

суды большинства внутренних органовъ и мышцъ конечностей (Mossa, Wertheimer). Существуетъ также нѣкоторый антагонизмъ между сосудами мозга и конечностей; во время умственной работы мозговые сосуды расширяются, а конечности становятся анемичными.

б. *Регуляція кровяного давленія.* Наличие компенсаторныхъ приспособленій въ достаточной мѣрѣ объясняетъ, почему артеріальное давленіе въ крупныхъ сосудахъ въ нормѣ колеблется лишь въ небольшихъ предѣлахъ. Кровяное давленіе регулируется сосудодвигательнымъ аппаратомъ. Послѣдній поддерживаетъ тонусъ сосудовъ, который является периферическимъ факторомъ высоты артеріальнаго давленія. На всякую внѣшнюю причину, стремящуюся понизить кровяное давленіе (кровоизліяніе, сердечная слабость, расширеніе сосудовъ на большомъ протяженіи), сосудодвигательный аппаратъ реагируетъ суженіемъ сосудовъ, и обратно,—расширеніемъ сосудовъ въ случаяхъ повышенія давленія (плетора, усиленіе дѣятельности сердца, суженіе сосудовъ на большомъ протяженіи).

в. *Термическая регуляція.* Сосудодвигательный аппаратъ, кромѣ того, играетъ важную роль въ дѣлѣ регуляціи температуры у теплокровныхъ животныхъ, какъ мы это увидимъ ниже. Количество тепла, отданнаго путемъ излученія и проведенія, зависитъ отъ большей или меньшей дѣятельности каждаго кровообращенія, а, слѣдовательно, отъ управляющаго послѣднимъ сосудодвигательнаго аппарата.

г. *Другія функціи.* Сосудистые нервы принимаютъ также участіе въ проявленіи различнаго рода эмоцій (краснота и блѣдность лица); они же вызываютъ измѣненіе наполненія эректильныхъ органовъ.

Сосудодвигатели играютъ важную роль также и въ болѣзненныхъ явленіяхъ. Краснота, припухлость, жаръ воспаленныхъ тканей являются результатомъ сосудодвигательныхъ явленій. Приливы крови къ различнымъ органамъ, отеки—все это также связано съ сосудодвигательными расстройствами. Раньше указалъ на ту роль, которую играетъ параличъ сосудовъ въ происхожденіи отека. Если перевязать у животнаго бедреную вену, венозный застой ведетъ къ отеку лапы; этотъ отекъ выражается, однако, значительно рѣзче, если при этомъ перерѣзать также сѣдалищный нервъ. Въ другихъ случаяхъ, наоборотъ, наблюдается ненормальное суженіе сосудовъ въслѣдствіе чрезмѣрнаго возбужденія вазоконстрикторовъ; слѣдствіемъ этого бываетъ анемія ткани, иногда ведущая къ нарушенію питанія (мѣстная асфиксія).

ГЛАВА IV.

Д Ы Х А Н І Е .

Всѣ живыя существа дышатъ, т. е. поглощаютъ кислородъ и выдѣляютъ угольную кислоту. У низшихъ животныхъ ткани черпаютъ кислородъ непосредственно изъ окружающей среды; у болѣе высоко организованныхъ животныхъ газообмѣнъ совершается при посредствѣ внутренней среды—крови, приносящей къ клѣткамъ кислородъ и удаляющей продукты горѣ-

нія. Поглощеніе кровью кислорода и выдѣленіе CO_2 происходитъ въ дыхательныхъ органахъ, которыми служатъ жабры у водныхъ животныхъ, трахеи и легкія—у сухопутныхъ. Такимъ образомъ, нужно различать три типа дыханія: жаберное дыханіе, при которомъ газообмѣнъ происходитъ при посредствѣ сосудистой сѣти, омываемой водой, какъ, напр., у рыбъ; трахеальное дыханіе, при которомъ воздухъ распределяется по всему тѣлу, благодаря системѣ вѣтвящихся трубочекъ или трахей, какъ, напр., у насекомыхъ; легочное дыханіе, при которомъ воздухъ, благодаря особому механизму, вводится въ обильно снабженные сосудами перепончатые мѣшки, называемые легкими. Мы будемъ заниматься исключительно этимъ послѣднимъ типомъ дыханія, свойственнымъ человѣку и высшимъ животнымъ.

Легкое можно сравнить съ мѣшкомъ, сообщающимся съ атмосферой чрезъ трубку (bronхи и дыхательное горло). Полость этого мѣшка подраздѣлена на части рядомъ перегородокъ, увеличивающихъ такимъ образомъ внутреннюю поверхность мѣшка. Таково строеніе легкаго у пресмыкающихся, у лягушки. Но у птицъ и млекопитающихъ, отличающихся оживленнымъ газообмѣномъ, строеніе легкаго сложнѣе; оно состоитъ изъ огромнаго числа маленькихъ мѣшочковъ, или *легочныхъ долекъ*, изъ которыхъ каждая соотвѣтствуетъ цѣлому легкому лягушки; долька сообщается съ бронхіальной вѣточкой; полость дольки подраздѣлена перегородками на маленькіе участки, называемые *альвеолами*; внутренняя поверхность дольки выстлана плоскимъ эпителиемъ, прикрывающимъ собой богатую сѣть кровеносныхъ капилляровъ. Дыхательную поверхность легкаго считаютъ приблизительно равной 200 квадр. метрамъ; протяженіе по плоскости капиллярнаго слоя равно $\frac{3}{4}$ ея, т. е. 150 квадратнымъ метрамъ. Несмотря на незначительную толщину слоя крови въ капиллярахъ (она равна толщинѣ эритроцита), благодаря большой поверхности капиллярнаго слоя, легкое содержитъ около литра крови. Принимая во вниманіе быстроту легочнаго кровообращенія, легко понять, что количество крови, проходящей черезъ дыхательный аппаратъ, необыкновенно велико.

Мы разсмотримъ послѣдовательно: 1) механизмъ, благодаря которому воздухъ приводится въ соприкосновеніе съ внутренней поверхностью легкаго; 2) химическія явленія при дыханіи; 3) вліяніе нервной системы на дыханіе; 4) разстройства дыханія, въ частности асфиксію (задушеніе).

1-й отд.—Механическіе процессы дыхательнаго акта.

Воздухъ періодически то втягивается въ легкое, то выталкивается наружу благодаря расширенію и суженію грудной полости, дѣйствующей наподобіе мѣха. Для того, чтобы движеніе грудной клѣтки могло передаваться на легкое, послѣднее должно обладать опредѣленными физическими свойствами, допускающими расширеніе и суженіе; на этихъ свойствахъ мы и остановимся прежде всего. Затѣмъ мы разберемъ движенія грудной клѣтки и смежныхъ частей дыхательнаго аппарата, равнымъ образомъ, измѣненныя формы дыхательныхъ движеній. Наконецъ, мы укажемъ на физическія послѣдствія дыхательныхъ движеній по отношенію къ легкому и къ другимъ органамъ.

§ 1.—Свойства легочной ткани.

Легочная ткань обладает сильно развитой эластичностью. Вынутая из тѣла животного легкія легко растянуть и наполнить воздухомъ, надувая ихъ черезъ дыхательное горло; какъ только прекращаютъ надуваніе, легкое, вытѣсняя воздухъ, возвращается къ первоначальному своему объему; слѣдов., эластичность легкіихъ очень совершенная; это зависитъ отъ обильнаго содержанія эластическихъ волоконъ, которыя, сплетаясь въ войлокъ, и образуютъ собой, главнымъ образомъ, толщю альвеолярной стѣнки. Въ силу своей эластичности легкое и можетъ слѣдовать за всѣми расширениями и суженіями грудной клѣтки. Кромѣ того, легочная ткань обладаетъ сократимостью. Если вязать въ трахею раздутыхъ легкіихъ ртутный манометръ и раздражать легочную ткань индукціоннымъ токомъ, можно замѣтить колебаніе уровня ртути въ манометрѣ, достигающее высоты нѣсколькихъ миллиметровъ. Это движеніе ртутнаго столбика происходитъ, очевидно, вслѣдствіе сжатія воздуха внутри легкаго, благодаря сокращенію его мышечнаго аппарата. Описанный опытъ, впервые продѣланный Вильямсомъ, былъ повторенъ П. Баромъ, который записалъ и кривую сокращенія; эта кривая напоминаетъ кривую сокращенія гладкихъ мышцъ. И дѣйствительно, сократительныя свойства легкаго обязаны присутствію въ бронхахъ гладкихъ мышечныхъ волоконъ, располагающихся циркулярно вокругъ мелкихъ бронховъ.

§ 2.—Движенія грудной клѣтки.

Движеніе, при которомъ грудная клѣтка расширяется и притягиваетъ воздухъ въ легкое, носитъ названіе *вдоха*; противоположное этому движеніе, выталкивающее воздухъ наружу, называется *выдохомъ*. Изслѣдуемъ сперва механизмъ этихъ движеній, а затѣмъ запишемъ при помощи графическаго метода ихъ ритмъ и форму.

1. Вдохъ.—Расширеніе грудной клѣтки происходитъ, благодаря увеличенію ея размѣровъ во всѣхъ направленіяхъ. Мы рассмотримъ увеличеніе въ трехъ взаимно перпендикулярныхъ діаметрахъ: вертикальномъ, переднезаднемъ и боковомъ.

а. Увеличеніе вертикальнаго размѣра.—Оно происходитъ вслѣдствіе пониженія купола діафрагмы. Эта мышца, раздѣляющая полость тѣла на двѣ части—брюшную и грудную полости—образуетъ куполь, выпуклость котораго направлена въ грудную полость; мышечныя волокна діафрагмы прикрѣпляются по всему периметру нижняго отверстія грудной клѣтки; отсюда они сходятся къ сухожильному центру діафрагмы, занимающему вершину ея купола; при сокращеніи эти мышечныя волокна измѣняютъ свой дугообразный ходъ въ прямой, понижаютъ центръ діафрагмы и уменьшаютъ ея выпуклость; такимъ образомъ сокращеніе діафрагмы увеличиваетъ вертикальный размѣръ грудной полости наподобіе того, какъ поршень, когда онъ вытягивается изъ насоса.

б. Увеличеніе переднезадняго (сагиттальнаго) размѣра.—Сагиттальный размѣръ грудной клѣтки можетъ увеличиваться только при движеніи впередъ

грудной кости, такъ какъ позвоночный столбъ совершенно неподвиженъ. Это движеніе грудины происходитъ, благодаря поднятію реберъ. Чтобы понять механизмъ этого движенія, надо помнить, что при выдыхательномъ положеніи грудной клѣтки ребра спускаются отъ позвоночника сверху внизъ и сзади напередъ, образуя съ позвоночникомъ очень острый уголъ, открытый книзу. Когда ребра приподнимаются, ихъ наклонъ къ горизонту уменьшается, они стремятся принять горизонтальное положеніе. При этомъ движеніи задній конецъ ребра, прикрѣпленный къ позвоночнику, вращается вокругъ неподвижной точки, а передній конецъ, сочлененный съ грудиной, поддается впередъ. Нижеприведенная схема (рис. 109) выясняетъ механизмъ описываемаго движенія; на схемѣ ребра AC и BD изображены въ видѣ прямыхъ линий, образующихъ съ позвоночникомъ АВ очень острый уголъ; тѣ же ребра изображены на схемѣ и въ горизонтальномъ положеніи AC' и BD', чтобы показать то увеличеніе сагиттальнаго размѣра mn, которое при этомъ имѣетъ мѣсто. Грудина движется, такимъ образомъ, впередъ; однако, такъ какъ не всѣ ребра одинаковой длины, грудная кость не остается при этомъ движеніи параллельной самой себѣ; въ самомъ дѣлѣ, увеличеніе сагиттальнаго размѣра будетъ тѣмъ больше, чѣмъ длиннѣе ребра, и чѣмъ они наклоннѣе; въ силу этого грудная клѣтка увеличивается въ направленіи сзади напередъ больше внизу, въ основаніи (особенно на уровнѣ 6, 7 и 8 ребра), чѣмъ у вершины; другими словами, грудина движется кпереди больше въ нижней части, чѣмъ въ верхней, и продѣлываетъ, такимъ образомъ, рычагообразное движеніе.

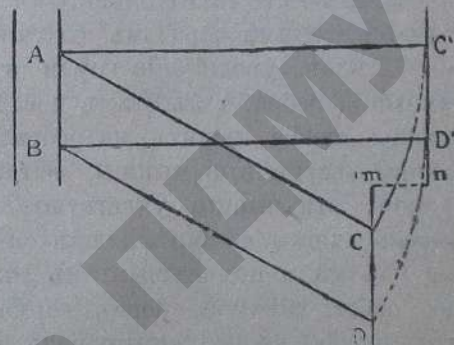


Рис. 109.

Схема увеличенія сагиттальнаго размѣра грудной клѣтки при вдохѣ (Віо).

в. Увеличеніе бокового (фронтальнаго) размѣра. — Онъ также является слѣдствіемъ поднятія реберъ. Въ самомъ дѣлѣ, ребро, поднимаясь, отклоняется кнаружи, такъ какъ оно производитъ вращеніе вокругъ оси, проходящей черезъ передній и задній конецъ ребра; при этомъ ребро поворачиваетъ прямо кнаружи самую выдающуюся точку своего изгиба, которая раньше была направлена книзу. Рис. 110 поясняетъ сказанное.

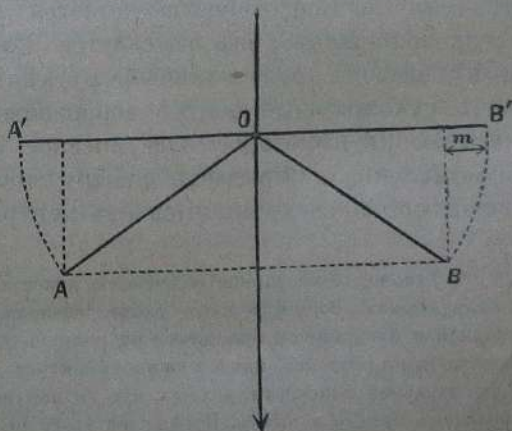


Рис. 110.

Схема увеличенія фронтальнаго размѣра грудной клѣтки при вдохѣ (Віо).

Линіи OA и OB обозначаютъ разстояніе, отдѣляющее точку O, расположенную по средней линіи тѣла, отъ точекъ A и B, соответствующихъ наиболѣ выдающимся кнаружи

пунктамъ двухъ реберныхъ дугъ (рисунокъ представляетъ собой фронтальный разрѣзь груди, проведенный приблизительно посрединѣ между позвоночникомъ и грудиной). При наклонномъ положеніи реберъ OA и OB линія AB , соединяющая наиболѣе выдающіяся въ стороны справа и слѣва точки A и B , выражаетъ собой фронтальный размѣръ грудной клѣтки. Предположимъ, что ребра поднимаются до горизонтальнаго положенія OA' , OB' . Разстояніе $A'B'$ будетъ тогда соответствовать фронтальному размѣру грудной клѣтки въ этомъ новомъ положеніи. Легко видѣть, что, сравнительно съ линіей AB , линія $A'B'$ увеличилась съ каждаго конца на величину m^*).

Увеличеніе сагиттальнаго и фронтальнаго размѣра грудной клѣтки является, такимъ образомъ, слѣдствіемъ поднятія реберъ.

Слѣдов., увеличеніе груди въ этихъ размѣрахъ дадутъ мышцы, поднимающія ребра, а къ этимъ послѣднимъ относятся тѣ мышцы, которыхъ *punctum mobile* лежитъ на ребрахъ, а *punctum fixum* гдѣ нибудь выше. Таковы лѣстничныя мышцы, *serratus anticus minor*, *serratus posticus superior* и проч.; эти мышцы участвуютъ при нормальномъ покойномъ дыханіи. Другія мышцы, прикрѣпляющіяся своимъ неподвижнымъ концомъ къ грудной клѣткѣ, а подвижнымъ къ лопаткѣ, ключицѣ и плечевой кости (*pectoralis major*, *latissimus dorsi*), нормально въ дыханіи не участвуютъ, но могутъ играть существенную роль при затрудненномъ дыханіи. Для того, чтобы эти мышцы могли поднимать ребра, необходимо укрѣпить неподвижно плечевой поясъ и верхнія конечности; эту задачу выполняютъ *sternocleidomastoideus* и *trapezius*; съ этой же цѣлью больные, страдающіе сильной одышкой, напр., при астмѣ, съ силой ухватываются за какую нибудь неподвижную опору, чтобы иммобилизовать свой плечевой поясъ и верхнюю часть плеча.

Нѣкоторые ученые думаютъ, что діафрагма поднимаетъ тѣ ребра, къ которымъ она прикрѣплена. Очевидно, это возможно только въ томъ случаѣ, если *centrum tendineum* остается неподвижнымъ; правда, послѣдній всегда подвиженъ; онъ опускается при входѣ внизъ и увеличиваетъ такимъ образомъ вертикальный размѣръ грудной клѣтки. Но, опускаясь внизъ, сухожильный центръ діафрагмы давитъ на брюшныя внутренности, оказывающія нѣкоторое эластическое сопротивленіе сдавливанью; это-то сопротивленіе и придаетъ центру діафрагмы извѣстную неподвижность, позволяющую расходящимся отъ центра мышечнымъ волокнамъ поднимать

*) Таково элементарное объясненіе явленія. Болѣе близкая къ истинѣ теорія состоитъ въ слѣдующемъ. Задній конецъ ребра, сочленяясь съ позвоночникомъ въ двухъ пунктахъ (головкой и бугоркомъ), вращается не вокругъ точки, а вокругъ оси, проходящей чрезъ оба эти сочлененія. Эта ось, какъ можно убѣдиться на скелетѣ, лежитъ не горизонтально и не во фронтальной плоскости, а такъ, что ея наружный конецъ сравнительно съ внутреннимъ направленъ назадъ и внизъ. Вслѣдствіе этого ребро не вращается ни въ одной изъ трехъ координатныхъ плоскостей организма (сагиттальной, фронтальной, горизонтальной); оно вращается въ нѣкоторой плоскости, стоящей подъ угломъ ко всѣмъ этимъ плоскостямъ. Можно, однако, это движеніе разложить, по параллелепипеду скоростей, на его составляющія, и въ результатъ мы получимъ, что ребро вращается, между прочимъ, и во фронтальной плоскости, т. е. даетъ то движеніе, которое изображено на рис. 110.

ребра. Другими словами, оба конца диафрагмальныхъ мышцъ подвижны, подвижны ребра, и подвиженъ сухожильный центръ диафрагмы; въ результатъ сокращенія этихъ мышцъ явится сближеніе этихъ пунктовъ между собой, при чемъ одновременно центръ диафрагмы опускается, а ребра поднимаются. Въ этомъ случаѣ диафрагму можно было бы назвать дыхательной мышцей *par excellence*, потому что она увеличивала бы размеры грудной клѣтки во всѣхъ направленіяхъ.

Что касается дѣйствія межреберныхъ мышцъ, ихъ механизмъ послужилъ поводомъ къ нескончаемымъ спорамъ. Наиболѣе вѣроятнымъ представляется тотъ взглядъ, согласно которому наружныя межреберныя мышцы поднимаютъ ребра, т. е. являются инспираторами, а внутреннія межреберныя мышцы опускаютъ ребра, т. е. принадлежатъ къ выдыхательнымъ мышцамъ. На схемѣ Гамбергера (рис. 111) легко убѣдиться, что точки прикрѣпленія наружныхъ межреберныхъ мышцъ (E, E') при поднятіи реберъ сближаются, благодаря ихъ косвенному направленію сзади и сверху вперед и книзу; наоборотъ, точки прикрѣпленія внутреннихъ межреберныхъ мышцъ (I, I'), волокна которыхъ идутъ сверху спереди внизъ и сзади, сближаются тогда, когда ребра опускаются. Межреберныя мышцы имѣютъ также задачей подкрѣплять стѣнку межреберныхъ промежутковъ, которые стремятся при вдыхѣ втягиваться внутрь, а при выдохѣ—выпячиваться наружу.

2. Выдохъ. — Вдыханіе, какъ мы видѣли, представляетъ собой активную фазу, требующую участія энергичныхъ мышечныхъ силъ; наоборотъ, выдохъ при покойномъ дыханіи производится чисто пассивно и вызывается просто возвращеніемъ грудной клѣтки и легкаго въ свойственное имъ нормальное положеніе. Въ самомъ дѣлѣ, грудная клѣтка деформируется во время дыхательнаго движенія; но какъ только дыхательная мускулатура расслабляется, грудная клѣтка стремится принять свое прежнее покойное положеніе въ силу эластичности различныхъ частей, входящихъ въ ея составъ, связокъ, хрящей и проч. Равнымъ образомъ легкое слѣдуетъ за движеніями грудной клѣтки во время вдоха, потому что—въ силу плевральной пустоты—атмосфера давитъ на внутреннюю поверхность бронховъ и альвеолъ и растягиваетъ ихъ; затѣмъ въ моментъ экспираціи легкое возвращается къ прежнему объему въ силу своей эластичности и тянетъ за собой—благодаря плевральной пустотѣ—грудную стѣнку. Однако, суженіе грудной клѣтки во время выдоха далеко недостаточно для того, чтобы легкое приняло тотъ объемъ, который ему свойственъ, когда легкое вынута изъ грудной полости. Другими словами, въ концѣ экспираціи въ легочной ткани еще остается запасъ неистраченнаго эластическаго напряженія. Это доказывается тѣмъ, что вскрытіе грудной клѣтки, находящейся въ положеніи выдоха (на трупѣ), вызываетъ очень замѣтное суженіе легкаго; силу, съ которой легкое стремится, такимъ образомъ, окончательно спастись, можно измѣ-

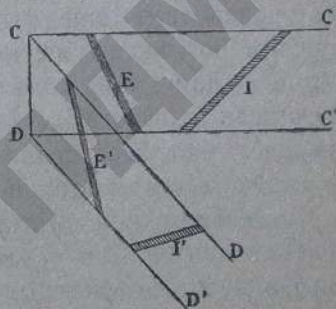


Рис. 111.

Схема Гамбергера для поясненія дѣйствія межреберныхъ мышцъ. E, E'—наружныя межреберныя мышцы; I, I'—внутреннія межреберныя мышцы. (Дюваль).

рять, вставляя въ трахею манометръ (для человѣческаго трупа, по Дюверсу, она равна 6 мм. ртутнаго столба). Слѣдовательно, если легкое въ моментъ выдоха не доходить до этого минимальнаго объема,—это зависитъ отъ того, что такому сжатію препятствуетъ грудная клѣтка, противопоставляющая свою эластичность эластичности легкаго. Но какъ только межреберное пространство открыто, воздухъ входитъ въ плевральную полость, давленіе какъ на внутреннюю, такъ и на наружную поверхность легкаго становится равнымъ атмосферному, и легкое возвращается къ своему естественному объему, т. е. къ тому объему, который соотвѣтствуетъ его нормальной эластичности; равнымъ образомъ и діафрагма, образуемая вслѣдствіе дѣйствія снизу атмосфернаго давленія ясно выраженную выпуклость въ грудную полость, расслабляется и уплощается въ тотъ моментъ, когда въ плевральную полость входитъ воздухъ. У утробнаго младенца, который не производилъ еще дыхательныхъ движеній, грудная клѣтка и легкое сужены до максимума; но разъ было произведено хотя одно только дыхательное движеніе, разъ воздухъ развернулъ спавшіяся до того времени легочныя альвеолы, легкое никогда болѣе въ теченіе всей жизни не возвращается въ свое первоначальное суженное состояніе.

Итакъ, выдыхательное движеніе зависитъ отъ эластическаго спаденія легкаго и грудной клѣтки. Однако, такъ дѣло обстоитъ лишь при спокойномъ дыханіи. При усиленномъ дыханіи во время выдоха также принимаютъ участіе мышечныя силы, отчасти для того, чтобы ускорить выходъ воздуха изъ легкаго, отчасти—чтобы сжать сильнѣе грудную клѣтку. Мышцы, принимающія участіе въ выдохѣ, или *экспираторныя* мышцы, это тѣ мускулы, которые опускаютъ ребра и поднимаютъ діафрагму, сжимая брюшныя внутренности; сюда относятся *quadratus lumborum, triangularis sterni, serratus posticus inferior* и мышцы брюшнаго пресса (*obliquus externus, internus, transversus, rectus*).

Сократительныя свойства бронховъ, о которыхъ мы говорили выше, нормально не принимаютъ активнаго участія въ дыханіи, потому что то уменьшеніе емкости легкаго, которое при этомъ имѣетъ мѣсто, происходитъ очень медленно и совершенно не соотвѣтствуетъ быстротѣ нормальныхъ дыхательныхъ движеній.

3. Пнеймографія, ритмъ и типъ дыхательныхъ движеній.—Для оцѣнки измѣненія размѣровъ грудной полости предложены различные аппараты. Наиболѣе удобными изъ нихъ нужно признать *пнеймографы*, позволяющіе измѣрять и записывать измѣненія окружности грудной клѣтки. П. Бэръ предложилъ пнеймографъ очень простаго устройства, состоящій изъ металлическаго цилиндра, затянутаго съ концовъ кусками резиновой перепонки; полость цилиндра сообщается съ записывающимъ барабанчикомъ Маррея, а къ перепонкамъ прикрѣпляются концы ленты, обходящей вокругъ грудной клѣтки; такимъ образомъ движенія послѣдней влекутъ за собой измѣненія объема воздуха внутри цилиндра, который и передается записывающей капсулѣ.

Пнеймографъ Маррея, употребляемый особенно охотно въ клиникѣ, построенъ на томъ же принципѣ (рис. 112). Онъ состоитъ изъ тонкой стальной пластинки, плотно прикладываемой къ груди; къ концамъ этой плѣ-

стинки прикрѣплены два стержня съ крючками на концахъ; къ этимъ крючкамъ привязывается лента, обходящая вокругъ грудной клѣтки; благодаря такому устройству металлическая пластинка при расширеніи грудной клѣтки деформируется, принимая изогнутую форму; когда грудная клѣтка сжимается, пластинка по эластичности возвращається въ свое прежнее положеніе.

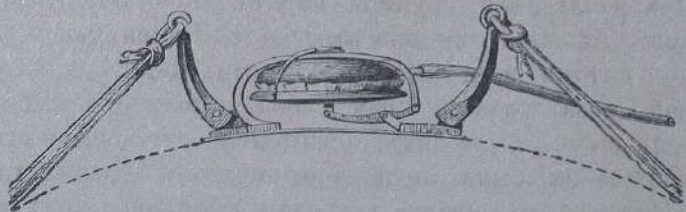


Рис. 112.

Пнеймографъ Марей.

Чтобы сдѣлать замѣтнымъ это маленькое движеніе пластинки, къ послѣдней прикрѣпленъ рычагъ, соединенный съ резиновой перепонкой барабанчика, которымъ снабженъ аппаратъ; чтобы получить кривую дыхательныхъ движеній, достаточно соединить этотъ барабанчикъ съ записывающей капсулой Марей. Во время вдоха движеніе пластинки дѣйствуетъ на барабанчикъ въ томъ смыслѣ, что воздухъ въ немъ разрѣжается вслѣдствіе увеличенія полости барабанчика; вслѣдствіе этого рычагъ записывающей капсулы дѣлаетъ движеніе книзу, слѣдов., нисходящее колѣно кривой соотвѣтствуетъ вдоху; восходящее же колѣно, наоборотъ, соотвѣтствуетъ выдоху, такъ какъ при этомъ всѣ упругія части прибора принимаютъ прежнюю форму, и записывающій рычажокъ поднимается вверху.

Можно также записывать дыхательныя движенія, регистрируя измѣненія давленія воздуха въ дыхательныхъ путяхъ, напр., соединяя трахею при помощи соотвѣтствующей канюли съ большимъ воздушнымъ баллономъ, полость котораго въ свою очередь соединена съ записывающей капсулой Марей.

Кривая дыхательныхъ движеній, полученная пнеймографомъ Марей, изображена на рис. 113. Колѣно, соотвѣтствующее вдоху, спускается вертикально книзу, оно прямолинейно и безо всякихъ вторичныхъ подъемовъ это значитъ, что вдыхательное движеніе происходитъ быстро и съ равномерной скоростью. Выдыхательное колѣно

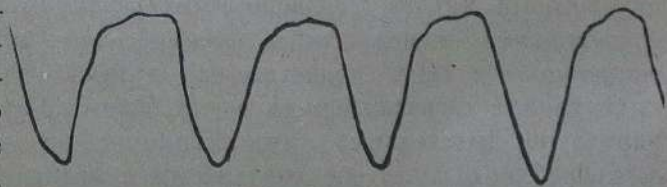


Рис. 113.

Кривая дыхательныхъ движеній.

слѣдуетъ непосредственно за предыдущимъ, безо всякой остановки; другими словами, между вдохомъ и выдохомъ нѣтъ дыхательной паузы, какъ только кончилось расширеніе грудной клѣтки, тотчасъ же вдыхательная мускулатура расслабляется. Выдыхательное колѣно значительно длиннѣе вдыхательнаго; далѣе, на немъ можно отличить двѣ разныя части: первая часть восходитъ вверхъ почти вертикально, вторая, лежащая около вершины кривой, поднимается очень наклонно и приближается мало-по-малу къ горизонтальной линіи вплоть до того пункта, гдѣ она переходитъ во вдыхательное колѣно. Такой ходъ кривой указываетъ, что выдыхательное

движеніе вначалѣ происходитъ очень быстро, сразу, но мало-по-малу значительно замедляется и къ концу экспираціи становится еле уловимымъ. При наблюденіи грудной клѣтки простымъ глазомъ кажется даже, какъ будто въ концѣ выдоха замѣчается маленькая остановка движенія грудной клѣтки, или, другими словами, какъ будто существуетъ выдыхательная пауза, раздѣляющая собой выдохъ отъ слѣдующаго вдоха. Однако, если бы это было такъ, послѣдняя часть выдыхательнаго колѣна кривой должна бы была идти горизонтально. Но на хорошихъ кривыхъ легко убѣдиться, что это не такъ; выдыхательное колѣно кривой все время образуетъ наклонную линію до самаго конца выдоха, хотя въ самомъ концѣ эта наклонная и очень близка къ горизонтальной линіи. Слѣдовательно, выдыхательной паузы не существуетъ, дыхательныя движенія слѣдуютъ другъ за другомъ непосредственно, безъ остановокъ.

У взрослога человѣка въ покойномъ состояніи число дыханій въ минуту равно 16; частота дыханія увеличивается при разныхъ обстоятельствахъ, главнымъ образомъ, во время мышечной работы (одышка); дыханія наиболѣе рѣдки во снѣ. У ребенка дыханіе значительно чаще; новорожденный младенецъ дышитъ 44 раза въ минуту. Вообще, число дыханій, какъ и число серддебіеній, обратно пропорціонально росту животнаго; такъ, мышь дѣлаетъ 150 дыханій въ минуту, лошадь только 11.

Способъ расширенія и суженія грудной клѣтки, или дыхательный типъ, мѣняется смотря по возрасту и полу. Укрѣпимъ три пнеймографа на туловищѣ такимъ образомъ, чтобы первый располагался на верхней части груди, второй на высотѣ нижнихъ реберъ и третій на уровнѣ пупка; амплитуды кривыхъ, получаемыхъ съ этихъ трехъ аппаратовъ, у одной и той же особы далеко неодинаковы; онѣ различны у мужчины, женщины и ребенка. У взрослога мужчины наибольшую амплитуду показываетъ средній пнеймографъ, расположенный у основанія грудной клѣтки; у женщины—наибольшія экскурсіи совершаетъ верхній пнеймографъ; наконецъ, у ребенка наиболѣе высокую кривую записываетъ третій пнеймографъ; окружающій животъ. Согласно этому различаютъ три дыхательныхъ типа: *верхнереберный*—женскій типъ, *нижнереберный*—мужской типъ и *брюшной или диафрагмальный* типъ, свойственный дѣтямъ. Однако, на основаніи недавнихъ хронофотографическихъ изслѣдованій Марей нужно прибавить, что нормально дыхательный типъ женщины не отличается отъ мужского; верхнереберный типъ обуславливается сдавливаньемъ нижней части груди корсетомъ.

§ 3.—Движенія придатковъ дыхательнаго аппарата.

Расширеніе и сжатіе грудной клѣтки сопровождается различными движеніями придатковъ дыхательнаго аппарата. Во время вдоха ноздри расширяются благодаря сокращенію мышцъ, поднимающихъ и расширяющихъ крылья носа; у человѣка при спокойномъ дыханіи это движеніе мало замѣтно, но оно усиливается при глубокомъ дыханіи и во время *dyspnœ*; въ этомъ случаѣ активное расширеніе ноздрей необходимо, такъ какъ въ противномъ случаѣ ноздри сжались бы подъ дѣйствіемъ атмосфер-

наго давленія. Гортань, трахея и бронхи всегда остаются зіяющими въ силу того, что въ составѣ ихъ стѣнокъ находятся хрящи; но во время дыханія всѣ эти части продѣлываютъ нѣкоторыя дополнительныя движенія. Въ моментъ вдоха гортань и трахея поддаются внизъ, трахея слегка расширяется; при выдохѣ происходитъ противоположное по смыслу движеніе. Голосовая щель при покойномъ вдыханіи слегка раскрыта и имѣетъ форму удлиненнаго треугольника въ междучерпаловидной (дыхательной) части; при глубокомъ вдыханіи голосовая щель раскрывается гораздо больше, голосовыя связки сильно расходятся, благодаря сокращенію мышцъ, расширяющихъ голосовую щель; наоборотъ, во время выдоха голосовыя связки сближаются, оставляя лишь узкій промежутокъ.

§ 4.—Видоизмѣненныя дыхательныя движенія.

Дыхательныя движенія могутъ значительно и разнообразно измѣняться тогда, когда они участвуютъ въ какихъ-либо особыхъ физиологическихъ актахъ. Самымъ важнымъ изъ этихъ видоизмѣненій является, конечно, образованіе голоса и рѣчи, но въ виду особаго значенія этихъ послѣднихъ мы изучимъ ихъ въ отдѣльной главѣ. Изъ болѣзненныхъ состояній дыхательныя движенія также могутъ подвергаться видоизмѣненіямъ.

1. Физиологическія видоизмѣненія дыхательныхъ движеній.—Во время *натуживанья* послѣ предварительнаго глубокаго вдоха, голосовая щель закрывается, и выдыхательная мускулатура съ силой сокращается. Воздухъ не можетъ выйти изъ легкаго и сдавливается внутри его полости; благодаря этому, грудная клѣтка пріобрѣтаетъ извѣстную устойчивость, позволяющую ей служить точкой опоры для прикрѣпленныхъ къ ней мышцъ. Въ то же самое время давленіе въ полости живота возрастаетъ, такъ что, если брюшная стѣнка гдѣ нибудь не плотна, внутренности входятъ подъ кожу, образуя т. н. грыжу. Прежде чѣмъ натуживанье окончилось, голосовая щель иногда открывается, и воздухъ выходитъ изъ груди, вызывая звуковое явленіе.

Другія видоизмѣненія дыхательныхъ движеній касаются отчасти выдыхательной, отчасти выдыхательной фазы. *Эвота* состоитъ въ усиленномъ вдыханіи черезъ ротъ, который держится широко открытымъ благодаря судорожному сокращенію мышцъ, опускающихъ нижнюю челюсть. *Икота* обязана своимъ происхожденіемъ произвольнымъ судорожнымъ сокращеніямъ діафрагмы, вслѣдствіе чего воздухъ быстро, съ гортаннымъ звукомъ, входитъ въ легкое. Таковъ же механизмъ *рыданій*. Видоизмѣненное выдыхательное движеніе мы имѣемъ въ *смѣхъ*, который характеризуется звонкимъ, прерывистымъ выдохомъ, сопровождаемымъ сокращеніемъ нѣкоторыхъ лицевыхъ мышцъ. При *чиханіи* происходитъ быстрый и сильный выдохъ чрезъ носовую полость, сопровождаемый особымъ звукомъ. При *кашлѣ* голосовая щель сначала закрывается подобно тому, какъ при натуживаніи; затѣмъ, когда воздухъ въ легкихъ будетъ достаточно сжатъ, голосовыя связки расслабляются, и воздухъ быстро выходитъ наружу, вызывая особый звукъ и сотрясая слизистую оболочку дыхательныхъ путей.

2. Патологическія измѣненія.—Подъ вліяніемъ различныхъ болѣзненныхъ причинъ, дыхательныя движенія могутъ измѣнить частоту, объемъ

и ритмъ. Число дыханій увеличивается при лихорадочныхъ болѣзняхъ; оно достигаетъ иногда 25—30 дыханій въ минуту и даже больше, если поражение легкаго служитъ препятствіемъ для газообмѣна въ крови. Наоборотъ, при другихъ болѣзняхъ, напр., при нѣкоторыхъ мозговыхъ пораженіяхъ, наблюдается замедленіе дыханія. Учащеніе сопровождается иногда углубленіемъ дыхательныхъ движеній: однако, эти два явленія не всегда связаны другъ съ другомъ. Когда есть препятствіе для вхожденія воздуха въ гортань, число дыханій уменьшается, вдохъ становится очень глубокимъ и продолжительнымъ, выдохъ тоже удлинняется и замедляется; такъ какъ воздухъ поступаетъ въ расширенное легкое очень медленно, мягкія части грудной клѣтки, надключичныя ямы втягиваются подъ дѣйствіемъ атмосфернаго давленія внутрь. Среди измѣненій дыхательнаго ритма наибольшее значеніе имѣеть, несомнѣнно, т. наз. *Чейль-Стоксова дыханіе*, наблюдаемое при нѣкоторыхъ мозговыхъ страданіяхъ, также при урэміи. Оно состоитъ изъ отдѣльныхъ рядовъ дыхательныхъ движеній, при чемъ каждый рядъ отдѣляется отъ слѣдующаго паузой; послѣ паузы первыя дыханія обнаруживаютъ сначала возрастающую амплитуду, затѣмъ, достигши максимума, амплитуда cadaго дыханія уменьшается все болѣе и болѣе вплоть до новой паузы. Это явленіе зависитъ отъ недостаточности тормозящихъ вліяній на дыхательные центры.

§ 5. — Физическіе и механическіе результаты дыхательныхъ движеній.

Движенія грудной клѣтки передаются въ опредѣленномъ смыслѣ и на другіе органы груди и живота.

I. Механическіе результаты дыхательныхъ движеній по отношенію къ легкому.—Легкое подвергается періодическому расширенію и сжатію въ зависимости отъ вдыхательныхъ и выдыхательныхъ движеній; подъ вліяніемъ этихъ измѣненій объема измѣняются условія кровообращенія въ легкомъ, и, самое главное, воздухъ періодически втягивается въ легкое и выталкивается наружу.

A. Измѣненіе объема легкихъ.—Чтобы понять, почему легкія слѣдуютъ за всѣми движеніями грудной клѣтки, припомнимъ, что они выполняютъ все пространство грудной клѣтки, незанятое другими органами. Между наружной поверхностью легкаго и внутренней поверхностью грудной клѣтки не имѣется никакого свободнаго промежутка: паріетальная и висцеральная плевра плотно прилегаютъ другъ къ другу, и промежутка между ними на дѣлѣ нѣтъ совершенно; поэтому, когда говорятъ о плевральной пустотѣ, этимъ хотятъ лишь указать на то, что если бы грудная клѣтка могла расширяться, не потянувъ за собой легкаго,—въ этомъ случаѣ въ плевральномъ пространствѣ образовалась бы пустота. На дѣлѣ пустота эта не можетъ образоваться, потому что какъ только грудная клѣтка во время вдоха расширяется, пустота въ плеврѣ заполняется растягивающимися легкими, которыя, повинаясь атмосферному давленію, наполняются черезъ трахею воздухомъ. Слѣдовательно, грудная полость совершенно выполнена грудными органами какъ во время вдоха, такъ и во

время выдоха; воображаемый промежутокъ между легкими и грудной стѣнкой въ дѣйствительности имѣеть мѣсто только при пораненіи грудной клѣтки или легкаго, когда воздухъ можетъ войти въ полость плевры, или когда въ плевральной полости вслѣдствіе болѣзненного процесса скопляются жидкости.

Нѣкоторыя изъ условій легочной вентиляціи можно наглядно демонстрировать на аппаратѣ, изображенномъ на рис. 114.

Стеклянный колоколъ съ горлышкомъ изображаетъ собой грудную клѣтку; его нижнее отверстіе обтянуто резиновой перепонкой, представляющей собой діафрагму (D); въ боковой стѣнкѣ продѣлано отверстіе, также затянутое перепонкой; это отверстіе соотвѣтствуетъ межреберному промежутку (C); полость колокола сообщается съ манометромъ (M) и съ наружнымъ воздухомъ при помощи двухъ трубокъ, проходящихъ черезъ пробку; одна изъ этихъ трубокъ (A) снабжена краномъ и служитъ для выкачивания воздуха изъ колокола; другая (T), открытая, изображаетъ дыхательное горло и внутри колокола раздѣляется на двѣ вѣтви; къ каждой вѣтви привязано по пузырьку (V); эти пузырьки отвѣчаютъ легкимъ.

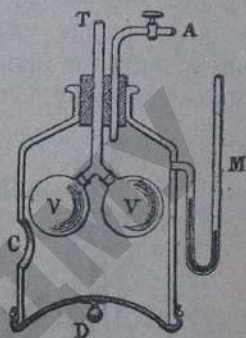


Рис. 114.
Схема легочной вентиляціи.

Если выкачать изъ подъ колокола воздухъ, пузырьки растягиваются и, если они достаточно растяжимы, занимаютъ все свободное пространство внутри колокола; въ то же время перепонки D и C втягиваются внутрь. Потягивая за перепонку, изображающую собой діафрагму (вдохъ) и представляя ее самой себѣ (выдохъ), можно подражать дыхательнымъ движеніямъ.

При расширеніи и спаденіи легкаго легочная плевра скользитъ по реберной и діафрагмальной плеврѣ; это сдвиганіе одной перепонки относительно другой наиболѣе рѣзко выражено у основанія грудной клѣтки; во время выдоха діафрагмальная плевра, выстилающая периферическія части грудобрюшной преграды, прилегаетъ къ соотвѣтствующему мѣсту реберной плевры, а острый край легкаго поднимается до уровня шестого или пятого ребра; при вдохѣ легкое проникаетъ въ промежутокъ между діафрагмальной и реберной плеврой, отодвигая ихъ другъ отъ друга; при глубокомъ вдыханіи нижній край легкаго можетъ достигъ мѣста прикрѣпленія діафрагмы къ ребрамъ. Отсюда слѣдуетъ, что колющій инструментъ, введенный въ одинъ изъ нижнихъ межреберныхъ промежутковъ, можетъ поранить легкое только во время вдоха.

Б. Легочное кровообращеніе.—Наблюдая, что легкое блѣднѣетъ при раздуваніи его воздухомъ и краснѣетъ при спаденіи, нѣкоторые ученые сдѣлали предположеніе, что легочное кровообращеніе замедляется при вдохѣ и ускоряется при выдохѣ. Однако, условія искусственнаго дыханія (вдуваніе воздуха чрезъ дыхательное горло) совершенно отличны отъ условій нормальнаго дыханія. Растяженіе легкаго вдуваніемъ въ него воздуха, при вскрытой грудной клѣткѣ, можетъ быть произведено только тогда, когда воздухъ вводится подъ такимъ давленіемъ, которое способно преодолѣть эластическія силы легочной парѣнхимы. А это давленіе можетъ

само по себѣ прекратить кровообращеніе въ легкихъ, сжимая легочные капилляры; понятно, что легкія при этомъ должны поблѣднѣть. Но въ нормальномъ состояніи дѣло происходитъ не такъ; наблюдая цвѣтъ легкаго чрезъ не вскрытую, просвѣчивающую плевру, можно убѣдиться, что легкое, наоборотъ, краснѣетъ при вдохѣ и блѣднѣетъ во время выдоха. Легко понять, что иначе и быть не можетъ, такъ какъ при расширеніи грудной клѣтки кровь присасывается совершенно такъ, какъ присасывается воздухъ; та же сила, которая присасываетъ воздухъ въ полость легкаго, привлекаетъ и кровь въ его капилляры; кровь и воздухъ, такъ сказать, непрерывно другъ передъ другомъ спѣшатъ заполнить пустоту.

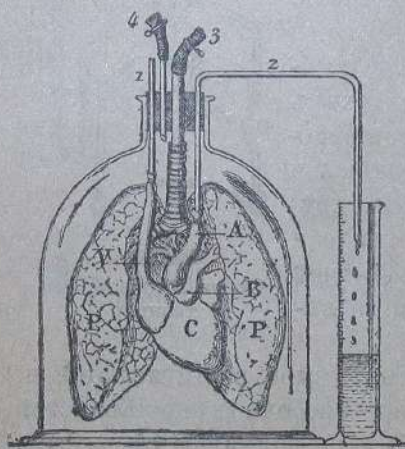


Рис. 115.

Расположеніе опыта, доказывающаго, что во время вдоха чрезъ легкія проходитъ большее количество крови.

С—сердце; Р—легкія; V—верхняя полая вена; А—аорта; В—легочная артерія.

Эти условія можно демонстрировать въ слѣдующемъ опытѣ (рис. 115). Легкое, вынутое изъ тупа вмѣстѣ съ сердцемъ, помѣщается въ стеклянный колоколь: верхняя полая вена сообщается съ резервуаромъ, содержащимъ дефибрированную кровь, при помощи трубки 1, проходящей чрезъ пробку; изъ аорты кровь вытекаетъ чрезъ трубку 2 въ стоящій сбоку цилиндръ; трахея сообщается чрезъ трубку 3 съ наружнымъ воздухомъ, полость цилиндра сообщается съ атмосферой чрезъ трубку 4. Колоколь примазывается къ пластинкѣ матоваго стекла. Теперь пропускаютъ кровь чрезъ спавшіяся легкія и отмѣчаютъ количество крови, вытекающей изъ аорты; если раздуть легкое чрезъ трубку 3, количество крови, вытекающей изъ аорты, уменьшается; если же растянуть легкое иначе, именно, выкачивая воздухъ изъ колокола чрезъ трубку 4 (условія нормальнаго кровообращенія), количество крови, вытекающей изъ аорты, увеличивается.

В. Движеніе воздуха въ воздухоносныхъ путяхъ.—Передвиженіе воздуха по дыхательнымъ трубкамъ, подобно движенію крови по сосудамъ, зависитъ отъ разности давленій. Мы рассмотримъ сперва физическія условія воздушнаго тока въ легкомъ, далѣе, объемы воздуха, движущіеся при дыханіи, наконецъ, причину дыхательныхъ шумовъ, слышимыхъ въ легкомъ при дыханіи.

а. Давленіе и скорость воздушнаго тока въ легкихъ.—Вхожденіе и выхожденіе воздуха обуславливается разностью между атмосфернымъ давленіемъ и давленіемъ внутри легкаго; въ теченіе вдоха давленіе въ легкомъ, въ силу расширенія грудной клѣтки, всегда ниже атмосфернаго; разность между ними тѣмъ больше, чѣмъ болѣе энергично вдыханіе. Поэтому манометръ, соединенный съ трахеей, показываетъ при вдохѣ отрицательное давленіе, величина котораго не превосходитъ при покойномъ дыханіи 1 мм. ртутнаго столба, а при форсированномъ вдохѣ можетъ достигать 57 миллиметровъ. Эта разница давленій вызываетъ токъ воздуха, направленный

снаружи внутрь легкаго и тѣмъ болѣе интенсивный, чѣмъ больше разность давленій. Наоборотъ, во время выдоха спаденіе грудной клѣтки и легкаго поднимаетъ давленіе воздуха внутри легкаго выше, чѣмъ оно бываетъ въ атмосферѣ и вызываетъ, такимъ образомъ, воздушный токъ, идущій изнутри легкаго кнаружи. Давленіе въ трахеѣ равняется въ это время 2—5 миллиграммъ ртутнаго столба, но при усиленномъ выдохѣ можетъ достигать 87 миллиметровъ. Слѣдов., величина положительнаго давленія при выдохѣ больше отрицательнаго давленія при вдохѣ. Присасывая воздухъ изъ манометра и вдувая въ него воздухъ, нетрудно убѣдиться, что сила выдыханія значительно больше силы вдыханія.

Давленіе и скорость воздушнаго тока въ разныхъ пунктахъ бронхиальнаго дерева далеко неодинаковы; по направленію отъ устья трахеи къ бронхамъ давленіе растеть, а скорость падаетъ, подобно тому, какъ это мы видимъ въ артеріальной системѣ. Послѣдовательное вѣтвленіе бронхиальнаго дерева можно схематически изобразить въ видѣ конуса, вершина котораго лежитъ въ трахеѣ, а основаніе въ легочныхъ альвеолахъ; легочный конусъ вполне похожъ на сосудистый конусъ, о которомъ мы уже говорили; онъ оказываетъ такое же вліяніе на движеніе воздуха, какъ артеріальный конусъ на движеніе крови.

б. *Количество вдыхаемаго и выдыхаемаго воздуха.*—Измѣреніе количества воздуха, входящаго въ легкое и выходящаго изъ него, т. назыв. *спирометрія* производится при помощи простого градуированнаго колокола, опрокинутаго надъ ванной съ водой и поддерживаемаго въ равновѣсіи противовѣсомъ; воздухъ вводится подъ колоколь черезъ боковую трубку, оканчивающуюся мундштукомъ, который берутъ въ ротъ (рис. 116). Этотъ аппаратъ, представляющій собой, въ сущности, обыкновенный газометръ, носитъ названіе *спирометра* Гутчинсона. Если измѣрить то количество воздуха, которое человекъ можетъ выдохнуть при самомъ сильномъ выдохѣ послѣ самаго глубокаго вдоха, мы получимъ величину, которая называется *жизненной емкостью* легкаго; слѣдов., это тотъ объемъ воздуха, который выдыхается послѣ самаго глубокаго вдоха и выдоха. Жизненная емкость у разныхъ людей, въ зависимости отъ роста и емкости груди, значительно мѣняется; въ среднемъ, для взрослога человека нормальнаго сложенія она равна 3,5 литрамъ. Однако, жизненная емкость составляетъ лишь часть *общей емкости* легкаго, потому что даже послѣ самаго усиленнаго выдоха въ полости легкаго остается еще извѣстный объемъ воздуха, который нельзя выгнать оттуда нормальнымъ выдыхательнымъ движеніемъ, подобно тому какъ во всякомъ насосѣ, напр., существуетъ т. назыв. вредное пространство, куда не проникаетъ поршень, и изъ котораго, слѣдовательно, воздухъ нельзя изгнать.

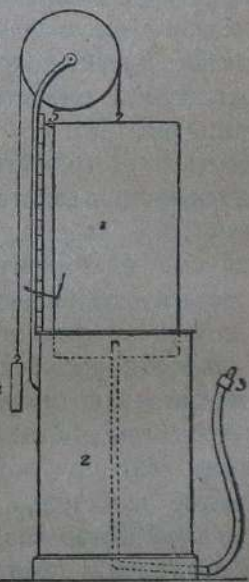


Рис. 116.

Спирометръ.

- 1—колоколь для газа;
- 2—резервуаръ съ водой;
- 3—трубка, приводящая газъ;
- 4—противовѣсъ;
- 5—указатель, движущійся вдоль градуированной линейки.

Этотъ объемъ воздуха можно выгнать изъ легкаго только послѣ вскрытія грудной полости, такъ чтобы легкое совершенно сократилось; даже и

въ этомъ случаѣ нѣкоторое количество воздуха остается въ легкомъ; этотъ остатокъ можно изгнать, только разминая легочную паренхиму пальцами, такъ чтобы легочная ткань превратилась въ ту непрерывную, не содержащую воздуха массу, въ видѣ которой она существуетъ у утробнаго младенца. То количество воздуха, которое остается внутри легкаго и не можетъ быть изгнано изъ него даже при самыхъ сильныхъ дыхательныхъ движеніяхъ, получило названіе *остаточнаго воздуха*. Слѣдов., общая емкость легкаго состоитъ изъ жизненной емкости плюсъ остаточный воздухъ.

