)</sup> и Германна <sup>3)</sup>, окоченѣніе получается полное только среди угольной кислоты и притомъ быстрѣе, нежели въ атмосферномъ воздухѣ. При этомъ, по наблюденіямъ Германна, навѣрное получается образованіе молочной кислоты, и потеря въ углеводахъ по О. Нассе <sup>4)</sup> бываетъ несомнѣнно настолько же велика, какъ и въ мышцахъ, окоченѣвшихъ въ атмосферномъ воздухѣ, съ тою только разницею, что при позднѣйшихъ періодахъ окоченѣнія, долгое время спустя послѣ полного свертыванія міозина, отдѣльные процессы протекаютъ, повидимому, не вполне такимъ образомъ, какъ при нормальномъ окоченѣніи.

---

<sup>1)</sup> *G. von Liebig*, Arch. f. Anat. und Physiologie 1850, стр. 393.

<sup>2)</sup> *J. Ranke*, тамже 1864, стр. 320.

<sup>3)</sup> *Hermann*, Unters. über den Stoffwechsel der Muskeln, стр. 54, Berlin, 1867.

<sup>4)</sup> *O. Nasse*, Arch. f. d. ges. Physiol. XV, стр. 471, 1877.



## ВТОРАЯ ГЛАВА.

### Обмѣнъ веществъ въ мышцахъ.

#### ВВЕДЕНІЕ.

#### Способъ изслѣдованія.

Способы изслѣдованія обмѣна веществъ въ мышцѣ остаются въ сущности одинаковыми по отношенію къ обоимъ свойственнымъ мышцѣ состояніямъ, то есть, по отношенію къ покою и по отношенію къ дѣятельности, хотя изъ различныхъ употребительныхъ методовъ изслѣдованія одни оказываются болѣе пригодными для изслѣдованія одного состоянія, а другія для изслѣдованія другаго. Прежде всего произведены были наблюденія на вырѣзанныхъ мышцахъ, причемъ опредѣлялся химическій составъ соответствующихъ мышцъ обѣихъ половинъ тѣла животнаго или, по крайней мѣрѣ двухъ, по возможности одинаковыхъ особей одного и того же вида животныхъ и притомъ при различныхъ состояніяхъ покоя и болѣе или менѣе значительной работы. Всѣ наблюденія, произведенныя по этому основанному Гельмгольцемъ <sup>1)</sup> способу, страдаютъ, однако, двумя недостатками, на которые впервые обратилъ наше вниманіе Германнъ <sup>2)</sup>. Недостатки эти сводятся на слѣдующее: съ одной стороны, изученіе условій, необходимыхъ для трупнаго окоченѣнія, показало, что мышечныя сокращенія ускоряютъ развитіе окоченѣнія; слѣдовательно, въ самомъ благопріятномъ случаѣ, то есть, если обѣ подлежащія сравненію мышцы удастся проварить въ одинъ и тотъ же моментъ и такимъ образомъ прервать всѣ настоящія бродильные процессы, и если для сравненія мы возьмемъ толь-

<sup>1)</sup> *Helmholts*, Arch. f. Anat. und Physiol. 1845, стр. 72.

<sup>2)</sup> *Hermann*, Unters. über den Stoffwechsel der Muskeln, стр. 84. Berlin, 1867.



ко покоящуюся мышцу, съ одной стороны, и мышцу, измененную сокращениями или трупнымъ окоченѣніемъ, съ другой, то все-же намъ трудно или даже и вовсе невозможно будетъ опредѣлить, насколько именно замѣчаемыя измененія были обусловлены дѣятельностію мышцы. Это участіе вообще можно было-бы опредѣлить только въ томъ случаѣ, если-бы измененія, вызываемыя дѣятельностію и трупнымъ окоченѣніемъ, были различны; но этого, повидимому, не бываетъ, судя по тому, что было высказано нами по поводу окоченѣнія мышцъ, такъ какъ величина разложеній, доступныхъ еще вообще измененіямъ, остается въ окоченѣвшей мышцѣ одинаковой даже и въ тѣхъ случаяхъ, когда мышца подпадаетъ окоченѣнію послѣ сильныхъ сокращеній. Если мышцы не подвергаются варкѣ, а эта ошибка и встрѣчается именно особенно часто и даже въ большинствѣ случаевъ, то всѣ процессы въ вырѣзанной умирающей мышцѣ остаются не прерванными и во время приготовленій къ изслѣдованію обѣ мышцы впадаютъ въ окоченѣніе и между ними вовсе не замѣчается разницы, или, если и замѣчается, то только такая, какая существуетъ между двумя мышцами, находящимися въ двухъ различныхъ періодахъ окоченѣнія, такъ какъ въ болѣе дѣятельной мышцѣ трупное окоченѣніе развивается во всѣхъ своихъ частичныхъ явленіяхъ быстрѣе. Подготовительные приемы передъ изслѣдованіемъ мышцы требуютъ обыкновенно довольно много времени, за исключеніемъ только тѣхъ случаевъ, когда производится одно только опредѣленіе реакціи, на которое почти-что не уходитъ времени. Само собой разумѣется, что изъ всего этого нельзя сдѣлать вѣрныхъ заключеній о процессахъ, протекающихъ при дѣятельности мышцы.

Кромѣ того, можно также сравнивать химическій составъ двухъ мышцъ, которыя при сохраненномъ кровообращеніи находились въ теченіи нѣкотораго времени въ различныхъ условіяхъ дѣятельности. При этого рода изслѣдованіяхъ слѣдуетъ опять-таки предупреждать вышеупомянутую ошибку и съ этою цѣлію слѣдуетъ проварить мышцу тотчасъ послѣ ея вырѣзанія. Варка мышцы устраняетъ по крайней мѣрѣ извѣстную часть дальнѣйшихъ разложеній и при обсужденіи найденныхъ, быть можетъ, различій не слѣдуетъ упускать изъ виду вліяніе



потока крови, который может уносить изъ мышцы продукты разложенія, но за то может также приносить и новыя вещества.

Второй методъ изслѣдованія, введенный Лудвигомъ <sup>1)</sup>, сводится въ сущности на то, что обмѣнъ веществъ въ мышцѣ опредѣляется посредствомъ изслѣдованія притекающей и вытекающей крови; впрочемъ, примѣненіе этого способа до сихъ поръ содѣйствовало почти исключительно только нашему ознакомленію съ мышечнымъ дыханіемъ.

Наконецъ, третій методъ изслѣдованія въ своей наиболѣе совершенной формѣ сравниваетъ расходы внѣ организма при дѣятельности, при покоѣ и при выключеніи одной какой-либо части тѣла или всѣхъ произвольныхъ мышцъ вообще; при этомъ, конечно, принимается также во вниманіе и приходъ организма. Въ болѣе широкихъ размѣрахъ способъ этотъ былъ примѣняемъ впервые Леманномъ <sup>2)</sup>.

Различные методы изслѣдованія не только контролируютъ, но и ограничиваютъ другъ друга; это представляется крайне важнымъ, потому что при помощи однихъ изъ этихъ методовъ можно бываетъ прослѣдить только за одной частью обмѣна, состоящаго изъ потребленія и замѣны. Кромѣ того необходимо спеціально замѣтить еще о томъ, что результаты общаго обмѣна веществъ бываютъ примѣнимы къ подобнаго рода задачамъ только тогда, когда они совпадаютъ съ результатами другихъ изслѣдованій; если-бы они представляли уклоненія, то пришлось-бы предположить, что въ другихъ органахъ происходитъ компенсація, вслѣдствіе одновременныхъ измѣненій обмѣна.

О химическихъ измѣненіяхъ мышцы мы будемъ говорить также, какъ и при разборѣ трупнаго окоченѣнія, разбирая ихъ послѣдовательно въ различныхъ составныхъ частяхъ мышцы, съ тою только разницею, что этому разбору мы предпошлемъ изложеніе газообмѣна мышцы. Это мы находимъ необходимымъ отчасти потому, что газообмѣнъ представляется крайне

<sup>1)</sup> *Sczelkow*, Sitzungsber. der Wiener Acad. Mathem. naturwiss. Cl. XLV, стр. 171, 1862.

<sup>2)</sup> *C. G. Lehmann*, R. Wagner's Handwörterbuch d. Physiol. II, стр. 21, Braunschweig, 1844.



важнымъ для вѣрнаго пониманія различныхъ процессовъ въ мышцѣ, а отчасти и потому, что такимъ образомъ всего мѣнѣе приходится вдаваться въ предположенія относительно связи газообмѣна съ остальными разложеніями, а это желательно въ виду того, что связь эта пока окружена еще полнымъ мракомъ.

### I. ОБМѢНЪ ВЪ МЫШЦѢ ПРИ ПОКОЙНОМЪ СОСТОЯНІИ.

Изслѣдованіе обмѣна во время покойнаго состоянія мышцы въ значительной степени затрудняется вялостію совершающагося обмѣна, и въ виду этого почти совершенно нельзя пользоваться холоднокровными животными, которыя и безъ того отличаются уже болѣе медленнымъ обмѣномъ веществъ. Возможность изслѣдовать обмѣнъ въ покоящейся мышцѣ дана намъ тѣмъ обстоятельствомъ, что, съ одной стороны, обмѣнъ мышцы можетъ быть еще болѣе ослабленъ, а съ другой, онъ можетъ быть усиленъ такъ, что при этомъ дѣло вовсе не доходитъ до дѣятельнаго состоянія мышцы. Ослабленіе получается посредствомъ отдѣленія мышцы отъ нервныхъ центральныхъ органовъ и притомъ или механически, или посредствомъ ядовъ. Мышца умираетъ быстрѣе уже въ тѣхъ случаяхъ, когда ее вырѣзаютъ съ длиннымъ кускомъ нерва, нежели если нервъ отрѣзаютъ тотчасъ у его мѣста вхожденія (Г. Мункъ<sup>1)</sup>) и смерть наступаетъ еще быстрѣе, если нервъ отпрепарованной мышцы остается въ связи со спиннымъ мозгомъ. Главныя доказательства въ пользу того, что изъ центральныхъ нервныхъ органовъ исходитъ постоянное возбужденіе обмѣна, были доставлены фактами, опредѣленными Рёригомъ и Цунцомъ, Пфлюгеромъ, Колазанти, Шанделономъ и другими и о которыхъ мы будемъ говорить ниже. Этотъ тонусъ, химическій тонусъ, по Рёригу и Цунцу, представляетъ собою отраженный тонусъ и нормальная мышца въ тѣлѣ находится постоянно въ подобномъ химическомъ тонусѣ. Пониженіе этого тонуса можетъ быть получено какъ въ его центробѣжной части посредствомъ механическаго отдѣленія мышцы отъ центральныхъ органовъ или посредствомъ паралича мышечныхъ нервовъ вліяніемъ

---

<sup>1)</sup> Н. Munk, Allgem. med. Centralztg. 1860, № 8.



кураре, морфия и такъ далѣе, такъ и въ его центроостремительной части посредствомъ ослабленія тѣхъ раздраженій, которыя вызываютъ самый тонусъ, между прочимъ, напр., и посредствомъ уравниенія температуры кожи и ея сосѣднихъ частей. Съ другой стороны, возможно также усиливать съ периферии тонусъ, а тѣмъ самымъ и обмѣнъ, происходящій въ мышцѣ; такъ, напр., усиленіе это можетъ быть получено съ кожныхъ нервовъ посредствомъ освѣщенія и такъ далѣе. Кромѣ того, обмѣнъ веществъ можетъ быть въ довольно значительной степени усиленъ также и путемъ усиленнаго напряженія, какъ это было доказано изслѣдованіями Гейденгайна <sup>1)</sup>).

### 1. Газовый обмѣнъ покоящейся мышцы.

Первая группа относящихся сюда изслѣдованій относится къ вырѣзаннымъ мышцамъ холоднокровныхъ животныхъ; но выше мы уже указали, почему именно нельзя многого ожидать отъ изслѣдованій, произведенныхъ надъ этими животными. Всѣ наблюдатели: Дю-Буа Реймонъ <sup>2)</sup>, Г. Либихъ <sup>3)</sup>, Валентинъ <sup>4)</sup>, Матеуччи <sup>5)</sup>, Германнъ <sup>6)</sup> сходятся въ томъ, что покоящаяся мышца выдѣляетъ угольную кислоту и притомъ независимо отъ находящейся въ ней крови, а также и среди свободныхъ отъ кислорода газовыхъ смѣсей. Кромѣ того, впервые Либихъ, а потомъ и другіе изъ названныхъ авторовъ доказали, и притомъ принимая все болѣе и болѣе усовершенствованные способы изслѣдованія, также и поглощеніе кислорода, которое точно также происходитъ независимо отъ содержанія крови. Между тѣмъ опыты Валентина, подтвержденные совершенно точными изслѣдованіями Германна надъ газообмѣномъ, происходящимъ среди умирающей, умершей и даже среди гниющей мышцы, показали, что газообмѣнъ этотъ, какъ

<sup>1)</sup> *R. Heidenhain*, Mechanische Leistung etc. bei der Muskelthätigkeit. Leipzig 1864.

<sup>2)</sup> *Du Bois Reymond*, словесное сообщеніе Г. Либиха, приведенное въ работѣ этого наблюдателя.

<sup>3)</sup> *G. v. Liebig*, Arch. f. Anat. und Physiol. 1850, стр. 393.

<sup>4)</sup> *Valentin*, Arch. f. physiol. Heilkunde XIV, стр. 431, 1855.

<sup>5)</sup> *Mateucci*, Comptes rendus I, 1856.

<sup>6)</sup> *Hermann*, Untersuch. über. den Stoffwechsel der Muskeln. Berlin 1867.



нельзя болѣе походить на вышеупомянутый и потому мы должны, конечно, пользоваться вышеупомянутыми фактами лишь съ величайшей осмотрительностью.

Въ виду этого Германнъ и относитъ газовый обмѣнъ вырѣзанной мышцы, который по его наблюденіямъ усиливался при увеличеніи поверхности, въ сущности на процессы гніенія, которые происходятъ, главнымъ образомъ, на поверхности мышцы и далѣе на свободныхъ поверхностяхъ разрѣза. Это въ особенности вѣрно по отношенію къ потребленію кислорода. Противъ этого факта могли бы сдѣлать то возраженіе, что опыты съ увеличеніемъ поверхности вовсе не доказательны, потому что само собой понятно, что тѣмъ самымъ облегчается поглощеніе кислорода; но на это Германнъ отвѣчаетъ опытомъ съ свѣжими мышцами, находящимися въ состояніи тепловаго или водянаго окоченѣнія, и сравненіе съ ними показало ему отсутствіе всякой разницы между газообмѣномъ, происходящимъ въ нихъ и въ гніющихъ мышцахъ.

Тѣмъ не менѣе, впрочемъ, нельзя совершенно отрицать присутствіе фізіологическаго потребленія кислорода со стороны вырѣзанной лягушечьей мышцы, хотя оно, можетъ быть, бываетъ до того незначительно, что совершенно ускользаетъ отъ опредѣленія. Въ пользу этого мнѣнія говорятъ уже произведенныя Александромъ Гумбольдтомъ <sup>1)</sup> наблюденія надъ болѣе долгимъ сохраненіемъ различныхъ свойствъ мышцъ въ такихъ газовыхъ смѣсяхъ, которыя содержатъ кислородъ въ сравненіи съ тѣми, которыя совершенно бываютъ свободны отъ него и содержатъ только индифферентные газы въ родѣ водорода, азота, окиси углерода. Тонкія мышцы въ родѣ, на примѣръ, *musc. sartorius*, по наблюденіямъ Германна, умираютъ скорѣе среди кислорода, нежели въ водородѣ, и фактъ этотъ Германнъ объясняетъ тѣмъ, что въ подобныхъ тонкихъ мышцахъ преобладающее вліяніе получаютъ содѣйствующіе гніенію моменты, быстро разрушающее дѣйствіе которыхъ охватываетъ тонкую мышцу во всей ея толщѣ и пересиливаетъ поддерживающее вліяніе кислорода. Подобно поглощенію кислорода и образованіе уголь-

<sup>1)</sup> *A. von Humboldt, Versuche über die gereizte Muskel- und Nervenfasern* II, стр. 282. Posen und Berlin, 1797.



ной кислоты происходитъ, если и не цѣликомъ, то во всякомъ случаѣ въ значительной степени на поверхности мышцы подъ вліяніемъ процессовъ гніенія; но въ этомъ отношеніи получается новое осложненіе подъ вліяніемъ вышеупомянутаго образованія угольной кислоты въ окоченѣвающей мышцѣ. Впрочемъ, въ виду возможности самаго разнообразнаго толкованія получаемыхъ результатовъ, этотъ методъ изслѣдованія лучше всего было бы оставить, какъ мнѣ кажется, совершенно безъ примѣненія.

Опредѣлить, кто именно первый видѣлъ вытеканіе венозной крови изъ мышечныхъ венъ, въ настоящее время невозможно. Клодъ Бернаръ <sup>1)</sup>, приводя самый фактъ, замѣчаетъ, что мышца, парализованная вслѣдствіе перерѣзки нервовъ, обладаетъ менѣе темной венозной кровью, чѣмъ непарализованная подобнымъ образомъ; но въ объясненіе этого факта онъ не вдается и ни словомъ не затрогиваетъ вопроса объ обмѣнѣ, пониженномъ ниже того, который наблюдается во время покойнаго состоянія мышцы. Наиболѣе важныя изслѣдованія изъ относящихся въ эту вторую группу произведены были въ лабораторіи Лудвига. Прежде всего Щелковъ <sup>2)</sup> работалъ тамъ съ (покоющейся) мышцей живаго животнаго, сравнивая вытекающую артеріальную кровь (A) съ вытекающей изъ *vena profunda femoris* (VR); онъ и въ той и другой крови опредѣлялъ содержаніе газовъ при помощи газоваго насоса Лудвига. Наблюдатель этотъ получилъ слѣдующія величины по отношенію къ количеству кислорода, азота и угольной кислоты (какъ рыхло, такъ и твердо связанной) въ крови, причемъ количество газовъ рассчитывалось въ объемныхъ процентахъ всей крови при 0° Ц. и одномъ метрѣ ртутнаго давленія.

		O	N	$\Sigma CO_2$	$Q = \frac{CO_2}{O}$	
1-й опытъ	}	A	16,289	0,931	28,389	
		VR	8,217	0,951	34,260	

<sup>1)</sup> *Claude Bernard*. Leçons sur les propriétés des tissus vivants, стр. 221, Paris, 1857.

<sup>2)</sup> *Sczelkow*, Sitzungsber. der Wiener Acad. Mathem.-naturwiss. Classe XLV, стр. 171, 1862.



2-й опытъ	}	A	12,083	1,108	27,103	
		VR	4,389	1,080	34,404	0,949
		VB	4,680	1,318	39,530	1,679
5-й опытъ	}	A	17,334	1,636	24,545	
		VR	7,500	1,364	31,586	0,716
		VB	1,265	0,923	34,881	0,643

Слѣдовательно, въ покоющихся мышцахъ постоянно совершается дѣятельное образованіе угольной кислоты и въ среднемъ выводѣ изъ всѣхъ опытовъ Щелкова получается нарастаніе на 6,71% въ протекающей крови и въ тоже самое время замѣчается и сильное потребление кислорода, которое въ среднемъ выводѣ изъ всѣхъ опытовъ равняется 9% находящагося въ крови кислорода.

Лудвигъ и А. Шмидтъ <sup>1)</sup> предложили новый способъ изслѣдованія, принципъ котораго состоялъ въ томъ, что черезъ только-что вырѣзанныя мышцы пропускалась струя свѣжей, свободной отъ волокнины крови того же самаго животнаго; кровь эта имѣла температуру въ 18—20° Ц. Мышцы состояли изъ *m. m. biceps* и *semitendinosus* и брались отъ собаки. Кровь пропускаемая черезъ мышцу, изслѣдовалась и до и послѣ ея прохожденія черезъ мышцу на содержащіяся въ ней газы. Такимъ образомъ, слѣдовательно, опыты эти касались мышцъ, отличавшихся сильно пониженнымъ обмѣномъ, потому что этому содѣйствовало не только отдѣленіе ихъ отъ центральныхъ органовъ, но и вліяніе ненормально низкой температуры. Потребленіе кислорода и отдача угольной кислоты замѣчались также и въ этихъ опытахъ; но въ среднемъ выводѣ образованіе угольной кислоты, по отношенію къ потребленію кислорода, оказалось въ этихъ опытахъ больше, чѣмъ въ тѣхъ, которые произведены были Щелковымъ.

Отдача угольной кислоты происходитъ также и при проведеніи по мышцѣ свободной отъ кислорода крови. На основаніи этого факта Лудвигъ и Шмидтъ заключаютъ, что въ вырѣзанной мышцѣ происходитъ своеобразное образованіе угольной кислоты, идущее параллельно съ процессомъ умиранія, аналогично тому, какъ это было доказано Германномъ, по от-

<sup>1)</sup> *E. Ludwig und A. Schmidt, Arbeiten aus dem physiol. Anstalt zu Leipzig, 3-er Jahrgang. 1868, стр. 1, Leipzig, 1869.*



шенію къ вырѣзанной лягушечьей мышцѣ. Далѣе, Лудвигъ и А. Шмидтъ доказывали, что потребленіе кислорода находится въ зависимости отъ быстроты, съ которой несется кровь; но Пфлюгеръ <sup>1)</sup> теоретическими разсужденіями доказалъ, что потребленіе кислорода, конечно, въ извѣстныхъ границахъ бываетъ независимымъ отъ быстроты, съ которой передвигается кровь, и тоже самое было доказано Д. Финклеромъ <sup>2)</sup> экспериментальнымъ путемъ.

Послѣдній рядъ опытовъ, произведенныхъ въ лабораторіи Лудвига д-ромъ Мино <sup>3)</sup>, тоже относился къ вырѣзаннымъ мышцамъ собаки. При этихъ опытахъ черезъ мышцу пропускалась струя сыворотки крови, и притомъ сыворотка была почти совершенно свободна отъ кислорода. Содержаніе угольной кислоты въ этой сывороткѣ оказывалось увеличеннымъ въ струѣ, вытекающей изъ мышцы; но при этомъ, конечно, принималось, что кровяная сыворотка сама по себѣ содержитъ не больше угольной кислоты, чѣмъ сколько остается послѣ взбалтыванія съ кислородомъ. Въ противномъ случаѣ мыслимо бы было, что отдача угольной кислоты изъ мышцы бываетъ задержана и даже болѣе того, что угольная кислота отдается сывороткѣ и поглощается мышцею. Насколько при этихъ опытахъ образованіе угольной кислоты зависитъ отъ несомнѣнно появляющагося въ мышцѣ постепеннаго трупнаго окоченѣнія, могущаго повторно быть устраненнымъ притоками крови, остается пока не разрѣшеннымъ. Независимость образованія угольной кислоты отъ истощенія кислорода становится при этихъ опытахъ снова очень замѣтной.

Третья группа наблюденій, изъ которыхъ могутъ быть выведены заключенія относительно дыханія покоящейся мышцы, охватываетъ собою различныя, отчасти произведенныя совершенно ради другихъ цѣлей работы, но которыя всё безъ исключенія касаются общаго газообмѣна тѣла. При этомъ, съ одной стороны, опыты производились при исключеніи извѣстныхъ мышечныхъ группъ или при пониженіи обмѣна въ од-

<sup>1)</sup> *Pflüger*, Arch. f. d. ges. Physiol. VI, стр. 48, 1872 и стр. 251, 1875.

<sup>2)</sup> *D. Finkler*, ibidem. X, стр. 368, 1875.

<sup>3)</sup> *Minot*, Arb. aus d. physiol. Anstalt zu Leipzig. XI Jahrg. 1876, стр. 1. Leipzig. 1877.



ной части или во всѣхъ мышцахъ, а съ другой, они производились при повышеніи обмѣна. Мысль объ исключеніи опредѣленныхъ мышечныхъ группъ впервые встрѣчается у Лудвига и Щелкова <sup>1)</sup>; но примененный ими способъ перерыва струи крови посредствомъ сдавленія аорты не привелъ къ желаемой цѣли. Напротивъ того, крайне поучительными оказались изслѣдованія, произведенныя при пониженномъ обмѣнѣ въ мышцахъ. Прежде всего, Рёригъ и Цунцъ <sup>2)</sup> наблюдали, во время искусственнаго дыханія при отравленіи кураре, совершенно поразительное пониженіе какъ отдачи угольной кислоты, такъ и поглощенія кислорода и притомъ, какъ это было заявлено Цунцомъ <sup>3)</sup> во второмъ сообщеніи пониженіе, получаемое при подобной постановкѣ опытовъ, равняется почти половинѣ того количества, которое получалось до отравленія кураре. Пфлюгеръ <sup>4)</sup> подтвердилъ это; онъ въ среднемъ выводѣ нашелъ, что потребленіе кислорода во время энергичнаго курарнаго наркоза понижается у кроликовъ на 35,2<sup>0</sup>/<sub>100</sub>, а отдѣленіе угольной кислоты на 37,4<sup>0</sup>/<sub>100</sub>, и на основаніи этихъ столь близкихъ другъ къ другу цифръ, онъ считаетъ себя въ правѣ принять, что отравленіе кураре съ одинаковой относительно силой отражается на обоюродныхъ процессахъ. Наконецъ, Колазанти <sup>5)</sup>, по совѣту Пфлюгера, проводилъ, съ одной стороны, чистую кровь, а съ другой, смѣшанную съ кураре, черезъ заднія лапы (бедрa) собаки, и при этомъ онъ нашелъ, что какъ образованіе угольной кислоты, такъ и поглощеніе кислорода оказываются одинаковыми въ обоихъ случаяхъ, и такимъ образомъ доставлено было строгое доказательство того, что при отравленіи кураре мы вовсе не имѣемъ непосредственнаго задержанія процессовъ расщепленія и окисленія въ мышцахъ, а только прекращеніе того вліянія, которое исходитъ изъ спиннаго мозга.

Подобно кураре и морфій также значительно нарушаетъ га-

---

<sup>1)</sup> *Szelkow*, Sitzungsber. d. Wiener Acad. Mathem.-naturwiss. Classe, XLV, стр. 171, 1862.

<sup>2)</sup> *Röhrig und Zuntz*, Arch. f. d. ges. Physiol. IV, стр. 57, 1871.

<sup>3)</sup> *Zuntz*, ibidem, XII, стр. 522, 1876.

<sup>4)</sup> *Pflüger*, ibidem XVIII, стр. 247, 1878.

<sup>5)</sup> *Colasanti*, ibid. XVI, стр. 257, 1877.



зовый обмѣнъ въ мышцахъ, какъ это, повидимому, вытекаетъ изъ сообщеній Бѣка и I. Бауэра <sup>1)</sup>, а также изъ наблюдений Жюліэ <sup>2)</sup>; но до сихъ поръ остается еще, впрочемъ, нерѣшеннымъ, имѣются ли при этомъ совершенно тѣ же условія, какъ и при отравленіи кураре, то есть, до сихъ поръ не выясненъ еще вопросъ о томъ, не производить-ли морфій и непосредственнаго вліянія на самую мышечную ткань. Очевидно, что въ каждомъ отдѣльномъ случаѣ слѣдуетъ требовать строгаго доказательства, потому что въ настоящее время уже извѣстно, что алкалоиды и различныя другія вещества (см. выше) производятъ извѣстное дѣйствіе на быстроту разложенія въ умирающей мышцѣ.

Слѣдовательно, послѣ всего сказаннаго понятно, что отравленіе кураре не отличается существеннымъ образомъ отъ механическаго отдѣленія мышцъ отъ нервныхъ центральныхъ органовъ путемъ перерѣзки нервовъ или перерѣзки спиннаго мозга на опредѣленныхъ мѣстахъ. Послѣ этой операціи Эрлеръ <sup>3)</sup>, а также и Пфлюгеръ <sup>4)</sup> наблюдали на кроликахъ точно также значительное пониженіе газоваго обмѣна; но, конечно, пониженіе это въ значительной мѣрѣ уступало тому, которое получалось подъ вліяніемъ отравленія кураре, поражающаго всѣ произвольныя мышцы тѣла одновременно. Кромѣ того, здѣсь умѣстно будетъ упомянуть о томъ, что Фойтъ <sup>5)</sup> нашелъ отдѣленіе угольной кислоты рѣзко уменьшеннымъ у человѣка, пораженнаго параличемъ нижней половины тѣла, вслѣдствіе перелома восьмага груднаго позвонка, на восемьнадцатыхъ сутки послѣ пораженія, въ сравненіи съ тѣмъ отдѣленіемъ углекислоты, которое соотвѣтствовало бы вѣсу тѣла и условіямъ питанія этого человѣка.

Тонусъ, въ которомъ находятся мышцы, можетъ быть также уменьшенъ и посредствомъ ослабленія тѣхъ раздраженій, которыя дѣйствуютъ на центростремительные нервы и такимъ образомъ можетъ быть опять-таки получено ослабленіе обмѣ-

---

<sup>1)</sup> *von Boeck und Bauer, Ztschr. f. Biologie X, стр. 336, 1874.*

<sup>2)</sup> *Jolyet, Gaz. méd. de Paris, № 7.*

<sup>3)</sup> *Erler. Archiv für Anat. und Physiol. 1876, стр. 557.*

<sup>4)</sup> *Pflüger, Arch. f. d. ges. Physiologie XII, стр. 282 и 333, 1876.*

<sup>5)</sup> *C. Voit, Ztschr. f. Biologie, XIV, стр. 57, 1878.*



на. Повторныя наблюденія надъ тѣмъ, что, при вліяніи тепла на кожные нервы, но при сохраненіи собственной температуры тѣла, обмѣнъ понижается, говорятъ за рефлекторный характеръ тонуса; но право объяснять упомянутыя наблюденія въ этомъ смыслѣ мы получаемъ только на основаніи отсутствія этого результата при отравленіи кураре (Рёригъ и Цунцъ) и послѣ перерѣзки спиннаго мозга (Пфлюгеръ).

Къ числу случаевъ, въ которыхъ пониженіе обмѣна сводится на мышцы, принадлежать, наконецъ, также и тѣ, когда пониженіе наступаетъ во время сна (быть можетъ, и во время зимней спячки?), хотя при этомъ поневолѣ остается невыясненнымъ вопросъ о томъ, насколько именно при этомъ, рядомъ съ прекращеніемъ раздраженій периферіи, сказывается также и прямое вліяніе на центральные органы.

Съ другой стороны, также и повышеніе всего газообмѣна можетъ быть объяснено усиленнымъ распаденіемъ въ мышцѣ, причемъ, впрочемъ, дѣло и не доходитъ до настоящихъ движеній. Возможно, конечно, что путемъ раздраженія концевыхъ органовъ каждаго центростремительнаго нерва усиливается и рефлекторный тонусъ. Всего дольше и всего лучше намъ извѣстенъ фактъ усиленія газообмѣна при раздраженіи кожныхъ нервовъ холодомъ, но, само собой разумѣется, при отсутствіи всякаго пониженія температуры тѣла. Въ этомъ отношеніи опять-таки Рёригъ и Цунцъ доказали намъ, что при этомъ все дѣло сводится на извѣстное дѣйствіе на мышцы, то есть, что при этомъ измѣняется дыханіе мышцы; они доказали это путемъ опытовъ съ отравленіемъ кураре, а Пфлюгеръ доказалъ это посредствомъ опытовъ съ перерѣзкой спиннаго мозга. Въ обоихъ случаяхъ газовый обмѣнъ оставался неизмѣненнымъ, несмотря на раздраженіе кожныхъ нервовъ.

Едва ли можно сомнѣваться въ томъ, что и по отношенію къ зрительному и слуховому нервамъ, возбужденіе которыхъ самымъ отчетливымъ образомъ усиливаетъ тонусъ мышцъ, мыслимо будетъ получать подобнаго-же рода доказательство. Быть можетъ даже, это удастся и по отношенію къ другимъ чувствующимъ нервамъ. До тѣхъ поръ, однако, пока это до-

---

<sup>1)</sup> *C. Voit, Ztschr f. Biologie, XIV, стр. 57, 1878.*



казательство не дано, мы не имѣемъ права пользоваться относящимися сюда фактами для различныхъ выводовъ, какъ это уже было указано нами выше по поводу аналогичныхъ условий.

Суммируя результаты всѣхъ относящихся къ затронутому нами вопросу изслѣдованій, мы приходимъ къ тому выводу, что въ покоящейся мышцѣ, слѣдовательно, происходитъ далеко не незначительный обмѣнъ, который сѣзывается въ отдачу угольной кислоты и въ потребленіи кислорода.

## 2. Остальной обмѣнъ покоящейся мышцы.

Что касается вопроса объ участіи бѣлковыхъ тѣлъ или, выражаясь въ болѣе общей формѣ, объ участіи азотистыхъ составныхъ частей мышцы въ обмѣнѣ, то въ этомъ отношеніи знанія наши оказываются крайне ограниченными. За исключеніемъ одного заявленія Щелкова <sup>1)</sup> о пониженіи количества креатина въ парализованныхъ вслѣдствіе отдѣленія отъ спиннаго мозга мышцахъ, мы можемъ упомянуть здѣсь еще только о нѣсколькихъ наблюденіяхъ надъ измѣненіемъ выдѣленія азота, то есть, надъ разложеніемъ бѣлковыхъ тѣлъ всего организма при пониженіи и при усиленіи обмѣна мышцъ въ томъ смыслѣ, въ какомъ мы говорили объ этомъ по поводу мышечнаго дыханія, потому что другія заявленія Щелкова относительно физиологіи креатина отрицаются Навроцкимъ <sup>2)</sup> и во всякомъ случаѣ нуждаются еще въ подтвержденіи. Уже въ то время, когда Бёкъ <sup>3)</sup> нашель, что при отравленіи морфіемъ отдѣленіе угольной кислоты понижается въ значительной степени, тогда какъ выдѣленіе азота уменьшается лишь совершенно незначительно, многіе считали себя вправѣ сдѣлать тотъ выводъ, что въ покоящейся (не отравленной) мышцѣ разложенію поддаются главнымъ образомъ безазотистыя вещества, тогда какъ азотистыя составныя части принимаютъ въ этомъ лишь незначительное участіе. Приступить къ доказыванію этого положенія можно было только тогда, когда Рёригъ и Цунцъ и Колазанти ясно доказали вліяніе кураре. Требуе-

<sup>1)</sup> *Sczelkow*, Centralbl. f. d. med. Wissensch. 1866, стр. 481.

<sup>2)</sup> *Navrocki*, Ibidem, стр. 625.

<sup>3)</sup> *Boeck*, Ztschr. f. Biologie, VII, стр. 418, 1871.



мое доказательство дано было Фойтомъ <sup>1)</sup> и притомъ слѣдующимъ опытомъ: у кураризированной голодающей собаки во время паралича не наблюдалось ни малѣйшаго ослабленія разложенія бѣлковъ и даже, напротивъ того, замѣчалось незначительное усиленіе.

Точно также и повышеніе обмѣна мышць подъ влияніемъ дѣйствія холода на кожные нервы, причемъ, само собой разумѣется, собственная температура тѣла остается безъ измѣненій, зависитъ, повидимому, отъ усиленнаго разложенія безазотистыхъ веществъ, а никакъ не отъ усиленія разложенія азотистыхъ веществъ, по крайней мѣрѣ насколько объ этомъ можно судить по опытамъ Либермейстера <sup>2)</sup>, произведеннымъ на человѣкѣ при условіяхъ одинаковаго образа жизни и одинаковой діеты.

Если мы теперь займемся вопросомъ о безазотистыхъ составныхъ частяхъ мышцы, то изъ всего изложеннаго нами по поводу газообмѣна, а также и по поводу вопроса о бѣлковомъ обмѣнѣ прямо вытекаетъ, что въ покоящейся мышцѣ постоянно разрушаются безазотистыя соединенія. Фойтъ при этомъ постоянно говоритъ о превращеніи жира; но на основаніи прямаго изслѣдованія мышць въ нихъ происходитъ только превращеніе углеводовъ. Объ увеличеніи количества гликогена въ парализованныхъ или искусственно и насильственно удерживаемыхъ въ покойномъ положеніи мышцахъ [Магъ Доннель <sup>3)</sup> и Огль <sup>4)</sup>] мы уже упоминали раньше. Болѣе подробное изслѣдованіе произведено было Шанделономъ <sup>5)</sup>, который, подобно вышеназваннымъ авторамъ, постоянно наблюдалъ, вслѣдъ за перерѣзкой нервовъ, болѣе или менѣе значительное наростаніе гликогена въ мышцахъ (на 5 и до 172<sup>o</sup>/<sub>o</sub>). Шанделонъ объясняетъ это наростаніе прекращеніемъ потребленія въ абсолютно покойной мышцѣ при незадержанномъ новообразованіи, тогда какъ при сохраненной нервной связи мышцы

<sup>1)</sup> *Voit*, *Ztschr. f. Biologie*, XIV, стр. 57, 1878.

<sup>2)</sup> *Liebermeister*, *Deutsch. Arch. f. klin. Med.* X, стр. 90, 1869.

<sup>3)</sup> *M'Donnel*, *Americ. Journ. of the medic. sciences*, XLVI, стр. 523, 1863.

<sup>4)</sup> *Ogle*, *St. George Hosp. Reports*, III, стр. 149, 1868.

<sup>5)</sup> *Chandelon*, *Arch. f. d. ges. Physiol.*, XIII, стр. 626, 1878.



со спиннымъ мозгомъ, но при прерванномъ кровообращеніи наблюдается, по его словамъ, обратное явленіе, а именно сильное уменьшеніе количества гликогена, и это явленіе онъ сводитъ на нормальное разложеніе при задержанномъ новообразованіи. Тотъ фактъ, что Абелесъ <sup>1)</sup> при отравленіи кураре не замѣчалъ наростанія гликогена, представляется вполнѣ понятнымъ въ виду того, что время наблюденія было лишь крайне незначительное. Такъ какъ, далѣе, Бёмъ и Гофманнъ <sup>2)</sup> наблюдали увеличеніе количества гликогена въ мышцахъ вслѣдъ за такой перерѣзкой спиннаго мозга, которая ведетъ къ смерти, то мы, очевидно, имѣемъ всѣ основанія принять въ покоящейся мышцѣ постоянное распаденіе гликогена, которое, по всѣмъ вѣроятіямъ, мѣняется въ силѣ. Въ слѣдующемъ отдѣлѣ намъ придется разобрать вопросъ о томъ, какимъ именно образомъ совершается подобнаго рода разложеніе и въ особенности служить-ли оно въ тоже самое время и источникомъ образующейся въ мышцѣ угольной кислоты.

Для полной картины совершающихся въ мышцѣ процессовъ, необходимо упомянуть также и о значительномъ образованіи тепла, которое усиливается и ослабѣваетъ вмѣстѣ съ обмѣномъ.

## II. ОБМѢНЪ ПРИ ДѢЯТЕЛЬНОСТИ.

Въ настоящемъ отдѣлѣ мы должны будемъ сравнивать покоящуюся мышцу съ дѣятельной совершенно также, какъ въ предъидущемъ отдѣлѣ мы сопоставляли покоящуюся въ обыкновенномъ смыслѣ мышцу съ такой, химическій тонусъ которой оказывался измѣненнымъ.

### 1. Газообмѣнъ дѣятельной мышцы.

Въ первой группѣ изслѣдованій дѣло опять-таки сводится на наблюденія, произведенныя на вырѣзанной лягушечьей мышцѣ. Матеуччи <sup>3)</sup> первый заявилъ, что въ раздражаемой мышцѣ увеличены бываютъ, какъ отдача угольной кислоты,

<sup>1)</sup> *Abeles*, Wiener med. Jahrb. 1877, стр. 551.

<sup>2)</sup> *Boehm und Hoffmann*, Arch. f. exper. Pathol. VIII, стр. 375, 1878.

<sup>3)</sup> *Matteucci*, Compt. rendus, I, 1856.



такъ и потребление кислорода; а послѣ него на тоже самое указывалъ и Валентинъ <sup>1)</sup>, прибавляя ко всѣму этому указаніе на то, что потребление кислорода усиливается не въ одинаковой мѣрѣ съ отдачей угольной кислоты. Слѣдовательно, оба процесса могутъ быть разбираемы также и врозь и при этомъ слѣдуетъ главнымъ образомъ обращать вниманіе и вообще опираться на подробное изслѣдованіе Германна <sup>2)</sup>, которое распространяется также и на обезкровленную мышцу.

Что касается до кислорода, то Дю-Буа Реймонъ <sup>3)</sup> первый высказалъ предположеніе относительно того, что движеніе раздражаемой мышцы обуславливаетъ усиленное потребление кислорода, потому что при этомъ мышца постоянно приходитъ въ соприкосновеніе съ новыми слоями воздуха. Германнъ, желая провѣрить вѣрность этого предположенія, встряхивалъ одну мышцу непрерывно среди воздуха и ртути въ то время, какъ другая тетанизировалась и при этомъ онъ дѣйствительно находилъ, что потребление кислорода въ первой постоянно бывало одинаково сильно и даже еще сильнѣе, чѣмъ въ послѣдней. Точно также и Данилевскій <sup>4)</sup> не замѣчалъ ни малѣйшей разницы въ потребленіи кислорода въ тѣхъ случаяхъ, когда онъ одинаковымъ образомъ отягощалъ двѣ мышцы и, вызывая сокращенія въ одной, двигалъ другую соотвѣтственно съ этими сокращеніями. Далѣе, Германнъ нашелъ, что въ противоположность къ покоящейся мышцѣ тетанизованная въ кислородѣ представляется едвали долше возбудимой, нежели въ водородѣ и на основаніи этого онъ заключилъ, что мы не имѣемъ права совершенно отрицать возможность усиленнаго поглощенія кислорода со стороны вырѣзанной дѣятельной мышцы, но что во всякомъ случаѣ оно бываетъ незначительно и не можетъ быть измѣряемо обыкновенно употребительными методами.

---

<sup>1)</sup> *Valentin*, Arch. f. physiol. Heilkunde. N. F. I, стр. 285, 1857.

<sup>2)</sup> *Hermann*, Untersuch. über den Stoffwechsel der Muskeln и т. д. Berlin, 1867.

<sup>3)</sup> *Du-Bois Reymond*, De fibrae muscularis reactione etc., стр. 33, Berolini, 1859.

<sup>4)</sup> *Danilewsky*, Centralbl. f. d. med. Wissensch. 1874, стр. 721.



Съ другой стороны, какъ Германнъ, такъ и Данилевскій наблюдали, что усиленное выдѣленіе угольной кислоты продолжало быть болѣе рѣзкимъ въ тетанизированной мышцѣ при опытахъ со встряхиваніемъ. Точно также и изъ мышцъ, находящихся въ безвоздушномъ пространствѣ, Германну удалось получить во время столбняка и послѣ него гораздо болѣе угольной кислоты, чѣмъ во время покоя, несмотря на примѣненіе однихъ и тѣхъ же способовъ изслѣдованія. Изъ всего сказаннаго вытекаетъ независимость образованія угольной кислоты отъ притока кислорода, на которую указывали, впрочемъ, уже и опыты Г. Либиха, произведенные на раздражаемыхъ мышцахъ, помѣщенныхъ въ свободныя отъ кислорода газовыя смѣси. Тоже самое содержаніе прочно связанной угольной кислоты, какъ въ свѣжихъ, такъ и въ тетанизированныхъ мышцахъ указываетъ намъ, далѣе, на то, что при подобнаго рода опытахъ дѣло сводится не на простое освобожденіе существовавшего уже до столбняка запаса угольной кислоты, а на дѣйствительное новообразованіе угольной кислоты во время столбняка. Кромѣ того, въ пользу образованія угольной кислоты при столбнякѣ говоритъ также и тотъ фактъ еще, что тетанизованныя мышцы при послѣдующемъ окоченѣніи своемъ отдають безвоздушному пространству меньшее количество угольной кислоты (Германнъ), нежели нететанизованныя, и точно также онѣ отдають меньше угольной кислоты и при послѣдующемъ своемъ кипяченіи [Штинцингъ <sup>1)</sup>] въ водѣ.

При ознакомленіи съ вопросомъ о газахъ крови дѣятельной мышцы мы опять-таки прежде всего встрѣчаемся съ замѣчаніемъ Клодъ Бернара <sup>2)</sup> относительно болѣе темной окраски венозной крови при раздраженіи мышцы, а затѣмъ наиболѣе существенными оказываются въ этомъ отношеніи работы Лудвига и его учениковъ и притомъ главнымъ образомъ работа Щелкова, въ которой сначала изучены процессы, совершающіеся въ покоящейся мышцѣ живаго животнаго, а затѣмъ из-

<sup>1)</sup> *Stintzing*, Arch. f. d. ges. Physiol. XVIII, стр. 388, 1878.

<sup>2)</sup> *Cl. Bernard*, Leçons sur les propriétés des tissus vivants стр. 221, Paris 1857.



слѣдованы также и явленія, протекающія въ дѣятельной мышцѣ. Таблица, приведенная у насъ выше и въ которой подъ *VB* приведена венозная кровь изъ сокращенной мышцы, ясно указываетъ намъ, что подъ вліяніемъ мышечнаго сокращенія увеличивается также и содержаніе угольной кислоты въ венозной крови. Разница въ отдѣленіи угольной кислоты оказывается еще значительнѣе, если мы примемъ во вниманіе, что средняя быстрота крови бываетъ въ сокращающейся мышцѣ значительно больше, нежели въ покоящейся, какъ это доказали Лудвигъ и Щелковъ.

Потребленіе кислорода тоже оказывается значительнѣе въ раздражаемой мышцѣ, нежели въ покоящейся; но оно не возрастаетъ въ томъ же самомъ отношеніи, такъ что относительное количество образованной угольной кислоты оказывается по большей части увеличеннымъ въ сравненіи съ исчезнувшимъ кислородомъ (Q), который Пфлюгеръ называетъ дыхательнымъ частнымъ числомъ. Щелкову не всегда удавалось опредѣлить болѣе темный цвѣтъ венозной крови въ раздражаемой мышцѣ, о которомъ заявилъ Клодъ Бернаръ.

Лудвигъ и Шмидтъ <sup>1)</sup> въ противоположность къ Щелкову нашли, что образованіе угольной кислоты въ вырѣзанной мышцѣ бываетъ не всегда повышено при сокращеніи; точно также и потребленіе кислорода бываетъ не постоянно увеличеннымъ по ихъ наблюденіямъ; наконецъ, они не могли также замѣтить и какого бы то ни было измѣненія въ дыхательномъ частномъ числѣ.

Точно также и по опытамъ Мино <sup>2)</sup>, которые состояли изъ проведенія кровяной сыворотки чрезъ вырѣзанную мышцу, выходитъ, что потребленіе кислорода въ дѣятельной мышцѣ бываетъ лишь незначительно выше того, которое совершается въ покоящейся; отдѣленіе же угольной кислоты онъ нашелъ вовсе не увеличеннымъ, такъ что Мино предполагаетъ, что угольная кислота вообще не принадлежитъ къ тѣмъ продуктамъ разложенія, которые образуются въ мышцѣ во время ея сокращенія.

<sup>1)</sup> *Ludwig und Schmidt*, Arbeiten aus der physiolog. Anstalt zu Leipzig. 3 Jahrg. 1868, стр. 1. Leipzig, 1869.

<sup>2)</sup> *Minot*, тамже, 11 Jahrgang 1876, стр. 1. Leipzig, 1877.



Въ третьей группѣ, къ которой принадлежитъ все относящееся къ вопросу объ общемъ газообмѣнѣ при покоѣ и дѣятельности мышцы, мы прежде всего встрѣчаемъ наблюденія Лавуазье и Сегена <sup>1)</sup>). Опыты свои Сегенъ производилъ на самомъ себѣ и при этомъ опредѣлялъ большее потребление воздуха, то есть, кислорода при производствѣ различныхъ движений тѣла. Затѣмъ слѣдуютъ первые точные опыты Реньо и Рейзе <sup>2)</sup>), вслѣдъ за которыми потянулся цѣлый рядъ изслѣдованій, отличавшихся то большею, то меньшею точностію; изслѣдованія эти въ однихъ случаяхъ принимали во вниманіе все то, что вводилось въ тоже самое время въ организмъ, а въ другихъ случаяхъ оставляли это въ сторонѣ и безъ вниманія. Изслѣдованія этого рода производились какъ на низшихъ, такъ и на высшихъ животныхъ и въ особенности также и на человѣкѣ, причѣмъ въ нѣкоторыхъ опытахъ человѣка, подвергающагося опыту, наблюдали въ теченіи болѣе или менѣе долгаго времени до и послѣ произведенной работы; кромѣ того, при этого рода изслѣдованіяхъ величина произведенной работы измѣрялась по мѣрѣ возможности. Результаты этого рода наблюденій сходились съ результатами, полученными на основаніи работъ, принадлежащихъ къ первой и второй группѣ, если только мы исключимъ изъ сравненія опыты Мино, которые, быть можетъ, объясняются тѣми совершенно ненормальными условіями, въ которыхъ находились экспериментируемыя мышцы. За исключеніемъ, слѣдовательно, опытовъ Мино, всѣ остальные наблюденія приводятъ насъ къ одному и тому же выводу, что при дѣятельности мышцъ образуется угольная кислота и притомъ въ значительной степени независимо отъ потребления кислорода. Изъ всѣхъ упомянутыхъ нами изслѣдованій вытекаетъ даже полная независимость образованія угольной кислоты въ дѣятельной мышцѣ отъ одновременнаго потребления кислорода.

---

<sup>1)</sup> *Lavoisier*, Mémoire de l'Acad. des sciences 1785, стр. 575 и 1789 стр. 185 и Oeuvres de Lavoisier, стр. 688 и 696. Paris 1862.

<sup>2)</sup> *Regnault et Reiset*, Recherches chim. sur la respiration des animaux de div. classes. Paris 1849.



## 2. Остальной обмѣнъ дѣятельной мышцы.

Относительно роли вѣлковыхъ тѣлъ при дѣятельномъ состояніи мышцы наблюденія, произведенныя на самой мышцѣ, даютъ намъ вообще лишь мало указаній. Тѣ аналогіи, которыя существуютъ между сокращеніемъ и трупнымъ оконченіемъ, побудили Германна <sup>1)</sup> признать возможнымъ свертываніе міозина при сокращеніи и даже болѣе того онъ заявилъ, что подобное свертываніе представляется крайне вѣроятнымъ, но, правда, съ той оговоркой, что до сихъ поръ у насъ пока еще нѣтъ никакихъ средствъ для того, чтобы доказать дѣйствительное существованіе подобнаго рода свертка.

Въ пользу этого предположенія можно пока привести исключительно только одно микроскопическое наблюденіе, которое состоитъ въ томъ, что на тѣхъ узловатыхъ мѣстахъ сокращенія мышечныхъ волоконъ, которыя легко появляются въ умирающихъ, но еще способныхъ къ сокращенію мышцахъ различныхъ животныхъ и которыя могутъ быть фиксированы (Флэгель) <sup>2)</sup>, волоконца отдѣляются при употребленіи обыкновенныхъ реагентовъ, извѣстныхъ въ качествѣ волоконцеобразующихъ средствъ, менѣе легко, нежели на тѣхъ мѣстахъ мышцы, которыя находятся въ покоѣ (О. Нассе) <sup>3)</sup>. Здѣсь необходимо еще упомянуть о томъ, что и мышца, впавшая въ состояніе трупнаго оконченія, при обработкѣ подобнаго рода средства менѣе легко распадается на волоконца, нежели мышца, убитая алкоголемъ, салициловой кислотой и т. д., до наступленія трупнаго оконченія. При этомъ, впрочемъ, наблюдается также и извѣстное различіе, а именно: вышеупомянутыя фиксированныя мѣста сокращенія представляютъ извѣстныя измѣненія также и по отношенію къ самому тонкому строенію мышечнаго волокна, тогда какъ въ мышцѣ, находящейся въ состояніи трупнаго оконченія, положеніе поперечныхъ полосъ представляется неизмѣненнымъ даже въ самыхъ мельчайшихъ своихъ подробностяхъ.

<sup>1)</sup> *Hermann*, Unters. über den Stoffwechsel der Muskeln и т. д. Berlin 1867.

<sup>2)</sup> *Flögel*, Arch. f. microscopische Anat. VIII, стр. 69, 1872.

<sup>3)</sup> *O. Nasse*, Arch. f. d. ges. Physiol. XVII, стр. 282, 1878.



I. Ранке <sup>1)</sup> утверждалъ, что содержаніе мышць въ бѣлковыхъ тѣлахъ мѣняется подѣ влияніемъ ихъ дѣятельности; Германнъ <sup>2)</sup> же самымъ убѣдительнымъ образомъ доказалъ, что этого рода выводъ вовсе не вытекаетъ изъ тѣхъ опытовъ, изъ которыхъ его вывелъ Ранке, и что даже наоборотъ опыты эти до нѣкоторой степени могутъ прямо считаться доказательствомъ того, что при сокращеніи изъ мышцы не выдѣляется азота. Совершенно другое положеніе занимаетъ работа Навроцкаго <sup>3)</sup>, въ которой бѣлковыя тѣла опредѣлялись посредствомъ того, что они переводились въ натронный альбуминатъ; но самъ Навроцкій придаетъ такъ мало значенія замѣчаемому при этой постановкѣ опытовъ «небольшому» усиленію распада бѣлковыхъ тѣлъ, что мы считаемъ положительно излишнимъ вдаваться здѣсь въ подробное обсужденіе этихъ опытовъ.