При обычномъ покойномъ дыханіи мы вдыхаемъ и выдыхаемъ объемы воздуха меньшіе, чѣмъ жизненная емкость; другими словами, при покойномъ дыханіи мы не дѣлаемъ тѣхъ дыхательныхъ размаховъ, къ которымъ мы способны при сильномъ напряженіи дыхательной мускулатуры; при покойномъ дыханіи въ легкое входитъ и выходитъ изъ него не больше полулитра воздуха; это количество носитъ названіе *дыхательнаго воздуха*. Но послѣ спокойнаго вдоха мы можемъ вдохнуть еще нѣкоторое количество воздуха, если пустить въ дѣло всѣ дыхательныя мышцы; это количество воздуха, присоединяющееся, такимъ образомъ, къ дыхательному воздуху, въ среднемъ равно 1,5 литра и называется *дополнительнымъ воздухомъ*. Равнымъ образомъ послѣ спокойнаго выдоха, напрягая выдыхательную мускулатуру, можно выдохнуть еще нѣкоторый объемъ воздуха; онъ получилъ названіе *резервнаго воздуха* и составляетъ тоже 1,5 литра. Всѣ эти объемы—дыхательный, дополнительный и резервный воздухъ,—входящіе въ составъ жизненной емкости легкаго, можно измѣрить при помощи спирометра Гутчинсона. Но это непримѣнимо къ остаточному воздуху, который не можетъ быть изгнанъ при дыхательныхъ движеніяхъ; поэтому для его опредѣленія приходится прибѣгать къ непрямому способу смѣшенія, который состоитъ въ слѣдующемъ. Сдѣлавши выдохъ въ атмосферу, дышать въ теченіе нѣкотораго времени изъ баллона, наполненнаго водородомъ; этотъ газъ, не поглощаемый въ легкомъ, смѣшивается съ воздухомъ, заключающимся въ легочныхъ альвеолахъ, и послѣ нѣсколькихъ дыхательныхъ движеній водородъ распредѣляется совершенно равномерно по полости легкаго и по полости баллона. Теперь остается лишь сдѣлать анализъ газа, чтобы опредѣлить, какое количество воздуха содержится въ единицѣ объема газа; если при этомъ объемъ употребленнаго для опыта водорода былъ заранее извѣстенъ, легко простымъ вычисленіемъ по пропорціи опредѣлить то количество воздуха, которое оставалось въ легкомъ послѣ выдоха. При опредѣленіи по этому методу (Греганъ) объемъ остаточнаго воздуха былъ найденъ равнымъ приблизительно 1,5 литру. Греганъ называетъ *легочной емкостью* тотъ объемъ воздуха, который остается въ легкомъ послѣ обычнаго, не очень сильнаго выдоха (резервный + остаточный воздухъ); эта новая категорія намъ представляется излишней и во всякомъ случаѣ гораздо лучше пользоваться понятіемъ общей емкости легкихъ. Она распадается, слѣдовательно, на такія составныя части:

Общая емкость легкихъ 5 литровъ.	Жизненная емкость 3,500 к. с.	{	Дополнительн. возд. 1,500 к. с.	{	Легочная емкость во Грегану 3 литра.
			Дыхательный в. 500 к. с.		
			Остаточный воздухъ 1,5 литра.		

Вышеописанный способ смѣшенія даетъ возможность изучать *вентиляцію* легкаго, т. е. способъ обновленія въ легкомъ воздуха. Нужно помнить, что легочный воздухъ отличается по составу отъ чистаго атмосфернаго воздуха; онъ содержитъ какъ въ моментъ вдоха, такъ и въ моментъ выдоха значительныя количества CO_2 (въ среднемъ 5%). Не все количество воздуха, входящаго во время вдоха, утилизируется для дыхательныхъ цѣлей, часть его теряется для дыханія и цѣликомъ выбрасывается при слѣдующемъ выдохѣ, другая часть остается внутри легкаго и смѣшивается съ легочнымъ воздухомъ путемъ диффузіи. Греганъ называетъ *коэффициентомъ вентиляціи* отношеніе объема остающагося въ легкомъ послѣ выдоха чистаго воздуха къ общему объему воздуха, заключающагося въ этотъ моментъ въ легкомъ. Чтобы опредѣлить количество остающагося въ легкомъ дыхательнаго воздуха, Греганъ прибѣгалъ къ слѣдующему приему. Онъ вдыхалъ 500 куб. сант. водорода и выдыхалъ затѣмъ такой же объемъ, т. е. производилъ нормальное дыхательное движеніе. Выдохнутый воздухъ состоитъ въ этомъ случаѣ отчасти изъ воздуха, идущаго изъ легкихъ, и отчасти изъ введеннаго при вдохѣ водорода; анализъ показалъ, что водородъ составляетъ 170 к. см. на 500 к. см. всей смѣси. Разность между этими величинами представляетъ собой тотъ объемъ водорода, который остался въ легкомъ и смѣшался съ легочнымъ воздухомъ. Такъ какъ воздухъ относится при подобныхъ условіяхъ совершенно такъ же, какъ и водородъ, то очевидно, что послѣ каждаго дыхательнаго движенія изъ 500 куб. сант. дыхательнаго воздуха 170 к. сант. выбрасываются обратно при выдыханіи, а 330 куб. сант. остаются въ легкомъ и смѣшиваются путемъ диффузіи съ легочнымъ воздухомъ. Дѣля 330 к. сант. на общій объемъ содержащагося при этомъ въ легкомъ воздуха (который состоитъ теперь изъ резервнаго и остаточнаго воздуха), получаютъ коэффициентъ легочной вентиляціи $\frac{330}{3000} = 0,11$, т. е. при каждомъ вдыханіи испорченный воздухъ въ легкихъ смѣшивается съ $\frac{1}{10}$ своего объема атмосфернаго воздуха. Этотъ коэффициентъ, разумѣется, мѣняется сообразно съ измѣненіями емкости легкаго и дыхательнаго воздуха. Съ этой точки зрѣнія Греганъ отмѣтилъ, что одно глубокое вдыханіе лучше вентилируетъ легкое, чѣмъ два послѣдовательныхъ дыханія, общій объемъ которыхъ равенъ объему одного глубокаго дыханія.

в. *Дыхательный шумъ*.—Прикладывая ухо къ грудной стѣнкѣ, можно уловить мягкій, нѣжный шумъ, продолжающійся въ теченіе всего вдоха и въ началѣ выдоха. Этотъ шумъ называется *дыхательнымъ* или *везикулярнымъ шумомъ*. Надъ трахеей и надъ развѣтвленіемъ ея на главные бронхи этотъ шумъ пріобрѣтаетъ болѣе рѣзкій оттѣнокъ и становится громче (*бронхиальное дыханіе*). Везикулярный шумъ отчасти состоитъ изъ звуковъ, возникающихъ въ трахеѣ и крупныхъ бронхахъ и проведенныхъ до легочной паренхимы, но главнымъ образомъ, онъ возникаетъ вслѣдствіе тренія воздуха о стѣнки мелкихъ бронховъ и вслѣдствіе вхожденія воздуха въ альвеолы. Шово и Бондэ наблюдали, что послѣ широкаго вскрытія трахеи, такъ что воздухъ имѣлъ свободный выходъ, бронхиальный шумъ исчезаетъ, а везикулярный сохраняется; наоборотъ, послѣ перерѣзки блуж-

дающихъ нервовъ (при чемъ мышцы мелкихъ бронховъ парализуются и бронхи расширяются) везикулярный шумъ прекращается, а бронхиальный сохраняется.

2. Дѣйствіе дыхательныхъ движеній на другіе органы.— Дыхательныя движенія передаются на всѣ органы, расположенныя въ груди и животѣ. Мы видѣли выше, что они оказываютъ вліяніе на токъ крови внутри сердца и въ венахъ, лежащихъ близко къ сердцу и грудной полости. Дѣйствіе дыхательныхъ движеній состоитъ не только въ присасываньи воздуха въ легкое, но также и въ присасываньи крови въ сердечныя полости. Если послѣ глубокаго выдоха зажать ротъ и носъ и сдѣлать глубокое вдыхательное движеніе (*опытъ Муллера*), то такъ какъ воздухъ не можетъ при этихъ условіяхъ войти въ легкое, внутригрудная пустота заполняется только кровью, притекающей къ сердцу и окружающимъ его крупнымъ сосудамъ; это обстоятельство способствуетъ венозному кровообращенію и затрудняетъ артеріальное кровообращеніе, такъ что кровяное давленіе въ артеріяхъ падаетъ. Наоборотъ, если послѣ глубокаго вдоха закрыть гологовую щель, какъ при натуживаніи, и произвести сильное вдыхательное движеніе, закрывши ноздри (*опытъ Вальсальвы*), то воздухъ, сжатый въ легкомъ, оказываетъ значительное давленіе на сердце и грудные сосуды; послѣдніе въ большей или меньшей степени теряютъ содержащуюся въ нихъ кровь, образуется венозная застой, кровяное давленіе въ артеріяхъ повышается. Если сжатіе грудной кѣтки было при этомъ очень сильно, сердце можетъ остановиться, пульсъ пропадаетъ, и можетъ наступить обморочное состояніе.

Дыхательныя движенія сказываются также и на брюшныхъ органахъ. При спокойномъ вдохѣ діафрагма, уплощаясь, опускаетъ книзу печень и сдавливаетъ кишечникъ, вслѣдствіе чего брюшная стѣнка поддается кривости. Имѣющее при этомъ мѣсто увеличеніе брюшнаго давленія, способствуетъ кровообращенію въ вѣтвяхъ воротной вены и въ нижней половинѣ венѣ. Когда діафрагма при выдохѣ приподнимается, печень слѣдуетъ за ней и движется кверху, остальные внутренности освобождаются отъ того давленія, подъ которымъ онѣ только что находились. При усиленномъ выдохѣ, при натуживаньи брюшныя внутренности, наоборотъ, сдавливаются, благодаря сокращенію выдыхательныхъ мышцъ, которыя входятъ, между прочимъ, и въ составъ брюшной стѣнки.

2-й отд.—Химическіе процессы дыхательнаго акта.

Химическіе процессы, связанныя съ дыханіемъ и происходящіе въ легкомъ, состоятъ въ поглощеніи изъ атмосфернаго воздуха кислорода и выдѣленіи угольной кислоты и воды. Лавуазье впервые высказалъ правильный взглядъ на явленія дыханія; онъ установилъ роль кислорода при дыханіи и показалъ, что дыханіе есть не что иное, какъ горѣніе углерода животнаго тѣла на счетъ кислорода воздуха, такъ что животное можно сравнить съ горящей свѣчой. Однако, мѣстомъ этихъ окислительныхъ процессовъ не служитъ легкое, какъ думалъ Лавуазье. Газообмѣнъ въ легкомъ является только одной составной частью всего дыхательнаго про-

цесса; задача легочнаго дыханія состоитъ въ доставкѣ крови кислорода и выдѣленіи изъ нея угольной кислоты. Процессъ окисленія живого вещества происходитъ въ тканяхъ, клѣтки которыхъ поглощаютъ кислородъ и выдѣляютъ угольную кислоту; слѣдов., самый процессъ дыханія происходитъ въ живыхъ клѣткахъ, а кровь исполняетъ роль передатчика, предназначеннаго для подвоза кислорода и для удаленія угольной кислоты. Окисленіе живого вещества сопровождается выдѣленіемъ тепла (экзотермическая реакція); изъ числа продуктовъ сгорания одни, какъ угольная кислота и вода, выдѣляются отчасти легкими, отчасти кожей, другіе (мочевина, мочева кислота и проч.) выбрасываются изъ организма почками.

Изъ всего только что сказаннаго вытекаетъ естественное раздѣленіе изложенія химическихъ процессовъ, сопровождающихъ дыхательный актъ; мы изучимъ прежде всего газообмѣнъ въ легкихъ, затѣмъ роль крови и тканей въ процессъ дыханія. Третій параграфъ будетъ посвященъ тѣмъ измѣненіямъ, которыя претерпѣваютъ газообмѣнъ при различныхъ условіяхъ.

§ 1.—Газообмѣнъ въ легкихъ.

Вдыхаемый воздухъ подвергается въ легкихъ извѣстнымъ измѣненіямъ, которыя необходимо изучать не только съ качественной, но и съ количественной стороны.

1. Измѣненіе атмосфернаго воздуха при дыханіи.—Сравнивая между собой вдыхаемый и выдыхаемый воздухъ, легко замѣтить, что въ легкомъ воздухъ подвергается отчасти физическому, отчасти химическому измѣненію.

А. Физическія измѣненія.—Они касаются объема, температуры и влажности вдыхаемаго воздуха.

а. Объемъ. Объемъ выдыхаемаго воздуха больше объема вдыхаемаго воздуха; но это зависитъ только отъ того, что выдыхаемый воздухъ нагрѣтъ выше температуры окружающаго воздуха и вслѣдствіе этого занимаетъ большой объемъ; если привести его къ температурѣ и давленію атмосферы, то, наоборотъ, можно убѣдиться, что воздухъ, выходящій изъ легкихъ, занимаетъ меньшій объемъ, чѣмъ онъ имѣлъ до вхожденія въ легкое. Это зависитъ отъ того, что кислородъ вдыхаемаго воздуха не весь появляется въ тѣхъ продуктахъ горѣнія, которые находятся въ выдыхаемомъ воздухѣ; подробнѣе объ этомъ будетъ сказано ниже.

б. Температура.—Вдыхаемый воздухъ, приходя въ соприкосновеніе съ обильно орошаемыми кровью слизистыми оболочками дыхательныхъ путей, какъ то: носовой полости, трахеи, бронховъ и легочныхъ альвеолъ, нагрѣвается почти до температуры тѣла; поэтому, независимо отъ температуры окружающаго воздуха (по крайней мѣрѣ въ предѣлахъ отъ 10 до 25°) выдыхаемый воздухъ всегда нагрѣтъ до 35—36°.

в. Влажность.—Въ то время какъ содержаніе влаги въ окружающемъ воздухѣ можетъ мѣняться въ очень значительныхъ предѣлахъ, влажность выдыхаемаго воздуха всегда постоянна: выходящій изъ легкаго воздухъ содержитъ столько водяныхъ паровъ, сколько онъ можетъ содержать при полномъ насыщеніи влагой при той температурѣ, до которой онъ нагрѣтъ, и это потому, что онъ приходитъ въ соприкосновеніе съ обшир-

ной всегда влажной поверхностью. Поэтому, зная температуру вдыхаемаго и выдыхаемаго воздуха, легко вычислить количество уносимыхъ изъ легкаго водяныхъ паровъ. Это количество, разумѣется, сильно мѣняется въ зависимости отъ влажности атмосфернаго воздуха. Но въ среднемъ, по Дальтону, взрослый человѣкъ выдѣляетъ съ поверхности легкаго за сутки 500 грм. воды.

Б. Химическія измѣненія.—Составъ атмосфернаго воздуха обладаетъ замѣчательнымъ постоянствомъ: онъ содержитъ въ 100 ч. 20,8 объемныхъ частей кислорода и 79,2 ч. азота. Что касается угольной кислоты, надо сказать, что она содержится въ атмосферномъ воздухѣ лишь въ видѣ слѣдовъ. Выдыхаемый воздухъ содержитъ 16% кислорода и 4,4% угольной кислоты. Присутствіе большихъ количествъ этого послѣдняго газа въ выдыхаемомъ воздухѣ легко доказать, вдвывая ртомъ воздухъ въ известковую воду; послѣдняя немедленно мутится вслѣдствіе образованія углекислотной соли.

2. Измѣреніе интенсивности газообмѣна.—Этотъ приемъ измѣренія состоитъ въ опредѣленіи поглощеннаго животнымъ кислорода и выдѣленной въ то же время угольной кислоты. Для этой цѣли пользуются довольно сложными аппаратами, которые мы и опишемъ въ самомъ началѣ.

а. Приемы опредѣленія и аппараты.—Въ аппаратѣ Андраля выдыхаемый воздухъ просто собирается въ 3 большихъ баллонахъ, изъ которыхъ предварительно былъ выкачанъ воздухъ. Но одинъ составъ выдыхаемаго воздуха не можетъ дать точекъ опоры для сужденія о газообмѣнѣ, если неизвѣстно количество воздуха, вошедшаго въ то же время въ легкое.

Поэтому гораздо болѣе точныя цифры даетъ методъ Лавуазье, усовершенствованный Реньо и Рейзе. Онъ основанъ на слѣдующемъ принципѣ: если заставить животное дышать въ замкнутомъ пространствѣ опредѣленнаго объема, составъ газа въ этомъ пространствѣ вслѣдствіе дыханія животнаго будетъ постепенно мѣняться; анализъ состава этого газа укажетъ количество поглощеннаго кислорода и выдѣленной угольной кислоты. Однако, животное не въ состояніи долгое время дышать въ

небольшомъ замкнутомъ пространствѣ, потому что воздухъ въ этихъ условіяхъ быстро портится и становится негоднымъ для дыханія. Поэтому для того, чтобы опытъ можно было вести въ теченіе болѣе или менѣе продолжительнаго времени, необходимо поддерживать нормальный составъ воздуха въ замкнутомъ пространствѣ, т. е. поглощать угольную кислоту по мѣрѣ ея образованія и возобновлять поглощаемый кислородъ. Въ этомъ и состоитъ усовершенствованіе метода, введенное

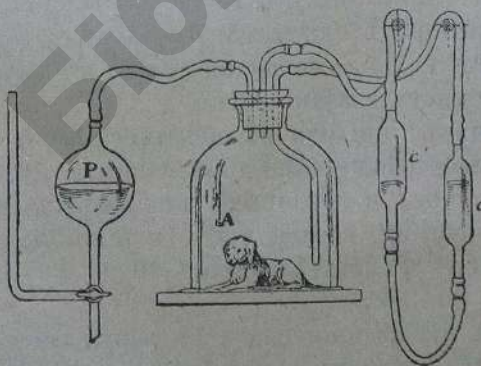


Рис. 117.

Схема аппарата Реньо и Рейзе.

Реньо и Рейзе. Съ указанной цѣлью эти ученые присоединили къ колоколу А (рис. 117), въ которомъ дышитъ животное, двѣ пипетки с и с', соеди-

ненныя другъ съ другомъ каучуковой трубкой и наполненныя растворомъ йдкаго кали; эти шипетки приводятся въ постоянное движеніе, попеременно поднимаясь и опускаясь и такимъ образомъ то всасывая воздухъ изъ колокола, то выталкивая его обратно въ колоколь; воздухъ, приходя въ соприкосновеніе съ йдкимъ кали, отдаетъ послѣдному содержащуюся въ немъ угольную кислоту. Колоколь А сообщается, кромѣ того, съ калиброваннымъ баллономъ Р, содержащимъ кислородъ и доставляющимъ этотъ газъ въ колоколь по мѣрѣ потребленія его животнымъ. Такимъ образомъ, количество поглощеннаго животнымъ кислорода опредѣляется непосредственно, количество выдѣленной CO_2 опредѣляется взвѣшиваньемъ шипетокъ съ йдкимъ кали; анализъ газа, содержащагося въ колоколѣ, даетъ понятіе о тѣхъ измѣненіяхъ, которыя могъ претерпѣть азотъ воздуха.

Однако, въ этомъ аппаратѣ нужно отмѣтить нѣкоторыя несовершенства: главнымъ неудобствомъ является то, что поглощеніе угольной кислоты въ шипеткахъ происходитъ недостаточно энергично, такъ что къ концу опыта воздухъ подъ колоколомъ можетъ содержать до 2% CO_2 , и животное подъ конецъ дышитъ, слѣдовательно, воздухомъ ненормальнаго состава. Поэтому тѣ видоизмѣненія, которыя внесены въ аппаратъ Реньо Реньяромъ и Жоліа, имѣютъ очень важное значеніе. Во-первыхъ, эти авторы не помѣщаютъ животнаго подъ колоколь, а берутъ изъ подъ колокола лишь воздухъ для дыханія животнаго при помощи герметически устроеннаго намордника; благодаря этому, собирающійся подъ колоколомъ газъ, дѣйствительно, происходитъ только изъ легкихъ; во-вторыхъ, поглощеніе угольной кислоты было значительно усилено благодаря тому, что вмѣсто шипетокъ былъ присоединенъ къ аппарату цилиндръ, наполненный наполовину растворомъ йдкаго кали. Черезъ этотъ цилиндръ постоянно пропускался воздухъ колокола, а самый цилиндръ все время приводился въ движеніе, чтобы постоянно перемѣшивать и разбрызгивать растворъ щелочи и такимъ образомъ увеличить поверхность соприкосновенія ея съ воздухомъ; вслѣдствіе такого устройства поглощеніе CO_2 было значительно ускорено.

Для изученія газообмѣна на человѣкѣ Петтенкоферъ и Фойтъ построили дыхательный аппаратъ очень большихъ размѣровъ. Въ этомъ аппаратѣ камера, въ которую помѣщается человѣкъ, настолько обширна, что въ ней можно лечь и даже выполнять нѣкоторыя работы. Эта камера вентилируется токомъ воздуха, протягиваемаго чрезъ нее при помощи парового насоса и учитываемаго газовыми часами. Анализу подвергается не весь воздухъ, выходящій изъ аппарата, а только нѣкоторая его часть, которая все время отводится отъ выходящаго изъ аппарата воздушнаго тока на боковой путь. Въ этомъ и состоитъ слабый пунктъ метода, такъ какъ всѣ ошибки анализа, насколько бы онѣ ни были малы сами по себѣ, при умноженіи на общій объемъ воздуха, прошедшаго черезъ аппаратъ, приобрѣтаютъ уже серьезное значеніе. Кромѣ того, методъ не допускаетъ прямого опредѣленія поглощеннаго кислорода.

б. *Результаты; дыхательный коэффициентъ.*—Интенсивность газообмѣна значительно мѣняется въ зависимости отъ цѣлаго ряда условій, которыя будутъ изложены ниже. Въ настоящее время мы займемся средней величиной потребленія кислорода и выдѣленія CO_2 взрослымъ человѣкомъ въ

обычныхъ условіяхъ. Чтобы вычислить эту величину, вовсе нѣтъ необходимости прибѣгать къ длинному ряду цифръ; для этого достаточно знать составъ выдыхаемаго воздуха. Выше было указано, что выдыхаемый воздухъ содержитъ 16% кислорода (т. е. на 4,8% меньше, чѣмъ атмосферный воздухъ) и 4,4% угольной кислоты (т. е. на 4,4% больше, чѣмъ въ атмосферномъ воздухѣ, потому что минимальнымъ содержаніемъ CO_2 въ атмосферномъ воздухѣ можно совершенно пренебречь). Мы знаемъ далѣе, что объемъ воздуха, входящаго при вдохѣ въ легкое и выходящаго изъ него при выдохѣ, равенъ 500 к. см. (дыхательный воздухъ). Слѣдовательно, чтобы опредѣлить количество кислорода, поглощаемое при каждомъ дыхательномъ движеніи, достаточно умножить 4,8 куб. сант. на 5; подобнымъ же образомъ находимъ, что количество CO_2 , выдѣляемой при каждомъ дыхательномъ движеніи, равно $4,4 \times 5$. Такъ какъ число дыханій въ минуту равно 16, нужно помножить полученныя цифры на 16, на 60 и на 24, чтобы получить количества поглощеннаго кислорода и выдѣленной угольной кислоты въ теченіе минуты, часа, сутокъ. Такимъ образомъ вычисляется, что за 1 часъ поглощается 23 литра кислорода и выдѣляется 21 литръ угольной кислоты.

Эти цифры очень близки къ тѣмъ, которыя получаются при непосредственномъ опредѣленіи ихъ съ помощью дыхательныхъ аппаратовъ. Въ самомъ дѣлѣ, взрослый человѣкъ средняго вѣса при смѣшанномъ обыкновенномъ питаніи потребляетъ въ сутки 400—550 литровъ кислорода (по вѣсу 600—800 грам.) и выдыхаетъ 350—450 литровъ углекислоты (по вѣсу 700—900 гр., соответствующихъ 200—250 гр. углерода). Что касается азота, то онъ, повидимому, не подвергается при дыханіи никакимъ измѣненіямъ; объемъ этого газа во вдыхаемомъ и въ выдыхаемомъ воздухѣ одинъ и тотъ же. Впрочемъ, по даннымъ Реньо и Рейзе, выдыхаемый воздухъ содержитъ больше азота; во всякомъ случаѣ этотъ излишекъ азота очень незначителенъ.

Въ выдыхаемомъ воздухѣ присутствуютъ, кромѣ того, слѣды водорода, болотнаго газа и амміака; всѣ эти газы въ большей своей части происходятъ не изъ дыхательныхъ путей. Съ выдыхаемымъ воздухомъ могутъ также выдѣляться нѣкоторыя летучія вещества, какъ эфиръ, хлороформъ, мускусъ, чесночное масло и проч.

Изъ изложенныхъ данныхъ слѣдуетъ, что объемъ выдыхаемаго воздуха меньше объема вдыхаемаго воздуха, потому что содержаніе азота замѣтно не мѣняется, а количество выдѣляемой CO_2 меньше количества поглощаемаго кислорода. Другими словами, не весь поглощенный кислородъ появляется въ видѣ выдыхаемой животнымъ угольной кислоты; отсюда слѣдуетъ, что часть кислорода идетъ на такіе окислительные процессы, въ результатъ которыхъ образуются другія вещества, а не угольная кислота.

Отношеніе количества выдѣляемой CO_2 къ количеству поглощеннаго кислорода названо было Пфлюгеромъ *дыхательнымъ коэффициентомъ*; этотъ коэффициентъ почти всегда меньше единицы, потому что числитель его меньше знаменателя, $\frac{\text{CO}_2}{\text{O}_2} < 1$. Подставляя вмѣсто CO_2 и O_2 найденныя для

нихъ выше величины, мы получаемъ: $\frac{21}{23} = 0,9$. Слѣдовательно, принимая, что кислородъ поглощается въ количествѣ 23 литровъ, а угольная кислота выдѣляется въ количествѣ 21 литра въ часъ, находимъ дыхательный коэффициентъ равнымъ 0,9. Дыхательный коэффициентъ мѣняется, впрочемъ, въ зависимости отъ разныхъ условій, между прочимъ, въ зависимости отъ рода питанія. При пищѣ, богатой углеводами (крахмалъ и сахаръ), дыхательный коэффициентъ приближается къ единицѣ; это значитъ, что здѣсь объемы кислорода, поглощеннаго и выдѣленнаго въ видѣ CO_2 , равны; наоборотъ, послѣ приема въ пищу жировъ дыхательный коэффициентъ понижается; при исключительно мясной діетѣ онъ доходитъ до 0,62. Чтобы понять всѣ эти измѣненія дыхательнаго коэффициента, надо помнить, что то количество кислорода, которое не является въ выдыхаемомъ воздухѣ въ видѣ CO_2 , идетъ на сожженіе другихъ тѣлъ, именно водорода, при чемъ образуется вода; слѣдовательно, дыхательный коэффициентъ повышается или падаетъ въ зависимости отъ того, какое количество кислорода идетъ на окисленіе водорода. Углеводы, какъ это явствуетъ изъ ихъ формулы (крахмалъ = $\text{C}_6\text{H}_{10}\text{O}_5$), содержать уже въ составѣ своей частицы столько кислорода, что его вполне достаточно для окисленія всего содержащагося въ ихъ составѣ водорода. Поэтому при сжиганіи углеводовъ на воздухѣ весь потребленный при горѣніи кислородъ появляется въ видѣ образующейся угольной кислоты. Ихъ, т. е. сказать, коэффициентъ горѣнія равенъ 1. (Извѣстно, что въ угольной кислотѣ содержится тотъ же самый объемъ кислорода). Тѣ же условія соблюдаются при окисленіи углеводовъ внутри организма, и по этой причинѣ $\frac{\text{CO}_2}{\text{O}_2}$ стремится къ 1 послѣ приема въ пищу углеводовъ. Наоборотъ, жиры при большомъ содержаніи водорода заключаютъ въ составѣ своей частицы мало кислорода (напр., олеинъ = $\text{C}_{57}\text{H}_{104}\text{O}_6$), поэтому для ихъ сожженія нужно затратить кислорода значительно больше того, чѣмъ требуется для горѣнія содержащагося въ нихъ углерода, и ихъ дыхательный коэффициентъ спускается значительно ниже единицы: $\frac{\text{CO}_2}{\text{O}_2} = 0,55$.

§ 2.—Роль крови и тканей въ процессѣ дыханія.

Въ легкомъ кровь насыщается кислородомъ и освобождается отъ угольной кислоты. Обратное этому явленіе происходитъ въ капиллярахъ большого круга: здѣсь кровь отдаетъ тканямъ кислородъ и обогащается угольной кислотой.

1. Роль крови.—Кровь является посредникомъ между атмосферой и клѣтками тканей. Это значеніе крови стало яснымъ только съ тѣхъ поръ, какъ Магнусъ въ 1830 году извлекъ изъ крови содержащіяся въ ней газы. Мы изучимъ сперва газы крови, а затѣмъ механизмъ газообмѣна между кровью и легочнымъ воздухомъ.

А. Газы крови.—Газы крови извлекаются изъ нея въ барометрическую пустоту при помощи ртутнаго насоса. При помощи этого прибора, описаніе котораго можно найти въ учебникахъ физики, въ замкнутомъ про-

странствѣ образуютъ торричеллиеву пустоту. Когда это сдѣлано, вводятъ сюда опредѣленное количество крови, газовый составъ которой подвергается изслѣдованію. Газы выдѣляются изъ крови въ пустоту; но чтобы получить всѣ содержащіяся въ крови газы, нужно слегка подогрѣвать кровь; затѣмъ, манипулируя соотвѣтствующимъ образомъ насосомъ, переводятъ газы изъ баллона въ эвдиометръ, въ которомъ по общимъ правиламъ газового анализа и опредѣляется затѣмъ углекислота путемъ поглощенія ѣдкимъ кали, а кислородъ путемъ поглощенія фосфоромъ или пирогаллоломъ; азотъ вычисляется по остатку.

Такимъ образомъ удается добыть изъ 100 куб. сант. крови около 60 куб. сант. газа, измѣреннаго при 0° и 760 мм. давленія. Составъ газовъ артеріальной и венозной крови показанъ въ слѣдующей табличкѣ:

	O ₂	CO ₂	N ₂
100 к. см. артеріальной крови содержать	20—24 к. см.	39 к. см.	1,5 к. см.
100 к. см. венозной	8—12 к. см.	46 к. см.	1,5 к. см.

Изъ этой таблички можно видѣть, что и артеріальная, и венозная кровь содержитъ какъ кислородъ, такъ и угольную кислоту; но количество кислорода въ артеріальной крови больше, чѣмъ въ венозной; наоборотъ, по содержанію CO₂ венозная кровь преобладаетъ надъ артеріальной. Что касается азота, онъ содержится въ очень маломъ количествѣ и притомъ въ одинаковомъ количествѣ въ артеріальной и венозной крови.

Такимъ же путемъ извлекаются газы и изъ лимфы. Въ этой послѣдней жидкости кислородъ или совсѣмъ отсутствуетъ, или находится лишь въ видѣ слѣдовъ. Въ 100 куб. сант. лимфы найдено 0,1 к. см. кислорода, 30 к. см. CO₂ и 1,5 к. см. азота.

В. Механизмъ газообмѣна между кровью и воздухомъ.— Въ капиллярахъ легкаго венозная кровь приходитъ въ соприкосновеніе съ воздухомъ на большой поверхности, которая, по вышеприведеннымъ даннымъ, равна 150 квадратнымъ метрамъ. Газообмѣнъ между кровью и легочнымъ воздухомъ происходитъ чрезъ тонкую стѣнку капилляровъ и слѣдуетъ въ главныхъ чертахъ законамъ диффузіи газовъ; кислородъ и угольная кислота находятся въ крови отчасти въ состояніи простого раствора, отчасти въ видѣ очень непостоянныхъ, легко диссоциирующихъ соединений; выдѣленіе изъ крови угольной кислоты и поглощеніе кислорода происходитъ, благодаря разницѣ напряженій этихъ газовъ въ крови и въ легочномъ воздухѣ. Изслѣдуемъ ближе этотъ вопросъ.

а. Положеніе кислорода.— Небольшая часть ($\frac{1}{5}$) кислорода находится въ состояніи простого раствора въ плазмѣ; остальное количество этого газа связано съ гемоглобиномъ красныхъ шариковъ съ образованіемъ нестойкаго (распадающагося въ пустотѣ) соединенія— *гемоглобина*. Кислородъ переходитъ изъ воздуха въ кровь, благодаря разницѣ давленія этого газа въ этихъ двухъ средахъ. Давленіе кислорода въ атмосферномъ воздухѣ, согласно закону парціального давленія, равно 20,95% атмосфернаго давленія; согласно составу альвеолярнаго воздуха давленіе кислорода здѣсь равно 18% атмосфернаго давленія. Наоборотъ въ венозной крови напряженіе кислорода значительно менѣе. Чтобы опредѣлить напряженіе газовъ въ крови, кровь заставляютъ течь по внутренней поверхности стѣ-

нокъ трубки, содержащей газовую смѣсь опредѣленнаго состава (*азротонометръ*) до тѣхъ поръ, пока между кровью и этой газовой смѣсью не установится равновѣсіе въ содержаніи газовъ (рис. 118). Такимъ путемъ найдено, что напряженіе кислорода въ венозной крови равняется всего 2,9% атмосфернаго давленія.

Слѣдовательно, давленіе кислорода въ легочномъ воздухѣ настолько превышаетъ напряженіе этого газа въ крови, что этой разницей напряженія легко можно объяснить переходъ кислорода изъ легочнаго воздуха въ кровь; экспериментально доказано, что уже при давленіи кислорода, равномъ 4% атмосфернаго давленія, гемоглобинъ крови почти совершенно насыщается кислородомъ. Другими словами, въ процессъ поглощенія кислорода кровью роль главнаго фактора играетъ химическое сродство гемоглобина къ кислороду.

Нетрудно установить взаимоотношеніе кислорода, физически раствореннаго въ плазмѣ, и кислорода, химически связаннаго съ кровяными тѣльцами. Несмотря на незначительное (вслѣдствіе слабой растворимости кислорода въ водѣ) количество свое, растворенный въ плазмѣ кислородъ въ дѣйствительности играетъ главенствующую роль, такъ какъ именно плазма получаетъ въ легкихъ кислородъ воздуха, и она же отдаетъ послѣдній въ тканяхъ кѣлѣткамъ. Химически же связанный кислородъ, напротивъ, представляетъ запасъ, предназначенный для регулированія содержанія кислорода въ плазмѣ. Когда напряженіе раствореннаго въ крови кислорода въ капиллярахъ легкихъ увеличивается, кровяныя тѣльца отнимаютъ у плазмы кислородъ; когда же, напротивъ, въ капиллярахъ тканей напряженіе раствореннаго кислорода уменьшается, кровяныя тѣльца отдаютъ свой запасный кислородъ плазмѣ. Благодаря этому плазма несмотря на незначительное количество раствореннаго въ ней кислорода въ состояніи доставлять его тканямъ въ необходимомъ для нихъ количествѣ.

Отсюда можно сдѣлать выводъ, что если бы возможно было увеличить до опредѣленныхъ предѣловъ количество раствореннаго въ плазмѣ кислорода, кровяныя тѣльца оказались бы лишними для дыханія. И дѣйствительно, въ опытѣ Гальдана крысы, отравленныя окисью углерода до полной потери дыхательной дѣятельности кровяныхъ тѣлецъ, продолжали тѣмъ не менѣе жить въ средѣ, гдѣ давленіе воздуха достигало 2 атмосферъ, такъ какъ при такихъ условіяхъ плазма растворяетъ въ 10 разъ больше кислорода, а такого количества кислорода достаточно для потребностей тканей.

б. *Выдѣленіе угольной кислоты.* — Большая часть угольной кислоты, присутствующей въ крови, содержится въ плазмѣ, и только небольшой процентъ ея заключенъ въ шарикахъ. Ферне показалъ, что CO_2 въ плазмѣ находится въ трехъ различныхъ состояніяхъ: 1) въ состояніи простого



Рис. 118.

Азротонометръ
Л. Фредерика.

Кровь изъ артерій животнаго входитъ въ аппаратъ по трубкѣ 1, стекаетъ по стѣнкамъ трубки 3 и обмѣнивается газомъ съ той газовой смѣсью, которая заранее помѣщена въ трубкѣ 3; затѣмъ по трубкѣ 2 кровь стекаетъ въ вену. Трубка 3 окружена муфтой 4, внутри которой циркулируетъ вода, вмѣющая температуру тѣла. 5 — термометръ.

раствора въ плазмѣ (незначительное количество), 2) въ видѣ двууглекислаго натра (NaHCO_3) и 3) въ видѣ нейтральнаго углекислаго натра (Na_2CO_3). Преобладаетъ по количеству углекислота двухъ послѣднихъ рубрикъ, т. е. химически связанная.

Растворимость углекислота достаточно велика, чтобы весь содержащійся въ крови газъ былъ растворенъ въ ней. Но высокое напряженіе CO_2 опасно для организма и присутствіе химическихъ соединений этого газа въ крови, создавая запасъ CO_2 для плазмы, въ то же время предотвращаетъ развитіе высокаго напряженія.

Каковъ механизмъ выдѣленія угольной кислоты изъ крови? Въ этомъ процессѣ, какъ и въ поглощеніи кислорода, принимаетъ участіе разниа напряженій углекислота въ крови и въ легочномъ воздухѣ. Въ самомъ дѣлѣ, опытами съ аэротометромъ найдено, что напряженіе угольной кислоты въ крови = 3,81 — 5,4% атмосфернаго давленія. А въ атмосферномъ воздухѣ давленіе углекислота нулевое, такъ какъ здѣсь этотъ газъ содержится лишь въ видѣ слѣдовъ; въ альвеолярномъ воздухѣ (у собаки) давленіе CO_2 не превышаетъ 2,8%. Поэтому угольная кислота неминуемо должна переходить изъ крови, гдѣ ея напряженіе выше, въ легочный воздухъ, гдѣ давленіе ея меньше; этотъ переходъ CO_2 будетъ происходить скорѣе въ моментъ вдоха, когда въ легкое поступаетъ атмосферный воздухъ. Большинство авторовъ полагаетъ, что между напряженіемъ углекислаго газа въ крови и въ легочномъ воздухѣ устанавливается полное равновѣсіе. Въ самомъ дѣлѣ, въ крови, оттекающей отъ легкаго (артеріальной), напряженіе угольной кислоты = 2,8% атмосферы, т. е. въ точности отвѣчаетъ давленію этого газа въ легочномъ воздухѣ.

Уменьшающееся вслѣдствіе выдѣленія газа напряженіе растворенной въ плазмѣ CO_2 влечетъ за собой диссоціацію связанной углекислота. Согласно этой чисто физической теоріи обмѣнъ газовъ въ легкихъ происходитъ исключительно подъ вліяніемъ 1) разницы напряженія газа въ легочномъ воздухѣ и газа, раствореннаго въ плазмѣ и 2) явленій диссоціаціи химически связанныхъ въ крови газовъ.

Однако, нѣкоторые авторы полагаютъ, что механизмъ газообмѣна болѣе сложенъ. Хр. Боръ отстаиваетъ теорію, согласно которой легочный эндотелій, аналогично железистому эпителию, активно участвуетъ въ обмѣнѣ газовъ. Принимая эту теорію, приходится допустить существованіе настоящей *секреции газовъ* легкими.

2. Тканевое дыханіе.—Кислородъ крови потребляется въ тканяхъ; здѣсь именно происходитъ окисленіе углерода и водорода органическихъ веществъ. Тканевое дыханіе было впервые обнаружено опытами Спалланцани, повторенными затѣмъ многими учеными, особенно П. Бэромъ. Опытъ Спалланцани состоитъ въ томъ, что кусочки различныхъ тканей (мышць, нервовъ и проч.) кладутся въ пробирку, наполненную воздухомъ и опрокинутую надъ ртутной ванной (рис. 119).



Рис. 119.

Тканевое дыханіе.

установить, что кусочки различныхъ тканей (мышць, нервовъ и проч.) кладутся въ пробирку, наполненную воздухомъ и опрокинутую надъ ртутной ванной (рис. 119).

Черезъ нѣкоторое время газъ въ пробиркѣ подвергается анализу, при чемъ находятъ, что изъ него исчезло нѣкоторое количество O_2 и появилась CO_2 . Наибольшее количество кислорода поглощается мышечной тканью; за ней слѣдуетъ нервная ткань, далѣе железы; на послѣднемъ мѣстѣ по отношенію къ поглощенію O_2 стоятъ кости. Ткани теплокровныхъ животныхъ поглощаютъ въ единицу времени болѣе кислорода, чѣмъ ткани холоднокровныхъ животныхъ. Поглощеніе кислорода тканями происходитъ тѣмъ энергичнѣе, чѣмъ больше давленіе этого газа въ атмосферѣ, окружающей ткань; такъ, въ чистомъ кислородѣ ткани поглощаютъ въ 2—4 раза больше кислорода, чѣмъ въ воздухѣ. Другой замѣчательный фактъ состоитъ въ томъ, что ткани выдѣляютъ углекислоту въ атмосферѣ, не содержащей ни слѣда кислорода, напр., въ атмосферѣ чистаго водорода или азота. Это доказываетъ, что ткани содержатъ въ своемъ составѣ запасы кислорода.

Теперь мы должны изучить тканевое дыханіе въ живомъ организмѣ; здѣсь мы встрѣчаемся съ вопросами о томъ, гдѣ именно происходитъ процессъ физиологическаго горѣнія, каковъ механизмъ газообмѣна между кровью и тканями?

а. *Мѣсто физиологическаго окисленія.*—Мы сдѣлали выше предположеніе, что процессъ окисленія живого вещества происходитъ въ тканяхъ, но это положеніе не было нами доказано; въ самомъ дѣлѣ, вѣдь возможно, что мѣстомъ окислительныхъ процессовъ является кровь, а омываемыя ею ткани лишь выдѣляютъ въ капилляры различныя горючія вещества; при этомъ предположеніи кислородъ крови не долженъ былъ бы проходить сквозь стѣнку капилляровъ, а наоборотъ, горючій матеріалъ шелъ бы навстрѣчу кислороду. Такая гипотеза была предложена Людвигомъ и его учениками; однако, несмотря на рядъ экспериментальныхъ работъ въ этомъ направленіи, большинство физиологовъ не принимаютъ этой гипотезы. Въ самомъ дѣлѣ, очень многое говоритъ за справедливость противоположнаго взгляда, согласно которому мѣстомъ окислительныхъ процессовъ являются сами ткани, при чемъ кислородъ и угольная кислота проходятъ черезъ стѣнку капилляра изъ крови въ ткань и обратно.

Прежде всего нужно отмѣтить, что сама кровь поглощаетъ очень малое количество кислорода. Анализъ даетъ почти одинаковое содержаніе кислорода какъ въ крови аорты, такъ и въ крови мелкихъ артерій; слѣдов., кровь является лишь вѣрнымъ хранителемъ, а не потребителемъ кислорода. Правда, въ участкѣ артеріи между двумя лигатурами кровь быстро темнѣетъ; но это зависитъ отъ поглощенія кислорода не самой кровью, а тканью сосудистыхъ стѣнокъ; въ выпущенной изъ тѣла и устраненной отъ соприкосновенія съ тканями крови окисленія весьма мало замѣтны. Наоборотъ, стоитъ бросить въ кровь кусочки тканей, напр., мышцъ, чтобы кровь быстро потемнѣла вслѣдствіе потребленія кислорода. Это возстановленіе оксигемоглобина живой тканью можно наглядно демонстрировать на слѣдующемъ изящномъ опытѣ Фирорда; изслѣдуя при помощи спектроскопа хорошо освѣщенную мякоть пальца, можно видѣть въ спектрѣ двѣ полосы поглощенія оксигемоглобина. Если теперь наложить на основаніе пальца тугую лигатуру, такъ чтобы кровообращеніе прекратилось, то очень

скоро въ спектрѣ появляется единственная полоса возстановленнаго гемоглобина. Кровь не только сохраняетъ сама по себѣ свой запасъ кислорода въ теченіе долгаго времени послѣ выпусканія изъ сосудовъ, но она не способна даже окислять такія легко окисляющіяся вещества, какъ сахаръ, мочекислый натръ, если эти вещества прибавлены къ крови внѣ организма. Шмидебергъ показалъ, что бензойный и салициловый альдегидъ не окисляются сколько-нибудь замѣтнымъ образомъ при прибавленіи этихъ веществъ къ крови внѣ организма. Если же кровь, содержащую эти вещества, пропускать чрезъ сосуды какого-либо вырѣзаннаго органа, напр. чрезъ сосуды почки, альдегиды легко окисляются, образуя значительныя количества салициловой и бензойной кислоты.

Всѣ эти опыты доказываютъ, что окисленіе происходитъ не въ крови, а въ тканяхъ. Слѣдующій интересный опытъ Эртмана доказываетъ, что окисленія въ тканяхъ могутъ происходить даже въ отсутствіи крови; у лягушки всю ея кровь можно выпустить и наполнить кровеносные сосуды животнаго физиологическимъ растворомъ поваренной соли; такая „соляная“ лягушка можетъ жить въ теченіе нѣкотораго времени и поглощаетъ кислородъ и выдѣляетъ CO_2 почти въ такихъ же количествахъ, какъ и нормальная лягушка.

б. *Механизмъ газообмѣна между кровью и тканями. Теорія физиологическаго окисленія.*—Для объясненія перехода кислорода крови въ ткани и обратнаго этому тока угольной кислоты изъ тканей въ кровь, мы обратимся къ тѣмъ же понятіямъ, которыя уже утилизировались нами для объясненія легочнаго газообмѣна, т. е. въ разности давленій газовъ въ двухъ средахъ. Аэронометрическіе опыты учатъ, что въ артеріальной крови, притекающей къ капиллярамъ, напряженіе кислорода равно 14—15% атмосфернаго давленія, напряженіе CO_2 —2,8%. Но опредѣлить непосредственно напряженіе газовъ въ тканяхъ довольно трудно. Пфлюгеръ предложилъ воспользоваться для этой цѣли косвеннымъ способомъ, опредѣленіемъ напряженія газовъ въ такихъ жидкостяхъ, которыя, какъ лимфа и различные секреты, выходятъ изъ самыхъ нѣдръ живой ткани. Оказывается, что въ лимфѣ кислорода не содержится вовсе, въ секреторныхъ жидкостяхъ содержатся лишь слѣды этого газа; отсюда дѣлается выводъ, что и въ тканяхъ напряженіе кислорода или равно нулю или очень невелико, что, слѣдовательно, кислородъ крови неминуемо долженъ переходить въ ткани. Наоборотъ угольная кислота содержится въ лимфѣ и въ отдѣляемыхъ железами жидкостяхъ въ большомъ количествѣ; напряженіе этого газа въ лимфѣ равно 5%, въ мочѣ—9% атмосфернаго давленія; поэтому въ высшей степени вѣроятно, что въ тканяхъ напряженіе этого газа достаточно велико, чтобы сдѣлать возможнымъ переходъ его въ кровь.

Послѣ всего вышеизложеннаго легко понять, что, вообще, переходъ газовъ изъ атмосфернаго воздуха черезъ кровь въ ткани и обратно изъ тканей въ атмосферный воздухъ совершается въ силу разницы давленій газовъ, какъ это показываетъ слѣдующая табличка.

Давленіе газовъ въ различныхъ частяхъ дыхательной системы:

Атмосфера.	Альвеолари. воздухъ.	Кровь.	Ткани.
$\text{O} \rightarrow 20,9\% \text{ Атм.}$	$> 18\% \quad >$	14% $>$	0
0	$< 2,8\% \quad <$	3,8—5,4% $<$	5—9% $\leftarrow \text{CO}_2$

Поглощеніе кислорода тѣломъ измѣняется въ зависимости отъ интенсивности химической работы тканевыхъ клѣтокъ; слѣдовательно, отъ этой послѣдней зависитъ и величина газообмѣна въ легкихъ. Но нѣкоторыя ткани, какъ, напр., мышцы, которыя содержатъ въ своемъ составѣ гемоглобинъ, обладаютъ извѣстнымъ запасомъ кислорода. Многіе факты свидѣтельствуютъ о важномъ значеніи этого запаса: иногда онъ можетъ присоединяться къ запасному кислороду крови. Благодаря этому, иногда наблюдается нѣкоторое несоотвѣтствіе между количествами потребленнаго кислорода и выдѣленной углекислоты; иногда увеличенное поглощеніе кислорода, напр., не влечетъ за собой замѣтнаго возрастанія количества выдѣляемой углекислоты. Кромѣ того, сгораніе углерода въ тканяхъ не прекращается даже при условіи лишенія тканей кислорода; съ этой точки зрѣнія мы на живомъ животномъ наблюдаемъ тѣ же явленія, которыя мы отмѣтили относительно изолированныхъ тканей. Такъ, лягушка, помѣщенная въ атмосферу водорода или азота, продолжаетъ еще въ теченіе нѣсколькихъ часовъ жить и выдѣлять углекислоту.

Кислородъ, поглощаемый тканями, повидимому, не идетъ непосредственно вслѣдъ за этимъ на окислительные процессы; повидимому, онъ сначала откладывается въ видѣ какого то запаса въ тканяхъ. Въ самомъ дѣлѣ, наблюдается извѣстное несоотвѣтствіе между количествами поглощеннаго кислорода и выдѣленной углекислоты; при увеличеніи потребленія кислорода выдѣленіе CO_2 не всегда увеличивается. Далѣе, ткани, лишенная подвоза кислорода, продолжаютъ выдѣлять продуктъ окисленія—угольную кислоту; въ этомъ отношеніи на дѣломъ организмѣ констатируются тѣ же явленія, которыя отмѣчены выше на изолированныхъ тканяхъ; лягушка, помѣщенная въ атмосферу водорода или азота, живетъ въ теченіе нѣсколькихъ часовъ, выдѣляя CO_2 ; этотъ фактъ можно понять только при томъ предположеніи, что въ тканяхъ есть запасы кислорода.

Холоднокровныя животныя и млекопитающія во время зимней спячки потребляютъ этотъ запасъ кислорода очень медленно; этимъ и объясняется то, что они могутъ довольно долгое время жить безъ доступа воздуха; въ то же самое время теплокровныя животныя въ подобныхъ условіяхъ быстро погибаютъ отъ задушенія, такъ какъ ихъ ткани обладаютъ болѣе энергичнымъ обмѣномъ веществъ и быстро потребляютъ запасъ кислорода.

Какъ объяснить себѣ тотъ фактъ, что въ организмѣ при сравнительно низкой температурѣ подвергаются окисленію такія вещества, которыя внѣ организма сгораютъ лишь при очень высокой температурѣ? Этотъ вопросъ до сихъ поръ представляетъ собой камень преткновенія для фізіологовъ. Нѣкоторые предполагаютъ, что окисленіе бѣлка при низкой температурѣ происходитъ благодаря щелочной реакціи среды; другіе предполагаютъ, что внутри живыхъ тканей кислородъ находится въ видѣ озона, окислительное дѣйствіе котораго значительно больше, чѣмъ обыкновеннаго кислорода. Но въ настоящее время всѣми оставлена мысль о прямомъ окисленіи живого вещества. Окисленіе элементовъ нашихъ тканей нельзя въ настоящее время сравнивать съ горѣніемъ въ печкѣ куска дерева. Если бы дѣло шло о горѣніи въ обычномъ смыслѣ этого слова, было бы совершенно непонятно, почему такія легко окисляющіяся вещества, какъ

пирогаллоль, фосфоръ, проходятъ черезъ организмъ безъ всякаго измѣненія. Явленія фізіологическаго окисленія очень сложны и надо помнить, что углекислота и вода суть лишь конечные продукты окислительныхъ процессовъ въ организмѣ; они образуются въ концѣ длиннаго ряда промежуточныхъ продуктовъ, которые, несомнѣнно, появляются при фізіологическомъ горѣннѣ, напр., бѣлка. Окислительные процессы въ тканяхъ нужно отнести къ категоріи ферментацій. Живой организмъ, по словамъ Кл. Бернара, нужно сравнивать не съ паровой машиной, какъ это дѣлалъ Лавуазье, а съ бродильнымъ чаномъ пивовара. Какъ, изучая вслѣдъ за Шмидебергомъ окисленіе въ тканяхъ бензиловаго спирта и салициловаго альдегида, убѣдился, что образованіе салициловой и бензойной кислоты вовсе не связано съ дѣлостью анатомическихъ элементовъ тканей; водная вытяжка тканей, сдѣланная даже послѣ обработки тканей алкоголемъ, обладаетъ окислительными свойствами; наоборотъ, при температурѣ кипѣнія явленія окисленія прекращаются. Эти данныя имѣютъ очень важное значеніе. Они показываютъ, что фізіологическое окисленіе происходитъ благодаря дѣйствию особыхъ веществъ, которыя имѣютъ свойства растворимыхъ ферментовъ и вырабатываются живыми тканями. Въ послѣднее время эти окислительные ферменты были подробно изслѣдованы Берраномъ, Абеу и Біарнэ и названы ими *оксидазами*.

§ 3. — Измѣненія интенсивности газообмѣна при различныхъ условіяхъ.

Количества поглощеннаго кислорода и выдѣляемой CO_2 значительно мѣняются въ зависимости отъ дѣлага ряда условій; эти условія можно раздѣлить на три группы: физическія, фізіологическія и патологическія условія.

1. Физическія условія.—Наиболѣе важнымъ факторомъ является здѣсь температура окружающей среды; заслуживаетъ вниманія также дѣйствіе свѣта.

а. Вліяніе температуры.—У теплокровныхъ животныхъ холодъ вызываетъ повышеніе газообмѣна; поэтому зимой эти животныя поглощаютъ больше кислорода и выдѣляютъ больше CO_2 , чѣмъ лѣтомъ. Причина этого явленія понятна, такъ какъ при постоянствѣ температуры тѣла эти животныя во избѣжаніе пониженія температуры тѣла должны усиливать интенсивность своихъ окисленій. Наоборотъ, на холоднокровныхъ животныхъ температура среды оказываетъ какъ разъ обратное дѣйствіе; холодъ, ограничивая ихъ газообмѣнъ, вызываетъ у нихъ явленія спячки, въ то время какъ тепло пробуждаетъ отъ зимняго сна и усиливаетъ газообмѣнъ.

б. Вліяніе свѣта.—Изслѣдуя на лягушкахъ вліяніе освѣщенія на дыхательный газообмѣнъ, Мошешотъ убѣдился, что въ темнотѣ эти животныя меньше поглощаютъ кислорода и выдѣляютъ меньше углекислоты, чѣмъ на свѣту. Изъ различныхъ лучей спектра наиболѣе интенсивнымъ дѣйствіемъ обладаютъ желтые лучи.

2. Фізіологическія условія.—Эти условія сводятся отчасти на индивидуальныя особенности (возрастъ, полъ, ростъ и проч.), отчасти—для одного

и того же организма—на различныя физиологическія состоянія (бодрствованіе, сонъ, пищевареніе и проч.).

а. *Вліяніе возраста.*—Съ возрастомъ интенсивность газообмѣна увеличивается приблизительно до 32 лѣтъ; затѣмъ къ старости она уменьшается.

б. *Значеніе пола.*—При прочихъ равныхъ условіяхъ у женщинъ газообмѣнъ слабѣе, чѣмъ у мужчинъ; во время регулъ наблюдается уменьшеніе газообмѣна, продолжающееся вплоть до конца регулъ (менопаузы). При беременности поглощеніе кислорода значительно возрастаетъ.

в. *Вліяніе вида животнаго и роста.*—Газообмѣнъ гораздо интенсивнѣе у теплокровныхъ животныхъ, чѣмъ у холоднокровныхъ; среди теплокровныхъ наиболѣе интенсивный газообмѣнъ наблюдается у птицъ. Относя потребленіе кислорода на единицу вѣса тѣла (1 килограммъ) и на единицу времени (1 часъ), находятъ, что человѣкъ потребляетъ 300 к. см. на 1 кило въ 1 часъ, цыпленокъ—1000 к. см., ящерица—130, лягушка только 50 к. см. Для одного и того же класса животныхъ замѣчается обратная пропорціональность между интенсивностью газообмѣна и ростомъ животнаго; такъ, въ классѣ млекопитающихъ для крупныхъ животныхъ (корова, свинья, баранъ) количество поглощеннаго кислорода на 1 килограммъ вѣса тѣла за 1 часъ=300—350 куб. сант., а для кролика оно равно 700, для морской свинки 1100; для мелкихъ птичекъ 9000—10000 к. см. Это зависитъ отъ того, что мелкія животныя, какъ будетъ показано въ главѣ о животной теплотѣ, теряютъ больше тепла, чѣмъ животныя крупныя, и слѣдовательно для поддержанія температуры тѣла нуждаются въ болѣе энергичныхъ окислительныхъ процессахъ.

г. *Вліяніе сна и мышечной работы.*—Во время сна газообмѣнъ ослабѣваетъ; однако, при этомъ поглощеніе кислорода уменьшается не такъ сильно, какъ выдѣленіе угольной кислоты. Дыхательный коэффициентъ $\frac{CO_2}{O_2}$ значительно падаетъ; повидимому, кислородъ во время сна откладывается въ организмъ, и поэтому извѣстная поговорка „кто спитъ, тотъ обѣдаетъ“ отчасти справедлива. Наоборотъ, всякое напряженіе организма, особенно мышечная работа, усиливаетъ газообмѣнъ и увеличиваетъ дыхательный коэффициентъ. Это можно констатировать даже на изолированной мышцѣ: Кл. Бернаръ наблюдалъ, что кровь, оттекающая отъ портняжной мышцы, содержитъ меньше CO_2 во время покоя мускула, чѣмъ во время работы, и еще меньше тогда, когда нервъ этой мышцы перерѣзанъ.

У зиму спящихъ животныхъ во время спячки газообмѣнъ значительно понижается; такъ, Реньо и Рейзе наблюдали, что у сурка во время зимней спячки поглощеніе кислорода падало до 30 к. см. на 1 килогр. за 1 часъ.

Наблюдали даже, что эти животныя во время спячки увеличиваются въ вѣсѣ, хотя они не принимаютъ никакой пищи. Этотъ парадоксальный фактъ, впервые установленный Рафаелемъ Дюбуа, объясняется, повидимому, отложеніемъ кислорода въ тѣлѣ животнаго.

д. *Вліяніе пріема пищи.*—Пищеварительная работа усиливаетъ газообмѣнъ; что касается рода пищи, объ этомъ было сказано выше.

3. Патологическія условія.—При лихорадочныхъ болѣзняхъ, когда температура поднимается выше нормы, окисленія въ тѣлѣ усиливаются. По-

этому здѣсь наблюдается увеличенное потребление O_2 и увеличенное выдѣленіе CO_2 . Нужно, однако, замѣтить, что не весь избытокъ кислорода появляется въ видѣ угольной кислоты; часть кислорода тратится на окисленіе такихъ веществъ, продукты распада которыхъ выдѣляются изъ организма другими путями (почки).

3-й отд.—Иннервація дыханія.

Дыхательныя движенія принадлежать къ *непроизвольнымъ движеніямъ*, хотя воля и оказываетъ на нихъ извѣстное вліяніе; во всякомъ случаѣ она не въ состояніи подавить ихъ; мы можемъ задержать дыханіе лишь на короткое время, потому что скоро потребность въ дыханіи становится настолько интенсивной, что даже самымъ сильнымъ напряженіемъ воли нѣтъ возможности бороться съ этой потребностью. Поэтому воля можетъ лишь измѣнять ритмъ, частоту, глубину дыханія. Въ обычныхъ условіяхъ дыханіе, какъ всѣ рефлекторныя акты, происходитъ безо всякаго участія сознанія; дыханіе продолжается во время естественнаго сна, при наркозѣ, въ коматозномъ состояніи, словомъ, при такихъ состояніяхъ, когда сознаніе исчезаетъ; дыхательныя движенія наблюдали также у уродовъ—дѣтей, лишенныхъ большихъ полушарій головного мозга. Мы изучимъ сперва положеніе центровъ, завѣдующихъ дыханіемъ, затѣмъ способъ ихъ дѣйствія.

§ 1.—Дыхательные центры.

Легаллуа въ 1812 году показалъ, что ритмическія дыхательныя движенія управляются нервнымъ центромъ, расположеннымъ въ продолговатомъ мозгу на уровнѣ корешковъ блуждающаго нерва; отсѣкая мозгъ послѣдовательно слоями спереди къзади, Легаллуа убѣдился, что дыханіе прекращается лишь тогда, когда разрѣзъ проведенъ чрезъ продолговатый мозгъ.

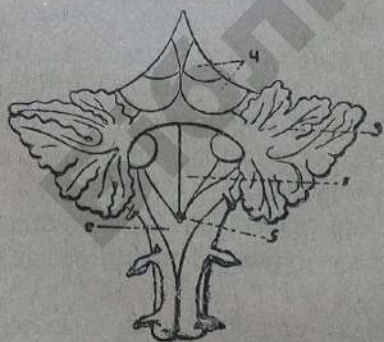


Рис. 120.

Дно четвертаго желудочка кроличьяго мозга.

1—писчее перо; 2—веревочное тѣло; 3—мозжечекъ; 4—четверохолміе; 5—дыхательный центръ (жизненный узелъ).

Позднѣе Флурансъ опредѣлили точнѣе мѣстоположеніе дыхательнаго центра. Онъ наблюдалъ, что уколъ дна четвертаго желудочка въ одномъ опредѣленномъ пунктѣ, расположенномъ въ вершинѣ писчаго пера (рис. 120), вызываетъ немедленно прекращеніе дыхательныхъ движеній и влечетъ за собой внезапную смерть животнаго. Этотъ уколъ можно сдѣлать, не вскрывая черепа, вонзая тонкій стилетъ въ область затылка въ промежутокъ между затылочной костью и атлантомъ; этимъ пріемомъ пользуются иногда въ бойняхъ. Рѣзкій ударъ по затылку кролика вызываетъ моментальную смерть животнаго вслѣдствіе разрыва продолговатаго мозга; во многихъ случаяхъ повѣшеніе приводитъ къ тому же самому. Флурансъ назвалъ этотъ открытый имъ участокъ на днѣ четвертаго желудочка, имѣющій протяженіе не болѣе булавоочной головки, *жизненнымъ узломъ*; это выраженіе неудобно, такъ какъ оно предполагаетъ суще-

ствованіе какого то особаго жизненнаго принципа, жизненной силы, которая и находится въ жизненномъ узлѣ. Чтобы избѣжать такихъ виталистическихъ выраженій и понятій, нужно лишь помнить, что животное, падающее послѣ укола въ продолговатый мозгъ, какъ пораженное молніей, въ сущности, еще вовсе не мертво; сердце у него продолжаетъ биться, кровообращеніе, не останавливается; наступающая чрезъ нѣсколько минутъ остановка сердца есть лишь вторичное явленіе, зависящее отъ остановки дыханія; если дѣлать надъ такимъ животнымъ искусственное дыханіе, такъ чтобъ кровь имѣла возможность артеріализоваться, животное можетъ еще въ теченіе нѣкотораго времени жить. Слѣдовательно, смерть при уколѣ жизненнаго узла наступаетъ не моментально и зависитъ отъ остановки дыханія. Въ жизненномъ узлѣ просто находится *центръ для координаціи* всѣхъ движеній дыхательной мускулатуры. Изъ дыхательнаго центра одни волокна идутъ къ мышцамъ туловища и лица; при перерѣзкѣ продолговатаго мозга тотчасъ выше дыхательнаго центра дыхательныя движенія въ мышцахъ туловища продолжаютъ, а въ лицевыхъ мышцахъ прекращаются; наоборотъ, разрѣзъ продолговатаго мозга, проведенный ниже дыхательнаго центра, вызываетъ остановку дыхательныхъ движеній въ мышцахъ туловища, но оставляетъ незатронутыми дыхательныя движенія лицевыхъ мышцъ. Точное мѣстоположеніе дыхательнаго центра въ продолговатомъ мозгу еще неизвѣстно, и до сихъ поръ въ толщѣ этого послѣдняго не найдено соответствующей группы клѣтокъ. Приходится ограничиться опредѣленіемъ, что онъ заложень въ сѣтевидномъ веществѣ продолговатаго мозга на уровнѣ выхода блуждающихъ нервовъ. Дыхательный центръ продолговатаго мозга состоитъ какъ бы изъ двухъ половинъ, расположенныхъ справа и слѣва симметрично къ средней линіи тѣла; въ самомъ дѣлѣ, продольный разрѣзъ продолговатаго мозга, сдѣланный тонкимъ лезвіемъ, не прекращаетъ дыхательныхъ движеній; послѣднія даже сохраниютъ обычный ритмъ и остаются синхроничными съ той и другой стороны. Кромѣ того, каждая половина дыхательнаго центра въ функціональномъ отношеніи распадается еще на двѣ части—вдыхательную и выдыхательную. Подробности объ этомъ будутъ изложены ниже.

Нѣкоторые ученые предполагаютъ, что въ спинномъ мозгу находятся добавочные дыхательные центры. Замѣтимъ, что тѣ нервы, которые идутъ непосредственно къ дыхательной мускулатурѣ, начинаются въ центральномъ сѣромъ веществѣ спинного мозга. Слѣдовательно, дыхательный центръ продолговатаго мозга оказываетъ влияніе на всѣ эти двигательныя ядра, возбуждая ихъ къ координированному дѣйствию. Вопросъ состоитъ въ томъ, могутъ ли эти спинномозговые ядра вызывать правильныя дыхательныя движенія въ томъ случаѣ, когда они отдѣлены отъ продолговатаго мозга разрѣзомъ, проходящимъ по границѣ между спиннымъ и продолговатымъ мозгомъ. Правда, на молодыхъ животныхъ, особенно если повысить возбудимость ихъ спинного мозга впрыскиваніемъ стрихнина, можно наблюдать нѣсколько произвольныхъ дыхательныхъ движеній и послѣ разрушенія продолговатаго мозга. Слѣдов., спинной мозгъ, дѣйствительно, какъ будто бы принимаетъ участіе въ дыхательной ритмикѣ; надо, однако, сознаться, что доля этого участія совершенно ничтожна.

Связи, соединяющія дыхательный центръ продолговатаго мозга со спинномозговыми ядрами, проходятъ, не перекрещиваясь, по той же сторонѣ спинного мозга. Поэтому, половинная перерѣзка спинного мозга парализуетъ дыханіе только на сторонѣ разрѣза; діафрагма парализуется также лишь въ половинѣ, соответствующей разрѣзу. Волокна, проводящія импульсы отъ продолговатаго мозга къ спинномозговымъ ядрамъ, проходятъ въ составѣ боковыхъ столбовъ спинного мозга.

§ 2. Способъ дѣйствія дыхательныхъ органовъ.

Дыхательные центры возбуждаются тѣми раздраженіями, которыя приносятся къ нимъ съ периферіи по различнымъ чувствительнымъ нервамъ: слѣдовательно, механизмъ ихъ дѣйствія чисто *рефлекторный*. Далѣе, повидимому, дыхательные центры раздражаются уже той кровью, которая омываетъ ихъ капилляры; въ этомъ именно и состоитъ такъ назыв. *автоматизмъ* дыхательныхъ центровъ, потому что дѣйствительно автоматическихъ нервныхъ центровъ не существуетъ вовсе, т. е. дѣятельность нервной кѣтки всегда вызывается тѣми раздраженіями, которыя она воспринимаетъ.

I. Рефлекторныя вліянія на дыхательный центръ.—Изслѣдуемъ центростремительные и центробѣжные пути дыхательнаго рефлекса (рис. 121).

A. Центростремительные пути дыхательнаго рефлекса.—Всякаго рода чувствительные нервы, включая сюда и нервы органовъ чувствъ, оказываютъ вліяніе на дыхательный центръ; но ни одинъ изъ нихъ не стоитъ въ такомъ близкомъ отношеніи къ дыхательному центру, какъ блуждающій нервъ.

a. Вліяніе чувствительныхъ нервовъ вообще.—Чтобъ убѣдиться въ томъ вліяніи, которое оказываютъ всякаго рода чувствительные нервы на дыхательный центръ, достаточно вспомнить, какъ дѣйствуетъ на дыханіе приложеніе холода къ поверхности кожи (напр., при холодномъ душѣ), растираніе ея, удары по кожѣ, употребляемые даже съ цѣлью вызвать дыхательныя движенія во время обморока или у новорожденнаго, находящагося въ состояніи асфиксіи. Особенно ясно выраженнымъ вліяніемъ на дыханіе обладаетъ тройничный нервъ; поэтому раздраженіе кожи лица вызываетъ скорѣе дыхательныя движенія, чѣмъ раздраженіе кожи другихъ областей. Наоборотъ, носовая вѣтвь тройничнаго нерва, которая служитъ чувствительной вѣтвью для слизистой оболочки носовыхъ полостей, можетъ останавливать дыханіе въ фазѣ выдоха. Достаточно, наприкладъ, поднести къ носу животнаго губку, пропитанную хлороформомъ, чтобы вызвать немедленную остановку дыханія.

Если у кролика, дышащаго чрезъ трахеальную трубку, пропустить въ носъ струйку воды, то дыханіе тотчасъ же прекращается въ фазѣ пассивнаго выдыханія, и состояніе это длится 10—20 секундъ. У утки при тѣхъ же условіяхъ пріостановка дыханія въ фазѣ выдыханія можетъ длиться 10 минутъ (Л. Фредерикъ). Очевидно, мы имѣемъ тутъ дѣло съ защитительнымъ рефлексомъ, сильно развитымъ у плавающихъ птицъ.

Головной мозгъ можетъ также оказывать вліяніе на дыхательныя движенія. Извѣстно, напр., что душевныя движенія могутъ значительно измѣнять дыхательный ритмъ.

Экспериментально установлено, что раздраженія мозговой коры и зрительнаго чертоса нарушаютъ ритмъ дыханія. На внутренней поверхности зрительнаго бугра, вблизи дна третьяго желудочка, Христиано нашель нервный центръ, за раздраженіемъ котораго слѣдуетъ вдыханіе; въ сѣромъ веществѣ Сильвіева водопровода, на уровнѣ четверохолмія, онъ открылъ другіе центры, раздраженіе которыхъ вызываетъ выдыханіе. Черезъ посредство этихъ центровъ и передаются респираторные рефлексы зрительнаго или слухового происхожденія.

б. Вліяніе блуждающихъ нервовъ. — Блуждающій нервъ является чувствительнымъ нервомъ лежка; онъ иннервируетъ чувствительными волокнами гортань и трахею. Чувствительность въ разныхъ отдѣлахъ дыхательныхъ путей далеко неодинакова; она очень тонка въ областяхъ выше голосовой щели; малѣйшее раздраженіе входа въ гортань вызываетъ сильное выдыхательное движеніе, кашель; центростремительнымъ путемъ кашлевого рефлекса служитъ верхнегортанный нервъ, вѣтвь блуждающаго; ниже голосовой щели, въ трахей, бронхахъ и легкомъ чувствительность ослабѣваетъ; болѣзненные ощущенія возникаютъ въ этихъ областяхъ исключительно въ томъ случаѣ, когда чувствительность ихъ подъ вліяніемъ болѣзненного процесса обостряется. Зна-

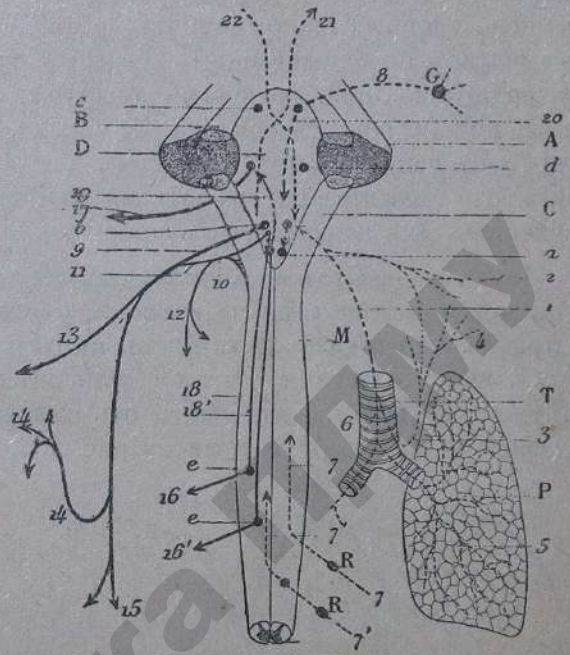


Рис. 121.

Схема нервныхъ связей дыхательнаго центра.

Справа нарисованы центростремительные нервы; слева центробѣжные нервы дыхательнаго рефлекса. А—ножки мозжечка къ мосту; В—ножки мозжечка къ большому мозгу; С—веревочныя тѣла; D—дно четвертаго желудочка; P—легкое; T—трахея; G—гассеровъ узелъ тройничнаго нерва; R—межпозвоночный узелъ; M—спинной мозгъ; а—дыхательный центръ; b—ядро блуждающаго и добавочнаго нерва; с—ядро тройничнаго нерва (верхняя часть); d—ядро лицевого н.; e—спинномозговые ядра дыхательныхъ нервовъ; 1—блуждающій нервъ (его чувствительныя волокна); 2—верхнегортанный н.; 3—возвратный н. съ его гортанными вѣтвями (4); 5—легочныя вѣтви; 6—трахеальные вѣтви; 7, 7'—задніе корешки спинномозговыхъ нервовъ; 8—тройничный н.; 9—блуждающій н. (двигательныя волокна); 10—добавочный н. съ его анастомозомъ (11) къ блуждающему н. и наружной вѣтви (12), иннервирующей трапецевидную мышцу; 13—верхнегортанный нервъ (двигательныя волокна); 14—нижегортанный н. съ его двигательными вѣтвями (14') для мышцъ гортани; 15—двигательныя волокна бронховъ; 16, 16'—передніе корешки спинномозговыхъ нервовъ, иннервирующие дыхательныя мышцы; 17—лицевой нервъ; 18, 18'—внутриголовная связь между дыхательнымъ центромъ продолговатаго мозга и спинномозговыми ядрами дыхательной мускулатуры; 19—внутриголовная связь между дыхательнымъ центромъ и ядромъ лицевого нерва и (20) между ядромъ тройничнаго и блуждающаго нервовъ; 21 и 22—связи между дыхательнымъ центромъ и большимъ мозгомъ.

болѣзненного процесса обостряется. Зна-

читать ли это, однако, что легкое совершенно нечувствительно? Нѣтъ, это не такъ, но ощущенія, идущія отъ легкаго, очень смутны, подобно тому, какъ и отъ другихъ внутреннихъ органовъ. Возбужденія, которыя идутъ отъ легкихъ по блуждающимъ нервамъ, не достигаютъ сознанія, или сопровождаются лишь неяснымъ чувствомъ стѣсненія въ груди, появляющимся при недостаткѣ воздуха. И, однако, эти бессознательныя ощущенія являются очень важнымъ факторомъ для *регулюванія* дыхательныхъ движеній. Это доказывается перерѣзкой блуждающихъ нервовъ, а также раздраженіемъ ихъ центральныхъ концовъ или ихъ легочныхъ вѣтвей.

1. *Послѣ перерѣзки блуждающихъ нервовъ* на шеѣ дыхательныя движенія рѣзко измѣняются по частотѣ, формѣ и ритму. Дыханіе замедляется настолько, что число дыханій въ минуту достигаетъ лишь $\frac{1}{2}$ или $\frac{1}{4}$ нормы; въ то же время дыханіе становится глубже, вдохъ удлиняется и затрудняется; выдохъ отдѣляется отъ слѣдующаго за нимъ вдоха длинной паузой. Кривая, изображенная на рис. 122, даетъ понятіе объ этихъ измѣ-



Рис. 122.

Измѣненія дыханія у кролика послѣ перерѣзки обоихъ блуждающихъ нервовъ.

неніяхъ; она получена съ кролика, которому накануне перерѣзали оба блуждающіе нерва.

Животныя погибаютъ черезъ болѣе или менѣе короткое время (смотря по виду) послѣ пер-

рерѣзки обоихъ блуждающихъ нервовъ; перерѣзка одного нерва не ведетъ къ смерти. Морскія свинки и кролики умираютъ уже черезъ нѣсколько часовъ; собаки, лошади живутъ нѣсколько дней. Какая причина смерти въ этихъ случаяхъ? Прежде всего надо замѣтить, что перерѣзка блуждающихъ нервовъ на шеѣ вызываетъ параличъ гортанныхъ мышцъ, такъ какъ иннервирующій эти мышцы нижнегортанный нервъ отходитъ отъ ствола блуждающаго нерва ниже мѣста перерѣзки. У молодыхъ животныхъ этотъ параличъ быстро ведетъ къ смерти, потому что у нихъ хрящи гортани еще недостаточно тверды, чтобы поддерживать голосовую щель открытой, а парализованныя голосовыя связки подъ вліяніемъ воздушнаго тока втягиваются въ голосовую щель и закупориваютъ ее, какъ пробкой; вслѣдствіе этого наступаетъ асфиксія. Но у взрослыхъ животныхъ это явленіе не можетъ служить причиной смерти, да къ тому же его можно предотвратить путемъ трахеотоміи. При вскрытіи животныхъ, умершихъ послѣ перерѣзки обоихъ блуждающихъ нервовъ, находятъ, что легкія сильно гиперемированы и обнаруживаютъ воспалительныя явленія, характеризующія т. назыв. бронхопнеймонію. Эти явленія въ связи съ расстройствами кровообращенія, вызываемыми ускореніемъ сердцебиенія, а также въ связи съ нарушеніемъ артеріализаціи крови вслѣдствіе замедленія дыхательныхъ движеній—всѣ эти причины, вмѣстѣ взятая, вполне объясняютъ смерть животнаго послѣ перерѣзки блуждающихъ нервовъ. Но почему эта перерѣзка вызываетъ воспаленіе легкихъ?

Возможно, что блуждающій нервъ завѣдуетъ *трофической функцией* (о „Трофическихъ нервахъ“ см. ниже) легочной ткани; тогда съ перерѣзкой блуждающихъ нервовъ нарушается питаніе тканей, что и ведетъ къ воспаленію. Воспаленіе можетъ быть объяснено также и нарушеніемъ чувствительности слизистой оболочки дыхательныхъ путей при нарушеніи дѣлности блуждающаго нерва выше мѣста отхожденія отъ него верхнегортаннаго нерва: при этомъ различныя инородныя тѣла проникаютъ въ дыхательныя пути, что и вызываетъ воспалительныя явленія¹⁾.

2. *Раздраженіе центрального конца блуждающаго нерва* вызываетъ, смотря по силѣ раздраженія, различныя явленія. *Слабое* раздраженіе *учащаетъ* дыханіе и *возстановляетъ* послѣ двусторонней перерѣзки блуждающихъ нервовъ *нормальный типъ* дыханія (фиг. 123). *Сильное* раздраженіе вызы-

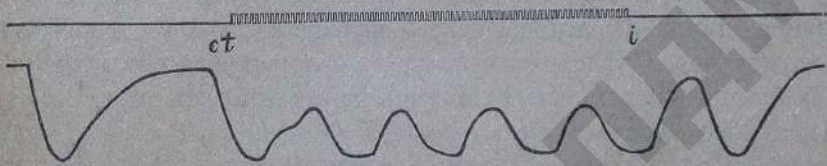


Рис. 123.

Дѣйствіе раздраженія центрального конца блуждающаго нерва у кролика послѣ предварительной перерѣзки обоихъ блуждающихъ нервовъ.

ваетъ *остановку* дыханія, то въ фазѣ вдоха, то въ фазѣ выдоха. По мнѣнію Траубе и Розенталя, это зависитъ отъ того, раздражается ли *n. vagus* выше или ниже мѣста отхожденія верхнегортаннаго *n.* При раздраженіи ниже этого мѣста наблюдается остановка дыханія въ фазѣ вдоха, сопровождаемая тетанусомъ диафрагмы; наоборотъ, раздраженіе *n. vagi* выше выхода верхнегортаннаго *n.* (или раздраженіе самого верхнегортаннаго нерва) вызываетъ *эспираторный рефлексъ*, кашель и остановку въ фазѣ выдоха. Однако, такого рѣзкаго различія нѣтъ; раздраженіе *n. vagi* ниже верхнегортаннаго можетъ повлечь за собой остановку въ фазѣ выдоха; этотъ результатъ наблюдается, между прочимъ, во всѣхъ тѣхъ случаяхъ, когда животное наркотизировано хлороформомъ или хлоралгидратомъ. Въ этихъ случаяхъ раздраженіе *n. vagi* вызываетъ задержку вдоха; на какую бы фазу дыханія ни падало раздраженіе, грудная клѣтка возвращается въ свое покойное, т. е. выдыхательное положеніе, какъ будто бы раздраженіе *n. vagi* оказывало задерживающее вліяніе на дыхательный центръ (рис. 124)

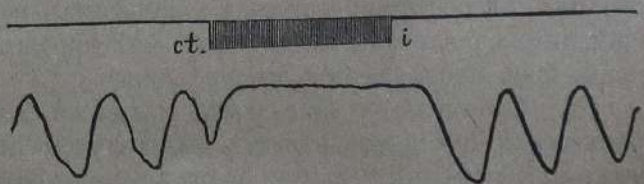


Рис. 124.

Остановка дыханія въ фазѣ выдоха при раздраженіи блуждающаго нерва у собаки, наркотизированной хлоралгидратомъ.

¹⁾ Павловъ доказалъ правильность этого послѣдняго объясненія воспалительныхъ явленій легкихъ, наступающихъ вслѣдъ за перерѣзкой блуждающихъ нервовъ.

На основаніи описанныхъ опытовъ принимаютъ, что легочныя вѣтви блуждающаго нерва содержатъ двоякаго рода волокна: вдыхательныя и выдыхательныя. Возбужденія, идущія отъ легкихъ по этимъ волокнамъ, *регулируютъ* дыхательный ритмъ; блуждающій нервъ есть регуляторъ дыханія. Но что же является причиной раздраженія легочныхъ вѣтвей блуждающаго нерва? Онѣ раздражаются кровью, протекающей по капиллярамъ легкаго и содержащей періодически, сообразно съ фазами дыханія, различныя количества O_2 и CO_2 , и особенно эти легочныя вѣтви раздражаются механически при расширеніи и спаденіи легкихъ.

3. *Механическое раздраженіе легочной ткани* вызываетъ, дѣйствительно, очень интересныя дыхательныя рефлексы. Герингъ и Брейеръ показали, что въ отвѣтъ на раздуваніе легкаго черезъ трахею воздухомъ или какимъ либо индифферентнымъ газомъ, напр. азотомъ,—животное дѣлаетъ выдыхательное движеніе; наоборотъ, заставляя легкое спадаться, мы вызываемъ вдыхательное движеніе; эти рефлексы исчезаютъ послѣ перерѣзки блуждающихъ нервовъ. Слѣдовательно, вдохъ раздражаетъ выдыхательныя волокна, а выдохъ—вдыхательныя. Можно формулировать то же самое и въ томъ смыслѣ, что *вдохъ вызываетъ выдохъ и наоборотъ*.

Описанные опыты удаются лучше всего на животномъ, усыпленномъ хлоралозой, которая обладаетъ особой способностью повышать рефлексы, преимущественно при механическомъ раздраженіи. На такомъ животномъ раздуваніе легкаго вызываетъ продолжительную остановку дыханія въ фазѣ выдоха. Наоборотъ, высасываніе воздуха изъ легкаго ведетъ къ явному учащенію дыханія (Гедонъ и Флейгъ). Опытъ очень удобно произвести, если соединить трахею животнаго съ большой пустой бутылкой. Черезъ пробку бутылки проходитъ, кромѣ того, резиновая трубка, посредствомъ которой можно разрѣдить или сжать въ бутылкѣ воздухъ. Если вдвухъ воздухъ въ аппаратъ, то грудная клѣтка расширяется, и животное остается въ теченіе довольно продолжительнаго времени въ состояніи апноэ. При выкачиваніи изъ сосуда воздуха грудная клѣтка, наоборотъ, спадается, и животное сейчасъ же начинаетъ производить усиленныя дыхательныя движенія. Эти рефлексы исчезаютъ послѣ перерѣзки блуждающихъ нервовъ. Учащеніе дыханія можетъ быть вызвано у большинства хлороформированныхъ животныхъ весьма простымъ способомъ, а именно, сдавливаніемъ грудной клѣтки снаружи, и длится оно такъ долго, пока продолжается это послѣднее.

Б. Центробѣжныя пути дыхательнаго рефлекса.—Въ составъ этихъ путей входятъ всѣ дыхательныя нервы, иннервирующіе вдыхательную и выдыхательную мускулатуру; ходъ этихъ нервовъ извѣстенъ изъ анатоміи. Самымъ важнымъ является здѣсь *n. phrenicus*, вѣтвь шейнаго сплетенія, иннервирующая діафрагму. Послѣ перерѣзки *n. phrenici* діафрагма парализуется; вдыхательныя движенія производятся еще при помощи остальныхъ вдыхательныхъ мышцъ, но въ измѣненномъ видѣ: діафрагма и брюшныя органы во время вдоха втягиваются въ грудную полость, а оба гипохондрія вмѣсто нормальной выпуклости образуютъ вогнутость. Перерѣзка шейной части спинного мозга ниже мѣста выхода *n. phrenici* не прекращаетъ легочной вентиляціи, потому что сокращенія

одной діафрагмы вполне достаточно для вдыханія. Наоборотъ, перерѣзка спинного мозга выше выхода п. phrenici вызываетъ моментальную смерть.

Кромѣ чувствительныхъ волоконъ, въ стволѣ блуждающаго нерва пробѣгаютъ и двигательныя волокна для бронхіальныхъ мышцъ. Эти мышцы парализуются послѣ перерѣзки блуждающихъ нервовъ; наоборотъ, раздраженіе периферическаго конца блуждающаго нерва вызываетъ сокращеніе этихъ мышцъ, т. е. суженіе бронховъ.

2. Автоматизмъ дыхательнаго центра.—Если устранить отъ дыхательныхъ центровъ всякое нервное вліяніе, идущее съ периферіи, т. е. удалить головной мозгъ, перерѣзать блуждающіе нервы и задніе корешки всѣхъ спинномозговыхъ нервовъ, то оказывается, что дыхательные центры даже въ этихъ условіяхъ способны управлять дыхательными движеніями. Въ этихъ условіяхъ единственнымъ раздраженіемъ дыхательнаго центра можетъ служить омывающая ихъ кровь. И дѣйствительно, газовый составъ крови вліяетъ непосредственно на дыхательные центры, какъ это показалъ Розенталь; дыхательный центръ раздражается угольной кислотой крови; поэтому, когда угольная кислота скопляется въ крови въ большомъ количествѣ, наблюдается т. назыв. *dyspnoë*, т. е. судорожное глубокое и частое дыханіе; наоборотъ, малое содержаніе углекислоты въ крови временно уничтожаетъ потребность въ дыханіи, и дыхательныя движенія на время останавливаются; это состояніе называется *apnoë*. Фредерикъ доказалъ слѣдующимъ оригинальнымъ опытомъ вліяніе CO_2 на продолговатый мозгъ. У двухъ кроликовъ *A* и *B* перерѣзаются сонныя артеріи; при помощи трубокъ артеріи соединяются вперекрестъ, такъ что центральный конецъ артеріи кролика *A* соединяется съ периферическимъ концомъ артеріи кролика *B* и, наоборотъ, центральные концы артерій кролика *B* соединяются съ периферическими концами артерій кролика *A*. Такимъ образомъ устанавливается перекрестное кровообращеніе въ сосудахъ головы, т. е. голова кролика *B* получаетъ кровь изъ тѣла кролика *A* и наоборотъ. Если теперь, сдавливая у кролика *A* дыхательное горло, вызвать у него асфиксію, то явленія асфиксіи обнаруживаются не на немъ, а на кроликѣ *B*. Этотъ опытъ можетъ быть объясненъ исключительно съ точки зрѣнія раздражающаго вліянія CO_2 на дыхательный центръ продолговатаго мозга.

Подводя краткое резюме всему вышеизложенному, можно сказать, что дыхательные центры возбуждаются импульсами, идущими съ периферіи, особенно изъ легкаго, а также и кровью, содержащей известное количество CO_2 . Потребность въ дыханіи, повидимому, вызывается накопленіемъ угольной кислоты въ крови; хотя она и сопровождается чувствомъ стѣсненія въ груди, однако, не только одно легкое вызываетъ ощущеніе этой потребности, потому что эта потребность не исчезаетъ и послѣ перерѣзки блуждающихъ нервовъ. Дыхательный ритмъ поддерживается ритмическими раздраженіями, родящимися въ легкихъ и передаваемыми на дыхательный центръ блуждающими нервами ¹⁾.

¹⁾ Въ настоящее время можно дать гораздо болѣе стройную картину иннервации, дыханія и механизма дыхательной ритмики.

Согласно работамъ Марквальда и Костина, дыхательный центръ, освобожденный отъ всѣхъ нервныхъ вліяній 1) перерѣзкой головного мозга въ среднихъ его частяхъ, 2) пере-

Мы раздѣлимъ всё разстройства дыханія на двѣ большихъ категоріи 1) асфиктическія явленія вслѣдствіе недостатка или дурныхъ качествъ вдыхаемаго воздуха; 2) разстройства дыханія, зависящія отъ измѣненій атмосфернаго давленія. Что касается болѣзненныхъ разстройствъ дыханія, то отсылаемъ читателя къ тому, что сказано выше относительно измѣненій дыхательнаго ритма и общаго газообмѣна.

§ 1—Асфиксія.

Когда по какой бы то ни было причинѣ угольная кислота накопляется въ крови, въ результатъ этого дыхательнаго движенія становятся болѣе глубокими и учащаются, такъ что легочная вентиляція усиливается. Если кровь тѣмъ не менѣе не освобождается отъ избытка углекислоты, потребность въ дыханіи усиливается до степени болѣзненнаго явленія, и дыхательныя движенія пріобрѣтаютъ судорожный характеръ; это состояніе носить названіе *dyspnöe*. Если препятствія къ достаточной артеріализаціи крови не устраняются и диспноэтическимъ дыханіемъ, всё описанныя явленія выражаются еще болѣе рѣзко и, наконецъ, приводятъ къ смерти; *dyspnöe* уступаетъ мѣсто *асфиксіи*. Въ обычныхъ условіяхъ асфиксія зави-

рѣзкой спиннаго мозга ниже отхожденія *n. phrenici* и 3) перерѣзкой обонихъ блуждающихъ нервовъ, не даетъ совершенно ритмическихъ сокращеній діафрагмы. Раздражаясь протекающей по сосудамъ продолговатаго мозга кровью, дыхательный центръ приходитъ въ состояніе непрерывнаго возбужденія (сообразно непрерывной природѣ раздраженія); это въ прерывное возбужденіе дыхательнаго центра выражается тонической судорогой діафрагмы. Слѣдов., само по себѣ раздраженіе дыхательнаго центра угольной кислотой крови не даетъ дыхательнаго ритма. Причину послѣдствія нужно искать въ нервныхъ вліяніяхъ, дѣйствующихъ на дыхательный центръ.

И дѣйствительно, стоитъ у такого животнаго приложить раздражающіе электроды къ центральному отрѣзку блуждающаго нерва, чтобъ судороги діафрагмы тотчасъ же прекратились. Это подавленіе діафрагмальной судороги продолжается все время, пока раздражается блуждающій нервъ; прекращая раздраженіе послѣдствія, вновь получаемъ судороги діафрагмы. Слѣдов., комбинируя постоянное раздраженіе дыхательнаго центра кровью съ прерывистымъ раздраженіемъ блуждающаго нерва есть возможность создать дыхательный ритмъ.

Вопросъ, который еще остается рѣшить, состоитъ въ слѣдующемъ: откуда берутся нормальнаго животнаго тѣ періодическія раздраженія блуждающаго нерва, которыя необходимы для осуществленія дыхательнаго ритма? Мы раздражали блуждающій нервъ электричествомъ; чѣмъ раздражается онъ въ нормѣ?

Въ нормѣ блуждающій нервъ раздражается растяженіемъ легочной ткани. Такимъ образомъ, начало ритмическихъ дыхательныхъ движеній, напр., у ребенка послѣ рожденія нужно представлять себѣ въ слѣдующемъ видѣ. Накопляющаяся въ крови угольная кислота вызываетъ судорожное возбужденіе дыхательнаго центра, влекущее за собой судорогу діафрагмы (вдохъ). Но судорога діафрагмы вызываетъ расширение легкаго, а при этомъ раздражаются легочныя вѣтви блуждающаго нерва. Раздраженіе нерва подавляетъ возбужденіе дыхательнаго центра, оно успокаивается, и діафрагма расслабляется (выдохъ). Но теперь легкія спались, слѣдов., причина раздраженія блуждающаго нерва исчезла. И вновь выступаетъ на сцену раздражающее вліяніе угольной кислоты, ведущее къ судорогѣ діафрагмы (вдохъ), за которой слѣдуетъ растяженіе легочной ткани, раздраженіе блуждающаго нерва, подавленіе дѣятельности дыхательнаго центра (выдохъ) и т. д.

Прим. переводч.

силь одновременно и от недостатка кислорода и от избытка угольной кислоты въ крови; но и каждая изъ этихъ причинъ въ отдѣльности также обуславливаетъ собой асфиксію. Отличаютъ еще одинъ видъ асфиксіи, зависящій отъ примѣси къ воздуху ядовитыхъ паровъ или газовъ.

I. Асфиксія вслѣдствіе недостатка кислорода.—Этотъ видъ асфиксіи имѣетъ мѣсто при утопленіи, при повѣшеніи, при закупоркѣ гортани или трахеи, при сдавленіи грудной клѣтки, при вдыханіи индифферентнаго газа (H_2 , N_2). Чтобы наблюдать симптомы асфиксіи этого рода, достаточно перевязать у животнаго дыхательное горло. Черезъ нѣсколько секундъ послѣ диспноэтического періода появляются признаки асфиксіи, выражающіеся въ судорожныхъ сокращеніяхъ всѣхъ дыхательныхъ мышцъ. Эти судороги вызываються раздраженіемъ продолговатаго мозга угольной кислотой, такъ какъ послѣ перерѣзки спиннаго мозга подъ продолговатымъ судороги исчезаютъ. Угольная кислота дѣйствуетъ, какъ раздражитель, не только на дыхательный центръ, но и на другіе центры продолговатаго мозга. Въ самомъ дѣлѣ, въ асфиктической стадіи наблюдается значительное замедленіе сердцбѣенія, повышеніе кровяного давленія, обильное выдѣленіе слюны и пота, расширеніе зрачковъ, словомъ, цѣлый рядъ симптомовъ, указывающихъ на раздраженіе задерживающихъ центровъ сердца, сосудодвигательнаго центра, потоотдѣлительнаго, слюноотдѣлительнаго центра и центра, расширяющаго зрачекъ. Вслѣдъ за этой стадіей возбужденія сразу наступаетъ паралитической періодъ асфиксіи, характеризующійся потерей сознанія и остановкой дыхательныхъ движеній. Въ этомъ періодѣ угольная кислота оказываетъ уже наркотическое и угнетающее дѣйствіе на нервныя центры; кровяное давленіе падаетъ, рефлексы ослабѣваютъ и, наконецъ, исчезаютъ совсѣмъ, животное производитъ еще нѣсколько рѣзкихъ дыхательныхъ движеній и спазматически открываетъ ротъ, какъ при зѣвотѣ; эти движенія, мало-по-малу ослабѣваютъ, и дѣло кончается смертью. Сердцбѣенія значительно ускоряются и послѣ окончательной остановки дыханія продолжаются еще въ теченіе нѣкотораго времени; но мало-по-малу ихъ сила уменьшается, и кровяное давленіе прогрессивно падаетъ вплоть до окончательной остановки сердца. Вся кровь животнаго, умершаго отъ асфиксіи, чернаго цвѣта, она содержитъ лишь слѣды кислорода, а количество CO_2 въ ней нѣсколько больше, чѣмъ въ обыкновенной венозной крови.

Продолжительность асфиксіи у разныхъ животныхъ различна и очевиднымъ образомъ стоитъ въ зависимости отъ интенсивности физиологическаго окисленія въ тканяхъ. Асфиксія у млекопитающихъ и птицъ очень кратковременна; достаточно прекратить доступъ воздуха на 3—5 минутъ, чтобъ наступила смерть. На собакѣ легко убѣдиться, что уже черезъ полминуты послѣ закрытія трахеи почти весь кислородъ исчезаетъ изъ крови, а черезъ $1\frac{1}{2}$ минуты напряженіе CO_2 въ легочномъ воздухѣ становится равнымъ напряженію этого газа въ врови. Нѣкоторыя млекопитающія и водяныя птицы (киты, утки и проч.) гораздо долѣе выносятъ асфиксію, по крайней мѣрѣ подъ водой. Утка съ перевязаннымъ дыхательнымъ горломъ погибаетъ на воздухѣ чрезъ 5 минутъ и, повидимому, переносить асфиксію не лучше всякаго другаго животнаго, подъ водою же она мо-

жетъ обходиться безъ воздуха 10—15 минутъ и болѣе (Ришэ). Мы стали-
ваемся здѣсь съ чрезвычайно любопытными рефlekсами, появляющимися
подъ вліяніемъ соприкосновенія воды съ отверстіемъ дыхательныхъ путей.
Съ момента погруженія ноздревыхъ отверстій въ воду у животнаго разви-
вается арноэ, удары сердца становятся чрезвычайно рѣдкими (см. рис. 125).

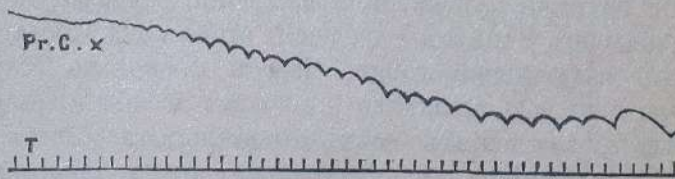


Рис. 125.

Замедленіе сердцебиеній и паденіе кровяного давленія утки
при погруженіи въ воду.

Р. С.—кровяное давленіе въ сонной артеріи; Т—время въ секун-
дахъ; при x голова животнаго была погружена въ воду.

цихъ нервовъ замедленіе дѣятельности сердца становится невозмож-
нымъ; въ связи съ этимъ описанная способность животнаго обходиться
долгое время безъ дыханія исчезаетъ. Человѣкъ также можетъ приучить
себя довольно долго обходиться безъ воздуха: такъ, профессиональные
пловцы, ловцы жемчуга могутъ оставаться подъ водой болѣе 2 ми-
нута. Также и новорожденные животныя обнаруживаютъ способность дол-
го переносить лишеніе воздуха. Бюффонъ наблюдалъ, что котята остаются
живыми, если ихъ держать подъ водой $\frac{1}{2}$ —1 часъ. Причина этому та, что
газообмѣнъ у новорожденныхъ животныхъ очень незначителенъ; питаніе
тканей у нихъ не такъ интенсивно, какъ у взрослага животнаго, поэтому
и потребность въ кислородѣ меньше. По той же причинѣ зиму спящія
животныя очень легко переносятъ во время сна лишеніе кислорода;
въ это время, по выраженію Граціолэ, огонь притушенъ и можетъ горѣть
дольше. Такимъ же образомъ приходится объяснять себѣ тѣ случаи, когда
люди оживали послѣ пребыванія подъ водой въ теченіе очень долгаго вре-
мени (10 минутъ и болѣе). Вѣроятно, въ этихъ случаяхъ въ началѣ асфи-
ксіи наступало обморочное состояніе, при которомъ потребленіе кислоро-
да уменьшается. Наоборотъ, смерть наступаетъ быстрѣе, если животное
бьется, производя сильныя мышечныя движенія, потому что при этомъ
потребленіе кислорода тканями увеличивается.

До тѣхъ поръ, пока сердце еще не остановилось, возможно оживить
животное, находящееся въ асфиксіи, при помощи искусственнаго дыханія
(периодическое сжиманіе грудной клѣтки, подниманіе и опусканіе рукъ,
вдуваніе воздуха въ легкое). По Лаборду, лучшимъ средствомъ оживленія
при асфиксіи служитъ ритмическое потягиваніе за языкъ, при чемъ дыха-
тельный центръ возбуждается по рефлексу.

**2. Асфиксія вслѣдствіе большого содержанія угольной кислоты во вды-
хаемомъ воздухѣ.**—Этотъ видъ асфиксіи, хотя мы его и отдѣляемъ отъ
предыдущаго, въ сущности не такъ рѣзко отличается отъ послѣдняго, такъ
какъ ясно, что животное, у котораго перевязано дыхательное горло, нахо-

число ихъ чрезъ
минуты послѣ по-
груженія въ воду
падаетъ съ 250 до
14 въ минуту; благо-
даря этому замедля-
ется обмѣнъ газова-
и имѣющагося запа-
са кислорода хвата-
етъ на сравнительно
долгое время. Послѣ
перерѣзки блуждаю-

дятся приблизительно въ такихъ же условіяхъ, какъ и животное, находящееся въ очень тѣсномъ помѣщеніи. Если мы тѣмъ не менѣе сохраняемъ это раздѣленіе, то лишь потому, что въ описываемомъ теперь случаѣ асфиксія развивается постепенно, вслѣдствіе того, что животное, запертое въ ограниченномъ пространствѣ, лишь мало-по-малу портитъ въ немъ воздухъ, а въ разсмотрѣнномъ выше случаѣ мы имѣли дѣло съ очень быстро наступающей асфиксіей; медленно развивающаяся асфиксія обнаруживается симптомами, отличными отъ тѣхъ, которые описаны выше. Въ самомъ дѣлѣ, въ асфиксіи, вызванной замыканіемъ трахеи или вдыханіемъ газа, не могущаго служить для артеріализаціи крови, смерть является результатомъ полного отсутствія въ крови кислорода и быстрого накопленія въ ней угольной кислоты; при медленной асфиксіи, вызываемой вдыханіемъ смѣси кислорода съ угольной кислотой, участвуютъ тѣ же самые факторы, но на первый планъ выступаютъ проявленія наркотическаго дѣйствія угольной кислоты. Животное, помѣщенное въ герметически замкнутое небольшое пространство, черезъ нѣсколько минутъ обнаруживаетъ нѣкоторое безпокойство; его дыханіе ускоряется; но этотъ періодъ возбужденія не доходитъ до судорогъ. Нервные центры, мало-по-малу отравляясь угольной кислотой, впадаютъ въ усиливающееся состояніе угнетенія; чувствительность животнаго ослабляется, и оно остается вплоть до смерти погруженнымъ въ покойный сонъ. Въ воздухѣ того пространства, гдѣ помѣщено животное, свѣча перестаетъ горѣть значительно раньше смерти животнаго. Однако, содержаніе кислорода въ немъ остается еще настолько значительнымъ, что этотъ воздухъ могъ бы поддерживать жизнь, если бы удалить изъ него угольную кислоту. Въ самомъ дѣлѣ, если удалять углекислоту по мѣрѣ ея образованія, животныя выживаютъ въ замкнутомъ пространствѣ гораздо дольше и умираютъ лишь послѣ того, какъ большая часть кислорода уже оказывается потребленной; по П. Беру, млекопитающія умираютъ, когда содержаніе кислорода въ воздухѣ достигаетъ 2%.

Выдыхаемый воздухъ не годенъ для дыханія не только потому, что онъ содержитъ углекислоту, но также и потому, что онъ насыщенъ водяными парами; далѣе, онъ загрязненъ различными дурно пахнущими веществами, а по мнѣнію нѣкоторыхъ содержитъ еще рядъ летучихъ веществъ съ ядовитыми свойствами. Поэтому, чтобы избѣжать вреднаго дѣйствія испорченнаго воздуха въ замкнутыхъ помѣщеніяхъ, гдѣ дышитъ много людей, необходимо помѣщать послѣднихъ съ такимъ расчетомъ, чтобы на cadaго приходилось достаточное кубическое содержаніе воздуха. Извѣстно, что содержаніе 4% CO_2 въ вдыхаемомъ воздухѣ уже вредно; слѣдовательно, исходя изъ количества CO_2 , выдѣляемаго человѣкомъ въ теченіе часа, можно вычислить, какое количество чистаго воздуха необходимо доставить человѣку въ теченіе того же времени. Это количество составляетъ по крайней мѣрѣ 4 куб. метра. Если же принять во вниманіе горѣніе разнаго рода органическихъ веществъ, всегда происходящее въ тѣхъ помѣщеніяхъ, гдѣ мы живемъ, легко понять, почему гигиенисты оцѣниваютъ минимальное потребное въ теченіе 1 часа для взрослага человѣка количество воздуха въ 10 куб. метровъ.