Въ пользу существованія усиленнаго распада бѣлковыхъ тѣлъ могли бы говорить тѣ случаи, въ которыхъ при извѣстныхъ условіяхъ наблюдается въ вырѣзанной мышцѣ усиленіе распада бѣлковыхъ тѣлъ. Между тѣмъ, въ противоположность къ прежнимъ заявленіямъ относительно увеличенія количества креатина въ работающей мышцѣ, Навроцкій <sup>4)</sup> на основаніи неопровержимыхъ опытовъ положительно отрицаетъ подобное увеличеніе количества креатина, а рядомъ съ этимъ Фойтъ <sup>5)</sup> находитъ даже уменьшеніе количества креатина въ дѣятельной мышцѣ; но это, конечно, должно быть признано за явленія гніенія, тѣмъ болѣе, что опыты эти затемняются еще также и присоединяющимся трупнымъ окоченіемъ.

Тогда какъ наблюденія, касающіяся азота самой мышцы, оказываются малочисленными и еще менѣе успѣшными, совершенно другое положеніе занимаютъ опыты, въ которыхъ на основаніи общаго овмѣна старались вывести заключеніе о роли бѣлковыхъ тѣлъ во время дѣятельности мышцы. Литера-

<sup>1)</sup> I. Ranke, Tetanus, стр. 199. Leipzig, 1865.

<sup>2)</sup> Hermann, Unters. über den Stoffwechsel der Muskeln и т. д., стр. 88. Berlin, 1867.

<sup>3)</sup> Nawrocki, Centralbl. f. d. med. Wissensch. 1866, стр. 385.

<sup>4)</sup> Nawrocki, Centralbl. f. d. med. Wiss. 1865, стр. 417.

<sup>5)</sup> C. Voit, Ztschr. f. Biologie IV, стр. 77, 1868.



тура этого отдѣла физиологіи началась съ работъ И. Фр. Симона <sup>1)</sup> и К. Г. Леманна <sup>2)</sup>, въ которыхъ указано было на увеличеніе выдѣленія мочевины при физическихъ напряженіяхъ и затѣмъ работы въ этомъ направленіи продолжаются до самаго новѣйшаго времени. Одна часть этихъ работъ сходится въ своихъ заявленіяхъ съ тѣмъ, что было высказано Симономъ и Леманномъ; но зато другая самымъ положительнымъ образомъ отрицаетъ подобнаго рода увеличеніе выдѣляющей мочевины; для примѣра укажу на работу Мозлера <sup>3)</sup>, Дрепера <sup>4)</sup> и такъ далѣе. Въ учебникахъ замѣчательнымъ образомъ приписываютъ обыкновенно лишь очень мало значенія работамъ послѣдняго рода и въ приведенныхъ въ нихъ рефератахъ по этому вопросу преобладающую роль играютъ работы, дающія согласныя съ работой Симона и Леманна результаты. Рѣшительный поворотъ въ этомъ вопросѣ наступилъ тогда, когда ясно указаны были тѣ условія, при которыхъ производятся подобнаго рода опыты. Организмъ, служащій объектомъ изслѣдованія, долженъ находиться или въ состояніи азотнаго равновѣсія относительно вводимыхъ и выводимыхъ веществъ, какъ этого требовали Бишоффъ и Фойтъ <sup>5)</sup>, или, по указанію Фойта <sup>6)</sup>, онъ долженъ быть приведенъ въ состояніе бѣлковаго голоданія, потому что ни одинъ моментъ не вліяетъ такъ сильно на разложеніе бѣлковъ, какъ именно притокъ бѣлковыхъ веществъ въ организмъ. Всѣ тѣ опыты, которые были произведены безъ соблюденія только-что указанныхъ требованій, или вовсе не могутъ быть принимаемы во вниманіе при рѣшеніи интересующаго насъ вопроса, или только съ значительными ограниченіями. Опыты, произведенные Фойтомъ и состоявшіе въ

<sup>1)</sup> *I. Fr. Simon*, Handb. d. angewandten medic. Chemie, II, стр. 368, Leipzig, 1842.

<sup>2)</sup> *C. G. Lehmann*, Wagner's Handwört. d. Physiol. II, стр. 21, Braunschweig, 1844.

<sup>3)</sup> *Mosler*, Beiträge zur Kenntniss der Urinabsonderung u. s. w. Dissert., Gießen, 1853.

<sup>4)</sup> *Draper*, New-York Journal, мартъ 1853.

<sup>5)</sup> *Bischoff und Voit*, Die Gesetze der Ernährung des Fleischfressers, Leipzig u. Heidelberg, 1860.

<sup>6)</sup> *Voit*, Unters. über den Einfluss des Kochsalzes u. s. w. auf den Stoffwechsel. München, 1860.



томъ, что собака, доведенная до состоянія азотнаго равновѣсія или бѣлковаго голоданія, должна была производить работу (бѣгать въ колесѣ), дали въ результатѣ только незначительное на-  
ростаніе количества выдѣляющейсѣ мочевины. Мейсснеръ <sup>1)</sup> не безъ основанія возразилъ на этотъ опытъ, что азотъ могъ выдѣляться изъ тѣла при работѣ въ какихъ-нибудь другихъ формахъ, чѣмъ при покоѣ; но Фойтъ <sup>2)</sup> отвѣтилъ на это возраженіе новымъ рядомъ опытовъ, въ которыхъ произведено было прямое опредѣленіе азота въ составныхъ частяхъ мочи голодающей собаки и эти опыты несомнѣнно установили тотъ фактъ, что даже самое сильное тѣлесное напряженіе не можетъ существеннымъ образомъ усилить разложеніе бѣлковыхъ веществъ. Петтенкофферъ и Фойтъ <sup>3)</sup> произвели такіе-же точные опыты и на человѣкѣ; при этомъ субъектъ, подвергаемый опыту во время двухъ дней голоданія, получалъ только небольшое количество мяснаго экстракта, а именно 1,69 грм. въ день покоя и 1,31 грм. въ день работы; при этомъ было найдено азота въ граммахъ:

Выдѣленіе азота.

При покоѣ . . . . .	12,26
При работѣ . . . . .	12,27

И точно также и при среднемъ питаніи получено было полное соотвѣтствіе между потребленіемъ азота и его выдѣленіемъ. Слѣдовательно, первый результатъ Фойта былъ подтвержденъ также и съ этой стороны. Различныя возраженія, сдѣланныя противъ этихъ работъ, хотя бы, напр., возраженіе Паркса <sup>4)</sup>, что азотъ можетъ оставлять тѣло во время слѣдующаго за работой покоя, а также и діаметрально противоположное заявленіе I. Ранке <sup>5)</sup>, что выдѣленіе азота во время слѣдующаго за работой покоя становится тѣмъ незначительнѣе, чѣмъ сильнѣе было предшествующее напряженіе, были опровергнуты Фойтомъ посредствомъ того, что онъ распространилъ свои опыты

<sup>1)</sup> *Meissner*, Bericht über die Fortschritte der Anatomie und Physiologie im Jahre 1860, стр. 374. Leipzig u. Heidelberg. 1862.

<sup>2)</sup> *Voit*, Ztschr. f. Biologie II, стр. 307, 1866.

<sup>3)</sup> *Pettenkofer* und *Voit*, Ztschr. f. Biologie II, стр. 459, 1866.

<sup>4)</sup> *Parkes*, Proceedings of Royal Society XV, стр. 339, 1867.

<sup>5)</sup> *I. Ranke*, Tetanus, стр. 304, Leipzig, 1865.



на большее число дней. Незначительное усиление разложения бѣлковыхъ тѣлъ, присутствіе котораго невозможно отрицать, потому что оно было найдено такъ часто и замѣчалось также и въ первыхъ опытахъ Фойта, этотъ послѣдній признаетъ за нормальное явленіе въ тѣхъ случаяхъ, когда безазотистыя вещества въ пищѣ и въ тѣлѣ имѣются въ слишкомъ незначительномъ количествѣ. Это явленіе также, какъ и наблюдающееся при тѣхъ же самыхъ условіяхъ повышенное первоначальное разрушеніе бѣлка объясняется тѣмъ, что безазотистое вещество, потребляемое при сокращеніи мышцъ, должно въ этихъ случаяхъ цѣликомъ, или, по крайней мѣрѣ, отчасти, получаться изъ бѣлковыхъ тѣлъ. Мотивировка этого объясненія будетъ приведена у насъ ниже.

Такимъ образомъ можно убѣдиться, какую именно роль играютъ безазотистыя составныя части мышечнаго волокна при дѣятельности этого послѣдняго. I. Ранке <sup>1)</sup> думалъ, что ему удалось доказать увеличеніе жира, потому что онъ получалъ большее количество эфирной вытяжки; но если бы даже этотъ способъ изслѣдованія и былъ совершенно свободенъ отъ ошибокъ, то есть, если бы, напр., и было устранено возраженіе о возможности неравномѣрнаго участія межмышечныхъ нервовъ, то все-же доказательство этого рода пришлось бы признать, по крайней мѣрѣ, до нѣкоторой степени недостаточнымъ уже потому, что тетанизованная мышца получаетъ излишекъ растворимыхъ въ эфирѣ веществъ въ самой молочной кислотѣ. Относительно Щелковскихъ заявленій <sup>2)</sup>, по поводу летучихъ жирныхъ кислотъ въ тетанизованной мышцѣ, Германнъ <sup>3)</sup> доказалъ, что они не заслуживаютъ ни малѣйшаго вниманія. Такимъ образомъ, слѣдовательно, остаются только углеводы и притомъ опять-таки только гликогенъ и намъ приходится только замѣтить, что если бы въ дѣятельной мышцѣ появились мясной сахаръ и молочная кислота, то ихъ слѣдуетъ считать за прямые или непрямые продукты гликогена.

Въ этомъ отношеніи намъ приходится прежде всего упомянуть о томъ, что при сравненіи быстро прокипяченныхъ свѣ-

<sup>1)</sup> I. Ranke, Tetanus, стр. 190. Leipzig 1865.

<sup>2)</sup> Sczelkow, Arch. f. Anat. und Physiol. 1864, отд. 672.

<sup>3)</sup> Hermann, Unters. über den Stoffwechsel der Muskeln, стр. 87, Berlin 1867.



жихъ, вырѣзанныхъ мышць съ мышцами, которыя до кипяченія подвергаемы были въ теченіи нѣкотораго времени тетанизованію, въ первыхъ никогда не удавалось найти сахара, тогда какъ въ послѣднихъ постоянно оказывалось доступное измѣренію количество его. Фактъ этотъ впервые былъ найденъ I. Ранке <sup>1)</sup>, который принималъ, что мясной сахаръ образуется изъ бѣлка, а затѣмъ онъ подтвержденъ былъ O. Нассе <sup>2)</sup>, и въ тоже время было, напротивъ того, опредѣлено присутствіе незначительнаго количества гликогена въ тетанизованныхъ мышцахъ. Изъ этой потери гликогена, которая была также подтверждена и Вейссомъ <sup>3)</sup>, можно безъ дальнѣйшихъ околичностей заключить, что углеводы подвергаются полному разложенію (потребленію), какъ это и дѣлали уже неоднократно; происходитъ-ли дѣйствительно подобное потребленіе, можно будетъ рѣшить только тогда, когда произведено будетъ сопоставленіе суммы уцѣлѣвшаго гликогена и новообразованнаго мяснаго сахара въ тетанизованной мышцѣ, и количества гликогена въ свѣжей мышцѣ. При этомъ, впрочемъ, постоянно замѣчается разница въ пользу гликогена (O. Нассе <sup>4)</sup>), но конечно, только незначительная, если только мышца ради того, чтобы избѣжать осложненія окоченѣніемъ, не слишкомъ долго подвергается тетанизованію. Въ тѣхъ случаяхъ, когда обѣимъ мышцамъ даютъ впасть въ состояніе трупнаго окоченѣнія, но притомъ такъ, что одна изъ нихъ находится въ состояніи покоя, во время своего перехода въ состояніе трупнаго окоченѣнія, а другая подвергается, напротивъ того, постоянному раздраженію, то въ конечномъ результатѣ въ обѣихъ мышцахъ найденъ будетъ только сахаръ (см. выше), и притомъ въ одинаковыхъ количествахъ. Такъ какъ, впрочемъ, трупное окоченѣніе наступаетъ въ дѣятельной мышцѣ гораздо быстрѣе, чѣмъ въ покоящейся, то легко можетъ случиться, что покоящаяся мышца будетъ взята для из-

<sup>1)</sup> I. Ranke, Tetanus, стр. 168, Leipzig 1865.

<sup>2)</sup> O. Nasse, Arch. f. d. ges. Physiol. II, стр. 97, 1869.

<sup>3)</sup> S. Weiss, Sitzgsber. d. Wiener Acad. Mathem.-naturw. Cl. LXIV (1) 1871, июль.

<sup>4)</sup> O. Nasse, на основаніи необнародованныхъ еще наблюденій.



слѣдованія раньше окончанія тѣхъ процессовъ, которые необходимы для развитія трупнаго окоченѣнія и при этомъ, конечно, по необходимости получится разница въ содержаніи углеводовъ. Напротивъ того, парализованныя мышцы представляютъ болѣе значительное количество гликогена, какъ это показали неоднократно упомянутыя нами наблюденія Макъ Доннеля и Огя.

Дю-Буа Реймонъ <sup>1)</sup> наблюдалъ, что средняя реакція мышцы переходитъ въ кислую, подъ вліяніемъ истощающей мышечной дѣятельности при стрихнинныхъ судорогахъ или при тетанизованіи мышцы въ живомъ животномъ, а также и при продолжительномъ раздраженіи вырѣзанныхъ мышцъ. При этомъ сказанное измѣненіе реакціи выступаетъ гораздо отчетливѣе при прекращенномъ кровообращеніи, нежели при сохраненномъ, потому что въ послѣднемъ случаѣ постоянно возобновляющаяся щелочная кровь должна очевидно нейтрализовать и уносить образующуюся въ мышцахъ кислоту. Помимо того, что кислая реакція можетъ появляться въ мышцахъ и при сохраненномъ кровообращеніи, служить сердце (см. выше). Въ доказательство того, что образующаяся въ мышцахъ кислота бываетъ именно мясной молочной кислотой, Дю-Буа Реймонъ указываетъ на отношеніе тетанизованнаго и окоченѣвшаго мышечнаго вещества къ лакмусовой бумажкѣ, и кромѣ того, въ пользу вѣроятности этого взгляда говорить, по его мнѣнію, также и то, что въ 1841 году было заявлено Берцеліусомъ Леманну на словахъ, а именно, что въ мышцахъ загнанной дичи находятся поразительно большія количества молочной кислоты, тогда какъ мышцы частично парализованныхъ конечностей казались ему содержащими меньше обыкновеннаго молочной кислоты. Это наблюденіе Берцеліуса приведено въ фізіологической химіи Леманна слѣдующими словами: «Берцеліусъ говоритъ, что онъ вынесъ такое убѣжденіе, что мышца содержитъ тѣмъ большее количество молочной кислоты, чѣмъ большому напряженію она предварительно подвергалась» <sup>2)</sup>. На основаніи этого можно было бы признать

<sup>1)</sup> *Du-Bois Reymond*, Monatsber. d. Berliner. Acad. 1859, стр. 288.

<sup>2)</sup> *C. G. Lehmann*, Lehrb. d. physiol. Chemie, I, стр. 103, Leipzig, 1850.



за Берцелиусомъ честь открытія существующихъ между молочной кислотой и мышечной дѣятельностію отношеній; между тѣмъ, эти и тому подобныя наблюденія не имѣли никакого значенія до тѣхъ поръ, пока свойства покоящейся мышцы не были опредѣлены совершенно отчетливо. На основаніи работъ Гейденгайна <sup>1)</sup>, выяснилась зависимость количества кислоты отъ величины работы, произведенной мышцей; но мы не можемъ вдаваться въ настоящемъ случаѣ въ изложеніе всѣхъ подробностей этихъ наблюденій.

Молочная кислота, образуемая при дѣятельности мышцъ, до сихъ поръ еще не была подвергнута болѣе подробному изслѣдованію. Правда, Спиро <sup>2)</sup> нашелъ въ крови тетанизированныхъ собакъ и кроликовъ парамолочную кислоту (этиловую молочную кислоту), которая, впрочемъ, вообще встрѣчается всего чаще; но это наблюденіе вовсе еще не исключаетъ возможности того, чтобы при другихъ условіяхъ въ мышцахъ, впадающихъ въ состояніе трупнаго окоченѣнія, не образовывались и обѣ этилидовыя молочныя кислоты.

Если уже, на основаніи общихъ причинъ, представляется вѣроятнымъ, что углеводы мышцы и въ этомъ случаѣ опять-таки являются, такъ сказать, матерными веществами молочной кислоты, то дальнѣйшимъ подтвержденіемъ этого мнѣнія является въ особенности упомянутый выше фактъ относительно того, что количество образующейся при окоченѣніи въ мышцахъ молочной кислоты бываетъ тѣмъ незначительнѣе, чѣмъ дольше мышца работала предварительно при сохраненномъ кровообращеніи. Слѣдовательно, молочныя кислоты, образующіяся при столбнякѣ и трупномъ окоченѣніи, имѣютъ одно и то же происхожденіе. Относительно связи между величиной затраты углеводовъ при мышечной дѣятельности и количествомъ образующейся молочной кислоты у насъ не имѣется никакихъ опредѣленій, такъ что съ этой стороны, если только мы оставимъ въ сторонѣ аналогію съ трупнымъ окоченѣніемъ, о которой намъ предстоитъ еще говорить ниже, мы не имѣемъ пока ни малѣйшаго права связывать также и образованіе уголь-

<sup>1)</sup> *R. Heidenhain*, *Mechan. Leistung u. s. w. bei der Muskelthätigkeit*. Leipzig, 1864.

<sup>2)</sup> *Spiero*, *Ztschr. f. physiol. Chemie* I, стр. 110, 1877.



ной кислоты съ потребленіемъ углеводовъ. Если все и указываетъ на то, что угольную кислоту доставляетъ какое-то безазотистое вещество, если только мы не примемъ, что изъ бѣлковой молекулы или какого нибудь другаго еще болѣе сложнаго вещества, чѣмъ бѣлокъ, отдѣляется углеродъ, быть можетъ, рядомъ съ водородомъ, и окисляется насчетъ кислорода того же самаго вещества или какого нибудь другаго тѣла, то все же послѣ опытовъ Штинцинга <sup>1)</sup>, надъ уменьшеніемъ количества получающейся подъ вліяніемъ варки угольной кислоты, въ случаяхъ предварительнаго тетанизированія, уже не можетъ подлежать сомнѣнію, что углеводы не составляютъ исключительнаго источника угольной кислоты, потому что намъ неизвѣстно, чтобы они могли подвергаться подобному распаденію безъ участія ферментовъ.

Послѣ только что приведеннаго изложенія различныхъ измѣненій, совершающихся въ мышцѣ при дѣятельности ея, при которомъ мы разбирали эти измѣненія въ связи съ отдѣльными составными частями мышцы, мы должны теперь упомянуть еще о небольшомъ числѣ такихъ фактовъ, которые до сихъ поръ не находили себѣ мѣста въ нашемъ изложеніи и только отчасти были выяснены нами во всемъ сказанномъ выше.

Прежде всего, сюда относятся результаты вышеупомянутаго нами изслѣдованія Гельмгольца <sup>2)</sup>, которое вообще представляетъ собою первую попытку доказать, что въ мышцѣ, во время ея дѣятельности, дѣйствительно происходитъ химическій обмѣнъ. Гельмголецъ опредѣлялъ остатки какъ водныхъ, такъ и алкогольныхъ вытяжекъ изъ свѣжихъ покоящихся мышцъ, съ одной стороны, и изъ сильно напрягаемыхъ работой вырѣзанныхъ мышцъ, съ другой. Онъ бралъ для этихъ опытовъ мышцы лягушки, головастика и голубя и самымъ правильнымъ образомъ находилъ, что въ работавшихъ мышцахъ водный экстрактъ представлялся уменьшеннымъ, а алкогольный, напротивъ увеличеннымъ. Самъ по себѣ фактъ этотъ ничего не

<sup>1)</sup> *Stinzing*, Arch. f. d. ges. Physiol. XVIII, стр. 388, 1878.

<sup>2)</sup> *Helmholtz*, Arch. f. Anat. und Physiol. 1845, стр. 72.



выясняетъ; но для того, чтобы освѣтить его значеніе, мы пока позволимъ себѣ привести только слѣдующее: алкогольная вытяжка должна быть увеличена, потому что нерастворимый въ алкогольъ гликогенъ замѣнился въ мышцѣ сахаромъ и молочной кислотой, а водная вытяжка должна быть, напротивъ того, уменьшена, потому что, судя по аналогіи съ трупнымъ окоченѣніемъ, при мышечной дѣятельности должна, по всѣмъ вѣроятіямъ, происходить затрата извѣстнаго количества углеводовъ, то есть, полное разложеніе ихъ при одновременномъ образованіи угольной кислоты и воды. Наблюденіе Гельмгольца подтверждено было I. Ранке <sup>1)</sup>, который ко всему этому сдѣлалъ еще одно добавленіе, а именно, что общее количество вытяжки, получаемой изъ сильнѣе работающей въ тоже самое время мышцы, бываетъ всегда менѣе значительно, чѣмъ общее количество вытяжки, добываемой изъ слабѣе работавшей мышцы. Кромѣ того, наблюденіе Гельмгольца было подтверждено въ лабораторіи Гейденгайна, гг. Нигетитомъ и Гепнеромъ <sup>2)</sup>, которые тоже сравнивали двѣ съ различной силой работавшія мышцы.

Далѣе, сюда принадлежатъ двѣ работы Грюцнера и Гшейдлена, которые взаимно ограничиваютъ другъ друга. Грюцнеръ <sup>3)</sup> желалъ видѣть, можетъ-ли мышца и притомъ въ своихъ различныхъ состояніяхъ отнимать кислородъ, какъ у крови, такъ и у другихъ легко отдающихъ кислородъ веществъ, и можетъ ли она затѣмъ редуцировать его, но замѣтилъ только по окисленію пирогаллусовой кислоты возможность отдачи кислорода со стороны покоящейся и покоившейся мышцы и наоборотъ, по отсутствію этой реакціи онъ опредѣлилъ болѣе стойкую фиксацію кислорода въ тетанизированной мышцѣ. Гшейдленъ <sup>4)</sup> прямо доказалъ присутствіе редуцирующихъ веществъ въ дѣятельной мышцѣ лягушекъ и млекопитающихъ животныхъ, на основаніи превращенія нитратовъ въ нитриты (азотнокислыхъ соединеній въ азотистыя), и на основаніи ре-

<sup>1)</sup> I. Ranke, Tetanus, стр. 121, Leipzig, 1865.

<sup>2)</sup> Heidenhain, Nigetiet und Hepner, Arch. f. d. ges. Physiol. III, стр. 574, 1870.

<sup>3)</sup> P. Grützner, Arch. f. d. ges. Physiol. VII, стр. 254, 1873.

<sup>4)</sup> Gscheidlen, ibidem, VIII, стр. 506, 1874.



дукціи индиго; это затѣмъ подтверждено было и Данилевскимъ <sup>1)</sup>). Изъ чего именно состоятъ эти редуцирующія вещества, пока неизвѣстно. Они растворяются въ алкогольѣ, слѣдовательно, они-то и должны обусловливать по всѣмъ вѣроятіямъ увеличеніе количества алкогольной вытяжки Гельмгольца. Очень важно было бы опредѣлить, не переходятъ-ли они въ кровь. Нѣкоторымъ матеріаломъ для рѣшенія этого вопроса могъ-бы служить опытъ А. Шмидта <sup>2)</sup>), въ которомъ свободная отъ кислорода кровь задушенныхъ животныхъ проводилась черезъ покоющіяся и черезъ тетанизированные мышцы и затѣмъ смѣшивалась съ кислородомъ. Кровь, проведенная черезъ тетанизированную мышцу, поглощала бѣльшее количество кислорода, чѣмъ кровь, проведенная черезъ покоющуюся мышцу.

Наконецъ, мы должны еще упомянуть о томъ, что Клюпфель <sup>3)</sup> находилъ абсолютное содержаніе кислоты въ суточномъ количествѣ мочи значительно больше въ рабочіе дни, нежели въ дни покоя. О характерѣ кислоты ничего не сказано, и кромѣ того, другіе изслѣдователи прямо отрицаютъ вѣрность этого заявленія.

Относительно участія неорганическихъ составныхъ частей мышцы въ процессахъ, неразрывно связанныхъ съ дѣятельнымъ состояніемъ мышцы, намъ ничего въ настоящее время неизвѣстно. Только по отношенію къ водѣ существуютъ нѣкоторыя свѣдѣнія. При сохраненномъ кровообращеніи, работающая мышца становится, по наблюденіямъ I. Ранке <sup>4)</sup> и Данилевскаго <sup>5)</sup>, богаче водой, и притомъ на счетъ воды крови, какъ это было доказано Ранке, который нашель, что въ среднемъ выводѣ количество воды въ крови покоющихся лягушекъ составляетъ 88,3<sup>0</sup>/<sub>100</sub>, при тетанизованіи оно понижается на 87<sup>0</sup>/<sub>100</sub>. Объяснять подобное нарастаніе притягивающей воду

<sup>1)</sup> *Danilewsky*, Centralbl. f. d. med. Wissensch., 1874, стр. 721.

<sup>2)</sup> *A. Schmidt*, Arbeiten aus der physiol. Anstalt zu Leipzig. Jahrgang 1867, стр. 99, Leipzig, 1868.

<sup>3)</sup> *Klüpfel*, Hoppe-Seyler's med. chem. Untersuchungen (3), стр. 412, Berlin, 1868.

<sup>4)</sup> *I. Ranke*, Tetanus, стр. 63, Leipzig, 1865.

<sup>5)</sup> *Danilewsky*, Ueber den Ursprung der Muskelkraft. Charkow, 1846.



силы въ мышцѣ образованіемъ новыхъ веществъ при дѣятельности, правда, мыслимо, но въ настоящее время неосуществимо.

Объ образованіи тепла и уменьшеніи объема мышцы при ея сокращеніи мы упоминаемъ здѣсь только мимоходомъ, ради полноты картины, потому что вопросъ этотъ подробно былъ разобранъ въ другомъ мѣстѣ настоящаго сочиненія.

Факты, приведенные нами въ вышеприведенномъ изложеніи и опредѣленные самымъ разнообразнымъ образомъ, позволяютъ намъ постановить и окончательно разрѣшить слѣдующій, уже неоднократно затрогивавшійся вопросъ: спрашивается, какія вещества именно, то есть, безазотистыя-ли, или азотистыя, или, быть можетъ, и тѣ и другія вмѣстѣ потребляются при мышечной дѣятельности? Рѣшеніе этого вопроса возможно, потому что въ заявленіяхъ авторовъ не встрѣчается существенныхъ противорѣчій. Уже прежде, чѣмъ изслѣдованія Фойта непоколебимымъ образомъ доказали, что разложеніе бѣлковыхъ тѣлъ не можетъ быть источникомъ мышечной силы, потому что разложеніе ихъ не усиливается подѣ вліяніемъ дѣятельности, ученіе о потребленіи бѣлковыхъ тѣлъ при мышечной работѣ, защищаемое главнымъ образомъ Юстусомъ Либихомъ, стало встрѣчать съ различныхъ сторонъ сомнѣнія, хотя въ пользу вѣрности его обыкновенно приводили также и тотъ фактъ, что богатая азотомъ пища оказываетъ очевидное вліяніе на тѣлесную силу. Сомнѣнія появлялись не только на основаніи экспериментальныхъ работъ, въ родѣ тѣхъ работъ Мозсера и Дрэпера, о которыхъ мы упоминали выше и которыя доказали, что сильное движеніе не сопровождается усиленнымъ распадомъ бѣлка, но также и на основаніи чисто теоретическихъ соображеній. I. P. Майеръ <sup>1)</sup> уже въ 1845 году выразился въ томъ смыслѣ, что мышца—подѣ которой въ тѣ времена представляли себѣ сложное соединеніе бѣлковыхъ веществъ въ опредѣленной анатомической формѣ—является только орудіемъ, при помощи котораго достигается превращеніе силы, а вовсе не тѣмъ веществомъ, на превращеніи кото-

---

<sup>1)</sup> I. R. Mayer, Die Mechanik der Wärme, 2-е изд., стр. 13, Stuttg. 1874



раго основана и самая работа. Это утверждение имѣло въ своемъ основаніи слѣдующее вычисленіе: усиленно работающій мужчина затрачиваетъ въ теченіи одного дня приблизительно 82 грамма углерода ( $\frac{1}{5}$  всего количества разложившагося углерода) на механическія цѣли. Если теперь принять во вниманіе, что мышечная система составляетъ 32 киллограмма съ 7,5 киллогрм. сухаго, способнаго къ горѣнію вещества, то, предположивъ, что теплота, доставляемая сгораніемъ этого вещества, равна той, которая получается изъ углерода, мы по необходимости придемъ къ тому выводу, что вся мышечная система мужчины должна-бы была окислиться самое большее въ теченіи 13 недѣль, если-бы на ней лежала обязанность доставлять необходимое для развитія силы вещество (если же мы приняли бы въ основаніе признаваемые въ настоящее время гораздо болѣе низкія величины для теплоты, получаемой путемъ сгоранія, то потребленіе всей мышечной системы должно бы было совершиться въ гораздо болѣе короткое время). «Между тѣмъ», говоритъ Майеръ, «предположеніе о быстромъ превращеніи (сгораніи и новообразованіи) нормально дѣятельнаго мышечнаго волокна, очевидно, противорѣчитъ какъ физиологическимъ даннымъ, такъ и даннымъ микроскопическаго изслѣдованія и, слѣдовательно, полученное число 13 недѣль съ полной очевидностію доказываетъ, что значительная часть потребленнаго на мышечную работу горючаго вещества не можетъ получиться изъ самаго мышечнаго волокна».

Между тѣмъ самъ Фойтъ вовсе не выводилъ изъ своихъ вышеупомянутыхъ опытовъ того заключенія, что мышечная дѣятельность вообще не бываетъ связана съ превращеніемъ азотистыхъ тѣлъ и за этотъ вопросъ взялся М. Траубе <sup>1)</sup>, который и высказалъ совершенно рѣшительно то мнѣніе, что мышца при своей работѣ окисляетъ только безазотистыя вещества, и при этомъ онъ опирается не только на опыты Фойта, которые, по его мнѣнію, доставили лишь *experimentum crucis*, но также и на тотъ фактъ, что травоядные животныя производятъ значительное количество работы, несмотря на то, что пи-

<sup>1)</sup> *M. Traube*, Arch. f. pathol. Anat. XXI, стр. 386, 1861.



ща ихъ содержитъ лишь сравнительно бѣдные азотомъ вещества. Этотъ взглядъ на дѣло еще болѣе укрѣпился послѣ того, какъ Фикъ и Вислиценусъ <sup>1)</sup> провели сравненіе между механическимъ эквивалентомъ разложившихся бѣлковыхъ тѣлъ во время опредѣленной работы и послѣ нея при совершенно безазотистой пищѣ и самой работой. При восхожденіи на Фаульгорнь работа, произведенная Фикомъ, составляла 129096 килограмметровъ, а работа, произведенная Вислиценусомъ, равнялась 148656 килограмметровъ, не считая того труда, который затрачивался на работу сердца и дыхательныхъ органовъ и на тѣ движенія, которыя не прямо служатъ для поднятія, то есть, такъ назыв. статической работы, которая производится, напримѣръ, при держаніи поднятой тяжести и такъ далѣе. Слѣдовательно, приведенныя цифры должны быть значительно увеличены и это увеличеніе должно быть еще значительно въ тѣхъ случаяхъ, когда химическія силы напряженія разложившихся веществъ доставляютъ не только механическую работу, но также и теплоту, а это приходится признать между тѣмъ крайне вѣроятнымъ. Въ виду этого Фикъ и Вислиценусъ считали себя въ правѣ опредѣлить затраченную на работу сумму живой силы въ 319274 и 368574 килограмметровъ. На основаніи выдѣленія мочевины въ теченіи времени съ 8 часовъ утра до 7 часовъ вечера (восхожденіе длилось съ 8 час. утра до 2 час. пополудни), причемъ послѣдняя содержащая бѣлокъ пища принималась въ обѣдъ предъидущаго дня и затѣмъ до 7 часовъ вечера слѣдующаго дня принималась только безазотистая пища, потребление бѣлка оказалось у Фика равнымъ 37,17 грм., а у Вислиценуса 37 грм. Принимая, что теплота сгоранія равнялась 6730 тепловыхъ единицъ на каждый граммъ бѣлка, мы видимъ, слѣдовательно, что въ наилучшемъ случаѣ сгораніе бѣлка могло дать работу въ 106256 (Ф.) и въ 105825 (В.) килограмметровъ, а если принять въ основу вычисленія опредѣленіе Френкленда <sup>2)</sup>, что отъ сгоранія одного грамма бѣлка въ тѣлѣ получается 4236 тепловыхъ единицъ, послѣ вычисленія образованной мочевины, то мы полу-

<sup>1)</sup> *Fick und Wislicenus*, Vjschr. d. naturf. Ges. in Zürich X, стр. 317, 18.

<sup>2)</sup> *Frankland*, Proceedings of the Royal Society 1866, июнь.



чаемъ даже только 68690 (Ф.) и 68376 (В) килограмметровъ. Не подлежитъ, конечно, сомнѣнію, что самый опытъ имѣеть извѣстные недостатки, которые главнымъ образомъ состоятъ въ томъ, что потребление бѣлка не было опредѣлено при покоѣ и при той-же самой пищѣ, между тѣмъ разницы между обѣими величинами оказываются до того значительными, что Фикъ и Вислиценусъ имѣли полнѣйшее право присоединиться къ взгляду Траубе на роль азотистыхъ и безазотистыхъ составныхъ частей мышцы при ея дѣятельности.

Выше мы уже сообщили то объясненіе, которое Фойтъ давалъ тому усиленію распаденія бѣлковъ, которое зачастую наблюдается при работѣ. Здѣсь намъ остается еще прибавить, что Германнъ <sup>1)</sup> указалъ на возможность полного окоченія отдѣльныхъ волоконъ при сильномъ истощеніи. Нуаесъ <sup>2)</sup>, повидимому, одновременно съ Германномъ высказалъ ту мысль, что выдѣленіе мочевины усиливается только тогда, когда мышечная система производитъ въ высокой степени утомительную работу. Предположеніе Германна можетъ найти подтвержденіе въ тѣхъ измѣненіяхъ строенія, въ смѣщеніи поперечной плоскости, въ появленіи крошащихся массъ, и т. д., которыя Дю-Буа Реймонъ <sup>3)</sup> наблюдалъ въ волокнахъ, полученныхъ изъ неподвижныхъ напряженныхъ, тетанизированныхъ икроножныхъ мышцъ лягушки. Присутствіе этихъ измѣненій было впоследствии подтверждено также еще Кронекеромъ <sup>4)</sup>. Впрочемъ, не смотря на все это, нисколько не исключается возможность того, что вторичнымъ образомъ при этомъ приходятъ въ болѣе сильную дѣятельность и нѣкоторые другіе органы, хотя-бы, на примѣръ, потовыя желѣзы и что при этомъ въ нихъ точно также происходитъ усиленное распаденіе бѣлка.

Противъ каждаго отдѣльнаго наблюденія надъ повышеніемъ разложенія бѣлка при усиленіи работы можно прямо доказать

---

<sup>1)</sup> *Hermann*, Untersuchungen über den Stoffwechsel der Muskeln u. s. w. стр. 100. Berlin, 1867.

<sup>2)</sup> *Noyes*, American Journ. of Sciences 1867, октябрь.

<sup>3)</sup> *Du-Bois Reymond*, Untersuch. über thierische Electricität, II. стр. 71. Berlin, 1849.

<sup>4)</sup> *Kronecker*, Bericht d. sächs. Ges. der Wissensch. Mathem.-phys. Classe 1871, стр. 690.



вычисленіемъ, что усиленное потребленіе бѣлка далеко не покрываетъ излишекъ произведенной работы. Подобнаго рода наблюденія приведены за послѣднее время въ сообщеніи Келлера<sup>1)</sup>, которое опять явилось противорѣчіемъ выводамъ Траубе, Фика и Вислиценуса.

Въ настоящемъ мѣстѣ мы не станемъ вдаваться въ разсмотрѣніе того, такъ сказать, средняго мнѣнія, которое старается примирить всѣ противорѣчія и которое доказываетъ, что источникомъ мышечной силы могутъ быть какъ азотистыя, такъ и безазотистыя вещества, и мы займемся только вопросомъ о томъ, какія именно безазотистыя вещества составляютъ источникъ этой силы. Въ этомъ отношеніи мы можемъ выбирать между жирами и углеводами; но, на основаніи всего сказаннаго нами выше, мы знаемъ, что о разложеніи жировъ при мышечномъ сокращеніи намъ ровно ничего неизвѣстно и потому въ настоящее время мы можемъ принимать во вниманіе только углеводы. Если мы и признаемъ съ самаго начала доказаннымъ, что сумма гликогена, мяснаго сахара и молочной кислоты, будучи высчитана въ формѣ гликогена, оказывается въ тетанизированной мышцѣ меньше, нежели количество гликогена въ свѣжей покоившейся мышцѣ, слѣдовательно, если мы признаемъ доказаннымъ, что при дѣятельности мышцы дѣйствительно происходитъ полное разложеніе углеводовъ при одновременномъ образованіи угольной кислоты и воды, то все-же противъ мнѣнія, что углеводы представляютъ собою единственный источникъ силы можно привести два серьезныхъ возраженія. Первое возраженіе состоитъ въ томъ, что при голодааніи гликогенъ исчезаетъ изъ мышцъ; но при всемъ томъ, впрочемъ, мышцы голодающаго животнаго все-же бываютъ еще способны къ извѣстнаго рода дѣятельности. На него можно, конечно, съ одной стороны, отвѣтить, что для покрытія той крайне незначительной работы, которая выпадаетъ на долю голодающихъ мышцъ, достаточно бываетъ такихъ незначительныхъ количествъ гликогена, которыя легко могутъ остаться незамѣченными, а съ другой стороны, отсутствіе гликогена не

---

<sup>1)</sup> *Kellner, E. v. Wolff, W. von Funke, E. Kreuzhage*, Amtl. Bericht d. 50 Versamml. deutsch. Naturforscher und Aerzte, стр. 224. München 1877.



совпадаетъ съ отсутствіемъ всѣхъ углеводовъ вообще, какъ мы уже указывали на это раньше. Участіе углеводовъ въ мышечной работѣ было-бы исключено только тогда, когда мышцы огазались-бы также свободными отъ сахара. Между тѣмъ эта сторона вопроса до сихъ поръ остается неизслѣдованной. Во всякомъ случаѣ отсутствіе гликогена уже должно возбуждать нѣкоторое сомнѣніе.

Гораздо болѣе серьезное значеніе имѣетъ открытый Пфлюгеромъ и Штинцингомъ фактъ образованія угольной кислоты изъ неизвѣстнаго пока еще вещества, но не принадлежащаго ни къ жирамъ, ни къ углеводамъ. Выше при своемъ изложеніи мы уже упоминали о возможности того, что угольная кислота получается, быть можетъ, также и изъ содержащей бѣлокъ молекулы; подобнаго рода молекулу, доставляющую при разложеніи угольную кислоту, молочную кислоту и міозинъ (свертокъ) уже давно тому назадъ принималъ Германнъ подъ названіемъ иногеннаго вещества. Препрежне мнѣніе Германна требуетъ теперь, конечно, извѣстной поправки въ виду открытія гликогена и новаго источника угольной кислоты. Германнъ особенно настоятельно обращалъ наше вниманіе на то, что изолированіе этого вещества изъ мышцы представляется окруженнымъ непобѣдимыми трудностями. Во всякомъ случаѣ изъ всего сказаннаго слѣдуетъ, что источникъ мышечной силы можетъ быть двоякаго рода и что при нормальныхъ условіяхъ это, по всѣмъ вѣроятіямъ, такъ и бываетъ, если только мы примемъ, что освобождающіяся при превращеніяхъ углеводовъ силы принимаютъ форму теплоты.

### 3. Сравненіе процессовъ, протекающихъ въ покоящейся, въ дѣятельной и въ умирающей мышцѣ.

Прежде, чѣмъ продолжать наши разъясненія характера химическихъ процессовъ въ дѣятельной мышцѣ, мы находимъ цѣлесообразнымъ сопоставить здѣсь процессы, протекающіе въ дѣятельной, въ покоящейся, а также и въ окоченѣвающей мышцѣ.

Прежде всего мы должны остановиться нѣсколько на сходствѣ, существующемъ между сокращеніемъ и трупнымъ окоченіемъ. Сходство это уже довольно давно тому назадъ об-



ратило на себя вниманіе изслѣдователей, конечно, главнымъ образомъ вслѣдствіе внѣшнихъ измѣненій, то есть, вслѣдствіе появляющагося въ обоихъ случаяхъ укороченія. Затѣмъ еще болѣе значительное вниманіе было обращено на это сходство, когда замѣчено было появленіе кислой реакціи мышцы и въ томъ и въ другомъ случаѣ, хотя самъ Дю-Буа Реймонъ и высказался противъ предположенія о сходствѣ этихъ процессовъ. Съ того времени аналогіи еще увеличились и притомъ въ значительной степени, вслѣдствіе работъ Германна, который первый провелъ также и сравненіе сокращенія мышцы съ ея трупнымъ окоченѣніемъ.

Въ настоящее время положеніе нашихъ знаній таково, что между сокращеніемъ и трупнымъ окоченѣніемъ сходство сводится на образованіе тепла, на уменьшеніе объема, на болѣе стойкое соединеніе волоконцевъ, а въ спеціально химической области оно сводится на отсутствіе сколько нибудь глубокаго разложенія бѣлковыхъ веществъ, на возможное выдѣленіе міозина, на разложеніе углеводовъ при образованіи сахара и молочной кислоты и притомъ съ той особенностію, что въ вырѣзанной мышцѣ молочной кислоты при окоченѣніи образуется тѣмъ меньше, чѣмъ больше ея появлялось при предшествующихъ сокращеніяхъ. Далѣе, сходство дополняется еще тѣмъ, что угольная кислота образуется, какъ при трупномъ окоченѣніи, такъ и при сокращеніи и что какъ сахаръ, такъ и молочная кислота въ обоихъ состояніяхъ получаютъ несомнѣнно изъ одного и того-же (быть можетъ, двойкаго) источника и, наконецъ, сходство сказывается еще также и въ томъ, что всѣ эти отдѣльные процессы бываютъ совершенно независимы отъ кислорода окружающихъ частей. Съ большою вѣроятностію можно принять въ обоихъ случаяхъ образованіе возстановляющихъ веществъ и во всякомъ случаѣ не подлежитъ сомнѣнію, что какъ трупное окоченѣніе (см. выше), такъ и утомленіе, развивающееся послѣ продолжительной дѣятельности, могутъ быть устранены содержащей кислородъ кровью.

Наконецъ, нельзя не упомянуть также и о томъ, что извѣстныя вещества, хотя-бы, на примѣръ, разведенныя кислоты не только вызываютъ появленіе сокращеній (химическія мышечныя раздраженія), но и ускоряютъ также развитіе трупна-



го окоченія и, кромѣ того, не слѣдуетъ упускать изъ виду, что, какъ это указалъ Германнъ <sup>1)</sup> идиомышечное сокращеніе представляетъ собою переходное состояніе между сокращеніемъ и трупнымъ окоченіемъ.

Послѣ всего сказаннаго можно, мнѣ кажется, считать доказаннымъ тождество обоихъ процессовъ, по крайней мѣрѣ, постольку, поскольку это вообще возможно доказать. Въ настоящее время, однако, никто не станетъ признавать окоченіе за послѣднее сокращеніе, распространенное по всей мышцѣ, дѣющееся долго и отличающееся идиомышечнымъ характеромъ, какъ это принималъ Шиффъ <sup>2)</sup>; напротивъ того, въ настоящее время каждое сокращеніе мышцы можно признавать за мгновенное и скоропреходящее трупное окоченіе (Германнъ).

Между покоемъ мышцы и ея дѣятельностію тоже наблюдаются сходства постольку, поскольку при этомъ дѣло сводится собственно на потребленіе вещества, и сходства этого рода въ сущности состоятъ изъ образованія тепла и угольной кислоты и изъ потребленія углеводовъ въ обоихъ случаяхъ. Хотя характеръ разложенія углеводовъ въ покоящейся мышцѣ и неизвѣстенъ еще навѣрное, тѣмъ не менѣе, болѣе, чѣмъ вѣроятно, что онъ нисколько не отличается отъ того, который происходитъ въ дѣятельной мышцѣ и въ особенности образующаяся въ мышцѣ кислота должна по необходимости ускользать отъ опредѣленія, потому что она постоянно нейтрализуется и вымывается, какъ это и было доказано Дю-Буа Реймономъ по отношенію къ дѣятельной мышцѣ. Мнѣніе, высказанное уже давно тому назадъ и состоящее въ томъ, что продукты разложенія въ покоящейся и въ дѣятельной мышцѣ отличаются другъ отъ друга только количественно, а не качественно, никогда еще не встрѣчало серьезнаго противорѣчія. Нѣсколько иное положеніе занимаютъ мышцы въ тѣхъ случаяхъ, когда одновременно можетъ происходить пополненіе совершающихся затратъ; при этихъ условіяхъ затраты и замѣны уравниваются другъ друга въ обыкновенномъ смыслѣ слова; при работѣ преобладаніе получаетъ затрата надъ замѣной, а при

<sup>1)</sup> *Hermann*, Arch. f. d. ges. Physiol. XIII, стр. 371.

<sup>2)</sup> *Schiff*, Moleschott's Untersuchungen, стр. 181, 1859.



безусловномъ покоѣ въ парализованной мышцѣ замѣна господствуетъ надъ затратами.

### III. ХАРАКТЕРЪ ХИМИЧЕСКИХЪ ПРОЦЕССОВЪ ВЪ МЫШЦѢ.

Первая часть обмѣна веществъ, то есть, потребление химическихъ силъ напряженія, которое, какъ только-что было доказано нами, постоянно бываетъ качественно одинаковымъ въ покоящейся, дѣятельной и умирающей мышцѣ, въ прежнія времена постоянно признавалось за процессъ окисленія. Послѣ того, какъ Дю-Буа Реймонъ <sup>1)</sup> указалъ, что извѣстная часть этого процесса потребления силы, а именно, образование кислоты въ окоченѣвающей мышцѣ представляетъ большое сходство съ настоящимъ процессомъ броженія, Германнъ <sup>2)</sup> высказалъ, на основаніи найденной независимости всѣхъ подобныхъ процессовъ отъ поступленія кислорода, совершенно общее положеніе о томъ, что химическій субстратъ мышечной работы состоитъ не изъ процесса окисленія, а, напротивъ того, изъ процесса расщепленія, при которомъ, вслѣдствіе насыщенія болѣе сильнаго сродства, вслѣдствіе перехода въ болѣе стойкую группировку атомовъ, освобождаются силы, подобно тому, какъ это происходитъ и при алкогольномъ броженіи сахара. Въ виду того, что при этомъ расщепленіи, о которомъ намъ приходилось уже говорить отчасти выше по поводу трупнаго окоченѣнія, съ одной стороны, образуются болѣе богатая кислородомъ соединенія, угольная кислота, а съ другой, также и болѣе бѣдная кислородомъ соединенія, мы и считаемъ себя въ правѣ говорить объ окисленіи, о «внутреннемъ окисленіи», причемъ вопросъ о томъ, получается ли кислородъ угольной кислоты изъ той-же самой молекулы, какъ и углеродъ, или изъ другой, остается нерѣшеннымъ.

Взглядъ Германна до настоящаго времени считается вѣрнымъ по отношенію къ образованію сахара и молочной кислоты, а по всѣмъ вѣроятіямъ также и по отношенію къ свертыванію міозина; далѣе, онъ выдерживаетъ критику навѣрное

<sup>1)</sup> *E. Du-Bois Reymond*, Monatsber. d. Berliner Acad. 1859, стр. 288.

<sup>2)</sup> *L. Hermann*, Untersuchungen über den Stoffwechsel der Muskeln u. s. w. Berlin, 1867.



также и по отношенію къ образованію той части теплоты, которая получается именно вслѣдствіе только-что упомянутыхъ процессовъ; но онъ не можетъ болѣе считаться вѣрнымъ по отношенію къ образованію всей угольной кислоты, а только относительно извѣстной части ея. Наибольшая часть угольной кислоты образуется, напротивъ того, какъ это показали изслѣдованія Пфлюгера и Штинцинга, безъ участія какого бы то ни было фермента, путемъ разъединенія, которое ускоряется вліяніемъ тепла и иннерваціи, подобно настоящей ферментаціи, но только съ тою разницею, что ускоряющее вліяніе на процессъ разъединенія производитъ даже теплота такой высоты, которую бродильные процессы никогда не могутъ выносить.

Какимъ именно образомъ иннервація можетъ такъ значительно ускорять обоюроднаго рода расщепленія, постоянно совершающіяся въ мышцѣ при покоѣ, что весь запасъ силы быстро истощается, объяснить это мы не въ состояніи, хотя, конечно, можно составить себѣ различныя представленія объ этомъ; но тѣмъ дѣло и ограничивается, мы ничего не можемъ привести кромѣ теоретическихъ представленій. Быть можетъ, первое измѣненіе, совершающееся послѣ того, какъ процессъ возбужденія въ нервѣ достигаетъ мышцы, состоитъ изъ частичнаго разложенія углеводовъ, при одновременномъ образованіи тепла и молочной кислоты; затѣмъ уже это разложеніе вызываетъ дальнѣйшія превращенія и въ особенности гипотетичное, правда, еще свертываніе міозина и расщепленіе веществъ, образующихъ угольную кислоту, согласно наблюденіямъ Пфлюгера и Штинцинга. Въ самомъ нервѣ процессъ возбужденія, по всѣмъ вѣроятіямъ, точно также идетъ рука объ руку съ потребленіемъ химической силы напряженія и при этомъ онъ распространяется съ одного поперечнаго разрѣза на другой, пока не достигнетъ мышцы, въ которой онъ опять-таки распространяется съ одного поперечнаго сѣченія на другое, предшествуя вездѣ укороченію и распространяясь съ такой быстротой, которая вполне доступна измѣренію. Впрочемъ, говоря объ измѣненіяхъ, совершающихся въ мышцѣ при возбужденіи, необходимо имѣть въ виду, что до настоящаго времени знанія наши о порядкѣ, въ которомъ совершаются различныя хими-



ческія явленія, входящія въ составъ процесса сокращенія, остаются крайне неполными.

Еще болѣе неясными оказываются наши представленія о томъ, какимъ именно образомъ химическая сила напряженія, которая въ совершенно покоящейся мышцѣ принимаетъ только форму тепла, превращается во время дѣятельности въ механическую работу. Повидимому, не подлежитъ сомнѣнію, что укороченіе мышцы не бываетъ прямо связано съ бродильнымъ распаденіемъ углеводовъ и точно также не бываетъ прямо связано и съ тѣмъ развитіемъ угольной кислоты, которое должно быть разсматриваемо въ качествѣ диссоціаціи или разъединенія, но является въ непосредственной связи съ бѣлковыми тѣлами. Только-что высказанное подтверждается также и тѣмъ фактомъ, что богатство тѣла бѣлками дѣлаетъ его способнымъ къ самымъ значительнымъ проявленіямъ силы. Само собой разумѣется, что для поддержанія бѣлковаго богатства организма необходимо бываетъ и соотвѣтственно высокое содержаніе бѣлка въ вводимой въ организмъ пищѣ, и этимъ-то и объясняется вліяніе богатой азотомъ пищи на способность организма къ работѣ. Спрашивается теперь, не можетъ ли химическая сила напряженія Пфлюгеровскаго углекислоту-образующаго вещества служить существеннымъ образомъ дѣлу возрожденія міозинообразующихъ веществъ изъ гипотетичнаго міозиноваго свертка при помощи другихъ веществъ, а то и помимо ихъ участія? Конечно, подобная роль химической силы напряженія мыслима только постольку, поскольку эта сила не появляется въ видѣ теплоты. Кромѣ того, не должно упускать изъ виду, что міозиновый свертокъ самъ образуется при одновременномъ освобожденіи теплоты, слѣдовательно, при уменьшеніи порвоначальной химической силы.

Для того, чтобы разрѣшить всѣ только-что затронутые вопросы, безусловно необходимо, рядомъ со многими другими условіями, выяснить также и отношенія, существующія между составными частями мышцъ въ химическомъ смыслѣ и морфологическими условіями. Въ настоящемъ мѣстѣ нашей статьи мы необходимо должны особенно упомянуть о томъ, что теорія, желающая объяснить мышечное сокращеніе мимолетнымъ свертываніемъ міозина, оставляетъ совершенно безъ вниманія



мясные кружки (sarcous elements). Извѣстно, вѣдь, что выдавленная мышечная плазма свертывается и при отсутствіи sarcous elements. Между тѣмъ мы имѣемъ все основанія навѣрное предполагать участіе этихъ двоякопреломляющихъ свѣтъ частицъ въ процессѣ сокращенія, особенно послѣ того, какъ изслѣдованія главнымъ образомъ Энгельманна доказали присутствіе подобныхъ двоякопреломляющихъ свѣтъ частицъ въ каждомъ сократительномъ веществѣ, понимая его въ самомъ широкомъ смыслѣ этого слова <sup>1)</sup>). Далѣе, эти изслѣдованія показали, что sarcous elements постоянно бываютъ положительно одноосевыми и что ихъ оси всегда совпадаютъ съ направлениемъ мышечнаго укороченія.