3. Асфиксія вслѣдствіе примѣси къ воздуху ядовитыхъ паровъ или газовъ.—

Среди различныхъ ядовитыхъ газовъ одни, кромѣ ядовитости, обладаютъ еще и раздражающимъ дѣйствіемъ на слизистыя оболочки дыхательныхъ путей; сюда относятся, наприм., Cl_2 , HCl , SO_2 , NH_3 и проч.; другіе, наоборотъ, ядовиты, но не обнаруживаютъ раздражающихъ свойствъ, каковы CO , H_2S , AsH_3 , свѣтильный газъ, пары сѣроуглерода и проч. Изъ всѣхъ этихъ газовъ наиболѣе изучено ядовитое дѣйствіе окиси углерода; изъ работъ Кл. Бернара извѣстно, что этотъ газъ образуетъ съ гемоглиномъ крови соединеніе, не разлагающееся подъ вліяніемъ возстановляющихъ агентовъ, т. е. не разрушающееся и внутри живыхъ тканей. Сама по себѣ окись углерода не ядовита для тканей; П. Вэръ показалъ, что въ присутствіи окиси углерода куски тканей способны поглощать кислородъ. Слѣдоват., окись углерода ядовита только потому, что, соединяясь съ гемоглиномъ красныхъ шариковъ, она препятствуетъ гемоглину поглощать кислородъ. Ядовитость окиси углерода очень значительна; при 10%-номъ содержаніи CO воздухъ пріобрѣтаетъ такія же ядовитыя свойства, какъ при содержаніи 30—40% CO_2 .

§ 2. — Разстройства дыханія, зависящія отъ измѣненія давленія воздуха.

Разстройства этого рода дѣлятся на двѣ категоріи сообразно съ тѣмъ, увеличивается или уменьшается воздушное давленіе.

1. Увеличеніе давленія.— Увеличеніе атмосфернаго давленія до извѣстнаго предѣла, если оно происходитъ постепенно, легко переносится человѣкомъ и животными. Поэтому люди, работающіе подъ водой на большой глубинѣ (водолазы) или въ пневматическихъ кессонахъ, употребляемыхъ при установкахъ устоевъ моста, не испытываютъ никакихъ дыхательныхъ разстройствъ, несмотря на то, что давленіе воздуха въ этихъ случаяхъ доходитъ до 5 атмосферъ. Экспериментально удалось повысить давленіе даже до 15 атмосферъ, не вызывая смерти животнаго. Выше этого предѣла начинаются болѣзненные явленія. П. Вэръ наблюдалъ, что при давленіи = 20 атмосферамъ животныя погибаютъ въ сильныхъ судорогахъ, подобно тому, какъ при отравленіи стрихниномъ. Этотъ результатъ не зависитъ отъ какого бы то ни было физическаго дѣйствія газовъ воздуха. Кислородъ подъ большимъ давленіемъ становится ядовитымъ для всѣхъ вообще организмовъ (животныхъ, растений, бродильныхъ грибковъ), потому что при этомъ физиологическое окисленіе замедляется или прекращается совершенно, такъ что усиленная доставка кислорода къ тканямъ препятствуетъ потребленію кислорода. Чтобы сколько нибудь приблизиться къ пониманію этого парадоксальнаго факта, приведемъ слѣдующее сопоставленіе, принадлежащее Пфлюгеру: фосфоръ, загорающійся въ воздухѣ яркимъ пламенемъ съ выдѣленіемъ дыма фосфорной кислоты, въ чистомъ кислородѣ при атмосферномъ давленіи не окисляется. Вредное дѣйствіе сильно сжатого воздуха зависитъ, слѣдовательно, отъ высокаго парціальнаго давленія кислорода въ такомъ воздухѣ; поэтому въ чистомъ кислородѣ животное погибаетъ при давленіи въ 5,5 атм., а въ воздухѣ лишь при давленіи, равномъ 17 атмосферамъ.

Хотя животныя и переносятъ безъ вреда довольно высокое давленіе воздуха, однако, если они затѣмъ быстро переходятъ къ атмосферному давленію, ихъ жизни можетъ угрожать опасность. При очень быстромъ переходѣ наступаетъ моментальная смерть вслѣдствіе того, что газы (главнымъ образомъ, азотъ), растворенные въ крови подѣ большимъ давленіемъ, при переходѣ въ обычное атмосферное давленіе выдѣляются изъ крови въ видѣ пузырьковъ, закупоривающихъ капилляры (газовая эмболія); кровообращеніе останавливается подобно тому, какъ при введеніи воздуха въ вены. Морскія животныя, живущія на большихъ глубинахъ, при быстромъ подъемѣ на поверхность моря быстро погибаютъ, а ихъ ткани оказываются разорванными огромной массой газовыхъ пузырьковъ, пронизывающихъ все ихъ тѣло. Практическій выводъ изъ этихъ данныхъ сводится къ тому, что переходъ отъ высокаго давленія къ обычному атмосферному давленію долженъ происходить очень постепенно.

2. Уменьшеніе давленія.—Постепенное уменьшеніе воздушнаго давленія вызываетъ смерть животныхъ отъ асфиксіи въ тотъ моментъ, когда парціальное давленіе кислорода падаетъ ниже того минимума, при которомъ еще возможно поглощеніе этого газа кровью. При подъемѣ на гору на высотѣ 3000—4000 метровъ люди испытываютъ нѣкоторыя болѣзненные явленія, обозначаемыя общимъ именемъ горной болѣзни; эти явленія состоятъ въ мышечной слабости, одышкѣ, учащеніи сердцебіенія, шумѣ въ ушахъ, головокруженіи, тошнотѣ, рвотѣ; на еще болѣе значительныхъ высотахъ наблюдаются кровоизліянія на слизистыхъ оболочкахъ. Все эти явленія могутъ также имѣть мѣсто при подъемѣ на воздушномъ шарѣ, но въ этомъ случаѣ, въ силу отсутствія мышечной дѣятельности, они наступаютъ только на высотѣ около 6000 метровъ. На еще большихъ высотахъ жизнь уже подвергается опасности. Въ литературѣ о горной болѣзни извѣстный подъемъ на шарѣ „Зенитъ“, предпринятый въ 1875 г. Спинелли, Сивелемъ и Тиссандье, останется навсегда классическимъ. Когда шаръ достигъ высоты 7500 метровъ, рассказываетъ Тиссандье, аэронавты почувствовали сильную мышечную слабость, которая быстро перешла въ полный параличъ произвольныхъ мышцъ. Отмѣтивъ, что шаръ достигъ высоты въ 8000 метровъ, самъ Тиссандье и его товарищи потеряли сознание. Когда онъ очнулся, аэростатъ спустился до высоты 7095 метровъ. Тогда Спинелли, тоже очнувшись, сбросилъ балластъ; шаръ быстро поднялся, а аэронавты снова потеряли сознание. Когда шаръ вновь спустился до высоты 6000 метровъ, Тиссандье опять пришелъ въ себя, но его товарищи были уже мертвы. Барометръ показывалъ, что аэростатъ достигалъ высоты 8600 метровъ. Причина смерти при медленномъ пониженіи давленія иная, чѣмъ при быстромъ переходѣ отъ высокаго давленія къ низкому. Въ этомъ случаѣ выдѣленіе газа въ кровеносныхъ сосудахъ не наблюдается; смерть наступаетъ вслѣдствіе *аноксіэміи*, т. е. отъ уменьшенія кислорода въ крови вслѣдствіе пониженія парціального давленія этого газа въ атмосферѣ. Въ самомъ дѣлѣ, В. Мюллеръ показалъ, что животныя могутъ жить довольно долго въ атмосферѣ, содержащей 14% кислорода, но они обнаруживаютъ уже извѣстные болѣзненные явленія при содержаніи кислорода, равномъ 7%, и умираютъ, когда количество кислорода падаетъ

до 3%. Съ другой стороны, П. Вэръ наблюдалъ, что болѣзненные явленія, вызванныя уменьшеніемъ атмосфернаго давленія, улучшаются или совсѣмъ прекращаются, если дать животному дышать чистымъ кислородомъ. Поэтому онъ совѣтовалъ аэронавтамъ запасаться во время подъемовъ мѣшками съ кислородомъ. Благодаря этому средству (вдыханіе чистаго кислорода изъ баллона) аэронавты въ состояніи были подняться на высоту 10000 метровъ, не страдая сильно отъ разрѣженности воздуха.

Подобно тому, какъ нѣкоторые организмы привыкаютъ къ увеличенному давленію и приспособляются къ нему, такъ же они привыкаютъ и къ пониженію давленія и могутъ жить на очень большихъ высотахъ. На высокыхъ плоскогоріяхъ Тибета, Перу дѣльныя племена живутъ на высотѣ 4000 метровъ и болѣе надъ уровнемъ моря. И несмотря на уменьшеніе давленія кровь животныхъ на этихъ высотахъ содержитъ нормальное количество кислорода. По изслѣдованіямъ Реньяра, Мюнца, Віо, это объясняется увеличеннымъ содержаніемъ въ крови гемоглобина, въ результатъ чего кровь становится способной захватывать больше кислорода. Во время путешествія по перуанскимъ Андамъ, Віо констатировалъ, что указанное обогащеніе крови гемоглобиномъ идетъ рука объ руку съ увеличеніемъ числа красныхъ шариковъ въ крови. Вслѣдствіе этого кровь не только становится богаче гемоглобиномъ, но и общая поверхность для поглощенія кислорода (поверхность шариковъ) также увеличивается.

ГЛАВА V.

Обмѣнъ веществъ.

Процессъ питанія, въ сущности, состоитъ въ обмѣнѣ веществъ между клѣтками и внутренней средой—кровью. Питательныя вещества, происходящія изъ пищи, складываются въ тканяхъ, которыя и утилизируютъ ихъ отчасти для потребленія во время специфической работы тканей, отчасти для роста тканей; съ другой стороны продукты клѣточной дѣятельности, отбросы клѣточного хозяйства, выдѣляются сперва во внутреннюю среду съ тѣмъ, чтобы далѣе быть выведенными наружу. Слѣдовательно, въ тканяхъ происходитъ два противоположныхъ процесса: процессъ *ассимиляціи* и процессъ *диссимиляціи*: первый служитъ для построенія живого вещества, второй ведетъ къ его разрушенію. Мы изучимъ сначала эти два процесса. Затѣмъ, во второмъ отдѣлѣ рассмотримъ тѣ явленія роста и развитія, которыя обнаруживаетъ организмъ.

1-й отд.—Ассимиляція и диссимиляція.

Не всѣ химическіе процессы, происходящіе въ организмѣ, принадлежатъ къ окислительнымъ явленіямъ (эти послѣдніе рассмотрѣны нами въ предыдущей главѣ); въ организмѣ имѣютъ мѣсто также расщепленія, сопровождающіяся поглощеніемъ элементовъ воды, синтеза, происходящіе съ выдѣленіемъ элементовъ воды, возстановленія и проч.; Бертелло указы-

ваетъ, что далеко не всѣ химическія реакціи, наблюдаемыя въ организмѣ, сопровождаются выдѣленіемъ тепла (экзотермическія реакціи); нѣкоторыя, наоборотъ, сопровождаются поглощеніемъ тепла (эндотермическія реакціи). Съ другой стороны, Готье доказалъ въ своихъ работахъ, что обмѣнъ веществъ тканей выспихъ животныхъ въ значительной степени сходенъ съ обмѣномъ веществъ анаэробныхъ существъ. Это значитъ, что разложеніе вещества въ тканяхъ можетъ происходить безъ участія кислорода. Иначе говоря, *анаэробные процессы расщепленія* предшествуютъ окисленію и готовятъ его; окисленію подвергаются не тѣ вещества, которыя входятъ въ составъ тканей, а продукты ихъ расщепленія. Что касается, вообще, тѣхъ промежуточныхъ процессовъ, которые имѣютъ мѣсто между моментомъ вступленія вещества въ организмъ и моментомъ выдѣленія его изъ организма, то надо сказать, что эти промежуточные реакціи изучены очень несовершенно. Мы знаемъ тѣ вещества, которыя поступаютъ на эту химическую фабрику—животный организмъ; мы знаемъ и тѣ тѣла, которыя выходятъ изъ нея; но то, что происходитъ внутри фабрики, остается почти совершенно скрытымъ отъ насъ. Можно лишь сказать, что весь процессъ идетъ такъ, что, повидимому, все дѣло сводится къ горѣнію введенныхъ въ организмъ веществъ; въ конечномъ результатѣ мы видимъ выдѣленіе продуктовъ окисленія, а съ точки зрѣнія энергетики получаемъ при этомъ окисленіи извѣстный запасъ работы и тепла.

§ 1.—Ассимиляція.

Разсмотримъ по порядку процессы ассимиляціи тѣхъ разнообразныхъ веществъ, которыя потребляются организмомъ: воды, минеральныхъ солей, углеводовъ, жировъ и бѣлковъ.

1. Вода и соли.—Вода и соли, повидимому, идутъ на непосредственное потребленіе, не подвергаясь никакой предварительной химической обработкѣ. Нужно, однако, замѣтить, что нѣкоторыя минеральныя вещества подвергаются переработкѣ внутри организма. Такъ, фосфорноизвестковая соль костей должна образоваться, главнымъ образомъ, на счетъ тѣхъ солей извести (преимущественно, углекислыхъ), которыя содержатся въ пищѣ, самый же фосфоръ находится въ организмѣ преимущественно въ фосфорно-органическихъ соединеніяхъ (лецитины, нуклео-альбумины). Далѣе, Дастръ показалъ, что во время эмбриональнаго развитія въ яйцевыхъ оболочкахъ у жвачныхъ образуются особыя бляшки, содержащія фосфорно-известковую соль. Эти бляшки являются настоящими запасными магазинами известковыхъ солей, которыя ждутъ того момента, когда организмъ потребитъ ихъ для окостенѣнія мягкихъ костей. Такимъ образомъ, мы сразу наталкиваемся на двѣ категоріи фактовъ: 1) поглощенные организмомъ вещества подвергаются во время процесса ассимиляціи химическимъ измѣненіямъ и 2) послѣ того какъ они подверглись этимъ измѣненіямъ, пищевыя вещества иногда откладываются въ видѣ запасовъ, потребляемыхъ впослѣдствіи по мѣрѣ надобности. Эти двѣ категоріи фактовъ имѣютъ очень важное значеніе, и мы сейчасъ же встрѣтимся съ ними, разсматривая процессъ ассимиляціи другихъ питательныхъ веществъ.

Тутъ необходимо удѣлить особое вниманіе хлористому натрію. Соль эта, безусловно необходимая для жизни, находится въ организмѣ въ болѣе помѣрномъ количествѣ (въ тѣлѣ взрослога человека содержится 200 граммовъ хлоридовъ, большую часть которыхъ составляетъ NaCl). Она проходитъ чрезъ организмъ, совершенно не претерпѣвая измѣненій, за исключеніемъ незначительной части ея, идущей на образованіе соляной кислоты желу- дочнаго сока, и выдѣляется различнымъ путемъ, главнымъ же образомъ чрезъ почки. Главная ея роль въ организмѣ—физическая: она является важнѣйшимъ агентомъ регуляціи осмотическаго равновѣсія тканевыхъ жидкостей.

2. Углеводы.—Пищевые углеводы поступаютъ въ кровь въ видѣ глюкозы. Глюкоза не передается, однако, такъямъ для непосредственнаго потребленія; она превращается сперва въ *гликогенъ* или животный крахмалъ, а этотъ послѣдній складывается въ различныхъ органахъ и по мѣрѣ потребностей организма подвергается обратному превращенію въ глюкозу. Въ этомъ процессѣ превращенія и откладыванья въ запасъ углеводовъ принимаетъ участіе, главнымъ образомъ, печень. Впрочемъ, образованіе гликогена представляетъ собой функцію, свойственную всякой животной протоплазмѣ; гликогенъ откладывается не только въ печеночныхъ клѣткахъ, а также въ мышцахъ, эпителии и многихъ другихъ тканяхъ; во время зародышеваго періода гликогенъ откладывается въ нѣкоторыхъ клѣткахъ плаценты и амніотической оболочки у жвачныхъ.

Количество отложеннаго въ печени гликогена составляетъ отъ 1 до 10% всей ткани печени, что для человѣческой печени вѣсомъ въ 1500 гр. составляетъ запасъ гликогена, достигающій 150 гр. Въ мышцахъ количество гликогена составляетъ въ среднемъ только 0,25%, но для всей мышечной системы (вѣсъ которой достигаетъ $\frac{1}{4}$ вѣса всего тѣла) это составляетъ запасъ гликогена въ 65 гр.

Слѣдовательно, общій характеръ ассимиляціи углеводовъ соотвѣствуетъ съ тѣмъ, что сказано выше; вещество не потребляется тотчасъ послѣ введенія его въ организмъ, оно откладывается сперва въ видѣ запаса. Подобно гликогену, крахмалъ также откладывается въ видѣ запаса въ корняхъ и клубняхъ нѣкоторыхъ растений, напр., картофеля, и только затѣмъ идетъ уже на непосредственное потребленіе.

Гликогенъ и сахаръ образуются въ организмѣ не только на счетъ углеводной пищи (см. ниже, гликогенная функція печени), хотя послѣдніе и принимаютъ здѣсь главное участіе. Несомнѣнно, однако, что на счетъ бѣлковъ также можетъ образоваться гликогенъ; это доказывается тѣмъ, что животное накапливаетъ значительное количество гликогена въ тканяхъ даже при исключительно мясной пищѣ; дальнѣйшимъ доказательствомъ служитъ образованіе въ тяжелыхъ формахъ діабета винограднаго сахара даже при исключительно мясной діетѣ.

Жиры.—Нейтральные жиры встрѣчаются въ организмѣ или въ свободномъ состояніи, въ видѣ мельчайшихъ капелекъ жира, напр., въ молокѣ, въ хилусѣ, или же въ тканяхъ въ формѣ капель, заключенныхъ внутри протоплазмы.

На счетъ какихъ питательныхъ матеріаловъ образуется жиръ, и въ какихъ органахъ откладывается онъ по преимуществу?

а. *Происхожденіе жира въ организмъ.*—Жиры могутъ, повидимому, образоваться на счетъ всѣхъ трехъ категорій питательныхъ веществъ: жировъ, углеводовъ и бѣлковъ; сущность происходящаго въ организмѣ синтеза жировъ неизвѣстна.

Жиръ организма, несомнѣнно, можетъ образоваться на счетъ пищевого жира. Животное, получающее въ пищу много жировъ, быстро накопляетъ жиръ въ тѣлѣ. Здѣсь слѣдуетъ отмѣтить, что накопленіе жира не происходитъ путемъ простаго переноса пищевого жира изъ кишечникаъ въ ткани. Такъ, если кормить собаку бараньимъ саломъ, въ тканяхъ собаки откладывается жиръ, свойственный этой послѣдней, а не просто баранье сало. Слѣдовательно, организмъ образуетъ на счетъ пищевыхъ жировъ тотъ именно жиръ, который ему свойственъ. Однако, въ нѣкоторыхъ особыхъ условіяхъ (голоданіе животныхъ прежде кормленія жирной пищей) И. Мунку удалось отложить въ тканяхъ организма жиръ, имѣющій много сходства съ тѣмъ чуждымъ для даннаго организма жиромъ, который давался въ пищу животному. Этотъ фактъ подкрѣпляетъ взглядъ о возможности образованія жира въ организмѣ на счетъ пищевыхъ жировъ.

Нѣтъ никакого сомнѣнія, что животныя могутъ синтезировать жиры на счетъ пищевыхъ углеводовъ (крахмала и сахара). Уже Либихъ замѣтилъ, что молочная корова отдаетъ въ молоко жира больше, чѣмъ она получаетъ его въ своемъ кормѣ. Слѣдовательно, этотъ жиръ долженъ образоваться или на счетъ углеводовъ или на счетъ бѣлковъ пищи. Опыты многихъ авторовъ (Персо, Сокслетъ, Сансонъ и др.), при которыхъ пища точно учитывалась, показали, что большая часть жировъ, накапливающихся въ тѣлѣ, образуется на счетъ пищевыхъ углеводовъ. Обиходное наблюденіе давно предвидѣло этотъ результатъ; извѣстно, что, питая животное углеводной пищей, легко удается отложить въ его организмѣ жиръ.

Образованіе жира на счетъ бѣлковъ было доказано Фойтомъ и Петтенкоферомъ, которымъ удалось накопить жиръ въ организмѣ животныхъ, питавшихся исключительно т. наз. тощимъ, т. е. не содержащимъ жира мясомъ. Слѣдующій опытъ Фр. Гоффмана доказываетъ то же самое вполне точнымъ образомъ. Партия яицъ мясной мухи дѣлилась на двѣ порціи: въ одной изъ нихъ опредѣлялось содержаніе жира; другая порція бросалась въ кровь, въ которой было также опредѣлено предварительно содержаніе жира; когда изъ яицъ развились личинки, можно было убѣдиться, что ихъ жировой запасъ въ десять разъ превышаетъ содержаніе жира въ исходномъ матеріалѣ. Наконецъ, при нѣкоторыхъ болѣзненныхъ процессахъ протоплазма клѣтокъ наполняется, какъ извѣстно, маленькими капельками жира; такое жировое перерожденіе имѣетъ мѣсто, напр., въ печени послѣ отравленія фосфоромъ; по всей вѣроятности, жиръ здѣсь образуется на счетъ бѣлковъ протоплазмы. Изъ этого же источника образуется, повидимому, жиръ въ клѣткахъ молочной железы.

б. *Отложеніе жира.*—Происходитъ ли жиръ прямо изъ жировъ пищи, или онъ образуется на счетъ другихъ питательныхъ матеріаловъ, во всякомъ случаѣ онъ не подвергается сейчасъ же непосредственному потре-

бленію, а откладывается сначала въ тканяхъ. Это откладыванье жира въ запасъ происходитъ въ нѣкоторыхъ тканяхъ и органахъ (подкожная клѣтчатка, печень).

Въ клѣтчаткѣ жиръ откладывается въ т. назыв. жировыхъ клѣткахъ; онъ не только представляетъ собой запасъ питательнаго вещества, но служитъ также для заполнения промежутковъ между органами и, какъ дурной проводникъ тепла, предохраняетъ тѣло отъ охлажденія. Въ печени жиръ откладывается въ видѣ мельчайшихъ капелекъ внутри протоплазмы печеночныхъ клѣтокъ; печень гипертрофируется и обогащается жиромъ вслѣдствіе избыточнаго питанія (жирная печень гусей, утокъ и проч. при усиленномъ откармливаніи этихъ животныхъ).

Количество жира въ организмѣ бываетъ чрезвычайно различно, смотря по индивидууму, возрасту, питанію и т. п. Ф.-Ноорденъ считаетъ, что на килограммъ вѣса тѣла въ среднемъ приходится 130 гр. жира и 160 граммовъ бѣлка. Отношеніе это далеко не постоянно.

4. Бѣлки.—Бѣлки организма образуются на счетъ пищевыхъ бѣлковъ; протоплазма животной клѣтки, въ противоположность растительной, не въ состояніи образовать частицу бѣлка изъ неорганическаго матеріала; поэтому она нуждается уже въ готовой бѣлковой молекулѣ. Изъ различныхъ пищевыхъ бѣлковъ, переходящихъ во время пищеваренія въ форму пептоновъ, полипептидовъ и аминокислотъ, организмъ выстраиваетъ различные бѣлки, входящіе въ составъ его тѣла. Такимъ образомъ, продукты перевариванія пищевого бѣлка превращаются въ бѣлокъ крови уже во время процесса всасыванья изъ кишечника. Далѣе, различныя ткани образуютъ на счетъ кровяного бѣлка свойственные имъ разнообразныя бѣлки: миомиръ (въ мышцахъ), глютинъ (въ костяхъ, хрящахъ, соединительной ткани) и проч.

2. Диссимиляція.

Войдя на нѣкоторое время въ составъ тканей, ассимилированныя вещества превращаются затѣмъ въ новыя формы соединеній, неудобныя больше для цѣлей организма, и выдѣляются наружу. Въ этомъ состоитъ процессъ диссимиляціи, ближайшимъ образомъ связанный съ функціей органовъ и съ развитіемъ живой силы.

1. Углеводы.—Гликогенъ и глюкоза окисляются въ тканяхъ, главнымъ образомъ, въ мышечной ткани; конечными продуктами ихъ окисленія являются CO_2 и H_2O . Но, по всей вѣроятности, при этомъ образуются промежуточные продукты, напр., молочная кислота (см. ниже „Образованіе гликогена въ печени“).

2. Жиры.—Небольшая часть жировъ животнаго тѣла выводятся, какъ таковыя, изъ организма различными секреторными процессами (въ составѣ молока, кожного сала); большая же часть ихъ сожигается въ организмѣ, образуя H_2O и CO_2 . Возможно, что въ качествѣ промежуточнаго процесса происходитъ расщепленіе жировъ на глицеринъ и жирныя кислоты и что эти послѣдніе въ свою очередь подвергаются дальнѣйшему разложенію вплоть до ацетоновыхъ тѣлъ (β -оксимасляная кислота, ацетилоуксусная кислота, ацетонъ), которыя въ концѣ концовъ также окисляются. Жиры выдѣляютъ

при окисленіи большое количество тепла; по этой причинѣ въ холодныхъ климатахъ люди употребляютъ въ пищу много жировъ.

3. Бѣлки.—Присутствіе въ мочѣ и въ другихъ продуктахъ выдѣленія азота и сѣры указываетъ, что въ организмѣ непрерывно разрушается бѣлокъ. Это разложеніе бѣлка продолжается и во время голоданія, хотя при этомъ оно значительно понижено (см. Голоданіе).

По количеству выдѣленнаго азота легко опредѣлить количество разрушеннаго бѣлка. Въ самомъ дѣлѣ, бѣлки содержатъ въ среднемъ 16% азота, слѣдовательно, каждому грамму выдѣленнаго азота соотвѣтствуютъ 6,25 гр. разрушеннаго бѣлка. Этотъ коэффициентъ чрезвычайно важенъ въ практическомъ отношеніи.

а. *Азотистое равновѣсіе.* Для возмѣщенія потери азота недостаточно, однако, какъ доказалъ Фойтъ, доставлять организму только то количество бѣлка, которое разрушается при голоданіи; для того, чтобы поддержать тѣло въ азотистомъ равновѣсіи, т. е. въ такомъ состояніи, когда азотъ выдѣленный равняется азоту пищи, необходимо доставлять значительно больше того количества бѣлка, которое разлагается при голоданіи.

Для примѣра представимъ себѣ, что собака въ 10 килограммовъ вѣсомъ, голодая въ теченіе нѣсколькихъ дней, выдѣляетъ ежедневно съ испражнениями и мочей 5 грм. азота. Теоретически можно было бы предполагать, что для поддержанія тѣла животнаго въ неизмѣнномъ состояніи, достаточно доставлять ему съ пищей эти 5 грм. азота, давая ему, напр., ежедневно 150 грм. мяса, содержащихъ 30 грм. бѣлка (соотвѣтственно 5 грм. азотъ). Однако, при этомъ приходится убѣдиться, что животное выдѣляетъ теперь 8 грм. азота. Такимъ образомъ, оно теряетъ ежедневно 3 грм. азота изъ состава своего собственнаго тѣла, и азотистое равновѣсіе оказывается не достигнутымъ.

Увеличивая постепенно количество пищевого азота, мы убѣдимся, что при этомъ будетъ увеличиваться и количество выдѣленнаго животнымъ азота, но разность между введеннымъ и выдѣленнымъ азотомъ будетъ постепенно уменьшаться, другими словами, будетъ уменьшаться количество азота, происходящаго изъ разрушенія собственнаго тѣла животнаго; наконецъ, наступитъ моментъ, когда пищевой азотъ покроетъ всѣ потребности тѣла, и установится точное соотвѣтствіе между количествами введеннаго въ тѣло и выдѣленнаго азота. Мы видимъ, что для пищевого азота существуетъ нѣкоторый низшій предѣлъ, при которомъ возможно достигнуть азотистаго равновѣсія; численную величину этого низшаго предѣла мы установимъ въ дальнѣйшемъ, но уже и теперь мы убѣдились, что эта величина выше того количества азота, которое животное выдѣляетъ при голоданіи.

Количество бѣлка, разлагающагося въ тѣлѣ, всегда точно соотвѣтствуетъ количеству пищевого бѣлка. Только у растущаго организма часть бѣлка пищи употребляется для образованія тканей и такимъ образомъ задерживается въ тѣлѣ, такъ что въ этомъ случаѣ нѣтъ равенства между азотомъ пищи и азотомъ выдѣленій. Но у взрослага дѣло обстоитъ иначе: весь азотъ пищевыхъ бѣлковъ появляется цѣликомъ въ мочѣ, калѣ и другихъ выдѣленіяхъ, слѣдовательно, здѣсь азотъ проходитъ черезъ организмъ, не задерживаясь въ немъ.

Такъ бываетъ и тогда, когда количество бѣлка въ пищѣ превышаетъ ту величину, которая необходима для покрытія потребности организма въ азотѣ. Представимъ себѣ человѣка, находящагося въ состояніи азотистаго равновѣсія на его низшемъ предѣлѣ, и теперь увеличимъ количество бѣлка въ пищѣ нашего субъекта. Произойдетъ слѣдующее. Вначалѣ весь избытокъ введеннаго съ пищей азота не появляется цѣликомъ въ выдѣленіяхъ; нѣкоторое количество азота фиксируется въ тѣлѣ, въ послѣднемъ увеличивается запасъ бѣлка, субъектъ увеличивается въ вѣсѣ. Однако, это увеличение вѣса только временное: количество азота, задерживающагося въ тѣлѣ, уменьшается со дня на день и, наконецъ, организмъ совершенно перестаетъ откладывать бѣлокъ въ тѣлѣ: азотъ выдѣлений вновь становится равнымъ азоту пищи. Такимъ образомъ устанавливается новое состояніе азотистаго равновѣсія при нѣсколько увеличенномъ вѣсѣ тѣла. Если теперь количество азота въ пищѣ вновь увеличивается, повторяются тѣ же явленія. Само собой разумѣется, что, идя обратнымъ путемъ, т. е. постепенно уменьшая количество пищевого азота, удастся получить тѣ же различныя состоянія азотистаго равновѣсія. При каждомъ уменьшеніи пищевого раціона наблюдается нѣкоторое паденіе вѣса тѣла и потеря азота, но затѣмъ вновь устанавливается азотистое равновѣсіе. Другими словами, азотистое равновѣсіе осуществляется при самыхъ различныхъ количествахъ пищевого азота, лишь бы эти количества превышали вышеупомянутый необходимый минимумъ. Такъ, собакъ можно поддерживать въ состояніи азотистаго равновѣсія, давая имъ въ пищу различныя количества мяса (колеблющіяся между 500 и 2500 грм.). Азотистое равновѣсіе имѣетъ два предѣла, низшій и высшій: низшій соотвѣтствуетъ тому количеству азота, которое только что необходимо для покрытія потребностей тѣла въ азотѣ, высшій предѣлъ опредѣляется тѣмъ количествомъ бѣлка, которое животное въ состояніи переварить и ассимилировать.

б. *Продукты диссимляціи бѣлковъ* очень многочисленны. Кромѣ углекислоты и воды—конечныхъ продуктовъ окисленія углерода и водорода бѣлковой молекулы, при разложеніи бѣлка образуется еще рядъ азотистыхъ и сѣрусодержащихъ веществъ. Угольная кислота и вода, происходящія изъ бѣлковъ, подобно тѣмъ CO_2 и H_2O , которыя образуются при окисленіи углеводовъ, выдѣляются легкими. Азотистые же и сѣрусодержащіе продукты выбрасываются изъ организма почками; азотистые продукты бѣлковаго обмѣна состоятъ, главнымъ образомъ, изъ *мочевины*, въ видѣ которой и выдѣляется почти весь азотъ бѣлковой молекулы (100 гр. бѣлку даютъ около 33 гр. мочевины, т. е. 16 гр. азота); кромѣ мочевины, въ мочѣ содержатся другія азотистыя вещества, производныя *пурина* (мочевая кислота, ксантиновая тѣла и проч.); мы встрѣтимся съ ними при изученіи мочеотдѣленія; сѣра бѣлковыхъ веществъ появляется въ выдѣленіяхъ въ видѣ сѣрнокислыхъ солей, въ видѣ парныхъ сѣрныхъ кислотъ, таурина и проч.

Необходимо удѣлить особое вниманіе нуклеинамъ и нуклеоальбуминамъ, представляющимъ содержащіе фосфоръ альбуминоиды (до 4% фосфора). Въ настоящее время предполагаютъ, что такъ называемыя *пуриновыя* основанія (ксантинъ, гипоксантинъ, гуанинъ, аденинъ) и мочева кислота

представляютъ продукты разложенія нуклеиновъ. Что касается фосфорно кислоты, образующейся при расщепленіи нуклеиновъ, то она выдѣляется главнымъ образомъ, мочей въ видѣ фосфатовъ.

Тѣ химическія реакціи, благодаря которымъ въ организмѣ происходитъ полное разложеніе бѣлка до его конечныхъ продуктовъ, еще недостаточно изучены. Разумѣется, въ концѣ концовъ бѣлокъ подвергается окисленію, но очень мало вѣроятно, что бѣлковая молекула сразу распадается на угольную кислоту, воду и мочевины. Вѣроятно, молекула бѣлка расщепляется сперва на рядъ болѣе простыхъ тѣлъ. Можно, напр., предполагать, что бѣлокъ расщепляется на двѣ категоріи веществъ: одни изъ нихъ не содержатъ азота, но очень богаты углеродомъ, каковы жиры, гликогенъ; другія содержатъ меньше углерода, но богаты азотомъ; сюда относятся мочевины и родственныя ей тѣла. Тѣла первой категоріи, заключающія въ себѣ большой запасъ энергіи, отлагаются въ видѣ запаса въ тѣлѣ, чтобъ затѣмъ уже сгорѣть до угольной кислоты и воды, когда организмъ будетъ вынужденъ прибѣгнуть къ своимъ запасамъ. Что же касается азотистыхъ тѣлъ, то хотя они и содержатъ еще нѣкоторый запасъ энергіи, животный организмъ не способенъ утилизировать ихъ и выбрасываетъ ихъ вонъ безъ дальнѣйшаго измѣненія.

Однако, эта картина разложенія бѣлка рисуетъ процессъ слишкомъ въ общихъ чертахъ; для большей точности мы изложимъ господствующія въ настоящій моментъ гипотезы. Предполагаютъ, что бѣлки прежде всего подвергаются ряду *расщепленій*, происходящихъ, какъ доказалъ это Готье, анаэробнымъ путемъ; продукты такого расщепленія одинаковы съ тѣми, которые получаются *in vitro* при химическомъ гидролизѣ подъ влияніемъ кислотъ или при пищеварительномъ гидролизѣ подъ влияніемъ ферментовъ; этими продуктами являются *аминокислоты*. Аминокислоты отдають затѣмъ свой азотъ въ формѣ амміака, а послѣдній выдѣляется въ видѣ мочевины. Вслѣдъ за этимъ начинаются процессы *окисленія*: выдѣлившій азотъ, аминокислоты переходятъ въ простыя жирныя кислоты, судьба которыхъ такова же, какъ судьба кислотъ, образовавшихся отъ расщепленія жировъ и углеводовъ: онѣ сгораютъ, превращаясь въ воду и углекислоту, а отчасти могутъ также служить для синтеза углеводовъ и, быть можетъ, и жировъ.

Эти промежуточные процессы диссимиляціи органическихъ веществъ, столь мало еще изученные, относятся именно къ тѣмъ явленіямъ, которыя намъ необходимо знать особенно точно для пониманія патологическихъ явленій.

При нѣкоторыхъ болѣзняхъ явленія обмѣна веществъ могутъ уклоняться отъ нормальнаго теченія, такъ что наблюдается задержка или недостаточность фізіологическаго окисленія. Такъ, при ожирѣніи усилено образованіе жировъ; при сахарномъ мочеизнуреніи ослаблено окисленіе углеводовъ; при подагрѣ въ органахъ скопляется мочева кислота.

§ 3.—Балансъ обмѣна веществъ.

Учитывая все, что вводится въ организмъ, и все, что изъ него выбрасывается, можно подвести точный балансъ прихода и расхода организма:

можно, основываясь на такомъ учетѣ, такъ регулировать пищу, чтобъ вѣсъ тѣла не измѣнялся совершенно. Мы рассмотримъ сперва явленія обмена веществъ при голоданіи, а затѣмъ изложимъ нормы пищевого раціона.

1. Голоданіе.—Голоданіемъ называется такое состояніе, когда вслѣдствіе недостатка пищи организмъ заимствуетъ матеріалъ для окисленія изъ веществъ своего тѣла. Голоданіе бываетъ полнымъ при полномъ воздержаніи отъ пищи, или частичнымъ, когда въ пищу недостаетъ того или другого пищевого вещества.

а. *Полное голоданіе.*—Время, въ теченіе котораго животныя могутъ переносить полное голоданіе, мѣняется въ зависимости отъ вида животнаго и роста особи, говоря общѣе, оно мѣняется сообразно съ интенсивностью окислительныхъ процессовъ у даннаго животнаго и съ тѣмъ запасомъ питательныхъ веществъ, который былъ у животнаго въ началѣ опыта голоданія. Морская свинка переноситъ голоданіе только въ теченіе 6 сутокъ, а собака можетъ жить безъ пріема пищи въ продолженіе 35 дней. Холоднокровныя животныя способны голодать гораздо дольше: они выживаютъ безъ пищи нѣсколько мѣсяцевъ, а нѣкоторыя холоднокровныя могутъ голодать даже въ теченіе 2—3 лѣтъ. Принимаютъ, что человѣкъ можетъ переносить голодъ въ теченіе 20 сутокъ; но этотъ срокъ увеличивается или уменьшается въ зависимости отъ разныхъ причинъ; онъ укорачивается при мышечной и нервной дѣятельности, при чемъ разложеніе тканей усиливается, укорачивается также при очень высокой или при низкой температурѣ, какъ это имѣетъ мѣсто при засыпаніи обваломъ рабочихъ въ шахтѣ, послѣ кораблекрушенія и проч.; этотъ срокъ удлиняется при полномъ покоѣ организма, а также при нѣкоторыхъ функціональныхъ заболѣваніяхъ нервной системы (истерія), при которыхъ процессы фізіологическаго окисленія значительно замедляются, удлиняется по той же причинѣ во время зимней спячки; именно этимъ нужно объяснить продолжительное голоданіе у истеричныхъ субъектовъ (т. назыв. періоды воздержанія), у индійскихъ факировъ, которыхъ зарывають въ землю на нѣсколько недѣль. Во всѣхъ этихъ случаяхъ, въ самомъ дѣлѣ, количества выдѣляемыхъ CO_2 и мочевины падаютъ до очень низкихъ цифръ, что указываетъ на уменьшеніе окисленій въ тѣлѣ. Извѣстные искусники голоданія, какъ Таннеръ, Суччи и др., голодавшіе въ теченіе 40 и 50 дней, несомнѣнно принадлежали къ истеричнымъ субъектамъ. Животныя переносятъ дольше одинъ голодъ, чѣмъ голодъ и жажду вмѣстѣ.

Результатомъ голоданія является уменьшеніе вѣса, пониженіе температуры тѣла и рядъ нервныхъ расстройствъ. Уменьшеніе вѣса тѣла зависитъ отъ тѣхъ потерь, которыя непрерывно происходятъ въ организмѣ, потому что выдѣленія (желчь, моча) продолжаютъ образовываться по прежнему и по прежнему выдыхается CO_2 и H_2O . Выдѣленіе мочевины продолжается вплоть до голодной смерти: этимъ доказывается, что окисленіе бѣлковъ продолжается во все время голоданія, только значительно ослабѣваетъ. Такъ, Суччи, дававшій публичные сеансы голоданія, на первый день голоданія выдѣлилъ 16 грм. мочевины, на второй—8 грм., а на двадцатый—5 грм. Паденіе выдѣляемаго азота происходитъ быстро въ первые дни голоданія, затѣмъ оно замедляется. Въ концѣ опыта голоданія, когда жи-

вотное близко къ смерти и истощило уже всѣ запасы безазотистаго матеріала, наблюдается нѣкоторое увеличеніе выдѣленія азота. Совершенно такимъ же образомъ идетъ и паденіе вѣса тѣла при голоданіи. Въ началѣ голоданія уменьшеніе вѣса тѣла довольно значительно, затѣмъ оно уменьшается и устанавливается на нѣкоторой постоянной ежедневной величинѣ вплоть до послѣднихъ дней передъ смертью, когда оно вновь падаетъ. По опредѣленіямъ Шосса, млекопитающія погибаютъ тогда, когда потеря вѣса достигаетъ 40% начального вѣса тѣла. Не всѣ органы участвуютъ въ равной мѣрѣ въ этомъ уменьшеніи вѣса тѣла. Больше всего теряетъ въ вѣсѣ жировая ткань; въ моментъ смерти до 97% жира исчезаетъ изъ организма. т. е. можно сказать, что исчезаетъ весь жиръ. Это явленіе вполне понятно въ виду того, что жиръ тѣла служитъ во время голоданія источникомъ для выработки тепла. Запасъ гликогена также очень быстро истощается во время голоданія. Изъ различныхъ органовъ тѣла печень и селезенка сильно уменьшаются въ вѣсѣ (до 50%); мышцы теряютъ до 30% ихъ вѣса. Но сердце и центральная нервная система почти совсѣмъ не уменьшаются въ вѣсѣ; жизнь поддерживается до тѣхъ поръ, пока цѣлы эти органы; какъ только они тоже начинаютъ принимать участіе въ истощеніи всего организма, животное умираетъ.

Эта разница между потерей вѣса различными органами, очевидно, зависитъ отъ большей или меньшей сопротивляемости ихъ клѣтокъ по отношенію къ голоданію. Можно, однако, объяснять себѣ это явленіе и иначе, предполагая вмѣстѣ съ Лючіани, что между клѣтками различныхъ тканей происходитъ нѣчто въ родѣ борьбы за питательный матеріалъ, такъ что нѣкоторыя клѣтки съ цѣлью поддержать свое питаніе овладѣваютъ съ большей жадностью запаснымъ питательнымъ матеріаломъ, а послѣ истощенія этого запаса завладѣваютъ даже бѣлкомъ, входящимъ въ составъ другихъ клѣтокъ. Въ самомъ дѣлѣ, существуютъ неопровержимые факты, доказывающіе переносъ веществъ отъ одной ткани къ другой. Наиболѣе разительный примѣръ въ этомъ родѣ представляетъ собой рейнскій лосось, котораго наблюдалъ Мишеръ. Эта рыба выходитъ для метанія икры изъ моря въ верховья Рейна; въ устьяхъ Рейна состояніе ея питанія вообще и въ частности питаніе мышечной системы вполне удовлетворительно; во время слѣдующаго затѣмъ рѣчнаго путешествія въ теченіе 7—9 мѣсяцевъ, при чемъ лосось совершенно не принимаетъ пищи, его мышцы, особенно спинныя, атрофируются; въ то же самое время на счетъ вещества этихъ мышцъ гипертрофируются половые органы лосося.

Температура тѣла при голоданіи понижается вначалѣ очень быстро на 0,3—1°, затѣмъ все медленнѣе, но пониженіе идетъ вплоть до самой смерти; незадолго до смерти наблюдается вновь рѣзкое паденіе температуры. Другими словами, кривая паденія температуры тѣла параллельна кривой уменьшенія вѣса. Нервная система во все продолженіе голоданія борется противъ недостатка питательнаго матеріала и противъ охлажденія; ея регуляторная дѣятельность угасаетъ только въ послѣдніе моменты. Кромѣ исхуданія и паденія температуры тѣла, укажемъ еще на нѣкоторые симптомы голоданія, именно на упадокъ силъ, галлюцинаціи, психическое разстройство, доходящее до полного помѣшательства.

б. *Частичное голоданіе.*—Исключеніе изъ діеты нѣкоторыхъ пищевыхъ веществъ, равно какъ и питаніе исключительно однимъ какимъ либо видомъ пищевого вещества, приводитъ животныхъ къ смерти такъ же, какъ и полное голоданіе. Форстеръ наблюдалъ, что животныя быстро погибали при кормленіи ихъ обыкновенной пищей, лишенной только обычныхъ ея солей. Слѣдовательно, минеральныя составныя части пищи необходимы для поддержанія жизни животнаго. Извѣстно, напр., какую важную роль играютъ известковыя соли при окостенѣніи костей; далѣе, хлористый натрій, къ которому такъ ядовиты травоядныя животныя, очевидно, необходимъ для ихъ обмѣна веществъ и пр. При діетѣ, состоящей исключительно изъ жировъ и крахмала, жизнь была бы невозможна, животное быстро погибло бы отъ истощенія. Въ самомъ дѣлѣ, при такомъ режимѣ бѣлокъ тѣла продолжаетъ разрушаться по прежнему, иногда только выдѣленіе азота чуть чуть понижается. Животное при такомъ питаніи быстро погибаетъ отъ истощенія; смерть наступаетъ лишь немного позже, чѣмъ при полномъ голоданіи. Поэтому включеніе бѣлка въ пищевой рационъ животнаго абсолютно необходимо; только бѣлокъ доставляетъ организму азотъ въ необходимой формѣ. По Пфлюгеру, одни бѣлки въ отсутствіи всѣхъ другихъ пищевыхъ веществъ могутъ служить для поддержанія жизни. Этому ученому удалось поддерживать жизнь собаки въ теченіе очень долгаго періода времени, давая животному въ пищу исключительно „тощее“ (не содержащее жира) мясо; собака при этомъ ежедневно совершала значительную мышечную работу. Если, однако, плотоядное животное (собака) и можетъ жить при чисто бѣлковомъ питаніи, нельзя считать, что это же правило пригодно и для человѣка. Пищеварительный аппаратъ человѣка не способенъ въ теченіе долгаго времени переваривать тѣ громадныя количества мяса, которыя необходимо давать человѣку въ пищу для того, чтобы компенсировать исключеніе изъ діеты жира и крахмала.

2. *Минимальный пищевой рационъ.*—Для цѣлей питанія всего выгоднѣе, если пища заключаетъ въ себѣ всѣ три вида питательныхъ веществъ, бѣлки, жиры и углеводы, и притомъ въ опредѣленной пропорціи. Такъ, установлено, что прибавка жира или углеводовъ къ мясной пищѣ уменьшаетъ разложеніе бѣлковъ въ тѣлѣ и способствуетъ отложенію азота въ тканяхъ, словомъ, *сберегаетъ* бѣлки тѣла. Если, напримѣръ, животное находится въ состояніи азотистаго равновѣсія при опредѣленномъ количествѣ питательнаго бѣлка, то равновѣсіе это не нарушается при замѣнѣ извѣстнаго количества бѣлка углеводами или жирами. Можно такимъ путемъ свести количество потребляемаго въ пищу бѣлка до минимума. Клей, который ни самъ по себѣ, ни въ смѣси съ углеводами и жирами не въ состояніи поддерживать жизнь животнаго, въ качествѣ прибавки къ мясу является очень полезнымъ и представляетъ собой, по Фойту, отличное сберегающее средство.

Количество различныхъ питательныхъ веществъ, необходимое для поддержанія равновѣсія между приходомъ и расходомъ тѣла, носитъ названіе *необходимаго пищевого рациона*.

Взрослый человѣкъ ежедневно разрушаетъ въ своемъ тѣлѣ около 500 гр. мяса или другихъ бѣлокъ содержащихъ составныхъ частей своей крови

и тканей и сожигаетъ часть запасовъ жира и углеводовъ. Онъ выдѣляетъ въ общемъ около 20 гр. азота, 300 гр. углерода и болѣе 22 гр. различныхъ солей (изъ нихъ около половины приходится на поваренную соль). Помимо этого, человѣкъ теряетъ около 1500 гр. воды путемъ мочеотдѣленія, 500 гр. воды чрезъ кожу и 500 гр. путемъ дыханія. Назначеніе ежедневнаго пищевого раціона возмѣститъ всѣ эти потери.

а. *Раціонъ, необходимый для поддержанія организма.* Для точной оцѣнки нормальнаго содержанія въ пищѣ человѣка различныхъ пищевыхъ началъ, т. е. для установки *пищевой нормы*, употребляется нѣсколько способовъ. Одинъ изъ этихъ способовъ основанъ на изученіи равновѣсія обмѣна веществъ. Принципъ этого способа состоитъ въ томъ, чтобы *установить* такой родъ питанія, чтобы всѣ потери тѣломъ азота и углерода были въ точности возмѣщены пищей, чтобы такимъ образомъ вѣсъ тѣла не измѣнялся, и организмъ находился бы въ совершенно нормальныхъ условіяхъ питанія; этотъ методъ называется *методомъ азотистаго и углеродистаго равновѣсія*. Описанный методъ очень труденъ, онъ требуетъ сложныхъ аппаратовъ, напр., респираторной камеры, и связанъ съ большимъ количествомъ аналитической работы. По этому методу работали Фойтъ и Петтенкоферъ, а въ послѣдніе годы Атватеръ.

Другой методъ, примѣняемый многими физиологами (Форстеръ, Фойтъ, Ранке и др.) состоитъ въ изслѣдованіи реальныхъ пищевыхъ нормъ, употребляемыхъ людьми извѣстныхъ классовъ общества (горожане, рабочіе, врачи, профессора и проч.).

Третій методъ (эмпирический) предложенъ Ш. Рише и А. Готье: онъ основанъ на учетѣ массоваго питанія большихъ городовъ, напр., Парижа (2,800,000 жителей). Въ самомъ дѣлѣ, пользуясь статистическими данными, можно учесть, какое количество пищевыхъ веществъ проходитъ чрезъ городскую таможену Парижа, а отсюда вычислить среднія цифры индивидуальнаго питанія (индивидуальныя уклоненія отъ средней величины, сообразно съ возрастомъ, поломъ, матеріальнымъ положеніемъ, образомъ жизни и проч. покрываются при этомъ методѣ взаимно и исчезаютъ въ массѣ).

Всѣ три метода дали цифры, достаточно согласныя между собой, чтобы можно было вывести общую среднюю, какъ это сдѣлалъ Готье. Мы получаемъ тогда слѣдующую норму ежедневнаго пищевого раціона для взрослого человѣка:

107 гр. бѣлка, 64 гр. жира и 407 гр. углеводовъ.

При такомъ составѣ пищи организмъ получаетъ ежедневно 17 гр. азота и 270 гр. углерода.

Каковы же должны быть количества пищевыхъ веществъ въ пищѣ, чтобы она отвѣчала приведенной нормѣ. Это очень важный практический вопросъ, такъ какъ наша пища состоитъ не изъ чистыхъ пищевыхъ началъ, а изъ сложныхъ пищевыхъ веществъ, въ томъ видѣ, какъ мы ихъ встрѣчаемъ въ природѣ. Имѣя въ виду большое число разнообразныхъ по составу пищевыхъ веществъ, ясно, что цѣлый рядъ кулинарныхъ комбинацій удовлетворяетъ требованіямъ пищевой нормы. Поэтому мы приведемъ лишь въ видѣ примѣра одно изъ возможныхъ меню. Ежедневная пищевая норма для взрослого человѣка можетъ быть выполнена, напр., съ

помощью слѣдующихъ количествъ пищевыхъ веществъ (цифры нѣсколько округлены, для удобства):

Пищевыя вещества.	Вѣсь употребимаго въ теченіе сутокъ количества (въ сыромъ видѣ).	Количество вещевыхъ началъ.		
		Бѣлокъ.	Жиръ.	Углеводы
	Gr.	Gr.	Gr.	Gr.
Хлѣбъ	400	32	4	200
Мясо	150	30	3	—
Яйца	100	16	12	—
Молоко	100	4	4	4
Овощи	100	20	1	57
Картофель	200	3	—	40
Жиръ, масло и проч.	50	—	40	—
Сахаръ	31	—	—	29
Алкоголь (1/2 литра вина 90)	45	—	—	80 (перечислено на сахаръ).
Сумма		105	64	410

Въ приведенномъ рационѣ отношеніе бѣлковъ къ безазотистымъ тѣламъ равно 1:4,5 что составляетъ 22⁰/₀; это и есть нормальное отношеніе; поэтому гигиенисты считают нераціональной такую діету, въ которой вѣсь бѣлковъ превышаетъ четвертую часть вѣса безазотистаго матеріала. Надо замѣтить далѣе, что изъ общаго количества (105 гр.) бѣлковъ 50 гр. приходится на животный бѣлокъ, а 55 на растительный; это также согласуется съ правилами, установленными нѣкоторыми авторами. Такъ, Уффельманъ нашель въ пищѣ четырехъ сильныхъ акробатовъ 46⁰/₀ животного и 54⁰/₀ растительнаго бѣлка; онъ думаетъ, что значительно отступать отъ этого отношенія не слѣдуетъ, и нераціонально, чтобъ азотъ мяса пищи превышалъ 60—65⁰/₀ общаго количества пищевого азота.

Что касается минеральныхъ составныхъ частей пищи, о нихъ на практикѣ не приходится заботиться, такъ какъ наша пища, если она достаточно разнообразна, содержитъ всѣ необходимыя для жизни соли, какъ по количеству (14 гр.), такъ и по качеству; поэтому мы прибавляемъ къ пищѣ только нѣсколько (въ среднемъ 10 гр.) поваренной соли.

Таковы количества пищевыхъ веществъ, входящихъ въ составъ нормальнаго пищевого рациона для средняго взрослого человѣка, принадлежащаго къ расамъ, населяющимъ Европу и Сѣверную Америку. Мы увидимъ далѣе, что для рабочаго этотъ рационъ должно увеличить. Для женщины, тѣло которой меньше ростомъ и вѣсомъ, приведенныя цифры нужно уменьшить на одну пятую.

Противъ вышеприведенныхъ цифръ возражали, что онѣ слишкомъ высоки, что человѣкъ, въ силу привычки и атавизма, ѣсть слишкомъ много. Дѣйствительно, равновѣсіе обмѣна веществъ у нѣкоторыхъ расъ и у нѣкоторыхъ индивидуумовъ изъ европейскихъ расъ осуществляется при гораздо болѣе скромной діетѣ. Индусъ и арабъ довольствуются горстью риса или финиковъ. Бѣдные крестьяне нашихъ широтъ живутъ, питаются только хлѣбомъ и овощами, и очень рѣдко употребляютъ въ пищу мясо. Но если нѣкоторые люди могутъ жить на монашескомъ режимѣ, это еще не доказываетъ, что и большинство можетъ довольствоваться такимъ режимомъ.

Отрицать совершенно значеніе привычки и способности къ приспособленію, конечно, нельзя. То же относится и къ качеству пищи. Удобоваримость послѣдней, обусловливающая питательность ея, зависитъ не только отъ рода пищи, но и отъ способности пищеварительнаго аппарата къ приспособленію. Nansen и его спутникъ Iohansen во время своего путешествія къ сѣверному полюсу, подобно эскимосамъ, питались въ теченіе нѣсколькихъ мѣсяцевъ исключительно мясомъ и жиромъ медвѣдей или тюленей: рѣдкій среди цивилизованныхъ европейцевъ примѣръ привыканія пищеварительнаго аппарата къ исключительно животной пищѣ. Убѣжденный вегетарианецъ, строго изгоняющій изъ состава своей пищи мясо, долженъ привыкнуть къ тому, чтобы переносить большія количества овощей, чѣмъ человекъ, привыкшій къ смѣшанной пищѣ. Аналогичная же способность къ приспособленію наблюдается у обитателей различныхъ провинцій одной и той же страны. Дайте, говоритъ Gautier, марсельцу кашу съ масломъ или пивную похлебку, фламандцу супъ съ чеснокомъ, а парижанину сушенную рыбу Дюнкирхенскихъ рыбаковъ, и вы вызовете у всѣхъ трехъ тошноту и расстройство пищеваренія. А между тѣмъ, если бы марселецъ, фламандецъ и парижанинъ выросли каждый вдали отъ своей родины и были приучены съ дѣтства, они легко бы могли привыкнуть къ пищѣ той страны, куда они переселились.

Благодаря способности пищеварительнаго аппарата приспособляться къ опредѣленнымъ условіямъ питанія возможны колебанія пищевого раціона человека въ самыхъ широкихъ предѣлахъ, какъ количественно, такъ и качественно.

б. *Энергетическое значеніе пищевого раціона.* Пищевой раціонъ долженъ быть разсматриваемъ не только съ точки зрѣнія матеріальнаго состава своего, но и съ точки зрѣнія заключающейся въ немъ энергіи. У взрослого человека съ устойчивымъ вѣсомъ тѣла вся энергія поглощаемыхъ имъ въ теченіе сутокъ пищевыхъ веществъ уходитъ на покрытіе убыли энергіи, затрачиваемой при различныхъ отправленіяхъ въ формѣ теплоты, работы и т. п. Калориметрическіе опыты, особенно же интересные опыты, продѣланные Atwater'омъ на человекѣ при помощи его респираторной и калориметрической камеры, доказали существованіе известной зависимости между количествомъ потенциальной энергіи, заключающейся во введенной въ организмъ пищѣ, и количествомъ энергіи, освобожденной организмомъ въ разнообразныхъ формахъ.

При опытахъ Atwater'a субъектъ на нѣсколько дней помѣщался въ калориметрическую камеру, приспособленную къ тому, чтобы можно было измѣрить все количество теплоты, вырабатываемой тѣломъ, а также собирать, измѣрять и изслѣдовать всѣ жидкія, газообразныя и твердыя выдѣленія.

Результаты анализа пищи и выдѣленій и измѣренія выдѣленной теплоты изслѣдователь использовалъ для опредѣленія точнаго отношенія между энергіей, заключающейся во введенной въ организмъ пищѣ, и выдѣленной организмомъ за это же время энергіей.

Результаты опыта получились слѣдующіе: по окончаніи опыта оказалось, что выраженное въ калоріяхъ количество энергіи, заключавшейся въ пищевыхъ веществахъ, равно было количеству выдѣленной энергіи при

условіи, что состояніе субъекта оставалось неизмѣннымъ во все продолженіе опыта. Такое же самое количество калорій получается, если подвергнуть пищевыя вещества полному сгоранію внутри аппарата. Результатъ этотъ вполне согласуется съ установленными раньше Berthelot законами.

Съ точки зрѣнія учета энергіи пищевыхъ веществъ тѣ измѣненія, которымъ подвергается пища внутри организма, не имѣютъ значенія; конечный результатъ тотъ же, что и при непосредственномъ ихъ окисленіи; приходится лишь принять въ расчетъ горючія тѣла, заключающіяся въ различныхъ выдѣленіяхъ. Допустимъ для примѣра, что 10 гр. бѣлка превращаются внутри организма цѣликомъ въ воду, угольную кислоту и мочевину. Каковы бы ни были переходныя стадіи бѣлка во время его существованія внутри организма, животное получить 48 калорій, т. е. точно то количество теплоты, какое дали бы эти 10 гр. бѣлка при полномъ сгораніи въ калориметрѣ, за вычетомъ того тепла, которое заключено въ соотвѣтственномъ количествѣ мочевины (единственный горючій продуктъ, получающійся при превращеніи бѣлка въ нашемъ примѣрѣ).

Зная теплоту, получающуюся отъ сгоранія пищевыхъ веществъ, легко вычислить въ калоріяхъ количество энергіи, заключающейся въ пищевомъ раціонѣ. Извѣстно, что 1 гр. бѣлка, сгорая до мочевины, даетъ 4,8 калорій, 1 гр. углеводовъ при полномъ сгораніи даетъ 4,2 калорій, 1 гр. жира 9,8 кал. Достаточно перемножить эти числа на соотвѣтствующее число граммовъ cadaго изъ пищевыхъ веществъ пищевого раціона, чтобы получить выраженную въ калоріяхъ энергію пищевыхъ веществъ:

	Граммы.		Калор. на грам.	Калор. всего.
Бѣлки	107	×	4,8	= 514
Жиры	64	×	9,8	= 627
Углеводы	407	×	4,2	= 1709
Итого				2850

Установленный нами выше пищевой раціонъ долженъ былъ бы *теоретически* доставлять организму 2850 калорій. *На практикѣ* же цифра эта оказывается слишкомъ высокою, такъ какъ часть пищи выдѣляется въ экскретахъ совершенно неиспользованною; убыль, по Рубнеру, составляетъ 5%, по Atwater'у 4,5% всей пищи. Уже одно это обстоятельство свидѣтельствуетъ о потерѣ части энергіи. Помимо этого бѣлокъ при сгораніи въ организмѣ образуетъ не только воду, угольную кислоту и мочевину, какъ мы это предположили для простоты раньше; часть его, правда, весьма незначительная, даетъ продукты неполнаго сгоранія, какъ, напр., мочевую кислоту, ксантинъ и т. п. Равнымъ образомъ углеводы и жиры образуютъ при сгораніи не только угольную кислоту и воду, но также небольшія количества выдѣляемой въ экскретахъ щавелевой, янтарной, молочной и др. кислотъ.

Приведенныя выше количества тепла, получаемыя при сгораніи пищевыхъ веществъ, оказываются слишкомъ высокими для вычисленія *полезной энергіи* пищевого раціона. Заменить ихъ приходится т. назыв.

практическими коэффициентами, вычисляемыми изъ опытовъ и содержащими уже поправку на потерю энергіи вслѣдствіе несовершеннаго всасыванья пищи, а также и вслѣдствіе другихъ причинъ. Точная величина этихъ *практическихъ множителей* еще не установлена. Приводимъ цифры, указанныя А. Готье, на основаніи опытовъ Атватера; съ помощью этихъ множителей произведенъ такой же расчетъ, какъ выше:

	Граммы.	Калор. на грам.	Калор. всего.
Бѣлки	107	× 3,68	= 394
Жиры	64	× 8,65	= 554
Углеводы	407	× 3,88	= 1579
Итого			2527 использован. калорій.

Итакъ, вслѣдствіе несовершенства пищеварительнаго аппарата и неполнаго сгоранія пищевыхъ продуктовъ въ нашемъ организмѣ теряется безъ пользы почти $\frac{1}{10}$ всей находящейся въ распоряженіи нашего организма энергіи. Приводимыя другими учеными цифры приблизительно тѣ-же. Рубнеръ, напримѣръ, оцѣниваетъ для цѣлаго ряда лицъ (врачей, чиновниковъ и т. п.) полезную энергію пищевого раціона въ 2630 калорій.

Отсюда ясно, что у находящагося въ покоѣ или умѣренно работающаго взрослого человѣка расходъ энергіи равенъ приблизительно 2500—2600 калорій. Принимая средній вѣсъ человѣка въ 65 килограммовъ, мы получаемъ среднимъ числомъ по 40 калорій въ сутки на килограммъ вѣса тѣла.

У ребенка, теряющаго относительно больше тепла черезъ излученіе и удерживающаго въ силу своего роста часть энергіи въ тканяхъ въ потенциальномъ видѣ, притокъ энергіи долженъ быть *относительно* бѣльшимъ, чѣмъ у взрослого. У совсѣмъ маленькихъ дѣтей Рубнеръ опредѣляетъ его въ 90 калор. на килограммъ вѣса, у 5-лѣтняго ребенка онъ равенъ 80 кал., у 10-лѣтняго 60 кал. Въ 20 лѣтъ запросъ на энергію все еще выше, чѣмъ у вполне взрослого человѣка, и достигаетъ 45 кал. на 1 килограммъ вѣса тѣла.

в. *Пищевой раціонъ при работѣ.* Раціона, о которомъ шла рѣчь, недостаточно для человѣка, выполняющаго какую либо механическую работу. Считаютъ, что хорошій работникъ можетъ произвести въ теченіе 8—9 часовъ около 100000 килограммометровъ *полевой работы*. Раціонъ при выполненіи какой либо работы долженъ быть выше раціона при бездѣятельности, и излишекъ перваго надъ вторымъ долженъ соответствовать потраченной на выполненіе работы энергіи. На дѣлѣ, однако, этого оказывается далеко недостаточно, такъ какъ полезная работа составляетъ лишь часть *всей дѣйствительно выполняемой работы*. Къ послѣдней относится и вспомогательная работа, затрачиваемая на перемѣщеніе тѣла, на усиленіе дыхательныхъ и сердечныхъ движеній и т. п. Въ виду невозможности точно вычислить количество всей работы, его опредѣляютъ для хорошаго работника приблизительно въ 260000 килограммометровъ въ сутки, что соответствуетъ 611 калоріямъ (1 кал.=425 килограммометрамъ). Это

количество энергии должно быть доставлено добавкой къ пищевому раціону. Фактически, однако, такая прибавка оказалась бы *недостаточной*, такъ какъ животный организмъ не въ состояніи превратить въ работу всю энергію пищевыхъ веществъ, хотя въ этомъ смыслѣ результаты его дѣятельности выше, чѣмъ результаты дѣятельности паровой машины. Размѣры прибавки къ раціону при выполненіи какой либо работы опредѣляются экспериментальнымъ путемъ.

Въ респирационной и калориметрической камерѣ Atwater'a находится велосипедъ, снабженный эргометромъ, дающій возможность заключенному въ камерѣ челоѡву выполнять точно учитываемую работу. Ось велосипеда соединена съ динамо-машиной, превращающей выполненную работу въ электрической токъ; послѣдній, проходя черезъ лампу накаливанья, въ свою очередь превращается въ соотвѣтствующее количество теплоты, которая и измѣряется калориметромъ. Въ опытахъ Atwater'a при выполненіи субъектомъ тяжелой, но не чрезмѣрной работы въ 102000 килограммометровъ измѣренный калориметромъ избытокъ энергіи составлялъ 1400 калорій, весь же раціонъ въ калоріяхъ (раціонъ при покой + дополнительный раціонъ) доходилъ до 3750 калорій. Изъ 1400 дополнительныхъ калорій лишь 240 равнялись произведенной механической работѣ (240 кал.=102000 килограммометровъ). Отсюда слѣдуетъ, что лишь 17% энергіи дополнительнаго раціона или 6,4% энергіи всего раціона превращаются въ полезную работу. Gautier того мнѣнія, что это лишь теоретическія вычисленія ученаго, и что хорошій работникъ, приученный къ опредѣленной работѣ и выполняющій послѣднюю на свѣжемъ воздухѣ, превращаетъ въ полезную работу значительно большую часть энергіи своего пищевого раціона, до 25—30% дополнительнаго и до 10% полнаго пищевого раціона. Какъ бы ни дѣлать вычисленія, пищевой раціонъ при средней работѣ въ 100000 килограммометровъ долженъ превышать пищевой раціонъ при бездѣятельности на 1400 кал. Этотъ дополнительный раціонъ долженъ состоять изъ всѣхъ видовъ питательныхъ веществъ.

Къ такимъ же результатамъ приводитъ изученіе обычной пищи рабочихъ различныхъ странъ. Среднія цифры для раціона при выполненіи какой либо работы, вычисленныя по даннымъ различныхъ авторовъ, слѣдующія:

150 гр. бѣлка. 90 гр. жира. 600 гр. углеводовъ.

При выполненіи тяжелой работы (работа углекопа, землекопа, дровосѣка), въ особенности при низкой температурѣ, раціонъ долженъ быть выше. Расходъ энергіи при нѣкоторыхъ работахъ достигаетъ 5, 6 и даже 7 тысячъ калорій.

Единогласія относительно наиболѣе благопріятнаго для организма состава пищевого раціона при работѣ не существуетъ, и вопросъ этотъ еще является предметомъ изученія. Старые физиологи во главѣ съ Liebig'омъ придавали первенствующее значеніе бѣлкамъ. Въ настоящее время подвліяніемъ Шово замѣчается тенденція считать углеводы главнымъ источникомъ энергіи.

Съ этой точки зрѣнія представляетъ большой интересъ пищевой раціонъ, установленный закономъ для солдата. Въ составленныхъ Готье таблицахъ мы находимъ слѣдующія величины:

	Бѣлки.	Жиры.	Углеводы.	Калорій.
Франц. солдатъ (на войнѣ).	182	40	651	3787
Франц. морякъ	152	41	591	3428
Прусск. солдатъ (на войнѣ).	183	34	624	3625

Капитанъ Реггьеръ находитъ что учеты этого раціона, встрѣчаемые въ различныхъ классическихъ работахъ, страдаютъ неточностью. Въ мирное время размѣры пищевого раціона французскаго солдата таковы:

160 гр. бѣлка, 45 гр. жира, 600 гр. углеводовъ,

что составляетъ около 3306 калорій. Раціонъ этотъ почти равенъ пищевому раціону многихъ рабочихъ; онъ лишь нѣсколько бѣднѣе жиромъ. Какъ это ни маловѣроятно, однако, по вычисленіямъ того же автора пищевой раціонъ солдата во время войны меньше, чѣмъ въ мирное время. Нормальный пищевой раціонъ военнаго времени заключаетъ не свыше 2498 калорій, усиленный не больше 2753 кал. при:

169 гр. бѣлка, 30 гр. жира и 475 гр. углеводовъ.

Ясно, что подобный пищевой раціонъ недостаточенъ, и что относительныя количества бѣлка слишкомъ велики по сравненію съ количествомъ углеводовъ и особенно жировъ.

г. *Пищевой эквивалентъ. Изодинамія.* Выше были указаны нормальныя отношенія пищевыхъ веществъ въ типичномъ пищевомъ раціонѣ. Въ извѣстныхъ предѣлахъ отношенія эти могутъ быть нарушаемы. Можно, напримѣръ, уменьшить количество жировъ и увеличить количество углеводовъ, и наоборотъ; можно далѣе уменьшить количество потребляемаго бѣлка, повысивъ въ то-же время количество углеводовъ и наоборотъ. Однако, замѣну одной категоріи пищевыхъ началъ другою нельзя дѣлать, считая граммъ за граммъ; пищевыя вещества заступаютъ другъ друга въ такихъ относительныхъ количествахъ, которыя содержатъ одинаковые запасы энергіи: эти количества получили названіе *изодинамическихъ* количествъ.

Рубнеръ, предложившій впервые этотъ терминъ, вычислилъ, что 100 гр. жира эквивалентны 243 гр. бѣлка, 232 гр. крахмала и 256 гр. глюкозы. Въ соотвѣтствіи съ этими числами и должны быть замѣщаемы одни пищевыя вещества другими, если мы не хотимъ измѣнять общей суммы энергіи пищевого раціона. Если, напр., мы уменьшаемъ количество жира въ пищѣ на 20 гр., то эти 20 гр. должно замѣстить изодинамическимъ количествомъ углеводовъ или бѣлковъ, т. е. 51 гр. сахара или 48 гр. бѣлка; именно такія количества сахара или бѣлка могутъ быть замѣщены 20 гр. жира.

Отсюда возникаетъ предположеніе, что организмъ можетъ использовать въ равной мѣрѣ любой изъ видовъ пищевыхъ веществъ для превращенія въ теплоту, работу и т. п. По мнѣнію Шово, это было бы ошибочнымъ толкованіемъ изодинаміи; послѣдняя должна была бы при рабочей дѣятѣ вычисляться по вѣсу углеводовъ, могущихъ быть замѣщенными бѣлкомъ и жирами, такъ какъ во время работы мышцы затрачиваютъ исключительно углеводы (глюкозы и гликогенъ), а не бѣлки и жиры. По мнѣнію Шово, замѣщеніе пищевыхъ веществъ должно производиться соотвѣтственно *изоглюкозическимъ* вѣсамъ, а не изодинамическимъ, какъ предлагаетъ Рубнеръ.

Результаты расчетов по тому и другому методу отличаются друга от друга. Это разногласіе между Шово и Рубнером до сихъ поръ еще не устранено.

Другимъ интереснымъ и горячо обсуждаемымъ въ послѣдніе годы вопросомъ является вопросъ о значеніи алкоголя, какъ питательнаго вещества.

Atwater и Benedict разрѣшаютъ его въ утвердительномъ смыслѣ, раздѣляя взглядъ многихъ физиологовъ, въ томъ числѣ и Liebig'a, что алкоголь можетъ до извѣстной степени замѣнить жиры и крахмаль. Американскіе изслѣдователи доказали путемъ калориметрическихъ опытовъ на человѣкѣ, что алкоголь въ изодинамическомъ количествѣ можетъ, не нарушая равновѣсія энергіи, замѣстить извѣстное количество жировъ и углеводовъ, при непремѣнномъ условіи, чтобы количество его не превышало 70—80 гр. въ сутки (количество, заключающееся въ 1 литрѣ легкаго вина). Важность этого вопроса становится очевидной, если принять въ соображеніе, что множество людей вводитъ въ свой пищевой рационъ по литру вина въ день, что составляетъ по меньшей мѣрѣ 500 кал. (1 гр. алкоголя = 7 калоріямъ), т. е. около $\frac{1}{6}$ пищевого рациона рабочаго человѣка. Итакъ, если въ составъ діеты, только что достаточной для удовлетворенія потребностей тѣла, входитъ и алкоголь, то послѣдній можетъ быть исключенъ лишь при условіи замѣщенія его эквивалентнымъ количествомъ другихъ пищевыхъ веществъ.

Во всякомъ случаѣ алкоголь занимаетъ особое мѣсто въ ряду другихъ органическихъ пищевыхъ веществъ и обязанъ этимъ тому обстоятельству, что токсическая его доза немногимъ разнится отъ той дозы, при которой алкоголь является питательнымъ веществомъ; къ тому же еще совершенно невозможно установить точную границу между обѣими. Въ силу этихъ свойствъ алкоголя слѣдуетъ предпочитать ему жиры и углеводы. Въ тѣхъ случаяхъ, когда тепловая энергія расходуется въ большихъ количествахъ, какъ, на примѣръ, при очень низкихъ температурахъ, въ качествѣ пищевого вещества употребляется не алкоголь, а жиръ, какъ это дѣлаютъ обитатели полярныхъ странъ—эскимосы. Гдѣ приходится затрачивать много механической энергіи, слѣдуетъ предпочесть алкоголю углеводы, что доказано опытами надъ людьми во время большихъ переходовъ. Однако такое предпочтеніе алкоголю другихъ веществъ вызвано не тѣмъ, что онъ не можетъ служить при своемъ сгораніи въ тѣлѣ достаточнымъ источникомъ энергіи, а исключительно тѣмъ обстоятельствомъ, что за извѣстными предѣлами его токсическія свойства сводятъ къ нулю его питательное дѣйствіе. Принятый въ токсической дозѣ алкоголь, въ силу расширенія сосудовъ, вызываетъ усиленную теплоотдачу путемъ излученія, вызывая еще, сверхъ того, послѣ непродолжительнаго состоянія, возбужденія состояніе нервнаго угнетенія.

Нельзя, впрочемъ, не указать на то обстоятельство, что въ общемъ замѣна однихъ пищевыхъ веществъ другими можетъ быть сдѣлана лишь въ извѣстныхъ предѣлахъ. При замѣнѣ однихъ пищевыхъ веществъ другими приходится принимать во вниманіе: 1) удобоваримость пищевыхъ веществъ и всасывающую способность пищеварительнаго аппарата по отношенію къ той или иной категоріи пищевыхъ началъ; 2) долженъ быть

разрѣшенъ вопросъ о *минимумѣ бѣлка*, необходимо для поддержанія азотистаго равновѣсія. Разсмотримъ, каковъ же этотъ минимумъ?

д. *Минимумъ бѣлка въ пищу*. Точно вычислить необходимый минимумъ содержанія бѣлка въ пищѣ трудно. Выше мы видѣли, что сдѣлать это на основаніи количества разрушаемаго организмомъ во время голоданія бѣлка невозможно; съ другой стороны, если путемъ эмпирическихъ пробъ для животнаго, напр., собаки, установлено минимальное количество мяса, необходимое для поддержанія азотистаго равновѣсія при условіи усиленнаго потребленія животнымъ углеводовъ и жировъ, и собака поставлена подъ этотъ режимъ, то въ началѣ опыта животное чувствуетъ себя удовлетворительно. Но по истеченіи 8—10 недѣль появляются расстройства пищеваренія, желтуха, и животное худѣетъ. Для поддержанія животнаго въ хорошемъ состояніи, невозможно давать ему въ пищу лишь тѣ минимальныя количества бѣлка, которыя только что достаточны, чтобы при содѣйствіи другихъ пищевыхъ веществъ сохранить азотистое равновѣсіе. Обстоятельство это обуславливается тѣмъ, что функція бѣлковыхъ веществъ болѣе сложна и не ограничивается лишь доставкой азота. Они доставляютъ также соли, экстрактивныя вещества, нуклеины и др., которыя также необходимы для жизни, какъ и бѣлокъ, хотя количества ихъ и не такъ велики.

Колеблющаяся около 110 гр. цифра суточнаго количества бѣлка пищевого раціона для мужчины оказывается согласно многимъ опытамъ и наблюденіямъ далеко неустойчивой. Обычная діета многихъ индивидуумовъ доказываетъ, что азотистое равновѣсіе и хорошее самочувствіе могутъ быть достигнуты и при меньшихъ количествахъ бѣлка. Основываясь на многочисленныхъ наблюденіяхъ, Richet минимумъ бѣлка, необходимый для суточнаго раціона человѣка, опредѣляетъ въ 1 гр. на килограммъ вѣса тѣла. Пока мы можемъ принять эту величину. Согласно съ ней, человѣкъ со среднимъ вѣсомъ тѣла можетъ существовать, получая въ пищу 50—70 гр. бѣлка въ сутки.

Различные авторы опредѣляютъ его нѣсколько различно, какъ видно изъ слѣдующей таблицы:

	по Фирордту	по Ранке	по Молешотту
Бѣлковъ	120 грам.	100 грам.	130 грам.
Жира	90 "	100 "	80 "
Крахмала	330 "	240 "	404 "
Воды	2800 "	2600 "	2800 "
Солей	32 "	25 "	30 "

По Фойту пищевой раціонъ выражается слѣдующими цифрами:

	Бѣлка	Жира	Углеродовъ	Калорій
Для мужчинъ	118 грам.	56 грам.	500 грам.	2810
Для женщинъ	94 "	45 "	400 "	2240

Изъ приведенныхъ данныхъ слѣдуетъ, что для взрослого человѣка необходимо ежедневно доставлять 18—20 грам. азота и 280 грам. углерода. Есть мнѣніе, что этотъ раціонъ слишкомъ обилень, что человѣкъ ѣстъ слишкомъ много. И дѣйствительно, у многихъ народовъ пищевой раціонъ гораздо меньше, чѣмъ у европейцевъ. Кромѣ того, пищевой раціонъ дол-

жепъ, конечно, мѣняются сообразно возрасту, росту и работѣ, производимой даннымъ лицомъ.

Пищевой рационъ нужно разсматривать не только съ точки зрѣнія его матеріальнаго состава, но также съ точки зрѣнія того запаса энергіи, который онъ въ себя заключаетъ. Оцѣнка пищи съ этой точки зрѣнія основывается на томъ количествѣ тепла, которое выдѣляется при сожженіи различныхъ питательныхъ началъ въ калориметрѣ, потому что запасъ энергіи, которую пища можетъ передать организму, какъ разъ соответствуетъ этой *теплотѣ сгорания*. Приведенныя цифры пищевого рациона, если ихъ перечислить на содержащуюся въ нихъ энергію, приводятъ къ выводу, что при умѣренной работѣ человекъ долженъ ежедневно получать съ пищей 2500 калорій. Для рабочаго при умѣренной работѣ эта цифра поднимается до 3000—3500 калорій, а при напряженной работѣ она достигаетъ величины 4000 кал.

Одни питательныя начала могутъ замѣщать собой въ смѣшанной пищѣ другія, если только при этомъ принято во вниманіе калорическое значеніе тѣхъ и другихъ, т. е. если замѣщеніе однихъ другими происходитъ въ *изодинамическихъ* количествахъ, т. е. въ такихъ количествахъ, которыя выдѣляютъ одинаковое количество тепла. Съ этой точки зрѣнія Рубнеръ считаетъ 100 грам. жира равноцѣнными 243 грам. сухого мяса, или 232 грам. крахмала, или 256 грам. винограднаго сахара. Въ этихъ изодинамическихъ количествахъ пищевыя вещества могутъ замѣщать другъ друга въ пищевомъ рационѣ (разумѣется, то количество бѣлка, которое необходимо для поддержанія азотистаго равновѣсія и безъ котораго ни одно животное не можетъ обойтись, нельзя ничѣмъ другимъ замѣнять). Однако, по Шово, расчетъ Рубнера неправиленъ; изодинамическія количества нужно разсчитывать на основаніи количествъ сахара, могущихъ образоваться въ организмѣ на счетъ различныхъ пищевыхъ веществъ, такъ какъ мышца во время работы потребляетъ именно углеводы (глюкозу и гликогенъ), а не бѣлки и не жиры. А превращеніе бѣлка и жира въ сахаръ внутри тѣла происходитъ путемъ гидролиза для бѣлка, путемъ окисленія въ случаѣ жира; при томъ и другомъ процессѣ выдѣляется нѣкоторое количество тепла, которое, такимъ образомъ, для мышцы пропадаетъ. Поэтому, если хотятъ замѣстить пищевые углеводы бѣлкомъ или жиромъ, необходимый для замѣны вѣсъ этихъ послѣднихъ долженъ быть вычисленъ на основаніи того количества углеводовъ, которое эти вещества могутъ образовать; при этомъ получаютъ цифры, значительно отличающіяся отъ цифръ Рубнера, напр., 100 грам. жира равноцѣнны 161 грам. сахара по Рубнеру 100 грам. жира изодинамичны 256 грам. сахара).

2-й отд.—Ростъ и развитіе.

Если у взрослога существуетъ равновѣсіе между ассимиляціей и диссимиляціей, то у растущаго организма такого равновѣсія не наблюдается. У этого послѣдняго преобладаетъ ассимиляція надъ диссимиляціей, приходъ надъ расходомъ. Развитіе тѣла, особенно въ вышину (т. е. ростъ), въ разные возрасты происходитъ неодинаково энергично; сначала организмъ растетъ быстро, затѣмъ ростъ замедляется вплоть до достиженія зрѣлаго возраста. Въ первый годъ ростъ равенъ 29 сантиметрамъ, т. е.

составляетъ $\frac{1}{6}$ часть всего увеличенія тѣла; на второмъ году ростъ вдвое меньше, а съ 4—5 лѣтъ и вплоть до зрѣлаго возраста ростъ въ высоту составляетъ лишь $\frac{1}{21}$ часть общаго увеличенія организма. Наоборотъ, развитіе тѣла въ другихъ измѣреніяхъ (ширина и толщина) медленнѣе въ первые годы, чѣмъ къ періоду зрѣлости; развитіе въ этихъ двухъ измѣреніяхъ достигаетъ максимума къ 40—50 годамъ.

Всѣ наши ткани и органы могутъ увеличивать свою массу двоякимъ образомъ, или путемъ увеличенія объема уже существующихъ анатомическихкихъ элементовъ, или образованіемъ новыхъ, т. е. путемъ размноженія клѣтокъ. Второй способъ наиболѣе важенъ для насъ, и съ этой точки зрѣнія процессъ развитія костей представляетъ нѣкоторыя въ высшей степени интересныя особенности. Поэтому мы опишемъ его въ краткихъ чертахъ.

Разсмотримъ ростъ длинной кости по двумъ ея измѣреніямъ, именно въ длину и въ толщину. Ростъ въ длину происходитъ на обоихъ концахъ кости, въ мѣстѣ соединенія діафиза и эпифиза, на счетъ эпифизарнаго хряща. Это правило, подробно развиваемое въ учебникахъ гистологій, было установлено экспериментально Дюгамелемъ; этотъ ученый просверлилъ отверстія въ эпифизѣ растущей кости и въ эти отверстія вогналъ металлическіе штифты, которые могли служить въ дальнѣйшемъ опознавательнымъ пунктомъ; убивши животное черезъ нѣкоторое время, онъ нашелъ, что разстояніе между отверстиями осталось такимъ же, какъ и раньше. Наоборотъ, когда одинъ штифтъ вгонялся въ діафизъ, другой—въ эпифизъ, штифты черезъ нѣкоторое время оказывались на болѣе далекомъ разстояніи, чѣмъ раньше. Этотъ опытъ доказываетъ, что кость растетъ въ длину не путемъ отложенія новаго матеріала въ промежуткахъ стараго вещества кости (какъ другіе органы), а путемъ наложенія молодого костнаго вещества на концы эпифизовъ, т. е. въ эпифизарномъ хрящѣ. Этотъ процессъ окостенѣнія хряща продолжается до тѣхъ поръ, пока кость не достигнетъ своей окончательной длины; тогда эпифизарный хрящъ исчезаетъ, и діафизъ сливается съ эпифизомъ.

Ростъ кости въ толщину происходитъ на счетъ надкостницы путемъ послѣдовательныхъ наслоеній на поверхность кости новыхъ слоевъ костнаго вещества. Дюгамель обвязывалъ поверхность растущей кости проволокой и черезъ нѣкоторое время находилъ эту проволоку въ толщѣ костнаго вещества, а еще позднѣе—внутри костномозгового канала. Для изученія того же вопроса Флурансъ воспользовался тѣмъ обстоятельствомъ, что послѣ прибавки къ пищѣ марены кости окрашиваются въ красный цвѣтъ. Если животное убивалось спустя нѣкоторое время послѣ прекращенія кормленія мареной, красные слои передвигались по направленію къ внутренней полости кости. Изъ этихъ опытовъ былъ сдѣланъ выводъ, что ростъ кости въ толщину происходитъ путемъ отложенія на счетъ надкостницы новыхъ слоевъ костнаго вещества, передвигающихся затѣмъ съ периферіи къ центру. Далѣе, эти опыты показываютъ, что наиболѣе старые слои костнаго вещества рассасываются съ поверхности, обращенной въ костномозговой каналъ.

Такимъ образомъ, на кости были ясно обнаружены два процесса: ассимиляціи и диссимиляціи. Флурансу принадлежитъ заслуга выясненія

роли надкостницы, благодаря чему онъ имѣлъ возможность предсказать, что при помощи костеобразовательной функціи періоста можно создать костную ткань въ любомъ мѣстѣ организма. Этимъ теоретическимъ выводомъ воспользовался Олье, показавшій въ своихъ знаменитыхъ опытахъ, что куски надкостницы, пересаженные въ другія ткани, образуютъ кость; этотъ же ученый показалъ, что костеобразовательная функція свойственна наиболѣе глубокимъ слоямъ надкостницы, т. назыв. остеогенному слою состоящему изъ отдѣльныхъ клѣтокъ; соскабливая этотъ слой и перенося соскобъ, состоящій изъ отдѣльныхъ клѣтокъ, въ ткань, обильно снабженную сосудистой сѣтью, напр., въ гребень пѣтуха, Олье наблюдалъ здѣсь развитіе кости. Практическая хирургія воспользовалась результатомъ этихъ опытовъ при производствѣ резекцій, т. е. частичныхъ удаленій кости. Впрочемъ, описанное свойство надкостницы представляетъ собой лишь частный случай болѣе общаго свойства, принадлежащаго всѣмъ, вообще, тканямъ, именно способности *регенерировать* удаленные участки ткани. Эта способность къ регенераціи у низшихъ животныхъ развита въ очень сильной степени (регенерація отрѣзанныхъ конечностей тритона, хвоста ящерицы и проч.). На этомъ же свойствѣ основана способность тканей сохранять свои жизненные свойства послѣ пересадки изъ одного пункта организма въ другой; эта способность даетъ возможность пересаживать, прививать животныя ткани подобно тому, какъ дѣлаютъ прививки растеніямъ. Такъ, удавалось трансплантировать лоскуты эпидермиса или даже кожи (пересадка кожи по Ollier-Thiersch'у), части железъ, напр., щитовидной, яичниковъ и т. п. Коррелю удалось также приживить отрѣзки сосудовъ на мѣсто вырѣзанныхъ участковъ артерій, пользуясь сосудистыми швами на почечную артерію и вену, ему удалось пересадить почку. Такія пересадки органовъ обыкновенно бываютъ удачны только на томъ самомъ субъектѣ, которому принадлежалъ трансплантируемый органъ (*аутопластическая пересадка*), изрѣдка онѣ удаются на другомъ субъектѣ того же вида (*гомопластическая пересадка*), и никогда не удаются на животныхъ другого вида.

Нѣкоторыя ткани продолжаютъ расти и развиваться и внѣ организма *in vitro*, если ихъ помѣстить въ лимфу или кровяную плазму (*культура тканей*). Гарризонъ выращивалъ въ капль лимфы частицы зародыша лягушки и наблюдалъ *in vitro* развитіе нервовъ изъ центральной нервной системы; такимъ же образомъ производилась и культура частей эмбриональнаго сердца. Коррелю удалось также наблюдать *in vitro* дѣленіе клѣтокъ на кусочкахъ тканей, взятыхъ отъ взрослого организма.

Г Л А В А VI.

Отдѣлительные процессы.

Нѣкоторые органы тѣла, называемые железами, имѣютъ задачей выдѣлять изъ крови, или образовывать изъ матеріаловъ, доставляемыхъ кровью, разнаго рода вещества, предназначенныя или къ выдѣленію наружу или къ обратному всасыванью въ кровь. Въ этомъ состоятъ отдѣ-

длительные процессы. Мы изучимъ сперва отдѣлительную функцію съ общей точки зрѣнія, затѣмъ опишемъ различные отдѣлительные процессы въ отдѣльности.

1-й отд. Обь отдѣлительныхъ процессахъ вообще.

Терминъ „отдѣлительный процессъ“ указываетъ не только на способность железъ отдѣлять нѣкоторые вещества, находящіяся въ растворѣ въ крови; этотъ терминъ указываетъ также, что железистыя клѣтки способны дѣлать выборъ между тѣми веществами, которыя подвозятся къ нимъ кровью, напр., почка выбираетъ изъ крови мочевины. Однако, при отдѣлительномъ процессѣ имѣетъ мѣсто не только выборъ и отдѣленіе уже существующихъ въ крови веществъ; здѣсь наблюдается также очень часто образованіе новыхъ веществъ; такъ, слизь, ферменты (пепсинъ, трипсинъ и проч.) въ крови не содержатся; они образуются благодаря специфической дѣятельности железистыхъ клѣтокъ. Сказанное даетъ понятіе о характерѣ отдѣлительныхъ процессовъ въ ихъ общихъ чертахъ. Железистыя клѣтки обладаютъ сложно построенной протоплазмой; эмбриологически онѣ развиваются изъ покровнаго эпителия, но съ физиологической точки зрѣнія ихъ слѣдуетъ отличать отъ этого послѣдняго, такъ какъ онѣ приобрѣли новыя свойства.

Вещества, извлеченныя железистыми клѣтками изъ крови, а также и образованныя внутри ихъ протоплазмы, или выдѣляются наружу, или всасываются обратно въ кровь; въ первомъ случаѣ, продуктъ отдѣлительнаго процесса изливается изъ железы, представляетъ ли онъ собой отбросъ, какъ моча, или онъ участвуетъ еще въ выполненіи нѣкоторыхъ физиологическихъ задачъ, какъ, напр., пищеварительные соки; такого рода отдѣленіе можно назвать *внѣшней секреціей*; во второмъ случаѣ продуктъ отдѣленія входитъ въ составъ внутренней среды; такое отдѣленіе называется *внутренней секреціей*, примѣромъ которой можетъ служить образованіе сахара въ печени.

Экскреціей или *выдѣленіемъ* называется процессъ изгнанія продукта отдѣленія изъ железы, или общѣе, изъ железистой клѣтки; терминъ *отдѣленіе* обозначаетъ, такимъ образомъ, только тотъ процессъ, который имѣетъ мѣсто внутри протоплазмы отдѣлительной клѣтки. Разсмотримъ для примѣра отдѣленіе слизи бокаловидной клѣтки кишечнаго эпителия, клѣткой, представляющей собой истинную одноклѣточную железу. Слизь, вырабатываемая протоплазмой, мало-по-малу выполняетъ все тѣло клѣтки и въ концѣ концовъ отгѣсняетъ протоплазму и ядро къ одному концу клѣтки, въ то время какъ съ другого конца выпячивается слизистая трубка (рис. 126).

Въ этомъ случаѣ, повидимому, процессы отдѣленія и выдѣленія совпадаютъ другъ съ другомъ. То же самое, въ сущности, наблюдается и въ сложныхъ железахъ, но обыкновенно терминомъ „выдѣленіе“ обозначаютъ выходъ отдѣлительныхъ продуктовъ чрезъ выводные протоки железъ, а выдѣленіе въ самой железистой клѣткѣ не различаютъ отъ отдѣленія.



Рис. 126.
Бокаловидная
клѣтка. Отдѣ-
леніе слизи.

1—протоплазма;
2—ядро; 3—слизь.

Въ нижеслѣдующемъ общемъ очеркѣ отдѣлительныхъ процессовъ мы будемъ имѣть въ виду только ихъ механизмъ, ихъ фізіологическое значеніе и классификацію ихъ.

1. Механизмъ отдѣлительныхъ процессовъ.—Въ отдѣлительномъ процессѣ участвуютъ три различныхъ явленія, которыя мы и изучимъ отдѣльно, а именно: измѣненіе кровообращенія, роль железистаго эпителія, вліяніе нервной системы и химическаго состава крови на отдѣленія.

а. Измѣненія кровообращенія.—Всякій продуктъ отдѣленія содержитъ извѣстное количество воды. Эта вода происходитъ изъ крови и фильтруется въ ткань железы чрезъ стѣнку кровеносныхъ капилляровъ. Въ этомъ процессѣ, повидимому, чисто механическомъ, во время отдѣленія наблюдаются условія, благоприятствующія фильтраціи; сюда относится увеличеніе кровоснабженія железы и повышеніе кровяного давленія во время отдѣленія. Поэтому, въ моментъ работы ткань железы краснѣетъ, ея капилляры распираются; далѣе, кровь, оттекающая отъ железы по венамъ, во время отдѣленія не имѣетъ свойственнаго венозной крови темнаго цвѣта; она сохраняетъ алый цвѣтъ, потому что въ силу значительнаго усиленія кровяного тока въ капиллярахъ кровь сохраняетъ свойства артеріальной крови. Въ железахъ, функционирующихъ непрерывно, какъ почка, оттекающая отъ железы кровь сохраняетъ всегда алый цвѣтъ.

б. Роль железистаго эпителія.—Главная роль въ процессѣ отдѣленія выпадаетъ на долю железистыхъ клѣтокъ. Эти послѣднія образуютъ и отдѣляютъ тѣ продукты, которые характеризуютъ данное отдѣленіе. Даже самый процессъ фильтраціи воды чрезъ железы стоитъ въ зависимости отъ дѣятельности клѣтокъ. Это доказывается слѣдующимъ опытомъ Овербека; послѣ наложенія лигатуры на почечную артерію мочеотдѣленіе прекращается вслѣдствіе остановки кровяного тока въ почкѣ; если теперь, спустя $\frac{1}{4}$ часа, снять лигатуру и возстановить такимъ образомъ нормальныя условія кровообращенія, отдѣленіе мочи начинается не сразу, а спустя лишь болѣе или менѣе долгое время. Если бы отдѣленіе воды почкой было чисто механическимъ процессомъ, ничего подобнаго мы не имѣли бы, потому что всѣ физическія условія фильтраціи, (т. е. токъ крови, извѣстное ея давленіе) возстановляются тотчасъ же, какъ только удалена лигатура. Если же тѣмъ не менѣе послѣ снятія лигатуры мочеотдѣленіе не возстановляется, это зависитъ отъ того, что протоплазма клѣтокъ, отъ дѣятельности которой зависитъ отдѣленіе, потерпѣла извѣстный ущербъ вслѣдствіе анеміи во время прекращенія кровяного тока.

Въ нѣкоторыхъ железахъ железистыя клѣтки запасаютъ специфическіе продукты отдѣленія въ періоды покоя железы. Именно такимъ путемъ накапливаются тѣ зернышки зимогена, которыя мы видѣли выше въ пассивныхъ железахъ и въ панкреатической железнѣ.

Въ моментъ отдѣленія железистыя клѣтки опорожняются отъ тѣхъ продуктовъ, которые были ими выработаны; однако, ихъ протоплазма не разрушается и продолжаетъ по прежнему вырабатывать специфическіе продукты. Такъ происходитъ дѣло въ большей части железъ (*мерокриновыя железы*). Въ другихъ, какъ, напр., въ сальныхъ железахъ, железистая клѣтка, нагруженная продуктами специфической дѣятельности своей про-

топлазмы, отслаивается отъ ткани и умираетъ, такъ что процессъ отдѣленія связанъ здѣсь съ гибелью клѣтокъ (*голокринового железа*).

в. *Вліяніе нервной системы.*—Нервная система вмѣшивается двоякимъ образомъ въ процессъ отдѣленія; она оказываетъ вліяніе какъ на самую железистую клѣтку, такъ и на сосудистый аппаратъ железы. Доказательствомъ этому служить опытъ раздраженія барабанной струны. Людвигъ въ 1851 году открылъ, что раздраженіе периферическаго конца язычнаго нерва вызываетъ обильное слюноотдѣленіе въ подчелюстной железѣ. Кл. Бернаръ показалъ вскорѣ послѣ этого, что описываемое дѣйствіе принадлежитъ не самому язычному нерву, а барабанной струнѣ, волокна которой присоединяются къ язычному нерву. Этотъ ученый наблюдалъ, далѣе, что раздраженіе барабанной струны вызываетъ ясно выраженное расширение сосудовъ железы, благодаря которому вытекающая изъ вѣнь железы кровь имѣетъ алый цвѣтъ и обнаруживаетъ пульсацію. Пораженный этимъ явленіемъ, Кл. Бернаръ предполагалъ, что отдѣленіе слюны есть лишь вторичное явленіе, вслѣдствіе того усиленія кровяного тока, которое имѣетъ мѣсто въ железѣ во время отдѣленія слюны. Такое толкованіе, однако, односторонне. Въ барабанной струнѣ на ряду съ сосудорасширительными волокнами присутствуютъ волокна другого рода, которыя нужно назвать *секреторными*, такъ какъ они вліяютъ непосредственно на самую железистую клѣтку. Въ самомъ дѣлѣ, Людвигъ показалъ, что во время раздраженія струны давленіе слюны въ Вартоновомъ протоктѣ выше, чѣмъ кровяное давленіе въ сонной артеріи; это обстоятельство доказываетъ, что при раздраженіи секреторныхъ нервовъ железы, во всякомъ случаѣ, имѣетъ мѣсто не простая фильтрація жидкости. Людвигъ показалъ далѣе, что раздраженіе струны вызываетъ слюноотдѣленіе и тогда, когда всѣ сосуды железы были предварительно перевязаны и даже на головѣ животнаго, отрѣзанной отъ туловища. Гейденгайзъ, съ другой стороны, показалъ, что отдѣленіе слюны можетъ отсутствовать несмотря на расширение сосудовъ железы, если до раздраженія струны отравить животное атропиномъ; въ этихъ условіяхъ въ отвѣтъ на раздраженіе струны сосуды ея расширяются, какъ въ нормѣ, но и самое сильное раздраженіе струны не вызываетъ выдѣленія ни единой капли жидкости. Слѣдовательно, тѣ два явленія—слюноотдѣленіе и расширение сосудовъ,—которыя наблюдаются при раздраженіи барабанной струны, хотя нормально они и соединены самымъ тѣснымъ образомъ между собою, въ дѣйствительности независимы одно отъ другого и приходится допустить, что нервы оказываютъ специфическое вліяніе на отдѣлительную клѣтку. При описаніи потоотдѣленія мы еще встрѣтимся съ подобными же условіями.

Нѣкоторые яды дѣйствуютъ значительнымъ образомъ на отдѣлительные процессы. Здѣсь особенно нужно отмѣтить два яда, являющихся антагонистами другъ другу: атропинъ, алкалоидъ белладонны, угнетаетъ отдѣлительные процессы, а пилокарпинъ, алкалоидъ сѣмянъ яборанди, наоборотъ, возбуждаетъ всякаго рода отдѣлительные процессы.

г. *Вліяніе химическаго состава крови.*—Железы очень чувствительны къ измѣненію химическаго состава крови, и особенно въ послѣднее время было доказано важное значеніе *гуморальныхъ вліяній* на отдѣлительные про-

цессы. Измѣненія состава крови могутъ быть чисто случайнаго характера или же, наоборотъ, бываютъ явно фізіологическимъ, нормальнымъ явленіемъ. Многія лѣкарственныя вещества, введенныя въ организмъ, выдѣляются наружу железами, при чемъ здѣсь нужно отмѣтить нѣкоторую избирательную способность железъ. Это доказывается слѣдующимъ классическимъ опытомъ Кл. Бернара: послѣ впрыскиванья въ сосуды животнаго смѣси глюкозы, желтой кровяной соли и іодистаго калия эти вещества находятъ въ различныхъ отдѣленіяхъ: глюкозу и желтую соль—въ мочѣ, а іодистый калий—въ слюнѣ. Фізіологическое, нормальное гуморальное дѣйствіе на железы обнаруживается всего явнѣе на пищеварительныхъ железахъ; мы уже познакомились выше съ типомъ такихъ возбуждающихъ секретію веществъ; это т. назыв. *секретинъ* Байлиса и Старлинга, образующійся при соприкосновеніи слизистой оболочки двѣнадцатиперстной кишки съ кислотой и вызывающій обильное отдѣленіе поджелудочнаго сока, какъ только онъ соприкасается съ клѣтками поджелудочной железы черезъ кровь. Но поджелудочная железа не является единственной железой, подверженной гуморальнымъ вліяніямъ. Отдѣленіе желчи также можетъ быть вызвано внутривеннымъ впрыскиваньемъ мацерированной въ кислотѣ слизистой оболочки двѣнадцатиперстной кишки (Henri и Portier). Между различными частями железнатаго аппарата замѣчается нерѣдко очень тѣсная связь, и эта связь устанавливается не только чрезъ нервную систему, но и чрезъ кровяной токъ.

Въ настоящее время всѣ вещества, которыя циркулируютъ въ крови и создаютъ функціональную связь между различными органами путемъ непосредственнаго возбужденія клѣточныхъ элементовъ этихъ органовъ, носятъ общее названіе *гормоновъ*.

2. Классификація отдѣлительныхъ процессовъ и ихъ фізіологическое значеніе.—Отдѣлительные процессы можно подраздѣлить на основаніи ихъ фізіологическаго значенія. Съ этой точки зрѣнія отличаютъ: 1) тѣ отдѣлительные процессы, задача которыхъ состоитъ въ выведеніи изъ организма продуктовъ обмѣна веществъ (напр., отдѣленіе мочи, пота); 2) отдѣлительные процессы, продукты которыхъ всасываются обратно въ кровь (напр., отдѣленіе т. назыв. кровяныхъ железъ) и 3) отдѣлительные процессы, промежуточные между двумя предшествующими типами (напр., отдѣленіе желчи). Съ той же точки зрѣнія Глей предложилъ подраздѣлить всѣ железнатые аппараты на двѣ категоріи: 1) железы съ питательнымъ назначеніемъ и 2) железы съ защитительнымъ назначеніемъ. Кромѣ того, согласно механизму отдѣленій, ихъ можно раздѣлить на 1) наружные секреторные процессы и 2) на внутренніе секреторные процессы. Въ этомъ отношеніи нѣкоторыя железы, какъ печень, совмѣщаютъ въ себѣ два типа, такъ какъ печень какъ желчеотдѣлительный органъ, принадлежитъ къ железамъ съ внѣшней секретіей, а въ силу своихъ сахарообразовательныхъ свойствъ должна быть отнесена къ железамъ съ внутренней секретіей.

2-й отд.—Внѣшняя секретія.

Многіе отдѣлительные процессы, принадлежащіе къ этой категоріи, уже описаны въ главѣ о пищевареніи: на нихъ мы не будемъ останавли-

ваться больше. Въ дальѣйшемъ мы разсмотримъ только отдѣленіе мочи, желчи, пота и молока. Что касается отдѣлительныхъ процессовъ въ органахъ чувствъ и въ половомъ аппаратѣ, о нихъ будетъ сказано въ соответствующихъ главахъ.

§ 1. Отдѣленіе мочи.