Вторая часть обмѣна веществъ, т. е., замѣна или пополненіе понесенныхъ затратъ, представляется еще менѣе ясной, нежели ученіе о затратахъ организма. Въ живомъ организмѣ при сохраненномъ кровообращеніи въ покоящейся мышцѣ замѣна представляется болѣе или менѣе въ равновѣсіи съ затратами; но все-же и при этихъ условіяхъ равновѣсіе бываетъ неполное и вслѣдствіе этого мало по малу развивается мѣстное и общее утомленіе, въ которомъ, конечно, принимаетъ участіе и нервная система, именно потому, что покой мышцы бываетъ все-же неполный. При безусловномъ покоѣ, хотя бы, напр., въ родѣ того, который получается при прекращеніи всякой иннервации, замѣна можетъ превышать затраты, такъ что при этихъ условіяхъ получается накопленіе такого рода веществъ въ тѣлѣ, которыя обыкновенно постоянно разлагаются. Правда, только-что высказанное доказано только по отношенію къ гликогену (см. выше); но мы имѣемъ полное право утверждать, что не все вещества, затрачиваемыя организмомъ при дѣятельности, могутъ накопляться въ немъ подобнымъ образомъ. Въ дѣятельной мышцѣ, напротивъ того, затраты бываютъ больше, нежели замѣны. Наконецъ, вырѣзанная мышца, а также и мышца, находящаяся еще въ тѣлѣ, но отдѣленная отъ притока крови, представляютъ собою примѣръ самаго крайняго потребленія, причемъ, конечно, бываетъ безразлично, на-

<sup>1)</sup> *Engelmann*, Archiv für die ges. Physiologie, XI, стр. 432, 1875.



ходится ли мышца въ покоѣ или бываетъ ли она дѣятельна, и также безразлично и то, оказывается-ли обмѣнъ ускоренъ вліаніемъ тепла или нѣтъ. Въ тѣхъ случаяхъ, когда подобнаго рода несоотвѣтствіе между затратой и замѣной длилось нѣкоторое время, возбудимость и функціональная способность мышцы ослабѣваютъ, она становится утомленной. Утомление, при прочихъ равныхъ условіяхъ, наступаетъ тѣмъ скорѣе, чѣмъ съ бѣльшей полнотой исключена была возможность всякой замѣны и чѣмъ больше было ускорено потребление тѣмъ или инымъ вліаніемъ.

Едвали нужно излагать здѣсь, что мышца, находящаяся въ первоначальныхъ фазисахъ трупнаго окоченѣнія, ничѣмъ не отличается отъ мышцы, утомленной сокращеніями. Мышца, работающая при сохраненномъ притоцѣ крови, утомляется въ меньшей степени не только потому, что кровь приноситъ ей замѣну понесенныхъ затратъ, но также еще и потому, что она вымываетъ изъ нея отчасти тѣ продукты разложенія, которые образовались во время дѣятельности. Накопленіе молочной кислоты въ тетанизированной мышцѣ (Дю-Буа Реймонъ) и переходъ ея въ кровь (Спиро) дѣлаютъ вѣроятнымъ предположеніе о томъ, что часть образованной во время работы молочной кислоты не находитъ въ мышцѣ дальнѣйшаго примѣненія, а постоянно уносится кровью. Въ настоящее время мы не можемъ еще пока съ положительностію рѣшить вопросъ о томъ, не вымываетъ-ли кровь изъ мышцы, помимо молочной кислоты и угольной кислоты, еще и другія вещества, являющіяся прямыми продуктами дѣятельности мышцы.

Всякое накопленіе молочной кислоты, между тѣмъ, содѣйствуетъ самымъ очевиднымъ образомъ развитію утомленія. Это доказываютъ и опыты I. Ранке <sup>1)</sup> надъ вліаніемъ впрыскиваній разведенной молочной кислоты въ сосудистую систему. При этихъ опытахъ мышцы впадали въ такое состояніе, которое какъ нельзя болѣе походило на утомленіе. Соотвѣтственно съ этимъ и возстановленіе утомленной мышцы распадается въ сущности на двѣ части, изъ которыхъ одна, но во всякомъ случаѣ не наиболѣе существенная, состоитъ именно

---

<sup>1)</sup> I. Ranke, Tetanus, стр. 329. Leipzig, 1865.



изъ устраненія, выведенія продуктовъ разложенія. Опыты I. Ранке показали намъ, кромѣ того, что мышцы, истощенныя столбнякомъ до полнаго исчезанія въ нихъ всякой реакціи, снова становятся способными къ сокращенію подѣ вліяніемъ вымыванія ихъ сосудовъ разведеннымъ растворомъ поваренной соли. Другая часть возстановленія мышцы состоитъ изъ того, что извѣстно подѣ названіемъ замѣны или пополненія испытанныхъ мышцей затратъ.

Въ числѣ веществъ замѣны мы должны прежде всего упомянуть о кислородѣ, потому что всѣ остальные вещества безъ кислорода оказываются совершенно безъ дѣйствія и, кромѣ того, одинъ кислородъ, если его приводитъ къ утомленной мышцѣ, можетъ уже до извѣстной степени возстановить функціональную способность мышцы. Факты, доказывающіе это, по большей части уже были приведены раньше; они состоятъ изъ слѣдующихъ: большая продолжительность возбудимости при помѣщеніи мышцъ въ содержащія кислородъ газовыя смѣси, возстановленіе окоченѣвшей мышцы подѣ вліяніемъ крови, содержащей кислородъ, и отдохновеніе утомленной мышцы подѣ вліяніемъ небольшихъ количествъ марганцевокислой щелочи [Кронекеръ <sup>1)</sup>]. Кислородъ нѣтъ нужды доставлять мышцѣ въ видѣ кислороднаго гѣмоглобина. Германнъ <sup>2)</sup>, возражая противъ предполагаемой необходимости гѣмоглобина, между прочимъ, указывалъ на тотъ фактъ, что кровь безпозвоночныхъ животныхъ не содержитъ гѣмоглобина, а между тѣмъ мышцы ихъ оказываются вполнѣ аналогичными мышцамъ высшихъ животныхъ. Только-что высказанное положеніе было окончательно доказано Эртманномъ <sup>3)</sup>, который изслѣдовалъ весь газообмѣнъ у обезкровленныхъ лягушекъ, то есть, у такъ называемыхъ солевыхъ лягушекъ. При этихъ опытахъ оказалось, что процессы окисленія нисколько не мѣняются подѣ вліяніемъ обезкровливанія и въ особенности потребление кислорода оказалось нисколько не меньше того, которое наблюдалось и у

<sup>1)</sup> *Kronecker*, Bericht d. sächs. Ges. d. Wiss. Mathem.-phys. Classe, 1871, стр. 690.

<sup>2)</sup> *Hermann*, Untersuchungen über den Stoffwechsel der Muskeln u. s. w. стр. 59, Berlin, 1867.

<sup>3)</sup> *Oertmann*, Arch. f. d. ges. Physiologie, XV, стр. 381, 1877.



лягушекъ, содержащихъ кровь. Воспринимаемый животнымъ организмомъ кислородъ входитъ тотчасъ-же въ такія стойкія соединенія, что его невозможно бываетъ снова выгнать въ формѣ кислорода. Въ виду этого приходится признать гипотезу М. Траубе <sup>1)</sup> не особенно вѣроятной. Гипотеза М. Траубе гласитъ, какъ извѣстно, слѣдующее: кислородъ соединяется съ мышечнымъ волокномъ въ рыхлое химическое соединеніе, которое способно бываетъ отдавать кислородъ другимъ веществамъ, отличающимся болѣе сильнымъ сродствомъ къ нему, и этого рода отдача совершается тѣмъ легче, чѣмъ выше бываетъ температура и чѣмъ сильнѣе оказывается иннервация; затѣмъ, мышечныя волокна, отдавъ свой кислородъ, снова поглощаютъ его. Германнъ совершенно основательно возразилъ на эту гипотезу, что подобнаго рода соединеніе кислорода съ ферментообразнымъ тѣломъ едвали можно представить себѣ иначе, какъ въ видѣ соединенія кислорода съ гемоглобиномъ, а при этомъ едвали можно принять, что подобное соединеніе кислорода окажетъ неразлагающимся въ пустомъ пространствѣ. Впрочемъ, гипотезу Траубе можно какъ нельзя лучше соединить съ раньше приведеннымъ у насъ объясненіемъ процессовъ, совершающихся въ мышцѣ. Далѣе, нельзя также толковать и о накопленіи кислорода въ мышцѣ какимъ бы то ни было трудно объяснимымъ пока еще образомъ. Принимая подобную вещь, мы тѣмъ самымъ допустили бы, что поступленіе кислорода представляетъ собою вторичное явленіе.

Мы не можемъ навѣрное опредѣлить, какія именно задачи выпадаютъ на долю кислорода. По всѣмъ вѣроятіямъ кислородъ служитъ на то, чтобы окислять находящіяся въ мышцѣ возстановляющія вещества, причемъ все одно, будутъ-ли эти вещества покидать мышцу, или оставаться въ ней и дальше и снова принимать участіе въ обмѣнѣ веществъ. Что касается вопросовъ о томъ, принимаетъ ли кислородъ участіе въ возстановленіи міозинообразующихъ веществъ и, если принимаетъ, то какимъ именно образомъ также, какъ и вопросъ о томъ, участвуетъ-ли кислородъ въ возстановленіи иногеннаго вещества, имѣющаго болѣе сложное строеніе, то относительно

---

<sup>1)</sup> *M. Traube*, Arch. f. pathol. Anat. XXI, стр. 396, 1861.



всѣхъ этихъ вопросовъ слѣдуетъ воздерживаться отъ всевозможныхъ предположеній и гипотезъ до тѣхъ поръ, пока наши знанія относительно разлагающихся въ мышцѣ веществъ будутъ оставаться въ настоящемъ своемъ неудовлетворительномъ состоянїи.

Быть можетъ, наши знанія выиграли-бы, если-бы произведены были опыты внѣ тѣла, причемъ изъ міозина постарались бы получить снова способную къ свертыванію жидкость. Для подобнаго рода опытовъ слѣдовало-бы употребить міозинъ, который не слишкомъ долго оставался въ соприкосновенїи съ молочной кислотой и притомъ приходилъ въ соприкосновеніе не съ слишкомъ большими количествами ея; потому что мыслимо, что вліяніе молочной кислоты на міозинъ, т. е., образованіе синтонина составляетъ границу возможности возстановленія міозинообразующихъ веществъ, какъ *extra corpus*, такъ и *intra corpus* при высокой степени трупнаго окоченѣнія. Не должно забывать, что, какъ мы уже упоминали объ этомъ выше, образованіе синтонина сказывается извѣстнымъ расслабленіемъ трупнаго окоченѣнія.

Для замѣны произведенныхъ затратъ мышцѣ должны быть доставляемы также содержащія углеродъ, безазотистыя соединенія атомовъ, которыя, впрочемъ, при извѣстныхъ условїяхъ могутъ образовываться, быть можетъ, въ самой мышцѣ изъ азотистыхъ тѣлъ. Нѣтъ ничего невозможнаго въ томъ, что азотистыя производныя бѣлковыхъ тѣлъ, какъ-то: креатинъ, гипоксантинъ и такъ далѣе, образуются не только вслѣдствіе правильнаго и зависящаго отъ дѣятельности мышцы распаденія бѣлковыхъ тѣлъ, но также и вслѣдствіе образованія вышеупомянутыхъ углеродистыхъ соединеній атомовъ изъ бѣлковыхъ веществъ. Впрочемъ, само собой понятно, что въ тѣхъ случаяхъ, въ которыхъ бѣлковыя тѣла не могутъ покрывать при полномъ своемъ сгоранїи произведенной работы, эта послѣдняя еще менѣе можетъ быть покрыта безазотистыми продуктами расщепленія, которые къ тому-же бываютъ и не вполне сгорѣвшими (и отчасти выдѣляются въ видѣ молочной кислоты), и, слѣдовательно, въ подобнаго рода случаяхъ не можетъ быть и рѣчи о происхожденїи безазотистыхъ органическихъ соеди-



диненій изъ бѣлковыхъ тѣлъ. Съ другой стороны, при чистомъ бѣлковомъ питаніи они всѣ должны бы были образовываться изъ бѣлковыхъ тѣлъ и въ извѣстныхъ случаяхъ, лежащихъ между этими двумя крайностями, хотя-бы, напр., когда въ пищѣ не отсутствуютъ, правда, безазотистыя соединенія, но имѣются въ ней въ слишкомъ незначительномъ количествѣ и когда усиленное отдѣленіе азота во время работы и въ слѣдующій за нею періодъ покоя представляется нормальнымъ явленіемъ, какъ это уже было изложено нами выше, вещества замѣны доставляются, какъ азотистыми, такъ и безазотистыми веществами.

Само собой разумѣется, что въ настоящее время мы ничего не можемъ сказать положительнаго о томъ, какимъ именно образомъ восстанавливается то вещество, которое путемъ диссоціаціи доставляетъ угольную кислоту. Второе вещество, постоянно подпадающее въ мышцахъ во время обмѣна веществъ разложенію, то есть, гликогенъ, образуется, по всѣмъ вѣроятіямъ, въ мышцахъ совершенно тѣмъ-же образомъ, какъ и въ печени. Это было доказано Люксингеромъ <sup>1)</sup> путемъ опытовъ съ кормленіемъ вслѣдъ за болѣе продолжительнымъ воздержаніемъ отъ пищи, то есть, слѣдовательно, на животныхъ съ сильно пониженнымъ содержаніемъ гликогена. Названный наблюдатель доказалъ, что послѣ кормленія глицериномъ и винограднымъ сахаромъ мышечный гликогенъ представлялся у кроликовъ рѣзко увеличеннымъ. Въ виду того факта, что мышцы куръ, которыхъ кормили вываренной кониной, представлялись богатыми гликогеномъ (Наунинъ <sup>2)</sup>) приходится, повидимому, заключить, что гликогенъ можетъ образовываться также и изъ бѣлковыхъ тѣлъ. Успѣшные результаты, полученные при виноградномъ сахарѣ, наводятъ насъ на вопросъ о томъ, не можетъ ли образовавшійся въ самой мышцѣ виноградный сахаръ (мясной сахаръ) снова превращаться въ гликогенъ. При обыкновенныхъ условіяхъ, впрочемъ, дѣло едва-ли дойдетъ до накопленія мяснаго сахара, а, напротивъ того, намъ кажется вѣроятнымъ, что образовавшіяся сахар-

<sup>1)</sup> *Luchsinger*, Exper. und krit. Beiträge zur Physiol. und Pathol. des Glykogens. Диссертация, стр. 22, Zürich, 1875.

<sup>2)</sup> *Naunyn*, Archiv. für experim. Pathologie III, стр. 85, 1875.



ныя молекулы быстро подпадаютъ снова молочнокислому броженію. Слѣдовательно, вопросъ этотъ не будетъ имѣть практическаго значенія.

Замѣна облегчается во всѣхъ направленіяхъ вслѣдствіе болѣе быстраго кровообращенія въ дѣятельной мышцѣ.

## ДОПОЛНЕНІЕ.

### Гладкія мышцы.

Ко всѣмъ тѣмъ обстоятельствамъ, которыя затрудняютъ изслѣдованіе поперечно-полосатыхъ мышцъ и о которыхъ мы толковали выше, при изученіи гладкихъ мышечныхъ волоконъ, присоединяются еще новыя трудности, а именно: самый матеріалъ для изслѣдованія добывается крайне трудно, потому что у водящихся у насъ холоднокровныхъ животныхъ гладкія мышечныя волокна имѣются въ слишкомъ незначительныхъ количествахъ, а брать ихъ у теплокровныхъ животныхъ тоже неудобно въ виду того, что они умираютъ крайне быстро. Быть можетъ, впрочемъ, можно будетъ пользоваться гладкими мышцами теплокровныхъ животныхъ, употребивъ указанный Клодъ Бернаромъ и упомянутый у насъ выше способъ дѣйствія, то есть, брать мышцы отъ такихъ теплокровныхъ животныхъ, которыя предварительно передъ смертью были подвергнуты охлажденію до 20° Ц. При подобныхъ условіяхъ изслѣдованіе въ частности должно-бы было слѣдовать тѣмъ же самымъ путямъ, которые оказались цѣлесообразными и по отношенію къ поперечно-полосатымъ мышцамъ.

До настоящаго времени относительно химическаго строенія гладкихъ мышцъ установлено слѣдующее:

Реакція гладкихъ покоящихся мышцъ постоянно бываетъ нейтральной или щелочной (Дю-Буа Реймонъ) <sup>1)</sup>, за исключеніемъ только задней запирающей мышцы *anodontae*, которая и при жизни реагируетъ кисло (I. Бернштейнъ) <sup>2)</sup>. Ко-

<sup>1)</sup> *Du-Bois Reymond*, Monatsber. der Berliner Acad. 1859, стр. 288.

<sup>2)</sup> *I. Bernstein*, De animal. evertibrat. musculis nonnulla. Диссертация. Berlin, 1862.



нечно, прежде, чѣмъ приводить это исключеніе, нужно выяснитъ вопросъ о томъ, можно-ли въ интересующемъ насъ вопросѣ сослаться на мышцы высшихъ животныхъ, представляющихъ извѣстное сходство съ гладкими мышечными волокнами. Относительно этой мышцы мы должны, впрочемъ, замѣтить, что она никогда не бываетъ въ покойномъ состояніи, а всегда находится до извѣстной степени въ сокращеніи.

Что касается до бѣлковыхъ тѣлъ, то на основаніи трупнаго окоченѣнія, поражающаго также и клѣточки мышечныхъ волоконъ, было заключено о присутствіи въ гладкихъ мышцахъ міозинообразующихъ веществъ. Тотъ фактъ, что при выжиманіи гладкихъ мышцъ мы не получаемъ свертывающуюся жидкость, не можетъ считаться противудоказательствомъ послѣ всего того, что было высказано нами по поводу аналогичныхъ опытовъ Брюкке. Гейденгайнъ и Гельвигъ <sup>1)</sup>, путемъ выжиманія гладкихъ мышечныхъ волоконъ, получили бѣлковое тѣло, похожее на мускулинъ, свертывающееся при 45—49° Ц. По наблюденіямъ М. С. Шульце <sup>2)</sup>, въ гладкихъ мышечныхъ волокнахъ щелочный бѣлокъ встрѣчается въ большихъ количествахъ. Наконецъ, необходимо упомянуть и о томъ, что въ гладкихъ мышечныхъ волокнахъ имѣется также и растворимый бѣлокъ.

Изъ нерастворимыхъ бѣлковыхъ тѣлъ сократительное волокно-клѣточка содержитъ, кромѣ тѣхъ, которыя находятся въ ядрѣ, еще также и *sarcous elements* по изслѣдованіямъ Брюкке <sup>3)</sup>.

Подъ вліяніемъ разведенной соляной кислоты, всѣ бѣлковыя тѣла гладкихъ мышечныхъ волоконъ съ легкостію переходятъ въ синтонинъ.

Гѣмоглобинъ въ гладкихъ мышечныхъ волокнахъ оказываетъ также, какъ и въ поперечнополосатыхъ, непостоянной и несущественной составной частью. По Ланкастеру <sup>4)</sup>, гладкія мы-

---

<sup>1)</sup> *Hellwig*, Nonnulla de musculis laevibus. Диссерт. Vratis. 1861. *Heidenhain*, Studien d. physiol. Instituts zu Breslau, Тетр. 1, стр. 199, Leipzig 1861.

<sup>2)</sup> *M. S. Schultze*, Ann. d. Chemie u. Pharm. LVXI, стр. 277.

<sup>3)</sup> *E. Brücke*, Untersuchungen über den Bau der Muskelfasern. Wien 1858.

<sup>4)</sup> *Lankaster*, Arch. f. d. ges. Physiol. IV, стр. 315, 1871.



шечныя волокна прямой кишки человѣка представляются, между прочимъ, окрашенными въ красный цвѣтъ.

Изъ азотистыхъ производныхъ бѣлковыхъ тѣлъ, Леманнъ доказалъ въ гладкихъ мышечныхъ волокнахъ присутствіе креатина.

Изъ углеводовъ Брюкке <sup>1)</sup> нашелъ гликогенъ въ мышечной оболочкѣ свиного желудка. Леманнъ указываетъ также на присутствіе инозита <sup>2)</sup>.

Содержаніе въ гладкихъ мышечныхъ волокнахъ, или въ такъ называемыхъ органическихъ мышцахъ жировъ, воды, золы и газовъ остается до сихъ поръ еще неопредѣленнымъ.

Гладкія мышцы впадаютъ въ состояніе трупнаго окоченѣнія при тѣхъ же самыхъ условіяхъ, какъ и поперечнополосатая. Гейденгайнъ <sup>3)</sup> наблюдалъ свертываніе въ самихъ волокнахъ, а Кюне <sup>4)</sup> описалъ общее окоченѣніе въ механическомъ отношеніи. Свѣжія, несокращенныя кишки представляются будто-бы на ошупь мягче, чѣмъ тѣ же кишки, спустя отъ 4—5 часовъ послѣ смерти. Далѣе, извѣстно, что, нѣсколько часовъ спустя послѣ смерти животнаго, требуется гораздо болѣе высокое давленіе для того, чтобы растянуть мочевой пузырь собаки до шарообразной приблизительно формы, нежели непосредственно вслѣдъ за смертью. Изъ частичныхъ явленій трупнаго окоченѣнія до сихъ поръ вниманіе обращено было только на образованіе кислоты. Леманнъ <sup>5)</sup> нашелъ молочную кислоту въ оболочкѣ свиного желудка; Сигмундъ <sup>6)</sup> тоже нашелъ молочную кислоту, въ кислореагировавшей маткѣ женщины, умершей на восьмомъ мѣсяцѣ беременности, вслѣдъ за искусственными преждевременными родами. Напротивъ того, Дю-Буа Реймонъ не могъ замѣтить кислой реакціи ни въ мышечномъ желудкѣ птицъ, за измѣненіями котораго онъ слѣдилъ до появленія гніенія, ни въ мышечной оболочкѣ толстой кишки и аорты быка, и вслѣдствіе этого онъ считалъ появленіе ки-

<sup>1)</sup> *Brücke*, Sitzgsber. d. Wiener Acad. LXIII, 2-е отд., февраль, 1871.

<sup>2)</sup> *C. G. Lehmann*, Lehrb. d. physiol. Chemie III (1) стр. 73, Leipzig, 1851.

<sup>3)</sup> *Peidenhain*, Studien d. physiol. Instit. zu Breslau. H. I, стр. 1, стр. 199, Leipzig, 1861.

<sup>4)</sup> *W. Kühne*, Lehrb. d. physiol. Chemie, стр. 331, Leipzig, 1866.

<sup>5)</sup> *C. G. Lehmann*, Lehrb. d. phys. Chemie III (1) стр. 72, Leipzig, 1851.

<sup>6)</sup> Словесное сообщеніе, сдѣланное Дю-Буа Реймону.



слой реакціи въ гладкихъ мышцахъ вообще сомнительнымъ и объяснялъ положительный результатъ Сигмунда сокращеніями. Въ настоящее время, однако, когда ученый міръ придерживается противоположныхъ въ сравненіи съ прежними взглядовъ и признаетъ, что процессы дѣятельности и окоченѣнія мышцы ничѣмъ не отличаются другъ отъ друга, наблюденіе Сигмунда можетъ считаться доказательствомъ образованія кислоты при окоченѣніи, и точно также и присутствія гликогена, хотя намъ еще и неизвѣстно его превращеніе. Отсутствіе кислой реакціи нельзя считать за признакъ отсутствія образованія кислоты, но только за указаніе на то, что имѣющаяся въ наличности кислота маскируется, быть можетъ, напр., щелочными бѣлками.

Относительно обмѣна веществъ въ гладкихъ мышцахъ, намъ пока еще ничего неизвѣстно; но въ виду очень большихъ аналогій между органическими и произвольными мышцами въ химическомъ строеніи и въ измѣненіяхъ, развивающихся въ нихъ при трупномъ окоченѣніи, мы имѣемъ всѣ основанія предполагать, что, и по отношенію къ обмѣну, гладкія мышечныя волокна не могутъ представлять рѣзкихъ уклоненій отъ того, что происходитъ въ поперечнополосатыхъ мышцахъ. Въ виду того, что задняя запирательная мышца у *anodonta*, находящаяся постоянно въ извѣстной степени сокращенія, представляетъ, какъ мы видѣли выше, кислую реакцію, мы имѣемъ, конечно, полное основаніе заключить, что при дѣятельности мышцъ образуется кислота. Съ теченіемъ времени, я думаю, въ физиологіи исчезнетъ даже самый обычай дѣлать мышцы на произвольныя и органическія, хотя въ настоящее время это примѣняется повсемѣстно.

---



ФИЗИОЛОГІЯ  
ПРОТОПЛАЗМАТИЧЕСКАГО И МЕРЦАТЕЛЬНОГО  
ДВИЖЕНІЯ.

Проф. доктора О. В. Энгельманна въ Утрехтѣ.



## ПЕРВАЯ ГЛАВА.

### Протоплазматическое движеніе.

#### ВВЕДЕНІЕ.

Живая протоплазма въ очень многихъ случаяхъ обладаетъ способностію двигаться самостоятельно и притомъ съ опредѣленною быстротою, доступною, по крайней мѣрѣ, невооруженному глазу. Движенія проявляются въ измѣненіи формы и внутренняго расположенія при кажущемся сохраненіи прежняго объема протоплазматическихъ массъ; они могутъ быть вызываемы также и искусственно посредствомъ такъ назыв. раздраженій, а также могутъ и видоизмѣняться подѣ влияніемъ ихъ и развитіе этихъ движеній тѣсно связано съ общими условіями жизни. Въ этомъ отношеніи, слѣдовательно, движенія протоплазмы сходятся съ движеніями мышечныхъ волоконъ и мерцательныхъ органовъ, съ которыми къ тому же они соединяются прямо путемъ многочисленныхъ переходныхъ формъ. Вслѣдствіе этого они соединяются въ одну группу съ движеніями, какъ мерцательныхъ органовъ, такъ и мышечныхъ волоконъ, и этого рода органическія движенія извѣстны подѣ собирательнымъ именемъ явленій сократительности.

Особенность протоплазматическихъ движеній заключается прежде всего въ томъ, что частицы сократительной массы вообще не двигаются около опредѣленнаго положенія, представляющаго собой стойкое равновѣсіе, а измѣняютъ свое положеніе, повидимому, совершенно произвольно, подобно частицамъ жидкости. Далѣе, всякій толчекъ, вызывающій движеніе, получается при нормальныхъ условіяхъ не извнѣ, а въ самихъ



двигающихся частицах. Следовательно, протоплазма обладает не только сократительностью и раздражительностью, но также и автоматичностью. Она соединяет въ себѣ три свойства, которыя въ мерцательныхъ органахъ бываютъ распределены между двумя (протоплазма и рѣснички) гистологически различными аппаратами, а въ мышцахъ распределяются между тремя (ганглии, нервы, мышцы) и, следовательно, она соответствуетъ болѣе низкой ступени организаціи. Съ этимъ какъ нельзя болѣе сходится и чрезвычайно обширное распространеніе протоплазмы въ растительныхъ также, какъ и въ животныхъ организмахъ, преобладаніе протоплазмы въ самыхъ низшихъ жизненныхъ формахъ обоихъ царствъ, а также и въ эмбриональныхъ и въ молодыхъ клѣточкахъ и, кромѣ того, это совпадаетъ также и съ отсутствіемъ всякаго сколько нибудь сложнаго анатомическаго строенія (см. ниже).

Провести совершенно рѣзкія границы между движеніемъ протоплазмы и другими формами органическаго движенія невозможно. Переходныя формы между движеніями протоплазмы и движеніями мышцъ встрѣчаются въ веществѣ тѣла многихъ инфузорій <sup>1)</sup>, въ щупальцахъ ацинетъ, въ поверхностной саркодѣ губокъ <sup>2)</sup>, въ эмбриональныхъ мышечныхъ клѣточкахъ высшихъ животныхъ, въ клѣточкахъ эндотелія нѣкоторыхъ въ особенности молодыхъ капиллярныхъ сосудовъ <sup>3)</sup> и т. д. Кромѣ того, слѣдуетъ не упускать изъ виду также и тѣ сократительныя пигментныя клѣточки, которыя находятся въ кожѣ раковидныхъ животныхъ, въ кожѣ рыбъ, пресмыкающихся и амфибій <sup>4)</sup>.

Переходы протоплазматическихъ движеній въ движенія мерцательныхъ рѣсничекъ и наоборотъ наблюдали между

---

<sup>1)</sup> *Th. W. Engelmann*, *Contraktilität und Doppelbrechung*. Arch. f. d. ges. Physiol. XI, стр. 448, 1875.

<sup>2)</sup> *Lieberkühn*, *Ueb. Bewegungserschein. d. Zellen*, стр. 346. Harburg, 1870.

<sup>3)</sup> *S. Stricker*, *Untersuchungen über die Contraktilität der Capillaren*. Wiener Sitzgsber. d. Math.-naturw. Classe LXXIV, стр. 313, 1877.

<sup>4)</sup> Сопоставленіе довольно объемистой литературы этого вопроса читатели найдутъ у *G. Seidlitz*, *Beiträge zur Descendenztheorie*, стр. 31—36. Leipzig 1876. Кромѣ того, см. *Hering*, *Ueber die Bewegung der sternförmig. Pigmentzellen* и т. д. Сообщено *Hoyer*, *Centralbl. f. d. med. Wiss.*, 1869, № 4, стр. 49.



прочимъ де-Бари въ спорахъ миксомицетовъ <sup>1)</sup>); Геккель у *protomyxae* <sup>2)</sup>), въ мерцательномъ эпителиѣ известковыхъ губокъ <sup>3)</sup>), въ почкующихся шарахъ *siphonophorae* <sup>4)</sup>) а Кларкъ у *flagellatae* <sup>5)</sup>).

Что касается до тѣхъ движеній, которыя наблюдаются во время роста и новообразования, подраздѣленія, оплодотворенія и т. д. клѣточекъ и которыя обуславливаютъ измѣненія во внѣшней формѣ и во внутреннемъ распредѣленіи протоплазмы, то отъ нихъ настоящее протоплазматическое движеніе отличается главнымъ образомъ болѣе значительной быстротой и отсутствіемъ всякаго отношенія къ росту и размноженію, а также, по большей части, и постоянной мѣной направленія. Впрочемъ, и въ этомъ отношеніи не существуетъ рѣзкой границы, какъ это доказываютъ, между прочимъ, наблюденія за явленіями, наблюдающимся при дѣленіи протамебъ, амебъ и безцвѣтныхъ кровяныхъ тѣлецъ, а также и при теченіяхъ внутри растущихъ и готовящихся къ образованію споръ клѣточекъ нѣкоторыхъ водорослей и грибовъ <sup>6)</sup>).

Къ исторіи протоплазматическаго движенія. Самое старое описаніе протоплазматическаго движенія, которое мнѣ удалось отыскать, принадлежитъ Рёзелю фонъ-Розенгофу <sup>7)</sup>). Этотъ прекрасный наблюдатель 1755 году описалъ и изобразилъ на рисункѣ подъ названіемъ «маленькаго Протея» большую прѣсноводную амёбу. Рёзелъ уже въ то время различалъ зернистое содержимое и гіалиновый корковый слой («нѣжная, наружная кожица»), онъ описывалъ непрерывное измѣненіе формы, шарообразность, появляющуюся вслѣдствіе механическаго раздраженія и подраздѣленіе амёбы. Необходимо замѣтить здѣсь кстати, что наблюденія Розенгофа надъ дѣленіемъ представляло собою первое прямое наблюденіе надъ дѣлені-

<sup>1)</sup> Ztschr. f. wissensch. Zool. X, стр. 153, 1860.

<sup>2)</sup> Jenaische Ztschr. IV, стр. 87, 1868.

<sup>3)</sup> Ibidem V, стр. 543, 1870.

<sup>4)</sup> Entwicklungsgesch. d. Siphonoph. Таблица VI, рис. 36; табл. XIV, рис. 93, Utrecht, 1869.

<sup>5)</sup> Mem. Boston Society of nat. History 1867, таблицы IX и X.

<sup>6)</sup> Относительно послѣднихъ явленій см. сопоставленіе у W. Hofmeister, Die Lehre von der Pflanzenzelle, стр. 45 и слѣд. Leipzig. 1867.

<sup>7)</sup> *Rösel von Rosenhof*, Der monatlich herausgegebenen Insektenbelustigungen dritter Theil, стр. 621—623. Табл. CI, рис. A—W, Nürnberg 1755. — Описанный Baker'омъ незадолго до этого «протей» былъ *Trachelocerca olor*, голотрихичная инфузорія.



емъ клѣточки. Только по прошествіи почти двадцати лѣтъ (1772) произведено было всеѣмъ извѣстное открытіе Бонавентуры Корти <sup>1)</sup> надъ вращеніемъ «клѣточного сока» у *characeae*. Обширное распространеніе этого явленія въ растительныхъ клѣточкахъ было доказано въ первую треть настоящаго столѣтія наблюденіями Мейена (*Vallisneria*, *Hydrocharis* 1827), Роберта Броуна (пыльниковые волосики *tradescantia* 1831), Амици и другихъ изслѣдователей. Открытіе Дюжардена <sup>2)</sup> относительно присутствія неформированнаго, сократительнаго вещества въ тѣлѣ многихъ низшихъ животныхъ (*rhizopoda*, инфузоріи, полины и т. д.) имѣло особенно высокое значеніе. Описаніе Дюжардена, который назвалъ это сократительное вещество саркодой, оказывается въ существенныхъ чертахъ вѣрнымъ и въ настоящее время. Онъ описалъ также и движенія саркоды. Дюжарденъ первый наблюдалъ въ псеидоподіяхъ ризоподъ (корненожекъ) токи зернышекъ.

Вскорѣ послѣ того замѣчены были и въ клѣточкахъ высшихъ животныхъ такого рода движенія, которыя поразительно походили на движенія саркоды (яйца улитки, Дюжарденъ 1837; яйца планарій, Зибольдъ 1841, бѣлыя кровяныя тѣльца, Уартонъ Джонсъ 1846 и т. д.). Эккеръ <sup>3)</sup> доказалъ (1849), что различныя «оформированныя» (мышцы, рѣснички) и «безформенныя» сократительныя вещества животныхъ принадлежатъ въ сущности къ одной группѣ, а годъ спустя (1850) Фердин. Конъ <sup>4)</sup> высказалъ и подкрѣпилъ хорошими доводами, что дѣятельно подвижное вещество въ растительныхъ клѣточкахъ, которое со времени работъ Г. фонъ-Моля <sup>5)</sup> (1846) отличали въ качествѣ протоплазмы отъ клѣточного сока, «должно быть

---

<sup>1)</sup> *B. Corti*, Osservazioni microsc. sulla Tremella e sulla circolazione del fluido in una pianta acquajola. Lucca. 1774.

<sup>2)</sup> *Dujardin*, Observ. nouv. sur les Céphalopodes microscop. Bull. de la Société des sciences natur. de France, № 3. 1835; Ann. des Sc. natur. III, sér. 2, стр. 312, 1832; Ibid. IV, стр. 343, 1835 (Sarcode).

<sup>3)</sup> *Alex. Ecker*, Zur Lehre vom Bau und Leben der contractilen Substanz der niedersten Thiere, Ztschr. f. wissensch. Zool. I, стр. 218 – 249, 1849.

<sup>4)</sup> *F. Cohn*, Nachträge zur Naturgeschichte des Protococcus pluvialis. Nova Acta Acad. Leop. Caes. etc. XXII, 2, стр. 605, 1850.

<sup>5)</sup> *H. von Mohl*, Ueber die Saftbewegung im Inneren der Zelle. Botan. Zeitung, стр. 73, 1846.



въ высокой степени аналогичнымъ образованіемъ съ сократительнымъ веществомъ и съ саркодой зоологовъ». Дондерсъ <sup>1)</sup> обратилъ особое вниманіе на тотъ фактъ, что сокращенія животныхъ клѣточекъ обуславливаются не клѣточной оболочкой, а такъ назыв. клѣточнымъ содержимымъ. Существенная тождественность животныхъ и растительныхъ движеній протоплазмы еще болѣе была доказана съ той поры морфологическими и физиологическими изслѣдованіями Макса Шульце <sup>2)</sup>, Унгера <sup>3)</sup>, де-Бари <sup>4)</sup>, Геккеля <sup>5)</sup>, Кюне <sup>6)</sup> и кромѣ того, эти же самые наблюдатели, а вмѣстѣ съ ними и Негели, Брюкке, Гейденгайнъ, Цѣнковскій, Гофмейстеръ и др. вообще много содѣйствовали нашему ближайшему ознакомленію съ движеніемъ и съ ея условіями. На блужданіе амѣбовидныхъ клѣточекъ въ животныхъ тканяхъ общее вниманіе было обращено работами Реклинггаузена <sup>7)</sup> (1863), который также, какъ и Штрикеръ, Конгеймъ и др. авторы, указалъ, какое важное значеніе имѣютъ эти блуждающія клѣточки для многихъ физиологическихъ и патологическихъ процессовъ въ животномъ организмѣ.

---

<sup>1)</sup> *F. C. Donders*, Form, Mischung und Funktion der elementaren Gewebetheile im Zusammenhang mit ihrer Genese betrachtet. Ztschr. f. wissensch. Zool. IV, стр. 249, 1852. (Переведено изъ Nederl. Lancet. Derde Ser. I, стр. 84 и слѣд. 1851—52.)

<sup>2)</sup> *Max Schultze*, Ueber den Organismus der Polythalamien. Leipzig, 1854. Ueber innere Bewegungserscheinungen bei Diatomeen. Archiv für Anat. und Physiol. 1858, стр. 330. Ueber Muskelkörperchen und das was man eine Zelle zu nennen habe. Archiv f. Anat. und Physiol. 1861, стр. 1. (Начиная съ этой статьи начали примѣнять слово протоплазма къ «содержанію» животныхъ клѣточекъ). Das Protoplasma der Rhizopoden und der Pflanzenzellen, Leipzig 1863.

<sup>3)</sup> *F. Unger*, Anatomie und Physiologie der Pflanzen, стр. 273—284. Pesth, Wien und Leipzig 1855.

<sup>4)</sup> *A. de Bary*, Die Mycetozen, Ztschr. f. wissensch. Zool. X, стр. 88—175 (особенно стр. 121 и слѣд.) 1859; табл. VI—X. — Второе сильно измѣненное изданіе явилось отдѣльно подъ слѣдующимъ заглавіемъ: Die Mycetozen (Schleimpilze). Leipzig 1864.

<sup>5)</sup> *E. H. Haeckel*, Die Radiolarien. Berlin (въ особенности стр. 89 и слѣд.). Ueber den Sarkodekörper der Rhizopoden. Ztschr. f. wissensch. Zool. XV, стр. 342, 1865 и многія другія работы особенно въ Jenaischen Zeitschrift.

<sup>6)</sup> *W. Kühne*, Untersuchungen über das Protoplasma und die Contraktilität. Leipzig 1864; см. также Archiv f. Anat. und Physiol. 1859, стр. 564 и 748.

<sup>7)</sup> *F. von Recklinghausen*, Ueber Eiter und Bindegewebskörperchen. Archiv für pathologische Anatomie, XXVIII, стр. 157 и слѣд. Табл. II, 1863.



## II. ФИЗИЧЕСКІЯ И ХИМИЧЕСКІЯ СВОЙСТВА СОКРАТИТЕЛЬНОЙ ПРОТОПЛАЗМЫ.

Въ оптическомъ отношеніи протоплазма представляется однородной, прозрачной, почти всегда безцвѣтной массой, которая преломляетъ свѣтъ сильнѣе воды и слабѣе масла. Въ нѣкоторыхъ случаяхъ, въ которыхъ протоплазма появляется въ формѣ болѣе толстыхъ волоконъ или кожеобразныхъ слоевъ съ однимъ какимъ нибудь преобладающимъ направлениемъ движенія (псейдоподіи у *actinosphaerium Eichhogni*, кортикальная протоплазма Стентора), она оказывается отчетливо двоякопреломляющей и притомъ также, какъ и мышцы и рѣсничные волосики, положительно одноосевой, причеиъ оптическая ось совпадаетъ съ направлениемъ движенія <sup>1)</sup>).

Различныя части одной и той-же протоплазматической массы могутъ представлять различную способность преломленія. При обнаженныхъ амѣбовидныхъ протоплазмахъ поверхностные слои по большей части преломляютъ свѣтъ сильнѣе, нежели внутренніе; въ псейдоподіяхъ *actinosphaerium* и многихъ корненожекъ различается сильно преломляющій свѣтъ осевой слой. Во время движеній зачастую мѣняются преломляющія способности одной и той же части, и притомъ въ довольно значительныхъ размѣрахъ.

Механическія свойства представляются обыкновенно такими, какія бываютъ въ болѣе или менѣе сильной степени у каждаго вязкаго, не смѣшивающагося съ водою и способнаго къ набуханію вещества, а именно: наблюдаются умѣренное сцѣпленіе, значительная растяжимость, при крайне незначительной и довольно неполной упругости; далѣе, наблюдается также стремленіе принять капельную форму. Впрочемъ, свойства эти видоизмѣняются не только въ различныхъ видахъ протоплазмы, но также и въ различныхъ мѣстахъ одной и той же протоплазмы и зачастую мѣняются въ короткое время на одномъ и томъ же мѣстѣ протоплазмы. Въ обнаженной амѣбовидной протоплазмѣ поверхностный слой по большей части

---

<sup>1)</sup> Archiv für die gesammte Physiologie XI, стр. 449 и 454 и слѣд. 1875.



бываетъ плотнѣе, нежели внутреннія части и онъ можетъ даже превратиться въ довольно плотную оболочку и оставаться въ такомъ видѣ или постоянно, или только временно. Обыкновенно, впрочемъ, подобная оболочка отсутствуетъ, потому что на любомъ мѣстѣ протоплазматической массы могутъ быть воспринимаемы внутри твердыя тѣла, какъ это легко можно бываетъ наблюдать, производя опыты съ кормленіемъ зернышками красящаго вещества (индиго, карминъ и т. д.) <sup>1)</sup>.—Во многихъ случаяхъ внутреннія части протоплазматической массы оказываются плотнѣе поверхностнаго слоя, который представляется очень мягкимъ, зачастую клейкимъ (псейдоподіи многихъ корненожекъ, *actinosphaerium* и т. д.).

Почти во всѣхъ случаяхъ, безъ исключенія, протоплазма содержитъ въ себѣ различныя тѣла, заключенныя внутри ея массы; тѣла эти исполняютъ при движеніяхъ чисто пассивную роль. Оставляя въ сторонѣ различныя, случайно попавшія въ протоплазму частицы, а также и поступившія въ нее извнѣ твердыя тѣла и различныя ядерныя образованія, въ ней въ особенности попадаютъ также зернышки и вакуолы, которыя по большей части бываютъ въ высшей степени незначительной величины. Зернышки могутъ встрѣчаться въ очень значительномъ количествѣ, но также и въ очень скудномъ. Большинство подобныхъ заключенныхъ въ протоплазмѣ зернышекъ, повидимому, бываетъ бѣлковаго характера, другія бываютъ жироваго, а третьи, наконецъ, неорганическаго характера (углекислая известь, напр., у нѣкоторыхъ *myxoplasmoidiae*). Въ рѣдкихъ случаяхъ въ протоплазматическихъ массахъ встрѣчаются зернышки красящаго вещества (нѣкоторые миксомицеты, *protamoeba aurantiaca* etc.).

Очень часто зернышки встрѣчаются исключительно только внутри протоплазмы. При этомъ различаютъ прозрачный какъ стекло, свободный отъ зернышекъ корковый слой или кожный слой и зернистую и вслѣдствіе этого мутную массу въ срединѣ (это въ особенности отчетливо выступаетъ у амѣбъ и миксоплазмодій). Оба эти слоя могутъ временами представлять-

<sup>1)</sup> *E. Haeckel*, Die Radiolarien, стр. 104—106; *v. Recklinghausen*, Archiv. f. pathol. Anat. XXVIII, стр. 184; *W. Preyer*, ibidem, XXX, стр. 420; *M. Schultze*, Archiv f. microscop. Anat. I, стр. 23.



ся крайне рѣзко разграниченными другъ отъ друга; но во время движеній они постоянно смѣшиваются и затѣмъ снова раздѣляются.

Въ тѣхъ случаяхъ, когда протоплазма принимаетъ форму крайне тонкихъ нитей (псейдоподіи корненожекъ, радіоларій и т. д., нитчатая сѣть *postilusa*, многія растительныя клѣточки), то зернышки зачастую выдаются надъ поверхностію. При этомъ зернышки нерѣдко замѣчаются преимущественно въ поверхностномъ слое. Кромѣ того, къ поверхности обнаженныхъ протоплазматическихъ массъ легко пристають также и постороннія тѣла, и затѣмъ они могутъ быть передвигаемы совершенно также, какъ и собственные зернышки протоплазмы (*корненожки, oscillariae, diatomeae* и т. д.).

Тѣ части протоплазматическихъ массъ, которыя отличаются обильнымъ содержаніемъ зернышекъ, повидимому, вообще обладаютъ меньшимъ сдѣпленіемъ, нежели свободныя отъ зернышекъ части. Такъ, напр., зернистое содержимое миксоплазмодъ и амебъ зачастую течетъ среди болѣе плотнаго корковато-слоя, какъ жидкая эмульсія въ мѣшкѣ. Нерѣдко также зернышки представляютъ неправильно дрожащія и танцующія движенія, повидимому, совершенно того же рода, какъ и тѣ движенія, которыя наблюдаются въ разведенныхъ жидкостяхъ со стороны мельчайшихъ взвѣшенныхъ въ нихъ частицъ (Броуновское молекулярное движеніе). Такъ, напр., въ эндоплазмѣ вортицеллинь, во внутреннихъ частяхъ многихъ миксомицетовъ и въ протоплазмѣ многихъ растительныхъ клѣточекъ. Особья, наполненные жидкостью вакуолы, расположенныя среди плазмы и представляющія подобнаго рода движенія, встрѣчаются далеко не всегда и даже далеко не часто. Повидимому, даже вся плазма на подобныхъ мѣстахъ представляетъ почти тоже сдѣпленіе, какое существуетъ и въ жидкихъ жидкостяхъ.

На поверхности крайне тонкихъ протоплазматическихъ нитей (многія растительныя клѣточки, псейдоподіи корненожекъ и т. д.) подвижность зернышекъ бываетъ по большей части гораздо значительнѣе, чѣмъ въ области болѣе гіалиновой оси. Кромѣ того, подобныя нити также, какъ и обыкновенныя слизистыя нити, очень легко сливаются при одновременномъ обра-



зованіи «плавательной перепонки», а со стороны окруженных гіалиновымъ корковымъ слоемъ протоплазматическихъ массъ это встрѣчается далеко не часто.

Впрочемъ, сливаніе протоплазматическихъ отростковъ или нитей вовсе не зависитъ или по крайней мѣрѣ не всегда зависитъ отъ предшествующаго сдѣвленія, какъ на это и указываетъ тотъ многознаменательный фактъ, что псейдоподіи различныхъ особей корненожекъ <sup>1)</sup>, а также и отростки специфично различныхъ плазмодій <sup>2)</sup> никогда не сливаются другъ съ другомъ.

Только-что упомянутыя различія сдѣвленія безъ сомнѣнія существеннымъ образомъ обусловливаются содержаніемъ имбибиціонной воды, какъ на это уже указываютъ и колебанія преломляемости, идущія параллельно со сдѣвленіемъ. Кромѣ того, они могутъ быть вызваны также и искусственно при соответственныхъ измѣненіяхъ объема и способности протоплазмы преломлять свѣтъ; измѣненія этого рода вызываются такого рода средствами, которыя обусловливаютъ набуханіе и сморщиваніе (см. ниже). Кромѣ того, именно въ легко подвижной, богатой зернышками протоплазмѣ, зачастую дѣло доходитъ до выдѣленія жидкости въ формѣ маленькихъ капель, т. е., до образования вакуоль. Вслѣдствіе этого, плазма можетъ получить пѣнистый видъ. Въ покоящихся частяхъ протоплазмы форма этихъ вакуоль бываетъ по большей части чисто шарообразной; при движеніяхъ она можетъ вытягиваться самымъ разнообразнымъ образомъ, но при этомъ она постоянно выказываетъ склонность возвратиться къ формѣ шара.

Тоже самое можно сказать и о газовыхъ пузыряхъ <sup>3)</sup>, которые наблюдались въ нѣкоторыхъ случаяхъ (*arcella*, *amoeba*).

Что касается химическаго состава чистой протоплазмы, то въ этомъ отношеніи мы существеннымъ образомъ должны руководиться микрохимическими реакціями. Соответственно съ

---

<sup>1)</sup> *Max Schultze*, Das Protoplasma der Rhizopoden und der Pflanzenzellen, стр. 25, 1863.

<sup>2)</sup> *Cienkowski*, Zur Entwicklungsgeschichte der Myxomyceten. Jahrb. f. wissensch. Botan. III, стр. 335, 1863; *de Bary*, Die Mycetozoen, 2-е изд., стр. 40, 1864.

<sup>3)</sup> *Th. W. Engelmann*, Beiträge z. Physiol. d. Protoplasma, Archiv f. d. ges. Physiol. II, стр. 307, 1869; Zool. Anzeiger I, стр. 152, 1878.



этимъ и существующія у насъ знанія оказываются лишь въ высшей степени скудными. Особенно мы не можемъ указать никакого химическаго признака, на основаніи котораго сократительная протоплазма отличалась бы отъ несократительной.

При жизни реакція, по всѣмъ вѣроятіямъ, бываетъ по большей части слабо щелочной или средней <sup>1)</sup>; у *aethalium septicum* она всегда бываетъ ясно щелочной <sup>2)</sup>. Впрочемъ, мнѣ случилось наблюдать иногда, что синія зернышки лакмуса становятся красными нѣсколько минутъ спустя послѣ своего поступленія въ сократительную эндоплазму *stylonychia mytilus* и *pustulata*, *paramecium aurelia* и *amoeba diffluens* и затѣмъ остаются таковыми и дальше.

Между твердыми веществами, которыя въ общей сложности зачастую составляютъ едвали 10—20% общаго вѣса, бѣлковыя тѣла безъ сомнѣнія составляютъ по преимуществу главную массу, какъ это вообще наблюдается въ протоплазмѣ. И притомъ, повидимому, постоянно можно бываетъ доказать присутствіе различныхъ бѣлковыхъ тѣлъ, между которыми одно свертывается уже при низкой температурѣ (по большей части ниже 50° Ц). Кромѣ того, въ протоплазматическихъ массахъ, повидимому, никогда не отсутствуютъ углеводы [въ плазмахъ *aethalium* въ большомъ количествѣ находится гликогенообразное вещество <sup>3)</sup>], жиръ, неорганическія вещества и въ особенности соединенія калия. Лецитинъ, повидимому, тоже зачастую встрѣчается въ протоплазмѣ. Въ плазмодіяхъ *aethal. septicum* находится пептонный энзимъ <sup>4)</sup>.

### III. САМОПРОИЗВОЛЬНЫЯ ДВИЖЕНІЯ ПРОТОПЛАЗМЫ.

Вслѣдствіе тѣхъ особенностей протоплазматическихъ движеній, о которыхъ мы упоминали въ началѣ настоящей статьи, движенія эти вообще отличаются большимъ разнообразіемъ и измѣнчивостью своихъ проявленій, такъ что положительно

<sup>1)</sup> *Th. W. Engelmann*, Ueber die Flimmerbewegung. *Jenaische Ztschr. f. Med. und Naturw.* IV, стр. 469. Прим. 1868.

<sup>2)</sup> Письменное сообщеніе *de Bary*; *C. F. W. Krukenberg*, *Unters. d. physiol. Instit. d. Univ. Heidelberg.* II, стр. 273, 1878.

<sup>3)</sup> Письменное сообщеніе *W. Kühne*.

<sup>4)</sup> *Krukenberg*, loco citat.



невозможнымъ оказывается привести короткое описаніе, которое бы годилось для всѣхъ случаевъ безъ исключенія. Впрочемъ, мы можемъ все-же различать извѣстные типы движеній, изложеніемъ которыхъ мы и можемъ ограничиться здѣсь, замѣтивъ только, что всѣ они соединяются другъ съ другомъ многочисленными промежуточными формами.

### 1. Движенія обнаженныхъ протоплазматическихъ массъ.

Въ этомъ отношеніи опять-таки можно различать три главныхъ типа, которые могутъ быть обозначены слѣдующими названіями: амёбовидное движеніе, нитеобразные токи и скользящія движенія.

Амёбовидное движеніе сказывается въ выпячиваніи и втягиваніи гладкихъ, кругловатыхъ, коническихъ или кожеобразныхъ, сначала, по большей части, гіалиновыхъ отростковъ, въ которыхъ движется зернистая масса, то притекая, то вытекающая изъ нихъ обратно <sup>1)</sup>. Отростки эти могутъ оставаться неразвѣтвленными, или же, наоборотъ, развѣтвляться и образовывать также сѣти.