Почки, на ряду съ легкими, являются главнымъ органомъ для удаленія изъ организма продуктовъ обмѣна веществъ. Онѣ выдѣляютъ изъ организма разнаго рода отбросы, преимущественно азотистыя тѣла, происходящія изъ бѣлковой молекулы, разрушающейся при обмѣнѣ веществъ. Мы разсмотримъ сперва общія свойства мочи, механизмъ мочеотдѣленія, его физиологическое значеніе и, наконецъ, выдѣленіе мочи изъ пузыря.

1. Моча.—Полное изложеніе свойствъ мочи можно найти въ учебникахъ физиологической химіи. Мы коснемся здѣсь лишь въ главныхъ чертахъ этого вопроса.

а. Общія свойства.—Суточное количество мочи у взрослого достигаетъ приблизительно 1500 грм. Реакція мочи—кислая (вѣсь, вообще, жидкости организма имѣютъ щелочную реакцію, за исключеніемъ мочи, желудочнаго сока и пота). Кислыя свойства мочи зависятъ отъ присутствія въ ней кислыхъ солей (фосфаты), а не свободной кислоты. Однако, при растительной діетѣ моча пріобрѣтаетъ щелочную реакцію, а у травоядныхъ щелочная реакція мочи наблюдается, какъ правило. Моча пріобрѣтаетъ также щелочную реакцію при разложеніи (превращеніе мочевины въ углекислый аммоній). Удѣльный вѣсъ мочи, смотря по количеству содержащейся въ ней воды, мѣняется: въ среднемъ для смѣси разныхъ порцій мочи, выдѣленныхъ въ теченіе сутокъ, удѣльный вѣсъ=1,020. Послѣ питья жидкостей моча становится болѣе водянистой, слабѣе окрашенной (*urina rotus*); въ промежутки между пріемами жидкостей моча бываетъ болѣе концентрирована. Почки служатъ главнымъ органомъ для выдѣленія воды изъ тѣла; считая, что ежедневно въ организмъ вводится 3 литра воды, мы находимъ, что половина этого количества (1500 грм.) выводится почками, 1000 грм. кожей (потъ) и 500 грм. легкими. Замѣчается извѣстный антагонизмъ между выдѣленіемъ воды почками и кожей, такъ что усиленная дѣятельность одного органа подавляетъ работу другого и наоборотъ.

б. Химическій составъ.—Количество твердыхъ веществъ, выдѣляемыхъ мочей за сутки, составляетъ 60—65 грм.; слѣдов., для взрослого человѣка, въ 65 килограммовъ вѣса тѣла, на 1 килограммъ выдѣляется съ мочей ежедневно 1 грм. твердыхъ веществъ.

Половина ихъ состоитъ изъ *мочевины*. Послѣдняя представляетъ собой продуктъ бѣлковаго обмѣна веществъ. Почти весь азотъ (80—85%), выдѣляемый изъ организма, содержится въ мочевинонѣ.

Прочія азотистыя вещества содержатся въ мочѣ лишь въ незначительномъ количествѣ; сюда, главнымъ образомъ, относятся *аммиакъ*, азотъ котораго составляетъ 2—5% общаго количества азота; *мочевая кислота* и различныя ея соли (*ураты*), которыхъ при нормальныхъ условіяхъ выдѣляется въ теченіе сутокъ меньше грамма, въ нѣкоторыхъ же патологическихъ

случаяхъ (мочекислый діатезъ, подагра) количество ихъ возрастаетъ, и они накапливаются въ организмъ (у птицъ и пресмыкающихся главнымъ продуктомъ азотистаго обмѣна является не мочевины, а мочева кислота); другія азотистыя вещества мочи состоятъ изъ гищуровой кислоты, креатина и ксантиновыхъ тѣлъ; *гищуровая кислота* находится въ довольно большомъ количествѣ въ мочѣ травоядныхъ; *креатининъ* выдѣляется въ количествѣ 1 гр. за сутки, а содержаніе *ксантиновыхъ* или *пуриновыхъ* тѣлъ (*ксантинъ*, *гипоксантинъ*, *гуанинъ* и др.) въ мочѣ совершенно ничтожно.

Количество азотистыхъ тѣлъ въ мочѣ мѣняется въ зависимости отъ разныхъ условій, главнымъ образомъ, въ зависимости отъ условій питанія; оно повышается при животной діетѣ, падаетъ при растительной. Голоданіе значительно понижаетъ выдѣленіе мочевины, но не прекращаетъ его, такъ какъ въ этомъ случаѣ разложенію подвергаются собственные бѣлки тѣла. Въ главѣ о пищевомъ раціонѣ мы пришли къ выводу, что взрослый человекъ потребляетъ въ среднемъ около 100 гр. бѣлка въ сутки. 100 гр. бѣлка, диссимилируясь, даютъ 33 гр. мочевины, содержащей 16 гр. азота.

Эти 16 гр. азота должны цѣликомъ заключаться въ суточномъ количествѣ мочи, такъ какъ принятый азотъ выдѣляется цѣликомъ, по крайней мѣрѣ, у взрослого человека, находящагося въ состояніи азотистаго равновѣсія. Чтобы по общему количеству азота мочи вычислить соответствующее количество разрушеннаго въ тѣлѣ бѣлка, надо весь азота мочи помножить на $\frac{100}{16}$, т. е. на коэффициентъ 6,25.

Уже по одному содержанію мочевины можно судить о диссимиляціи азотистыхъ веществъ. Мочевина ($\text{CO} \begin{matrix} \text{NH}_2 \\ \text{NH}_2 \end{matrix}$) состоитъ по весу наполовину изъ азота, а такъ какъ она по количеству значительно превосходитъ все остальные азотистыя вещества, то по азоту мочевины можно судить о количествѣ разрушеннаго бѣлка.

Однако, общее количество азота имѣетъ чрезвычайно важное значеніе. Вытя изъ общаго количества азота азотъ мочевины, мы получаемъ количество азота, заключающагося во всехъ прочихъ азотистыхъ веществахъ (15% общаго количества азота).

Чѣмъ больше отношеніе $\frac{\text{азотъ мочевины}}{\text{весь азотъ}}$ приближается къ единицѣ, т. е. чѣмъ большее количество азота выдѣляется въ формѣ мочевины, тѣмъ лучше питаніе; всякое уменьшеніе этого отношенія, т. е. увеличеніе количества менѣе окисленныхъ продуктовъ распада, свидѣтельствуетъ объ упадкѣ питанія.

Изъ другихъ составныхъ веществъ мочи важное значеніе имѣютъ соли (около 20 гр. за сутки). Соли мочи состоятъ, главнымъ образомъ, изъ *хлоридовъ*, *фосфатовъ* и *сульфатовъ*. Хлориды состоятъ, преимущественно, изъ хлористаго натрія, количество котораго мѣняется, смотря по содержанію этой соли въ пищѣ (въ среднемъ оно составляетъ 10—12 гр.). Количество фосфатовъ щелочныхъ (K и Na) и щелочноземельныхъ (Ca, Mg) металловъ достигаетъ 3 гр. за сутки, суточное количество сульфатовъ равно 4 гр.

Наконецъ, въ мочѣ содержатся соли парныхъ сѣрныхъ кислотъ (фено-сѣрной, индоксилосѣрной и скатоксилосѣрной кислоты) и красящія вещества (урохромъ, уробилинъ).

2. Механизмъ мочеотдѣленія.—Для пониманія механизма мочеотдѣленія необходимо знакомство съ строеніемъ мочеотдѣлительнаго аппарата—почки. Извѣстно, что мочевые пути начинаются въ корковомъ веществѣ почки шарообразнымъ расширеніемъ (*Бауманова капсула*), содержащимъ внутри клубокъ сосудовъ, такъ назыв. *Мальпигиевъ клубочекъ*. Клубочекъ состоитъ изъ нѣсколькихъ петель маленькой артерійки, происходящей изъ почечной артеріи (*vas afferens* клубочка) и дающей затѣмъ начало также артеріальному сосуду (*vas efferens*), который уже образуетъ капиллярную сѣть вокругъ мочевыхъ канальцевъ и лишь послѣ этого переходитъ въ вены (рис. 127).

Изъ описаннаго строенія слѣдуетъ, что Мальпигиевъ клубочекъ состоитъ не изъ капилляровъ въ истинномъ смыслѣ этого слова, но изъ особымъ образомъ расположенныхъ артеріальныхъ сосудовъ, напоминающихъ собой то, что въ анатоміи называется *чудной сѣтью*. Физиологическимъ слѣдствіемъ такого расположенія будетъ то, что въ сосудахъ клубочка кровяное давленіе выше, чѣмъ въ капиллярной сѣти, а это обстоятельство благоприятствуетъ фильтраціи воды чрезъ стѣнки сосудовъ клубочка.

За Баумановой капсулой слѣдуетъ извитой каналецъ, петля Генле, соединительный каналецъ и, наконецъ, собирательная трубочка (рис. 128). Для физиолога особенный интересъ представляетъ строеніе эпителія, выстилающаго мочевые канальцы. Въ различныхъ отдѣлахъ этотъ эпителій имѣетъ разное строеніе; въ Баумановой капсулѣ и въ нисходящей части Генлевой петли онъ состоитъ изъ плоскихъ клѣтокъ, а въ извитыхъ канальцахъ и въ восходящей части петли Генле мы встрѣчаемъ цилиндрической эпителій, состоящей изъ объемистыхъ клѣтокъ, занимающихъ почти всю полость трубки и оставляющихъ лишь маленькій просвѣтъ; протоплазма этихъ клѣтокъ мутна, зерниста и исчерчена рядомъ полосокъ (рис. 129).

Для объясненія механизма мочеотдѣленія предложено нѣсколько теорій; мы не будемъ придавать слишкомъ большаго значенія этимъ теоретическимъ взглядамъ, а остановимся, главнымъ образомъ, на тѣхъ условіяхъ, которыя оказываютъ вліяніе на мочеотдѣленіе.

А. Теорія мочеотдѣленія.—Въ процессѣ мочеотдѣленія различаютъ два явленія: одно чисто физическое—фильтрація воды и другое, зависящее отъ специфической дѣятельности эпителія извитыхъ канальцевъ. Бауманъ предполагалъ, что въ клубочкахъ фильтруются исключительно вода и соли мочи, а остальные твердыя вещества выдѣляются въ извитыхъ канальцахъ. Согласно же теоріи Людвига, въ клубочкахъ фильтруется растворъ, содержащій всѣ составныя части мочи; такимъ образомъ, готовая

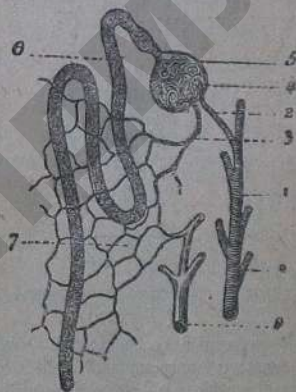


Рис. 127.

Схема кровообращенія въ почкѣ.

1—артерія клубочковъ. 2—приносящій сосудъ клубочковъ. 3—отходящій сосудъ. 4—клубочекъ. 5—Бауманова капсула, 6—извитой каналецъ, 7—капиллярная сѣть. 8—вена.

моча, по взгляду Людвига, выдѣляется уже въ клубочкахъ, только эта моча очень разведена водой и въ дальнѣйшемъ, въ канальцахъ, она под-

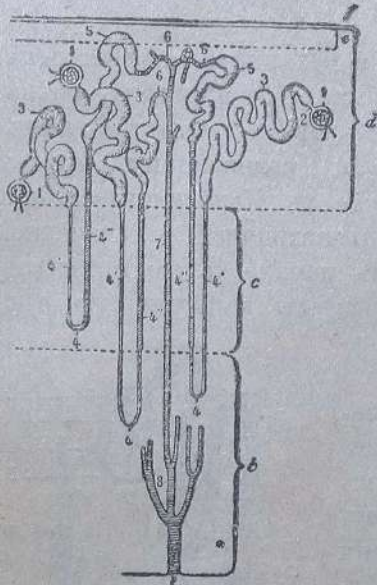


Рис. 128.

Схема строения мочевых путей (Тестю).

а — почечный сосочекъ; *б* — сосочковая область; *с* — пограничный слой. *d* — корковый слой. *e* — субкапсулярный слой. *f* — фиброзная капсула почки. 1 — Мальпигиевъ клубочекъ. 2 — шейка мочевых канальцев. 3 — извитой каналець. 4 — петля Генле. 4' — нисходящее колено петли. 4'' — восходящее колено. 5 — вставочная часть. 6 — соединительные канальцы. 7 — собирательная трубочка первого порядка. 8 — собирательная трубочка второго порядка.

чеотдѣленія существуетъ очень тѣсная зависимость. Чѣмъ выше давление въ почечной артеріи, тѣмъ энергичнѣе мочеотдѣленіе. Всѣ причины, вызывающія повышение кровяного давления, напр., введеніе въ организмъ воды, усиленіе сердечной дѣятельности и проч., усиливаютъ мочеотдѣленіе. Обратное, при пониженіи кровяного давления мочеотдѣленіе падаетъ и прекращается совершенно, какъ только давление крови падаетъ до 4 стм. ртутнаго столба.

Во всякомъ случаѣ строгой пропорціональности между колебаніями кровяного давления и измѣненіемъ интенсивности мочеотдѣленія не существуетъ. При высокомъ кровяномъ давленіи дальнѣйшее повышение его очень слабо влияетъ на мочеотдѣленіе; при другихъ условіяхъ уже небольшое повышение давления (на 1—2 стм.) значительно увеличиваетъ діурезъ. Въ самомъ дѣлѣ, на процессъ мочеотдѣленія влияют, въ сущности, давление крови не въ почечной артеріи, но главнымъ образомъ, *давление и скорость* кровяного тока въ *капиллярахъ* почки. Поэтому при не измѣняющемся давленіи въ общемъ кругу кровообращенія, мочеотдѣленіе значительно усиливается, если мелкіе сосуды почки расширяются и пропускаютъ большее количество крови черезъ почку. Обратное, суженіе почеч-

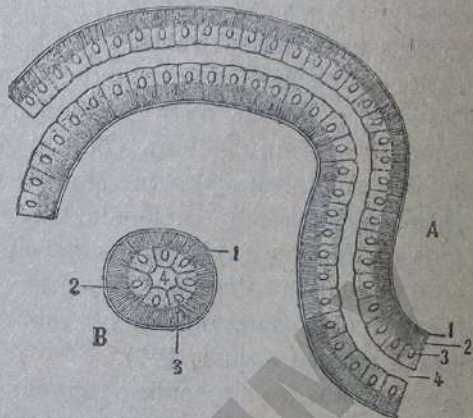


Рис. 129.

Строение извитого канальца; А — въ продольномъ; В — въ поперечномъ разрѣзѣ (Тестю).

1 — глинивая мембрана propria. 2 — плачковый эпителий, пестерчатый въ глубокой части, съ зернистой протоплазмой въ части, обращенной къ просвѣту. 3 — адро. 4 — просвѣтъ канальца.

вергается сгущенію, благодаря всасыванію воды обратно въ кровь.

Б Условія мочеотдѣленія. — Изучимъ влияніе на процессъ мочеотдѣленія условій кровяного тока въ почкѣ, дѣятельности эпителиальныхъ кѣттокъ, нервной системы и химическаго состава крови.

а. Вліяніе кровяного тока. — Между кровообращеніемъ въ почкѣ и процессомъ мочеотдѣленія

ныхъ сосудовъ, хотя оно и ведетъ къ повышенію кровяного давленія, уменьшаетъ мочеотдѣленіе. Словомъ, мочеотдѣленіе зависитъ отъ двухъ факторовъ: кровяного давленія и скорости кровяного тока въ почкѣ, главнымъ образомъ, въ клубочкахъ ея, а оба эти фактора стоятъ въ свою очередь въ зависимости отъ вазомоторныхъ нервовъ.

Существуетъ еще одинъ физическій факторъ, играющій очень важную роль въ механизмъ мочеотдѣленія; это *осмотическое давленіе* или *молекулярная концентрація* (см. выше, въ первой части) кровяной плазмы. Нормально, молекулярная концентрація мочи значительно выше молекулярной концентрація крови. Температура замерзанія мочи лежитъ при -2° , въ то время какъ для кровяной плазмы она равна $-0,55^{\circ}$. Это обстоятельство указываетъ, что въ механизмъ мочеотдѣленія во всякомъ случаѣ участвуютъ не однѣ только осмотическія силы. Но несомнѣнно, что измѣненіе осмотическаго давленія крови очень замѣтно вліяетъ на мочеотдѣленіе. Такъ, если уменьшить осмотическое давленіе крови, выпрыскивая въ сосуды животнаго воду, мочеотдѣленіе уменьшается и можетъ даже совершенно остановиться; наоборотъ, выпрыскиваніе гипертоническаго раствора соли или сахара повышаетъ діурезъ. Слѣдовательно, въ первомъ случаѣ молекулярная концентрація кровяной плазмы уменьшилась, и ея осмотическое давленіе упало; этого достаточно, чтобъ задержать мочеотдѣленіе, хотя одновременно съ этимъ объемъ крови и увеличился. Наоборотъ, во второмъ случаѣ усиленіе молекулярной концентрація плазмы вызываетъ притокъ въ кровяное русло тканевой жидкости, для того чтобъ возстановить нормальное осмотическое давленіе крови. Кровь разводится благодаря этому водой, однако, лишь до нормальной молекулярной концентрація; такимъ образомъ, объемъ крови увеличивается безъ соотвѣтственнаго паденія осмотическаго давленія. Наступаетъ болѣе или менѣе значительная, смотря по крѣпости выпрыснутаго раствора, плетора (полнокровіе); мелкіе сосуды расширяются, чтобъ помѣстить увеличенный объемъ крови, наблюдается увеличеніе объема органовъ, особенно почекъ, въ капиллярахъ которыхъ устанавливается болѣе быстрый токъ крови. Такимъ образомъ выясняется причина усиленнаго мочеотдѣленія, благодаря которому организмъ возстановляетъ нарушенное равновѣсіе и приводитъ объемъ и составъ крови къ нормѣ.

б. *Роль железистаго эпителия.*—Мочеотдѣленіе не можетъ быть сведено просто на явленія фильтраціи, происходящей благодаря давленію крови въ сосудахъ и доставляющей въ качествѣ продукта фильтраціи растворъ мочевыхъ веществъ. Даже этотъ процессъ фильтраціи долженъ неминуемо стоять въ зависимости отъ специфической дѣятельности клѣтокъ, потому что—будь иначе—въ клубочкѣ фильтровалась бы не только мочева вода, но кровяная плазма цѣликомъ. А между тѣмъ извѣстно, что бѣлокъ крови переходитъ въ мочу (*альбуминурія*) только при пораженіи почечнаго эпителия. Выше былъ приведенъ опытъ, показывающій, что даже выдѣленіе воды почками нужно считать настоящимъ секреторнымъ процессомъ, въ которомъ принимаютъ участіе железистыя клѣтки. Существуетъ цѣлый рядъ опытовъ, обнаруживающихъ роль почечнаго эпителия въ процессѣ мочеотдѣленія. Такъ, Гейденгайнъ выпрыскивалъ въ сосуды животнаго индигосърнокис-

дый натръ, послѣ того какъ перерѣзкой спинного мозга кровяное давленіе было сильно понижено, и мочеотдѣленіе прекратилось; черезъ нѣкоторое время животное было убито, при чемъ оказалось, что впрыснутая краска содержалась внутри железистыхъ клѣтокъ извитыхъ канальцевъ и восходящаго колѣна Генлеовой петли, а также въ полости этихъ отдѣловъ, въ то время какъ прочіе участки мочевыхъ канальцевъ были совершенно свободны отъ краски. Тотъ же результатъ полученъ былъ послѣ впрыскиванья мочекислатаго натра. Этотъ опытъ показываетъ, что, несмотря на остановку фильтраціи воды, почка продолжаетъ обнаруживать секреторную дѣятельность, и что эта дѣятельность сосредоточена въ эпителии извитыхъ канальцевъ и петли Генле. Нормально, вещества, выдѣленные этими клѣтками, увлекаются токомъ воды, идущей изъ клубочковъ. Подобно этому, послѣ поверхностнаго прижиганія почки, при чемъ дѣятельность клубочковъ въ приженной области прекратилась, Гейденгайнъ наблюдалъ, что въ мочевыхъ канальцахъ, принадлежащихъ къ этимъ клубочкамъ, также скоплялась краска (рис. 130).

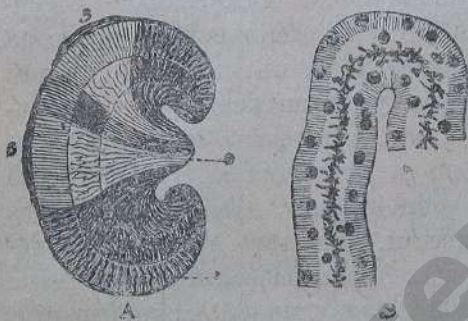


Рис. 130.

А—разрѣзъ почки послѣ прижиганія ея поверхности въ пунктахъ 3, 3 и послѣ введенія въ кровь индигосѣрническаго натра. В—извитой каналець изъ подвергшейся прижиганію области (по Гейденгайну).

Слѣдующій опытъ также обнаруживаетъ различіе въ функціональной дѣятельности, существующее между клубочками и другими отдѣлами мочевыхъ канальцевъ. У лягушекъ кровообращеніе въ клубочкахъ независимо отъ кровообращенія въ канальцахъ, такъ какъ клубочки получаютъ кровь изъ почечной артеріи, а канальцы изъ особой вены, называемой *воротной веной почки*. Слѣдовательно, у этихъ животныхъ можно по произволу прекращать кровообращеніе въ клубочкахъ или въ канальцахъ, перевязывая тотъ или другой сосудъ.

Производя такого рода опытъ, Нуссбаумъ наблюдалъ, что цѣлый рядъ веществъ, которыя при введеніи ихъ въ кровь выдѣляются нормальной почкой (сахаръ, пептонъ), послѣ перевязки почечной артеріи не появляются болѣе въ мочѣ; слѣдовательно, эти вещества выдѣляются клубочками. Наоборотъ, мочевины выдѣляется и при этихъ условіяхъ, слѣдов., она выводится эпителиемъ канальцевъ.

Всѣ эти факты подтверждаютъ теорію Баумана, и можно считать вѣроятнымъ, 1) что вода и соли выдѣляются клубочками, при чемъ здѣсь играютъ роль преимущественно фильтраціонныя силы, и 2) что моча образуется окончательно въ другихъ отдѣлахъ мочевыхъ канальцевъ, благодаря выдѣленію прочихъ твердыхъ составныхъ частей, напр., мочевины.

Всѣ вещества, выдѣляемые мочей, находятся въ готовомъ видѣ въ крови; почки не вырабатываютъ, а лишь выдѣляютъ ихъ. Такъ, въ крови нормально присутствуетъ мочевины, хотя и въ слабой концентраціи (0,05%); кровь почечной вены содержитъ меньше мочевины, чѣмъ кровь почечной артеріи. Съ этой точки зрѣнія почку, пожалуй, можно сравнить съ филь-

тромъ, помня лишь объ особомъ характерѣ этой фильтраціи, которая совершается при иныхъ условіяхъ, чѣмъ простая физическая фильтрація.

Впрочемъ железистыя клѣтки почекъ способны также синтезировать нѣкоторыя вещества, составныя части которыхъ находятся въ крови. Такъ, Бунге и Шмидебергъ наблюдали, что при пропусканіи чрезъ сосуды почки крови, содержащей въ растворѣ гликоколь и бензойную кислоту, вытекающая изъ почки моча содержитъ гиппуровую кислоту. Въ почкахъ происходить, слѣдовательно, синтезъ гиппуровой кислоты. Почечная ткань обнаруживаетъ еще одно любопытное свойство по отношенію къ *флоридзину*. Это—глюкозидъ, вызывающій глюкозурию при впрыскиваніи его въ малыхъ количествахъ подъ кожу (Ф. Мерингъ). Этотъ *флоридзиновый диабетъ*, продолжающійся все время, пока вводится флоридзинъ, не сопровождается такъ назыв. гипергликеміей, т. е. повышеннымъ содержаніемъ сахара въ крови, какъ это имѣетъ мѣсто при истинномъ диабетѣ. Флоридзиновый диабетъ—это *почечный диабетъ*, т. е. почка подъ вліяніемъ флоридзина пропускаетъ сахаръ. Сколько нибудь сильное пораженіе почечнаго эпителия дѣлаетъ его неспособнымъ давать явленіе флоридзиноваго диабета; поэтому флоридзинъ употребляется въ клиникѣ для изслѣдованія функціональнаго состоянія почечнаго эпителия.

в. Вліяніе нервной системы.—Повидимому, нервная система вмѣшивается въ мочеотдѣленіе исключительно путемъ вазомоторныхъ вліяній; истинно-секреторныхъ нервовъ почки мы не знаемъ. Въ почечномъ сплетеніи проходятъ сосудоуживающія волокна для почки; перерѣзка ихъ вызываетъ переполненіе кровью этого органа, при чемъ наблюдается увеличеніе объема этого органа, которое можно даже записать, пользуясь плетизмографическимъ методомъ, т. е. помѣщая почку, напр., въ онкографъ. Перерѣзка чревнаго нерва вызываетъ такія же послѣдствія. Наоборотъ, раздраженіе упомянутыхъ нервовъ вызываетъ суженіе сосудовъ и уменьшеніе мочеотдѣленія. Всѣ эти сосудодвигательныя явленія могутъ быть вызваны также по рефлексу. Такъ, раздраженіе чувствительныхъ нервовъ, приложеніе холода къ кожѣ—вызываетъ по опытамъ Вертгеймера и Делезенна, сжатіе почечныхъ сосудовъ. Всѣ нервныя вліянія, понижающія или повышающія кровяное давленіе, вліяютъ въ томъ же смыслѣ и на мочеотдѣленіе, если при этомъ участвуетъ измѣненіе просвѣта почечныхъ сосудовъ. Перерѣзка спинного мозга, понижая, благодаря параличу сосудодвигательнаго аппарата, кровяное давленіе, ослабляетъ или совершенно останавливаетъ мочеотдѣленіе; возбужденіе периферическаго отрѣзка спинного мозга, повышая давленіе крови въ силу сокращенія сосудовъ, восстанавливаетъ мочеотдѣленіе, но только при томъ условіи, если вазомоторные нервы почки были заранѣе перерѣзаны, потому что въ противномъ случаѣ почечныя сосуды также принимаютъ участіе въ общемъ суженіи всѣхъ сосудовъ тѣла. Извѣстно далѣе, что уколъ дна четвертаго желудочка въ опредѣленномъ мѣстѣ, указанномъ Кл. Бернарромъ, вызываетъ полиурию; впрочемъ, механизмъ этого явленія еще не изслѣдованъ.

г. Значеніе химическаго состава крови. Мочегонныя.—Почка очень чувствительна къ измѣненію химическаго состава крови. Она выдѣляетъ тѣ нормальныя составныя части крови, которыя случайно содержатся въ ко-

личествъ, превышающемъ норму (напр., мочевины, сахаръ, NaCl), почка выдѣляетъ также все случайно попадающія въ кровь вещества, каковы различныя соли, нѣкоторыя яды (азотнатровая соль, растительныя алкалоиды, разнаго рода токсины и проч.).

Нѣкоторыя изъ этихъ веществъ обладаютъ въ то же время свойствомъ значительно усиливать мочеотдѣленіе; такія вещества называются *мочегонными*; сюда относятся различныя соли (особенно азотнатровая соль), мочевины, кофеинъ, теоброминъ, digitalis и проч. Растворы сахара при введеніи ихъ въ кровь также обнаруживаютъ ясное мочегонное дѣйствіе (Мутаръ-Мартенъ и Рипшэ). Усиленіе мочеотдѣленія иногда сводится исключительно на увеличеніе количества воды въ мочѣ, но обычно абсолютное количество твердыхъ веществъ повышается одновременно съ увеличеніемъ абсолютнаго количества воды, фильтрующей черезъ почку.

Механизмъ дѣйствія мочегонныхъ веществъ довольно сложенъ. При введеніи въ кровь гипертоническихъ растворовъ солей и сахара главной причиной діуреза служитъ *гидремическая плевора* (вступленіе воды въ кровеносную систему), вызванная притокомъ воды изъ тканей, и пассивное *расширеніе почечныхъ сосудовъ*, какъ это было выяснено выше. Существуетъ опредѣленное отношеніе между объемомъ (v^1) выдѣленной подъ влияніемъ мочегоннаго средства мочи и введеннымъ объемомъ (v) мочегоннаго раствора. Это отношеніе (D) Арру назвалъ *діуретическимъ коэффициентомъ*: $v^1 = vD$. Для 25% растворовъ глюкозы $D=2,8$, т. е., если, напр., впрыснуть кролику 100 к. см. 25% раствора глюкозы, животное выдѣлитъ $100 \times 2,8 = 280$ к. см. мочи въ теченіе времени около 100 минутъ, пока, вообще, сказывается еще мочегонное дѣйствіе. Слѣдовательно, въ этомъ случаѣ мочегонное вещество отвяло у организма 180 к. см. воды. Для каждаго вида сахара наблюдается свой особый діуретическій коэффициентъ. Такъ, для тростниковаго сахара (25% растворъ) $D=2$, т. е. объемъ выдѣляющейся мочи вдвое больше объема введеннаго сахарнаго раствора. Легко понять, что интенсивность діуреза должна быть обратно пропорціональна *молекулярному вѣсу* вещества, или иначе, прямо пропорціональна *стремленію притягивать воду*, какъ это показали Лимбекъ для солей, а Гедонъ и Арру для различныхъ представителей сахаровъ. Такъ, напр., вводя растворы двухъ видовъ сахара, глюкозы и сахарозы, одной и той-же концентраціи (напр. 25%) и въ одинаковомъ объемѣ, получаютъ болѣе сильный діурезъ съ глюкозой, и это потому, что молекулярный вѣсъ глюкозы=180, а сахарозы=342, т. е. растворъ глюкозы содержитъ въ томъ-же самомъ объемѣ больше частицъ, чѣмъ растворъ сахарозы, или иначе, растворъ глюкозы обладаетъ болѣе высокой *молекулярной концентраціей*, болѣе высокимъ *осмотическимъ давленіемъ*, болѣе *притягательной силой по отношенію къ водѣ*. Вообще, для веществъ, принадлежащихъ къ одной химической группѣ, напр., для сахаровъ, діуретическій коэффициентъ обратно пропорціоналенъ молекулярному вѣсу вещества.

Кромѣ плеворы, при дѣйствіи мочегонныхъ наблюдается расширеніе капилляровъ въ разныхъ органахъ, особенно въ почкѣ. Это расширеніе сосудовъ не чисто пассивное, оно зависитъ отчасти отъ специфическаго дѣйствія мочегоннаго вещества на сосудистую стѣнку. Въ самомъ дѣлѣ,

И. Мункъ показалъ, что расширеніе сосудовъ почки, увеличеніе объема этого органа, усиленіе кровяного тока въ его капиллярахъ и болѣе энергичная фильтрація въ клубочкахъ—все эти явленія наблюдаются не только на цѣломъ организмѣ, но и на вырѣзанной почкѣ, если пропускать чрезъ ея сосуды, при условіяхъ искусственнаго кровообращенія, кровь, содержащую мочегонныя вещества, какъ NaNO_3 , мочевины, сахаръ и проч.

Таковы механическія причины діуреза, когда мочегонное вещество вводится въ кровяное русло. Во всякомъ случаѣ, важное значеніе этихъ физическихъ причинъ не должно заслонять собою отъ насъ роль эпителиальныхъ элементовъ въ діурезѣ, и очень вѣроятно, что все мочегонныя, даже мочегонныя соли, оказываютъ специфическое вліяніе на эпителий канальцевъ; это несомнѣнно доказано для мочевины, пилокарпина и др. Въ случаѣ другихъ мочегонныхъ, напр., кофеина, digitalis, присоединяется стимулирующее дѣйствіе ихъ на сердце; по этой именно причинѣ digitalis употребляется, какъ мочегонное при сердечныхъ заболѣваніяхъ.

3. Физиологическое значеніе мочеотдѣленія.—Выдѣляя изъ организма продукты обмѣна веществъ, почка поддерживаетъ нормальный составъ крови. Она является въ то же время однимъ изъ важныхъ защитительныхъ органовъ, такъ какъ многія изъ веществъ, содержащихся въ мочѣ, ядовиты. Спрашивается, гдѣ и какъ образуются составныя части мочи и какова доля участія ихъ въ общей ядовитости мочи.

а. Происхожденіе составныхъ частей мочи.—Азотистыя вещества мочи (мочевина, мочева кислота), происходятъ, какъ мы упоминали уже выше, при распаденіи частицы бѣлка въ организмѣ.

Почти весь азотъ разрушенной бѣлковой молекулы выдѣляется съ мочей (въ другихъ выдѣленіяхъ азота содержится очень мало), а весь почти азотъ мочи содержится въ формѣ мочевины. Поэтому то, какъ было упомянуто выше по количеству азота мочи, даже по количеству азота мочевины, можно опредѣлить количество разрушеннаго бѣлка. Не то нужно сказать объ углеродѣ бѣлка, который послѣ диссиміляціи уносится къ тремъ выдѣлительнымъ органамъ: легкимъ, кишкамъ и почкамъ. По справедливому замѣчанію Бушара, диссиміляцію слѣдуетъ считать тѣмъ больше совершенной, чѣмъ меньше углерода уносится съ собой азотъ мочи и чѣмъ меньше молекулярный вѣсъ продуктовъ распада.

Этому идеалу диссиміляціи удовлетворяетъ мочевины, которая обладаетъ наименьшимъ молекулярнымъ вѣсомъ и отличается наименьшимъ содержаніемъ углерода по сравненію съ прочими азотистыми продуктами. Диссиміляція, начиная свою работу крупной бѣлковой молекулой (молекулярный вѣсъ не меньше 600), заканчивается мочевиной, частичный вѣсъ которой не больше 60 и въ которой отношеніе углерода къ азоту составляетъ только 0,43, между тѣмъ какъ въ бѣлкѣ это отношеніе равно 3,43.

Основываясь на этомъ, Бушаръ примѣнилъ въ области клиническихъ изслѣдованій опредѣленіе *отношенія всего углерода мочи къ углероду разрушеннаго бѣлка*. Въ нормальной мочѣ отношеніе это въ среднемъ равно 0,23, что свидѣтельствуетъ о томъ, что при физиологическихъ условіяхъ черезъ почки выдѣляется только $\frac{1}{4}$ или даже $\frac{1}{5}$ часть углерода разрушеннаго бѣлка. Дальше тотъ же авторъ опредѣляетъ креоскопическимъ методомъ

еще одну величину, которую онъ называетъ *вѣсомъ средней отработанной молекулы*; это не что иное, какъ средній молекулярный вѣсъ содержащихся въ мочѣ органическихъ веществъ. Ясно, что въ нормальной мочѣ этотъ послѣдній приближается къ 60, т. е. къ молекулярному вѣсу мочевины. Повышеніе этой величины въ патологическихъ случаяхъ свидѣтельствуеетъ о присутствіи въ мочѣ наряду съ мочевиной относительно слишкомъ большого количества другихъ азотистыхъ тѣлъ съ болѣе высокимъ молекулярнымъ вѣсомъ. Это изслѣдованіе дополняетъ данныя, получаемыя путемъ опредѣленія отношенія азота мочевины къ всему азоту.

Итакъ, мочевина представляетъ наиболѣе совершенный продуктъ диссимиляціи бѣлковыхъ веществъ. Какъ же она образуется? Какія химическія реакціи имѣютъ при этомъ мѣсто? Каковы промежуточные продукты между бѣлкомъ и мочевиной? Все это вопросы, еще не разрѣшенные. Кормя животное амміачными солями или аминокислотами, удалось экспериментально вызвать увеличеніе выдѣленія мочевины; образующійся въ тканяхъ, и особенно въ кишечникѣ, амміакъ несомнѣнно является главнымъ промежуточнымъ продуктомъ между бѣлкомъ и мочевиной; ниже мы убѣдимся, что печень превращаетъ въ мочевины проходящія чрезъ нее амміачныя соли, въ частности углекислый аммоній (см. стр. 288).

Какъ упомянуто выше, когда рѣчь шла о диссимиляціи бѣлковъ (стр. 235), въ настоящее время, въ противоположность господствовавшему до сихъ поръ взгляду, склонны разсматривать мочевины какъ продуктъ расщепленія, а не какъ продуктъ окисленія бѣлковой молекулы. Превращеніе бѣлка въ мочевины должно сопровождаться слѣдующими реакціями: 1) расщепленіемъ бѣлка путемъ *гидролиза* на аминокислоты; 2) отщепленіемъ путемъ *гидролиза* группы NH_2 отъ аминокислоты и образованіемъ амміака (*дезамидація*); 3) *соединеніемъ* этого послѣдняго съ углекислотой (образованіе углекислаго или карбаминовокислаго аммонія) съ послѣдующимъ превращеніемъ его путемъ *отщепленія воды* въ мочевины.

Допускаютъ также, что мочевина можетъ образоваться непосредственно изъ аминокислотъ путемъ простого гидролиза. Особенно интересно въ этомъ отношеніи *аргининъ*; путемъ гидролиза онъ расщепляется непосредственно на *орнитинъ* и мочевины, самое расщепленіе совершается въ организмѣ подъ влияніемъ фермента *аргиназы*, которая встрѣчается въ различныхъ тканяхъ, особенно въ печени (Коссель и Дакэнъ).

Что касается *мочевой кислоты*, ее разсматривали, какъ недоокисленный продуктъ разложенія бѣлка, считая мочевины болѣе окисленнымъ продуктомъ. И дѣйствительно, мочевина получается при дѣйстви энергичныхъ окислителей на мочевую кислоту; равнымъ образомъ и при введеніи мочевой кислоты въ организмъ млекопитающихъ она превращается въ мочевины. И однако, такое представленіе съ трудомъ вяжется со слѣдующими фактами: 1) у птицъ, у которыхъ окислительные процессы, по крайней мѣрѣ, такъ же энергичны, какъ у млекопитающихъ, конечнымъ продуктомъ бѣлковаго обмѣна является не мочевина, а мочевая кислота; 2) при тѣхъ болѣзняхъ, когда окислительные процессы въ тѣлѣ понижены вслѣдствіе несовершенной артеріализаціи крови, содержаніе мочевой кислоты въ мочѣ не увеличивается. Въ настоящее время твердо установлено, что мочевая кислота не есть промежуточный продуктъ между бѣлкомъ и

мочевинной, а является специфическимъ конечнымъ продуктомъ диссимилациі известныхъ сложныхъ бѣлковыхъ тѣлъ, содержащихся въ клѣточныхъ ядрахъ, т. назыв. нуклеиновъ; печень играетъ важную роль въ процессѣ образованія мочевины.

Этимъ объясняется возрастаніе количества мочевой кислоты въ мочѣ подѣ влияніемъ богатой нуклеоальбуминами или свободными *пуринами* (ксантинъ, гипоксантинъ) пищи, какъ, напр., мясо, печень, и уменьшеніе его при бѣдной пуринами пищѣ, какъ молоко, яйца и растительная пища.

Креатининъ также представляетъ важный продуктъ разложенія бѣлка. Согласно изслѣдованіямъ Фолена онъ происходитъ отъ тканевыхъ бѣлковъ и является продуктомъ *эндогенной диссимилациі азотистыхъ веществъ*, между тѣмъ какъ мочевина образуется главнымъ образомъ изъ пищевого бѣлка и, стало быть, преимущественно *экзогеннаго* происхожденія.

Часть мочевыхъ фосфатовъ происходитъ изъ пищи; другая часть ихъ образуется въ организмѣ путемъ окисленія фосфористыхъ веществъ, каковы лецитинъ и нуклеоальбумины, а также изъ обмѣна веществъ костной ткани. Сульфаты происходятъ почти исключительно путемъ окисленія въ организмѣ сѣрусодержащихъ веществъ, т. е. бѣлковъ.

Парные сѣрные кислоты мочи образуются на счетъ фенола, индола и скатола, происходящихъ при кишечномъ гніеніи бѣлковъ; эти послѣднія вещества всасываются въ кровь и соединяются въ печени съ сѣрной кислотой, происходящей изъ разрушенной бѣлковой молекулы. Слѣдовательно, увеличеніе содержанія парныхъ сѣрныхъ кислотъ въ мочѣ указываетъ на усиленіе кишечнаго гніенія, какъ это имѣетъ мѣсто, напр., при застоѣ кала въ кишечной трубкѣ.

Что касается красящихъ веществъ мочи (урохромъ и уробилинъ), они образуются возстановленіемъ въ кишечникѣ билирубина, красящаго вещества желчи.

б. *Ядовитыя свойства мочи.*—Послѣ удаленія обѣихъ почекъ или послѣ перевязки мочеточниковъ животное неминуемо обнаруживаетъ признаки *уреміи*, т. е. отравленія мочевыми продуктами, скопляющимися въ организмѣ. Удаленіе одной почки не ведетъ къ смерти, потому что при этомъ другая почка подвергается компенсаторной гипертрофіи. Бранфордъ наблюдалъ даже, что послѣ полного удаленія одной почки и изсѣченія половины другой выдѣленіе мочевины не уменьшилось, а даже имѣло мѣсто неожиданное увеличеніе количества мочи; послѣднее явленіе объясняется, повидимому, усиленнымъ выдѣленіемъ воды въ оставшихся цѣлыми клубочкахъ вслѣдствіе болѣе высокаго давленія, устанавливающагося въ нихъ.

Въ патологическихъ случаяхъ причиной уреміи, какъ и причиною альбуминуриі, является нарушеніе физиологическихъ свойствъ почечнаго эпителия (нефриты). При впрыскиваніи мочи въ сосуды живого животнаго напр., въ краевую вену кроличьяго уха, наблюдаются слѣдующіе признаки отравленія: сперва зрачекъ сильно суживается (*myosis*); мочеотдѣленіе усиливается, что ведетъ къ частому и обильному мочеиспусканію; далѣе при увеличеніи количества введенной мочи, наступаютъ тяжелыя первыя явленія, обнаруживающіяся въ постоянномъ паденіи возбудимости нервной системы, доходящемъ до коматознаго состоянія, или же,

наоборотъ, въ болѣзненномъ усиленіи возбудимости, выражающемся въ приступахъ судорогъ, напоминающихъ эпилептическія. Ядовитыя свойства мочи были извѣстны еще Вокелену и Сегалу, но подробно они были изучены Ш. Бушаромъ. Единицей ядовитости мочи (*уротоксія*) называютъ то количество ея, которое достаточно, чтобъ убить 1 килограммъ живого вещества. По отношенію къ кролику единица ядовитости человѣческой мочи равна 50 куб. сант. Въ организмъ непрерывно образуются мочевые яды количество ихъ можно опредѣлить путемъ опыта на животномъ. *Уротоксическимъ коэффициентомъ* называютъ количество уротоксій, образованныхъ въ единицу времени единицей вѣса тѣла; такъ, взрослый человѣкъ выдѣляетъ за сутки на килограммъ вѣса тѣла такое количество мочевыхъ ядовъ, которое въ состояніи убить 465 грм. живого вещества. Слѣдовательно, уротоксическій коэффициентъ будетъ равенъ здѣсь 0,465. На основаніи этихъ цифръ нетрудно вычислить, что въ человѣческомъ тѣлѣ вѣсомъ въ 65 килограмм. въ теченіе 52 часовъ вырабатывается такое количество ядовъ, которое способно отравить самый этотъ организмъ.

Въ различныхъ порціяхъ суточной мочи ядовитыя свойства распределяются неравномѣрно; дневная моча болѣе ядовита, чѣмъ ночная. Равнымъ образомъ и качественное дѣйствіе разныхъ порцій неодинаково: дневная моча обладаетъ возбуждающими, а ночная—наркотическими свойствами.

Какія вещества придаютъ мочѣ ея ядовитыя свойства? Извѣстно, что мочевины почти не ядовиты; при вырыскиваніи даже въ большихъ дозахъ она вызываетъ только мочегонный эффектъ. Соли калия, особенно КСІ, въ значительной мѣрѣ обуславливаютъ своимъ присутствіемъ ядовитыя свойства мочи. Однако, обезцвѣченная моча, хотя въ ней остаются всѣ свойственныя ей калийныя соли, гораздо менѣе ядовита, чѣмъ обыкновенная моча. По взгляду Маріэ и Боска красящія вещества составляютъ главную причину ядовитыхъ свойствъ мочи. Но, вѣроятно, въ мочѣ содержатся еще другія органическія вещества, до сихъ поръ еще не выдѣленные, дѣйствіе которыхъ напоминаетъ дѣйствіе алкалоидовъ (Бушаръ и Готье).

4. Выведеніе мочи наружу.—Моча проводится отъ почекъ въ пузырь по мочеточникамъ; она передвигается по этому пути отчасти благодаря *vis a tergo*, отчасти при помощи перистальтическихъ сокращеній мочеточниковъ. Въ мочевой пузырь моча поступаетъ капля за каплей (въ среднемъ одна капля въ $\frac{1}{4}$ минуты); въ этомъ легко убѣдиться, вскрывши пузырь у животнаго или—на человѣкѣ—въ случаяхъ такъ называемой эктопіи пузыря. Благодаря какому механизму моча задерживается въ пузырь и выводится изъ него наружу?

а. Наполненіе пузыря.—Пузырь вълѣдствіе накопленія въ немъ мочи подъ извѣстнымъ давленіемъ мало-по-малу растягивается; это давленіе мочи вызываетъ прилеганіе стѣнокъ мочеточника къ его отверстию (благодаря извѣстному анатомическому устройству пузыряго отверстия мочеточниковъ), и обратный токъ мочи изъ пузыря становится такимъ образомъ невозможнымъ въ силу чисто механическихъ причинъ. Наоборотъ, для втеканія мочи въ пузырь чрезъ мочеточникъ давленіе въ пузырь совершенно не служитъ препятствіемъ, потому что площадь поперечнаго сѣченія мочеточника очень невелика сравнительно съ внутренней поверх-

ностью пузыря; поэтому перистальтическія сокращенія мочеочника легко преодолѣваютъ пузырьное давленіе (принципъ гидравлическаго пресса).

Какія причины препятствуютъ вытеканию мочи чрезъ мочеиспускательный каналъ? Главной причиной въ нормальномъ состояніи, пока въ дѣло не вмѣшивается воля, является тонусъ гладкаго мышечнаго сфинктера, расположеннаго въ шейкѣ пузыря. При введеніи въ пузырь катетера моча начинаетъ вытекать только тогда, когда катетеръ прошелъ чрезъ шейку, а послѣ смерти моча не выходитъ изъ пузыря также въ силу эластичности пузыряго сфинктера. Въ качествѣ вспомогательнаго средства служить, быть можетъ, неподатливость ткани предстательной железы, окружающей шейку; поэтому у женщинъ, вслѣдствіе отсутствія простаты и меньшей длины мочеиспускательнаго канала, моча удерживается въ пузырьѣ съ большимъ трудомъ, чѣмъ у мужчинъ. Когда чувствуется позывъ на мочеиспусканіе и мы противимся ему волей, въ этомъ случаѣ происходитъ энергичное сокращеніе нѣкоторыхъ поперечнополосатыхъ мышцъ, каковы: сфинктеръ предстательной железы и мышечныя волокна перепончатой части уретры (рис. 131).

Во время пребыванія въ пузырьѣ моча не подвергается никакимъ измѣненіямъ. Вообще, предполагается, что слизистая оболочка пузыря, до тѣхъ поръ пока ея эпителий не поврежденъ, способна всасывать. Кюссъ и Судини держали въ теченіе долгаго времени въ пузырьѣ настой белладонны и не могли обнаружить симптомовъ отравленія атропиномъ; тотъ же результатъ полученъ былъ при примѣненіи другихъ ядовъ; однако, если поранить эпителий, всасыванье начинается немедленно. Казеневъ и Ливонъ наблюдали, что мочевиная не діализируетъ чрезъ свѣже вырѣзанный пузырь.

б. *Мочеиспусканіе.*—Когда пузырь растянутъ опредѣленнымъ объемомъ мочи (этотъ объемъ измѣнчивъ, въ среднемъ онъ=500—600 к. см.), наблюдается чувство полноты, и мышечныя волокна пузыряго стѣнки начинаютъ сокращаться. Въ силу увеличенія внутрипузырнаго давленія при этомъ нѣсколько капель мочи могутъ пройти чрезъ шейку пузыря и проникнуть въ мочеиспускательный каналъ, именно въ простатическую его часть. Соприкосновеніе слизистой оболочки этой части (а она очень чувствительна) съ мочей вызываетъ особое ощущеніе,

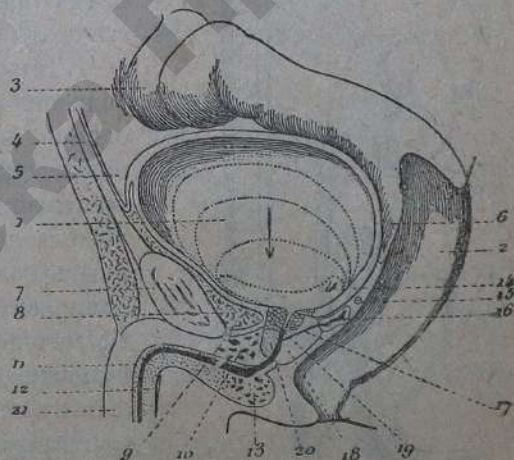


Рис. 131.

Схема мочеиспусканія.

1—пузырь. 2—правая кишка. 3—нижняя часть, 4—передняя брюшная стѣнка. 5—передній заворотъ брюшины на пузырь. 6—прямойно-пузырное углубленіе брюшины. 7—лонное сочлененіе. 8—предпузырная клетчатка. 9—передніа пузырныя связки. 10—plexus Santorini. 11—мочеиспускательный каналъ. 12—шероховатое тѣло мочеиспускательнаго канала. 13—луковина уретры. 14—пузырное отверстіе мочеочника. 15—разрѣзъ выносяаго протока. 16—сѣменной пузырекъ. 17—ductus ejaculatorius. 18—простата. 19—пузырный сфинктеръ, состоящій изъ гладкихъ мышцъ. 20—сфинктеръ предстательной железы, изъ поперечно-полосатыхъ мышечныхъ волоконъ.

которое и называется позывом на мочеиспускание и которое мы обычно локализуемъ въ другомъ концѣ мочеиспускательнаго канала. Это ощущение особенно сильно чувствуется при введеніи катетера, когда клювъ катетера касается слизистой оболочки простатической части; равнымъ образомъ при болѣзненномъ усиленіи чувствительности этой части канала, какъ это имѣетъ мѣсто при воспаленіи шейки пузыря,—наблюдается рядъ сильныхъ и болѣзненныхъ позывовъ на мочеиспускание. Если мы противимся позыву, сокращается сфинктеръ предстательной железы, препятствуя выходу мочи изъ пузыря и даже выжимая обратно въ пузырь тѣ нѣсколько капель, которыя проникли въ мочеиспускательный каналъ. Если же мы уступаемъ позыву, сфинктеры расслабляются, пузырь сжимается благодаря сокращенію своей мышечной оболочки и изгоняетъ содержимое.

Въ концѣ мочеиспусканія слегка натуживаются, чтобы сдвинуть брюшныя внутренности и лучше опорожнить нижній участокъ пузыря; наконецъ, послѣднія капли, содержащіяся въ мочеиспускательномъ каналѣ, изгоняются періодическими сокращеніями *m. bulbosavernosi*. Когда опорожненіе пузыря окончилось, чувствуется легкая дрожь.

Такимъ образомъ, изгнаніе мочи производится благодаря сокращеніямъ пузырной стѣнки, вызываемымъ по рефлексу растяженіемъ пузыря. Поэтому, если очень долго сопротивляться потребности въ мочеиспусканіи, можетъ случиться, что мышцы пузыря потеряютъ возбудимость, и происходитъ задержка мочи вслѣдствіе паралича пузырной стѣнки. Но мочеиспусканіе и въ этомъ случаѣ еще возможно, когда внутрипузырное давленіе достигаетъ такой высоты, что сопротивленіе сфинктера преодолевается.

в. Вліяніе нервной системы на мочеиспусканіе.—Нервы пузыря происходятъ изъ симпатической нервной системы (подчревный симпатическій нервъ, приходящій чрезъ *rami communicantes* изъ поясничной части спинного мозга), а также отъ черепномозговыхъ нервовъ (крестцовые нервы). Тѣ и другія нервныя вѣтви входятъ въ составъ подчревнаго сплетенія, расположеннаго по бокамъ пузыря и прямой кишки; это сплетеніе служитъ центромъ соединенія всѣхъ вообще нервовъ, идущихъ къ тазовымъ органамъ (рис. 132). Раздраженіе тѣхъ и другихъ нервовъ вызываетъ сокращеніе пузыря; но, по мнѣнію Куртада и Гюйона, крестцовые нервы иннервируютъ продольныя мышцы пузыря, которыя предназначены, главнымъ образомъ,

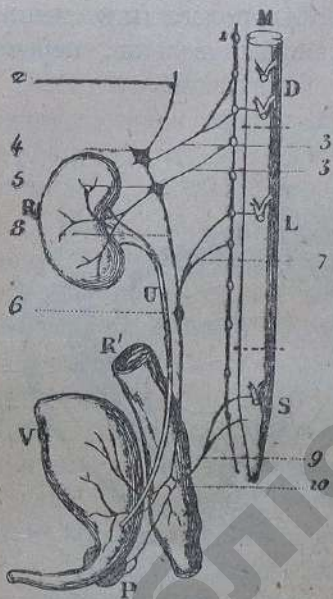


Рис. 132.

М—спинной мозгъ. D—его грудная часть. L—поясничная часть. S—крестцовая часть. R—почка. R'—прямая кишка. U—мочеточникъ. V—мочевой пузырь. P—предстательная железа.

1—цѣнь симпатическаго узла. 2—колено праваго блуждающаго нерва. 3, 3'—чревные нервы. 4—ganglion semilunare. 5—почечный узелъ солнечнаго сплетенія, 6—нижній брыжжечный узелъ и его связи съ симпатической стѣнью (7) и съ солнечнымъ сплетеніемъ (8); изъ этого узла выходитъ поясничный подчревный нервъ, который подобно крестцовому подчревному нерву (9) идетъ къ подчревному сплетенію (10), лежащему по бокамъ пузыря и прямой кишки.

продольныя мышцы пузыря, которыя предназначены, главнымъ образомъ,

для изгнанія мочи (*m. detrusor urinae*); наоборотъ, нервы, происходящіе изъ поясничной части спинного мозга, иннервируютъ поперечныя мышечныя волокна пузыря и, главнымъ образомъ, его сфинктеръ; слѣдов., они служатъ антагонистами предыдущихъ. Перерѣзка крестцовыхъ нервовъ, по изслѣдованіямъ Ланнеграса, вызываетъ преходящую задержку мочи и графическія разстройства въ слизистой оболочкѣ пузыря.

— Опорожненіе пузыря происходитъ не только путемъ прямого или рефлекторнаго возбужденія его мышцъ подъ вліяніемъ растяженія стѣнокъ пузыря; оно можетъ происходить также по рефлексу не только со слизистой оболочки пузыря или простатической части уретры, но и по рефлексу съ чувствительныхъ нервовъ другихъ областей тѣла. Всякое периферическое возбужденіе вызываетъ, на ряду съ другими явленіями, также и сокращеніе пузыря, которое легко зарегистрировать графическимъ методомъ. Мозговое возбужденіе также вліяетъ на сокращенія пузыря; всѣмъ извѣстно дѣйствіе душевныхъ движеній на пузырь. Поэтому пузырь называютъ чувствительнымъ *эстезиометромъ*, т. е. приборомъ для испытанія чувствительности нервной системы. Легко поэтому понять, что потребность въ мочеиспусканіи не стоитъ въ зависимости отъ количества мочи, содержащейся въ пузырь, и можетъ достигать сильной степени, несмотря на незначительное растяженіе пузыря.

Рефлекторный центръ мочеиспусканія находится въ нижней части спинного мозга; послѣ перерѣзки спинного мозга выше этого центра, рефлекторное мочеиспусканіе еще возможно, а разрушеніе этого центра (*centrum vesicospinale*) вызываетъ недержаніе мочи вслѣдствіе исчезанія тонуса пузырнаго сфинктера.

Вѣроятно, при нормальномъ мочеиспусканіи имѣетъ мѣсто не только сокращеніе мышцъ пузырной стѣнки, но также одновременное расслабленіе сфинктера шейки. Это расслабленіе тонуса сфинктера является, вѣроятно, результатомъ задерживающаго вліянія, исходящаго изъ нервныхъ центровъ.

§ 2.—Отдѣленіе желчи.

При изученіи пищеварительныхъ явленій мы касались уже свойствъ желчи и ея фізіологическаго значенія. Но желчь—не только пищеварительный сокъ: она въ одно и то же время служитъ и для выдѣленія продуктовъ обмѣна веществъ; поэтому естественно изучать отдѣленіе желчи рядомъ съ отдѣленіемъ мочи. Мы не будемъ въ дальнѣйшемъ возвращаться къ свойствамъ желчи, а опишемъ только механизмъ отдѣленія желчи, ея роль и значеніе, какъ выдѣлителя продуктовъ обмѣна.

1. Механизмъ желчеотдѣленія.—Среди различныхъ отправленій печени желчеобразовательная ея функція наиболѣе очевидна; тѣмъ не менѣе ея механизмъ далеко еще не ясенъ. Во всякомъ случаѣ, согласно нашему плану, мы изучимъ послѣдовательно вліяніе кровообращенія на отдѣленіе желчи, роль железистыхъ клѣтокъ, вліяніе нервной системы и вліяніе химическаго состава крови.

Капилляры печеночной дольки состоятъ изъ развѣтвленной двухъ системъ сосудовъ: системы воротной вены и системы печеночной артерій.

а. *Происхождение составных частей желчи.*—Красящее вещество желчи образуется въ печеночныхъ клѣткахъ; послѣ перевязки d. choledochi, желчные пигменты накаплиются въ крови и переходятъ въ мочу (*желтуха*); причиной всасыванія желчи служитъ здѣсь высокое давленіе желчи внутри желчныхъ ходовъ; при экстирпаціи печени (эта операція переносится въ теченіе нѣкотораго времени пресмыкающимися и птицами) желтухи не наблюдается. Слѣдовательно, билирубинъ образуется въ печени. Несомнѣнно, что билирубинъ представляетъ собой продуктъ разложенія гематина, а этотъ послѣдній самъ является продуктомъ разложенія кровяной краски. Между гематиномъ и билирубиномъ есть много сходства; отличіе ихъ состоитъ, между прочимъ, въ томъ, что билирубинъ не содержитъ желѣза. Впрыскивая въ вены животнаго гемоглобинъ, можно увеличить выдѣленіе билирубина желчью; того же можно достигнуть, впрыскивая въ сосуды просто дистиллированную воду, которая растворяетъ красные шарики крови и вызываетъ переходъ гемоглобина въ плазму. По той же причинѣ нѣкоторыя вещества, растворяющія красные шарики, какъ, напр., мышьяковистый водородъ, толуилендіаминъ, вызываютъ желтуху при впрыскиваніи ихъ въ кровь; эта желтуха не имѣетъ мѣста послѣ экстирпаціи печени. Что происходитъ съ желѣзомъ, освобождающимся отъ гематина при его превращеніи въ билирубинъ? Печеночная ткань, равно какъ и желчь, содержатъ, правда, желѣзо, но въ очень маломъ количествѣ; поэтому можно предполагать, что желѣзо утилизируется вновь для образованія эритроцитовъ.

Желчныя кислоты также образуются внутри печеночныхъ клѣтокъ; послѣ экстирпаціи печени онѣ не скопляются въ крови, что имѣетъ мѣсто, наоборотъ, тогда, когда замыкается d. choledochus.

Холестеринъ, по Флигчу, происходитъ въ качествѣ продукта обмѣла веществъ въ мозговой ткани. Но холестеринъ желчи образуется, повидимому, въ печени, такъ какъ онъ не накапливается въ крови послѣ экстирпаціи этого органа. Что касается слизи, примѣшанной къ желчи, она отдѣляется слизистыми железами желчныхъ путей, преимущественно желчнаго пузыря.

б. *Ядовитыя свойства желчи.*—Опытами Бушара установлено, что желчь очень ядовита; кроликъ умираетъ въ судорогахъ послѣ впрыскиванія въ вены 4—5 куб. сант. желчи на килограммъ вѣса тѣла. Слѣдовательно, желчь въ 9 разъ ядовитѣе мочи. Ядовитыя свойства желчи зависятъ, главнымъ образомъ, отъ присутствія желчныхъ пигментовъ и желчно-кислыхъ солей; холестеринъ, повидимому, совершенно безвреденъ. При желтухѣ вслѣдствіе закупорки желчнаго протока, составныя части желчи, всасываясь въ кровь, должны, разумѣется, обнаружить свое ядовитое дѣйствіе на организмъ. И дѣйствительно, онѣ вызываютъ значительное замедленіе сердцебіенія; далѣе онѣ дѣйствуютъ на разнаго рода клѣточные элементы, растворяютъ, напр., эритроцитовъ, разрушаютъ мышечную ткань, вызываютъ жировое перерожденіе почечнаго эпителия; вслѣдствіе этого въ нѣкоторыхъ случаяхъ желтухи являются налицо очень тяжелые симптомы: замедленіе пульса, геморрагін, кровь въ мочѣ, альбуминурія и проч.

в. *Всасыванье желчи.*—Количество желчи, отдѣляемое взрослымъ человѣкомъ за сутки, составляетъ около 1 килограмма. Не все это количе-

ство теряется организмомъ, часть его всасывается въ кишечникъ и вновь подвозится по воротной венѣ къ печени; это явленіе Шиффъ называетъ *кругооборотомъ желчи*. Вѣроятно, однако, что желчь всасывается не вся цѣликомъ, всасыванью подвергаются только нѣкоторыя ея составныя части. Печень способна задерживать желчныя кислоты и пигменты, доставляемые къ ней кровью; такъ, Шиффъ, вводя желчь быка въ кишечникъ кролика, наблюдалъ, что черезъ нѣкоторое время желчь этого животнаго начала давать реакцію Петтенкофера (этой реакціи не даетъ кроличья желчь, но она получается съ бычачьей желчью); слѣдов., печень способна выдѣлять желчнокислыя соли, доставляемыя ей кровью. Впрыскивая баранью желчь собакамъ, Вертгеймеръ наблюдалъ, что въ скоромъ времени желчь этого животнаго обнаруживаетъ спектральныя свойства, характерныя для бараньей желчи.

Не всѣ составныя части желчи подвергаются обратному всасыванью. Желчный пигментъ въ кишечникѣ разлагается, переходя въ уробилинъ, который и выдѣляется мочей; холестеринъ выдѣляется съ каломъ, равно какъ и нѣкоторые продукты разложенія желчныхъ кислотъ, какъ холаловая кислота, холоидиновая кислота, дислизинъ. Наоборотъ, другіе продукты распада желчныхъ кислотъ, напр., тауринъ, всасываются обратно; часть мочевоѣ сѣры происходитъ вслѣдствіе окисленія въ тѣлѣ таурина желчи.

Легко понять, что животное, которому наложена желчная фистула, должно худѣть не только въ силу болѣе дурнаго усвоенія жировъ, но также и въ силу непрерывной потери составныхъ частей желчи; въ результатѣ всего этого является глубокое нарушеніе питанія тканей; такимъ именно образомъ объясняютъ себѣ выпаденіе волосъ у животныхъ съ желчной фистулой, такъ какъ при этомъ теряется сѣра, а сѣра необходима для питанія волосъ.

3. Выдѣленіе желчи въ кишечникъ.—Желчные путд образуются соединеніемъ внутрипеченочныхъ желчныхъ ходовъ; такъ образуется *d. choledochus*, открывающійся въ средней части двѣнадцатиперстной кишкѣ, вмѣстѣ съ протокомъ поджелудочной железы, въ т. назыв. Фатеровской ампулѣ. *Пузырный протокъ* и *желчный пузырь* образуютъ какъ бы дивертикулъ, боковое углубленіе, расположенное на протяженіи желчнаго протока. Желчь движется по желчнымъ путямъ вслѣдствіе *vis a tergo*; ея давленіе обыкновенно очень незначительно, но если есть препятствіе для выдѣленія желчи, давленіе послѣдней значительно увеличивается и можетъ превысить давленіе крови въ воротной венѣ; такъ, если вставить манометръ въ желчный протокъ кролика, давленіе поднимается до 200 mm. водяного столба, въ то время какъ обычно оно не превышаетъ 50—108 миллиметровъ. Въ промежуткѣ между пищеварительными періодами желчь скопляется въ желчномъ пузырьѣ; оттокъ желчи къ пузырю происходитъ благодаря тому, что въ кишечномъ концѣ желчнаго протока есть особый мышечный сфинктеръ, описанный Одди. Во время пребыванія въ пузырьѣ желчь обогащается нѣкоторыми новыми составными частями, въ частности въ ней появляется муцинъ; допускаютъ также, что желчь въ пузырьѣ концентрируется благодаря всасыванью воды. Току желчи способствуютъ сокращенія мышечныхъ стѣнокъ желчныхъ путей. Острая боль, имѣющая

мѣсто при т. назыв. печеночной коликѣ, зависитъ отъ спазматическаго сокращенія желчныхъ путей; эта боль настолько сильна, что она можетъ по рефлексу вліять на функцію отдаленныхъ органовъ; такъ, раздражая экспериментально желчные пути, наблюдали аритмію сердца и дыханія, рвоту, повышеніе температуры, словомъ, большую часть симптомовъ, сопровождающихъ желчную колику.

Нервы, какъ двигательные, такъ и чувствительные, идущіе къ желчнымъ путямъ, начинаются отъ солнечнаго сплетенія. Они происходятъ отъ блуждающаго и чревнаго нерва. Раздражая чревный нервъ, Гейдегайнъ наблюдалъ сперва ускореніе тока желчи вслѣдствіе сокращенія желчныхъ ходовъ, а затѣмъ замедленіе, какъ результатъ уменьшенія желчеотдѣленія подъ вліяніемъ суженія печеночныхъ сосудовъ. Доайонъ, примѣняя очень точный методъ, убѣдился, что чревные нервы служатъ двигательными нервами для мышцъ, сжимающихъ желчные пути, т. е. пузырь и желчный протокъ; кромѣ того, онъ показалъ, что раздраженіе другихъ нервныхъ вѣтокъ вызываетъ расширеніе желчныхъ путей; по всей вѣроятности, это расширеніе происходитъ такъ же, какъ и расширеніе кровеносныхъ сосудовъ, т. е. благодаря задерживающему вліянію нервной системы; такъ, раздражая центральный конецъ чревнаго нерва, можно видѣть рефлекторное расширеніе желчнаго пузыря и желчнаго протока. При раздраженіи центральнаго конца блуждающаго нерва, расслабляется сфинктеръ Одди, и происходитъ сокращеніе стѣнокъ пузыря, т. е. приходитъ въ дѣйствіе механизмъ, имѣющій цѣлью выдѣленіе желчи въ кишку и построенный аналогично механизму мочеиспусканія.

Обычно рефлекторное опорожненіе желчнаго пузыря вызывается сопркосновеніемъ желудочной пищевой кашицы съ слизистой оболочкой двѣнадцатиперстной кишки; навося каплю кислоты на отверстіе желчнаго протока, вызываютъ токъ желчи изъ протока. Пептоны, жиры, мясной экстрактъ вызываютъ тотъ же самый рефлексъ.

§ 3.—Отдѣленіе пота.

Потъ отдѣляется по всей поверхности тѣла потовыми железами (рис. 134) число которыхъ, по Сампею, достигаетъ двухъ миллионовъ. Нормально, отдѣленіе пота совершенно незамѣтно; тѣмъ не менѣе оно продолжается непрерывно и именно увлажненію кожи потомъ кожа обязана своей мягкостью и влажностью. Это непрерывное отдѣленіе пота старые физиологи называли *perspiratio cutanea insensibilis*. Что эта *perspiratio* есть не что иное, какъ потоотдѣленіе, это доказывается опытомъ (Ауберта) полученія отпечатковъ пота. Если приложить на нѣкоторое время къ сухой, повидному, кожѣ бумажку, пропитанную азотнокислымъ серебромъ, то послѣ выставленія этой бумажки на свѣтъ на ней появляется рядъ мелкихъ точекъ, соответствующихъ отверстіямъ потовыхъ железъ (рис. 135); это зависитъ отъ образованія въ этихъ пунктахъ хлористаго серебра вслѣдствіе дѣйствія хлоридовъ пота на азотнокислое серебро. Прикладывая къ такой бумажкѣ чуть-чуть влажную мякоть пальца, получаютъ отпечатокъ кожныхъ бороздокъ, такъ какъ потъ распределяется изъ отверстій железъ по желобкамъ

между сосочками кожи. Когда отдѣленіе пота становится болѣе обильнымъ, тогда легко замѣтить выступленіе капелекъ пота на поверхности кожи уже простымъ глазомъ.

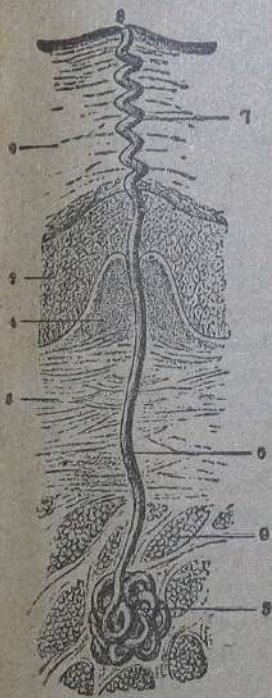


Рис. 134.

Потовая железа
(по Тестю).

1—эпидермисъ. 2—Мальпигиевъ слой. 3—дерма. 4—кожный сосочекъ. 5—железистый клубочекъ. 6—выводной протокъ железы. 7—идетъ внутрь рогового слоя. 8—отверстіе выводного протока. 9—подкожная клетчатка.

1. Свойства пота.—Потъ, собранный прямо съ поверхности кожи или скопляющійся въ резиновыхъ рукавахъ, надѣваемыхъ съ цѣлью собранія пота на конечности, представляетъ собой прозрачную, безцвѣтную жидкость; только въ нѣкоторыхъ болѣзненныхъ случаяхъ потъ пріобрѣтаетъ особую окраску (chromhidrosis), которая окрашиваетъ потъ въ красный, черный, голубой цвѣтъ. Специфическій запахъ пота зависитъ отъ присутствія въ немъ летучихъ жирныхъ кислотъ; запахъ пота слегка мѣняется, смотря по области тѣла (подмышечная ямка, ноги,



Рис. 135.

Точечный отпечатокъ пота, полученный прикладываемъ къ тылу руки бумагу, пропитанную азотносеребряной солью (по Зуберту).

ишопнка). Потъ содержитъ много воды и обладаетъ очень низкимъ удѣльнымъ вѣсомъ (1,004). Вообще, принимается, что потъ имѣетъ кислую реакцію. А на дѣлѣ потъ подмышечной впадины у человѣка щелочной реакціи, щелочную же реакцію имѣетъ потъ нѣкоторыхъ животныхъ (кошка, лошадь). По наблюденіямъ Туртона потъ, выдѣляемый человѣкомъ при физиологическихъ условіяхъ, т. е. подъ вліяніемъ тепла, имѣетъ кислую реакцію даже въ томъ случаѣ, если предварительно самымъ тщательнымъ образомъ очистить кожу отъ скопляющихся на ея поверхности жирныхъ кислотъ, происходящихъ изъ кожного сала.

Оцѣнить количество пота, отдѣляющагося въ опредѣленное время, довольно трудно: это количество значительно мѣняется въ зависимости отъ разныхъ условій, каковы вышняя температура, введеніе въ кишечникъ жидкостей, болѣе или менѣе оживленная дѣятельность почекъ. Въ среднемъ за сутки принимаютъ его равнымъ 1 килограмму. На 1 килограммъ пота твердыхъ веществъ всего 10 грм. Среди этихъ послѣднихъ содер-

жаты, между прочимъ, азотистыя тѣла, главнымъ образомъ, мочевины (0,044 по Фавру). Содержаніе мочевины въ поту увеличивается въ тѣхъ случаяхъ, когда мочеотдѣленіе понижается; слѣдов., съ этой точки зрѣнія кожа можетъ въ извѣстной мѣрѣ замѣщать почки.

У лошади потъ содержитъ бѣлокъ. Прочія твердыя вещества состоятъ изъ летучихъ жирныхъ кислотъ (муравьиная, масляная, каприловая, капроновая и особая кислота, названная Фавромъ потовой кислотой) и солей, главнымъ образомъ NaCl и KCl. Соли и составляютъ тотъ твердый, крошащійся остатокъ, который остается на поверхности кожи послѣ испаренія воды. Многія вещества, случайно попадающія въ организмъ, выдѣляются потомъ; сюда относятся іодъ, іодистый калий, мышьякъ и проч., а также нѣкоторыя пахучія вещества, какъ чесночное масло.

2. Механизмъ потоотдѣленія.—На потоотдѣленіи, какъ и на отдѣленіи слюны, выяснено вліяніе нервной системы на отдѣлительный процессъ, а равнымъ образомъ показана независимость его отъ явленій въ кровеносномъ аппаратѣ.

А. Измѣненія кровообращенія.—Подобно другимъ отдѣлительнымъ процессамъ, отдѣленіе пота сопровождается болѣе оживленнымъ притокомъ крови къ железамъ. Поэтому кожа во время потѣнія краснѣетъ. Однако, отдѣленіе пота не связано такъ тѣсно съ расширеніемъ сосудовъ, оно можетъ имѣть мѣсто и при суженіи кожныхъ сосудовъ (холодный потъ), какъ это наблюдается во время агоніи, при нѣкоторыхъ душевныхъ движеніяхъ, каковы страхъ, гнѣвъ и проч., когда на поблѣднѣвшей кожѣ лица обильно выступаетъ потъ. Слѣдовательно, механизмъ потоотдѣленія не объясняется однимъ измѣненіемъ кровообращенія въ железахъ.

Б. Вліяніе нервной системы.—Послѣ того какъ Гольцъ въ 1875 г. открылъ существованіе секреторныхъ нервовъ для потовыхъ железъ, по этому вопросу появилось много работъ, выяснившихъ вполне какъ происхожденіе, такъ и функцію этихъ нервовъ. На первомъ мѣстѣ здѣсь нужно поставить работы Луксингера.

а. Потоотдѣлительные нервы.—Если мы станемъ раздражать периферическій конецъ перерѣзаннаго сѣдалищнаго нерва у кошки, на поверхности мякоти лапы выступитъ нѣсколько капелекъ пота. Не всѣ животныя годятся для этого опыта, такъ какъ нѣкоторыя изъ нихъ, напр., кроликъ, собака, вовсе не потѣютъ; поэтому для опыта берутъ кошку. Слѣдов., въ сѣдалищномъ нервѣ содержатся потоотдѣлительныя волокна для нижней конечности. Результатъ описаннаго опыта нужно толковать въ смыслѣ прямого дѣйствія нервовъ на потовыя железы. Въ самомъ дѣлѣ, несомнѣнно, что потоотдѣленіе не зависитъ здѣсь отъ сосудодвигательнаго дѣйствія, такъ какъ раздраженіе сѣдалищнаго нерва само по себѣ вызываетъ сокращеніе сосудовъ, такъ что отдѣленіе пота здѣсь совпадаетъ съ суженіемъ артерій: далѣе, можно, раздражая сѣдалищный нервъ, вызвать потоотдѣленіе даже на отрѣзанной конечности. Луксингеръ далъ еще другое доказательство существованія особыхъ потоотдѣлительныхъ нервовъ. Животному, у котораго предварительно перерѣзать одинъ сѣдалищный нервъ, врыскивается пилокарпинъ подъ кожу; обѣ заднія лапы при этомъ потѣютъ, что доказываетъ, что пилокарпинъ дѣйствуетъ не только на соответствующіе

нервные центры, но и на периферическій секреторный аппаратъ. Однако, черезъ нѣсколько дней, когда перерѣзанныя волокна сѣдалищнаго нерва успѣють переродиться, впрыскиванье пилокарпина вызываетъ потоотдѣленіе только на здоровыхъ конечностяхъ, а та конечность, нервъ которой перерѣзанъ, остается сухой, несмотря на то, что въ ней присутствуютъ еще потовыя железы. Слѣдовательно, пилокарпинъ дѣйствуетъ на самое первое волокно секреторнаго нерва. Антагонистъ пилокарпина, атропинъ, наоборотъ, парализуетъ концы секреторныхъ нервовъ; достаточно нанести на обезжиренную кожу каплю раствора атропина, чтобъ въ этомъ пунктѣ потоотдѣленіе прекратилось. Всѣ эти опыты приводятъ къ выводу, что, кромѣ сосудодвигательныхъ волоконъ потовыхъ железъ, существуютъ еще секреторныя волокна, подобно тому, какъ это имѣетъ мѣсто для слюнныхъ железъ.

Потоотдѣлительныя волокна содержатся, вообще, въ главныхъ нервныхъ стволахъ данной области: для нижней конечности въ сѣдалищномъ нервѣ, для верхней—въ срединномъ нервѣ, для головы—въ лицевомъ и тройничномъ. Секреторныя волокна входятъ въ составъ этихъ нервовъ или прямо черезъ передніе спинномозговые корешки, или кружнымъ путемъ черезъ симпатическій нервъ.

Нѣкоторые ученые предполагаютъ, кромѣ того, что существуютъ еще задерживающіе нервы для потовыхъ железъ, способные ограничивать или совсѣмъ прекращать потоотдѣленіе. Въ самомъ дѣлѣ, извѣстно, что послѣ перерѣзки шейнаго симпатическаго нерва у лошади, соответствующая операціи сторона головы покрывается потомъ. Этотъ результатъ можно объяснить себѣ въ томъ смыслѣ, что при перерѣзкѣ симпатическаго нерва перерѣзаны были задерживающія нервныя волокна для потовыхъ железъ головы. Но возможно и другое объясненіе, а именно, что потъ отдѣляется въ этихъ условіяхъ вслѣдствіе расширенія сосудовъ, ускоренія кровяного тока и повышенія температуры кожи на соответствующей сторонѣ. Поэтому вопросъ о задерживающихъ потоотдѣленіе нервахъ нельзя еще считать рѣшеннымъ.

б. *Центры, заведующіе потоотдѣленіемъ и потоотдѣлительные рефлексы.*—Отдѣленіе пота нормально является результатомъ или рефлекторнаго, или прямого (черезъ кровь) раздраженія потоотдѣлительныхъ центровъ. Повышеніе окружающей температуры и связанное съ нимъ раздраженіе соответствующихъ нервныхъ окончаній бываетъ обычно исходнымъ пунктомъ потоотдѣлительнаго рефлекса: потоотдѣлительныя центры отвѣчаютъ на это раздраженіе возбужденіемъ потоотдѣлительныхъ нервовъ. Слѣдовательно, тепло дѣйствуетъ не на периферическіе потоотдѣлительные органы; въ самомъ дѣлѣ, перерѣзавши у животнаго сѣдалищный нервъ на одной сторонѣ, можно убѣдиться, что при высокой температурѣ у такого животнаго потъ отдѣляется по всей поверхности тѣла, за исключеніемъ той конечности, нервъ которой перерѣзанъ. Можно вызвать мѣстный потоотдѣлительный рефлексъ по слѣдующему способу (Адамковичъ): у человѣка, находящагося въ легкой испаринѣ, прикладываютъ къ кожѣ бедра сосудъ съ теплой водой; въ отвѣтъ на это раздраженіе подошва ноги покрывается капельками пота. Потоотдѣлительныя рефлексы возбуждаются также болевыми

ощущеніями, исходящими изъ различныхъ органовъ, а также возбужденіемъ мозговой коры (душевные движенія).

Потоотдѣлительные центры разстѣяны по всей длинѣ спинного и продолговатого мозга. Въ продолговатомъ мозгу расположенъ главный потоотдѣлительный центръ, но онъ далеко не единственный, какъ это думаетъ Навроцкій, потому что рефлекторное потоотдѣленіе въ конечностяхъ возможно еще послѣ перерѣзки спинного мозга тотчасъ подъ продолговатымъ, слѣдовательно, въ спинномъ мозгу также содержатся потоотдѣлительные центры. Эти центры, подобно дыхательному, раздражаются уже непосредственно протекающей чрезъ нихъ кровью. Такъ, потоотдѣленіе усиливается при накопленіи CO_2 въ крови; чтобъ вызвать потоотдѣленіе на мякоти лапокъ у кошки, достаточно вызвать у животнаго асфиксію замыканіемъ трахеи. Повышеніе температуры крови служитъ также раздражителемъ потоотдѣлительныхъ центровъ. Для доказательства этого служить слѣдующій опытъ Луксингера: послѣ перерѣзки спинного мозга въ грудномъ отдѣлѣ и всѣхъ заднихъ корешковъ ниже разрѣза спинного мозга, при чемъ, слѣдов., всякаго рода чувствительныя вліянія на потоотдѣлительные центры были устранены, у животнаго въ термостатѣ заднія конечности покрывались потомъ. Очевидно, что въ описанныхъ условіяхъ потоотдѣлительные центры раздражались прямо кровью, нагрѣтой выше ея обычной температуры. То же самое Л. Фредерикъ доказалъ слѣдующимъ опытомъ: помѣстившись безъ одежды въ сравнительно холодное ($+15^\circ$) пространство, онъ вдыхалъ чрезъ трубку теплый воздухъ; чрезъ нѣкоторое время кожа у него покраснѣла и покрылась потомъ. Очевидно, что въ этомъ случаѣ потоотдѣлительные центры раздражались непосредственно кровью, которая нагрѣвалась во время прохожденія по сосудамъ легкаго вслѣдствіе соприкосновенія съ нагрѣтымъ легочнымъ воздухомъ.

В. Роль железистаго эпителия.—По изслѣдованіямъ Рено, потоотдѣленіе сопровождается извѣстными измѣненіями въ клеткахъ потовыхъ железъ. Клетки железъ уменьшаются въ объемъ, ихъ протоплазма мутнѣетъ и теряетъ свойственную ей исчерченность.

3. Выдѣленіе пота на ножную поверхность.—Потъ изгоняется изъ внутреннихъ частей потовой железы на поверхность кожи благодаря *vis a tergo*; возможно, что при этомъ принимаетъ участіе сокращеніе гладкихъ мышечныхъ волоконъ, находящихся въ стѣнкахъ нѣкоторыхъ потовыхъ железъ, напр., железъ подмышечной впадины. Любопытно, что даже такое давленіе на кожу, какъ 20, 30, 40 килограммъ, не останавливаетъ потоотдѣленія; уменьшеніе давленія даже слабое, напр., приставленіе банокъ, облегчаетъ отдѣленіе пота.

4. Физиологическое значеніе пота.—Назначеніе пота состоитъ въ отнятій тепла у организма вслѣдствіе испаренія пота съ поверхности кожи. Въ этомъ и состоитъ главная роль пота; мы будемъ говорить объ этомъ ниже при изложеніи явленій регуляціи животной теплоты. Но, кромѣ того, потъ служитъ для выведенія изъ тѣла продуктовъ обмена веществъ. Потому изъ организма выдѣляется значительное количество воды; слѣдов., въ этомъ отношеніи потовыя железы можно считать *викарнымъ* органомъ почки. Это удаленіе воды потомъ, если потѣніе происходитъ очень часто и энергично,

можетъ быть небезопасно, такъ какъ оно вызываетъ иногда раствореніе красныхъ шариковъ и переходъ гемоглобина въ плазму. По вопросу о ядовитости пота мнѣнія расходятся. Однако, Арлуанъ показалъ, что при вырыскиваніи животнымъ въ кровь человѣческаго пота наблюдаются явленія отравленія. Врачамъ извѣстно, что внезапное прекращеніе потоотдѣленія при быстромъ охлажденіи поверхности тѣла иногда влечетъ за собой тяжелыя послѣдствія. Но механизмъ явленія въ этомъ случаѣ очень сложенъ и, конечно, оно не сводится исключительно на задержку въ тѣлѣ тѣхъ ядовитыхъ веществъ, которыя нормально выдѣляются потомъ. Однако, опыты Фурко показываютъ, что не всегда можно безнаказанно останавливать отправленія кожныхъ органовъ; такъ, покрывая всю кожу животного лакомъ, наблюдаютъ обычно очень тяжелыя явленія, какъ дрожь, ускореніе дыханія, пониженіе температуры и, наконецъ, смерть животного. Тѣ же явленія имѣютъ мѣсто при обширныхъ ожогахъ кожи. Нѣкоторые физиологи хотѣли видѣть причину этихъ явленій въ задержкѣ кожной перспираціи (*perspirabile retentum*). Правда, кожа выдѣляетъ CO_2 , но въ количествѣ, настолько ничтожномъ, что этимъ кожнымъ дыханіемъ можно совершенно пренебречь (по крайней мѣрѣ, у млекопитающихъ; у лягушки кожное дыханіе настолько энергично, что оно можетъ замѣнять собой легочное дыханіе). Причина смерти животныхъ послѣ лакированія кожи лежитъ въ охлажденіи животного, которое зависитъ отъ расширенія кожныхъ сосудовъ и усиленной потери теплоты лучеиспусканіемъ. Если предупредить потерю тепла животнымъ, обертывая его въ вату, животные выживаютъ дольше. Надо также замѣтить, что лакированіе кожи хуже переносится мелкими животными, потому что у нихъ отношеніе кожной поверхности къ массѣ тѣла больше, чѣмъ у крупныхъ животныхъ. У чловѣка Сенаторъ не наблюдалъ никакихъ разстройствъ послѣ того, какъ вся кожа была покрыта коллодіемъ.

§ 4.—Отдѣленіе кожного сала.

Сальные железы отдѣляютъ жировое вещество, т. назыв. *кожное сало*, предназначенное для смазки волосъ кожи; поэтому отверстія всѣхъ этихъ железъ открываются въ волосяныя мѣшечки, за исключеніемъ тѣхъ областей, гдѣ, какъ на внутренней поверхности крайней плоти, на грудномъ соскѣ, волосы отсутствуют. Сальные железы принадлежатъ къ гроздевиднымъ железамъ; ихъ клѣтки вырабатываютъ жиръ; въ протоплазмѣ этихъ клѣтокъ можно видѣть мелкія капельки жира, которыя въ концѣ концовъ заполняютъ собой всю клѣтку. Тогда клѣтка лопается, и обрывки ея тѣла наполняютъ просвѣтъ железистой дольки; на ея мѣсто становятся новыя клѣтки, подходящія съ периферіи дольки; слѣдов., здѣсь мы имѣемъ отдѣленіе, связанное съ гибелью клѣтокъ. Кожное сало, выдѣляемое на поверхность кожи, представляется въ видѣ полужидкаго вещества: оно содержитъ около $\frac{2}{3}$ воды, бѣлковое вещество, сходное по свойствамъ съ казеиномъ, жиры (38%) и соли. Кожа не смачивается водой, именно благодаря покрывающему ее слою кожного сала; такимъ образомъ, кожное сало служитъ защитой для эпидермиса. Поэтому-то кожное сало въ такомъ

большомъ количествѣ выдѣляется на коожѣ утробнаго плода (*vernix caseosa*), тѣло котораго все время омывается жидкостью.

§ 5. О т д ѣ л е н и е м о л о к а .

Отдѣленіе молока тѣсно связано съ функціей размноженія и развивается только послѣ акта родовъ. Однако, существуютъ исключенія изъ этого правила. Даже у дѣвушекъ иногда грудная железа начинала отдѣлять молоко при продолжительномъ сосаніи; описаны даже случаи, когда грудная железа мужчинъ отдѣляла молоко.

1. Молоко.—Молоко представляетъ собой бѣлую непрозрачную жидкость, пріятнаго, сладковатаго вкуса. Удѣльный вѣсъ молока = 1,028—1,034. Реакція молока амфотерная, она становится кислой вследствие молочнокислаго броженія молочнаго сахара подъ вліяніемъ особаго микроба.

Суточное количество молока довольно трудно оцѣнить; во всякомъ случаѣ оно очень измѣнчиво; въ среднемъ, женщина отдѣляетъ 1000—1500 грм. молока въ сутки. Подъ микроскопомъ молоко представляется состоящимъ изъ множества мелкихъ шариковъ, взвѣшенныхъ въ жидкости (фиг. 136). Эти шарики—жировыя капли; при покойномъ отстаиваніи молока

часть этихъ шариковъ поднимается на поверхность, образуя слой сливокъ. Слѣдовательно, молоко нужно считать настоящей эмульсіей. Причина, почему шарики не сливаются другъ съ другомъ, не выяснена; предполагаютъ, что каждый шарикъ окруженъ бѣлковой оболочкой (*заптогенная оболочка*). Въ самомъ дѣлѣ, эфиръ извлекаетъ изъ мо-

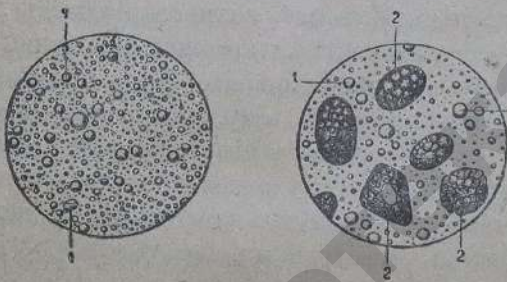


Рис. 136.

Молочные шарики (1) и жировыя тѣльца (2) (по Тестю).

лока содержащейся въ немъ жиръ только въ томъ случаѣ, если предварительно обработать молоко щелочью. Известно далѣе, что при сбиваніи молока жировыя шарики соединяются между собой; этимъ и пользуются для приготовленія масла. Кромѣ жировыхъ шариковъ, въ молоко взвѣшены зернышки трехметалльной фосфорноизвестковой соли и, по Доклю, мельчайшія частицы казеина. Жидкость, въ которой взвѣшены шарики, называется *плазмой* молока. Эта жидкость содержитъ въ растворѣ бѣлковыя вещества, молочный сахаръ и соли. При прибавленіи къ молоку уксусной кислоты выдѣляется творожистый осадокъ *казеина*, хлопья казеина захватываютъ почти всѣ жировыя шарики; жидкость, остающаяся послѣ выдѣленія казеина, содержитъ еще въ растворѣ два бѣлковыхъ тѣла: *лактальбуминъ* и *лактоглобулинъ*. Молочный сахаръ (*лактоза*) принадлежитъ къ дисахаридамъ. Соли молока состоятъ изъ хлоридовъ и фосфатовъ (K, Na, Ca, Mg).

Молоко содержитъ также въ растворѣ газы (O_2 , N_2 , CO_2). Женское молоко содержитъ въ 1000 чч. 30 чч. жира, 20—бѣлковъ, 60 чч. молочнаго сахара и 2 ч солей. Коровье молоко болѣе концентрировано, чѣмъ женское; въ немъ больше казеина (40 грм.) и больше жира (40 грм. на 1000), но

меньше молочнаго сахара. Поэтому для кормленія грудного ребенка коровье молоко разводится водой и подслащивается.

При смѣшеніи молока съ тѣмъ специфическимъ ферментомъ, о которомъ мы говорили выше, *сычужнымъ ферментомъ*, молоко дѣликомъ застываетъ въ свертокъ, захватывающій внутрь себя молочные шарики; этотъ свертокъ, сокращаясь, выжимаетъ прозрачную жидкость слѣгка желтоватаго цвѣта, т. назыв. *молочную сыворотку*. Ферментное свертываніе молока, по существу, отличается отъ кислотнаго свертыванія и представляетъ паразитальное сходство со свертываніемъ крови. Въ самомъ дѣлѣ, при свертываніи молока сычужнымъ ферментомъ казеинъ расщепляется на два вещества, изъ которыхъ одно переходитъ въ свертокъ (*сыръ*), другое остается въ растворѣ въ сывороткѣ (особая *альбумоза*). Далѣе, по Артюсу, для свертыванія молока, какъ и для свертыванія крови, необходимо присутствіе солей извести. Гаммарстенъ же доказалъ, что присутствіе солей извести благоприятно, но отнюдь не необходимо для свертыванія молока; такъ, напр., ихъ можно замѣнить хлористымъ натромъ. По Дюкло, однако, не существуетъ химическаго различія между сыромъ и казеиномъ; это лишь два физическія состоянія одного и того же вещества.

Въ начальномъ періодѣ отдѣленія молока грудная железа отдѣляетъ густую желтую жидкость, т. назыв. *молозиво*. Последнее, кромѣ молочныхъ шариковъ, содержитъ еще большіе зернистые шарики (*молозивныя тѣльца*, рис. 136). Молозиво отличается отъ молока и по своему химическому составу: оно содержитъ меньше казеина и свертывается при кипяченіи, какъ яичный бѣлокъ.

2. Механизмъ отдѣленія молока.—Отдѣленіе молока происходитъ благодаря дѣятельности железистыхъ долекъ, которыя ко времени лактаціи въ значительной степени развиваются (рис. 137). Явленія, наблюдаемыя въ

молочныхъ железахъ во время отдѣленія молока, не вполне аналогичны съ тѣмъ, что имѣетъ мѣсто въ саленныхъ железахъ. По Парчу и Рейденгайцу, во время отдѣленія полигональныя кѣтки молочной железы увеличиваются въ объемѣ, ихъ протоплазма становится свѣтлѣе, ядра размножаются; затѣмъ въ протоплазмѣ появляются капельки жира; эти капельки скопляются въ томъ концѣ кѣтки, который обращенъ къ просвѣту дольки; та часть кѣтки, въ которой собираются жировыя капли, выпячивается въ просвѣтъ и, наконецъ, отрывается; протоплазма растворяется, освобождая жировыя капельки. Но при этомъ разрушается только верхняя часть кѣтки; глубокая ея часть остается на мѣстѣ и регенериру-

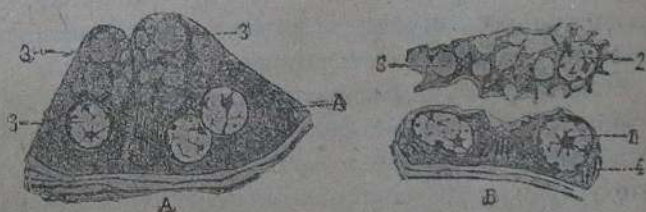


Рис. 137.

Кѣтки грудной железы: А—въ стадіи секретіи и В—въ стадіи экскреціи (по Лимону).

1—ядро. 2—ядро, вышедшее изъ протоплазмы вмѣстѣ съ продуктомъ секретіи. 3—молочные шарики. 4—аргонплазматическія волокна.

сть в послѣдствіи дѣлюю клітку. Отдѣленіе молока не является ни голокриннымъ, ни мерокриннымъ, а одновременно голо-мерокриннымъ.

Различныя составныя части молока не содержатся готовыми въ крови, онѣ образуются въ самой железнѣ. Такъ, въ крови казеинъ совершенно отсутствуетъ, онѣ образуется, очевидно, изъ другихъ бѣлковъ и нуклеиновыхъ веществъ, освобождающихся изъ отдѣляющейся верхней части железистой клітки. Равнымъ образомъ и лактоза содержится только въ молокѣ. Этотъ сахаръ образуется въ грудной железнѣ несомнѣнно изъ глюкозы, заимствуемой изъ крови. У козы тотчасъ же послѣ родовъ наблюдается появленіе глюкозы въ мочѣ (П. Беръ). Удаленіе грудныхъ железъ у козы въ періодѣ лактаціи тоже ведетъ къ гипергликеміи и глюкозурии. Эти опыты, повидимому, свидѣтельствуютъ о томъ, что лактоза образуется въ молочной железнѣ за счетъ глюкозы, которую печень освобождаетъ послѣ родовъ въ большомъ количествѣ: послѣ удаленія молочной железы избытокъ глюкозы выдѣляется съ мочей.

Что касается молочнаго жира, онѣ, какъ это можно доказать экспериментальнымъ путемъ, можетъ происходить изъ пищевыхъ жировъ; но онѣ образуется, вѣроятно, также изъ другихъ пищевыхъ веществъ, напр. бѣлковъ; при животной діетѣ содержаніе жира въ молокѣ увеличивается.

Вліяніе нервной системы на отдѣленіе молока совершенно очевидно. Начало лактаціи связано съ извѣстной стадіей развитія матки и съ актомъ родовъ; это указываетъ на существованіе нервной связи между половыми органами таза и грудной железой. Съ другой стороны, на участіе нервной системы указываетъ то обстоятельство, что сосаніе усиливаетъ отдѣленіе молока, и даже въ состояніи вызвать отдѣленіе молока у дѣвственницъ, а въ нѣкоторыхъ случаяхъ и у самцовъ, а при нѣкоторыхъ сильныхъ душевныхъ движеніяхъ лактація останавливается. Однако, обнаружить на опытѣ вліяніе нервовъ на отдѣленіе молока довольно трудно; по даннымъ Рорига и Лаффона въ *n. spermaticus externus* у овцы и суки содержатся вазомоторныя волокна, вызывающія сокращенія мышцъ грудного соска и, наконецъ, истинныя секреторныя волокна.

Между грудными железами и маткой существуетъ еще связь черезъ кровь, которой одной, повидимому, достаточно для объясненія гипертрофіи грудныхъ железъ и секреторной ихъ дѣятельности. Гольцъ показалъ, что у суки послѣ экстирпаціи поясничной части спинного мозга, повлекшей за собой перерожденіе всехъ идущихъ къ железнѣ нервныхъ волоконъ, отдѣленіе молока послѣ родовъ происходило нормально, что свидѣтельствуетъ объ отсутствіи какого бы то ни было вліянія со стороны нервной системы. Съ другой стороны Риббертъ наблюдалъ, что молочная железа, пересаженная подъ кожу ушной раковины у кроличихи, начинала отдѣлять молоко послѣ родовъ.

Въ послѣдніе годы гуморальная теорія отдѣленія молока была подкрѣплена многими фактами. Извѣстно, что грудная железа разрастается, начиная съ момента зачатія, отдѣленіе же молока начинается только чрезъ нѣсколько часовъ послѣ родовъ. Буэнъ и Анжель доказали, что гипертрофія грудной железы происходитъ подъ вліяніемъ отдѣляемаго желтымъ тѣломъ гормона (см. ниже яичники). Относительно начала отдѣленія молока

мы располагаемъ менѣе точными свѣдѣніями. По мнѣнію Harling'a и Clayton'a отдѣленіе молока начинается послѣ исчезновенія изъ крови вырабатываемаго плодомъ гормона, который препятствуетъ отдѣленію молока во время беременности. Наблюдающееся у новорожденныхъ отдѣленіе весьма похожей на молоко жидкости (Hexeumilch—(молоко вѣдьмъ)), быть можетъ, вызвано тѣмъ же гуморальнымъ механизмомъ.

3. Физиологическое значеніе отдѣленія молока.—Физиологическая задача лактаціи состоитъ въ доставленіи пищи новорожденному. Молоко представляетъ собой вполне правильно составленную пищевую смѣсь. Продолжительность лактаціи разныхъ животныхъ различна. Нѣкоторыя животныя сосутъ грудь очень недолго; они рождаются уже въ значительной степени развитыми, съ открытыми глазами, могутъ сейчасъ же ходить (напр., морская свинка). Наоборотъ, другія рождаются менѣе развитыми, съ закрытыми глазами и вначалѣ способны выполнять только неkoordinированныя движенія (напр., котята); послѣднія нуждаются, конечно, въ болѣе продолжительномъ кормленіи грудью. Ребенокъ кормится грудью въ теченіе года.

3-й отд.—Внутренняя секреція.

Къ железамъ, обладающимъ внутренней секреціей, мы причисляемъ печень, поджелудочную железу и тѣ железы безъ выводного протока, которыя издавна называются *кровенными железами* (селезенка, щитовидная железа, gl. thymus, надпочечныя железы, придатокъ мозга). Среди железъ этой категоріи первое мѣсто принадлежитъ печени какъ по многочисленности, такъ и по важному значенію отправленій этого органа.

§ 1. Печень.

Задача печени состоитъ не только въ образованіи желчи; кромѣ этого, она выдѣляетъ въ кровь виноградный сахаръ (*сахарообразовательная функція* печени и играетъ важную роль въ процессѣ образованія мочевины и мочевой кислоты; далѣе, печень способна измѣнять вещества, приносимыя къ ней по воротной венѣ; съ этой точки зрѣнія печени принадлежитъ обезвреживающая способность.

1. Сахарообразованіе въ печени.—Кровь всѣхъ животныхъ содержитъ небольшое количество (1—2 гр. на 1000) сахара. Откуда происходитъ этотъ сахаръ? Этимъ вопросомъ занялся Кл. Бернаръ. До замѣчательныхъ открытій этого послѣдняго принималось, что животный организмъ неспособенъ къ образованію сахара; эта функція считалась исключительнымъ достояніемъ растений. Однако, уже тѣ факты, что млекопитающія вырабатываютъ молочный сахаръ, диабетики—виноградный сахаръ, эти факты должны были натолкнуть на мысль, что животныя, подобно растениямъ, также способны образовать сахаръ, потому что не всегда можно было сводить происхожденіе выдѣляемаго сахара на пищу. Кл. Бернаръ первый обнаружилъ образованіе сахара въ животномъ организмѣ и показалъ, что главнымъ очагомъ этого процесса является печень; доказательствомъ этому

служать два слѣдующіе основныя опыта: 1) прокипятивши растергую съ водой ткань печени, убѣждаются, что полученная такимъ путемъ вытяжка редуцируетъ жидкость Фелинга, отклоняетъ плоскость поляризаціи вправо и бродить съ дрожжами; слѣдовательно, вытяжка содержитъ въ растворѣ сахаръ; наоборотъ, приготовленныя по тому же способу вытяжки другихъ органовъ сахара не содержатъ; 2) при изслѣдованіи на содержаніе сахара крови, притекающей къ печени и оттекающей отъ нея, находятъ, что кровь, взятая изъ воротной вены, содержитъ всегда меньше сахара, чѣмъ кровь печеночныхъ венъ; разница можетъ достигать 1 грм. на 1000 гр. крови; у голодающаго животнаго кровь воротной вены содержитъ лишь слѣды сахара, а въ крови печеночныхъ венъ всегда присутствуютъ болѣе значительныя количества сахара.

Выводъ изъ этихъ двухъ опытовъ тотъ, что печень вырабатываетъ сахаръ и выдѣляетъ его въ кровь. Этотъ сахаръ нельзя считать происходящимъ просто путемъ отложенія пищевого сахара въ печени, такъ какъ вышеприведенные опыты одинаково хорошо удаются на животныхъ, получающихъ въ теченіе нѣсколькихъ недѣль исключительно мясную пищу; этимъ доказывается, что печень можетъ вырабатывать сахаръ на счетъ бѣлковыхъ веществъ пищи.

Но противъ опытовъ Кл. Бернара сдѣлано было одно важное возраженіе. Пэви указалъ, что только что вырѣзанная печень не содержитъ вовсе сахара, или содержитъ его лишь въ малыхъ количествахъ; наоборотъ, чѣмъ дольше лежитъ печень въ трупѣ или внѣ его, тѣмъ болѣе обогащается она сахаромъ. Такъ, въ теченіе часа содержаніе сахара въ печени можетъ достигнуть 3%. Это посмертное образованіе сахара въ печени Кл. Бернаръ подтвердилъ извѣстнымъ опытомъ съ *промываніемъ печени*. Черезъ воротную вену печень промываютъ струей воды до тѣхъ поръ, пока вода извлечетъ весь содержащійся въ печени сахаръ: когда ткань печени не даетъ уже болѣе реакцій на виноградный сахаръ, промываніе прекращаютъ; если черезъ нѣкоторое время вновь изслѣдовать кусокъ печени на сахаръ, послѣдній появляется опять въ печеночной ткани. Слѣдовательно, сахаръ образуется въ печеночной ткани внѣ организма и безо всякаго участія крови. Пэви изъ своего открытія сдѣлалъ выводъ, что образованіе сахара представляетъ собой трупное явленіе или, во всякомъ случаѣ, есть результатъ болѣзненно измѣненной функціи печени. Кл. Бернаръ понялъ дѣло иначе. Онъ замѣтилъ, что водная вытяжка печени имѣетъ характерную опалесценцію; вещество, обуславливающее своимъ присутствіемъ эту опалесценцію, осаждается спиртомъ; химическое изслѣдованіе осадка устанавливаетъ близкое родство этого вещества съ растительнымъ крахмаломъ. Это—животный крахмалъ. Руже назвалъ его *зоамилиномъ*, а Кл. Бернаръ далъ ему названіе *гликогена* въ виду того, что на счетъ этого именно вещества образуется въ печени сахаръ. Эти факты позволили развить слѣдующую теорію образованія сахара въ печени: печень вырабатываетъ сахаръ, но не прямо изъ пищевыхъ веществъ, а изъ особаго промежуточнаго тѣла, которое стоитъ между питательнымъ матеріаломъ, доставляемымъ къ печени по воротной венѣ, и между сахаромъ, образуемымъ въ печеночной ткани; это промежуточное вещество и есть

гликогенъ. Гликогенъ откладывается въ печеночныхъ клѣткахъ, какъ запасный питательный матеріалъ, и затѣмъ, сообразно съ потребностями организма, превращается въ сахаръ, а послѣдній, переходя въ кровь, и идетъ на непосредственное потребленіе въ тканяхъ. Кл. Бернаръ показалъ далѣе, что образованіе сахара въ печени находится подъ вліяніемъ нервной системы. Только что изложенную теорію мы разовьемъ теперь подробнѣе.