Въ самомъ простомъ изъ принадлежащихъ сюда случаевъ наблюдаются только медленныя незначительныя колебанія наружной формы протоплазматической массы, которая при этомъ не мѣняетъ своего мѣста. Такого рода движеніе наблюдается въ яйцевыхъ клѣточкахъ многихъ позвоночныхъ животныхъ передъ оплодотвореніемъ. Гораздо запутаннѣе представляются явленія, наблюдаемыя въ амёбахъ, миксомёбахъ, арцеллахъ, диффлугіяхъ и многихъ монерахъ, въ нѣкоторыхъ животныхъ яйцевыхъ клѣточкахъ, (гудра, губки), въ бѣлыхъ кровяныхъ тѣльцахъ большинства животныхъ, въ гнойныхъ клѣточкахъ, въ блуждающихъ клѣточкахъ, въ соединительной ткани и въ нѣкоторыхъ эпителияхъ (лягушечья роговица) и т. д. Въ подобныхъ случаяхъ развиваются обширныя, зачастую крайне оживленные токи среди богатой зернышками внутренней части и въ тоже время наблюдается постоянное измѣненіе формы вслѣдствіе образованія и исчезанія различныхъ отростковъ,

<sup>1)</sup> Первый, описавшій подробнѣе и притомъ крайне удачно это явленіе, былъ *O. Fr. Müller*, *Animalcula infusoria etc.* стр. 10, 1786.



отличающихся крайне разнообразной формой и почти всегда остающихся безъ слиянія другъ съ другомъ. Такъ какъ этого рода отростки прилипаютъ къ твердымъ тѣламъ, то они могутъ, укорачиваясь, тянуть за собою всю остальную протоплазматическую массу, и такимъ образомъ получаютъ въ результатъ перемѣщенія. Быстрота, съ которой движется протоплазматическая масса, мѣняется соотвѣтственно съ видомъ протоплазмы и съ различными условіями; но при всемъ томъ движеніе это постоянно остается только микроскопическимъ. Быстрота въ  $\frac{1}{2}$  мм. въ минуту, которую иногда достигаютъ амѣбы, принадлежитъ уже къ рѣдкостямъ.

Сила амѣбовидныхъ движеній можетъ достигать значительной степени. Блуждающія клѣточки лягушечьей роговицы двигаются, напримѣръ, между волоконцами и пластинками, другія проходятъ между эпителиальными клѣточками, которыя онѣ должны при этомъ раздвигать.

Рис. 1 (смотри ниже) представляетъ намъ, начиная съ *a* и до *p*, различныя формы, которыя послѣдовательно принимало одно и тоже безцвѣтное кровяное тѣльце лягушки въ теченіи цѣлаго ряда минутъ. Большія подробности см. ниже.

Всего разнообразіе и всего доступнѣе изслѣдованію представляется амѣбовидное движеніе въ плазмадахъ миксомицетовъ, потому что протоплазматическія массы ихъ обладаютъ большими размѣрами и быстрота движенія бываетъ по большей части крайне значительна (иногда настолько, что она становится доступной микроскопическому наблюденію). При этомъ вслѣдствіе вліянія отростковъ обыкновенно дѣло доходитъ до образованія протоплазматическихъ сѣтей, которыя иногда покрываютъ плоскости въ нѣсколько квадратныхъ сантиметровъ.

А. де Бари <sup>1)</sup> описываетъ движенія слѣдующимъ образомъ:

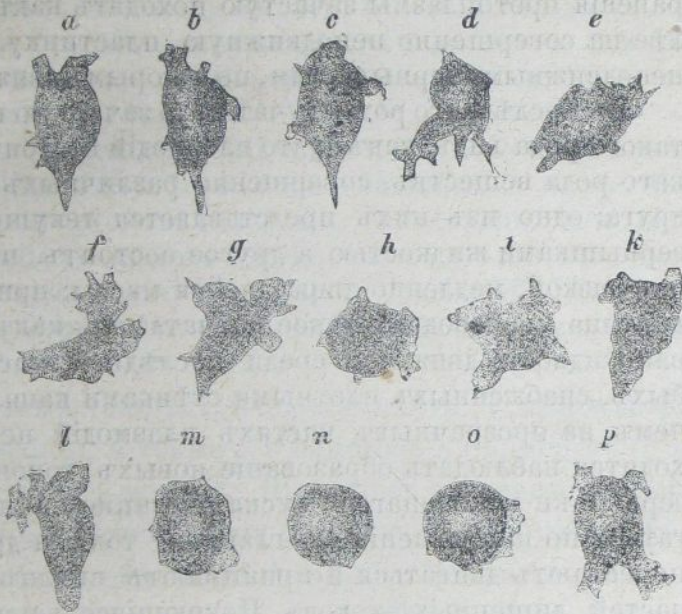
«Они бываютъ двухъ родовъ. Во-первыхъ, въ каждомъ сколько нибудь прозрачномъ плазмодіѣ значительная часть зернышекъ представляется движущейся въ формѣ очень оживленныхъ токовъ. Въ каждомъ нитеобразномъ отросткѣ всегда движется только одна струя по длинѣ

1) *A de Bary, Die Mycetozoen, 2-ое изд., стр. 43 и слѣд. Leipzig, 1864.*



самого отростка; на мѣстахъ развѣтвленія этого рода струя зачастую дѣлится соотвѣтственно съ вѣтвями от-

Рис. 1.



Бѣлое кровяное тѣлце лягушки подъ вліяніемъ повышающей (до *m*) и снова понижающей температуры.

ростка, или-же всѣ струи, замѣчаемыя въ вѣтвяхъ, впадаютъ въ главный потокъ; нерѣдко, впрочемъ, потокъ распространяется только въ одну изъ боковыхъ вѣтвей, тогда какъ въ другихъ вовсе не замѣчается движенія или только противоположное. Въ гладкихъ кожеобразныхъ распространеніяхъ протоплазмы по большей части наблюдаются многочисленные развѣтвляющіеся токи, которые движутся или по одному или по различнымъ направленіямъ, и нерѣдко случается, что противоположные токи идутъ совершенно другъ возлѣ друга.

«Периферическое вещество, среди котораго движутся потоки зернышекъ, представляетъ по большей части независимыя, повидимому, движенія, которыя состоятъ изъ медленно протекающаго или волнообразнаго измѣненія очертаній и попеременнаго вытягиванія и втягиванія небольшихъ вѣточекъ и отростковъ. Зернышки при всѣхъ этихъ движеніяхъ зачастую остаются совершенно незатронутыми; впрочемъ, часто случается, что они появляются въ болѣе или менѣе значительномъ числѣ и въ маленькихъ развѣтвленіяхъ каждаго отростка.»



«Быстрота периферических движений бываетъ крайне различная; зачастую даже при продолжительномъ наблюдении удается замѣтить только крайне незначительные измѣненія очертаній и въ особенности плоскія распространенія протоплазмы зачастую походятъ какъ нельзя болѣе на совершенно неподвижную пластинку, усѣянную неподвижными зернышками, по которымъ движутся токи».

«Въ послѣдняго рода случаѣ дѣло зачастую принимаетъ такого рода видъ, какъ будто плазмодій состоитъ изъ двойкаго рода веществъ, совершенно различныхъ другъ отъ друга; одно изъ нихъ представляется текущей, богатой зернышками жидкостью, а другое состоитъ, повидимому, изъ вязкой, медленно движущейся массы; при этомъ вся картина производитъ такое впечатлѣніе, какъ будто первая жидкость движется среди послѣдней массы въ особыхъ, снабженныхъ плотными стѣнками каналахъ. Впрочемъ, на прозрачныхъ частяхъ плазмодій нерѣдко приходится наблюдать образованіе новыхъ токовъ, причемъ зернышки покоящагося куска внезапно начинаютъ двигаться по направленію къ главному току, а другія части перестаютъ двигаться и принимаютъ вполне характеръ частей, лишенныхъ токовъ. Покоящіяся зернышки, находящіяся на краю болѣе сильнаго тока, могутъ внезапно придти въ движеніе, причемъ они начинаютъ слѣдовать за общей струей и при этомъ исчезаетъ всякая рѣзкая грань между текущей и покоящейся частью» (стр. 45).

«Если наблюдать токи, которые имѣютъ обратное движеніе, то есть, движутся отъ концовъ вѣтвей, то при этомъ замѣчаются двойкаго рода явленія; а именно: въ однихъ случаяхъ концы сильно втягиваются и самымъ несомнѣннымъ образомъ находятся въ состояніи энергичнаго сокращенія; при этомъ токи оказываются всего, дѣятельнѣе вблизи концовъ и они замедляются въ центробѣжномъ направленіи» (по направленію къ цѣли). «Въ другихъ случаяхъ концы, изъ которыхъ исходятъ токи, медленно спадаются и быстрота тока постепенно усиливается въ центробѣжномъ направленіи».

«Въ тѣхъ случаяхъ, когда въ концы вѣтвей направляется дѣятельный токъ и эти послѣдніе быстро набухаютъ и даютъ новыя вѣтви, получаемая картина походить на то, какъ будто зернистая масса насильно втискивается въ концы отростковъ. Если при этомъ мы начнемъ искать исходную точку движенія и станемъ слѣдить за струей до ея начала, то именно въ самыхъ характерныхъ



случаяхъ намъ нигдѣ не удастся найти измѣненія въ очертаніи, которое бы могло указывать на такое сокращеніе частей, которое соотвѣтствовало бы силѣ наблюдаемыхъ токовъ; напротивъ того, по большей части можно бываетъ отчетливо видѣть, что токи, наблюдаемые въ концахъ вѣтвей, становятся все быстрее и быстрее въ центробѣжномъ направленіи» (стр. 47 и 48 сочиненія де Бари).

По наблюденіямъ Гофмейстера <sup>1)</sup>, струя зернышекъ въ миксомицетахъ начинается у своей цѣли и распространяется въ отступательномъ направленіи и тоже самое можетъ быть доказано и по отношенію ко многимъ другимъ случаямъ амёбовидныхъ движеній. Фактъ этотъ имѣетъ серьезное значеніе въ теоретическомъ отношеніи.

Нитеобразные токи встрѣчаются почти у всѣхъ корненожекъ (*rhizopodae*), а также и у *heliozoae* и *radiolariae* и, кромѣ того, у нѣкоторыхъ монеръ. При этомъ изъ протоплазматическаго тѣла появляются тонкія и длинныя протоплазматическія нити, такъ наз. псейдоподіи, корневья ножки, которыя появляются по большей части въ значительномъ числѣ и на поверхности которыхъ мельчайшія зернышки находятся по большей части въ дѣятельномъ движеніи, имѣющемъ форму струи. Сами нити временами не представляютъ за частую никакихъ движеній, въ другія времена, напротивъ того, онѣ представляютъ медленныя измѣненія формы, которыя состоятъ изъ равномернаго удлиненія или укороченія, изъ образованія варикозныхъ расширеній, а также иногда изъ загибовъ, искривленій и развѣтвленій. Этого рода нити могутъ быть совершенно втянуты въ сократительное вещество протоплазматическаго тѣла. На тѣхъ мѣстахъ, гдѣ эти нити соприкасаются другъ съ другомъ, онѣ сливаются очень легко и образуютъ такъ наз. «плавательную перепонку».

Характеристичное явленіе движенія зернышекъ Максъ Шульце <sup>2)</sup> описываетъ слѣдующимъ образомъ: «зернышки, заложенные въ вещество нитей, представляются скользящими, текущими. Съ болѣе или менѣе значительной быстротой они двигаются въ нити или по направленію къ

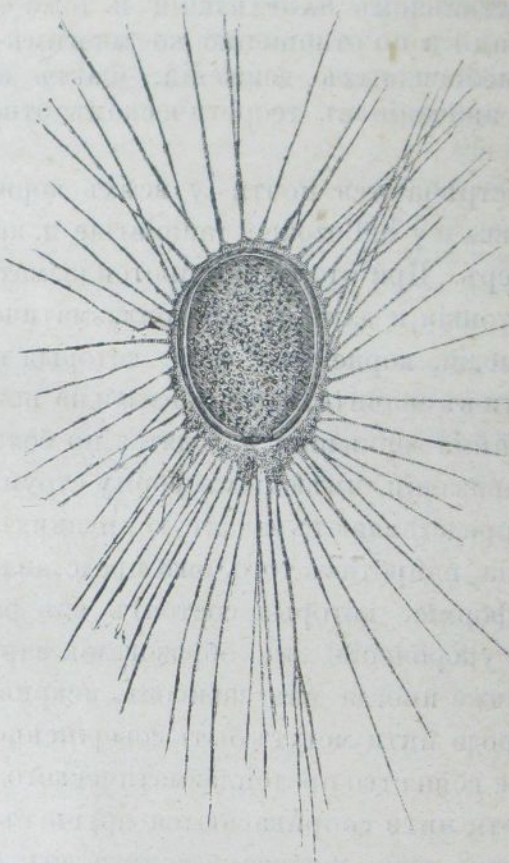
<sup>1)</sup> *W. Hofmeister*, Die Lehre von der Pflanzenzelle, стр. 17, Leipzig 1867.

<sup>2)</sup> *M. Schultze*, Das Protoplasma и т. д., стр. 11.



ея периферическому концу или въ обратномъ направленіи; зачастую даже въ самыхъ тонкихъ нитяхъ наблюдается одновременно движеніе въ обоихъ направленіяхъ. Встрѣчающіяся зернышки или просто проходятъ мимо другъ друга или начинаютъ кружить около другъ друга и затѣмъ послѣ небольшой паузы оба зернышка продолжаютъ свое первоначальное направленіе; но случается также и такъ, что одно изъ нихъ увлекаетъ за собою другое».

Рис. 2.



«Подобно тому, какъ на широкой улицѣ все пространство кишитъ гуляющими, точно также и тутъ по болѣе широкимъ нитямъ движется безчисленное число зернышекъ, которыя, иногда останавливаясь и дрожа, но все же слѣдуютъ опредѣленному направленію, соответствующему продольному направленію нити. Зачастую зернышки вдругъ останавливаются среди своего движенія и затѣмъ возвращаются назадъ, но большая часть ихъ (?Э.) достигаетъ все же до самаго крайняго конца нитей и только

здѣсь впервые мѣняетъ свое направленіе. Не всѣ зернышки одной нити двигаются съ одинаковой быстротой, такъ что одно зачастую обгоняетъ другое, болѣе быстро двигающееся, увлекая за собою медленнѣе двигавшееся, тѣмъ самымъ заставляя его двигаться съ большей быстротой, или же, напротивъ того, наталкиваясь на медленнѣе двигающееся, оно само останавливается въ своемъ движеніи. Въ тѣхъ мѣстахъ, гдѣ сталкиваются многія нити, можно видѣть, какъ зернышки переходятъ съ одной



нити на другую. На подобныхъ мѣстахъ находятся зачастую болѣе широкія пластинки, которыя образовались изъ болѣе значительнаго накопленія вещества нитей и изъ которыхъ затѣмъ развиваются, въ качествѣ самостоятельныхъ отростковъ, дальнѣйшія нити, или же въ которыхъ находятся, какъ бы среди расплавленной и охватившей ихъ массы, уже прежде существовавшія нити. Многія зернышки движутся, очевидно, по совершенно наружной поверхности нитей, надъ которой они и выдаются совершенно отчетливо. Быть можетъ, всѣ подобныя зернышки имѣютъ совершенно поверхностное положеніе. Кромѣ мелкихъ зернышекъ, зачастую приходится видѣть болѣе объемистые комочки вещества, образующіе веретенообразныя набуханія или боковыя выпячиванія нити и находящіеся въ такомъ же движеніи, какъ и зернышки. Даже чуждыя тѣла, которыя прилипаютъ къ веществу протоплазматическихъ нитей и поступаютъ внутрь ихъ, принимаютъ участіе въ этомъ движеніи».

Наибольшая быстрота движенія отдѣльныхъ зернышекъ (Шульце, у *miliola*) изъ всѣхъ наблюдавшихся до сихъ поръ составляла 0,02 мм. въ секунду. По большей части быстрота движенія бываетъ далеко не такая значительная, а у нѣкоторыхъ протоплазматическихъ образований она представляется до-нельзя вялой (напр., у такъ наз. *Sonnenthierchen*).

Скользящія движенія <sup>1)</sup>. Своеобразность этого рода движеній сводится на то, что на наружной поверхности плотныхъ клѣточныхъ оболочекъ тянутся въ высшей степени тонкіе, свободные отъ зернышекъ протоплазматическіе слои, при помощи которыхъ все тѣло движется, скользя или ползя по твердой основѣ, и въ тоже время, благодаря этимъ слоямъ, подобныя тѣла могутъ передвигать вдоль своей поверхности тѣлѣ постороннія твердыя частицы, которыя прилипаютъ къ ихъ поверхности.

Направленіе движенія бываетъ по большей части прямое (*diatomeae*) или спиральное (*oscillariae*) и совершается то въ поступательномъ, то въ отступательномъ направленіи. Быстрота движенія едва ли превосходитъ когда бы то ни было

---

<sup>1)</sup> Нѣкоторые ботаники примѣняютъ это выраженіе, по примѣру Негели, для обозначенія тока зернышекъ на поверхности протоплазматическихъ нитей.



0,04 мм. въ секунду. Она мѣняется почти постоянно даже у одной и той же особи. Сила, очевидно, должна достигать иногда высокыхъ степеней. Этотъ типъ движенія наблюдается у большинства *bacillariae* (лодочное движеніе у *diatomeae*) и *oscillariae* и во время юношескихъ состояній *postocaceae* и *givulariae*.

Протоплазма на поверхности названныхъ организмовъ во время жизни, повидимому, никогда не бываетъ видна, потому что толщина слоя бываетъ слишкомъ незначительна и способность преломленія оказывается слишкомъ слабой. Присутствіе протоплазмы опредѣлялось прежде только на основаніи явленій движенія<sup>1)</sup>. Между тѣмъ при помощи средствъ, вызывающихъ свертываніе, можно бываетъ сдѣлать эту протоплазму видимой для нашего глаза<sup>2)</sup>.

## 2. Протоплазма, ограниченная твердой оболочкой.

Этотъ случай оказывается осуществленнымъ главнымъ образомъ въ растительныхъ клѣточкахъ. Вмѣстѣ съ ботаниками, мы можемъ различать два главныхъ типа: циркуляціи и ротаціи.

Циркуляція. Въ случаяхъ, относящихся къ этому типу, отъ протоплазматическаго слоя, выстилающаго изнутри оболочку, выходятъ нити, идущія черезъ наполненное жидкостью пространство клѣточки. Число этихъ нитей бываетъ различное и точно также постоянно измѣнчивыми оказываются и ихъ положеніе, форма и размѣры. Направленіе и быстрота движенія бываютъ вообще непостоянны и зачастую они оказываются совершенно различными на двухъ непосредственно прилегающихъ другъ къ другу мѣстахъ. Нити могутъ раздѣляться, сливаться другъ съ другомъ, образуя плавательныя перепонки, и въ нихъ обыкновенно замѣчаются токи зернышекъ; вообще онѣ представляютъ въ сущности тѣже явленія, какъ и псеидоподіи корненожекъ, вслѣдствіе чего и можно отослать читателей къ приведенному выше описанію.

<sup>1)</sup> *Max Schultze*, *Über die Bewegungen der Diatomeen*. *Archiv f. microscop. Anat.* I, стр. 376—402. Табл. XXIII, 1865.

<sup>2)</sup> *Th. W. Engelmann*, *Über die Bewegungen der Oscillarien und Diatomeen*, *Arch. f. d. ges. Physiol.* XIX, стр. 8, 1878.



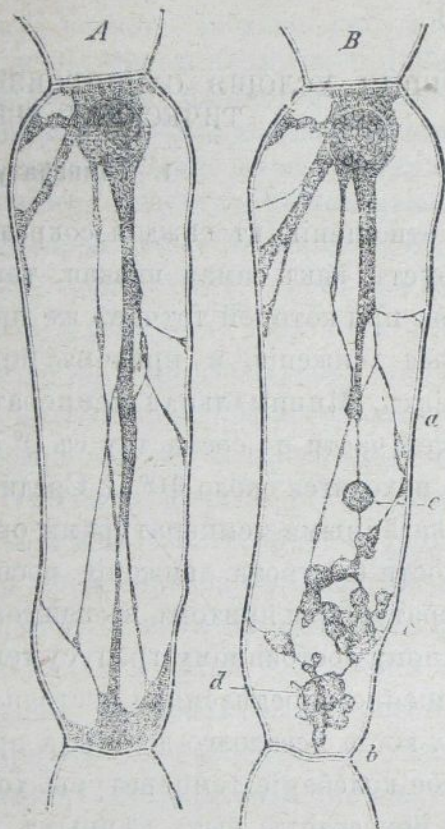
Этот тип движения встрѣчается въ безчисленныхъ растительныхъ клѣточкахъ и въ особенности онъ бываетъ прекрасно выраженъ въ растительныхъ волосикахъ (сусурбита, пыльниковые волосики, tradescantia и т. д.).

Далѣе, онъ встрѣчается у noctiluca, dicyema (энтодермальная клѣточка), въ хрящевидныхъ клѣточкахъ щупалецъ медузъ и въ жаберныхъ нитяхъ brachiopoda, въ энхондромальныхъ клѣточкахъ и т. далѣе.

Ротация или вращение. Протоплазма, образующая выстилающій слой на стѣнкахъ, вращается (за исключеніемъ самаго наружнаго слоя) въ видѣ непрерывной массы и притомъ вообще по постояннымъ путямъ и съ равномерной быстротой около внутреннихъ частей клѣточки. Движеніе постоянно происходитъ почти параллельно наибольшей окружности клѣточки. Все, что заключено среди протоплазмы, какъ-то: клѣточное ядро, зерна хлорофилла, кристаллы тоже вращаются вмѣстѣ съ протоплазмой и притомъ зачастую безъ всякаго значительнаго измѣненія въ ихъ относительномъ расположеніи.

Наиболѣе извѣстны примѣры этой формы движенія доставляютъ намъ клѣточки characeae, листовныя клѣточки vallisneria spiralis и ceratophyllum submersum, а также и корневые волосики hydrocharis morsus ranae. Сюда же слѣдуетъ при-

Рис. 3.



Клѣточка tradescantia (по Кюне). А свѣжая въ водѣ. В таже клѣточка послѣ умѣреннаго мѣстнаго электрическаго раздраженія. Область раздражаемой протоплазмы идетъ отъ a до b... и протоплазма представляется сократившейся въ комки и клубки.



числать и вращеніе эндоплазмы *ragmataesium burgsaria* и *aurelia* и нѣкоторыхъ другихъ инфузорій (вортицеллины, напри-мѣръ).

#### IV. ОБЩІЯ УСЛОВІЯ САМОПРОИЗВОЛЬНЫХЪ ПРОТОПЛАЗМАТИЧЕСКИХЪ ДВИЖЕНІЙ.

##### 1. Температура.

По отношенію къ каждой сократительной протоплазмѣ существуетъ, какъ самая низкая, такъ и самая высокая температура, при которой тотчасъ же прекращаются ея самопроизвольныя движенія, и притомъ при самыхъ разнообразныхъ условіяхъ. Минимальная температурная граница лежитъ по большей части по сосѣдству съ 0° Ц., а максимальная обыкновенно находится около 40° Ц. Среди этой ограниченной только что указанными температурами области отчетливой сократительности быстрота движенія вообще усиливается вмѣстѣ съ температурой, и притомъ въ каждомъ отдѣльномъ случаѣ опредѣленному постоянному градусу тепла соотвѣтствуетъ также и совершенно опредѣленная постоянная быстрота. Въ тѣхъ случаяхъ, когда незадолго до опыта произошло быстрое и значительное колебаніе температуры, только что высказанное положеніе перестаетъ быть вѣрнымъ и постояннаго соотвѣтствія между температурой и быстротой движенія уже болѣе не наблюдается. Подобное быстрое и сильное колебаніе температуры дѣйствуетъ въ качествѣ механическаго или электрическаго раздраженія и намъ придется еще говорить о немъ ниже. При одинаково значительныхъ повышеніяхъ температуры наростанія быстроты оказываются въ нѣкоторыхъ случаяхъ тѣмъ значительнѣе, чѣмъ выше бываетъ абсолютная температура.

Негели <sup>2)</sup> въ одной концевой клѣточкѣ *nitella syncarpa*, которая согрѣвалась совершенно постепенно подѣ микроскопомъ, наблюдалъ, что поверхностный токъ при 1° Ц. въ 60 секундъ сдѣлалъ 0,1 мм.; при 5° Ц. тоже расто-я-

<sup>1)</sup> Наиболѣе важная литература: *Dutrochet*, *Compt. rend.* II, стр. 775—784, 1837 (*Chara*); *Max Schultze*, *Das Protoplasma der Rhizopoden* и т. д. 1863; *W. Kühne*, *Unters. über das Protoplasma* и т. д. 1864.

<sup>2)</sup> *C. Naegeli*, *Beiträge zur wissenschaftl. Botanik*, 2 тетр., стр. 77, Leipzig, 1860.



ніе было пройдено въ 24 секунды; при 10° Ц. въ 8 секундъ; при 20° въ 3,6 секунды; при 31° Ц. 0,1 мм. пути была пройдено въ 1,5 сек., а при 37° Ц. въ 0,6° сек. Напротивъ того, Шульце <sup>1)</sup> не могъ сколько нибудь существенно ускорить движеніе зернышекъ въ *miliola*; но, правда, въ его случаѣ движеніе зернистой массы было очень значительное уже и при обыкновенной температурѣ, а именно оно равнялось 0,02 мм. въ одну секунду.

Въ каждомъ случаѣ, впрочемъ, существуетъ извѣстная наивысшая температура, при которой движеніе зернистой протоплазмы на неопредѣленный, повидимому, срокъ достигаетъ максимальной быстроты. Эта наивысшая благоприятная температура лежитъ обыкновенно на много градусовъ ниже максимума. Если температура поднимается выше границы этой наивысшей благоприятной температуры (*Temperatur optimum*), то движеніе протоплазмы сначала, правда, становится еще оживленнѣе, но по прошествіи иѣкотораго времени оно снова угасаетъ, по большей части послѣ предварительнаго замедленія и притомъ тѣмъ скорѣе, чѣмъ ближе подходитъ преобладающая температура къ максимальной. При достиженіи максимальной температуры движеніе протоплазмы мгновенно прекращается. Протоплазма при этомъ находится въ состояніи мнимой смерти или ооченія—мимолетнаго теплового ооченія, теплового столбняка,—при которомъ она продолжительно остается стянутой на самую маленькую поверхность, подобно тому, какъ это бываетъ и при продолжительномъ сильномъ искусственномъ раздраженіи; изъ этого состоянія протоплазма можетъ быть освобождена только охлажденіемъ, то есть, охлажденіемъ она можетъ быть доведена до того, что она снова начнетъ производить свои движенія. Оптическія свойства протоплазмы въ этомъ состояніи обыкновенно представляются неизмѣненными сколько нибудь значительнымъ образомъ.

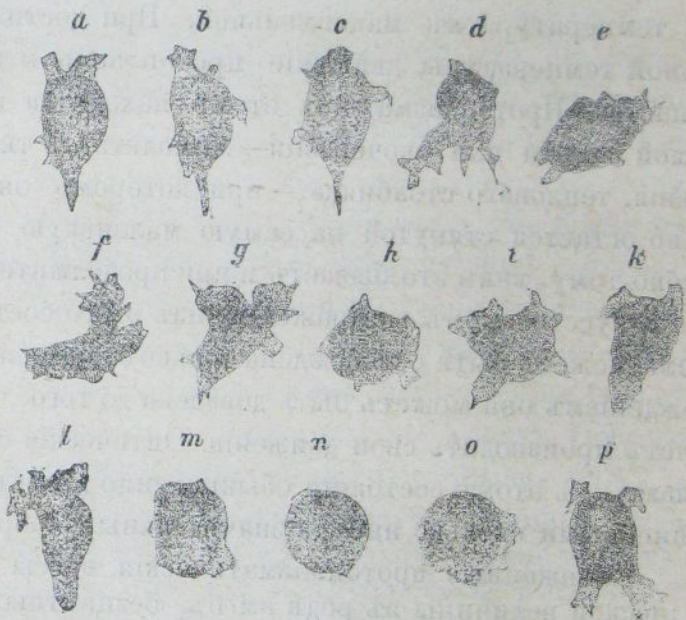
Обнаженные протоплазматическія массы микроскопической величины въ родѣ амѣбъ, безцвѣтныхъ шариковъ крови принимаютъ шарообразную форму при постепенномъ согрѣваніи ихъ до максимальной температуры. Протоплазматическія нити растительныхъ клѣточекъ, *rhizopoda* и т. д. сначала становятся по большей части вари-

<sup>1)</sup> *Max Schultze*, Das Proto plasma u. s. w., стр. 47.



козными и въ концѣ концовъ втягиваются въ главную массу протоплазмы. Рис. 4 представляетъ различныя формы, которыя принимаетъ бѣлый кровяной шарикъ лягушки подѣ влияніемъ усиливающагося согрѣванія и повторнаго охлажденія черезъ періоды въ пять минутъ каждый. Отъ *a* до *c* температура была равна 12° Ц. Соотвѣтственно съ этимъ и форма бѣлыхъ шариковъ измѣнилась лишь мало. У *c* микроскопъ вмѣстѣ съ находящимся во влажной камерѣ препаратомъ былъ поставленъ въ согрѣвательный ящикъ Сакса, наполненный водою въ 50° Ц. Уже по прошествіи нѣсколькихъ минутъ движенія протоплазмы стали замѣтно живѣе; клѣточка ползла впередъ, причемъ до *l* быстрота ея движенія постоянно возрастала; *m* обозначаетъ начало, *n* полное развитіе временнаго тепловаго окоченія. Начиная съ *n*, препаратъ снова находился внѣ согрѣвательнаго ящика въ обыкновенной температурѣ (12° Ц.): у *o* снова начинаются измѣненія формы, которыя у *p* снова уже становятся довольно оживленными.

Рис. 4.



Въ тѣхъ случаяхъ, когда температура превышаетъ свою максимальную границу, при известной степени тепла, которую можно назвать ультрамаксимальной, протоплазма мгновенно умираетъ при появленіи помутнѣнія и сѣживанія вслѣдствіе



свертыванія бѣлка, а часто также и при появленіи вакуоль. Эта тепловая смерть или остающееся тепловое окоченѣніе появляется также и при болѣе продолжительномъ согрѣваніи при нѣскольکو болѣе низкихъ температурахъ; но въ этого рода случаяхъ тепловая смерть наступаетъ постепенно. Само собой разумѣется, что разъ смерть наступила, то охлажденіе ничего уже не можетъ измѣнить.

Прѣсновидныя амѣбы, которыя послѣ одноминутнаго согрѣванія при  $35^{\circ}$  Ц. представляли только временное окоченѣніе, Кюне <sup>1)</sup> подвергалъ дѣйствию этой температуры въ теченіи 15 минутъ и при этомъ наблюдалъ появленіе въ нихъ полного свертыванія и продолжительной неподвижности.—Послѣ непродолжительнаго согрѣванія амѣбъ на  $40^{\circ}$  Ц. эти послѣднія представлялись въ видѣ «шарообразнаго, рѣзко и вдвойнѣ очерченнаго пузыря, среди котораго находился большой, мутный комокъ, представлявшійся въ проходящемъ свѣтѣ буроватымъ. Комокъ этотъ обыкновенно представлялся одной своей стороной накрѣпко приставшимъ къ периферіи пузыря. Шарообразное пространство пузыря было приблизительно до трехъ четвертей выполнено этимъ комкомъ. Остальное пространство было наполнено прозрачной, свѣтлой жидкостью, въ которой такъ и кишѣли безчисленныя маленькія зернышки, находившіяся въ оживленномъ молекулярномъ движеніи». Въ тѣхъ случаяхъ, когда Кюне въ послѣдствіи погружалъ подобнаго рода особи въ воду, нагрѣтую до  $45^{\circ}$  Ц., молекулярное движеніе прекращалось въ прозрачной до того части пузыря и при этомъ точно также образовывался твердый свертокъ <sup>2)</sup>.

При очень внезапномъ появленіи тепловаго окоченѣнія протоплазма иногда не имѣетъ времени измѣнить своей формы. Такъ, напр., М. Шульце <sup>3)</sup> наблюдалъ, что протоплазматическія нити *miliola* при быстромъ согрѣваніи по крайней мѣрѣ до  $45^{\circ}$  Ц. окоченѣваютъ въ томъ положеніи, въ которомъ онѣ находились въ данный моментъ. Совершенно аналогичныя явленія наблюдались и въ *tradescantia*.

---

<sup>1)</sup> *W. Kühne*, Untersuchungen über das Protoplasma und s. w., стр. 43.

<sup>2)</sup> *Ibidem*, стр. 44—45.

<sup>3)</sup> *Max Schultze*, Das Protoplasma u. s. w., стр. 22.



Относительно высоты максимальныхъ и ультрамаксимальныхъ температуръ по отношенію къ различнымъ видамъ сократительной протоплазмы, мы можемъ получить нѣкоторыя свѣдѣнія изъ слѣдующей таблицы:

У *Didymium serpula* максимумъ равнялся около 30° Ц., а ультрамаксимумъ равнялся приблизительно 35° Ц. <sup>1)</sup>

У *Aethalium septicum* максимумъ равнялся около 39° Ц., а ультрамаксимумъ равнялся приблизительно 40° Ц. <sup>2)</sup>

У *Actinosphaera Eichhorni* максимумъ=около 38° Ц., а ультрамаксимумъ=приблизительно 43° Ц. <sup>3)</sup>

У *Miliola* максимумъ=около 38° Ц., а ультрамаксимумъ=приблизительно 43—48° Ц. <sup>4)</sup>

У *Urtica urens* максимумъ = около 44° Ц., а ультрамаксимумъ=приблизительно 47—48° Ц. <sup>5)</sup>

У *Tradescantia virginica* максимумъ=около 46° Ц., а ультрамаксимумъ=приблизительно 47—48° Ц. <sup>6)</sup>

*Vallisneria spiralis* максимумъ=около 40° Ц., а ультрамаксимумъ=приблизительно 47—48° Ц. <sup>7)</sup>

*Nitella syncarpa* максимумъ=около 37° Ц., а ультрамаксимумъ=приблизительно — <sup>8)</sup>

*Chara flexilis* максимумъ=около—Ц., а ультрамаксимумъ=приблизительно 45° Ц. <sup>9)</sup>

Если температура постепенно упадетъ до минимума, то самопроизвольныя движенія угасаютъ, но сначала они становятся все медленнѣе и медленнѣе. Въ тоже самое время обыкновенно наблюдается упрощеніе формы, такъ какъ существующіе, быть можетъ, отростки или развѣтвленія медленно исчезаютъ, а новые болѣе не появляются. Впрочемъ, при нѣкоторыхъ условіяхъ остается сохраненной и болѣе сложная форма, какъ

<sup>1)</sup> *Kühne*, Untersuch. стр. 87.

<sup>2)</sup> *Ibidem*.

<sup>3)</sup> *Schultze*, Protoplasma, стр. 34.

<sup>4)</sup> *Ibidem*, стр. 38.

<sup>5)</sup> *Ibidem*, стр. 48.

<sup>6)</sup> *Ibidem*, стр. 48.

<sup>7)</sup> *Jürgensen*, Stud. d. physiol. Institut. I, стр. 104, Breslau, 1861; *Schultze*, loco cit., стр. 48.

<sup>8)</sup> *Naegeli*, Beitrage z. wissensch. Botan. II, стр. 77.

<sup>9)</sup> *Dutrochet*, Compt. rend. 1837, II, стр. 775.



это наблюдалъ Кюне у *amoeba diffluens* (loc. cit., стр. 46) и у *actinosphaerium* (стр. 68).

Наступленіе этого рода окоченія холода обыкновенно не сопровождается оптическими измѣненіями. Впрочемъ, Гофмейстеръ <sup>1)</sup> у *cucurbita* наблюдалъ, что послѣ болѣе продолжительнаго пребыванія при 0° Ц. протоплазма ея получила видъ пѣнистой обложки на стѣнахъ, потому что въ ней появилось множество вакуолей. Искусственная раздражительность можетъ еще существовать при этомъ (см. ниже) и повышеніе температуры выше минимума снова вызываетъ появленіе движеній.

Повидимому, сократительная протоплазма можетъ безъ всякаго постояннаго поврежденія выносить какъ минимальную температуру, такъ и гораздо еще болѣе глубокую. Пониженіе температуры можетъ къ тому же длиться почти-что неограниченное время и протоплазма все же оказывается сохранившей всѣ свои жизненныя свойства. До сихъ поръ еще не удалось найти такой нижней границы температуры, при которой бы неизбѣжно наступала смерть протоплазмы. Даже послѣ полнаго замораживанія протоплазмы, она при извѣстныхъ условіяхъ можетъ, оттаявъ, снова проявить свою способность къ самопроизвольнымъ сокращеніямъ. При этомъ, повидимому, вовсе нѣтъ надобности, чтобы оттаиваніе происходило очень медленно; и это обстоятельство, какъ извѣстно, имѣетъ очень существенное значеніе для повторнаго оживленія органическихъ веществъ, содержащихъ въ обиліи воду.

Кюне <sup>2)</sup> давалъ пыльниковымъ волосикамъ *tradescantia* примерзать безъ всякаго прибавленія воды къ стѣнкамъ тонкаго платинового тигеля, охлажденнаго до—14°. Эти образования могли оставаться болѣе пяти минутъ въ сказанной температурѣ и все же не умирали. Будучи вынуты и быстро изслѣдованы въ водѣ, они уже не представляли ни малѣйшихъ слѣдовъ протоплазматической сѣти, «зато фіолетовое внутреннее пространство клѣточки содержало, рядомъ съ обнаженнымъ ядромъ, и большое число отдѣльныхъ круглыхъ капель и комочковъ». По прошествіи нѣсколькихъ секундъ эти комочки начинали донельзя оживленно двигаться амѣбовиднымъ образомъ. За-

<sup>1)</sup> *W. Hofmeister*, Die Lehre von der Pflanzenzelle, стр. 55.

<sup>2)</sup> *W. Kühne*, Unters. über das Protoplasma u. s. w., стр. 100 и слѣд.



тѣмъ спустя нѣсколько минутъ они начинали сплываться въ отдѣльныя, болѣе крупныя капли, а эти послѣднія соединялись съ другими группами и такимъ образомъ приблизительно въ 10 минутъ возстановлялась прежняя протоплазматическая сѣть, которая и по истеченіи цѣлыхъ сутокъ все еще продолжала представлять дѣятельныя токи. Гофмейстеръ <sup>1)</sup> подтвердилъ эти наблюденія въ существенныхъ чертахъ.

## 2. Содержаніе воды.

Относительно содержанія воды въ протоплазмѣ мы можемъ сказать тоже самое приблизительно, что мы высказали относительно температуры. Для каждой протоплазмы существуетъ свое минимальное и максимальное содержаніе имбибиціонной воды, при которомъ прекращаются самопроизвольныя движенія. У насъ отсутствуютъ болѣе точныя опредѣленія, но въ среднемъ выводѣ минимумъ можетъ лежать ниже 60%<sub>0</sub>, а максимумъ выше 90%<sub>0</sub>. Среди только-что указанныхъ границъ содержанія имбибиціонной воды движенія протоплазмы становятся вообще тѣмъ оживленнѣе, чѣмъ больше повышается содержаніе воды, причемъ, конечно, одновременно увеличивается и объемъ протоплазмы и уменьшается коэффициентъ ея свѣтопреломленія. Быстрыя измѣненія концентраціи среды обусловливаютъ быстрое набуханіе протоплазмы или ея съеживаніе, смотря по тому, въ какомъ направленіи совершается измѣненіе концентраціи. Этого рода измѣненія концентраціи могутъ дѣйствовать въ качествѣ раздраженій, о чемъ намъ придется еще говорить подробнѣе ниже. Наивысшее благопріятное содержаніе воды можетъ быть опредѣлено по отношенію къ каждому отдѣльному случаю.

При постепенномъ приближеніи содержанія воды къ максимальной границѣ форма протоплазмы насколько возможно становится проще (образованіе шарообразности, появленіе варикозности и т. д.). Отнятіе воды у протоплазмы посредствомъ индифферентныхъ веществъ (разведенные растворы сахара, поваренной соли и т. д.) зачастую вызываетъ появленіе движеній даже послѣ нѣсколькихъ минутъ существованія «водя-

<sup>1)</sup> *W. Hofmeister*, Die Lehre von der Pflanzenzelle, стр. 54.



наго окоченія. При болѣе долгой обработкѣ протоплазмы дистиллированной водой она умираетъ.—Явленія, сопровождающія этого рода смерть, не всегда бываютъ одни и тѣже. Протоплазма можетъ образовывать вакуолы и расплываться, или же въ ней появляются сначала свертыванія, причѣмъ можетъ быть сохранена въ теченіи болѣе долгаго времени даже та форма, которая соотвѣтствуетъ несокращенному состоянію <sup>1)</sup>).

Отнятіе воды посредствомъ индифферентныхъ растворовъ или выпариванія точно также ведетъ къ появленію временнаго или постояннаго окоченія (сухое окоченіе). Въ растительныхъ клѣточкахъ при этомъ зачастую происходитъ, какъ это было открыто Ал. Брауномъ <sup>2)</sup> относительно *chaга*, отхожденіе протоплазмы отъ стѣнки клѣточки въ формѣ цѣлостнаго мѣшка и послѣ этого отступленія протоплазмы движенія ея могутъ еще длиться долгое время. У обнаженныхъ протоплазматическихъ образованій (амѣбы, миксомицеты) сморщившееся подѣ вліяніемъ однопроцентныхъ и самое большее двухпроцентныхъ растворовъ соли тѣло покрывается часто множествомъ совершенно тонкихъ, острыхъ, гіалиновыхъ, рѣсничкообразныхъ отростковъ. Послѣ разведенія водою снова возвращается первоначальное состояніе <sup>3)</sup>).

Совершенно высохшая на воздухѣ при обыкновенной температурѣ протоплазма представляется совершенно окоченѣвшей; но при извѣстныхъ условіяхъ она можетъ снова ожить подѣ вліяніемъ прибавленія воды и притомъ послѣ того, какъ она оставалась въ окоченѣвшемъ, высохшемъ состояніи мно-

<sup>1)</sup> Подробности см. у *M. Schultze*, *Das Protoplasma u. s. w.* стр. 21 (*Mi-liola* стр. 42 (*Tradescantia*) и у *Hofmeister*, *Pflanzenzelle*, стр. 53 (*Hydrocharis*).

<sup>2)</sup> *Al. Braun*, *Monatsber. d. Berliner Acad.* 1852, стр. 225. Дальнѣйшія свѣдѣнія у *Hofmeister*, *loco cit.*, стр. 52 и слѣд.

<sup>3)</sup> *Kühne*, *Untersuch. u. s. w.*, стр. 48 и 82 и слѣд.; сравни также *de Barry*, *Die Mycetozoen*, 2-е изд., стр. 46, табл. II, рис. 16, III, рис. 11 и 12. *Hofmeister*, *Die Lehre von der Pflanzenzelle*, стр. 24, рис. 8; *V. Czerny*, *Ei-nige Beobacht. über Amoeben*. *Arch. f. microscop. Anat.* V, стр. 159, 1869; *Strasburger*, *Studien über das Protoplasma*, *Ienaische Ztschr. f. Naturwissensch.* X, стр. 407, Iena 1876. Рѣсничкообразные отростки зачастую образуются, по словамъ многихъ изъ этихъ наблюдателей, также и при отсутствіи замѣтныхъ измѣненій концентраціи окружающей среды, при съезживаніи и исчезаніи одного отростка. Я лично могу подтвердить это.



гіе годы. Все только-что высказанное несомнѣнно вѣрно по отношенію, напр., къ инжистированнымъ амѣбамъ и инфузоріямъ. Впрочемъ, это оживаніе послѣ многолѣтняго высохшаго состоянія наблюдается также и въ обнаженныхъ плазмодіяхъ и, кромѣ того, оно было доказано также и по отношенію ко многимъ другимъ существамъ и притомъ иногда съ очень высокой организаціей.

Очень важнымъ свойствомъ протоплазмы оказывается ея способность принаравливаться къ растворамъ, если только концентрація ихъ усиливается до чрезвычайности медленно; но при этомъ остается нерѣшеннымъ, совершается-ли принаравливаніе во всей протоплазмѣ или только въ извѣстной части ея. При быстромъ внезапномъ вліяніи тѣхъ же самыхъ растворовъ, принаравливанія не происходитъ и замѣчается или задерживающее или даже разрушающее дѣйствіе ихъ на протоплазму. При постепенномъ усиленіи насыщенности раствора, повидимому, отсутствуетъ также и соотвѣтственной силы сѣживаніе.

Въ морской водѣ, которую я сохраняю болѣе чѣмъ въ теченіи цѣлаго года и содержаніе соли въ которой увеличилось вслѣдствіе постепеннаго испаренія уже болѣе чѣмъ до 10<sup>0</sup>/<sub>0</sub>, до сихъ поръ продолжаютъ еще жить, повидимому, совершенно уютно многочисленные protozoae, рядомъ съ червями, съ членистыми, съ diatomeae, зелеными водорослями и т. д. <sup>1)</sup> Прѣсноводныя амѣбы Черни <sup>2)</sup> въ теченіи нѣсколькихъ недѣль доводилъ до того, что онѣ привыкали къ 4<sup>0</sup>/<sub>0</sub> поваренной соли и то же самое удавалось также и мнѣ.

При внезапномъ вліяніи растворы поваренной соли въ 10<sup>0</sup>/<sub>0</sub> превращаютъ, по Кюне <sup>3)</sup>, прѣсноводныя амѣбы «тогда-же въ шары, которые быстро лопаются и выпускаютъ сѣтъ тонкихъ слизистыхъ нитей, тогда какъ остальная часть ихъ распадается на болѣе крупныя и болѣе мелкія комочки, которые расходятся во всѣ стороны, представляя оживленное молекулярное движеніе». Тоже самое представляютъ и морскія амѣбы.

---

<sup>1)</sup> *Dutrochet*, Comptes rendus, 1837, II, стр. 781 и 782.

<sup>2)</sup> *Ч. Черны*, Archiv f. microscop. Anat. V, стр. 158 и слѣд. 1869.

<sup>3)</sup> *Kühne*, Untersuch. über das Protoplasma, стр. 48 и *Черны*, loco cit.



### 3. Кислородъ.

Въ средѣ, совершенно свободной отъ кислорода, самопроизвольныя протоплазматическія движенія могутъ, правда, продолжаться, но только короткое время — самое большее нѣсколько часовъ. Остановка, наступающая постепенно, можетъ быть всегда устранена посредствомъ притока кислорода. Всѣ другія средства въ этомъ отношеніи оказываются неэффективными. Что касается до зависимости энергіи движеній отъ величины напряженія кислорода въ окружающей средѣ, то въ этомъ отношеніи мы можемъ съ увѣренностію утверждать, что движеніе въ нѣкоторыхъ (во всѣхъ-ли?) случаяхъ бываетъ уже при незначительномъ давленіи, остающемся значительно ниже нормальнаго, максимальнымъ и притомъ въ теченіи продолжительнаго времени. При очень высокомъ кислородномъ давленіи (3—6 атмосферъ), движеніе протоплазмы начинаетъ ослабѣвать, а при уменьшенномъ напряженіи оно снова ускоряется.

Очевидно, слѣдовательно, что живая протоплазма связываетъ химически кислородъ окружающей среды и образующееся подобнымъ образомъ твердое кислородное соединеніе составляетъ, очевидно, при нормальныхъ условіяхъ извѣстный запасъ въ каждомъ протоплазматическомъ тѣлѣ, и при движеніяхъ это соединеніе постоянно разрушается, по всѣмъ вѣроятіямъ, при одновременномъ отщепленіи угольной кислоты.

Уже Корти видѣлъ остановку токовъ въ клѣточкахъ *chaга*, при исключеніи воздуха, при заключеніи клѣточекъ въ прованское масло, а также и при продолжительномъ нахожденіи ихъ подъ опорожненнымъ по возможности колпакомъ воздушнаго насоса. Гофмейстеръ наблюдалъ у *nitella* остановку движенія уже 5 минутъ спустя послѣ помѣщенія ея въ оливковое масло, а въ пространствѣ съ очень разведеннымъ воздухомъ остановка эта наступала по прошествіи 13 минутъ. Въ первомъ случаѣ возстановленіе движенія получено было спустя 30 минутъ, а во второмъ — спустя 22 минуты послѣ того, какъ къ клѣточкамъ *nitella* снова получилъ доступъ атмосфер-

---

1) W. Hofmeister, Die Lehre von der Pflanzenzelle, стр. 49.



ный воздухъ. Кюне <sup>1)</sup> вытѣснялъ атмосферный воздухъ очищеннымъ водородомъ. Прѣсноводныя амѣбы лежали совершенно неподвижныя на днѣ капли послѣ 24-минутнаго пропуска газу. Во время этого состоянія онѣ реагировали на удары индукціоннаго тока совершенно также, какъ и свѣжія особи, но раздраженія должны были быть значительно сильнѣе. По прошествіи 75 минутъ послѣ доступа воздуха, самопроизвольныя движенія протоплазмы снова возстановлялись.

Плазмодіи миксомицетовъ, а также и протоплазма въ волосикахъ *tradescantia* переставала представлять движенія только послѣ многочасоваго пропуска Н; но стоило только возстановить доступъ воздуха къ этимъ клѣточкамъ и нѣсколько минутъ спустя движенія протоплазмы снова оказывались въ полной своей силѣ. Даже послѣ остановки, длившейся подъ вліяніемъ водорода 24 часа, оживленіе плазмодій воздухомъ оказывалось возможнымъ.

Сократительныя клѣточки изъ лимфатическихъ мѣшковъ лягушки становились, по моимъ наблюденіямъ, совершенно неподвижными только послѣ двухчасоваго проведенія чистѣйшаго водорода чрезъ герметически закрытую влажную камеру; при этомъ онѣ по большей части принимали форму шара. Тоже самое представляли и прѣсноводныя амѣбы. Капля раствора гѣмоглобина при тѣхъ-же самыхъ условіяхъ переставала представлять въ микроспектральномъ аппаратѣ очень ясныя, до того абсорпціонныя полосы O—Hgb уже сорокъ минутъ спустя послѣ начала пропуска водорода.

При очень продолжительномъ пребываніи въ чистомъ водородѣ, протоплазма, наконецъ, умираетъ по большей части при одновременномъ появленіи мути, при образованіи вакуолей и въ конечномъ результатѣ получается разрушеніе ея.

Проф. И. Тархановъ <sup>2)</sup> изслѣдовалъ вліяніе сжатаго кислорода послѣ сдѣланнаго Полемъ Беромъ открытія о способности этого газа задерживать жизнь. Тархановъ наблюдалъ, что бѣлыя кровяныя тѣльца лягушки становятъ-

1) *W. Kühne*, Untersuch. über das Protoplasma, стр. 32 и слѣд. (*Amoeba*), стр. 68 (*Actinosphaerium*), стр. 90 (*Mухомyceten*), стр. 107 (*Tradescantia*).

2) *Tarchanoff*, Arbeiten der St.-Petersburger Gesellsch. d. Naturforscher, VII стр. 122, 1876 (по русски). Мнѣ извѣстны только рефераты *Hoyer*'а и *Mayzel*'я въ *Hoffmann's und Schwalbe's Jahresbericht u. s. w. V. Literatur*, 1876, стр. 22.



ся крупными и неподвижными при давлении кислорода въ 3—6 атмосферы, а при возстановленіи обыкновеннаго атмосфернаго давленія, они снова начинаютъ представлять свои движенія.

#### 4. Другія химическія условія.—Яды.

Подобно всѣмъ жизненнымъ явленіямъ элементарныхъ организмовъ, и самопроизвольныя движенія протоплазмы могутъ, по видимому, сохраняться въ теченіи болѣе долгаго времени только при средней или мало уклоняющейся отъ средней реакціи имбибиціонной жидкости. Незначительнаго уже преобладанія щелочи и въ особенности кислоты бываетъ достаточно для того, чтобы вызвать остановку, которая сначала можетъ быть устранена посредствомъ удаленія излишка кислоты то есть, посредствомъ нейтрализаціи.

Дютроше <sup>1)</sup> наблюдалъ движеніе чага въ растворѣ кали въ 0,05% и видѣлъ, что они прекращаются по прошествіи 35 минутъ; въ растворѣ кали или натра въ 0,1% движенія эти исчезали уже по прошествіи двухъ или трехъ минутъ; въ 2% растворѣ виннокаменной кислоты, движенія исчезали уже по прошествіи 10 минутъ, а въ 0,1% они оказались окончательно исчезнувшими только по прошествіи цѣлаго часа. Максъ Шульце констатировалъ вредное вліяніе разведенныхъ кислотъ (соляной, уксусной и осміевой) и щелочей по отношенію къ *miliola* <sup>2)</sup>, *actinosphaerium* <sup>3)</sup>, *tradesantia* <sup>4)</sup>, а Кюне наблюдалъ тоже самое на амѣбахъ <sup>5)</sup>, *actinosphaerium* <sup>6)</sup>, миксомицетахъ <sup>7)</sup> и *tradesantia* <sup>8)</sup>.

Въ разведенныхъ жидкихъ щелочахъ протоплазма сильно набухаетъ, а въ концѣ концовъ расплывается или даже лопається. Передъ прекращеніемъ нормальныхъ движе-

<sup>1)</sup> *Dutrochet*, Comptes rendus, 1837, II, стр. 781.

<sup>2)</sup> *Max Schultze*, Das Protoplasma u. s. w., стр. 22 и 37.

<sup>3)</sup> *Ibidem*, стр. 32.

<sup>4)</sup> *Ibidem*, стр. 42.

<sup>5)</sup> *Kühne*, Unters. über das Protoplasma und die Contractilität, стр. 49 (HCl въ 0,1% кали въ 0,1% и въ 1%).

<sup>6)</sup> *Ibidem*, стр. 64 (HCl въ 0,1%, кали въ 0,1% пары амміака), стр. 67 (CO<sup>2</sup>).

<sup>7)</sup> *Ibidem*, стр. 85 (пары амміака), стр. 89 (CO<sup>2</sup>).

<sup>8)</sup> *Ibidem*, стр. 100 (HCl, КОН).



ной зачастую наблюдалось ускорение их<sup>1)</sup>. Въ разведенныхъ кислотахъ смерть обыкновенно наступаетъ при одновременномъ появленіи мути и сѣживанія [свертыванія бѣлка<sup>2)</sup>]. Тотъ-же самый результатъ можетъ дать также и угольная кислота, если только ее въ теченіи нѣкотораго времени приводятъ къ препарату въ концентрированной струѣ<sup>3)</sup>. Движеніе протоплазмы, остановившеся подѣ вліяніемъ дѣйствія слабой  $\text{CO}_2$ , можетъ быть снова вызвано посредствомъ промыванія воздухомъ, а зачастую даже и однимъ водородомъ; при этомъ снова исчезаютъ всѣ тѣ помутнѣнія, которыя образовались подѣ вліяніемъ углекислоты.

Совершенно подобно угольной кислотѣ дѣйствуютъ также и пары эфира и хлороформа, то есть, они вызываютъ мимолетное или постоянное парализованное состояніе и одновременно съ этимъ также и свертываніе. Для того, чтобы проявить свое задерживающее вліяніе на движенія протоплазмы, пары эфира и хлороформа могутъ имѣться въ воздухѣ лишь въ незначительномъ количествѣ; впрочемъ, дѣйствіе это въ началѣ легко можетъ быть прекращено снова посредствомъ промыванія чистымъ воздухомъ<sup>4)</sup>.

Замѣчательно ядовитое дѣйствіе, производимое на многіе виды протоплазмы вератриномъ, потому что и въ этомъ обстоятельствѣ опять-таки сказывается специальное совпаденіе протоплазмы съ сократительнымъ веществомъ мышцъ. Кюне наблюдалъ, что прѣсноводныя амѣбы<sup>5)</sup>, *actinosphaerium*<sup>6)</sup> и миксомицеты довольно быстро умираютъ, даже въ до нельзя разведенныхъ растворахъ этого яда, представляющихъ едва замѣтную щелочную реакцію. Смерть при этомъ сопровождалась свертываніемъ, помутнѣніемъ и распаденіемъ. Кѣточка *tradesantia*, впрочемъ, даже еще и послѣ 17-часоваго пребыванія въ водныхъ растворахъ вератрина, нормальныя движенія.

<sup>1)</sup> *Dutrochet*, l. c., стр. 781 у chara; *Kühne*, l. c., стр. 49, у амѣбъ.

<sup>2)</sup> *Kühne*, l. c., стр. 49, 64.

<sup>3)</sup> *Ibidem*, стр. 51 и слѣд. (амѣба), стр. 67 (*actinosphaerium*), стр. 90 (миксомицеты), стр. 106 (*tradesantia*).

<sup>4)</sup> *Ibidem*, стр. 66 (*actinosphaerium*), стр. 100 (*tradesantia*).

<sup>5)</sup> *Kühne*, loco cit., стр. 47 и слѣд.

<sup>6)</sup> *Ibidem*, стр. 65.

<sup>7)</sup> *Ibidem*, стр. 86 и слѣд.



Относительно хинина Бинцъ <sup>1)</sup> и другіе утверждаютъ, что онъ производитъ специфичное, сильно задерживающее вліяніе на самопроизвольныя движенія многихъ видовъ протоплазмы, между прочимъ, также и на бѣлые шарики крови. Впрочемъ, лимфатическія клѣточки лягушки представляютъ, по моимъ наблюденіямъ, оживленныя движенія въ тѣхъ случаяхъ, когда лягушки были убиты подкожнымъ впрыскиваніемъ большихъ дозъ хинина, и движенія эти длятся къ тому-же въ теченіи многихъ часовъ.

#### V. ОТНОШЕНІЕ ПРОТОПЛАЗМЫ КЪ ИСКУССТВЕННЫМЪ РАЗДРАЖЕНІЯМЪ.

Движенія протоплазмы могутъ также, какъ и движенія мышцъ и другихъ возбудимыхъ образованій, вызываться не только нормальными фізіологическими раздраженіями, но также и различными внѣшними вліяніями, такъ называемыми искусственными раздраженіями. Кромѣ того, всѣ подобнаго рода моменты могутъ также дѣйствовать на уже существующее вліяніе протоплазмы видоизмѣняющимъ образомъ. Подобнаго рода раздраженія въ существенныхъ чертахъ своихъ оказываются по отношенію къ протоплазмѣ совершенно тѣми-же, какъ и по отношенію къ другимъ возбудимымъ образованіямъ: такъ, на примѣръ, въ видѣ раздраженія дѣйствуетъ вообще всякое сотрясеніе молекулярнаго равновѣсія, если только оно совершается съ извѣстной быстротой и если оно превышаетъ извѣстную границу; слѣдовательно, подобнымъ образомъ прежде всего дѣйствуютъ электрическіе удары, колебанія температуры, механическіе и химическіе моменты.

Величина раздражительности, измѣряемая по самому слабому еще дѣйствующему раздраженію, оказывается различной въ различныхъ видахъ протоплазмы, а также и смотря по характеру раздраженія или по другимъ условіямъ каждаго отдѣльнаго случая.

Протоплазма прѣсноводныхъ амѣбъ, діатомей, клѣтчекъ *vallisneria* и т. д. реагируетъ уже на гораздо болѣе

---

<sup>1)</sup> C. Binz, Ueber die Einwirkung von Chinin auf Protoplasmaabewegung. Arch. f. mikroskop. Anat. III, стр. 383, 1867.



слабые индукционные токи, чѣмъ какіе дѣйствуютъ на бѣлые кровяные шарики <sup>1)</sup>).

Протоплазма реломуха вообще представляется не особенно чувствительной, но подъ вліяніемъ внезапнаго освѣщенія она сильно возбуждается, тогда какъ по отношенію къ другимъ видамъ протоплазмы, освѣщеніе, даже самое внезапное, остается обыкновенно безъ всякаго вліянія <sup>2)</sup>).

Общія условія, отъ которыхъ зависитъ искусственная раздражительность протоплазмы, соотвѣтственно съ которыми она и усиливается и ослабѣваетъ, оказываются въ сущности тѣми же самыми, которыми опредѣляется и возбудимость. Впрочемъ, границы дѣйствія этихъ условій по отношенію къ искусственной раздражительности протоплазмы оказываются нѣсколько болѣе широкими, какъ это, напр., вытекаетъ уже изъ того, что искусственныя раздраженія оказываются еще дѣятельными даже и тогда, когда самопроизвольныя движенія уже совершенно успокоились (подъ вліяніемъ, напр., охлажденія или согрѣванія, подъ вліяніемъ отнятія кислорода и притока  $\text{CO}_2$ ) <sup>3)</sup>).

Въ своемъ внѣшнемъ проявленіи, успѣхъ искусственнаго раздраженія можетъ колебаться самымъ разнообразнымъ образомъ. При этомъ особенное значеніе имѣетъ то обстоятельство, находилась-ли протоплазма сама по себѣ уже въ движеніи, или нѣтъ; если же она находилась уже сама по себѣ въ движеніи, то не лишено значенія также, какого рода и силы было самопроизвольное движеніе во время раздраженія. Далѣе, не лишено значенія также и то, подвергалась-ли протоплазма на всѣхъ своихъ мѣстахъ одновременно и равномерно раздраженію, или-же она раздражалась только мѣстно, или подвергалась неравномѣрному на различныхъ мѣстахъ раздраженію. Наконецъ, имѣетъ значеніе также и то, находится-ли протоплазма заключенной въ твердой оболочкѣ, или оказывается свободно подвижной во всѣхъ направленіяхъ и такъ далѣе.—

<sup>1)</sup> Собственное наблюденіе.

<sup>2)</sup> *Th. W. Engelmann*, Ueber Reizung kontraktilen Protoplasmas durch plötzliche Beleuchtung. Arch. f. d. ges. Physiol. XIX, стр. 1. 1878.

<sup>3)</sup> *Kühne*, Unters. über das Protoplasma u. s. w., стр. 45 и 53 (амѣбы), стр. 106 (*tradesantia*).



Отдѣльныя наблюденія, которыя намъ предстоитъ привести ниже, представляютъ наглядную картину всего разнообразія явленій.

Въ общемъ успѣхъ искусственнаго раздраженія сказывается тѣмъ, что та часть протоплазмы, на которую непосредственно дѣйствуетъ раздраженіе, стремится временно сократиться на самую небольшую поверхность, то есть, принять шарообразную форму, не мѣняя въ тоже время замѣтнымъ образомъ объема, совершенно также, какъ это наблюдается и въ раздражаемой мышцѣ. Быстрота и сила, съ которыми это движеніе совершается, остаются по большей части въ тѣхъ-же самыхъ границахъ, какъ и самопроизвольныя движенія того-же самага объекта.

### 1. Электрическія раздраженія.

Электрическіе токи возбуждаютъ протоплазму только въ тѣхъ случаяхъ, когда они прямо проходятъ черезъ нее, изда-лека они никогда не вліяютъ на протоплазму <sup>1)</sup>). Возбужденіе прежде всего появляется вслѣдъ за внезапными колебаніями плотности тока; но и въ протоплазмѣ, какъ въ мышцахъ, настоящимъ производителемъ раздраженія является не колебаніе тока, а скорѣе самый процессъ тока, потому что послѣ замыканія постоянныхъ токовъ возбужденіе появляется вообще только въ томъ случаѣ, если токъ также и послѣ достиженія своей полной плотности продолжаетъ проходить по протоплазмѣ еще нѣкоторое время <sup>2)</sup>). У амѣбъ это время можетъ составлять болѣе секунды. Кромѣ того, Кюне <sup>3)</sup> наблюдалъ, что у *actinosphaerium* дѣйствіе это продолжается и притомъ въ обращенной къ положительному полюсу сторонѣ животнаго до тѣхъ поръ, пока цѣпь остается замкнутой. Обыкновенно, впрочемъ, воз-становляется прежнее состояніе, не смотря на то, что токъ те-

<sup>1)</sup> *Becquerel* (Comp. rend. 1837, II, стр. 786) находилъ, что сильныя гальваническіе токи (10—30 элементовъ) остаются совершенно безъ дѣйствія, если они проводятся сначала чрезъ проволоку винтообразно обернутую около проволоки, все одно какой бы уголь ни образовывали обороты проволоки съ направлениемъ тока.

<sup>2)</sup> *Th. W. Engelmann*, Beiträge zur allgem. Muskel- und Nervenphysiologie. Arch. f. d. ges. Physiol. III, стр. 311 и 312, 1870.

<sup>3)</sup> *Kühne*, Unters. üb. das Protoplasma u. s. w., стр. 59 и слѣд.



четь съ неизмѣнной плотностью, какъ это уже и было доказано Беккерелемъ <sup>1)</sup> по отношенію къ чага.

Замыканіе постояннаго тока представляетъ собою специфично болѣе сильное раздраженіе, нежели размыканіе, потому что послѣднее требуетъ болѣе долгаго времени, а слѣдовательно, и болѣе значительной плотности тока. Зачастую, даже при очень большой чувствительности объекта по отношенію къ раздраженію замыканія, размыканіе сильныхъ токовъ оказывается совершенно недѣйственнымъ <sup>2)</sup>.

При усиленіи крутизны и объема колебанія въ извѣстныхъ границахъ очень замѣтнымъ образомъ увеличивается также въ извѣстныхъ границахъ и самый результатъ. Вслѣдствіе этого индукціонные удары бываютъ въ среднемъ выводѣ гораздо дѣятельнѣе, нежели замыканія постоянныхъ токовъ.

Дѣйствія слѣдующихъ другъ за другомъ мгновенныхъ раздраженій могутъ суммироваться. Путемъ подобнаго суммированія могутъ усилиться даже недѣйствовавшія въ отдѣльности раздраженія и могутъ достигать такой силы, что дѣйствіе ихъ станетъ вполне очевиднымъ. Паузы между раздраженіями вообще могутъ быть довольно продолжительными, если желаютъ получить суммирование дѣйствій (такъ, напр., у многихъ амѣбъ и растительныхъ клѣточекъ онѣ могутъ длиться до четверти секунды и даже болѣе) и, повидимому, онѣ могутъ быть тѣмъ продолжительнѣе, чѣмъ медленнѣе совершаются движенія испытываемаго объекта <sup>3)</sup>.

Вслѣдъ за сильными раздраженіями появляется утомленіе, при которомъ нужны бываютъ уже болѣе сильныя возбужденія для полученія того же самаго результата, или требуется (при одинаковой силѣ раздраженія) отдохновенія въ теченіи нѣкотораго времени.

Очень сильныя раздраженія могутъ убить протоплазму, причемъ она внезапно мутнѣетъ, оконечивается, съеживается или лопаются; или же они вызываютъ побочныя дѣйствія, которыя совершенно извращаютъ картину физиологическихъ процессовъ.

<sup>1)</sup> *Becquerel*, *Compt. rend.* 1837, II, стр. 787.

<sup>2)</sup> *Arch. f. d. ges. Physiol.* III, стр. 311, 1870.

<sup>3)</sup> Собственныя наблюденія.



Отношение различныхъ типовъ протоплазмы по отношению къ электрическимъ раздражениямъ. На дѣятельно двигающіяся амѣбовидныя тѣльца лягушечьей крови дѣйствіе отдѣльныхъ индукціонныхъ ударовъ сказывается, по Голубеву <sup>1)</sup>, тѣмъ, что по прошествіи нѣкотораго времени (по большей части отъ  $\frac{1}{4}$  до 1 минуты) ихъ острые до того отростки становятся тупѣе и постепенно втягиваются въ тѣло клѣточки. «Если раздраженіе дѣйствуетъ сильнѣе, то можетъ получиться очень быстрое и почти совершенно полное стягиваніе клѣточки въ кругловатый комочекъ. Въ этомъ состояніи клѣточка остается въ теченіи нѣкотораго времени и затѣмъ она снова начинаетъ представлять свои обыкновенныя движенія». При еще болѣе сильномъ раздраженіи клѣточка становится въ тоже время быстро шарообразной. По прошествіи нѣсколькихъ минутъ на какомъ либо мѣстѣ протоплазмы появляется внезапно масса въ формѣ маленькой капли; эта послѣдняя растетъ въ теченіи нѣкотораго времени вслѣдствіе притока вещества изъ тѣла клѣточки, затѣмъ она снова уменьшается, тогда какъ на одномъ или нѣсколькихъ мѣстахъ протоплазмы появляются новыя капли. Вслѣдствіе этого могутъ получаться сначала очень быстрыя и бросающіяся въ глаза измѣненія формы. Позднѣе они дѣлаются медленнѣе, капли втягиваются и на окружности снова появляются обыкновенныя, неправильныя и болѣе острые отростки.

Совершенно аналогичнымъ образомъ, но только гораздо быстрѣе, реагируютъ прѣсноводныя амѣбы <sup>2)</sup>. Замѣчательно, что послѣ скрытаго періода, который при слабомъ раздраженіи составляетъ обыкновенно нѣсколько секундъ, а при сильномъ можетъ сдѣлаться до того непродолжительнымъ, что онъ становится совершенно незамѣтнымъ, появляется сначала замедленіе, а затѣмъ остановка какъ теченія зернышекъ, такъ и всякаго передвиженія. Только послѣ этого наблюдается уже втягиваніе отростковъ, укороченіе и утолщеніе, которыя въ теченіи нѣсколькихъ секундъ могутъ довести до появленія шарообразной формы. Исключеніемъ изъ только-что указаннаго являются только тѣ случаи, въ которыхъ примѣ-

---

<sup>1)</sup> *Golubew*, Ueber d. Erschein., welche elektrische Schläge an den sog. farblosen Bestandtheilen des Blutes hervorbringen. Sitzungsber. d. Wiener Acad. LVII, стр. 557 и слѣд. 1868.

<sup>2)</sup> *Th. W. Engelmann*, Beitr. zur Physiol. d. Protoplasma. Arch. f. d. ges. Physiologie II, стр. 312 и слѣд. 1869.



няется сильное раздраженіе и въ которыхъ появленіе шарообразной формы и всё связанна съ этимъ измѣненія совершаются, повидимому, сразу. Послѣ появленія шарообразной формы начинается замѣчательное образованіе, по большей части, толчкообразное, одного или нѣсколькихъ гіалиновыхъ выпячиваній, имѣющихъ форму сегмента шара; въ эти выпячиванія тотчасъ же устремляются токи зернышекъ. Подобнаго рода отростки нерѣдко доходятъ по поверхности коркового слоя. Одинъ отростокъ начинается все болѣе и болѣе увеличиваться, онъ вытягивается въ длину и въ концѣ концовъ воспринимаетъ въ себя всю массу протоплазмы. По прошествіи уже десяти секундъ послѣ раздраженія видъ и движенія амѣбы могутъ быть снова такими же какими они были до этого.

Миксомицеты въ сущности представляютъ тѣже самыя явленія, какъ и амѣбы, съ тою только разницею, что явленія при этомъ бываютъ болѣе запутанными, такъ какъ величина этого объекта изслѣдованія бываетъ такова, что допускаетъ только частичное раздраженіе <sup>1)</sup>.

Корненожки (*miliola*, *actinosphaerium*) въ отвѣтъ на электрическое раздраженіе втягиваютъ свои псеидоподіи, которые при этомъ зачастую становятся варикозными <sup>2)</sup>. Тѣ ложныя ножки, которыя расположены подъ прямымъ угломъ къ направленію тока, требуютъ болѣе сильныхъ раздраженій, нежели параллельно идущія. Совершенно тоже самое представляютъ и протоплазматическія нити растительныхъ клѣточекъ съ циркуляціей (типъ *tradesantia*) <sup>3)</sup>. При слабомъ раздраженіи зачастую наблюдается у корноножекъ также какъ и въ амѣбовидно подвижной протоплазмѣ сначала только замедленіе и остановка самопроизвольныхъ движеній, а затѣмъ, образованіе варикозныхъ расширеній, комковъ и т. д.

Въ особенности поучительны явленія при частичномъ раздраженіи. Кюне наблюдалъ (см. рис. 5) у *trades-*

<sup>1)</sup> Подробности см. у *Kühne*, *Unters. üb. d. Protoplasma u. s. w.* стр. 56 и слѣд.

<sup>2)</sup> *M. Schultze*, *Das Protoplasma u. s. w.* стр. 43 и слѣд. *Heidenhain*, *Notizen über die Bewegungserscheinungen, welche das Protoplasma in den Pflanzenzellen zeigt.* *Stud. d. physiol. Institut. zu Breslau.* тетр. 2, стр. 66, 1863.

<sup>3)</sup> *Kühne*, *Unters. über das Protoplasma u. s. w.* стр. 99 (*tradesantia*; *W. Vellen*, *Einwirkung strömender Electricität auf die Bewegung des Protoplasma u. s. w.* *Wiener Mathem.-naturw. Cl.* LXXIII, стр. 351 и слѣд. 1876. Явленія набуханія, описанныя *Фельтеномъ*, не были замѣчены ни мною, ни другими наблюдателями. Я вижу себя вынужденнымъ оспаривать, чтобы эти явленія набуханія становились замѣтными при употребленіи раздраженій, не превышающихъ по крайней мѣрѣ максимальныхъ.



сантиа при этомъ слѣдующую картину: въ одной части клѣточки болѣе крупныя нити стягивались въ споры и комки, въ которыхъ послѣ нѣкотораго покоя, начиналось движеніе зернышекъ; «это движеніе можно бы было принять за молекулярное, если бы при этомъ оно не представляло такого вида, какъ будто зернышки при разрываніи и стягиваніи основнаго вещества слѣдуютъ другой силѣ. Одновременно съ этимъ шары и комки снова дѣлались плоскими и отчасти еще въ этомъ видѣ уносились сосѣдними токами и въ концѣ концовъ совершенно расплывались въ остальной массѣ». «Болѣе тонкія нити разрывались обыкновенно на тѣхъ мѣстахъ, гдѣ въ нихъ образовывались шары и образовавшіяся въ нихъ утолщенія втягивались затѣмъ въ одну или въ обѣ стороны въ болѣе толстую нить».

Рис. 5.



Клѣточка tradescantia (по Кюне). А—свѣжая въ водѣ. В—тоже самая клѣточка послѣ умѣреннаго мѣстнаго электрическаго раздраженія. Область раздражаемой протоплазмы идетъ отъ *a*—*b*... *c* изображаетъ собою протоплазму, сократившуюся въ комки.

Вращающаяся протоплазма клѣточекъ *chara*, *vallisneria* и т. д., представляетъ при одновременномъ возбуж-



деніи на всѣхъ пунктахъ замедленіе, а иногда и остановку движенія токовъ <sup>1)</sup>). Вслѣдъ затѣмъ протоплазма накапливается при достаточно сильномъ раздраженіи у короткихъ поперечныхъ стѣночекъ, какъ это вообще очень часто встрѣчается въ растительныхъ клѣточкахъ съ подвижной протоплазмой. При подобномъ накопленіи вся протоплазма, слѣдовательно, стягивается при отсутствіи сколько нибудь замѣтнаго измѣненія объема на болѣе ограниченную поверхность и процессъ этотъ, очевидно, бываетъ аналогиченъ тому, путемъ котораго обнаженная протоплазма принимаетъ при раздраженіи шаровидную форму. Въ обжигающихъ волосикахъ *urtica urens* Брюкке <sup>2)</sup>) вслѣдъ за кратковременнымъ сильнымъ раздраженіемъ наблюдалъ появленіе тонкихъ протоплазматическихъ нитей, на концѣ которыхъ находилось утолщеніе; кромѣ того, въ нихъ появлялись также колбообразныя выпячиванія стѣнки, а затѣмъ эти выпячиванія снова втягивались.

## 2. Термическія раздраженія.

Какъ положительныя, такъ и отрицательныя колебанія температуры могутъ производить такого рода дѣйствія, которыя или походятъ или даже оказываются тождественными съ явленіями, получаемыми при электрическомъ раздраженіи. Этого рода вліянія температуры наблюдаются также и въ тѣхъ случаяхъ, когда колебанія температуры происходятъ въ границахъ той температурной области, которая можетъ быть признана за область отчетливой сократительности. И здѣсь опять-таки дѣйствіе температуры бываетъ тѣмъ сильнѣе и продолжительнѣе, чѣмъ быстрѣе и обширнѣе бываетъ самое колебаніе. Отрицательныя колебанія, повидимому, дѣйствуютъ специфично сильнѣе, чѣмъ положительныя (всегда ли только?). Если затѣмъ температура остается постоянной, то мало по малу устанавливается тоже самое состояніе движенія, которое появилось бы при соответственномъ градусѣ и при совершенно медленномъ согрѣваніи или охлажденіи.

<sup>1)</sup> *Becquerel*, *Compt. rend.* II, стр. 787, 1837; *Jürgensen*, *Studien d. physiol. Instit. zu Breslau*, тетр. 1, стр. 99, 1861; *Velten*, *Sitzgsber. d. Wiener Math.-physiol. Cl.* LXXIII, стр. 350 и слѣд. 1876.

<sup>2)</sup> *E. Brücke*, *Das Verhalten der sog. Protoplasmaströme in den Brenohaaren von Urtica urens*, *Sitzgsber. d. Wiener Acad.* XLVI, стр. 2, 1863; *M. Schultze*, *Das Protoplasma u. s. w.*, стр. 45.



У одной чага, которая въ водѣ, имѣвшей 7° Ц., представляла вращеніе умѣренной быстроты, Дютроше <sup>1)</sup> наблюдалъ при погруженіи ея въ воду 32° Ц. полную остановку движенія, уже спустя четыре или пять минутъ. Послѣ одночасоваго пребыванія въ водѣ, имѣвшей 32° Ц., вращеніе начиналось снова и два часа спустя оно было уже въ полномъ ходу. Перемѣщеніе въ воду въ 7° Ц. снова уничтожило въ теченіи четырехъ минутъ движеніе, которое затѣмъ медленно возстановилось послѣ полуторчасоваго пребыванія въ этой водѣ, имѣвшей 7° Ц. Точно также и послѣ нѣскольکو болѣе медленнаго согрѣванія съ 18 на 27°, съ 27 на 34° и съ 34 на 40° Ц. вращеніе останавливалось сначала на нѣскольکو минутъ и до цѣлаго часа.

Временную остановку вращенія Гофмейстеръ <sup>2)</sup> наблюдалъ въ тѣхъ случаяхъ, когда онъ перемѣщалъ препаратъ nitella изъ комнатной температуры въ 18,5° Ц. въ такое пространство, которое было охлаждено до +5° Ц. и оставлялъ въ немъ въ теченіи двухъ минутъ. Онъ <sup>3)</sup> нашель, что протоплазматическая сѣтъ въ волосахъ *esbaliu agreste* становилась гораздо проще въ тѣхъ случаяхъ, когда оно помѣщалось въ пространство, нагрѣтое до 40° Ц. и при этомъ вліяніе высокой температуры сказывалось уже 6—8 минутъ спустя послѣ перемѣщенія. Протоплазма волосъ *esbaliu agreste* представляла при 16—17° Ц., очень дѣятельные токи, которые совершенно исчезали послѣ перемѣщенія въ температуру въ 40° Ц. Только послѣ получасоваго и самое большее послѣ двухчасоваго пребыванія въ температурѣ въ 40° Ц. токи снова появлялись и въ теченіи нѣсколькихъ минутъ достигали той значительной быстроты, которая свойственна этой высокой температурѣ. Подъ вліяніемъ быстраго охлаждения съ 40° на 16° Ц. протоплазма *esbaliu agreste* снова дѣлалась неподвижной. «На многихъ изъ его полюсь образовались узловатыя варикозныя утолщенія». Только семь минутъ спустя снова началось движеніе и только по прошествіи 18 минутъ (при постоянныхъ 16° Ц.) она снова дѣлалась нормальной <sup>4)</sup>.

<sup>1)</sup> Dutrochet, Compt. rend. II, стр. 777, 1837.

<sup>2)</sup> W. Hofmeister, Die Lehre von der Pflanzenzelle, стр. 53. — Ср. также Hugo de Vries въ Flora 1873, стр. 25 (*Hydrocharis mors ranae* betr.).

<sup>3)</sup> Ibidem, стр. 55.

<sup>4)</sup> Ibidem, стр. 54.



При быстромъ согрѣваніи жгучихъ волосъ *Urtica* до 40° и болѣе Шульце <sup>1)</sup> зачастую наблюдалъ тѣже самыя замѣчательныя измѣненія протоплазмы, какія Брюкке получалъ подѣ вліяніемъ сильныхъ ударовъ магнитъ-электромотора (см. выше).—Наблюденія Кюне и Гофмейстера надѣ вліяніемъ быстрого замораживанія клѣточекъ *tradescantia* были уже упомянуты нами выше.

### 3. Свѣтотворныя раздраженія.

Большинство видовъ сократительной протоплазмы оказываются совершенно нечувствительными по отношенію къ свѣту, а также и по отношенію къ колебаніямъ свѣта. Такъ, напр., протоплазма бѣлыхъ кровяныхъ тѣлецъ и другихъ амѣбовидныхъ клѣточекъ позвоночныхъ и безпозвоночныхъ животных <sup>2)</sup>, а также и протоплазма обыкновенныхъ амѣбъ, многихъ корненожекъ, инфузорій <sup>3)</sup> и растительныхъ клѣточекъ совершенно нечувствительна къ вліянію свѣта. Въ зеленыхъ частяхъ растенія протоплазматическое движеніе зачастую прекращается, если растеніе бываетъ лишено свѣта; но это прекращеніе движенія наступаетъ съ прекращеніемъ вообще всякаго произростанія. По опредѣленіямъ Дютроше <sup>4)</sup>, напр., подобное прекращеніе движенія наступаетъ у *Chara* спустя 24—26 сутокъ.

Въ отдѣльныхъ случаяхъ распредѣленіе протоплазмы замѣтно мѣняется послѣ того, какъ она въ теченіи нѣкотораго времени подвергалась вліянію свѣта или темноты. Тѣ плазмодіи отъ *aethalium*, которыя въ темнотѣ приползли къ поверхности щелочнаго раствора, подѣ вліяніемъ рѣзкаго свѣта снова спустились въ глубину. Находясь подѣ вліяніемъ свѣта, онѣ давали только короткіе, плотные отростки, а въ темнотѣ, напро-

---

<sup>1)</sup> *M. Schultze*, *Das Protoplasma* u. s. w., стр. 48.

<sup>2)</sup> На основаніи собственныхъ и чужихъ наблюденій.

<sup>3)</sup> *Jul. Sachs*, *Ueber den Einfluss des Tageslichts* u. s. w. *Botan. Ztg.* 1863. Добавленіе; *W. Hofmeister*, *Die Lehre von der Pflanzenzelle*, стр. 49, 1867; *G. Kraus*, *Ueber Versuche mit Pflanzen in farbigem Lichte*. *Sitzungsber. d. naturf. Gesellsch. zu Halle* 20 мая 1876; *Botan. Ztg.* 1876, стр. 504 (желтый цвѣтъ не производит вліянія на движеніе *Hydrocharis*, *Trianea*, *Chara*, *Valisneria*, *Elodea*, *Pilobolus*, *Urtica dioica*, *Navicula*).

<sup>4)</sup> *Dutrochet*, *Compt. rend.* II, стр. 779, 1837.



тивъ того, развивали длинныя, узкія, тонкія отростки <sup>1)</sup>. Слѣдовательно, въ этомъ отношеніи освѣщеніе дѣйствуетъ также, какъ и искусственныя раздраженія.

Извѣстны измѣненія формы сократительныхъ пигментныхъ клѣточекъ въ кожѣ нѣкоторыхъ рыбъ, амфибій и пресмыкающихся, которыя появляются подъ вліяніемъ освѣщенія и отъ которыхъ зависитъ измѣненіе цвѣта этихъ животныхъ. Такъ, напр., черныя пигментныя клѣточки лягушечьей кожи въ темнотѣ развѣтвляются на большія пространства, а при яркомъ освѣщеніи онѣ постепенно превращаются въ маленькія шары, вслѣдствіе чего кожа лягушекъ свѣтлѣетъ. Впрочемъ, по мнѣнію Листера <sup>2)</sup> и Пуше <sup>3)</sup>, мы имѣемъ въ этомъ случаѣ дѣло специально съ рефлексомъ съ глаза и, слѣдовательно, въ этого рода случаяхъ мы имѣемъ дѣло, повидимому, съ непрямымъ передающимся черезъ нервы вліяніемъ свѣта на сократительныя элементы кожи.

Совершенно иное отношеніе, чѣмъ въ только-что разобранныхъ нами случаяхъ, представляетъ протоплазма *pelomуха palustris* <sup>4)</sup>. Этотъ большой прѣсноводный амѣбодъ ползаетъ въ темнотѣ очень быстро, но при внезапномъ освѣщеніи (разлитой дневной свѣтъ) принимаетъ шарообразную форму въ теченіи немногихъ секундъ послѣ предварительнаго прекращенія теченія зернышекъ. При продолжающемся освѣщеніи снова появляются движенія, но только слабыя и вялыя. Въ тѣхъ случаяхъ, когда темнота разгоняется совершенно постепенно (приблизительно въ теченіи четверти часа) усиливающимся

---

<sup>1)</sup> *Hofmeister*, Die Lehre von der Pflanzenzelle, стр. 21.—*Baranetzky*, Influence de la lumière sur les plasmodia des Mухomycètes. Мém. d. l. Soc. des scienc. nat. Cherbourg XIX, стр. 321, 1845, нашелъ, что синіе лучи оказываются особенно дѣятельными, а желтые, наоборотъ, недѣятельными.

<sup>2)</sup> *Jos. Lister*, On the cutaneous pigment.-syst. of the frog. Philos. Transact. Royal Society CXLVIII, стр. 627, 1859.

<sup>3)</sup> *G. Pouchet*, Sur les rapides changements de coloration provoqués expérimentalement chez les poissons. Compt. rend. LXXXII, стр. 866, 1871.—Сравни далѣе *G. Seidlitz*, Beiträge zur Descendenztheorie. Leipzig 1876. Въ этомъ сочиненіи находится сопоставленіе тѣхъ работъ, которыя относятся къ измѣненію цвѣта животныхъ.

<sup>4)</sup> *Th. W. Engelmann*, Ueber Reizung contr. Protopl. durch plötzliche Beleuchtung. Arch. f. d. ges. Physiol. XIX, стр. 1.



дневнымъ свѣтомъ, раздражающаго дѣйствія не замѣчается. Тоже самое наблюдается и въ тѣхъ случаяхъ, когда послѣ болѣе продолжительнаго освѣщенія внезапно все затемняется.

Въ видѣ добавленія мы можемъ упомянуть здѣсь о томъ фактѣ, что сильно и долго освѣщенные мѣста зеленыхъ листьевъ явнобрачныхъ растений, мховъ, папортниковъ, принимаютъ болѣе темную окраску, вслѣдствіе болѣе медленнаго измѣненія положенія заключенныхъ въ протоплазмѣ зеренъ хлорофилла. Эти послѣднія накопляются подѣ влияніемъ свѣта главнымъ образомъ на тѣхъ сторонахъ клѣточекъ, которыя по своему расположенію оказываются обращенными къ поверхности листьевъ; въ темнотѣ-же зерна хлорофилла скопляются преимущественно около боковыхъ стѣнокъ клѣточекъ, находящихся въ отвѣсномъ положеніи къ поверхности листа. Хотя подобнаго рода измѣненія несомнѣнно зависятъ отъ движеній протоплазмы, тѣмъ не менѣе, до сихъ поръ остается нерѣшеннымъ, насколько при этомъ мы имѣемъ дѣло съ прямымъ влияніемъ свѣта на протоплазму или съ непрямымъ его влияніемъ, зависящимъ, напр., отъ вызываемыхъ свѣтомъ первичныхъ измѣненій въ зернахъ хлорофилла <sup>1)</sup>).

#### 4. Механическія раздраженія.

Въ качествѣ подобныхъ раздраженій дѣйствуютъ всѣ внезапныя механическія вліянія, отличающіяся хотя нѣкоторой силой, а именно: давленіе, растяженіе, удары, разрывы. Явленія, наблюдаемые при этомъ со стороны протоплазмы, сводятся въ сущности на тѣже, которыя замѣчаются также и при электрическомъ раздраженіи.

Уже Рёзель <sup>2)</sup>), болѣе чѣмъ 120 лѣтъ тому назадъ, наблюдалъ сокращеніе амѣбъ вслѣдъ за прикосновеніемъ къ нимъ. Бѣлые кровяные шарики, корненожки и т. д. втягиваются вслѣдъ за сильнымъ давленіемъ свои отростки, которые при этомъ зачастую становятся еще также

<sup>1)</sup> *J. Böhm*, Sitzgsber. d. Wiener Acad. XXII, стр. 476, 1856. XXXVII, стр. 475, 1859; XLVII, стр. 352, 1863; *A. Famintzin*, Jahrb. f. wissensch. Bot. VI, стр. 1, 1867; *Verodin*, Mém. biol. Pétersb. VI, 1867; VII, 1869; *Frank*, Jahrb. f. wissensch. Bot. VIII, стр. 216, 1871; *Botan. Ztg.* 1871, №№ 14 и 15; *Jul. Sachs*, Ber. d. sächs. Ges. d. Wiss. Mathem.-phys. Cl. XXII, 1859; *Lehrb. d. Bot.* 4-е изд., стр. 722, 1874.

<sup>2)</sup> *Riesel von Rosenhof*, Der monatl. herausgeg. Insektenbelustigungen, dritter Theil, стр. 621, Nürnberg 1755.



и варикозными. Течения въ плазмодіяхъ миксомицетовъ легко доводятся посредствомъ всевозможныхъ сотрясеній до временнаго замедленія или даже до полной остановки <sup>1)</sup>). Полосы протоплазмы въ пыльниковыхъ волосикахъ *tradescantia* становятся послѣ умѣреннаго мгновеннаго сдавленія узловатыми,» разрываются, стягиваются въ короткіе комки или въ шары, отчасти, сливаются съ накопленіями протоплазмы въ окружности клѣточного ядра, а отчасти, также и съ протоплазматическимъ слоемъ, выстилающимъ стѣнки клѣтокъ». По прошествіи 10—15 минутъ снова восстанавливаются нормальное расположеніе и подвижность <sup>2)</sup>).

Прекращеніе вращенія въ клѣточкахъ *chaга* наблюдалъ уже Гоцци <sup>3)</sup>, а позднѣе также и Дютроше, вслѣдъ за наложеніемъ лигатуры или вслѣдъ за загибаніемъ. Вслѣдъ затѣмъ, въ каждой изъ обѣихъ половинъ установилась новая циркуляція. Дютроше <sup>4)</sup> наблюдалъ у *chaга* остановку, длившуюся нѣсколько минутъ вслѣдъ за разрѣзаніемъ и уколами клѣточекъ.

Свѣжеприготовленные препараты *chaга* *vallisneriae* и т. д. представляютъ обыкновенно только неподвижную протоплазму и это, безъ сомнѣнія, зависитъ отъ механическаго раздраженія. Движенія протоплазмы появляются въ подобныхъ препаратахъ только по прошествіи нѣкотораго времени, въ теченіи котораго препаратъ долженъ оставаться въ полномъ покоѣ <sup>5)</sup>). На основаніи моихъ собственныхъ наблюденій я могу утверждать, что тоже самое вѣрно также и по отношенію къ *diatomeae* и *oscillariae*.

### 5. Химическія раздраженія.

При внезапныхъ, химическихъ вліяніяхъ зачастую наблюдаются тѣже самыя дѣйствія, какъ и при электрическомъ раздраженіи. При этомъ, впрочемъ, легко развиваются осложняющія и нарушающія побочныя явленія, (какъ-то: сжеживаніе, набуханіе, свертываніе и т. д.), такъ что только въ сравнительно немногихъ случаяхъ возможно бываетъ наблюдать въ чи-

<sup>1)</sup> А. de Bary, Die Mycetozoen, 2-ое изд., стр. 48. Подтверждено W. Hofmeister'омъ, Die Lehre von der Pflanzenzelle, стр. 26.

<sup>2)</sup> Hofmeister, loco cit., стр. 50.

<sup>3)</sup> Gozzi въ Brugnatelli Giornale de fisica, 2-го дек., стр. 199, 1818.

<sup>4)</sup> Dutrochet, Compt. rend. II, стр. 780, 1837.

<sup>5)</sup> Hofmeister, loco cit., стр. 50.



стомъ видѣ настоящее вліяніе раздраженія, которое узнается по формѣ и по непродолжительности самого дѣйствія.

Въ качествѣ раздраженія могутъ дѣйствовать уже и внезапныя измѣненія въ содержаніи воды въ протоплазмѣ.

Дютроше <sup>1)</sup> помѣщаль чага въ растворъ поваренной соли, крѣпость котораго нѣсколько превышала 1%. Спустя четыре минуты послѣ этого, движеніе прекращалось для того, чтобы восемь минутъ спустя начаться снова. Постепенно движеніе это становилось очень быстрымъ и продолжало существовать еще по прошествіи десяти сутокъ. Въ подобномъ-же препаратѣ, движеніе котораго снова стало очень оживленнымъ послѣ десятичасоваго пребыванія въ томъ-же самомъ растворѣ поваренной соли, вызвана была полная остановка протоплазмы посредствомъ погруженія препарата въ чистую воду той-же самой температуры, какъ и самый растворъ. Остановка наступила четыре минуты спустя послѣ погруженія и длилась пять минутъ.

Гофмейстеръ <sup>2)</sup> на основаніи своихъ наблюденій надъ чага, vallisneria, hydrocharis, tradescantia говоритъ слѣдующее: «При обработкѣ клѣточки, содержащей текущую протоплазму, воднымъ растворомъ такого вещества, которое не оказываетъ непосредственно вреднаго вліянія на жизнедѣятельность растенія, замѣчается кратковременное прекращеніе движенія токовъ, если только растворъ былъ взятъ такой крѣпости, которая вызываетъ быстрое сокращеніе протоплазматическаго содержанія клѣточки. Теченія протоплазмы останавливаются на время сокращенія протоплазматическаго сокращенія, а затѣмъ снова начинаются въ каждомъ слѣ, который не принимаетъ участія въ быстромъ теченіи».

При внезапномъ разведеніи того раствора, въ которомъ клѣточка съ легко проникаемой кожей (напр., листовая клѣточка vallisneria корневой волосъ hydrocharis) представляетъ нормальное теченіе протоплазмы, точно также появляется временная остановка <sup>3)</sup>. — Прѣсноводныя амёбы, принаровившіяся къ соленой водѣ въ 2,5%, сильно стягивались при прибавленіяхъ полупроцентныхъ растворовъ поваренной соли; но затѣмъ, по прошествіи нѣ-

<sup>1)</sup> Dutrochet, Compt. rend. II, стр. 781, 782. 1837.

<sup>2)</sup> Hofmeister, loco cit., стр. 52; сравни также ibidem, стр. 27, гдѣ приведено наблюденіе надъ didimene serpula.

<sup>3)</sup> Hofmeister, loco cit., стр. 53.



сколькихъ минутъ онѣ снова начинали двигаться обычнымъ образомъ. Аналогичныя наблюденія сообщаетъ также и Черни <sup>1)</sup>).

Относительно вліянія кислотъ и щелочей у насъ имѣются аналогичныя наблюденія.

Въ 0,05 процентныхъ растворахъ ѣдкаго кали или натра, въ 0,1% растворѣ виннокаменной кислоты Дютроше <sup>2)</sup> при своихъ опытахъ съ чага наблюдалъ сначала замедленіе, длившееся пять минутъ, а затѣмъ ускореніе вращенія. Кюне <sup>3)</sup> послѣ очень мимолетнаго вліянія паровъ амміака на *actinosphaerium* замѣчалъ у нихъ только присутствіе очень многочисленныхъ, кратковременныхъ и сильно варикозныхъ отростковъ, которые, впрочемъ, послѣ болѣе или менѣе продолжительнаго покоя, принимали снова свою обыкновенную форму.

## VI. ТЕОРЕТИЧЕСКІЯ СООБРАЖЕНІЯ.

На основаніи всѣхъ имѣющихся у насъ въ настоящее время свѣдѣній, невозможно еще установить такую теорію протоплазматическихъ движеній, которая-бы сводила ихъ на элементарныя физическіе и химическіе процессы. Подобно тому, какъ прямому наблюденію въ сущности доступна только механическая сторона процесса, точно также и теоретическое разсужденіе должно ограничиваться попыткой выяснитъ механику движеній; что-же касается до характера тѣхъ невидимыхъ явленій, то въ этомъ отношеніи мы должны ожидать разъясненій отъ работы будущихъ изслѣдователей, которые въ то же время должны будутъ разъяснитъ намъ и взаимную связь этихъ невидимыхъ пока еще молекулярныхъ силъ.

Каждая попытка дать объясненіе механизма протоплазматическихъ явленій должна обнимать собою не только всѣ извѣстныя видоизмѣненія протоплазматическаго движенія, какъ это

---

<sup>1)</sup> *Vinc. Czerny*, Einige Beobachtungen über Amöben. Arch. f. microscop. Anat. V, стр. 158. 1869.

<sup>2)</sup> *Dutrochet*, Compt. rend. II, стр. 781, 1837.

<sup>3)</sup> *Kühne*, Untersuchungen über das Protoplasma u. s. w., стр. 64 и 65; сравни также стр. 48 и 49 (амёбы), стр. 82 и слѣд. (миксомицеты). Далѣе *M. Schultze*, Das Protoplasma u. s. W. стр. 32 (*actinosphaerium*), стр. 37 (*miliola*).



уже требовалъ Гофмейстеръ <sup>4)</sup> и притомъ совершенно основательно, но, кромѣ того, должна въ принципѣ быть примѣнимой также и къ остальнымъ явленіямъ сократительности. Существенное сходство, существующее между всѣми формами проявленія сократительности и условіями ихъ образованія, и въ особенности постепенность переходовъ между этими явленіями доказываютъ совершенно наглядно, что во всѣхъ этихъ случаяхъ мы имѣемъ дѣло съ проявленіями одного и того-же механическаго принципа, одного и того-же элементарнаго механизма движенія.

Въ качествѣ исходнаго пункта для болѣе подробнаго расчлененія протоплазматическаго движенія можетъ служить уже признанная истина относительно того, что каждая самая маленькая микроскопически едва различаема частица каждой сократительной протоплазмы обладаетъ способностью къ самопроизвольнымъ движеніямъ. Доказательствомъ въ пользу только-что сказаннаго могутъ служить тѣ измѣненія формы и положенія, которыя появляются на каждомъ пунктѣ любой, покоящейся, впрочемъ, протоплазматической массы, а также и въ искусственно изолированныхъ, наимельчайшихъ протоплазматическихъ частицахъ, какъ самопроизвольно, такъ и подвліяніемъ искусственнаго раздраженія.

Изъ всего этого въ качествѣ самаго близкаго и, какъ мнѣ кажется, самаго естественнаго заключенія вытекаетъ представленіе о томъ, что протоплазма представляетъ собою агрегатъ самыхъ мельчайшихъ, сократительныхъ, раздражительныхъ форменныхъ элементовъ, общее движеніе которыхъ является результатомъ форменныхъ измѣненій этихъ мельчайшихъ элементовъ. При этомъ, конечно, совершенно неопредѣленнымъ остается какъ сущность, такъ и причина самыхъ измѣненій формы до появленія болѣе обстоятельныхъ изслѣдованій.

Въ виду того, что у насъ нѣтъ никакихъ основаній признавать за сократительные элементы самыя малыя, еще доступныя микроскопическому опредѣленію частицы протоплазмы, мы и видимъ себя вынужденными представлять себѣ сократи-

---

<sup>4)</sup> Hofmeister, Die Lehre von der Pflanzenzelle, стр. 59.



тельные элементы вообще еще меньше, а именно молекулярныхъ размѣровъ. — Относительно ихъ формы всего послѣдовательнѣе будетъ принять, что во время возбужденнаго состоянія она становится шарообразной или во всякомъ случаѣ такой, которая всего больше подходитъ къ шару; тогда какъ въ покоящемся состояніи сократительные элементы протоплазмы можемъ представлять себѣ вытянутыми и по большей части волокнистыми. Первое предположеніе имѣетъ основаніе въ слѣдующемъ фактѣ: всѣ, даже самыя мелкія, доступныя еще опредѣленію частицы протоплазмы стремятся принять при искусственномъ раздраженіи шарообразную форму, если только до этого онѣ не находились въ формѣ шара. Въ пользу послѣдняго предположенія, т. е., относительно того, что сократительные элементы имѣютъ въ покойномъ состояніи вытянутую или волокнистую форму говоритъ, съ одной стороны, тотъ фактъ, что самыя маленькія шарообразно сокращенныя частицы протоплазмы зачастую принимаютъ послѣ прекращенія раздраженія вытянутую и даже въ высшей степени тонкую (волокнистую) форму (псейдоподіи и другія формы); а съ другой стороны, покоящаяся гіалиновая протоплазма нерѣдко представляетъ, какъ это уже было раньше описано, расщепленіе своей массы на до-нельзя тонкія волоконца. Наконецъ, въ третьихъ, въ пользу этого предположенія говоритъ также и тотъ фактъ, что всѣ наиболѣе мелкіе, только что доступные нашему опредѣленію форменные элементы другихъ сократительныхъ образований (рѣсничные органы, миофаны, мышечныя волокна) представляютъ въ покойномъ состояніи вытянутую, удлинненную форму.

Механическія дѣйствія въ особенности обнаженныхъ протоплазмъ указываютъ намъ, что измѣненія формы и въ особенности укороченіе сократительныхъ элементовъ должны совершаться съ такой силой, которая во всякомъ случаѣ должна значительно превосходить ту силу, съ которой сократительные элементы стремились-бы принять форму шара, если-бы они вообще были въ жидкой формѣ.

Ради краткости мы станемъ при послѣдующемъ своемъ изложеніи называть эти гипотетичные сократительные элементы «инотагменами», т. е., такимъ названіемъ,



которое должно указывать на то, что въ этихъ элементахъ образуется та сила, которая даетъ поводъ къ сокращенію и что ее мы должны представлять себѣ въ видѣ молекулярныхъ соединеній (тагмен, Пфефферъ <sup>1)</sup>).—Крайне вѣроятно, что всѣ инотагмены бываютъ положительно одноосевыми, такъ какъ сократительность вообще, повидимому, бываетъ связана съ присутствіемъ положительно одноосевыхъ частицъ <sup>2)</sup>.

Какъ дѣятельныя, такъ и пассивныя явленія движеній протоплазмы вынуждаютъ насъ, далѣе, принять, что инотагмены протоплазмы не находятся подобно инотагменамъ мышцъ и рѣсничекъ въ сравнительно стойкомъ расположеніи, ориентирующемся по опредѣленнымъ направленіямъ осей, а, напротивъ того, бываютъ соединены вообще очень легко и оказываются какъ нельзя болѣе легко сдвигаемыми во всѣхъ направленіяхъ; при этомъ, конечно, не исключается возможность временной, или постоянной группировки большаго или меньшаго числа инотагменъ, въ опредѣленно сформированныя, болѣе крупныя массы (волокна, оболочки и т. д.).

За причину, обуславливающую значительную сдвигаемость протоплазматическихъ частицъ, можно признать присутствие сравнительно значительнаго количества имбибиціонной воды между инотагменами и группами инотагменъ, тѣмъ болѣе, что это вполне сходится съ господствующими мнѣніями относительно молекулярнаго строенія организованныхъ массъ. Соответственно съ количествомъ этой имбибиціонной воды, усиливается и уменьшается, какъ мы видѣли выше, и сдвигаемость сократительныхъ элементовъ протоплазмы.

Всѣ только-что изложенныя представленія позволяютъ намъ сдѣлать первый шагъ къ объясненію протоплазматическаго движенія, потому что они даютъ намъ возможность свести тѣ многочисленныя и разнообразныя формы, въ которыхъ проявляется протоплазматическое движеніе, а также и всѣ тѣ измѣненія, которымъ подвергается протоплазматическое движеніе, вслѣдствіе различнаго рода вліяній, на одинъ и тотъ-же процессъ, а именно, на измѣненіе формы инотагменъ. Само

<sup>1)</sup> *Pfeffer*, Osmotische Untersuchungen, стр. 32, Leipzig, 1877.

<sup>2)</sup> Contractilität und Doppelbrechung. Arch. f. d. ges. Physiol. XI, 1875.



собой разумѣется, что процессъ измѣненія формы инотагменъ самъ еще нуждается въ объясненіи.

Мы считаемъ не лишнимъ разобрать здѣсь, по крайней мѣрѣ, наиболѣе важные случаи въ только-что указанномъ направленіи.

I. Принятіе обнаженными протоплазмами формы шара при раздраженіи. Это измѣненіе объясняется тѣмъ, что всѣ инотагмены становятся одновременно шарообразными, потому что при этомъ притяженіе плоскостей, производимое инотагменами другъ на друга, а слѣдовательно, и повсемѣстное сцѣпленіе всей массы и по всѣмъ направленіямъ должно замѣтнымъ образомъ уравниваться. За вѣрность послѣдняго заключенія говорить то обстоятельство, что при электрическомъ раздраженіи *arcella*, воздушные пузыри, заключенные въ ея протоплазмѣ, становятся внезапно шарообразными. Такъ какъ, при этомъ объемъ воздушныхъ пузырей не подвергается сначала ни малѣйшему уменьшенію, то очевидно, что шарообразность не можетъ быть послѣдствіемъ только сокращенія одного коркового слоя протоплазмы, какъ это часто предполагали.

Сила, съ которой совершается приближеніе къ шарообразной формѣ, существеннымъ образомъ зависитъ отъ той силы, съ которой инотагмены мѣняютъ свою форму, а также и отъ средней силы сцѣпленія протоплазмы. Въ виду того, что сила сцѣпленія уменьшается при увеличеніи содержанія имбибиціонной воды, и сила стремленія принять шарообразную форму будетъ по необходимости ослабѣвать, соотвѣтственно съ нарастаніемъ количества имбибиціонной воды вообще. И дѣйствительно, при очень жидкой протоплазмѣ (напр., у нѣкоторыхъ плазмодій), сокращенію протоплазмы въ шарообразную форму мѣшаетъ уже одно вліяніе тяготѣнія.

Развитіе варикозныхъ расширеній, втягиваніе или расплываніе волокнообразныхъ и кожеобразныхъ отростковъ (псевдоподіи и т. д.), объясняется послѣ всего только-что сказаннаго совершенно легко <sup>1)</sup>.

---

<sup>1)</sup> Здѣсь необходимо вкратцѣ упомянуть объ опытѣ Кюне надъ такъ наз. искусственной мышцей (*Unters. über das Protoplasma u. s. w.*, стр. 81), потому что ему приписываютъ съ зоофизиологической стороны такую важность, которую онъ могъ бы имѣть самое большее въ томъ случаѣ, если



2. **Образование отростковъ.** Если въ протоплазматической массѣ, принявшей подъ влияніемъ раздраженія форму шара, или, выражаясь въ болѣе общей формѣ, редуцированной на наивозможно малую поверхность, послѣ прекращенія раздраженія, всѣ инотагмены одновременно вытянутся, то при этомъ необходимо должно получаться новое отчетливое изменение формы всей массы. Это вообще наблюдается только при частичномъ или неодновременномъ или неодинаково сильномъ вытягиваніи болѣе крупныхъ, ориентированныхъ по параллельнымъ направленимъ группъ инотагменъ. Слѣдовательно, шарообразное состояніе обнаженнаго протоплазматическаго тѣла можетъ соответствовать какъ полному покою (разслабленію), такъ и максимальному возбужденію (сокращенію инотагменъ).

Образование отростковъ можетъ быть объясняемо, съ одной стороны, новымъ удлиненимъ (разслабленіемъ) опредѣленно ориентированныхъ группъ инотагменъ, а съ другой стороны, оно допускаетъ также и различнаго рода другія объясненія. Однимъ изъ наиболѣе частыхъ случаевъ является извѣстное уже со временъ О. Ф. Мюллера и до нельзя обыкновенное обра-

---

бы объясненіе, даваемое Кюне этому опыту, было-бы вѣрно. Между тѣмъ, прежде, чѣмъ согласиться съ Кюне въ этомъ отношеніи, слѣдовало бы доказать, во-1), что порошокъ протоплазмы, введенный въ кишечный каналъ жуковъ и разбѣшанный съ водою, снова превращается тамъ въ живую раздражительную протоплазму; между тѣмъ, по свидѣтельству самыхъ опытныхъ авторовъ, неудача подобнаго рода оживленія представляется гораздо болѣе вѣроятной, нежели удача; во-2) если-бы мы даже и приняли, что первое требованіе выполнено, то все-же всѣ протоплазматическіе комочки должны-бы были соединиться въ одну органически связанную массу. «Искусственная мышца» и безъ того представляетъ собою только агрегатъ неправильно лежащихъ другъ возлѣ друга амѣбъ, и потому при одновременномъ сокращеніи всѣхъ этихъ амѣбъ, искусственная мышца не мѣняетъ замѣтнымъ образомъ своей формы. Опытъ, впрочемъ, доказалъ, что выполненіе этого требованія представляетъ собою наиболѣе невѣроятный случай. Кромѣ того, такъ какъ послѣ нѣсколькихъ опытовъ съ раздраженіемъ, произведено было опорожненіе этой искусственной мышцы и содержимое ея оказалось состоящимъ отчасти изъ отдѣльныхъ узловатыхъ массъ, а отчасти изъ блѣдныхъ пузырей и свободныхъ зернышекъ, изъ которыхъ далѣе не развивались никакія дальнѣйшія подвижныя формы, то, повидимому, мы можемъ считать доказаннымъ прямымъ опытомъ, что и первое и второе изъ вышеприведенныхъ условій остались невыполненными.



зование гіалиновыхъ выпячиваній, появляющихся у амёбъ и амёбовидныхъ массъ и имѣющихъ сначала видъ отрѣзка шара; въ эти выпячиванія въ послѣдствіи втекаетъ все внутреннее зернистое содержимое. Въ подобныхъ случаяхъ за причину слѣдуетъ считать всеобщее сокращеніе всѣхъ иноталменъ, находящихся въ вытягивающейся части гіалиноваго коркового слоя. Судя по совершающемуся, повидимому, безъ всякихъ препятствій движенію текущихъ зернышекъ, сцѣпленіе посреди гіалиноваго отростка не можетъ сколько нибудь замѣтнымъ образомъ отличаться отъ сцѣпленія жидкости. У зоофизиологовъ въ особенности сложился такого рода взглядъ на дѣло, что будто-бы отростки выдавливаются сокращеніями лежащей позади протоплазмы, и специально сокращеніями протоплазмы коркового слоя. Этотъ взглядъ впервые былъ высказанъ Эккеромъ <sup>1)</sup>, по отношенію къ амёбамъ. Впрочемъ, уже Дюжарденъ предполагалъ, а де-Бари <sup>2)</sup> доказалъ, что причина передвиженія протоплазматической массы должна по необходимости образоваться въ этомъ случаѣ у самой цѣли всего тока. Де-Бари видѣлъ эту причину въ томъ, что въ отросткахъ образуется «разслабленіе или расширеніе, въ силу котораго струя зернышекъ вгоняется въ отростки—или подобно водѣ, всасываемой порознымъ тѣломъ, или просто въ силу того, что струя течетъ туда, гдѣ она встрѣчаетъ наименьшее препятствіе». Гофмейстеръ тоже сталъ оспаривать господствующее мнѣніе и притомъ самымъ настоятельнымъ образомъ, опираясь при этомъ на тотъ фактъ, что струя зернышекъ распространяется въ отступательномъ направленіи отъ цѣли движенія. Совершенно основательно замѣчаютъ по этому поводу, что при этомъ не замѣчается и слѣдовъ сокращенія коркового слоя, въ тѣхъ частяхъ, которыя лежатъ кзади отъ теченія и сокращеніе которыхъ должно-бы было сказываться появленіемъ гладкой, напряженной, уменьшающейся поверхности. Напротивъ того, поверхность задняго отрѣзка тѣла при уменьшеніи объема его, представляется морщинистой, покрытой складками, а то такъ даже и расщепленной на волокнистую массу, въ чемъ

<sup>1)</sup> *Escher*, Ztschr. f. wissensch. Zoologie, I, стр. 235, 1849.

<sup>2)</sup> *de Bary*, Die Mycetozen, 2-е изд., стр. 47 и слѣд., 1864.



легко можетъ убѣдиться каждый желающій, наблюдая любую быстро ползущую впередъ амёбовидную массу.

По де-Бари <sup>1)</sup>, впрочемъ, у миксомицетовъ встрѣчается иногда такое образованіе отростковъ, которое соответствуетъ болѣе старому мнѣнію относительно этого вопроса. Въ этихъ случаяхъ, говоритъ де-Бари, протоплазма несомнѣнно сокращается позади струи и быстрота теченія уменьшается по мѣрѣ приближенія къ цѣли.

Совершенно аналогичнымъ образомъ среди протоплазмы появляются мѣстные и въ особенности поступательныя сокращенія группъ инотагменъ, вслѣдствіе чего развиваются мѣстные различія въ давленіи и подъ вліяніемъ этого могутъ появляться токи, смѣщенія легко подвижныхъ массъ. Что касается до взгляда, развитаго Брюкке <sup>2)</sup>, по отношенію къ *urtica* и состоящаго въ томъ, что передвиженіе заключенныхъ въ протоплазмѣ частицъ (зернышекъ, зеренъ, вакуоль и т. д.), вообще или по крайней мѣрѣ обыкновенно совершается только-что указаннымъ образомъ, т. е., подобно жидкости, передвигаемой сокращеніями стѣнокъ окружающей ее трубки, то онъ послѣ всего изложеннаго нами, долженъ быть признанъ невѣрнымъ <sup>3)</sup>.

*Примѣчаніе.* Впрочемъ, само собой понятно, что образованіе отростковъ и теченій могутъ совершаться также и безъ фізіологическаго сокращенія, единственно путемъ съезживанія корковаго слоя (такъ, напр., при частичномъ засыханіи, которое, напр., зачастую встрѣчается въ болѣе крупныхъ плазмодіяхъ, или также при свертываніи бѣлка, напр., послѣ за максимальнаго раздраженія). И само собой разумѣется, что при этомъ и въ особенности при опытахъ съ искусственнымъ раздраженіемъ, могутъ встрѣчаться всевозможныя колебанія различныхъ описанныхъ нами способовъ образованія отростковъ и токовъ.

---

<sup>1)</sup> Ibidem, стр. 47.

<sup>2)</sup> *Brücke*, Sitzgsber. d. Wiener Acad. Mathem.-natur. Cl. XLVI, 1863.

<sup>3)</sup> Сравн. также опроверженіе общей вѣрности этого мнѣнія у *M. Shultze*, Das Protoplasma u. s. w., стр. 51 и слѣд. Далѣе *A. de Bary*, Ueber den Bau und das Wesen der Zelle. Flora, 1862, стр. 249.



3. Вращеніе протоплазмы среди плотныхъ кліточныхъ стѣнокъ. Подобнаго рода движеніе должно появиться въ тѣхъ случаяхъ, когда инотагмены двигающихся слоевъ вообще бываютъ параллельны своими продольными осями къ направленію движенія и когда самопроизвольное раздраженіе распространяется въ этомъ направленіи. Подвижная протоплазма ползеть иногда по неподвижному слою у стѣнокъ, подобно ножкѣ улитки, двигающейся по твердому основанію.

4. Задержаніе самопроизвольнаго движенія искусственнымъ раздраженіемъ. Какъ уже было описано раньше, первымъ результатомъ искусственнаго раздраженія является по большей части остановка, или, по крайней мѣрѣ, замедленіе существующихъ самопроизвольныхъ движеній на непосредственно раздражаемыхъ мѣстахъ. При поверхностномъ разсмотрѣніи, могло бы показаться, что будто во всѣхъ этихъ случаяхъ произошло не столько возбужденіе протоплазмы, сколько парализованіе ея, и мнѣніе этого рода защищается въ особенности растительными фізіологами. Между тѣмъ, по нашему мнѣнію, должно происходить совершенно противоположное, и легко можно доказать, что съ этой точки зрѣнія и нельзя ожидать другаго результата. А именно, такъ какъ въ сокращенное состояніе подъ вліяніемъ раздраженія, приходятъ всѣ несокращенные прежде инотагмены, то на всѣхъ точкахъ протоплазмы поводы къ движеніямъ въ сущности выравниваются. Общая масса протоплазмы должна, слѣдовательно, придти сначала въ состояніе равновѣсія. При этомъ въ сущности происходитъ тоже самое, какъ если бы всѣ мышцы животнаго были одновременно возбуждены максимальнымъ образомъ, причемъ со стороны должна получаться картина задержанія нормальныхъ движеній, картина остановки.

Такъ какъ мы до сихъ поръ сводили движенія протоплазматическихъ массъ на дѣятельныя измѣненія формы самыхъ мельчайшихъ частицъ, то мы тѣмъ самымъ только отодвигали разрѣшеніе существеннаго затрудненія, которое именно и состоитъ въ объясненіи механизма, путемъ котораго совершается это измѣненіе формы. Въ настоящее время мы должны ограничиться нѣкоторыми указаніями, которыя скорѣе могутъ



считаться намекомъ для будущихъ изслѣдователей, нежели разрѣшеніемъ задачи <sup>1)</sup>).

Изъ прежде приведенныхъ нами основаній уже вытекаетъ, что механизмъ этотъ не можетъ быть ничѣмъ инымъ, какъ именно тѣмъ механизмомъ, который лежитъ въ основѣ также и дѣятельныхъ измѣненій формы мышцъ. Относительно мышцъ уже нельзя болѣе сомнѣваться въ томъ, что измѣненія формы ихъ сократительныхъ частицъ идутъ рука объ руку съ измѣненіями ихъ содержанія воды и ихъ состоянія набуханія. Легко можно доказать, что сократительные, двоякопреломляющіе свѣтъ слои поперечнополосатыхъ мышечныхъ волоконъ набухаютъ при новомъ укороченіи своемъ вслѣдствіе того, что они воспринимаютъ жидкость изъ лежащихъ между ними изотропическихъ несократительныхъ слоевъ, а при послѣдующемъ вытяженіи своемъ, они снова отдають эту жидкость этимъ послѣднимъ. И наоборотъ, характеристичное укороченіе можетъ быть получено путемъ искусственно вызваннаго набуханія двоякопреломляющихъ кружковъ мышцъ (даже въ тѣхъ случаяхъ, когда мышцы утратили уже свою раздражительность). Тоже самое наблюдается и по отношенію къ волнамъ мерцательныхъ рѣсничекъ. Такъ какъ можно признать за общее правило, что анизодіаметричныя, двоякопреломляющія свѣтъ какъ мертвыя, такъ и равно животныя и растительныя образованія, воспринимая воду (при набуханіи), стремятся укоротиться (и притомъ зачастую съ большей силой и всегда по направленію оптической оси), то мы и имѣемъ полное право принять, что ближайшей причиною измѣненія формы инотагменъ протоплазмы (также, какъ и другихъ сократительныхъ веществъ), служатъ измѣненія въ нихъ содержанія воды и, слѣдовательно, сущность сокращенія сводится на своеобразный процессъ набуханія.

Уже В. Гофмейстеръ <sup>2)</sup> старался доказать, что сущность движенія протоплазмы сводится на періодическія измѣненія содержанія воды въ мельчайшихъ протоплаз-

---

<sup>1)</sup> Сравни также цѣлый рядъ статей въ Arch. f. d. ges. Physiologie, VII, 33, 155 и слѣд. (особенно стр. 176 и слѣд.) 1873, VIII, стр. 95 и слѣд. 1874, XVIII, стр. 1 и слѣд. 1878.

<sup>2)</sup> W. Hofmeister, Die Lehre von der Pflanzenzelle, стр. 63 и слѣд. 1867.



матическихъ частицахъ, и онъ исходилъ при этомъ изъ измѣнчивости имбибиціоннаго состоянія протоплазмы, и мысль свою онъ развилъ самымъ оригинальнымъ образомъ. Впрочемъ, онъ принималъ только измѣненія объема, а не формы мельчайшихъ частицъ, а этого недостаточно для объясненія наблюдающейся во многихъ случаяхъ относительной величины укороченія или удлиненія. Что до процессовъ набуханія, которые развиваются при сокращеніи мышцы, то Гофмейстеръ вовсе не былъ знакомъ съ ними.

Въ виду того, что послѣ всего сказаннаго процессъ сокращенія сводится на такой, который наблюдается также и на несомнѣнно неодушевленныхъ предметахъ (напр., на высохшихъ или отвердѣвшихъ въ абсолютномъ алкоголѣ соединительнотканыхъ волоконцахъ), мы и можемъ предоставить дальнѣйшій анализъ самаго механизма сокращенія физикамъ. Съ физиологической стороны, напротивъ того, пришлось-бы далѣе остановиться на вопросѣ о томъ, чѣмъ именно обуславливаются измѣненія въ содержаніи воды въ инотагменахъ. На этомъ пунктѣ, по всѣмъ вѣроятіямъ, должны начаться и работы химиковъ. Впрочемъ, при настоящемъ положеніи нашихъ знаній было-бы совершенно бесплодно вдаваться въ это отношеніи въ дальнѣйшія предположенія.



## ВТОРАЯ ГЛАВА.

### Мерцательное движеніе:

#### I. ВВЕДЕНІЕ.

Подъ мерцательнымъ движеніемъ, въ самомъ широкомъ смыслѣ этого слова, мы подразумѣваемъ каждое самостоятельное движеніе волосистыхъ или листикообразныхъ придатковъ, какъ животныхъ, такъ и растительныхъ клѣточекъ. Въ болѣе узкомъ значеніи этого слова, подъ нимъ подразумѣваютъ правильное, періодичное, колебательное движеніе маленькихъ волосиковъ, которые сидятъ на поверхности многихъ клѣточекъ, и въ особенности животныхъ эпителиальныхъ клѣточекъ. Особеннымъ видоизмѣненіемъ мерцательнаго движенія эпителиальныхъ рѣсничекъ является движеніе животныхъ сѣмянныхъ нитей.

Мерцательное движеніе сходится съ движеніемъ протоплазмы и мышцъ въ томъ отношеніи, что оно существеннымъ образомъ зависитъ отъ измѣненій формы, что оно вызывается извѣстными моментами (раздраженіями) и связано бываетъ въ своемъ образованіи съ общими условіями жизни. Отъ движенія протоплазмы мерцательное движеніе отличается главнымъ образомъ тѣмъ, что сократительныя частицы при немъ двигаются около устойчиваго равновѣсія и толчекъ къ движенію рѣснички развиваютъ не въ самихъ себѣ, а получаютъ извнѣ изъ тѣхъ клѣточекъ, на которыхъ онѣ сидятъ, и единственнымъ исключеніемъ въ этомъ отношеніи являются только развѣ сѣмянные нити. Слѣдовательно, мерцательные волосики или рѣснички представляются сократительными, но, оставляя въ сторонѣ только-что упомянутое исключеніе, они не могутъ быть названы автоматично-раздражительными. Послѣднимъ свойствомъ об-



ладають обыкновенно тѣла мерцательныхъ клѣточекъ, которыя зато сами вообще не бываютъ сократительными.

Въ нѣкоторыхъ случаяхъ и самыя клѣточки, на которыхъ сидятъ мерцательныя волосики, получаютъ нормальнымъ образомъ раздраженіе только извнѣ, изъ другихъ тканевыхъ элементовъ, а эти послѣдніе сами могутъ возбуждаться изъ извѣстнаго рода центровъ произвольно или рефлекторно и, слѣдовательно, по отношенію къ мерцательнымъ клѣточкамъ они исполняютъ роль двигательныхъ нервовъ (весельные органы *stenophorae*).—Отъ мышечныхъ движеній мерцательныя отличаются въ общемъ прежде всего тѣмъ, что измѣненіе формы совершается не на всѣхъ точкахъ поперечнаго сѣченія одновременно и съ одинаковой силой, слѣдовательно, измѣненіе формы происходитъ не симметрично по отношенію къ каждой проведенной черезъ продольную ось органа плоскость, а напротивъ того, асимметрично; въ результатѣ получается не прямолинейное укороченіе въ сравненіи съ вытянутымъ состояніемъ, а боковое искривленіе органа.

Подобно тому, какъ между наиболѣе дифференцированными формами мерцательнаго движенія и его наиболѣе низкими формами существуютъ всевозможныя переходныя степени, точно также и между протоплазматическимъ движеніемъ, съ одной стороны, и мерцательнымъ, съ другой, наблюдается цѣлый рядъ переходныхъ формъ, о которыхъ мы говорили уже подробнѣе въ главѣ, посвященной вопросу о протоплазматическомъ движеніи.

Историческіе данныя. Самыя старыя наблюденія надъ мерцательнымъ движеніемъ относятся къ семнадцатому столѣтію. Они были произведены въ Голландіи. Въ 1677 году Лейденовскій студентъ медицины Іоганнъ Гамъ изъ Аригейма открылъ въ человѣческомъ сѣмени живые, снабженные хвостами «животныя» (*Thierchen*). Левенгёкъ, которому Іоганнъ Гамъ демонстрировалъ свое открытіе<sup>1)</sup>, подтвердилъ его и доказалъ присутствіе тѣхъ же самыхъ элементовъ въ сѣмени многихъ животныхъ и на основаніи этихъ наблюденій онъ построилъ свои теоріи, которыя и послужили поводомъ къ знаменитому спору анималькулистовъ и овулистовъ. Нѣсколько лѣтъ спустя (въ

<sup>1)</sup> *Antony van Leeuwenhoek*, *Sevende vervolg der Brieven enz.* Delft. *H. van Krooneveld*, 4, 113 Brief, стр. 65, 1702,



1683) Ант. де Гейде <sup>1)</sup> открылъ мерцательное движеніе въ жаберной слизистой оболочкѣ ракушекъ. Послѣ него это явленіе было найдено у самыхъ разнообразныхъ и въ особенности безпозвоночныхъ животныхъ и этого рода наблюденія относятся главнымъ образомъ ко второй половинѣ прошлаго столѣтія и къ первымъ годамъ настоящаго.

Первыя связныя и цѣлостныя изслѣдованія и изложе- нія этого предмета доставили намъ Пуркинѣ и Вален- тинъ <sup>2)</sup> и В. Шарпей <sup>3)</sup>, сочиненія которыхъ въ тоже са- мое время содержатъ обильное воличество новыхъ анато- мическихъ и физиологическихъ данныхъ. Наиболѣе важ- ныя, появившіяся съ той поры работы будутъ упомяну- ты нами ниже въ отдѣльныхъ главахъ настоящаго сочи- ненія.

## II. РАСПРОСТРАНЕНІЕ МЕРЦАТЕЛЬНОГО ДВИЖЕНІЯ.

Несмотря на то, что мерцательное движеніе распространено, какъ въ животныхъ, такъ и въ растительныхъ организмахъ, оно все-же оказывается особенно обобщеннымъ въ царствѣ животныхъ. У растений этого рода, движеніе ограничивается нисшими формами (напр., блуждающими спорами водорослей и грибовъ, сперматозооами characeae, мхами, тайнобрачными). Между protozoa отличаются особенно flagellata и еще болѣе снабженныя рѣсничками инфузоріи замѣчательнымъ разно- образіемъ мерцательныхъ органовъ. У metazoa, начиная съ губокъ и кончая человѣкомъ, мерцательное движеніе всегда бываетъ связано съ эпителиальными клѣточками, которыя по большей части бывають соединены другъ съ другомъ въ боль- шомъ числѣ, такъ что онѣ образуютъ цѣлыя плоскости и бы- ваютъ извѣстны подъ названіемъ мерцательнаго эпителія. По- добнаго рода мерцательный эпителій отсутствуетъ только у arthropoda и (почти) у serhalopoda; но затѣмъ встрѣчается у каждаго вида на совершенно опредѣленныхъ и по большей

<sup>1)</sup> *Antonius de Heide*, *Anatome mytili*, стр. 11, 45—48, 1683.

<sup>2)</sup> *Purkinje et Valentin*, *De phaenomeno generali et fundamentali motus vib- ratorii continui etc.* Comment. physiol. Vratislaviae, 4, 1835. - Содержитъ на стр. 5—34 реферирующее, очень полное указаніе литературы до 1835.

<sup>3)</sup> *W. Sharpey*, *Cilia*, въ *Todd's Cyclop. of Anat. and Physiol.* I, стр. 606 - 638; 1835—36—см. также *London and Edinburgh new philosoph. Journ.* стр. 1—16, апрѣль, 1835.



части на многихъ мѣстахъ тѣла; хотя мерцательный эпителий ни въ какомъ случаѣ не бываетъ вообще связанъ съ опредѣленными, морфологически или физиологически характеристичными мѣстами тѣла. — Сѣмянныя тѣльца тоже представляютъ собою только видоизмѣненные эпителиальные клѣточки.

Мерцательное движеніе наблюдается мѣстами или также и по всей наружной поверхности яицъ, зародышей, а также и во время другихъ періодовъ развитія очень многихъ животныхъ, обладающихъ къ тому-же и болѣе высокой организаціей; движеніе это встрѣчается на эпидермѣ (у многихъ *coelenterata*, червей, *echinoderma*, моллюсковъ); въ кишечномъ каналѣ (очень распространено у *coelenterata*, червей, *echinoderma*, моллюсковъ, рыбъ, амфибій), на поверхности дыхательныхъ органовъ, мочеполового аппарата и т. д.

У взрослого человѣка мерцательный эпителий встрѣчается на слѣдующихъ мѣстахъ <sup>1)</sup>: на слизистой оболочкѣ носовой полости (за исключеніемъ самаго нижняго отдѣла и *regio olfactoria*), въ добавочныхъ полостяхъ носа (*antrum Highmori* etc.), въ слѣзномъ протокѣ, въ слѣзномъ мѣшкѣ, въ верхней части глотки, Евстахіевой трубѣ, въ барабанной полости (частію), въ гортани (начиная съ нижней части надгортанника книзу, за исключеніемъ голосовыхъ связокъ), въ дыхательномъ горлѣ и въ бронхахъ (до легочныхъ пузырьковъ, въ которыхъ мерцательный эпителий отсутствуетъ), въ полости матки (начиная съ средней части шейки кверху), въ яйцеводахъ (до наружной поверхности *fimbriae*), въ каналахъ до придатковъ яичника и придатковъ яичка (начиная съ *vasa efferentia testis* и до *vas deferens*), въ *vesicula prostatica* (?), въ центральномъ каналѣ спиннаго мозга и въ полостяхъ головнаго мозга.

У человѣческихъ зародышей мерцательный эпителий встрѣчается между четвертымъ и седьмымъ мѣсяцемъ — также и въ пищеводѣ, а мѣстами также и въ полости рта и въ желудкѣ».

---

<sup>1)</sup> Большія подробности см. особенно у *G. Valentin*, статья *Flimmerbewegung* въ *Wagner's Handwörterb.* I, стр. 486—496, 1842.

<sup>2)</sup> *E. Neuman*, *Flimmerepithel im Oesophagus menschlicher Embryonen*. *Arch. f. microscop. Anat.* XII, стр. 570, 1876; *Kölliker*, *Entwickelungsgeschichte des Menschen* u. s. w. 2-ое изд., стр. 853, 1878.



### III. СТРОЕНИЕ МЕРЦАТЕЛЬНЫХЪ ОРГАНОВЪ. СТРОЕНИЕ МЕРЦАТЕЛЬНЫХЪ КЛѢТОЧЕКЪ.

Форма мерцательныхъ органовъ обыкновенно состоитъ изъ крайне тонкихъ кеглеобразныхъ волосиковъ. Такова форма ихъ у всѣхъ снабженныхъ рѣсничками эпителиальныхъ клѣточекъ высшихъ животныхъ, у большинства сѣмянныхъ тѣлецъ, а также и у многихъ низшихъ животныхъ и растений. Рядомъ съ этимъ, встрѣчаются также (у безпозвоночныхъ) плотныя кеглеобразныя и листикообразныя рѣснички, которыя, впрочемъ, всегда могутъ быть разложены (путемъ давленія или химическихъ влiяній) на пучки, состоящiе изъ самыхъ тонкихъ волосиковъ. Лишь рѣдко встрѣчаются мерцательные органы въ формѣ, повидимому, гомогенныхъ оболочекъ (сѣмянныя нити саламандръ, тритоновъ, *bombinator* и волнующiяся перепонки многихъ инфузорiй).

Большая часть простыхъ мерцательныхъ волосъ едва имѣетъ доступную измѣренiю толщину и за исключенiемъ сѣмянныхъ нитей они рѣдко бываютъ длиннѣе 0,05 мм. (такъ напр., у человѣка въ дыхательномъ горлѣ они равняются 0,003 — 0,005 мм.; въ придаткахъ яичка онѣ составляютъ 0,022—0,033 мм. въ длину; но зато у *stenophora* въ весельныхъ пластинкахъ они достигаютъ, по Кѣлликеру, длины болѣе одного миллиметра <sup>1)</sup>).

Мерцательные органы представляются совершенно гомогенными <sup>2)</sup>, гладкими, безцвѣтными, довольно сильно и притомъ крайне отчетливо положительными одноосевыми и двояко преломляющими свѣтъ. Оптическая ось всегда совпадаетъ съ ихъ продольнымъ направлениемъ <sup>3)</sup>.

---

<sup>1)</sup> *A. Kölliker*, Handb. der Gewebelehre, 5-е изд., стр. 467 и 525, 1867.

<sup>2)</sup> *A. Stuart* описываетъ, впрочемъ, поперечную полосатость въ рѣсничкахъ *opisthobranchus*, которую онъ и сравниваетъ съ мышечной исчерченностью. *Ztschr. f. wissensch. Zool.* XV, стр. 99, 1865.

<sup>3)</sup> *Th. W. Engelmann*, *Contraktilität und Doppelbrechung*; *Arch. f. d. ges. Physiol.* XI, стр. 452 и слѣд., 1875. — Первые наблюденiя принадлежали *Valentin*'у, *Die Untersuchungen der Pflanzen und Thiergewebe im polarisirten Lichte*, стр. 250 и 305, Leipzig, 1861.



Всѣ мерцательные органы обладаютъ довольно значительной плотностію, гибкостію и упруностію. Они легко набухаютъ и сѣживаются, причемъ этого рода измѣненія сопровождаются соотвѣтственными измѣненіями ихъ оптическихъ и механическихъ свойствъ. Въ тоже самое время мѣняется также и форма; а именно: при набуханіи увеличивается поперечникъ толщины, тогда какъ продольный размѣръ при этомъ уменьшается и зачастую въ очень значительной степени <sup>1)</sup>.—Согрѣваніе до 50° Ц. и выше обыкновенно дѣлаетъ мерцательные органы болѣе стойкими и усиливаетъ въ тоже самое время ихъ способность преломлять свѣтъ. Совершенно также дѣйствуютъ всѣ тѣ растворы, которые обусловливаютъ свертываніе бѣлковыхъ тѣлъ. Ёдкія щелочи, даже въ очень разведенныхъ растворахъ, и по большей части также концентрированные уксусная, соляная, сѣрная и азотная кислоты совершенно растворяютъ мерцательныя рѣснички.

Впрочемъ, различные виды мерцательныхъ рѣсничекъ представляютъ не мало различій въ своемъ отношеніи къ химическимъ реактивамъ; мерцательныя рѣснички, находящіяся въ различныхъ частяхъ тѣла, тоже оказываются различными въ этомъ отношеніи, какъ уже замѣтилъ Шарпей <sup>2)</sup> и какъ это было доказано Кёлликеромъ <sup>3)</sup> въ особенности по отношенію къ сѣмяннымъ нитямъ.

Вообще же физическое и химическое отношеніе мерцательныхъ волосъ оказывается всего ближе подходящимъ къ гіалиновой протоплазмѣ, обладающей болѣе значительной плотностію, какъ это прямо вытекаетъ изъ всего вышеизложеннаго. И дѣйствительно между мерцательными рѣсничками, съ одной стороны, и протоплазмой, съ другой, существуютъ прямые переходы, какъ это было доказано нами въ главѣ о протоплазмѣ. Впрочемъ, мы не можемъ признать цѣлесообразнымъ сложившееся теперь обыкновеніе, по которому мерцательное вещество вообще

1) На основаніи собственныхъ наблюденій и измѣреній рѣсничекъ у лягушки, устрицы и различныхъ инфузорій.

2) *W. Sharpey*, статья *Cilia* въ *Todd's Cyclopaedia of Anat. and Physiol.* I, стр. 606, 1835—1836. См. также *Th. W. Engelmann*, Ueber die Flimmerbewegung. *Jenaische Ztschr. f. Med. und Naturw.* IV, стр. 321, 1868. Появилась также и въ видѣ отдѣльной брошюры, Leipzig, 1868.

3) *A. Kölliker*, Physiologische Studien über die Samenflüssigkeit, *Ztschr. f. wissenschaftl. Zoologie* VII, стр. 201 и слѣд. 1855.



называется просто протоплазмой, потому что въ большинствѣ случаевъ какъ нельзя болѣе возможнымъ оказывается рѣзкое различіе этихъ двухъ формъ.

Всѣ мерцательныя рѣснички бывають укрѣплены на протоплазматическомъ основаніи. Никогда онѣ не являютя разростаніями плотныхъ клѣточныхъ оболочекъ. Напротивъ того, даже мерцательныя рѣснички прободають подобнаго рода клѣточные оболочки во всѣхъ тѣхъ случаяхъ, гдѣ онѣ существуютъ и запускають свои корни въ нижележащую протоплазму <sup>1)</sup>. Очень часто (почти каждый мерцательный эпителий) мерцательныя рѣснички являютя, впрочемъ, не непосредственнымъ продолженіемъ протоплазмы, а напротивъ того, онѣ опираются сначала на тонкомъ слое прозрачнаго какъ стекло вещества, которое представляется очень способнымъ къ набуханію и мало способнымъ къ противодѣйствію по отношенію къ всевозможнымъ вліяніямъ. Вещество это, судя по всѣмъ его свойствамъ, очень близко подходитъ къ веществу самихъ рѣсничекъ, хотя оно и не обладаетъ, повидимому, сократительностію. Этотъ слой также, какъ и гомологичная съ нимъ палочковая кайма кишечныхъ эпителиальныхъ клѣточекъ, гладко въ видѣ крышки прилегаеть на обнаженную поверхность клѣточной протоплазмы. Крышки сосѣднихъ мерцательныхъ клѣточекъ соприкасаются до того близко другъ съ другомъ, что въ нѣкоторыхъ случаяхъ онѣ въ видѣ кожицы приподнимаются на большихъ протяженіяхъ.

По словамъ нѣкоторыхъ наблюдателей <sup>2)</sup> рѣснички прорывають эту крышку для того, чтобы затѣмъ окончиться въ подлежащей протоплазмѣ. Нѣкоторые наблюдатели принимаютъ, что рѣснички продолжаются даже въ формѣ тонкихъ волоконъ довольно далеко въ протоплазму, среди которой ихъ и можно бываетъ прослѣдить. Я никогда не могъ убѣдиться въ вѣрности этого заявленія и склоняюсь въ пользу того мнѣнія, что въ основѣ этого заявленія находится оптический обманъ, совершенно, впрочемъ, простительный, какъ это и было

<sup>1)</sup> Всего яснѣе это видно у высшихъ водорослей и у инфузорій.

<sup>2)</sup> *Valentin, Buhlmann, Friedreich, Eberth, Marchi, Stuart, Kanvier* и другіе. Сравни *Engelmann, Jenaische Ztschr. für Medicin und Naturwissenschaften* IV, стр. 470 и слѣд. 1868.



изложено мною подробнѣе въ другомъ мѣстѣ <sup>1)</sup>.—Какимъ образомъ въ подобныхъ продолженіяхъ рѣсничекъ среди протоплазмы могли видѣть фізіологическій постулатъ, кажется мнѣ совершенно непонятнымъ. Одного прикасанія къ тѣлу клѣточки оказывается теоретически совершенно достаточно.

Число сидящихъ на каждой отдѣльной клѣточкѣ рѣсничекъ оказывается въ случаѣ мерцательнаго эпителія, по большей части, довольно значительнымъ; у человѣка (и вообще у позвоночныхъ животныхъ) число это колеблется отъ 10 до 20. Рѣснички оказываются равномерно распространенными по поверхности клѣточки и онѣ бываютъ отдѣлены другъ отъ друга такими промежутками, ширина которыхъ оказывается едва доступной измѣренію.

У безпозвоночныхъ животныхъ тоже встрѣчаются эпителиальные клѣточки, которыя, подобно одноклѣточнымъ водорослямъ, *flagellatae* и сѣмяннымъ тѣльцамъ, бываютъ снабжены только однимъ, но зато обыкновенно очень длиннымъ волоскомъ. Этого рода формы противуполагались настоящимъ мерцательнымъ клѣточкамъ подъ названіемъ «бичевныхъ клѣточекъ» (*Geisselzellen*). Впрочемъ, между этими двумя формами существуетъ много переходовъ.

Форма, размѣры и болѣе тонкое строеніе тѣла мерцательныхъ эпителиальныхъ клѣточекъ не представляютъ ничего характеристичнаго. Въ однихъ случаяхъ клѣточки эти бываютъ цилиндричными, въ другихъ болѣе плоскими. Онѣ всегда окружаютъ круглое или эллипсоидное пузыреобразное ядро, которое содержитъ въ себѣ одно или нѣсколько ядерныхъ тѣлецъ. Протоплазма этихъ клѣточекъ представляется однородной или крайне мелкозернистой; она однажды преломляетъ свѣтъ, бываетъ совершенно свободна отъ присутствія въ ней болѣе грубыхъ частицъ и въ тоже время она нигдѣ не оказывается ограниченной отчетливой, плотной оболочкой. Въ живомъ эпителиѣ клѣточки эти прилегаютъ другъ къ другу до того близ-

---

<sup>1)</sup> *Enyelmann*, Ueber die Flimmerbewegung въ *Jenaische Ztschr. f. Med. und Naturwissensch.* IV, стр. 471, 1868. Примѣчаніе. Приведенное тутъ объясненіе обманчивыхъ картинъ имѣетъ полное приложеніе также и къ новѣйшимъ изслѣдованіямъ и въ особенности къ наблюденіямъ *Ranvier* (*Traité techn. d'histologie*, стр. 242, Paris, 1875).



ко, что границы между ними остаются совершенно незамѣтными и механическое изолированіе удается лишь въ крайне несовершенной степени. Различить границы и механически изолировать эпителиальныя мерцательныя клѣточки можно бываетъ тѣмъ лучше, чѣмъ дальше зашелъ процессъ умирания этихъ клѣточныхъ образованій.

Здѣсь мы не можемъ вдаваться въ дальнѣйшія анатомическія подробности. Интересующіеся этой стороной дѣла должны ознакомиться въ особенности со статьей Валентина о мерцательномъ движеніи въ ручномъ словарѣ Вагнера (статья эта, впрочемъ, содержитъ не мало неточнаго и ошибочнаго) и, кромѣ того, они могутъ найти необходимыя имъ свѣдѣнія въ сочиненіяхъ по гистологіи. Относительно мерцательныхъ клѣточекъ безпозвоночныхъ животныхъ, которыя представляютъ многія различія, мы должны еще указать на очень многочисленную специальную литературу; такъ, напр., относительно сѣмянныхъ тѣлецъ на статью о воспроизведеніи, а также и на статью ля Валеттъ и Сентъ Джоржа о «яичкахъ» въ Штриккеровскомъ «Handbuch der Lehre von den Geweben».

#### IV. ХАРАКТЕРЪ МЕРЦАТЕЛЬНОГО ДВИЖЕНІЯ ПРИ МИКРОСКОПИЧЕСКОМЪ ИЗСЛѢДОВАНИИ.

Если полоску свѣжаго лягушечьяго эпителия, хотя бы, напр., со слизистой оболочки нѣба помѣстить въ возможно индифферентную жидкость (хотя бы, напр., въ растворъ поваренной соли въ 0,5% или въ іодовую сыворотку) и затѣмъ изслѣдовать подъ микроскопомъ, то всѣ рѣснички оказываются въ самомъ оживленномъ движеніи, если только изслѣдованіе производится немедленно. Въ самомъ благопріятномъ случаѣ каемка рѣсничекъ представляется при разсматриваніи въ профиль въ видѣ нѣжной, вездѣ одинаково высокой тѣневой полосы на поверхности эпителия. На взглядъ эпителий представляется совершенно неподвижнымъ и движеніе его рѣсничекъ сказывается только порывистымъ теченіемъ омывающей его жидкости, которая быстро проноситъ вдоль его поверхности всевозможныя взвѣшенныя въ ней частицы. Изъ отдѣльныхъ рѣсничекъ невозможно бываетъ сначала ничего различить; но вскорѣ начинаетъ становиться замѣтнымъ, что отъ времени до времени въ каймѣ рѣсничекъ появляются небольшія полосы свѣ-



та и тѣни, которыя появляются съ молніеобразной быстротой и также быстро снова исчезаютъ. Сначала онѣ появляются лишь рѣдко и на немногихъ мѣстахъ, но постепенно онѣ начинаютъ слѣдовать другъ за другомъ быстрѣе и на болѣе многочисленныхъ мѣстахъ. Вскорѣ послѣ того большая часть каймы начинаетъ представлять мерцающее колебаніе и теченіе и, кромѣ того, то тамъ, то здѣсь отчетливо видны бывають отдѣльныя рѣснички. Чаще это состояніе наблюдается, впрочемъ, тотчасъ послѣ препаровки.—Въ тѣхъ случаяхъ, когда движеніе рѣсничекъ еще болѣе замедляется, возможнымъ оказывается еще болѣе подробно прослѣдить и проанализировать явленіе мерцательнаго движенія. Путемъ подобнаго рода изслѣдованій медленно двигавшихся рѣсничекъ выяснены были слѣдующія данныя:

Всѣ мерцательные волосики или рѣснички производятъ правильныя періодичныя и ритмическія движенія раскачиванія изъ стороны въ сторону и притомъ въ плоскостяхъ, которыя вообще находятся отвѣсно къ поверхности клѣточекъ. Направленія движеній лежащихъ по сосѣдству мерцательныхъ рѣсничекъ бывають параллельныя и постоянныя и въ общемъ оказываются идущими въ одномъ направленіи съ продольной осью соотвѣтственнаго органа (дыхательное горло, яичникъ, напримѣръ), рѣже они бывають вертикальны къ ней.

Каждое полное колебаніе состоитъ изъ медленнаго загибанія назадъ и изъ загибанія впередъ, которое въ среднемъ выводѣ бываетъ почти вдвое быстрѣе перваго. Всѣ рѣснички одной и той же мѣстности двигаются быстрѣе по одному и тому же направленію и, слѣдовательно, онѣ усиливають взаимно свое механическое дѣйствіе наружу.

Пуркинѣе и Валентинъ <sup>1)</sup> наблюдали интересное исключеніе изъ послѣдняго правила. Они наблюдали на придаточныхъ жабрахъ ракушекъ слѣдующее явленіе: цѣлый рядъ рѣсничекъ внезапно, какъ бы вслѣдствіе толчка поворачивался въ противоположную сторону и затѣмъ начиналъ двигаться въ этомъ направленіи долгое время и съ болѣею быстротой. Нерѣдко мерцательные волосики

<sup>1)</sup> *Valentin, Flimmerbewegung. Handwörterbuch der Physiologie I, стр. 513, 1842.*



по прошествіи нѣкотораго времени снова возвращались къ своему прежнему направленію, какъ бы подъ вліяніемъ новаго толчка. Я самъ <sup>1)</sup> имѣлъ неоднократно случай наблюдать это явленіе у того же самаго объекта, но никогда не встрѣчалъ его въ мерцательныхъ рѣсничкахъ позвоночныхъ животныхъ.

Амплитуда колебаній очень сильно мѣняется смотря по виду клѣточекъ и внѣшнимъ условіямъ; но въ мерцательномъ эпителиѣ она оказывается одинаковой для всѣхъ сидящихъ на одной и той же клѣточкѣ въ одно и тоже время рѣсничекъ. Въ наиболѣе благопріятномъ случаѣ она превышаетъ при этихъ условіяхъ  $90^\circ$ ; но обыкновенно амплитуда колебаній мерцательныхъ рѣсничекъ оказывается не столь значительной и равняется приблизительно  $20—50^\circ$ . При этомъ замѣчается, что колебанія вообще совершаются не около отвѣсной поверхности клѣточекъ, а около косаго средняго положенія. Это послѣднее постоянно бываетъ наклонено кпереди, т. е., въ ту сторону, въ которую рѣснички двигаются съ болѣе значительной быстротой и въ которую соотвѣтственно съ этимъ направляется и струя жидкости. Наклоненіе поверхности можетъ составлять  $20^\circ$  и болѣе.

Формы и положенія, которыя послѣдовательно принимаетъ каждая отдѣльная мерцательная рѣсничка во время своего колебательнаго изъ стороны въ сторону движенія, могутъ быть всего лучше опредѣлены при разсматриваніи въ отвѣсномъ направленіи къ колебательной плоскости. Изъ произведенныхъ такимъ образомъ наблюденій выяснилось, что при одинаковомъ видѣ мерцательнаго эпителия въ этомъ отношеніи при данныхъ условіяхъ существуетъ довольно значительное постоянство. По большей части и въ особенности при короткихъ рѣсничкахъ (въ родѣ тѣхъ, которыми усаженъ мерцательный эпителий многихъ позвоночныхъ животныхъ), движеніе которыхъ уже бываетъ замѣтнымъ образомъ замедлено, форма мерцательныхъ волосиковъ остается во время движенія, повидимому, безъ измѣненій, неподатливой и обыкновенно она бываетъ слегка вогнутая кпереди или же и прямо вытянутой; у безпозвоночныхъ животныхъ форма мерцательныхъ рѣсничекъ

<sup>1)</sup> Jenaische Ztschr. IV, стр. 476, 1868.



оказывается иногда болѣе сильно изогнутой, особенно при болѣе значительной длинѣ мерцательныхъ рѣсничекъ; въ нѣкоторыхъ случаяхъ онѣ бывають изогнуты въ видѣ латинскаго S (жабры ракушекъ). Слѣдовательно, мерцательныя рѣснички двигаются изъ стороны въ сторону въ формѣ плотнаго цѣлаго: мѣстомъ двигающей силы можетъ служить только какая нибудь точка ихъ основанія. Движеніе этого характера путемъ постепенныхъ переходовъ превращается въ «крючкообразный» родъ движенія (*motus uncinatus*, по Валентину), при которомъ мерцательныя рѣснички во время своего движенія впередъ сильно изгибаются, такъ что на передней поверхности ихъ появляется вогнутость; при этомъ мерцательныя рѣснички бывають похожи на палецъ въ состояніи сильнаго сгибанія.—Зачастую также мерцательныя рѣснички представляютъ, особенно если онѣ нѣсколько набухли (напр., въ чистой водѣ, въ разведенныхъ щелочахъ) и еще чаще тѣ изъ нихъ, которыя отличаются болѣе значительной длиной (у многихъ безпозвоночныхъ животныхъ, у сѣмянныхъ нитей), такъ называемый волнистый или кнутообразный типъ движенія (*motus undulatus*, Валентинъ). Само собой разумѣется, что этого рода движеніе можетъ быть точно также вызываемо активными движеніями, локализованными исключительно у основанія рѣсничекъ; но въ виду того, что «крючкообразныя» искривленія и наблюдающееся иногда колебаніе исключительно однихъ только концевъ рѣсничекъ при покойномъ состояніи основной части ихъ, мы считаемъ возможнымъ признать, что рѣснички могутъ быть дѣятельно сократительными на всѣхъ своихъ точкахъ. При послѣдней формѣ (которая особенно часто встрѣчается у сѣмянныхъ живчиковъ и нисшихъ организмовъ, но также и у мерцательнаго эпителия высшихъ животныхъ, моллюсковъ и т. д.), движенія бывають болѣе маятникообразныя, раскачиванія изъ стороны въ сторону совершаются одинаково быстро и плоскость раскачиванія, по большей части, представляется крайне измѣнчивой. Этого рода движеніе подходит подъ понятіе «раскачивающагося» движенія (*motus vacillans* Валентина).

Только въ совершенно исключительныхъ случаяхъ у настоящаго мерцательнаго эпителия наблюдается «воронкообразное» движеніе (*motus infundibuliformis*, Валентинъ), при которомъ



кончикъ рѣснички описываетъ разрѣзъ конуса, а самая рѣсничка поверхность конуса <sup>1)</sup>. У бичеобразныхъ клѣточныхъ образованій (Geisselzellen) всевозможнаго рода воронкообразное движеніе, напротивъ того, составляетъ правило.

Периодичность движеній представляетъ много специфическихъ различій. Почти у всѣхъ настоящихъ мерцательныхъ эпителиальныхъ клѣточекъ, а также и у многихъ бичеобразныхъ ячеекъ, и у спиральныхъ рѣсничекъ инфузорій и т. д., периодичность движеній бываетъ въ высшей степени правильная: отдѣльные періоды всѣ имѣютъ одинаковую продолжительность до тѣхъ поръ, пока не измѣнятся внѣшнія условія; при этомъ продолжительность отдѣльныхъ періодовъ бываетъ при нормальныхъ условіяхъ крайне незначительная: колебанія слѣдуютъ другъ за другомъ до того быстро, что можетъ получиться зрительное впечатлѣніе непрерывности. Когда движенія бывають настолько замедлены, что сосчитываніе оказывается только-что возможнымъ, то частота движеній составляетъ все-же обыкновенно по 6—8 движеній въ секунду и, слѣдовательно, въ самомъ благопріятномъ случаѣ она окажется необходимымъ образомъ гораздо значительнѣе <sup>2)</sup>.

Всѣ сидящія на одной клѣточкѣ рѣснички колеблются съ одинаковой частотой и притомъ изохронично.—Впрочемъ, частота колебаній мерцательныхъ рѣсничекъ зависитъ въ высшей степени отъ внѣшнихъ условій (температуры, содержанія воды и т. д.); но объ этомъ мы сообщимъ подробнѣе ниже.

Сѣмянные живчики животныхъ отличаются крайне неравномерными и сравнительно болѣе продолжительными періодами (въ особенности это вѣрно также и по отношенію къ пау-

---

<sup>1)</sup> Относительно различныхъ типовъ движенія см. въ особенности *Valentin*, въ *Handwörterb. d. Physiol.* II, стр. 502 и слѣд. 1842; *Engelmann*, *Jenaische Ztschr.* IV, стр. 334 и слѣд. 1868; *Contraktilität und Doppelbrechung.* *Arch. f. d. ges. Physiol.* XI, стр. 436, примѣчаніе, 1875. Что касается «воронкообразнаго» движенія, то въ этомъ отношеніи я долженъ отослать читателей къ *W. Hofmeister*, *Die Lehre von der Pflanzenzelle*, стр. 28 и слѣд., 1867.

<sup>2)</sup> *C. Krause* и въ особенности *Valentin*, приводятъ для наименьшей частоты гораздо болѣе низкія цифры (2—3 въ секунду, Валентинъ). Что эти числа слишкомъ низки, было доказано мною въ *Jenaische Zeitschrift*, IV, стр. 341 и слѣд., 1868.



замъ). Въ движеніяхъ этихъ образованій нерѣдко замѣчается смѣна болѣе продолжительныхъ паузъ съ группами правильныхъ періодовъ. Нормальнымъ образомъ это наблюдается также въ движеніяхъ мерцательныхъ рѣсничекъ многихъ низшихъ животныхъ, у которыхъ движенія рѣсничекъ находятся подъ вліяніемъ воли (колесные органы у *rotatoria*, плавательныя пластинки у *stenophora*, многія рѣснички снабженныхъ ими инфузорій и т. д.). Въ видѣ совершенно отдѣльныхъ случаевъ я наблюдалъ тоже самое и въ мерцательномъ эпителиѣ жаберъ у устриць.

### Координація клѣточекъ въ мерцательномъ эпителиѣ. Проведеніе раздраженія <sup>1)</sup>).

Движенія всѣхъ мерцательныхъ клѣточекъ, принадлежащихъ къ одному и тому-же эпителию, совершаются нормальнымъ образомъ обыкновенно съ одинаковой частотой, но не изохронично и, кромѣ того, они происходятъ также и не совершенно неправильно, а, напротивъ того, въ совершенно опредѣленномъ порядкѣ. При этихъ условіяхъ рѣснички одного ряда клѣточекъ, лежащихъ другъ возлѣ друга, послѣдовательно приходятъ въ одинъ и тотъ же фазисъ и это повторяется постоянно. Вслѣдствіе этого получается извѣстная картина того, какъ будто по эпителию въ каймѣ рѣсничекъ пробѣгаютъ волны, «которыя походятъ на волнообразное движеніе колосьевъ волнуемаго вѣтромъ поля ржи».

Для перваго наблюденія, а также и для болѣе подробнаго изслѣдованія особенно удобными оказываются жаберныя полоски двузаслоночныхъ животныхъ (*bivalva*), на обращенныхъ другъ къ другу краяхъ которыхъ всегда можно бываетъ видѣть пробѣганіе двухъ волнъ въ противоположномъ направленіи. На слизистыхъ оболочкахъ позвоночныхъ животныхъ это явленіе тоже оказывается обще-распространеннымъ, хотя оно и бываетъ менѣе поразительнымъ, такъ какъ системы волнъ оказываются менѣе правильно расположенными и онѣ распространяются только на болѣе короткія протяженія.—У безпозвоночныхъ животныхъ явленіе это бываетъ очень распространеннымъ; всего болѣе оно извѣстно изъ всѣхъ

<sup>1)</sup> *Valentin*, loco cit., стр. 504; *Engelmann*, *Jenaische Ztsch.* IV, стр. 475, 1868. См. также *Archiv f. d. ges. Physiol.* II, стр. 278, 1869; XI, стр. 477, 1875.



колесообразныхъ животныхъ, которыя обязаны ему и своимъ прозваніемъ, у *stenophoga*, у которыхъ мерцательное движеніе бываетъ видно и безъ помощи микроскопа.

Направление распространения волны бываетъ обыкновенно постояннымъ въ каждомъ случаѣ; но, кромѣ того, случается (между прочимъ, у *stenophoga*, рѣдко у ракушечныхъ жаберъ), что движеніе измѣняетъ свое направленіе въ діаметрально противоположное. По большей части мерцательное движеніе идетъ параллельно съ плоскостью колебанія рѣсничекъ (такъ, напр., оно совершается на слизистыхъ оболочкахъ позвоночныхъ животныхъ, на тыльной поверхности жаберныхъ полосокъ ракушекъ и т. д.); при этомъ мерцательное движеніе всегда, повидимому, идетъ назадъ, на встрѣчу той струѣ жидкости, которая распространяется вдоль поверхности; въ нѣкоторыхъ случаяхъ (ряды клѣточекъ на боковыхъ склонахъ жаберныхъ полосокъ у ракушекъ и др.) движеніе мерцательныхъ рѣсничекъ совершается въ отвѣсномъ направленіи къ этой поверхности. Случаи послѣдняго рода представляются особенно поучительными, потому что рѣснички лежащихъ по сосѣдству другъ съ другомъ клѣточекъ не могутъ соприкасаться другъ съ другомъ и, слѣдовательно, мы имѣемъ прямое доказательство того, что распространяющееся раздраженіе не состоитъ изъ механическаго толчка одной рѣснички сосѣдней и что причину его слѣдуетъ искать въ невидимомъ молекулярномъ процессѣ, который проводится чрезъ клѣточные тѣльца, а именно черезъ ту соединенную въ одно цѣлое кайму, на которой и сидятъ самыя мерцательныя рѣснички.

Быстрота распространения волны раздраженія въ эпителиѣ оказывается специфично различной; на слизистыхъ оболочкахъ позвоночныхъ животныхъ (лягушка) она составляетъ обыкновенно лишь немногія десятыя одного миллиметра въ секунду или даже едва-едва равняется одной десятой его въ секунду и то вскорѣ послѣ препаровки. На жабрахъ устрицъ и другихъ *bivalva* я часто опредѣлялъ быстроту ея болѣе, чѣмъ въ 0,5 мм. У *stenophoga* встрѣчаются гораздо болѣе высокія величины; но у нихъ проведеніе раздраженія и въ остальномъ представляетъ болѣе сходства съ настоящимъ нервнымъ проведеніемъ (см. ниже). Быстрота мѣняется очень за-



мѣтнымъ образомъ, соотвѣтственно съ виѣшними условіями и при томъ всегда въ томъ-же смыслѣ, какъ и частота колебаній. При умираніи, теченіе волнъ становится вслѣдствіе этого болѣе медленнымъ; въ тоже самое время струя ихъ все болѣе и болѣе прерывается, такъ какъ отдѣльныя клѣточки останавливаются или же начинаютъ колебаться съ меньшей частотой, нежели сосѣднія. Системы волнъ становятся, вслѣдствіе этого все короче и все многочисленнѣе. Въ концѣ концовъ почти каждая клѣточка оказывается обладающей своимъ собственнымъ темпомъ движенія и притомъ темпъ этотъ зачастую оказывается очень различнымъ для непосредственно прилегающихъ другъ къ другу клѣточекъ. Рядомъ съ совершенно покоящимися клѣточками мы нерѣдко встрѣчаемъ такіа, которыя производятъ еще по два или даже по четыре колебанія въ секунду.

#### V. МЕХАНИЧЕСКІЯ ДѢЙСТВІЯ МЕРЦАТЕЛЬНЫХЪ РѢСНИЧЕКЪ.

Изъ вышеприведеннаго описанія мерцательныхъ движеній, уже вытекаетъ, на что именно должны сводиться механическія дѣйствія мерцательныхъ органовъ, а именно, они состоятъ или изъ передвиженія омывающей рѣснички жидкости, какъ это бываетъ при неподвижно сидящихъ мерцательныхъ клѣточкахъ, или изъ передвиженія самихъ мерцательныхъ клѣточекъ среди жидкости, что наблюдается при свободно подвижныхъ клѣточкахъ. Перваго рода случай бываетъ осуществленъ во всѣхъ мерцательныхъ эпителияхъ; кромѣ того, въ крѣпко сидящихъ формахъ *flagellata*, *ciliata* и родственныхъ съ ними нисшихъ организмахъ; послѣдняго рода случай мы имѣемъ въ сѣмянныхъ нитяхъ растеній и животныхъ, въ блуждающихъ спорахъ (зооспорахъ) и во многихъ другихъ подвижныхъ юныхъ состояніяхъ, какъ нисшихъ, такъ и высшихъ организмовъ (вращающіяся яйца, зародыши, представляющіе мерцательное движеніе, личинки и т. д.); кромѣ того, подобное дѣйствіе мерцательнаго движенія мы встрѣчаемъ вообще у всѣхъ свободно подвижныхъ, снабженныхъ рѣсничками животныхъ (*ciliataa*, *stenophora*, нисшіе черви и т. д.). Хотя дѣйствіе рѣсничекъ и бываетъ по большей части доступно только микроскопическому наблюденію, тѣмъ не ме-



нѣ, оно въ нѣкоторыхъ случаяхъ, напримѣръ, на мерцательныхъ слизистыхъ оболочкахъ болѣе крупныхъ животныхъ, достигаетъ такой силы вслѣдствіе одинаковаго движенія безчисленныхъ рѣсничекъ, что оно становится доступнымъ и невооруженному глазу.

При разсматриваніи невооруженнымъ глазомъ, уже можно бываетъ замѣтить, что около поверхности мерцательной слизистой оболочки, окружающая жидкость находится въ постоянномъ движеніи. Это движеніе жидкости становится еще замѣтнѣе, если въ жидкость насыпать небольшія твердыя тѣла, напримѣръ, порошокъ угля, мелко истолченную киноваръ, свертки крови. Всѣ подобныя твердыя частицы представляютъ поступательное движеніе, которое по большей части бываетъ довольно равномерной быстроты и можетъ составлять (напр., на слизистой оболочкѣ зѣва лягушки) болѣе 1 мм. въ секунду; но, само собой разумѣется, что движеніе это зависитъ отъ многихъ условій (см. ниже).

Микроскопическое изслѣдованіе прямо указываетъ намъ, что потокъ жидкости совершается всегда параллельно колебательному направленію рѣсничекъ и притомъ въ ту сторону, въ которую рѣснички двигаются быстрѣе. Соответственно съ этимъ, на всѣхъ мерцательныхъ слизистыхъ оболочкахъ, выстилающихъ трубкообразные органы, находящійся около ихъ поверхности слой жидкости двигается поступательно по продольному направленію органа и притомъ, повидимому, всегда въ ту сторону, въ которую подобное движеніе представляется наиболѣе цѣлесообразнымъ, соответственно со спеціальной функціей органа, такъ, напр., въ дыхательныхъ путяхъ, въ желѣзистыхъ каналахъ движеніе это совершается наружу, а во рту и въ пищеводѣ по направленію внутрь.

Такъ какъ значеніе мерцательныхъ органовъ для всего организма зависитъ отъ ихъ механическихъ дѣйствій, то мы и находимъ, что желательнo-бы было измѣрить эти дѣйствія—которыя, краткости ради, можно было-бы назвать «полезнымъ эффектомъ»—при различныхъ условіяхъ и это представляется тѣмъ желательнѣе, такъ какъ изъ подобнаго рода измѣреній могли-бы также получиться важныя заключенія относительно зависимости лежащихъ въ основѣ силы движенія мерцатель-



ныхъ рѣсничекъ молекулярныхъ движеній отъ разнообразныхъ условій. Впрочемъ, въ послѣднемъ отношеніи не слѣдуетъ упускать изъ виду, что подобнаго рода заключенія не могутъ быть допущены прямо, безъ дальнѣйшихъ оговорокъ. Такъ, напр., уже одни измѣненія ритма и формы движенія, безъ всякаго измѣненія производимой клѣточками работы, могли-бы обусловить появленіе самыхъ поразительныхъ различій въ полезномъ эффектѣ. Поступательность струи жидкости около поверхности мерцательныхъ клѣточекъ могла-бы быть равна нулю, не смотря на то, что всѣ мерцательныя рѣснички находились-бы въ самомъ дѣятельномъ движеніи. Это, напримѣръ, могло-бы случиться тогда, когда движеніе рѣсничекъ имѣло бы маятникообразный характеръ, то есть, когда раскачиванія рѣсничекъ изъ стороны въ сторону были-бы одинаковы, какъ по своей быстротѣ, такъ и по своей формѣ. При только-что указанныхъ условіяхъ могло-бы получиться только микроскопическое колебаніе омывающей мерцательныя рѣснички жидкости, вся-же сумма производимой клѣточками работы стала бы превращаться въ тепло уже на самой мерцательной оболочкѣ.

На основаніи этого, во всѣхъ случаяхъ, въ которыхъ задача сводилась-бы на измѣреніе работы, производимой вообще мерцательными клѣточками въ опредѣленное время, нужно было-бы одновременно дѣлать также и опредѣленія развивающагося тепла, или-же въ каждомъ случаѣ приходилось-бы превращать всю работу въ тепло и измѣрять это послѣднее. Мнѣ, впрочемъ, до сихъ поръ еще не удалось доказать присутствія собственнаго образованія тепла въ мерцающихъ эпителиальныхъ оболочкахъ. Правда, я имѣлъ въ своемъ распоряженіи при этомъ только такіе (простые) термоэлементы, которые обладали лишь умѣренной чувствительностію.

Обыкновенно, впрочемъ, существуетъ, повидимому, и притомъ въ довольно широкихъ границахъ, пропорціональность между силой, съ которой струится жидкость, и той механической работой, которую производятъ рѣснички, но при этомъ, конечно, предполагается, въ качествѣ необходимаго условія, одинаковость механическихъ свойствъ омывающей жидкости. Пропорціональность эта представляется болѣе, чѣмъ вѣроятной, потому что ритмъ



и форма движения остаются въ каждомъ отдѣльномъ случаѣ довольно постоянными, какъ мы уже упоминали объ этомъ раньше, тогда какъ частота и въ томъ-же самомъ смыслѣ по большей части также и амплитуда колебаній оказываются подверженными очень сильнымъ измѣненіямъ.

Для измѣренія механической работы мерцательныхъ рѣсничекъ, пользуются почти исключительно только слизистой оболочкой зѣва и пищевода лягушки, потому что она можетъ быть получена въ достаточно большихъ кускахъ и въ достаточной силѣ, и, кромѣ того, ее можно имѣть всегда съ приблизительно одинаковыми свойствами и вообще этотъ препаратъ оказывается наиболѣе удобнымъ для опытовъ этого рода. Струя жидкости на поверхности этой слизистой оболочки бываетъ направлена въ желудокъ.

Въ большинствѣ опытовъ измѣрялась только быстрота теченія, посредствомъ крайне легко подвижныхъ, наложенныхъ на оболочку тѣлъ.

Съ этою цѣлю пользуются слѣдующими способами: При помощи булавокъ оболочка растягивается на гладкой подстилкѣ приблизительно до ея естественной длины и ширины, и затѣмъ при помощи метронома опредѣляется время, которое нужно на то, чтобы легкій, осторожно помѣщенный на оболочку сигналъ, хотя-бы, напр., капля лака, висящая на длинной тонкой коконовой нити, могъ передвинуться на опредѣленное разстояніе <sup>1)</sup>. Въ другихъ случаяхъ поперегъ мерцательной оболочки кладется мелкій тонкій валъ, къ которому прикрѣплена стрѣлка,двигающаяся по снабженному дѣленіями кругу, и затѣмъ опредѣляютъ, какое время нужно на то, чтобы стрѣлка могла описать движеніе на опредѣленное число градусовъ <sup>2)</sup>. При помощи послѣдняго способа оказывается

<sup>1)</sup> *Kistiakowsky*, Ueber die Wirkung des constanten und Induktionsstromes u. s. w. Sitzber. d. Wiener Acad. LI. стр. 263, 1865; *Th. W. Engelmann*, Jenaische Ztschr. IV, стр. 386 и слѣд. 1868. Въ этихъ сочиненіяхъ описанъ подробнѣе какъ способъ наблюденія вмѣстѣ съ нѣкоторыми улучшениями, такъ и источники ошибокъ и необходимыя при этихъ наблюденіяхъ мѣры предосторожности.

<sup>2)</sup> *J. Calliburcès*, Recherch. expér. sur l'infl. exercée par la chaleur sur les manifest. de la contractilité des organes. Compt. rend. XLXII, стр. 638, 1858; *Cl. Bernard*, Leçons sur les tissus vivants, стр. 140, Paris, 1866, гдѣ находится изображеніе употребленнаго *Calliburcès* прибора. Оно же напечатано и у *Cyon*, Atlas zur Methodik der physiol. Experim. u. s. w. Табл. XXXVI, рис. 1.



возможнымъ обставить дѣло такъ, что быстрота теченія будетъ сама отмѣчать себя. Это осуществляется въ такъ назыв. «мерцательныхъ часахъ» и въ такъ назыв. «мерцательной мельницѣ» <sup>4)</sup>. Въ этихъ приборахъ дѣло обставлено такъ, что мерцательныя рѣснички приводятъ въ вращательное движеніе ось, къ которой прикрѣплены бывають или стрѣлка («мерцательные часы») или зубчатое колесо («мерцательная мельница»), и эта стрѣлка или колесо черезъ правильные углы разстоянія замыкають токъ, вслѣдствіе чего электрическая искра перескакиваетъ съ металлическаго конца на вращающійся цилиндръ, покрытый накопченной бумагой. По разстояніямъ отъ токъ, записанныхъ электрическою искрою на накопченной обложкѣ барабана, можно высчитать, разъ быстрота вращенія цилиндра извѣстна, угловую быстроту оси, которая и можетъ считаться мѣриломъ силы теченія жидкости. Въ среднемъ выводѣ, быстрота эта колеблется при свѣжихъ оболочкахъ и обыкновенной температурѣ, между 1° и 4°. (Поперечникъ валовъ равнялся 3 мм., вѣсъ всего подлежащаго движенію прибора составлялъ въ мерцательныхъ часахъ 2,2 грм., а въ мерцательной мельницѣ 6,3 грамма).

О силѣ мерцательнаго движенія у насъ имѣются лишь немногочисленные опредѣленія. Если за абсолютную силу мы признаемъ ту, которая только-что можетъ едва едва передвигать по мерцательной поверхности, имѣющей одинъ кубическій сантиметръ протяженія, опредѣленную тяжесть, то на основаніи измѣреній И. Вимана <sup>2)</sup>, она оказывается для слизитой оболочки зѣва лягушки равной, самое меньшее, приблизительно 336 граммамъ. Слѣдовательно, сила, съ которой рѣснички стремятся загнуться кпереди, оказывается, повидимому, въ этомъ случаѣ очень значительной и принадлежащей къ тому же порядку явленій, какъ и мышечная сила. Ко всему этому

---

1) *Th. W. Engelmann*, Flimmeruhr und Flimmermühle. Zwei Apparate zum Registriren der Flimmerbew., Arch. f. d. ges. Physiol. XV, стр. 493, 1877, Табл. V и VI. Табл. V представляетъ оба прибора приблизительно въ  $\frac{1}{3}$  естественной величины, а не въ  $\frac{1}{10}$ , какъ это по ошибкѣ напечатано въ текстѣ (стр. 496).

2) *Jeffreys Wyman*, American Naturalist (Цитиров. по *Bowditch*, Boston med. and surg. Journ. 1876, 10 августа. Оригинала я не могъ получить,



впрочемъ, навѣрное присоединяются также и специфическія различія.

Виманъ отягощаль слизистую оболочку зѣва на различныхъ протяженіяхъ различными тяжестями. При прикасаніи тяжести къ поверхности въ 14□ мм., мерцательныя рѣснички могли едва едва замѣтно передвигать грузъ въ 48 грм.

Величина механической работы, которую могутъ производить мерцательныя клѣточки при различныхъ условіяхъ, была измѣрена Боудитчемъ <sup>1)</sup>. Наибольшія величины (до 6,805 граммомиллиметровъ въ куб. сант. и въ минуту) были достигнуты въ томъ случаѣ, когда грузная тяжесть (20,534 грм.), должна была быть поднята по умѣренно наклонной (1:10) плоскости. Впрочемъ, высокія величины (до 5,868 граммомиллиметровъ) были получены также и при вертикальномъ движеніи поднятія легкаго груза (0,534 грм.).

Боудитчъ точно также употреблялъ слизистую оболочку зѣва лягушки. Отягощенная плоскость въ его опытахъ была равна 1,437□ сант. Этотъ наблюдатель высчиталъ, что каждая клѣточка производила въ минуту самое большее такую работу, которая была-бы достаточна для того, чтобы поднять ея собственный вѣсъ на 4,253 метра въ высоту. Это представляется очень немногимъ въ сравненіи съ тѣмъ, что могутъ производить мышцы (оно составляетъ приблизительно  $\frac{1}{35}$  того, что можетъ производить сердце, по Шиффу). Если мы, однако, примемъ во вниманіе, что во всякомъ случаѣ не вся клѣточка, а только основныя части рѣсничекъ совершаютъ механическую работу, то мы получимъ настолько болѣе значительныя величины, что естественно можетъ явиться сомнѣніе въ томъ, съ какой именно стороны мы наблюдаемъ большее количество механической работы. Я позволю себѣ въ этомъ отношеніи напомнить только о томъ, что передвиженія съ мѣста на мѣсто многихъ даже и большихъ инфузорій, колесныхъ животныхъ (или круговертокъ) и другихъ нисшихъ организмовъ совершаются зачастую при помощи только немногихъ нѣжныхъ рѣсничекъ.

---

<sup>1)</sup> *H. P. Bowditch*, Force of ciliary motion. Boston medic. and surgic. Journal, 10 августа, 1876. Отдѣльный оттискъ.



## VI. ЭЛЕКТРОДВИГАТЕЛЬНАЯ ДѢЯТЕЛЬНОСТЬ МЕРЦАТЕЛЬНОГО ЭПИТЕЛИЯ <sup>1)</sup>.

Кромѣ механическихъ дѣйствій, со стороны мерцательнаго эпителия, до сихъ поръ съ достовѣрностію были опредѣлены еще только электрическіе акты.

Если слизистую оболочку зѣва лягушки растянуть въ корковой рамкѣ и затѣмъ отвести при помощи неполяризованныхъ электродовъ токи ея въ гальванометръ, то въ послѣднемъ замѣчается токъ, который направляется въ кожѣ съ верхней къ нижней поверхности. При отведеніи съ различныхъ точекъ направленіе и сила токовъ въ сущности представляются такими же, какъ и при соотвѣтственномъ отведеніи ихъ съ наружной кожи лягушки. Сила токовъ достигаетъ максимальной степени при одновременномъ отведеніи съ середины какъ верхней, такъ и нижней поверхности: на неповрежденной по возможности кожѣ максимальная сила составляетъ нѣсколько болѣе 0,01 Даніэля, а при нѣкоторыхъ условіяхъ и гораздо болѣе этого. Сила токовъ мерцательныхъ оболочекъ принадлежитъ къ одному порядку съ болѣе слабыми мышечными токами (составляющими болѣе 0,01 Даніэля силы).

Если эпителий будетъ удаленъ путемъ сцарапыванія, или если онъ будетъ разрушенъ ударами или прижиганіемъ, то его электродвигательная сила оказывается навсегда уничтоженной. Электродвигательная сила мерцательнаго эпителия разрушается также пребываніемъ оболочки въ полупроцентномъ растворѣ поваренной соли въ теченіи 30 секундъ или одной минуты, если температура раствора равняется 45° Ц.; если же она равна бываетъ 70° Ц., то тоже самое дѣйствіе получается и послѣ погруженія на пять секундъ. Слѣдовательно, электродвигательная сила бываетъ неразрывно связана съ присутствіемъ живаго эпителия.

По своей зависимости отъ различныхъ условій, электродвигательная сила представляетъ много сходства съ механической дѣятельностію клѣточекъ (см. ниже), но въ тоже время въ

<sup>1)</sup> Th. W. Engelmann, Ueber die elektromotorische Wirkung der Rachen-schleimhaut des Frosches. Centralbl. f. d. med. Wissensch. 1868, № 30.



ней замѣчаются также и нѣкоторыя уклоненія, вслѣдствіе чего болѣе подробное объясненіе явленій наталкивается пока еще на значительныя затрудненія.

Вода, щелочи, согрѣваніе усиливаютъ проявленія электродвигательной силы, отнятіе воды, анестезирующія средства и охлажденіе, напротивъ того, ослабляютъ ихъ также, какъ и энергію мерцательныхъ движеній. Послѣ промыванія водой тѣхъ слизистыхъ оболочекъ, которыя предварительно были обработаны 5% растворомъ поваренной соли, мерцательныя движенія возстановляются раньше, чѣмъ электродвигательная сила, и тоже самое наблюдается и при промываніи чистымъ атмосфернымъ воздухомъ мерцательныхъ оболочекъ, движенія и электродвигательная сила которыхъ были прекращены дѣйствіемъ хлороформа. Въ виду этого возможно, что мерцательныя клѣточки вовсе не представляютъ собою мѣста образованія электрической дѣятельности, а если въ нихъ и развивается электродвигательная сила, то во всякомъ случаѣ не исключительно. Изъ всѣхъ остальныхъ тканевыхъ элементовъ въ этомъ отношеніи могутъ имѣть значеніе только разсѣянно лежащія между мерцательными клѣточками кубкообразныя слизеотдѣлительныя клѣточки. Въ пользу дѣятельной роли этихъ послѣднихъ говоритъ, съ одной стороны, ихъ секреторная дѣятельность, а затѣмъ также и то обстоятельство, что слизистая оболочка прямой кишки лягушки въ электродвигательномъ отношеніи представляетъ тѣже явленія, какъ и слизистая оболочка зѣва <sup>1)</sup>; между тѣмъ, въ слизистой оболочкѣ прямой кишки нѣтъ ни одной мерцательной клѣточки, хотя очень много кубкообразныхъ слизеотдѣлительныхъ клѣточекъ. Впрочемъ, такъ какъ кубкообразныя клѣточки встрѣчаются въ слизистой оболочкѣ рта въ меньшинствѣ и бывають разсѣяны между клѣточками мерцательнаго цилиндрическаго эпителія, которыя могутъ дѣйствовать въ качествѣ хорошаго побочнаго замыканія, то намъ бы и пришлось приписать этимъ похожимъ на кубокъ клѣточкамъ совершенно особыя, чрезвычайныя дѣйствія, если бы мы вздумали всѣ электродвигательныя проявленія приписывать исключительно только имъ однѣмъ (такъ какъ элек-

---

<sup>1)</sup> Большія подробности будутъ сообщены въ другомъ мѣстѣ.



тродвигательная сила иногда равняется 0,07 Даниэля). Къ сожалѣнію, мнѣ до сихъ поръ не удалось найти достаточной величины мерцательныя оболочки, которыя бы были совершенно или почти совершенно свободны отъ кубкообразныхъ клѣточекъ. Такимъ образомъ вопросъ этотъ остается пока открытымъ и ждетъ болѣе подробныхъ изслѣдованій.

## VII. ОБЩІЯ УСЛОВІЯ МЕРЦАТЕЛЬНОГО ДВИЖЕНІЯ.

### 1. Связь съ тѣлами клѣточекъ. — Нервныя вліянія. — Зависимость отъ состоянія всего организма. — «Переживаніе» мерцательныхъ клѣточекъ.

Всѣ рѣснички, за единственнымъ исключеніемъ, повидимому, животныхъ сѣмянныхъ нитей, двигаются только до тѣхъ поръ, пока онѣ остаются въ соединеніи съ своими клѣточками. Судя по всему, для поддержанія движенія по большей части необходима бываетъ та часть клѣточки, которая находится около основанія рѣснички.

Мнѣ по крайней мѣрѣ привелось наблюдать оживленныя движенія у мерцательныхъ клѣточекъ устричныхъ жаберъ, у которыхъ случайно отдѣлена была верхняя, снабженная рѣсничками часть отъ нижней, содержащей ядра. При раздробленныхъ или расплывающихся инфузоріяхъ, зачастую приходится наблюдать, что отдѣльныя рѣснички, которыя остались соединенными съ небольшимъ остаткомъ вещества клѣточного тѣла, въ теченіи долгаго времени представляютъ самое сильное движеніе. Напротивъ того, хвосты многихъ сѣмянныхъ нитей (напримѣръ, лягушечьихъ) зачастую продолжаютъ еще двигаться тогда, когда они бываютъ уже совершенно отдѣлены отъ собственнаго тѣла <sup>1)</sup> и, слѣдовательно, въ этомъ отношеніи, какъ и во многихъ другихъ, они приближаются болѣе къ обыкновеннымъ протоплазматическимъ нитямъ.

На изолированныхъ эпителиальныхъ, мерцательныхъ клѣточкахъ, которыя, напр., легко и въ большомъ количествѣ получаютъ при скобленіи мерцательныхъ слизистыхъ перепонокъ, движеніе происходитъ почти совершенно также, какъ

<sup>1)</sup> Этотъ легко подтверждаемый фактъ былъ уже указанъ *Ankerman*-омъ и *Kölliker*-омъ. *Ztschr. für wissensch. Zoologie* VIII, стр. 132; *ibidem* VII, стр. 243.



и при сохраненіи нормальной связи между сидящими на слизистой оболочкѣ клѣточками. Последнее обстоятельство имѣетъ только постольку прямое значеніе, поскольку оно обуславливаетъ координацію отдѣльныхъ клѣточныхъ особей, которое сказывается вышеописаннымъ волнообразнымъ распространеніемъ раздраженія. Въ этомъ, очевидно, слѣдуетъ видѣть явленіе, которое принципиально находится сродни съ нервнымъ проведеніемъ, какъ это въ особенности отчетливо видно на *stenophora* <sup>1)</sup>). Въ этомъ случаѣ раздраженіе, вызывающее движеніе плавательныхъ пластинокъ съ такъ назыв. «чувственного тѣла» (*Sinneskörper*), все одно, будетъ ли оно произвольное или рефлекторное, проводится чрезъ совершенно особые ряды мерцательныхъ клѣточекъ эктодерма, которые ихъ съ внѣшней стороны походяхъ на нервные пучки. Физиологически эти ряды эпителиальныхъ клѣточекъ функционируютъ, слѣдовательно, какъ настоящіе двигательные нервы.

У другихъ безпозвоночныхъ животныхъ, у которыхъ въ особенности мерцательное движеніе служитъ средствомъ произвольнаго перемѣщенія съ мѣста на мѣсто, намъ по необходимости приходится говорить объ иннерваціи рѣсничекъ; но при этомъ вовсе нѣтъ надобности въ каждомъ случаѣ имѣть въ виду нервныя волокна въ морфологическомъ ихъ значеніи. Мерцательное движеніе на слизистыхъ оболочкахъ позвоночныхъ животныхъ, повидимому, совершается совершенно независимо отъ нервовъ <sup>1)</sup>), потому что, какъ перерѣзка, такъ и раздраженіе нѣжныхъ стволовъ, идущихъ къ снабженнымъ мерцательнымъ эпителиемъ частямъ тѣла, не вызываютъ никакихъ сколько-нибудь замѣтныхъ измѣненій въ движеніи мерцательныхъ рѣсничекъ.

Послѣ всего сообщеннаго у насъ выше, мы уже не можемъ удивляться тому, что мерцательное движеніе, по крайней мѣрѣ, у высшихъ организмовъ оказывается въ высокой степени

---

<sup>1)</sup> *G. Valentin*, Handwörterbuch d. Physiol. I, стр. 508. *S. M. Schiff*, Lehrbuch der Muskel- und Nervenphysiologie, стр. II, 1858—59. - Сравни также *G. Schwalbe*, Archiv f. microscop. Anat. V, стр. 256, 1869, который наблюдалъ, что рѣснички, сидяція около трещинъ жабернаго мѣшка личинки *ascidia* (*perophora*) переходятъ въ состояніе судорожной остановки подѣ влияніемъ легкаго механическаго сотрясенія среды, въ которой они находятся и фактъ этотъ, быть можетъ, возможно свести на нервное влияніе.



независимымъ отъ состоянія всего организма. Мерцательное движеніе соотвѣтственно съ этимъ длится нѣкоторое время и послѣ смерти всего организма и притомъ оно отличается особой стойкостію. Нервная и мышечная раздражительность оказываются обыкновенно давно исчезнувшей, когда мерцательныя рѣснички еще находятся въ оживленномъ движеніи.

На слизистой оболочкѣ дыхательнаго горла человѣка это явленіе мерцательнаго движенія наблюдалось еще три дня спустя послѣ смерти, а у холоднокровныхъ животныхъ (какъ-то, у черепахи, лягушки) оно продолжало существовать еще нѣсколько недѣль послѣ смерти животнаго. Движеніе мерцательныхъ рѣсничекъ встрѣчается иногда даже на гніющихъ, близкихъ къ растлѣванію слизистыхъ оболочкахъ лягушекъ <sup>1)</sup>.

## 2. Температура.

Границы температуры, среди которыхъ совершается мерцательное движеніе, оказываются вообще лежащими между 6° и 45° Ц. У теплокровныхъ животныхъ движеніе это, по Пуркинѣ и Валентину, прекращается между 6° и 12° Ц., а у холоднокровныхъ животныхъ оно останавливается только тогда, когда температура приближается къ 0°. Точно также и максимальная температура, то есть, та, при превышеніи которой тотчасъ прекращается всякое движеніе мерцательныхъ рѣсничекъ, оказывается для теплокровныхъ животныхъ лежащей обыкновенно на нѣсколько градусовъ выше (приблизительно при 45°), чѣмъ для холоднокровныхъ (для лягушекъ и моллюсковъ, напр., около 40°) <sup>2)</sup>. Среди только-что указанныхъ границъ повышеніе температуры дѣйствуетъ ускоряющимъ образомъ, а охлажденіе, напротивъ того, замедляющимъ образомъ

<sup>1)</sup> Большія подробности читатели найдутъ у *Valentin*, въ *Handwörterb. d. Physiologie* I, стр. 510; *Engelmann*, *Jenaische Zeitschrift*, IV, стр. 343, 464 1868.

<sup>2)</sup> Заявленія *Cl. Bernard'a* (*Leçons sur les tissuss vivants* 1866, стр. 146), основанное на опытахъ съ приборомъ *Calliburcès* и гласящее, что энергія мерцательнаго движенія усиливается при 50° или 60°, а затѣмъ постепенно ослабѣваетъ и при 80° совершенно исчезаетъ, представляется совершенно невѣрнымъ и объясняется тѣмъ, что по всѣмъ вѣроятіямъ термометръ прибора согрѣвался раньше оболочки, что легко возможно при нѣсколько быстромъ согрѣваніи.



на движенія мерцательныхъ рѣсничекъ. Измѣненія относятся, главнымъ образомъ, къ частотѣ (и въ особенности къ продолжительности колебаній и меньше къ паузамъ, отдѣляющимъ отдѣльныя колебанія другъ отъ друга). Ширина раскачиваній, видъ и ритмъ движеній мѣняются гораздо менѣе. Весь эффектъ мѣняется соотвѣтственно съ этимъ только въ смыслѣ частоты движеній.

Въ каждомъ случаѣ существуетъ извѣстная степень температуры, такъ назыв. оптимум, при которомъ мерцательное движеніе достигаетъ наибольшей быстроты и энергіи, сохраняя въ тоже самое время, повидимому, полную возможность неограниченно долгаго продолженія. Эта наивысшая благопріятная температура всегда оказывается на нѣсколько градусовъ ниже максимальной. Если температура перейдетъ за границу этой наивысшей, благопріятной температуры, то мерцательное движеніе становится, правда, еще оживленнѣе, но зато, по прошествіи нѣкотораго времени, оно угасаетъ и угасаніе мерцательнаго движенія наступаетъ тѣмъ скорѣе, чѣмъ ближе температура приближается къ максимальной. Эта остановка, временное тепловое окоченѣніе (тепловой столбнякъ, тепловое обмираніе) появляется главнымъ образомъ вслѣдствіе уменьшенія ширины колебаній; частота по большей части продолжаетъ наростать до самаго послѣдняго времени. Обмираніе можетъ быть въ началѣ снова устранено путемъ охлажденія; но въ тѣхъ случаяхъ, когда оно длится болѣе долгое время, оно переходитъ въ настоящую смерть (постоянное тепловое окоченѣніе). Эта настоящая смерть наступаетъ неизбѣжно и тотчасъ-же при нагрѣваніи мерцательныхъ клѣточекъ до такой температуры, которая лишь на нѣсколько градусовъ превышаетъ максимальную температуру, то есть, другими словами, при согрѣваніи ихъ до ультрамаксимальной температуры (у лягушки она равняется 48° Ц.).

При временномъ окоченѣніи тѣла клѣточекъ сохраняютъ свой обыкновенный видъ, тогда какъ при наступленіи тепловой смерти они мутнѣютъ, вслѣдствіе выдѣленія бѣлка. Образованія кислоты при этомъ не происходитъ сколько нибудь замѣтнымъ образомъ. Рѣснички сами при этомъ начинаютъ сильнѣе преломлять свѣтъ, но онѣ бываютъ не зернистыми, не варикозными.



Ооченъные холода, вызванное охлажденіемъ ниже максимальной температуры, можетъ снова исчезнуть при согрѣваніи, если только рѣснички не бываютъ накрѣпко замерзшими, такъ что онѣ разрушаются при оттаиваніи. Впрочемъ, и мерцательныя рѣснички, превращенныя въ ледь, могутъ при извѣстныхъ условіяхъ въ послѣдствіи снова начать свои движенія <sup>1)</sup>, если только температура не понижалась ниже извѣстной границы (ультраминимумъ). По наблюденіямъ Рота <sup>2)</sup>, произведеннымъ надъ *apodonta*, ультраминимальная температура равнялась—6° Ц., а по наблюденіямъ Мантегацца <sup>3)</sup> надъ человѣческимъ сѣменемъ, ультраминимальная температура равняется—17° Ц.

Относительно вліянія согрѣванія и охлажденія Спалланцани <sup>4)</sup> производилъ опыты уже въ прошломъ столѣтіи надъ сѣмянными живчиками. Что касается до мерцательнаго эпителия, то надъ ними производили опыты Пуркинѣ и Валентинъ <sup>5)</sup>, которые въ особенности собрали наблюденія относительно высшей и нисшей температурной границы. Ихъ заявленія были позднѣе подтверждены Каллибурсе, Ротомъ, Стюартомъ и мною,

Каллибурсе <sup>6)</sup> измѣрялъ сначала быстроту теченія при различныхъ температурахъ. Стрѣлка его прибора вращалась (въ среднемъ выводѣ изъ опытовъ, произведенныхъ на 52 слизистыхъ оболочкахъ), при 28° Ц. приблизительно, въ шесть разъ быстрѣе, нежели при 12° и до 19° Ц. Графическія изображенія зависимости температуры и получилъ посредствомъ регистрирующаго метода <sup>7)</sup>.

### 3. Содержаніе воды.

Каждое замѣтное измѣненіе содержанія воды въ мерцательныхъ органахъ сопровождается обыкновенно поразительными

<sup>1)</sup> *Valentin*, въ *Handwörterb. der Physiol.* I, стр. 511; *Schiff*, *Lehrb. d. Muskel- und Nervenphysiologie*, стр. 12; *Mantegazza*, *Sullo spermio umano. Rendic. del reale istit. lomb.* II, стр. 183, 1867.

<sup>2)</sup> *Roth*, *Ueber einige Beziehungen des Flimmerepithels zum kontrakt. Protoplasma. Arch. f. pathol. Anat.* XXXVII, стр. 184, 1867.

<sup>3)</sup> *Mantegazza*, *loc. cit.*

<sup>4)</sup> *Spallanzani*, *Description des petits vers spermaticques de l'homme et de divers animaux* въ *Opusc. de physique anim. et végét.* II, стр. 1, 1777.

<sup>5)</sup> *Purkyne et Valentin*, *De phaenomeno etc.*, стр. 639.

<sup>6)</sup> *Calliburcès*, *Compt. rend.* 1858, стр. 639.

<sup>7)</sup> *Archiv für die gesammte Physiologie* XV, стр. 501 и слѣд. табл. VI, рис. 1 и 2, 1877.



измѣненіями движенія и въ особенности частоты и амплитуды, а вмѣстѣ съ тѣмъ и полезнаго эффекта. Увеличеніе содержанія воды выше нормальнаго, посредствомъ разведенія нормальной среды чистой водой, ведетъ къ усиленію, какъ частоты и амплитуды движеній, такъ и ихъ полезнаго эффекта. Наростаніе движенія можетъ быть до того значительно, что уже при обыкновенной температурѣ достигается возможная вообще максимальная сила и согрѣваніе, слѣдовательно, уже не можетъ вызвать дальнѣйшаго усиленія. Если содержаніе воды превыситъ извѣстную границу, то движеніе мерцательныхъ рѣсничекъ постепенно угасаетъ, при этомъ рѣснички (мерцательнаго эпителія) останавливаются въ согнутомъ кпереди положеніи совершенно также, какъ и при тепловомъ окоченѣніи, въ то же время клѣточки и мерцательные волосики представляются набухшими, болѣе прозрачными и мягкими, тогда какъ ядра кажутся растянутыми своимъ содержимымъ свѣтлыми пузыриками. Это водное окоченѣніе можетъ быть снова прекращено посредствомъ отнятія воды (испаренія, прибавленія растворовъ индифферентныхъ кристаллоидныхъ и вообще сильно притягивающихъ воду веществъ въ родѣ поваренной соли, сахара, глицерина—но не коллоидовъ, если только водное окоченѣніе существовало не слишкомъ долго или если набуханіе не перешло съ самаго начала извѣстной границы.

Напротивъ того, въ тѣхъ случаяхъ, когда содержаніе воды въ мерцательныхъ рѣсничкахъ и клѣточкахъ бываетъ понижено ниже нормальной границы индифферентными, впрочемъ, средствами (въ родѣ тѣхъ, которыя перечислены были выше), то быстрота, амплитуда и полезный эффектъ движенія понижаются при одновременныхъ и соответственныхъ измѣненіяхъ объема. Среди явленій сморщиванія развивается остановка рѣсничекъ опять-таки при загнутомъ кпереди положеніи рѣсничекъ. Это состояніе, вызванное уменьшеніемъ содержанія воды, зовется сухимъ окоченѣніемъ, низкія степени котораго могутъ быть прекращены вліяніемъ средствъ, вызывающихъ набуханіе (какъ-то воды, щелочей), далѣе вліяніемъ тепла, электрическихъ раздраженій, зачастую также и дѣйствіемъ до-нельзя разведенныхъ кислотъ, эфира и алкоголя, хотя эти послѣдніе по большей части оказываются менѣе дѣятельными.



Въ отдѣльности различные роды рѣсничекъ представляютъ, само собой разумѣется, многочисленныя различія. Самое важное значеніе имѣютъ въ этомъ отношеніи осмотическія свойства той среды, къ которой привыкли мерцательныя рѣснички. Уже Шарпей <sup>1)</sup> указывалъ на подобнаго рода различія. Ради примѣра укажу хоть на слѣдующій фактъ: въ чистой водѣ мерцательныя рѣснички слизистыхъ оболочекъ позвоночныхъ животныхъ приходятъ очень скоро (по большей части, по прошествіи нѣсколькихъ минутъ), вслѣдъ за самымъ сильнымъ ускореніемъ движенія, въ окоченѣніе; мерцательныя рѣснички, омываемыя обыкновенно морской водой (хотя-бы, напр., сидяція на устричныхъ жабрахъ), попадая въ прѣсную, тотчасъ же подпадаютъ самому быстрому набуханію и разрушенію, тогда какъ соотвѣтственныя рѣснички животныхъ, живущихъ въ прѣсной водѣ, продолжаютъ жить при этихъ условіяхъ въ теченіи многихъ часовъ. Впрочемъ, возможна также аккомодация мерцательныхъ рѣсничекъ къ крайне разнообразнымъ концентраціямъ (такъ, напр., съ 0,1% на 4%, съ 3% на 12% поваренной соли), если только измѣненіе насыщенности совершается чрезвычайно медленно, въ теченіе нѣсколькихъ недѣль <sup>2)</sup>.

Вліяніе состоянія набуханія и его измѣненій на движеніе рѣсничекъ изслѣдовалъ сперва Анкерманнъ <sup>3)</sup> (1854), а затѣмъ самымъ основательнымъ образомъ этотъ вопросъ былъ разработанъ Кёлликеромъ <sup>4)</sup> на сѣмянныхъ нитяхъ и вѣрность своихъ заключеній онъ доказалъ многочисленными опытами. Кёлликеръ, между прочимъ, обратилъ особое вниманіе на совершенно различное отношеніе мерцательныхъ рѣсничекъ къ чистымъ воднымъ растворамъ коллоидныхъ и кристаллоидныхъ веществъ (первыя, т. е., растворы коллоидныхъ веществъ дѣйствуютъ

<sup>1)</sup> *W. Sharpey*, въ *Todd's Cyclopaedia*, I, стр. 634 и слѣд. 1835—1836.

<sup>2)</sup> Доказательства въ пользу этого приведены въ главѣ, посвященной движенію протоплазмы.

<sup>3)</sup> *Ankermann*, *De motu et evolutione fibr. sperm. ranac.* Diss. inaug. Regiomont. 1854; см. *Ztschr. f. wissensch. Zoologie* VIII, 1, стр. 129 и слѣд. 1856.

<sup>4)</sup> *Kölliker*, *ibidem*, VII, стр. 205 и слѣд., 229 и слѣд., 234 и слѣд., 240 и слѣд. Въ этомъ сочиненіи разсмотрѣны также и болѣе старыя работы *Donné*, *Krämer*, *Valentin*, *R. Wagner*, *Quatrefages*, *Newport*, *Ankermann*, *Moleschott* и др.



въ сущности, какъ чистая вода); онъ доказалъ, далѣе, что быстро диффундирующія, индифферентныя, впрочемъ, соли (хотя-бы, на примѣръ,  $\text{NaCl}$ ,  $\text{KCl}$ ,  $\text{NH}_4\text{Cl}$ ,  $\text{KNO}_3$ ,  $\text{NaNO}_3$ ) дѣйствуютъ вредно на мерцательныя рѣснички уже въ гораздо болѣе незначительной концентраціи, чѣмъ медленно диффундирующія (напр.,  $\text{Na}_2\text{SO}_4$ ,  $\text{BaCl}_2$ ,  $\text{MgSO}_4$ ). Наконецъ, Келликеръ показалъ, что водное окоченіе можетъ быть устранено набуханіемъ. Относительно мерцательнаго эпителія въ томъ же самомъ направленіи произведены были позднѣе опыты Ротомъ <sup>1)</sup>, Стюартомъ <sup>2)</sup> и мною <sup>3)</sup>. Вліяніе состоянія набуханія на энергію теченія я записалъ посредствомъ мерцательныхъ часовъ и мерцательной мельницы <sup>4)</sup>.

#### 4. Кислородъ.

Подобно всѣмъ жизненнымъ процессамъ, мерцательное движеніе соединено съ потребленіемъ кислорода. Въ совершенно свободныхъ отъ кислорода средахъ появляется мало по малу остановка мерцательнаго движенія, которая, если только при развитіи ея не дѣйствовали еще также и другія вредныя вліянія, можетъ быть вначалѣ устранена притокомъ кислорода. Для возстановленія мерцательнаго движенія въ подобнаго рода случаяхъ всегда необходимъ бываетъ кислородъ, такъ какъ онъ одинъ только и дѣйствуетъ при этомъ возстановляющимъ образомъ. Тѣмъ не менѣе, однако, изъ сказаннаго еще вовсе не слѣдуетъ, чтобы для мерцательнаго движенія необходимо было присутствіе свободного (или диссоцірованнаго) кислорода въ каждую единицу времени. Напротивъ того, мерцательное движеніе сохраняется также и въ совершенно свободной отъ кислорода средѣ, хотя при этомъ и наблюдается постепенное уменьшеніе частоты и амплитуды движеній; при подобномъ отсутствіи кислорода мерцательное движеніе сохраняется иногда въ теченіи цѣлаго ряда часовъ при остальныхъ благопріят-

<sup>1)</sup> *Roth*, Archiv f. pathol. Anat. XXXVII, стр. 184, 1867.

<sup>2)</sup> *Al. Stuart*, Ueber die Flimmerbewegung. Диссерт. Dorpat, 1867; Ztschr. f. rat. Med. стр. 288, 1867.

<sup>3)</sup> *Engelmann*, Jenaische Ztschr. IV, стр. 343 и слѣд., стр. 434 и слѣд., стр. 446 и слѣд., стр. 460 и слѣд. 1868.

<sup>4)</sup> Arch. f. d. ges. Physiologie XX, стр. 506, и слѣд., Табл. VI, рис. 5, 1878.



ныхъ условіяхъ. Даже въ тѣхъ случаяхъ, когда парціальное давленіе кислорода находится глубоко ниже нормальнаго, движеніе мерцательныхъ рѣсничекъ представляется, повидимому, неограниченнымъ и оно можетъ продолжаться лишь въ мало ослабленномъ видѣ неопредѣленно долгое время. Очевидно, слѣдовательно, что мерцательныя клѣточки химически связываютъ кислородъ и это соединеніе кислорода является въ клѣточкахъ при нормальныхъ условіяхъ ихъ жизни въ формѣ известнаго запаса, который постоянно потребляется на осуществленіе различныхъ цѣлей движенія.

Усиленіе напряженія кислорода вызываетъ, даже въ тѣхъ случаяхъ, когда оно переходитъ за границу нормальнаго напряженія, прежде всего усиленіе мерцательнаго движенія (по большей части сначала лишь незначительное и временное). Въ чистомъ кислородѣ мерцательное движеніе тканевыхъ элементовъ лягушки угасаетъ раньше, чѣмъ въ обыкновенномъ воздухѣ <sup>1)</sup>, какъ я въ этомъ убѣждался неоднократно. При очень высокомъ давленіи (болѣе восьми атмосферъ кислорода) мерцательное движеніе замедляется, при нѣкоторыхъ условіяхъ до полной остановки; но движенія снова могутъ возстановиться при ослабленіи напряженія кислорода.

Дѣятельный кислородъ (озонъ) дѣйствуетъ при всевозможныхъ условіяхъ на мерцательныя органы также, какъ и вообще на всѣ живыя клѣточки, то есть, въ видѣ сильнаго яда въ родѣ, напр., хлора или азотистой кислоты. Противоядія въ этомъ отношеніи не имѣется <sup>2)</sup>.

Шарпей <sup>3)</sup> уже наблюдалъ, что явленіе мерцательнаго движенія въ жабрахъ головастиковъ продолжаетъ безпрепятственно существовать также и въ прокипяченной водѣ; а Клодъ Бернаръ <sup>4)</sup> заявилъ, что движеніе мерцатель-

<sup>1)</sup> Jenaische Ztschr. IV, стр. 374, 1868.

<sup>2)</sup> D. Huizinga, Ueber die Einwirkung einiger Gase auf Flimmer—Blut—und Eiterzellen. Centralbl. f. d. med. Wissensch. № 4, стр. 50, 1868; Th. Abrahamsz, Einige proeven omtr. de werking van ozon etc. Onderz. ged. in het physiol. laborat. der Utrechtsche hoogeschool. Tweede R. III, стр. 389, 1870. Трактуетъ о мерцательныхъ клѣточкахъ и сѣмянныхъ нитяхъ и разбираетъ въ особенности замѣчательныя морфологическія измѣненія сѣмянныхъ нитей подѣ влияніемъ озона.

<sup>3)</sup> Scharpey, Todd's Cyclopaedia I, стр. 606, 1835—36.

<sup>4)</sup> Cl. Bernard, Leçons sur les tissus vivants, стр. 147, 1866.



ных рѣсничекъ на слизистой оболочкѣ лягушечьяго пищеваго продолжаетъ совершаться въ безвоздушномъ пространствѣ, въ  $N_2CO_2$  и  $O$  совершенно также, какъ и въ обыкновенномъ атмосферномъ воздухѣ (что, впрочемъ, оказалось невѣрнымъ). Первое экспериментальное доказательство въ пользу того, что кислородъ безусловно необходимъ для поддержанія мерцательнаго движенія, доставилъ В. Кюне <sup>1)</sup> по отношенію къ мерцательнымъ клѣточкамъ *anodontae*. Если Кюне вытѣснялъ атмосферный воздухъ изъ влажной камеры чистымъ водородомъ, то по прошествіи нѣкотораго времени движеніе прекращалось, а затѣмъ при пропусканіи въ камеру небольшихъ количествъ кислорода оно снова и тотчасъ начиналось. При помощи спектроскопическаго изслѣдованія Кюне убѣдился на клѣточкахъ, лежавшихъ въ растворѣ оксигемоглобина, что остановка мерцательнаго движенія появляется только тогда, когда весь гемоглобинъ бываетъ редуцированъ. Онъ, впрочемъ, предполагалъ, что мерцательное движеніе вообще невозможно при отсутствіи свободнаго или рыхло связаннаго кислорода. Я доказалъ затѣмъ, однако, что это возможно и въ тоже время сообщилъ подробности относительно зависимости, въ которой мерцательное движеніе находится по отношенію къ степени напряженія кислорода при крайне различныхъ условіяхъ <sup>2)</sup>. Тотъ фактъ, что мерцательныя клѣточки нуждаются въ кислородѣ, былъ подтвержденъ затѣмъ по отношенію къ различнымъ видамъ мерцательныхъ клѣточекъ (позвоночныхъ животныхъ, безпозвоночныхъ животныхъ, сѣмянныхъ живчиковъ лягушки).

Относительно вліянія сгущеннаго кислорода на мерцательныя органы у насъ имѣются теперь опыты Ив. Ром. Тарханова <sup>3)</sup>. По словамъ этого наблюдателя, жизнеспособность мерцательныхъ рѣсничекъ лягушечьяго эпителия не уничтожается еще при 10 атмосферномъ давленіи воздуха или отъ трехъ до шести атмосферъ напряженія кислорода. Въ здѣшней лабораторіи ванъ Овербекъ де Мейеръ производилъ опыты на томъ же самомъ объектѣ,

---

<sup>1)</sup> *W. Kühne*, Ueber den Einfluss der Gase auf die Flimmerbewegung. Archiv. für microscop. Anat. стр. 372, 1866.

<sup>2)</sup> *Jenaische Ztschr.* IV, стр. 369–375; 441 и слѣд., 451 и слѣд., 455 и слѣд. 1868.

<sup>3)</sup> *Tarchanoff*, Arbeit. d. St. Petersburger Ges. der Naturforsch. VII, стр. CXXII, 1876. Цитирую по Hofmann und Schwalbe's Jahresbericht, V, стр. 22, 1877.



а также и надъ мерцательными рѣсничками устричныхъ жаберъ и надъ сѣмянными нитями и пришелъ къ тому результату, который изложенъ у насъ выше въ текстѣ.

#### 5. Другія химическія условія.—Дѣйствіе щелочей и кислотъ. Анэстезирующія средства. Яды.

Кромѣ всѣхъ вышеперечисленныхъ условій, необходимыхъ для возможности мерцательнаго движенія, мы должны упомянуть еще объ одномъ вышнемъ условіи, безусловно необходимымъ, а именно, среда, окружающая мерцательныя рѣснички, не должна сильно уклоняться отъ нейтральной реакціи. Въ присутствіи свободныхъ щелочей появляется, при набуханіи, а въ присутствіи свободныхъ кислотъ, а также и угольной кислоты, при помутнѣніи клѣточекъ, замедленіе мерцательнаго движенія и, наконецъ, остановка его. Этого рода остановка въ своихъ болѣе слабыхъ степеняхъ можетъ быть устранена нейтрализаціей (при параличѣ, вызванномъ угольной кислотой достаточно бываетъ промыванія препарата воздухомъ или другими индифферентными газами). Мерцательныя рѣснички останавливаются (въ мерцательномъ эпителиѣ лягушки) въ наклонномъ кпереди положеніи также, какъ и при другихъ видахъ окоченѣнія. Вообще свободныя щелочи и основныя соли щелочей дѣйствуютъ только при высокихъ степеняхъ насыщенія въ качествѣ кислотъ или кислыхъ солей; но вѣдь и нормальная реакція пропитывающей мерцательный эпителий питательной жидкости бываетъ по большей части отчетливо щелочная.

Задерживающему вліянію при нѣкоторыхъ условіяхъ предшествуетъ ускоряющее вліяніе и это въ особенности наблюдается по отношенію къ ѣдкимъ щелочамъ, между которыми подобнаго рода дѣйствіе оказывается довольно общимъ и выраженнымъ въ очень сильной степени. Кромѣ того, тотъ же порядокъ дѣйствія наблюдается и по отношенію ко многимъ кислотамъ (угольная кислота, муравьиная, молочная, щавелевая кислота, а также  $\text{HCl}$ ,  $\text{SO}_4\text{H}$ ,  $\text{NO}_3\text{H}$ ) и притомъ отчасти при совершенно тѣхъ же условіяхъ и, слѣдовательно, послѣдніе, по крайней мѣрѣ, случаи нельзя объяснять нейтрализаціей. Противъ послѣдняго предположенія (относительно нейтрализаціи),



которое высказывалось зачастую, говорить въ другихъ случаяхъ то обстоятельство, что возбуждающее дѣйствіе оказываетъ совершенно независимымъ отъ господствующей предварительно реакціи. Кромѣ того, нельзя оставлять безъ вниманія, на примѣръ, также и того факта, что углекислыя щелочи, ѣдкая известь и баритъ во многихъ случаяхъ остаются совершенно безъ вліянія, тогда какъ ѣдкія щелочи оказываютъ крайне интенсивное ускоряющее вліяніе.—Въ случаѣ дѣйствія ѣдкихъ щелочей очень многое, несомнѣнно, объясняется ихъ способностію содѣйствовать набуханію. Въ пользу этого предположенія говорить, на примѣръ, тотъ фактъ, что ѣдкія щелочи никогда не вызываютъ движенія въ тѣхъ случаяхъ, въ которыхъ оно уже уменьшилось при одновременномъ появленіи набуханія (напр., подъ вліяніемъ чистой воды); но зато онѣ всегда возбуждаютъ движеніе въ тѣхъ случаяхъ, гдѣ задержаніе его обусловливается отнятіемъ воды, слѣдовательно, онѣ дѣйствуютъ возбуждающимъ образомъ въ такихъ случаяхъ, въ которыхъ тоже самое вліяніе оказываетъ также и чистая вода. Кислоты, напротивъ того, могутъ дѣйствовать возбуждающимъ образомъ въ обоюродныхъ случаяхъ; но такъ какъ онѣ уже при очень слабой концентраціи вызываютъ въ клѣточкахъ образованіе бѣлковыхъ свертковъ, которые уже часто механически должны разстраивать движеніе частицъ рѣсничекъ, то само собою понятно, что при употребленіи кислотъ мы легче и чаще имѣемъ случай наблюдать ихъ задерживающее дѣйствіе.

Тогда какъ прежніе изслѣдователи постоянно сообщали только о вредныхъ вліяніяхъ кислыхъ и щелочныхъ жидкостей, Р. Вирховъ <sup>1)</sup> открылъ на мерцательномъ эпителиѣ человѣческаго дыхательнаго горла возбуждающее дѣйствіе ѣдкаго кали и натра. Амміаку онъ приписывалъ только парализующее вліяніе; но это не было подтверждено послѣдующими наблюденіями.

У сѣмянныхъ нитей *hermella A.* Катрфажъ <sup>2)</sup> наблюдалъ уже за нѣсколько лѣтъ до этого ускореніе движеній вслѣдъ за прибавленіемъ раствора въ  $\frac{1}{40}$  ѣдкаго кали.

<sup>1)</sup> R. Virchow, Ueber die Erregbarkeit der Flimmerzellen. Arch. f. pathol. Anat. VI, стр. 133, 1854.

<sup>2)</sup> A. de Quatrefages, Rech. expér. sur les spermat. des Hermelles et des Tarets. Ann. des sciences natur. 1850, стр. 116.



Кёлликеръ <sup>1)</sup> вскорѣ послѣ того подтвердилъ путемъ въ высшей степени обширныхъ изслѣдованій Вирховское открытіе, сдѣланное на сѣмянныхъ живчикахъ многихъ животныхъ относительно того, что амміакъ въ сущности производитъ такое же дѣйствіе, какъ и фиксированныя щелочи и, кромѣ того, онъ установилъ тѣ условія, при которыхъ эти вещества дѣйствуютъ возбуждающимъ или парализующимъ образомъ. Что касается до заявленій относительно мерцательнаго эпителія, то они были въ послѣдствіи подтверждены и дополнены Кюне <sup>2)</sup> (вліяніе кислыхъ и щелочныхъ паровъ), Ротомъ <sup>3)</sup>, Стюартомъ <sup>4)</sup>, Гунцинга <sup>5)</sup> и мною лично <sup>6)</sup>. Я нашелъ, что кислоты обладаютъ специфично возбуждающимъ дѣйствіемъ <sup>7)</sup> и, кромѣ того, я доказалъ вліяніе амміака и угольной кислоты посредствомъ графическаго способа <sup>8)</sup>.

Что касается до вліянія другихъ химическихъ агентовъ, кромѣ перечисленныхъ до сихъ поръ, то я ограничусь здѣсь только слѣдующимъ замѣчаніемъ.

Эфиръ, алкоголь, сѣрнистый углеродъ <sup>9)</sup>, амилъ-нитритъ <sup>10)</sup> увеличиваютъ частоту и энергію движеній (въ мерцательномъ эпителіѣ позвоночныхъ животныхъ, въ сѣмянныхъ нитяхъ лягушки и т. д.) мерцательныхъ движеній, особенно, если они предварительно ослабѣли въ чистой водѣ или въ нѣсколько слишкомъ концентрированной, но все же индифферентной средѣ. При болѣе сильномъ вліяніи этого рода агентовъ получается остановка мерцательныхъ рѣсничекъ въ наклоненномъ кпе-

<sup>1)</sup> *Kölliker*, Ztschr. f. wissensch. Zool. VII, стр. 181 и 201, 1856.

<sup>2)</sup> *Kühne*, Arch. f. microscop. Anat. стр. 372, 1866.

<sup>3)</sup> *Roth*, Arch. f. pathol. Anat. XXXVII, стр. 184, 1867.

<sup>4)</sup> *Stuart*, Ztschr. f. rat. Med. 1867, стр. 288.

<sup>5)</sup> *Huizinga*, Centralbl. f. d. med. Wissensch. 1868, стр. 49.

<sup>6)</sup> *Engelmann*, Jenaische Ztschr. IV, стр. 343 и слѣд. 1868.

<sup>7)</sup> Тамже см. особенно стр. 344, 351, 353—364, 447—450.

<sup>8)</sup> Arch. f. d. ges. Physiol, XV, стр. 508 и 510. Табл. VI, рис. 6 и 10, 1877.

<sup>9)</sup> Jenaische Ztschr. IV, стр. 375—379, 1868 (мерцательный эпителія лягушки), стр. 442—443 (ракушекъ), стр. 452—453 (сѣмянныя нити лягушки). Здѣсь же цитированы болѣе старыя работы *Purkyne* и *Valentin*, *Ankermann*, *Kölliker*, *Claude Bernard*, *Huizinga*, въ которыхъ указаны вредныя вліянія вышеупомянутыхъ веществъ.

<sup>10)</sup> Arch. f. d. ges. Physiologie XV, стр. 508—510. Табл. VI, рис. 7—9. Здѣсь описано вліяніе эфира, хлороформа и амилъ-нитрита, по опытамъ съ мерцательными часами и мерцательной мельницей.



реди положеніи, при одновременномъ помутнѣніи клѣточекъ. Въ началѣ возможно снова оживить рѣснички посредствомъ промыванія ихъ воздухомъ или другими безвредными газами, причемъ при возстановленіи движеній исчезаетъ также и муть. Движеніе при этомъ можетъ достигнуть почти что прежней своей силы, но оно по большей части остается нѣсколько ослабленнымъ. Слѣдовательно, явленія въ этомъ отношеніи представляются въ сущности тѣми же самыми, какъ и при отравленіи угольной кислотой. Между тѣмъ при болѣе высокихъ степеняхъ паралича, вызваннаго эфиромъ, хлороформомъ, амилъ-нитритомъ или сѣрнистымъ углеродомъ щелочи нисколько не помогаютъ, тогда какъ при остановкѣ влѣдствіе вліянія угольной кислоты, щелочи оказываются полезными даже въ тѣхъ случаяхъ, когда сама по себѣ остановка движенія не исчезаетъ болѣе. — Хлороформъ дѣйствуетъ также, какъ и эфиръ; только я никогда не замѣчалъ ускоренія; въ то же самое время онъ не такъ легко давалъ послѣ себя вредныя послѣдствія.

Специфичныхъ ядовъ по отношенію къ мерцательному движенію, повидимому, не имѣется. Вератринъ, стрихнинъ, атропинъ, эзеринъ, кураре, хининъ, морфій, синильная кислота и ихъ соединенія дѣйствуютъ, насколько можно судить по произведеннымъ до сихъ поръ изслѣдованіямъ, нисколько не вреднѣе, чѣмъ и растворы другихъ веществъ, обладающіе одинаковыми осмотическими свойствами и одинаковой реакціей <sup>1)</sup>).

Исключенія изъ этого встрѣчаются, само собой разумѣется, въ тѣхъ случаяхъ, когда мерцательное движеніе находится положительно подъ нервными вліяніями, напр., въ тѣхъ случаяхъ, когда оно служитъ для произвольнаго перемѣщенія съ мѣста на мѣсто. Ни въ одномъ изъ этихъ случаевъ не было доказано прямого ядовитаго вліянія котораго нибудь изъ названныхъ веществъ на мерцательныя клѣточки или на мерцательныя рѣснички. Впрочемъ, въ этомъ отношеніи желательными являются новыя изслѣдованія.

---

<sup>1)</sup> *Purkyne et Valentin*, loco cit., стр. 74 и слѣд. *Valentin* въ *Handwörterb. der Physiol.* I, стр. 512. *Sharpey*, въ *Todd's Cyclopaedia* I, стр. 634; *Kölliker*, *Ztschr. f. wissensch. Zoologie*, VII, стр. 218; *Engelmann*, *Jenaische Ztschr.* IV, стр. 379 и слѣд. 433 и 453.



### УШ. ВЛІЯНІЕ ЭЛЕКТРИЧЕСКИХЪ ТОКОВЪ.

Дѣйствія электрическихъ токовъ до сихъ поръ были подробно изслѣдованы только на слизистой оболочкѣ зѣва лягушки, и вслѣдствіе этого, при послѣдующемъ изложеніи мы будемъ постоянно имѣть въ виду именно ее, за исключеніемъ тѣхъ случаевъ, когда мы прямо заявимъ, что сказанное нами относится къ другому препарату. Хотя мы и имѣемъ всѣ основанія думать, что и другіе объекты и въ особенности другіе мерцательные эпителии высшихъ животныхъ, дадутъ намъ существенно тѣ же самые или схожіе результаты, тѣмъ не менѣе, мы находимъ необходимымъ предостеречь читателей отъ слишкомъ широкихъ обобщеній. Уже мерцательный эпителий ракушечныхъ жаберъ представляетъ, по имѣющимся у насъ случайнымъ наблюденіямъ, многое совершенно въ иномъ видѣ и это различіе скажется еще болѣе въ томъ случаѣ, когда рѣснички двигаются положительно подъ нервными вліяніями.

Эффектъ электрическаго раздраженія даетъ намъ такую картину, которая представляетъ очень много сходства съ дѣйствіемъ быстрого повышенія температуры, и только-что сказанное имѣетъ совершенно общее значеніе. Тѣмъ не менѣе, однако, вліяніе электрическаго раздраженія не можетъ быть цѣликомъ сведено на повышеніе температуры, потому что, если даже этотъ моментъ и имѣетъ какое нибудь вліяніе, то во всякомъ случаѣ лишь самое незначительное. Во многихъ случаяхъ, и особенно въ тѣхъ, когда движеніе мерцательныхъ рѣсничекъ при крайне благопріятныхъ условіяхъ успѣло уже пріобрѣсти крайне значительную силу, у насъ отсутствуетъ всякій признакъ того, чтобы клѣточки разрушались, предполагая, конечно, что интенсивность употребленныхъ токовъ бываетъ не слишкомъ значительная. Въ другихъ случаяхъ дѣйствіе электрическаго раздраженія бываетъ очень замѣтное и оно также, какъ и вліяніе согрѣванія, можетъ состоять, смотря по условіямъ, или изъ возбужденія, или изъ задержанія, причемъ обоого рода эффектъ бываетъ только временнымъ. Оба эти дѣйствія, хотя и отличаются діаметрально противоположнымъ характеромъ, представляются существенно совпадающи-



ми по отношенію къ теченію, къ зависимости своей отъ рода, силы, продолжительности и т. д. электрическаго раздраженія, и отличаются, такъ сказать, только по стоящему передъ ними значку.

Возбуждающее дѣйствіе наблюдается главнымъ образомъ тогда, когда движеніе въ естественныхъ жидкостяхъ «само собой», или что по большей части обозначаетъ тоже самое, подъ вліяніемъ слабыхъ, извлекающихъ воду растворовъ изъ индифферентныхъ, впрочемъ, веществъ, стало нѣсколько вялымъ или перешло въ покойное состояніе. Только-что описанное представляетъ собою обыкновенный случай, который вслѣдствіе этого и былъ изслѣдованъ всего подробнѣе.

Задерживающее вліяніе электрическаго раздраженія наблюдается въ тѣхъ случаяхъ, когда движеніе мерцательныхъ рѣсничекъ ослабѣло уже при одновременномъ появленіи признаковъ набуханія клѣточекъ и рѣсничекъ (подъ вліяніемъ, напр., чистой воды, разведенныхъ щелочей). При этомъ по большей части можно бываетъ микроскопически замѣтить также и усиленіе набуханія подъ вліяніемъ раздраженія.

Физиологическій эффектъ раздраженія состоитъ всегда изъ усиленія или изъ ослабленія періодической дѣятельности, а никакъ не изъ вызванія или подавленія отдѣльныхъ движеній, какъ это наблюдается по отношенію къ мышцамъ. Ритмъ, а также и видъ движенія остаются въ общемъ тѣми-же самыми и при электрическомъ раздраженіи; при этомъ мѣняется только продолжительность періодовъ (частота) и амплитуда движеній мерцательныхъ рѣсничекъ, а вмѣстѣ съ тѣмъ и ихъ полезный эффектъ. Специально колеблется при этомъ также и быстрота раскачиванія изъ стороны въ сторону, но пауза, отдѣляющая эти два движенія другъ отъ друга, не мѣняется сколько нибудь замѣтнымъ образомъ, хотя, впрочемъ, нельзя не сказать, что она и при нормальныхъ условіяхъ бываетъ недоступна измѣренію.

Нѣкоторыя мерцательныя рѣснички безпозвоночныхъ животныхъ представляютъ, напротивъ того, больше сходства съ мышцами. Такъ, напр., большія мерцательныя рѣснички тѣхъ рядовъ клѣточекъ, которыя тянутся сбоковъ, вдоль жаберныхъ полосокъ у *bivalvae*, и которыя



такъ прекрасно представляютъ намъ волнообразное распространіе движенія, подѣ влияніемъ индукціоннаго удара всѣ сразу, какъ-бы вслѣдствіе одного толчка загнбаются впередъ и остаются въ этомъ положеніи, какъ-бы въ судорогѣ, тѣмъ дольше, чѣмъ сильнѣе было электрическое раздраженіе.

Въ настоящее время мы вообще уже можемъ высказать слѣдующія правила, которыя, какъ замѣтятъ читатели, за немногими исключеніями, оказываются тѣми-же самыми, которыя примѣнимы также и къ другимъ электрически раздражительнымъ элементамъ. Правила эти опираются на собранные различными изслѣдователями факты.

Дѣйствіе электрическихъ токовъ распространяется только на тѣ клѣточки, черезъ которыя электрической токъ проходитъ непосредственно. Предполагая одинаковую плотность тока, мы находимъ, что дѣйствіе это сказывается равномерно на всѣхъ поперечныхъ сѣченіяхъ внутриволярнаго пространства. Только послѣ внезапныхъ положительныхъ или отрицательныхъ колебаній въ плотности тока появляется возбужденіе, а при употребленіи постоянныхъ токовъ (обыкновенно токовъ незначительной силы) оно развивается вообще только тогда, когда токъ оставался долѣе замкнутымъ, чѣмъ сколько это нужно для протеканія колебанія. Продолжительность замыканія, необходимая для возбужденія (она можетъ превышать болѣе крупныя дробныя части одной секунды), бываетъ тѣмъ короче, чѣмъ сильнѣе бываетъ самый токъ. Получаемый эффектъ въ извѣстныхъ границахъ усиливается соотвѣтственно съ быстротой и съ объемомъ колебанія плотности. При проскальзываніи въ токъ любой силы, эффектъ не получается (это служитъ доказательствомъ, говорящимъ противъ термическаго характера дѣйствія токовъ). Положительныя колебанія плотности дѣйствуютъ сильнѣе, нежели отрицательныя.

Результатъ электрическаго раздраженія получается только послѣ періода «скрытаго раздраженія», который бываетъ тѣмъ короче, чѣмъ сильнѣе бываетъ раздраженіе, и въ самомъ крайнемъ случаѣ онъ можетъ длиться нѣсколько секундъ. Затѣмъ, результатъ этотъ усиливается тѣмъ рѣзче и больше, чѣмъ сильнѣе бываетъ употребляемое раздраженіе, и въ среднемъ



выводъ онъ въ теченіи немногихъ секундъ достигаетъ максимальной степени, на которой онъ и можетъ держаться въ теченіи нѣкотораго времени, если употреблено было продолжительное или очень сильное мгновенное раздраженіе, а затѣмъ онъ постепенно ослабѣваетъ до нуля. Вслѣдъ за сильнымъ раздраженіемъ остается иногда болѣе продолжительное ослабленіе.

Раздраженія, которыя каждое въ отдѣльности остаются безъ дѣйствія, могутъ взаимно усиливать другъ друга настолько, что вліяніе ихъ становится вполне замѣтнымъ; но для подобнаго суммированія раздраженій необходимо, чтобы они слѣдовали другъ за другомъ не черезъ слишкомъ короткія паузы (въ среднемъ выводъ требуется по крайней мѣрѣ по нѣсколькимъ раздраженіямъ въ секунду). Послѣ размыканія, въ теченіи непродолжительнаго времени существуетъ повышенная чувствительность къ замыканію тока, имѣющаго противоположное направленіе.

Очень сильные индукціонные удары или разряды Лейденской банки и т. д. убиваютъ мерцательныя клѣточки, которыя при этомъ мутнѣютъ, тогда какъ рѣснички, согнувшись въ косомъ направленіи кпереди, совершенно перестаютъ двигаться.

Болѣе старые наблюдатели <sup>1)</sup> получали только отрицательные результаты или замѣчали только вредное вліяніе при подобнаго рода опытахъ, и этого рода послѣдствія они приписывали электролитическимъ или термическимъ дѣйствіямъ токовъ. Кистяковскій <sup>2)</sup> первый доказалъ, что какъ постоянный токъ, такъ и попеременно направляемые удары индукціоннаго тока, могутъ ускорять теченіе жидкости у поверхности слизистой оболочки зѣва лягушки. Стюартъ <sup>3)</sup> и я самъ <sup>4)</sup> подтвердили это открытіе. Приведенное въ текстѣ изложеніе основывает-

---

<sup>1)</sup> *Valentin*, въ *Wagner's Handwörterb. d. Physiol*, стр. 511 и слѣд.

<sup>2)</sup> *Kistiakowsky*, Ueber die Wirkung des constanten und Induktionsstromes auf die Flimmerbewegung. Sitzgsber. d. Wiener Acad. Mathem.-phys. Cl. LI, стр. 263—279, 1865.

<sup>3)</sup> *Al. Stuart*, loco cit. Dissert., стр. 19.

<sup>4)</sup> *Th. W. Engelmann*, Ueber den Einfluss der Electricität auf die Flimmerbewegung. Centralbl. f. d. med. Wiss. 1868, № 23, стр. 353.



ся на собственныхъ, подробныхъ изслѣдованіяхъ <sup>1)</sup>, къ которымъ я и долженъ отослать читателей, интересующихся, какъ методикой, такъ и другими подробностями (напр., цифровыми данными и т. д.).

#### IX. ОТНОШЕНІЕ МЕРЦАТЕЛЬНЫХЪ ОРГАНОВЪ КЪ НѢКОТОРЫМЪ ДРУГИМЪ ВЛІЯНІЯМЪ.

Совершенно естественно у насъ является предположеніе о томъ, что мерцательныя клѣточки реагируютъ также и на другія внезапныя вліянія аналогичнымъ образомъ, какъ и на электрическія раздраженія. Впрочемъ, въ этомъ отношеніи намъ извѣстно еще очень мало. Вліяніе внезапныхъ положительныхъ и отрицательныхъ температурныхъ колебаній остается пока неизслѣдованнымъ. Измѣненія въ степени освѣщенія въ большинствѣ случаевъ несомнѣнно остаются безъ всякаго вліянія. Что касается до движеній зеленыхъ блуждающихъ споръ нисшихъ растений и *flagellata*, на которыя очень сильно вліяетъ свѣтъ и притомъ преимущественно относительно направленія, то намъ остается еще изслѣдовать, имѣются-ли въ этомъ случаѣ прямое вліяніе свѣтовыхъ лучей на подвижныя части или нѣтъ.

Вслѣдъ за механическими вліяніями (сотрясеніе, давленіе), нѣкоторые наблюдатели <sup>2)</sup> видѣли временное ускореніе движенія. Я лично убѣдился (на лягушкѣ, менѣе отчетливо на устричныхъ жабрахъ) въ вѣрности этого факта, но не могъ вынести твердаго убѣжденія въ томъ, что явленіе это дѣйствительно зависитъ отъ возбужденія клѣточекъ. Обыкновенно при этомъ существеннымъ образомъ вліяетъ также устраненіе механическихъ препятствій (въ особенности слизи), какъ это предполагалъ уже Шарпей.

---

<sup>1)</sup> *Euo-je*, Ueber die Flimmerbewegung, *Jenaische Ztschr.* VI, стр. 385—434 1868; *Arch. f. d. ges. Physiol.* XV, стр. 502—506. Табл. VI, рис. 3 и 4. Въ послѣдней статьѣ приведено подтвержденіе многихъ изъ наиболее важныхъ положеній посредствомъ саморегистрирующаго способа.

<sup>2)</sup> *Steinbuch*, *Analekten neuer Beobachtungen und Untersuchungen zur Naturkunde*, стр. 66. Fürth 1802. (Я не могъ достать это сочиненіе). *Purkyne et Valentin*, *De phaenomeno generali etc.*, стр. 70, 1835; *Valentin*, *Handwörterb. der Physiol.* I, стр. 510, 1842, *Roth*, *Arch. f. path. Anat.* XXXVII, стр. 191 и слѣд. 1867.



Тотъ фактъ, что подъ вліяніемъ внезапныхъ химическихъ вліяній опредѣленнаго рода, можетъ быть получено такого рода дѣйствіе, которое бываетъ или совершенно тождественно или очень похоже на то, которое получается путемъ электрическаго раздраженія, былъ уже выясненъ выше, когда мы разбирали химическія условія мерцательнаго движенія. Въ этомъ смыслѣ можно признать, что вода, щелочи, кислоты, эфиръ, алкоголь, сѣрнистый углеродъ, амилъ-нитритъ дѣйствуютъ на мерцательныя клѣточки въ качествѣ химическихъ раздраженій.

#### Х. ТЕОРЕТИЧЕСКІЯ ЗАМѢЧАНІЯ.

При настоящемъ неполномъ состояніи нашихъ знаній и особенно при отсутствіи всякаго болѣе подробнаго знакомства съ химическими процессами, протекающими въ клѣточкахъ и рѣсничкахъ, мы можемъ доставить пока лишь отдѣльныя части того матеріала, изъ котораго впоследствии можно будетъ построить теорію мерцательнаго движенія. Подобно тому, какъ при описаніи протоплазмы, такъ и теперь намъ приходится довольствоваться болѣе подробнымъ разборомъ видимыхъ механическихъ процессовъ. Въ этомъ отношеніи можно ограничиться слѣдующими краткими замѣчаніями <sup>1)</sup>.

Всѣ тѣ представленія, которыя были развиты нами по отношенію къ протоплазматическому движенію оказываются въ существенныхъ чертахъ своихъ приложимы также и къ мерцательнымъ органамъ, чего, впрочемъ, можно требовать уже съ самаго начала. Соотвѣтственно съ этимъ пришлось бы, слѣдовательно, принять, что мерцательное движеніе производится во всѣхъ случаяхъ, вслѣдствіе измѣненія формы мельчайшихъ, заключенныхъ въ самихъ рѣсничкахъ элементовъ. Эти мельчайшіе элементы (инотагмены), имѣющіе въ покойномъ состояніи вытянутую форму, принимаютъ, по всѣмъ вѣроятіямъ, во время сокращенія такую форму, которая приближается къ шарообразной; мы должны, далѣе, принять, что эти инотагмены бывають соединены въ стойкомъ расположеніи и

<sup>1)</sup> См. также *Jenaische Zeitschrift*, IV, стр. 456—478, 1868, а также и тѣ отдѣльныя теоретическія замѣтки, которыя разсѣяны по отдѣльнымъ главамъ настоящей работы.



при томъ всё въ одномъ и томъ-же направленіи, то есть, такъ, что ихъ длинныя оси бываютъ расположены параллельно оси мерцательныхъ рѣсничекъ.

Подобнаго рода расположеніе могло-бы получиться уже вслѣдствіе простаго плоскостнаго притяженія элементовъ при достаточно маломъ количествѣ межтегматичной воды. И дѣйствительно, зачастую приходится наблюдать, что подъ влияніемъ отнятія воды гіалиновая протоплазма превращается въ тончайшія рѣснички, или что она расщепляется на волоконца (см. главу о протоплазматическомъ движеніи, IV, 6).

Измѣненія формы инотагменъ, составляющихъ пару рѣсничекъ, должны происходить, по всёмъ вѣроятіямъ, въ законной послѣдовательности и распространяться вообще отъ основанія къ концу—или прямолинейно по одной, или поперечно по обѣимъ сторонамъ рѣснички, т. е., какъ по передней, такъ и по задней плоскости ея; при этомъ получается или крючкообразное и волнообразное движеніе или движеніе, идущее въ видѣ спирали: воронкообразное движеніе мерцательныхъ рѣсничекъ.

Ближайшей причиной измѣненій формы инотагменъ опять-таки должны служить, вѣроятно, измѣненія въ состояніи ихъ набуханія, а поводомъ къ этому измѣненію набуханія мы должны признать фізіологическое раздраженіе, которое въ своей послѣдней инстанціи оказывается состоящимъ изъ молекулярныхъ процессовъ неизвѣстнаго рода. Эти-то неопредѣленные ближе молекулярные процессы протекають періодично въ протоплазмѣ клѣточекъ, или (при анатомически подвижныхъ рѣсничкахъ, во многихъ сѣмянныхъ нитяхъ) въ веществѣ самихъ мерцательныхъ волосиковъ. По всёмъ вѣроятіямъ, мы можемъ признавать этотъ процессъ раздраженія тождественнымъ съ нервнымъ возбужденіемъ, подобно тому, какъ механизмъ движеній мерцательныхъ рѣсничекъ оказывается идентичнымъ въ принципѣ съ мышечнымъ движеніемъ. Въ пользу этого говорятъ приведенные выше факты (IV) относительно координаціи клѣточекъ и о проведеніи раздраженія къ мерцательному эпителию.

---



## ПРЕДИСЛОВІЕ ИЗДАТЕЛЯ.

Со времени появленія настольнаго фізіологическаго словаря Рудольфа Вагнера, то есть, приблизительно въ теченіи тридцати лѣтъ, у насъ въ Германіи не было сдѣлано ни одной новой попытки доставить читающей публикѣ такое изложеніе фізіологіи, которое бы было составлено по источникамъ и совершенно исчерпывало бы вопросъ. Въ краткихъ, основныхъ учебникахъ и въ руководствахъ для учащихся недостатка никогда не было; болѣе объемистыя руководства появились, впрочемъ, только въ очень незначительномъ числѣ и притомъ всѣ они ставили также на первый планъ потребности преподаванія и потому вынуждены были поневолѣ обходить молчаніемъ различныя подробности. Кромѣ того, труды этого рода, принадлежавшіе къ самымъ выдающимся явленіямъ фізіологической литературы, имѣли всѣ одну и ту же судьбу, а именно послѣ нѣсколькихъ изданій авторы ихъ не могли болѣе рѣшиться на новую переработку своихъ сочиненій, которая оказывалась безусловно необходимой въ виду непрерывно продолжающагося поступательнаго движенія фізіологіи. Въ настоящее время, впрочемъ, силъ отдѣльнаго человѣка окажется недостаточнымъ даже для того, чтобы хоть одинъ разъ подробно изложить современное положеніе фізіологіи, особенно, если онъ въ то же самое время долженъ еще посвящать свои силы главнымъ образомъ преподаванію и разработкѣ фізіологіи, а между тѣмъ большинство фізіологовъ находится именно въ этомъ положеніи.



Потребность въ такомъ изложеніи физиологіи, которое бы исчерпывало вопросъ, возростала между тѣмъ постоянно. Физиологія, вѣдь, глубоко захватываетъ во всѣ области медицинскаго мышленія и многочисленная толпа тѣхъ людей, которые ищутъ у физиологіи объясненія различныхъ интересующихъ ихъ вопросовъ, не удовлетворяется школьной обработкой этой науки и требуетъ безусловно полнаго указанія всѣхъ определенныхъ до настоящаго времени фактовъ и въ особенности требуетъ точнаго указанія источниковъ.

Средство удовлетворить всѣмъ этимъ потребностямъ путемъ, совмѣстной работы многихъ физиологовъ было уже дано намъ, такъ какъ въ словарѣ Вагнера физиологія уже подверглась разъ такой обработкѣ. Правда, этотъ примѣръ не могъ особенно возбуждать къ подражанію, такъ какъ у физиологическаго словаря Р. Вагнера почти совершенно отсутствовала всякая цѣлостность, всякая однородность; въ виду до-нельзя слабой связи между отдѣльными работами едвали можно было найти болѣе подходящую форму соединенія, какъ простое расположеніе статей въ алфаветическомъ порядкѣ. Въ виду всего этого, вообще являлся вопросъ о томъ, можетъ-ли физиологія, отдѣльныя части которой вездѣ самымъ сложнымъ образомъ переплетаются другъ съ другомъ, стать предметомъ совмѣстнаго изложенія цѣлаго ряда наблюдателей, подобно патологіи или хирургіи.

Во всякомъ случаѣ необходимо было сдѣлать попытку, если только вообще появленіе подробнаго и охватывающаго всѣ стороны физиологіи сочиненія представлялось желательнымъ. Въ теченіи цѣлаго ряда лѣтъ мысль о подобномъ изданіи разбиралась и взвѣшивалась въ физиологическихъ кружкахъ; но никто не могъ отважиться на подобное предпріятіе и издатель настоящаго сочиненія тоже не рѣшился бы на это, еслибы только выдающіеся товарищи-физиологи не стали убѣждать его посвятить свои силы этой задачѣ и если бы онъ не встрѣтилъ самой рѣшительной поддержки со стороны многихъ замѣчательныхъ нѣмецкихъ физиологовъ при первыхъ-же своихъ



пробныхъ шагахъ на этомъ пути. Прежде, чѣмъ приступить къ настоящему изданію, я нѣсколько разъ отвѣчалъ отказомъ на всѣ предложенія торговой издательской фирмы.

Быть можетъ, дѣло бы выиграло, если бы весь матеріалъ былъ раздѣленъ между гораздо болѣе ограниченнымъ числомъ сотрудниковъ; но соучастіе большинства авторовъ могло быть приобрѣтено только подъ однимъ условіемъ, а именно, чтобы отводимая имъ задача не была слишкомъ велика. Впрочемъ, при ограниченіи отдѣльныхъ задачъ по необходимости должна была выиграть глубина ихъ обработки.

При раздѣленіи труда между большимъ числомъ сотрудниковъ по необходимости является одно серьезное затрудненіе, а именно, трудно бываетъ провести единство изложенія; но мы надѣемся все же, что въ этомъ отношеніи намъ удалось достигнуть лучшихъ результатовъ, чѣмъ наши предшественники за тридцать лѣтъ тому назадъ. Статьи, вошедшія въ составъ словаря Р. Вагнера, были по большей части оригинальными изслѣдованіями. Въ виду этого, конечно, нѣкоторыя изъ этихъ работъ имѣютъ безсмертное значеніе въ наукѣ; но зато невозможно было соединить цѣлостность обработки съ желаніемъ доставить цѣлый рядъ монографій, основанныхъ на прямомъ изслѣдованіи. Въ нашемъ сочиненіи, наоборотъ, авторъ долженъ выступать только въ роли критическаго референта, который на основаніи собственныхъ изслѣдованій приобрѣлъ себѣ полную опытность во всѣхъ частяхъ передаваемого имъ вопроса. Всѣ гг. сотрудники согласились, что настоящее сочиненіе не должно считаться средствомъ обнародыванія новыхъ изслѣдованій. Вслѣдствіе этого цѣлостность обработки облегчается существеннымъ образомъ. Само собой разумѣется, что полной цѣлостности невозможно достигнуть, несмотря на взаимное принаравливаніе сотрудниковъ къ различнымъ виѣшностямъ. Отъ такихъ ученыхъ, какъ тѣ, которые являются въ настоящемъ сочиненіи въ роли сотрудниковъ, невозможно было и ожидать чтобы они существеннымъ образомъ видоизмѣнили усвоенный ими однажды способъ изложенія. Даже болѣе



того, въ настоящемъ сочиненіи читатель можетъ встрѣтиться даже съ различными мнѣніями относительно нѣкоторыхъ вопросовъ, потому что едвали кто либо признаетъ желательнымъ, чтобы извѣстное сужденіе было измѣнено единственно вслѣдствіе такого случайнаго повода, какъ то, что который нибудь изъ сотрудниковъ въ настоящемъ сочиненіи придерживается иного взгляда на дѣло. Конечно, мы старались обставить дѣло такъ, чтобы объ одномъ и томъ же вопросѣ не могли высказываться многіе авторы, но проводить это правило сколько нибудь строго мы не могли, потому что для этого потребовалось бы такое редакціонное насиліе, которое само по себѣ уже является опаснымъ и, кромѣ того, оно по необходимости уменьшило бы оригинальность и свѣжесть настоящаго сочиненія. Впрочемъ, едвали надо упоминать о томъ, что отвѣтственность издателя распространяется не болѣе, какъ только на общее распредѣленіе различныхъ, подлежащихъ обработкѣ задачъ, да на устраненіе пробѣловъ и повтореній, причемъ устраненіе повтореній производилось только съ вышеупомянутымъ ограниченіемъ.

Едвали намъ надо говорить здѣсь о тѣхъ принципахъ, которые приняты были въ основу настоящаго сочиненія. Имѣя дѣло съ сотрудниками, которые по большей части уже прошли длинный путь жизни сѣрьезнаго изслѣдователя, намъ не было надобности настаивать на вѣрной передачѣ фактовъ и на изложеніи только такихъ теоретическихъ взглядовъ, которые имѣютъ подъ собою индуктивную основу, да и то еще съ необходимой осторожностію, не было надобности потому, что это дѣлалось само собою. Издатель считалъ излишнимъ приводить здѣсь вступительное изложеніе задачи фізіологіи и ея способовъ изслѣдованія, потому что настоящее сочиненіе едвали будетъ служить для перваго обученія, а между тѣмъ о путяхъ, которыми естественная наука добываетъ извѣстные успѣхи, нельзя высказать ничего новаго, да они и не подлежатъ никакому сомнѣнію. Въ виду того индуктивнаго характера, которымъ отличается изложеніе настоящаго сочиненія,



нелишнее было бы привести здѣсь въ видѣ вступленія исторію фізіологическаго изслѣдованія; но намъ не удалось найти человека, который бы могъ взяться за обработку этого труднаго предмета; впрочемъ, этотъ пробѣлъ пополняется, потому что при изложеніи отдѣльныхъ фактовъ всегда по возможности имѣлось въ виду также и ихъ историческій ходъ развитія.

Наибольшее число возраженій можетъ, пожалуй, быть сдѣлано противъ принятыхъ въ настоящемъ руководствѣ подраздѣленія и послѣдовательности изложенія различныхъ вопросовъ; но въ такомъ подробномъ сочиненіи эта сторона дѣла имѣетъ далеко не такое важное значеніе, какъ въ руководствѣ, предназначенномъ для перваго обученія. Въ этомъ отношеніи намъ приходилось бороться не только съ общеизвѣстною трудностію найти хорошій принципъ для подраздѣленія фізіологическаго учебнаго матеріала, но, кромѣ того, намъ приходилось принимать во вниманіе при разграниченіи отдѣльныхъ задачъ склонности, изслѣдовательскую дѣятельность и свободную рабочую силу каждаго изъ нашихъ сотрудниковъ, и въ тоже время мы не могли упускать изъ виду при группировкѣ вопросовъ и подраздѣленія сочиненія на отдѣльно продающіеся томы. Все это слѣдуетъ по справедливости принимать во вниманіе при критической оцѣнкѣ принятаго у насъ подраздѣленія. Болѣе принципиальное значеніе имѣетъ вопросъ о томъ, не слѣдовало-ли, какъ это съ различныхъ сторонъ совѣтовали издателю, при распредѣленіи вопросовъ руководиться отчасти принципами развитія и соответственно съ этимъ начинать изложеніе всегда съ болѣе элементарнаго органа; такъ, напр., быть можетъ, слѣдовало-бы предпослать отдѣлу о мышцѣ, отдѣлъ, посвященный протоплазматическому движенію; изложеніе о температурномъ чувствѣ и осязаніи слѣдовало бы предпослать глазу и т. д. Если мы поступили иначе, то нашъ способъ дѣйствія оправдывается общей индуктивной тенденціей, проведенной во всемъ сочиненіи. Во-первыхъ, ученія о происхожденіи органовъ являются сначала индукціонными заключеніями, которыя предполагаютъ уже высокое развитіе



знанія относительно различныхъ подробностей; а во-вторыхъ, и историческій ходъ развитія нашихъ знаній ни въ какомъ случаѣ не шелъ отъ болѣе простаго къ болѣе сложному и протоплазма стала до нѣкоторой степени понятной только на основаніи многочисленныхъ изслѣдованій надъ мышцей; вслѣдствіе этого протоплазма становится понятной до нѣкоторой степени только на основаніи многочисленныхъ изслѣдованій мышцы и потому изложенію вопроса о протоплазмѣ необходимо предпослать всѣ многочисленныя, добытыя на мышцѣ понятія.

Хотя настоящее сочиненіе и не предназначается для перваго обученія, тѣмъ не менѣе, элементарная общедоступность являлась для него крайне желательной. Само собой разумѣется, что мы не могли исключить изъ него высшія математическія вычисленія, но всѣ они приведены инымъ, болѣе сжатымъ шрифтомъ. Что касается рисунковъ, то въ этомъ отношеніи мы не допускали скупости, если только рисунки облегчали пониманіе дѣла; но зато мы считали непозволительнымъ допускать въ этомъ отношеніи всякую роскошь, такъ какъ это безъ нужды повысило бы цѣну настоящаго сочиненія. Намъ нѣтъ надобности оправдываться въ томъ, что исторія развитія была исключена изъ настоящаго руководства, потому что этотъ отдѣлъ нашихъ знаній уже давно занялъ положеніе самостоятельной науки.

**Л. Германнъ.**

Цюрихъ, 1-го мая 1879

---



# ОГЛАВЛЕНИЕ

къ I тому, къ 1-му выпуску.

## Физиологія аппаратовъ движенія.

### Общая мышечная физика.

Проф. Л. Германна.

	СТР.
Введеніе . . . . .	I
Глава первая. Механическія свойства мышцы . . . . .	1
Глава вторая. Сокращеніе мышцы . . . . .	13
I. Измѣненіе формы вообще . . . . .	—
II. Микроскопическая картина, наблюдающаяся при мышечномъ сокращеніи . . . . .	16
III. Одиночное мышечное сокращеніе . . . . .	28
1. Нормальная продолжительность одиночнаго сокращенія . . . . .	—
2. Различныя вліянія, дѣйствующія на теченіе одиночнаго мышечнаго сокращенія . . . . .	49
3. Наложеніе другъ на друга двухъ одиночныхъ мышечныхъ сокращеній . . . . .	52
IV. Продолжительныя мышечныя сокращенія . . . . .	54
1. Столбнякъ вслѣдствіе послѣдовательныхъ раздраженій . . . . .	—
2. Продолжительное сокращеніе вслѣдъ за однократнымъ раздраженіемъ . . . . .	61
3. Продолжительное сокращеніе вслѣдствіе постоянныхъ вліяній . . . . .	63
4. Естественное продолжительное сокращеніе . . . . .	—
V. Распространеніе сокращенія вдоль мышечнаго волокна . . . . .	71
VI. Укорачивающая сила, высота поднятія и работа, производимая мышцей . . . . .	82
1. Общія отношенія . . . . .	—
2. Сила укороченія, . . . . .	84
3. Величина укороченія . . . . .	93
4. Работа укороченія . . . . .	106



	Стр.
Глава третья. Возбужденіе мышцы . . . . .	112
I. Общая часть . . . . .	—
1. Основанія болѣе общаго характера . . . . .	114
2. Возбудимость мышцъ, лишенныхъ нервовъ . . . . .	115
3. Различіе нервныхъ и мышечныхъ раздраженій . . . . .	119
4. Возбудимость мышечныхъ отдѣловъ отъ природы мышечныхъ нервовъ . . . . .	120
II. Возбуждающія и измѣняющія возбудимость внѣшнія вліянія на мышцу . . . . .	122
1. <i>Электрическія вліянія</i> . . . . .	—
A. Чисто физическія дѣйствія тока . . . . .	—
B. Физиологическія дѣйствія тока . . . . .	127
1. Дѣйствіе замкнутыхъ постоянныхъ токовъ . . . . .	128
2. Дѣйствіе колебаній постоянныхъ токовъ . . . . .	131
3. Дѣйствіе индукціонныхъ токовъ . . . . .	135
4. Вліяніе межполярной длины и угла протеканія тока . . . . .	139
2. <i>Термическія вліянія</i> . . . . .	140
3. <i>Механическія вліянія</i> . . . . .	144
4. <i>Химическія вліянія</i> . . . . .	146
A. Дистиллированная вода . . . . .	—
B. Индифферентные растворы . . . . .	147
C. Разрушающія и возбуждающія вещества . . . . .	149
5. <i>Вліяніе свѣта</i> . . . . .	152
III. Отношенія между величиной раздраженія и дѣйствіемъ раздраженія . . . . .	153
1. Общія отношенія . . . . .	—
2. Вліяніе мѣста, на которое дѣйствуетъ раздраженіе; сравненіе прямой и непрямой возбудимости . . . . .	159
3. Сравненіе возбудимости различныхъ мышцъ . . . . .	161
IV. Свѣдѣнія о самостоятельныхъ сокращеніяхъ поперечно-полосатыхъ мышцъ . . . . .	162
Глава четвертая. Утомленіе и отдохновеніе мышцы . . . . .	165
I. Общія замѣчанія . . . . .	—
II. Измѣненіе возбудимости и доступной максимальной дѣятельности . . . . .	167
III. Измѣненіе характера сокращенія . . . . .	175
Глава пятая. Жизненные условія мышцы . . . . .	181
I. Законы измѣненій возбудимости послѣ изолированія мышцы . . . . .	—
II. Зависимость возбудимости отъ кровообращенія и дыханія . . . . .	185
III. Регулированіе притока артеріальной крови . . . . .	193
IV. Вліяніе нервной системы, а также и вліяніе употребленія и неупотребленія мышцы . . . . .	196
V. Вліяніе общаго состоянія питанія . . . . .	201
Глава шестая. Трупное окоченіе . . . . .	203
I. Явленія трупнаго окоченія на трупѣ . . . . .	—
II. Окоченіе изолированныхъ мышцъ . . . . .	206
III. Свойства окоченѣвшей мышцы . . . . .	210
IV. Причина трупнаго окоченія . . . . .	212
1. Болѣе спеціальныя условія окоченія . . . . .	—



	СТР.
2. Характеръ процесса, совершающагося въ окоченѣвающей мышцѣ . . . . .	214
V. Измѣненія, сродныя съ трупнымъ окоченѣніемъ . . . . .	218
VI. Отношеніе трупнаго окоченѣнія къ нервной системѣ . . . . .	222
Глава седьмая. Термическія явленія въ мышцѣ . . . . .	224
I. Предварительныя замѣчанія и методика . . . . .	—
II. Образованіе тепла при сокращеніи вообще . . . . .	231
III. Отношенія, существующія между количествомъ образованія тепла и измѣнчивыми моментами мышечнаго сокращенія . . . . .	234
IV. О термическихъ процессахъ при пассивныхъ измѣненіяхъ формы мышцы . . . . .	249
Глава восьмая. Гальваническія явленія въ мышцѣ . . . . .	254
I. Вступительныя замѣчанія . . . . .	—
II. Методика опытовъ надъ мышечнымъ токомъ . . . . .	256
1. Мультипликаторъ . . . . .	—
2. Буссоль . . . . .	258
3. Теорія буссоли и обращеніе съ нею . . . . .	260
А. Незаглушенный магнитъ . . . . .	261
В. Заглушенный магнитъ . . . . .	262
С. Аперіодическій магнитъ . . . . .	264
D. Дальнѣйшія примѣчанія . . . . .	266
4. Нѣкоторые другіе реоскопы . . . . .	268
5. Соединенія гальванометра съ животными частями . . . . .	269
6. Измѣреніе интенсивности электродвигательной силы и препятствія для проведенія тока . . . . .	274
III. Покоющійся мышечный токъ . . . . .	281
1. Законъ мышечнаго тока на поперечно перерѣзанныхъ мышцахъ . . . . .	—
2. Электродвигательная сила мышечнаго тока; зависимость ея отъ различныхъ обстоятельствъ; потуханіе мышечнаго тока . . . . .	285
3. Электродвигательныя свойства неповрежденной мышцы . . . . .	288
IV. Гальваническое состояніе возбужденной мышцы . . . . .	295
1. Мышца съ искусственнымъ поперечнымъ сѣченіемъ . . . . .	—
2. Состояніе неповрежденныхъ мышцъ во время дѣятельности . . . . .	300
3. Отрицательное колебаніе и токъ дѣйствія при отдѣльныхъ раздраженіяхъ и отношенія во времени . . . . .	302
4. Состояніе естественныхъ концевъ волоконъ при возбужденіи . . . . .	309
V. Гальваническія дѣйствія мышцы на живомъ человѣкѣ . . . . .	324
VI. Теорія гальваническихъ явленій въ мышцѣ . . . . .	331
1. Общія явленія . . . . .	—
2. Молекулярная теорія Дю-Буа Реймона . . . . .	338
3. Принятіе электрической противоположности между мышечнымъ содержимымъ и сарколеммой . . . . .	344
4. Альтераціонная теорія . . . . .	345
5. Заявленія относительно характера электродвигательныхъ силъ въ мышцѣ . . . . .	353
Глава девятая. Теоретическое разсмотрѣніе мышечнаго сокращенія . . . . .	356
I. Обзоръ высказанныхъ теорій . . . . .	—



	СТР.
1. Попытки отождествить сократительныя силы съ упругими.	357
2. Опыты надъ отождествленіемъ сократительныхъ силъ съ электрическими . . . . .	360
3. Термодинамическіе взгляды на сокращеніе. . . . .	363
3. Химическія теоріи сокращенія . . . . .	364
5. Теоріи, которыя сложились на основаніи микроскопическаго наблюденія сокращенія . . . . .	365
6. Теоріи, которыя разсматриваютъ сокращеніе, какъ пассивное состояніе, а расслабленіе принимаютъ за активное состояніе, или-же признають и то и другое за активныя состоянія . . . . .	368
II. Точки опоры для теоріи мышечнаго сокращенія. . . . .	369
1. Аналогіи между сокращеніемъ и окоченіемъ. . . . .	—
2. Различія между мышечнымъ сокращеніемъ и трупнымъ окоченіемъ Характеръ внутренней работы при столбнякѣ. . . . .	371
3. Причина укороченія и наступающаго снова расслабленія . . . . .	372
4. Прямое возбужденіе мышцы и дальнѣйшее проведенія возбужденія. . . . .	377
5. Вліяніе нерва на мышцу . . . . .	379
Заключительныя замѣчанія . . . . .	383
Послѣдовательныя добавленія . . . . .	384

## Химія и обмѣнъ веществъ въ мышцахъ.

Профессора Отто Нассе <sup>1)</sup>).

	СТР.
Глава первая. Химическое строеніе мышцъ . . . . .	387
Введеніе. Изслѣдованіе и источники его ошибокъ. . . . .	—
I Свѣжая покоящаяся мышца . . . . .	390
Бѣлковыя тѣла . . . . .	391
Гѣмоглобинъ . . . . .	398
Эластинъ и коллагенъ. . . . .	400
Креатинъ и креатининъ . . . . .	401
Карминъ . . . . .	403
Гипоксантинъ. . . . .	404
Ксантинъ . . . . .	—
Мочевая кислота . . . . .	405
Мочевина . . . . .	—
Инозиновая кислота . . . . .	406
Тауринъ . . . . .	407
Лецитинъ. . . . .	—
Ферменты или бродила . . . . .	—
Гликогенъ. . . . .	411

<sup>1)</sup> Относительно фізіологіи гладкихъ мышцъ, см. пятый томъ настоящаго руководства.



	СТР.
Инозитъ . . . . .	414
Жиры . . . . .	415
Вода . . . . .	417
Зола . . . . .	418
Газы . . . . .	419
II. Окоченѣвшая мышца . . . . .	421
1. Образованіе кислоты при окоченніи . . . . .	—
2. Новыя составныя части окоченныихъ мышцъ . . . . .	424
Сахаръ мышцы . . . . .	425
Молочныя кислоты . . . . .	—
3. Превращенія мышечныхъ веществъ при окоченніи . . . . .	427
Бѣлковыя тѣла . . . . .	—
Содержаніе азотъ экстрактивныхъ веществъ . . . . .	430
Углеводы . . . . .	—
4. Объясненіе мышечнаго окоченнія . . . . .	437
А. Общее сопоставленіе явленій . . . . .	—
В. Общія условія окоченнія . . . . .	439
С. Ускореніе трупнаго окоченнія . . . . .	440
D. Задержаніе окоченнія . . . . .	443
E. Сущность процессовъ при окоченніи . . . . .	445
5. Особые виды трупнаго окоченнія . . . . .	449
Глава вторая. Обмѣнъ веществъ въ мышцахъ . . . . .	452
Введеніе. Способъ изслѣдованія . . . . .	—
I. Обмѣнъ въ мышцѣ при покойномъ состояніи . . . . .	455
1. Газовый обмѣнъ покоящейся мышцы . . . . .	456
2. Остальной обмѣнъ покоящейся мышцы . . . . .	464
II. Обмѣнъ при дѣятельности . . . . .	—
1. Газообмѣнъ дѣятельной мышцы . . . . .	466
2. Остальной обмѣнъ дѣятельной мышцы . . . . .	471
3. Сравненіе процессовъ, проникающихъ въ покоящейся, въ дѣятельной и умирающей мышцѣ . . . . .	487
III. Характеръ химическихъ процессовъ въ мышцѣ . . . . .	490
Дополненіе. Гладкія мышцы . . . . .	499

## Физиологія протоплазматическаго и мерцательнаго движенія.

Профессора Энгельманна.

	СТР.
Глава первая. Протоплазматическое движеніе . . . . .	505
I. Введеніе . . . . .	—
II. Физическія и химическія свойства сократительной протоплазмы . . . . .	510
III. Самопроизвольныя движенія протоплазмы . . . . .	514
1. Движенія обнаженныхъ протоплазматическихъ массъ . . . . .	515
2. Протоплазма, ограниченная твердой оболочкой . . . . .	522



	СТР.
IV. Общія условія самопроизвольныхъ протоплазматическихъ движеній . . . . .	524
1. Температура . . . . .	—
2. Содержаніе воды . . . . .	530
3. Кислородъ . . . . .	533
4. Другія химическія условія. Яды . . . . .	535
V. Отношеніе протоплазмы къ искусственнымъ раздраженіямъ . . . . .	537
1. Электрическія раздраженія . . . . .	539
2. Термическія раздраженія . . . . .	544
3. Свѣтотыя раздраженія . . . . .	546
4. Механическія раздраженія . . . . .	548
5. Химическія раздраженія . . . . .	549
VI. Теоретическія соображенія . . . . .	551
1. Принятіе обнаженными протоплазмами формы шара при раздраженіи . . . . .	555
2. Образованіе отростковъ . . . . .	556
3. Вращеніе протоплазмы среди плотныхъ клѣточныхъ стѣпокъ . . . . .	559
4. Задержаніе самопроизвольнаго движенія искусственнымъ раздраженіемъ . . . . .	—
Глава вторая. Мерцательное движеніе . . . . .	562
I. Введеніе . . . . .	—
II. Распространеніе мерцательнаго движенія . . . . .	564
III. Строеніе мерцательныхъ органовъ, строеніе мерцательныхъ клѣточекъ . . . . .	566
IV. Характеръ мерцательнаго движенія при микроскопическомъ изслѣдованіи . . . . .	570
Координація клѣточекъ въ мерцательномъ эпителиѣ. Проведеніе раздраженія . . . . .	575
V. Механическія дѣйствія мерцательныхъ рѣсничекъ . . . . .	577
VI. Электродвигательная дѣятельность мерцательнаго эпителия . . . . .	583
VII. Общія условія мерцательнаго движенія . . . . .	585
1. Связь съ тѣлами клѣточекъ — Нервные вліянія. — Зависимость отъ состоянія всего организма «Переживаніе» мерцательныхъ клѣточекъ . . . . .	—
2. Температура . . . . .	587
3. Содержаніе воды . . . . .	589
4. Кислородъ . . . . .	592
5. Другія химическія условія. — Дѣйствіе щелочей и кислотъ. Анэстезирующія средства. Яды . . . . .	595
VIII. Вліяніе электрическихъ токовъ . . . . .	599
IX. Отношеніе мерцательныхъ органовъ къ нѣкоторымъ другимъ вліяніямъ . . . . .	603
X. Теоретическія замѣчанія . . . . .	604



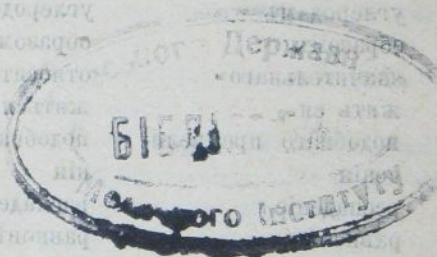
## ВАЖНѢЙШІЯ ОПЕЧАТКИ И ПОГРѢШНОСТИ.

въ т. VI, ч. 1 Физиологіи Германна, въ пер. проф. А. Я. Щербакова.

Стран.	Строка.	Напечатано.	Читай.
4	7 и 8 сверху	операцію	перспирацію
17	1 »	прослѣдовать	преслѣдовать
25	10 »	вещества,	вещества
25	10 »	немного,	немного
25	17 »	около	около
26	2 »	маслѣ	маисѣ
27	10 »	животныхъ	животнымъ
37	16 »	основаніе	основаніи
59	9 снизу	прихода	прихода и
168	1 сверху	углеродамъ	углеродомъ
177	7 снизу	образомъ	образомъ
179	3 »	значительнаго	относительнаго
189	11 »	жить ея	житься
266	1 сверху	подобнаго преувели- ченія	подобнаго же увеличе- нія
268	15 снизу	рспаденіе	распаденіе
271	10 сверху	равновѣсія	равновѣсія,
281	1 снизу	сахара	сахара:
296	7 »	П. Г. Мекель	По Г. Мекель
257	20 »	образованіе	обозначеніе
359	19 »	раздраженія	разложенія
360	3 »	онъ	она
368	3 »	Френклю	Френкелю
377	20 сверху	олеинъ	оссеинъ
379	19 »	различаемыя	разлагаемыя
382	15 снизу	организованныя	неорганизованныя
394	3 сверху	труднѣе	труднѣе чѣмъ бѣлокъ
402	2 »	могутъ	не могутъ
410	10 снизу	выдѣляются	выдѣляются;
424	10 »	организовать	организоваться
428	18 »	появляются	не являются
441	5—6 сверху	находится	не находится
488	10 »	поступаетъ	наступаетъ



Стран.	Строка.	Напечатано.	Читай.
501	4 снизу	олеина	оссеина
503	10—11 сверху	пищевое вещество	пищевыя вещества
510	10—11 снизу	будеть	будто-бы будетъ
522	3 »	потребленіе	потребленіи
541	3 »	не-	(зачеркнуть)
553	10 сверху	волоконъ,	волоконъ
553	11 »	собственно	собственно,
557	5 »	мясо,	мясо
557	10 снизу	7,8 грм.	78 грм.
558	2 »	готово	готово
586	6 »	сыраго	сухаго
611	2 сверху	часто	чисто
612	4 снизу	профессоръ	профанъ
621	2 »	масломъ	маисомъ
631	13 сверху	Часто	Чисто
707	12 снизу	воздухъ	воздухъ



3072