а. Образованіе гликогена.—Гликогенъ представляетъ собою бѣлый аморфный порошокъ, растворимый въ водѣ; его водные растворы сильно опалесцируютъ; въ спиртѣ онъ нерастворимъ, чѣмъ и пользуются для выдѣленія гликогена изъ водныхъ растворовъ; его составъ таковъ же, какъ и составъ растительнаго крахмала; подобно послѣднему, гликогенъ превращается въ сахаръ при кипяченіи съ разведенными кислотами и при дѣйствіи сахарифицирующихъ ферментовъ (слюны, поджелудочнаго сока). Отъ крахмала гликогенъ отличается тѣмъ, что съ іодомъ онъ окрашивается въ бурый цвѣтъ, а крахмалъ—въ синій. Эта реакція даетъ возможность открыть гликогенъ въ печеночныхъ клѣткахъ, гдѣ онъ содержится въ видѣ маленькихъ глыбокъ, помѣщающихся въ петляхъ протоплазматической сѣти (рис. 138). Гликогенъ содержится не только въ печени, но и во многихъ другихъ тканяхъ (мышцы, селезенка, легкія, лейкоциты, эпителий); во время зародышевой жизни гликогенъ образуетъ особыя скопленія въ видѣ глышекъ на плацентѣ или амніонѣ.

Содержаніе гликогена въ печени очень измѣнчиво и зависитъ отъ питанія животнаго. При продолжительномъ голоданіи количества печеночнаго гликогена уменьшаются и, наконецъ, онъ совершенно исчезаетъ изъ печени; наоборотъ, при усиленномъ кормленіи гликогенъ накапливается въ печени въ большихъ количествахъ, такъ что содержаніе его въ печени достигаетъ 10% и даже болѣе. На счетъ какого именно питательнаго вещества образуется гликогенъ? Уже тотъ фактъ, что при обильномъ кормленіи мясомъ животныя накапливаютъ въ печени большія количества гликогена, показываетъ, что гликогенъ можетъ образоваться изъ бѣлковъ пищи. Кл. Бернаръ наблюдалъ, что личинки мухъ, живущія на кускахъ мяса, образуютъ въ своемъ тѣлѣ значительныя количества гликогена. Съ другой стороны, Зегенъ показалъ, что гликогенъ въ печени увеличивается при введеніи пептоновъ. Наоборотъ, жиръ, повидимому, не участвуетъ въ образованіи печеночнаго гликогена. Наибольшее же вліяніе на накопленіе гликогена въ печени имѣетъ крахмалистая и сахаристая пища. Такъ какъ послѣ пріема въ пищу углеводовъ къ печени должны подвозиться большія количества винограднаго сахара по воротной венѣ и такъ какъ, съ другой стороны, содержаніе сахара въ общей массѣ крови большого круга кровообращенія не измѣняется замѣтнымъ образомъ, приходится допустить, что печень задерживаетъ сахаръ на пути и, превращая его въ гликогенъ, откладываетъ въ видѣ запаснаго матеріала. Какіе химическіе процессы



А



В

Рис. 138.

Печеночныя клѣтки (по Гейденгайму).

А—во время голоданія; В—послѣ усиленнаго кормленія (глыбки гликогена).

лежать въ основѣ такого превращенія? По всей вѣроятности, здѣсь происходитъ синтезъ съ выдѣленіемъ элементовъ воды. Въ самомъ дѣлѣ, мы имѣемъ: $n C_6 H_{12} O_5$ (глюкоза) $\rightarrow n H_2 O = n C_6 H_{10} O_5$ (гликогенъ). Если бы печень не задерживала сахара, идущаго изъ кишечника, въ результатѣ получалось бы, что во время углеводнаго пищеваренія сахаръ, поступающій въ кровь въ слишкомъ большомъ количествѣ, переходилъ бы въ мочу (пищевая глюкозурия). Пищевая глюкозурия не имѣетъ мѣста, если печень функционируетъ нормально или если не введено чрезмѣрно большого количества сахара въ кишечникъ. Слѣдующій опытъ Кл. Бернара наглядно показываетъ задержку сахара въ печени: если впрыскивать сахаръ въ какую либо вѣтвь воротной вены очень медленно, глюкозурия не наблюдается; наоборотъ, при введеніи сахара въ какую либо вену общаго круга кровообращенія сахаръ появляется въ мочѣ. Слѣдовательно, печень не только образуетъ сахаръ, но и регулируетъ содержаніе его въ крови.

6. *Образованіе сахара.* — Кл. Бернаръ сдѣлалъ предположеніе, что сахаръ, вырабатываемый въ печени, образуется на счетъ печеночнаго гликогена. Это наиболѣе вѣроятная гипотеза, хотя нѣкоторые физиологи, во главѣ съ Зегеномъ, и рассматриваютъ сахаръ, какъ непосредственный продуктъ превращенія пищи въ печеночной клѣткѣ; однако, несомнѣнно, что, даже при полномъ отсутствіи гликогена въ печени, послѣдняя способна вырабатывать сахаръ (напр., при диабетѣ). Согласно теоріи Кл. Бернара гликогенъ печени превращается въ сахаръ не только послѣ смерти, но и непрерывно во время жизни благодаря дѣйствию печеночнаго діастаза. Погруженіе печени въ кипящую воду останавливаетъ этотъ процессъ; поэтому свѣже вырѣзанная и тотчасъ же прокипяченная съ водой печень содержитъ лишь слѣды сахара; это вполне понятно, такъ какъ образующійся при жизни сахаръ тотчасъ же увлекается токомъ крови по мѣрѣ своего образованія. Зная количество крови, протекающей чрезъ печень, и количество сахара, захватываемаго при этомъ кровью изъ печени, можно приблизительно вычислить, сколько сахара образуется въ печени. По Зегену чрезъ печень собаки вѣсомъ въ 10 килограмм. за сутки проходитъ 144 литра крови, увлекающей съ собой 144 грм. сахара. Переносъ эти цифры на человѣка, вычисляемъ, что у человѣка производство сахара достигаетъ 500—600 грм. за сутки.

в. *Вліяніе нервной системы на образованіе сахара въ печени.* — Знаменитый опытъ *укола продолговатаго мозга*, принадлежащій Кл. Бернару, обнаружилъ вліяніе нервной системы на производство сахара въ печени. Уколъ дна четвертаго желудочка по средней линіи немного выше дыхательнаго центра вызываетъ временное (въ теченіе 2—3 часовъ) увеличеніе содержанія сахара въ крови (*гипергликемія*) и переходъ его въ мочу (*глюкозурия*). Уколъ дна четвертаго желудочка выше діабетическаго пункта обуславливаетъ простую *полнурию*, безъ перехода сахара въ мочу, а уколъ, произведенный еще выше, сопровождается *альбуминурией* (рис. 139). Механизмъ дѣйствія сахарнаго укола трудно поддается объясненію. Вообще, предполагаютъ, что при этомъ усиливается образованіе сахара въ печени или прямо путемъ возбужденія соответственныхъ секреторныхъ нервовъ, или вторично вслѣдствіе расширенія сосудовъ печени. Это дѣйствіе укола передается на печень, во всякомъ случаѣ, не черезъ блуждающіе нервы, такъ какъ

и послѣ ихъ перерѣзки сахарный уколъ сохраняетъ свое дѣйствіе; повидимому, передатчикомъ является здѣсь симпатическій нервъ, потому что послѣ перерѣзки симпатическаго нерва уколъ не сопровождается своими обычными послѣдствіями.

Далѣе, по опытамъ Мора и Дофура, раздраженіе периферическаго отрѣзка чреваго нерва вызываетъ гипергликэмію; этотъ результатъ нужно объяснять себѣ прямымъ раздраженіемъ секреторныхъ волоконъ, потому что онъ сопровождается суженіемъ печеночныхъ сосудовъ, такъ какъ въ чревномъ нервѣ проходятъ, вообще, всѣ сосудосуживающіе нервы для брюшныхъ внутренностей.

Повидимому, діабетическій центръ продолговатаго мозга возбуждается также рефлексорнымъ путемъ (такъ, раздраженіе центрального отрѣзка перерѣзаннаго блуждающаго нерва вызываетъ глюкозурію), а также прямымъ раздраженіемъ кровью, содержащей большое количество CO_2 (асфиктичская глюкозурія). Гипергликэмія и глюкозурія наблюдалась также въ результатѣ разнаго рода другихъ поражений нервной системы (поврежденіе Вароліева моста, уколъ въ спинной мозгъ, экстирпація шейныхъ узловъ и верхняго груднаго узла симпатическаго нерва, экстирпація солнечнаго сплетенія и проч.). Наоборотъ, перерѣзка спиннаго мозга въ шейной части даетъ въ результатѣ гипогликэмію.

Физиологическое значеніе сахарообразовательной функціи печени.—Такъ какъ кровь заимствуетъ изъ печени большія количества сахара, и тѣмъ не менѣе содержаніе сахара въ крови не поднимается выше $0,1\%$, приходится допустить, что сахаръ потребляется по мѣрѣ образованія. Очевидно, что для сохраненія кровью ея нормальнаго содержанія сахара необходимо, чтобъ было равновѣсіе между производствомъ и потребленіемъ сахара. Если производство увеличено, или потребленіе ослаблено, въ крови будетъ накапливаться сахаръ и, какъ только содержаніе его достигаетъ $0,25—0,3\%$, онъ переходитъ въ мочу, какъ то бываетъ при *сахарномъ мочеизнуреніи*. Гдѣ и какъ происходитъ потребленіе сахара? Въ крови, выпущенной изъ сосудовъ, сахаръ черезъ нѣкоторое время исчезаетъ, какъ это впервые наблюдалъ Кл. Бернаръ. Это разрушеніе сахара (*гликолизъ*) усиливается до извѣстнаго предѣла при повышеіи температуры, замедляется при 55° ; Лепинъ показалъ, что гликолизъ есть результатъ дѣйствія особаго фермента, называемаго гликолитическимъ ферментомъ. Гликолизъ происходитъ и въ крови живаго организма; такъ, послѣ вырѣзыванья печени у птицъ сахаръ мало-по-малу исчезаетъ изъ крови надѣло. По всей вѣроятности, въ организмѣ разрушеніе сахара происходитъ не въ крови, а въ тканяхъ, какъ было указано при изложеніи вопроса о мѣстѣ окисленій въ организмѣ. Во всякомъ случаѣ, по Лепину, присутствіе въ крови гликолитическаго фермента безусловно необходимо для того, чтобъ процессъ разрушенія сахара въ тканяхъ могъ имѣть мѣсто. Какъ бы ни

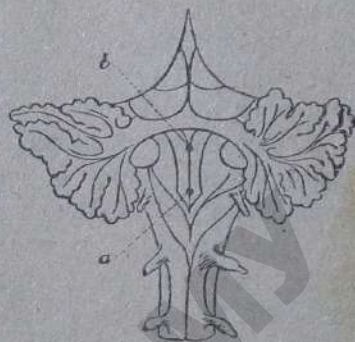


Рис. 139.

Два четвертаго желудочка кролика.

(Кл. Бернаръ).

Уколъ въ точкѣ *a*, немного выше значка пещаго пера, вызываетъ глюкозурію; уколъ въ точкѣ *b* вызываетъ только полиурію, безъ появленія сахара въ мочѣ.

было, сравнительное изслѣдованіе на сахаръ артеріальной и венозной крови показываетъ, что въ артеріальной крови сахара всегда больше, чѣмъ въ венозной, т. е. что сахаръ потребляется въ области капиллярныхъ сосудовъ. Разница въ содержаніи сахара въ артеріальной и венозной крови бываетъ больше, когда, напр., изслѣдуется кровь мышцы во время ея сокращенія, какъ это было доказано Шово и Кауфманомъ, которые думаютъ, что сахаръ окисляется, главнымъ образомъ, въ мышечной ткани и что окисленіе сахара является главнымъ источникомъ мышечной силы.

2. Выработка въ печени составныхъ частей мочи.—Участіе печени въ образованіи мочевины и мочевой кислоты твердо установлено опытами многочисленныхъ изслѣдователей. Ткань печени содержитъ много мочевины (Мейсснеръ), въ крови печеночныхъ венъ мочевины содержится больше, чѣмъ въ крови воротной вены (Цюнь). Съ другой стороны, при заболѣваніяхъ печени (циррозъ, острая желтая атрофія печени) выдѣленіе мочевины сильно уменьшается. На счетъ какого вещества образуется мочевины въ печени? Мы уже касались этого вопроса, изучая мочетѣвленіе. Доказано, что мочевины образуется въ качествѣ конечнаго продукта распада бѣлковой молекулы; среди продуктовъ разложенія бѣлка содержатся, между прочимъ, амміачныя соли (углекислый и карбаминовокислый аммоній). Печень способна превращать амміачныя соли въ мочевины; такъ, Предеръ, пропуская черезъ вырѣзанную печень кровь, содержащую углекислый аммоній, констатировалъ увеличеніе мочевины въ крови, вытекающей изъ печени. Конечно, вопросъ объ образованіи мочевины въ печени могъ бы быть рѣшенъ вырѣзываніемъ печени. Къ несчастью, млекопитающія не переносятъ этой операціи вслѣдствіе связаннаго съ ней прекращенія кровяного тока въ системѣ воротной вены. Наоборотъ, птицы и пресмыкающіяся выживаютъ послѣ экстирпаціи печени, потому что у нихъ воротная вена соединена съ нижней полой веной широкимъ анастомозомъ (*Якобсоновымъ анастомозомъ*). Разсмотримъ, какія измѣненія въ азотистомъ обмѣнѣ наступаютъ послѣ этой операціи у птицъ. Экстирпировавъ печень у гусей, Мивковскій наблюдалъ, что у такихъ животныхъ количество мочевой кислоты въ мочѣ значительно падало, а содержаніе амміака повышалось сверхъ нормы. У такого животного большая часть азота находилась въ видѣ амміачныхъ солей, въ то время какъ нормально почти весь азотъ мочи содержится въ видѣ мочевой кислоты. Далѣе, послѣ операціи въ мочѣ появлялась въ большомъ количествѣ молочная кислота. Эти результаты имѣютъ очень важное значеніе: у человѣка въ отдѣльныхъ случаяхъ желтухи въ мочѣ также содержалась молочная кислота и увеличенное количество амміака. Такъ какъ у млекопитающихъ экстирпировать печень невозможно, то пытались устранить или по крайней мѣрѣ затормозить функцію печени, отводя кровь воротной вены прямо въ нижнюю полую вену, минуя печень. Съ этой цѣлью накладываютъ оперативнымъ путемъ соустіе, сообщающее полость этихъ венъ другъ съ другомъ, и перевязываютъ воротную вену выше этого искусственнаго анастомоза (рис. 140).

Этой операціей, предложенной Эккзмъ, воспользовались Ганъ, Масенъ, Павловъ и Ненцкій для изученія функціи печени. Животныя, кото-

рымъ была наложена *Экковская фистула*, черезъ нѣсколько дней послѣ операціи обнаруживали тяжелыя нервныя явленія; главнымъ образомъ, они страдали клоническими и тоническими судорогами, появляющимися приступами, особенно послѣ приѣма въ пищу мяса; эти болѣзненные разстройства въ концѣ концовъ приводили животное къ смерти. По мнѣнію названныхъ ученыхъ, нервныя припадки вызывались отравленіемъ карбаминовокислымъ аммоніемъ, который нормально перерабатывается печенью въ мочевины. Этотъ опытъ приводитъ насъ къ изученію роли печени, какъ органа, обезвреживающаго разнаго рода яды.

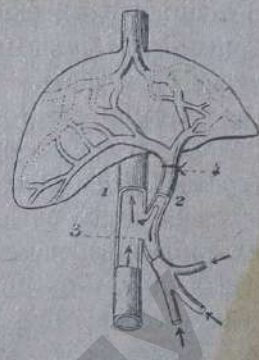


Рис. 140.

Схема фистулы Экка.

1—нижняя полая вена; 2—воротная вена; 3—фистула между двумя пришитыми другъ къ другу венами; 4—лигатура, наложенная на воротную вену.

3. Антитоксическая функція печени.—Мы видѣли, что печень задерживаетъ сахаръ, доставляемый ей по воротной венѣ, и превращаетъ ядовитыя амміачныя соли въ безвредную мочевины. Но печень способна видоизмѣнять химически еще цѣлый рядъ другихъ веществъ. Бѣлокъ и пептонъ при впрыскиваніи ихъ въ воротную вену также задерживаются и модифицируются печенью. Далѣе, этотъ органъ способенъ задерживать и разрушать большинство ядовитыхъ веществъ; такимъ образомъ, печень является защитнымъ органомъ тѣла. Существуетъ цѣлый рядъ веществъ, очень ядовитыхъ при введеніи ихъ въ кровь или подъ кожу и не оказывающихъ никакого вреднаго дѣйствія при приѣмѣ ихъ внутрь. Этотъ парадоксъ объясняется антитоксической функціей печени; такъ, печень задерживаетъ въ своей ткани рядъ ядовитыхъ металлическихъ солей (мѣдь, мышьякъ и проч.); равнымъ образомъ, печень ослабляетъ ядовитое дѣйствіе растительныхъ алкалоидовъ (Гегеръ и Шиффъ). Такъ, ядовитыя свойства никотина обнаруживаются гораздо слабѣе при приѣмѣ внутрь, чѣмъ при введеніи подъ кожу; если растереть этотъ алкалоидъ съ тканью печени, онъ почти совершенно лишается ядовитыхъ свойствъ. Роже показалъ, что лягушки, у которыхъ печень была предварительно вырѣзана, отравляются гораздо меньшими дозами разныхъ ядовъ (никотинъ, морфинъ, атропинъ, стрихнинъ и проч.), чѣмъ нормальныя лягушки. Точно такъ же обезвреживаетъ печень и животныя яды; известно, что внутри организма непрерывно образуются ядовитыя вещества (лейкомаины), многіе продукты кишечнаго гніенія также ядовиты; таковы, напр., феноль, индоль, скатоль, превращаемые печенью въ безвредныя соли парныхъ сѣрныхъ кислотъ, которыя затѣмъ и выдѣляются почками. Въ главѣ о свертываніи крови было упомянуто о томъ, что печень задерживаетъ или видоизмѣняетъ способствующія свертыванію вещества, приносимыя ей воротной веной, а при извѣстныхъ условіяхъ (внутривенная инъекція альбумозъ или экстрактовъ изъ органовъ) печень выдѣляетъ въ печеночныя вены препятствующую свертыванію субстанцію. Слѣдов., организмъ долженъ защищаться самъ отъ себя; главная роль въ этой самозащитѣ выпадаетъ на долю печени; печень является какъ бы обезвреживающимъ фильтромъ, стоящимъ между кишечникомъ и тканями.

Повидимому, однако, защитительная роль свойственна не одной только печени; очень важную роль въ дѣлѣ самозащиты организма играютъ лейкоциты (*фагоциты*), которые, по Мечникову, пользуются съ этой цѣлью своей способностью къ внутриклеточному пищеваренію.

Таковы разнообразныя функціи печени; если еще прибавить, что въ печени во время зародышевой жизни образуются красные кровяные шарикки (*кровотворная функція*), мы опредѣлимъ въ общихъ чертахъ фізіологическое значеніе этого органа. Надо замѣтить, что различныя функціи печени, рассматриваемыя нами въ отдѣльности, какъ будто бы онѣ не имѣли никакой связи другъ съ другомъ, на дѣлѣ, по всей вѣроятности, тѣсно связаны между собой; можетъ быть даже, что существуетъ одна единственная функція печени, изъ которой всѣ рассмотрѣнныя ея отправленія вытекають, какъ слѣдствія. Но изученіе химизма печеночной дѣятельности, къ сожалѣнію, еще далеко не закончено, и мы не можемъ сказать, напр., какая зависимость существуетъ между образованіемъ гликогена и выработкой желчи. Было, однако, замѣчено, что для нѣкоторыхъ химическихъ функцій печени присутствіе гликогена въ печеночныхъ клеткахъ безусловно необходимо. Такъ, было установлено, что ткань печени, даже растертая въ кашицу, способна разлагать *in vitro* гемоглобинъ, образуя изъ него не билирубинъ, какъ въ нормѣ, а особый *печеночный пигментъ*; и вотъ для этой функціи присутствіе гликогена безусловно необходимо. Изъ работъ Роже извѣстно, далѣе, что антитоксическая роль печени значительно ослабѣваетъ при обѣднѣннн печеночныхъ клетокъ гликогеномъ.

§ 2. Поджелудочная железа.

Поджелудочная железа, кромѣ той роли, которую она играетъ въ пищевареніи, обладаетъ еще одной замѣчательной функціей, открытой въ 1889 г. Мерингомъ и Минковскимъ. Эти изслѣдователи показали, что полная экстирпація всей поджелудочной железы вызываетъ у млекопитающихъ, помимо пищеварительныхъ расстройствъ, обусловленныхъ отсутствіемъ поджелудочнаго сока, всѣ симптомы *тяжелого сахарнаго мочеизнуренія*: глюкозурію, полиурію, полифагію, полидипсію (моча можетъ содержать въ этихъ условіяхъ до 10—11% сахара); диабетическія явленія развиваются даже при полномъ устраненіи изъ пищи углеводовъ и продолжаются до самой смерти животнаго; смерть наступаетъ на 20—30 день послѣ операціи вслѣдствіе истощенія животнаго. На ряду съ этимъ наблюдается сильная *гипергликемія* (содержаніе сахара въ артеріальной крови достигаетъ 3—5%) и значительно повышенное выдѣленіе мочевины (*азотурія*). Всѣ эти расстройства не зависятъ ни отъ прекращенія отдѣленія поджелудочнаго сока, ни отъ пораненія нервныхъ сплетеній, расположенныхъ по сосѣдству съ поджелудочной железой; въ самомъ дѣлѣ, если вырѣзать поджелудочную железу не цѣликомъ, а оставивши маленькій кусочекъ ея ткани, то, каково бы ни было анатомическое положеніе этого куска, хотя бы послѣдній не имѣлъ никакой связи съ пищеварительнымъ каналомъ, — все равно, глюкозурія при этихъ условіяхъ не имѣетъ мѣста. Какъ только послѣдствіи и этотъ послѣдній остатокъ pancreas удаляется, тотчасъ

же сахаръ появляется въ мочѣ. Мало того, Минковский и Гедонъ показали, что глюкозурия не появляется даже тогда, когда до вырѣзыванья всей железы небольшой кусокъ железистой ткани былъ пересаженъ подъ кожу живота (рис. 141); если, однако, впоследствии экстирпировать и этотъ привитой подъ кожу кусокъ pancreas, тотчасъ же развивается глюкозурия.

Однако, если кусокъ панкреатической ткани, оставленный на мѣстѣ или вшитый подъ кожу живота, очень малъ, глюкозурия наблюдается, какъ при полномъ удаленіи железы. Въ этомъ случаѣ она лишь выражена не такъ рѣзко, сахаръ появляется въ мочѣ только послѣ пріема въ пищу углеводовъ и исчезаетъ при строго мясной діетѣ. Словомъ, при этихъ условіяхъ наблюдается легкая форма диабета, медленно развивающаяся и не такъ скоро ведущая къ смерти; впрочемъ, впоследствии, если оставленный кусочекъ pancreas атрофируется, эта форма переходитъ въ тяжелую форму диабета.

Такимъ образомъ, ясно, что поджелудочная железа выполняетъ чрезъ посредство кровяного тока, путемъ внутренней секреціи, эту свою функцію, устраненіе которой ведетъ къ диабетическимъ явленіямъ. Этотъ опытъ подтверждаетъ результаты, отчасти уже предсказывавшіеся патологической анатоміей. Нѣкоторые клиницисты, особенно Лансеро, находили поражение поджелудочной железы въ нѣкоторыхъ случаяхъ диабета у людей. Надо сказать, что описываемая функція pancreas неясна еще для насъ во всѣхъ своихъ деталяхъ. Лешинъ, считая, что диабетъ вызывается пониженнымъ потребленіемъ сахара въ тканяхъ, предполагаетъ, что pancreas выдѣляетъ въ кровь гликолитическій ферментъ, о которомъ мы упоминали выше; Шово, наоборотъ, считаетъ, что диабетъ зависитъ отъ перепроизводства сахара въ печени и поэтому разсматриваетъ поджелудочную железу, какъ регуляторъ сахарообразованія въ печени.

Установлено, что послѣ удаленія поджелудочной железы сахарообразовательная дѣятельность печени въ сильной степени нарушается. Если поджелудочная железа удалена цѣликомъ безъ остатка, то чрезъ короткое

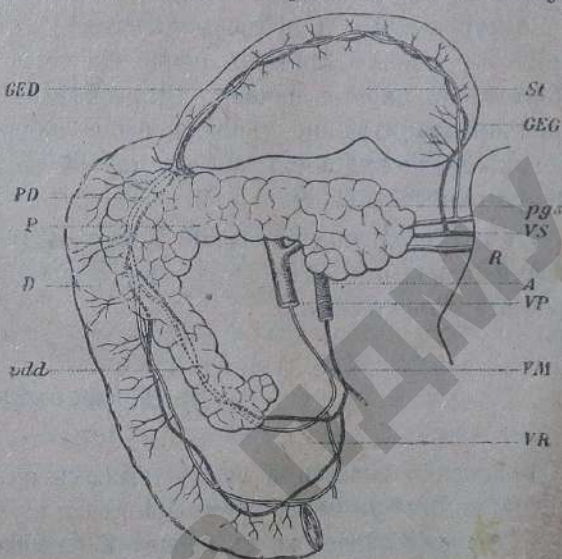


Рис. 141.

Схематическое изображение положенія поджелудочной железы собаки и сосулов ея.

D—двенадцатиперстная кишка, *P*—поджелудочная железа, *p. g. s.*—желудочно-селезеночная доли, *p. d. d.*—нисходящая дола, *St*—желудокъ, запрокинутый вверхъ, такъ что видна задняя его поверхность. *R*—селезенка, *A*—аорта, *V. P.*—воротная вена, *V. S.*—сосулов селезенки. *G. E. D.*—vasa gastro-epiploica dextra, *G. E. G.*—vasa gastro-epiploica sin. *P. D.*—vasa pancreatico-duoden. *V. M.*—vasa mesenter. *V. L.*—кусокъ сосулов нисходящей долу поджелудочной железы.—При пересадкѣ поджелудочной железы подъ кожу живота пересаживаютъ долу *p. d. d.*—перерѣзая ее у мѣста ея соединенія съ головкой железы. Сосуловный пучекъ. *V. R.*—при этомъ проводятъ чрезъ отверстіе въ брюшной стѣнкѣ.

время гликогенъ совершенно исчезаетъ изъ печени и мышцъ и печеночная клѣтка теряетъ способность откладывать хотя бы малѣйшее количество этого углевода независимо отъ количества и характера пищи (за исключеніемъ левулозы). Если же оставлена хотя бы часть поджелудочной железы и диабетъ слабъ, въ печени находятъ еще нѣкоторое количество гликогена.

Возможно, что при нормальныхъ условіяхъ поджелудочная железа отдаетъ въ кровь воротной вены вещество важное для сахарообразовательной дѣятельности печени. Впрыскивая въ воротную вену собаки, у которой предварительно удалена была поджелудочная железа, венозную кровь изъ поджелудочной железы другой собаки, Гедону удалось немедленно устранить диабетъ.

Что касается анатомической локализациі въ железахъ описанной функціи внутренней секреціи, вмѣстѣ съ Лагессомъ эту функцію относятъ на долю *островковъ Лангерганса*.

§ 3.—Селезенка.

Физиологія селезенки полна темныхъ пунктовъ. Мы разсмотримъ лишь ея значеніе для брюшного кровообращенія и участіе ея въ образованіи крови.

1. Значеніе селезенки въ процессъ брюшного кровообращенія.—Въ зависимости отъ количества содержащейся въ селезенкѣ крови, этотъ органъ можетъ очень значительно мѣнять свой объемъ. Ткань селезенки можетъ впитывать кровь, какъ губка; такъ какъ при этомъ она обладаетъ способностью сокращаться, то по временамъ она выжимаетъ содержащуюся въ ней кровь въ выходящія изъ нея вены. Эти вены образуютъ одинъ толстый стволъ, селезеночную вену, впадающую въ воротную вену. Изъ этого слѣдуетъ, что селезеночное кровообращеніе стоитъ въ тѣсной связи съ кровообращеніемъ воротной вены, а измѣненія объема селезенки вліяютъ на количество крови, проходящее черезъ воротную вену; существуетъ нѣкоторое равновѣсіе между кровообращеніемъ въ селезенкѣ и въ другихъ брюшныхъ внутренностяхъ, связанныхъ съ системой воротной вены, главнымъ образомъ печени; такимъ образомъ, на селезенку можно смотрѣть какъ на дивертикулъ воротной вены. Селезенка увеличивается въ объемѣ во время пищеваренія, при бѣганіи и, вообще, при всѣхъ тѣхъ условіяхъ, которыя усиливаютъ притокъ крови къ брюшнымъ внутренностямъ. При перерѣзкѣ ея нервовъ (*plexus splenicus*) селезенка увеличивается до громадныхъ размѣровъ. Наоборотъ, она сжимается при раздраженіи этихъ нервовъ, а также при раздраженіи чревныхъ нервовъ, спинного мозга и рефлекторно при раздраженіи разнаго рода чувствительныхъ нервовъ. Далѣе, селезенка обнаруживаетъ самопроизвольныя ритмическія расширенія и сжатія, нѣчто въ родѣ медленныхъ систолъ и діастолъ, которыя легко можно записать при помощи онкографа.

2. Участіе селезенки въ кровообращеніи.—Такъ какъ селезенка состоитъ, главнымъ образомъ, изъ лимфоидной ткани, то уже а priori ей слѣдуетъ приписать ту же роль, какую исполняютъ лимфатическія железы. А послѣднія, какъ извѣстно, являются мѣстомъ образованія бѣлыхъ кровяныхъ

тѣлецъ. Участвуетъ ли въ этомъ процессѣ селезенка? Сравненіе состава крови селезеночной вены и артеріи рѣшаетъ вопросъ въ утвердительномъ смыслѣ. Въ самомъ дѣлѣ, отношеніе бѣлыхъ тѣлецъ къ эритроцитамъ въ артеріальной крови равно 1:600, а въ крови селезеночной вены это отношеніе равно 1:60. Этотъ результатъ можно объяснить двояко: или въ селезенкѣ образуются лейкоциты, или же тамъ разрушаются красные кровяные шарики или, наконецъ, имѣютъ мѣсто оба эти процесса; послѣднее болѣе вѣроятно. Въ самомъ дѣлѣ, въ селезенкѣ, кромѣ лимфоидной ткани, находится еще особая ткань, содержащая специфическіе элементы; среди которыхъ встрѣчаются лейкоциты, заключающіе въ своей протоплазмѣ обломки красныхъ шариковъ. Если прибавить къ этому, что ткань селезенки содержитъ желѣзистый пигментъ и свободную окись желѣза въ довольно значительномъ количествѣ, а также довольно много калийныхъ солей, очень вѣроятно считать этотъ органъ мѣстомъ разрушенія какъ красныхъ кровяныхъ шариковъ, такъ и кровяной краски (гемоглобина). Нѣкоторые физиологи предполагаютъ далѣе, что въ селезенкѣ же образуются эритроциты. Участіе селезенки въ образованіи лейкоцитовъ доказывается также случаями такъ назыв. *лейкеміи*, болѣзни, характеризующейся накопленіемъ въ крови бѣлыхъ кровяныхъ шариковъ; при лейкеміи наблюдаются процессы размноженія среди клѣтокъ лимфоидной ткани во всѣхъ органахъ, содержащихъ эту ткань, а также сильное увеличеніе объема селезенки. Но, хотя селезенка и принимаетъ значительное участіе въ кроветвореніи, это ея участіе не необходимо для организма, и ея функція можетъ быть вполне замѣнена функціей другихъ органовъ, такъ какъ удаленіе селезенки не сопровождается сколько нибудь длительными разстройствами.

Селезенка, подобно лимфатическимъ железамъ, способна на подобіе фильтра задерживать твердыя частицы, случайно попадающія въ кровяное русло. Лимфатическія железы задерживаютъ твердыя частицы, попадающія въ лимфу, напр., частицы угля, микробовъ и проч. То, что производятъ лимфатическія железы по отношенію къ лимфѣ, то же дѣлаетъ селезенка относительно крови; набуханіе селезенки во время заразныхъ болѣзней указываетъ, что при этомъ въ селезенкѣ происходитъ уничтоженіе патогенныхъ организмовъ.

§ 4. — Щитовидная железа.

Важное значеніе щитовидной железы для организма вытекаетъ изъ того, что экстирпація этого органа сопровождается очень тяжелыми разстройствами. Шиффъ первый наблюдалъ, что животныя послѣ этой операціи погибаютъ. Работы Ревердэна и Кохера показали, что полное удаленіе щитовидной железы (*тиреоидэктомія*) у человѣка вызываетъ очень тяжелыя явленія. Послѣднія распадаются на рядъ раннихъ и рядъ болѣе позднихъ явленій. Раннія послѣдствія тиреоидэктоміи состоятъ въ психическомъ разстройствѣ, бредѣ, диспноезѣ, мѣстной дрожи и судорогахъ мышцъ (*тетанія*); позднія явленія характеризуются общимъ отекомъ, зависящимъ отъ пропитыванія соединительной ткани слизью; лицо становится одутло-

ватымъ и принимаетъ тупое выраженіе, умственные способности ослабѣваютъ. Если операція произведена до достиженія половой зрѣлости, ростъ останавливается, и болѣзнь переходитъ въ *кретинизмъ*. Какъ извѣстно, существуетъ зависимость между кретинизмомъ и атрофіей щитовидной железы или перерожденіемъ ея (*зобъ*). Сумму всѣхъ описанныхъ болѣзненныхъ явленій обозначаютъ терминомъ *cachexia strumipriva* (рис. 142).



Рис. 142.

Микседематозная дѣвочка 10½ лѣтъ. Ростъ 77 сент. Больше размѣры головы. Общая микседематозная инфильтрація. Большой животъ. Вадутыя конечности. (Рисовано съ фотографіи. снимка Жауделиза).

Раннія явленія (*тетанія*) наступаютъ быстро вслѣдъ за операціей и обыкновенно приводятъ къ смерти; животное не погибаетъ только при томъ условіи, если у него есть добавочныя щитовидныя железы, которыя не всегда удается удалить. Такъ, Глей показалъ, что кроликъ, котораго считали неспособнымъ подвергаться *cachexia strumipriva* и тетаніи, умираетъ, подобно собакѣ, если вырѣзать не только главную щитовидную железу, но и такъ назыв. *gl. parathyreoideae*. Позднія явленія (*слизистый отекъ* или *микседема*) были экспериментально воспроизведены на животныхъ (рис. 143) и особенно на обезьянахъ (Горслей).

Въ настоящее время установлено, что щитовидная железа состоитъ изъ железъ двоякаго рода

совершенно различныхъ въ смыслѣ анатомическаго строенія и физиологической дѣятельности (рис. 144): 1) *щитовидной железы* въ собственномъ смыслѣ слова, которая состоитъ изъ двухъ боковыхъ долей, у многихъ животныхъ соединенныхъ посредствомъ расположеннаго посреди дыхательнаго горла перешейка, и 2) *паращитовидныхъ железъ* (по 2 для каждой доли). Работами Муссю, Вассалья и др. установлено, что послѣ удаленія однѣхъ только

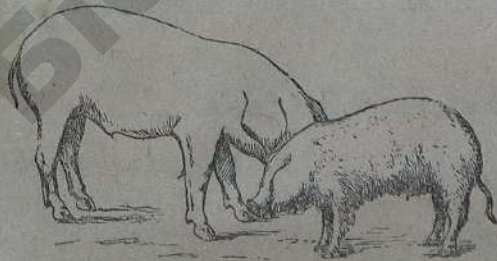


Рис. 143.

Тиреоидектомированная свинка черезъ два мѣсяца послѣ операціи.



Рис. 144.

Щитовидная железа собаки. Т—щитовидная железа, t—паращитовидныя железы. (Рис. по Дуайону).

паращитовидныхъ железъ у животнаго быстро наступаютъ тетаническія судороги; наоборотъ, если удалить только щитовидную железу, судорогъ не наблюдается, но постепенно развиваются явленія кретинизма, иногда

сопровождающіяся микседемой. Такимъ образомъ, предъ нами два различныхъ органа съ самостоятельными функціями: функціей паращитовидныхъ железъ, отсутствіе которой влечетъ за собой тетанію, и функціей собственно щитовидной железы, выпаденіе которой является причиной *cachexia strumipriva*. Наступленіе смерти при явленіяхъ тетаніи послѣ удаленія всей щитовидной железы безъ остатка является послѣдствіемъ удаленія паращитовидныхъ железъ.

Описанныя разстройства зависятъ не отъ какихъ либо нервныхъ явленій, а отъ нарушенія секреторной функціи железы: въ самомъ дѣлѣ, неполное вылушеніе железы не сопровождается никакими разстройствами; болѣе того, если вшить предварительно въ брюшную полость животнаго кусокъ щитовидной железы, тиреоидэктомія переносится безо всякихъ послѣдствій; болѣзненные явленія наступаютъ въ этомъ случаѣ только тогда, когда вылуцается и этотъ пересаженный кусокъ.

Что касается причины этихъ болѣзненныхъ явленій, надо сознаться, что она еще недостаточно выяснена. Вѣроятно, дѣло сводится здѣсь къ отравленію организма какими то ядовитыми веществами, которыя нормально обезвреживаются дѣйствіемъ тѣхъ продуктовъ, которые отдѣляются щитовидной железой. Но въ такомъ случаѣ надо различать еще тетаническія разстройства и микседему. Тетанія, повидимому, обусловлена аутоинтоксикаціей и напоминаетъ картину, развивающуюся подъ вліяніемъ Эковскаго свища (см. стр. 289), откуда заключаютъ, что отсутствіе паращитовидныхъ железъ отражается на дѣятельности печени и влечетъ за собой отравленіе карбаминовой кислотой (Фруэнъ). Микседемы, напротивъ, повидимому, обусловлены отсутствіемъ отдѣляемаго щитовидной железой вещества, которое вліяетъ на преобразование бѣлковъ. При микседемѣ наблюдается значительное ослабленіе обмѣна веществъ, уменьшеніе поглощенія кислорода, выдѣленія азота и теплообразованія. Въ настоящее время

установлено, что микседема значительно улучшается при введеніи подъ кожу или въ кишечникъ экстрактовъ изъ щитовидной железы, (рис. 145). Эта *опотеранія* усиливается у больныхъ обмѣнъ веществъ, разложеніе бѣлковъ и кислотообразованіе. Экстракты щитовидной железы вызываютъ сильное дѣйствіе и продолжительное примѣненіе ихъ не безопасно: они вызываютъ сильное исхуданіе. Бауману удалось даже добыть дѣятельное начало экстрактовъ; это т. назыв. *іодотиринъ*, вещество не изслѣдованнаго строенія, содержащее іодъ въ органической связи (до 10%). Ціонъ приписываетъ этому тѣлу регулирующее дѣйствіе по отношенію къ сердечному ритму; это дѣйствіе происходитъ по рефлексу, іодотиринъ увеличи-



Рис. 145.

Улучшеніе микседемы подъ вліяніемъ лѣченія. А—дѣвочка 4 лѣтъ; сильный отекъ, препятствующій размыканію вѣкъ. Вздутое лицо, толстыя губы, приплюснутый носъ. В—подъ вліяніемъ лѣченія общій отекъ кожи исчезъ.

улучшеніе микседемы подъ вліяніемъ лѣченія. А—дѣвочка 4 лѣтъ; сильный отекъ, препятствующій размыканію вѣкъ. Вздутое лицо, толстыя губы, приплюснутый носъ. В—подъ вліяніемъ лѣченія общій отекъ кожи исчезъ.

васть возбудимость задерживающихъ центровъ сердца. Сомнительно, однако, чтобъ йодотиринъ являлся единственнымъ дѣятельнымъ началомъ щитовидной железы: онъ оказываетъ на микседему гораздо болѣе слабое дѣйствіе, чѣмъ сама ткань щитовидной железы.

§ 5. Н у р о ф y s i s или G l . p i t u i t a r i a .

Физиологическая роль *hypophysis cerebri* еще совершенно неизвѣстна. Послѣ полного удаленія ея, возможнаго лишь путемъ серьезной хирургической операціи на черепѣ, смерть наступаетъ чрезъ нѣсколько дней, послѣ частичнаго же ея удаленія животное продолжаетъ жить еще болѣе или менѣе продолжительное время, обнаруживая картину возрастающаго упадка силъ и умирая затѣмъ въ коматозномъ состояніи.

Послѣ впрыскиванія экстракта *hypophysis* въ кровь наблюдается повышение кровяного давленія (Оливеръ и Шеферъ); одновременно сердце замедляетъ свои сокращенія и повышаетъ силу ихъ (Ливонъ).

Клиническими наблюденіями установлена зависимость между патологическими измѣненіями *hypophysis* (гипертрофія, новообразованія) и особой болѣзью, характеризующейся чрезмѣрнымъ ростомъ конечностей и головы, *акромегалией* (П. Мари).

§ 6.—Н а д п о ч е ч н ы я ж е л е з ы .

Аддисонъ указалъ впервые, что при особой формѣ болѣзни, т. назыв. *извовой*, выражающейся въ нервныхъ разстройствѣхъ, значительномъ ослабленіи мышечной силы (*астенія*) и бронзовой окраскѣ кожи (откуда и названіе *бронзовой болѣзни*), наблюдается очень часто пораженіе болѣзненнымъ процессомъ надпочечныхъ железъ. Броунъ-Секаръ наблюдалъ вслѣдъ затѣмъ, что и у животныхъ экспериментальное удаленіе надпочечниковъ неминуемо вызываетъ смерть животнаго. Явленія, при которыхъ животное умираетъ, состоятъ изъ нервныхъ разстройствъ и ослабленія мышечной дѣятельности. Аделу и Ардуанъ высказываютъ предположеніе, что животныя, у которыхъ вырѣзаны оба надпочечника, отравляются ядомъ, похожимъ по своему дѣйствию на кураре и образующимся во время мышечной работы; надпочечникамъ свойственна способность бороться съ этимъ отравленіемъ. Во всякомъ случаѣ, экстрактъ надпочечныхъ железъ обладаетъ сильно ядовитыми свойствами, подобными свойствамъ кураре или нейрина.

Далѣе, при введеніи въ кровяное русло экстрактъ надпочечниковъ вызываетъ очень сильное повышение кровяного давленія (Оливеръ и Шеферъ). Изъ этого экстракта Такаминэ удалось получить въ чистомъ видѣ вещество, обладающее ясно выраженнымъ сосудосуживающимъ дѣйствіемъ; это т. назыв. *адреналинъ* или *супраренинъ*, азотистое основаніе, содержащееся въ мозговой части железы и вызывающее побурѣніе ея на воздухѣ и появленіе зеленой окраски подъ вліяніемъ солей желѣза (реакція Вульпіана). Адреналинъ примѣняется въ настоящее время въ медицинѣ въ качествѣ кровоостанавливающаго средства. Солянокислый адреналинъ въ растворѣ 1 : 1000 послѣ нанесенія на слизистыя оболочки ви-

зываетъ настолько сильное суженіе сосудовъ, что почти совершенно обезкровливаетъ ихъ; это обстоятельство чрезвычайно благопріятно для хирурговъ, такъ какъ даетъ возможность оперировать безъ обильнаго кровезліянія. Внутривенное врыскиваніе адреналина вызываетъ еще гипергликемію и глюкозурію (Ф. Блюмъ). Кроме того, экстрактъ надпочечниковъ дѣйствуетъ на нервныя центры сердца; въ противоположность экстрактамъ щитовидной железы, онъ возбуждаетъ ускоряющіе центры сердца.

По мнѣнію Цюва щитовидная железа, *thyrophysis* и надпочечныя железы вырабатываютъ вещества, оказывающія очень важныя и противоположныя дѣйствія на артеріальное давленіе: они являются железами, *регулирующими* кровообращеніе.

* * *

Къ этому же разряду железъ слѣдовало бы присоединить и *gl. thymus*. Но органъ этотъ, несомнѣнно играющій важную роль во время внутриутробной жизни, атрофируется съ раннихъ лѣтъ и функція его неизвѣстна.

Прочія железы, напр., половыя, тоже обладаютъ весьма важной способностью внутренней секреціи, о чемъ будетъ рѣчь въ главѣ о функціи размноженія.

Наконецъ, почкамъ тоже приписываютъ способность внутренней антитоксической секреціи. Впрыскиваніе почечнаго экстракта можетъ продлить жизнь нефректомированнаго животнаго и оказываетъ благопріятное дѣйствіе на страдающихъ нефритами.

ГЛАВА VII.

Животная теплота.

Большая часть химическихъ реакцій, происходящихъ въ организмѣ, сопровождается выдѣленіемъ тепла (экзотермическія реакціи); вслѣдствіе этого организмъ животнаго представляетъ собой источникъ тепла. Теплота есть одна изъ тѣхъ формъ энергіи, которая обнаруживается въ живомъ существѣ. Механическая работа, свѣтъ, электрическое напряженіе—таковы другія формы энергіи, наблюдаемыя въ организмѣ. Животное, находящееся въ средѣ съ болѣе низкой температурой, чѣмъ температура его тѣла, подвергается въ этой средѣ тѣмъ же физическимъ измѣненіямъ, какимъ подвергается всякое нагрѣтое тѣло, т. е. потерѣ тепла. Если, несмотря на эту потерю, животное поддерживаетъ на нѣкоторой постоянной высотѣ температуру своего тѣла, это происходитъ отъ того, что животное способно регулировать какъ выработку, такъ и отдачу тепла. Мы рассмотримъ отдѣльно теплопроизводство и теплорегуляцію организмъ.

1-й отд. Производство тепла.

Чтобъ составить себѣ понятіе о выработкѣ тепла въ тѣлѣ, недостаточно замѣрять температуру его различныхъ тканей; для этого необходимо, кромѣ того, опредѣлять потерю тепла тѣломъ. Другими словами, необходимо

дополнять термометрическія измѣренія калориметрическими. *Термометръ* показываетъ только температуру различныхъ частей тѣла; *калориметръ* измѣряетъ количество тепла, которое долженъ вырабатывать организмъ для того, чтобы сохранить постоянство этой температуры.

§ 1. Температура животнаго тѣла.

Съ точки зрѣнія тепловыхъ явленій, всѣ животныя раздѣляются на два большихъ класса: 1) пойкилотермы или животныя съ перемѣнной температурой тѣла (неправильно называемыя холоднокровными) и 2) гомойотермы или животныя съ постоянной температурой тѣла (т. назыв. теплокровныя, тоже неправильное названіе). У первыхъ (рыбы, пресмыкающіяся) температура тѣла очень незначительно превышаетъ температуру окружающей среды и слѣдуетъ за всѣми измѣненіями послѣдней; у вторыхъ температура тѣла въ значительной степени превышаетъ среднюю температуру среды и оказывается независимой отъ колебаній этой послѣдней. Мы займемся лишь описаніемъ температурныхъ явленій у человѣка и вообще у теплокровныхъ животныхъ.

1. Измѣреніе температуры. — Температуру тѣла опредѣляютъ, вводя термометры въ естественныя полости тѣла, лучше всего въ rectum или въ подмышечную впадину. Температура подмышечной впадины у человѣка = 37° С., въ прямой кишкѣ она немного выше, $37,5^{\circ}$. Температура въ которыхъ животныхъ (собака, кроликъ, морская свинка, овца и проч.) выше температуры человѣческаго тѣла; она равняется въ среднемъ 39° , у птицъ температура достигаетъ 42° .

2. Распредѣленіе температуры по разнымъ областямъ тѣла. — При прочихъ равныхъ условіяхъ температура данной области тѣла зависитъ отъ большей или меньшей потери тепла этой областью. Легко понять, что поверхность тѣла, теряющая тепло путемъ проведенія, излученія и испаренія пота, должна имѣть болѣе низкую температуру, чѣмъ внутренніе органы; кромѣ того, температура кожи мѣняется, смотря по области тѣла и смотря по удаленности отъ крупныхъ сосудовъ, по теплопроводности подлежащихъ тканей, большей или меньшей защитѣ данной области волосатымъ покровомъ или одеждой противъ потери тепла. Съ этой точки зрѣнія всѣ области кожи можно раздѣлить: 1) на теплыя области съ температурой выше $35,5^{\circ}$ (подмышечная ямка, локтевой сгибъ, паховая область, щеки, словомъ, тѣ области, гдѣ крупныя сосуды проходятъ близко къ кожной поверхности), 2) на области средней температуры, не ниже $33,5^{\circ}$ (напр., сгибательная поверхность конечностей) и 3) холодныя области съ температурой ниже $35,5^{\circ}$ (разгибательная поверхность конечностей).

Кровь распредѣляетъ тепло по всему тѣлу; поэтому кровеносные сосуды играютъ роль трубопровода при паровомъ отопленіи зданій. Поэтому интересно знать, какъ распредѣляется тепло внутри самой кровеносной системы. Мы обязаны Кл. Бернару точнымъ изслѣдованіемъ при помощи *термоэлектрическихъ иголъ* температурной топографіи тѣла. Если двѣ пары этихъ иголъ, состоящихъ каждая изъ двухъ спаянныхъ вмѣстѣ спицъ изъ различныхъ металловъ, внести въ цѣпь гальванометра, то малѣйша

разница въ температурѣ иголь тотчасъ же скажется появленіемъ электрическаго тока, сила котораго, пропорціональная разницѣ температуръ, оцѣнивается по углу отклоненія стрѣлки гальванометра. Слѣдовательно, градуировавши сперва свой гальванометръ для различныхъ температуръ, можно отмѣчать и выражать въ доляхъ градуса самыя ничтожныя температурныя разницы. Если взять двѣ пары такихъ иголь, изолированныхъ слоемъ резины, и ввести ихъ черезъ бедренныя сосуды—одну до мѣста раздѣленія брюшной аорты, другую до нижней полой вены (рис. 146), гальванометръ тотчасъ же указываетъ, что артеріальная кровь нагрѣта выше венозной на $0,5^{\circ}$. Эта разница вполне понятна, такъ какъ артеріальная кровь, проходящая по глубоко расположеннымъ артеріальнымъ стволамъ, защищена отъ охлаждения, въ то время какъ венозная кровь теряетъ много тепла, проходя по капиллярамъ кожи. Но въ брюшной полости венозная кровь быстро нагрѣвается до температуры артеріальной крови; въ самомъ дѣлѣ, если въ описанномъ опытѣ продвинуть иглы дальше, такъ чтобы спай находились въ мѣстѣ впаденія почечныхъ сосудовъ, стрѣлка гальванометра не отклоняется, что доказываетъ, что на этой высотѣ артеріальная и венозная кровь уже имѣютъ одну и ту же температуру. Продвигая иглы еще дальше, убѣждаются, что на дальнѣйшемъ пути температура венозной крови превышаетъ температуру артеріальной крови, достигая максимума въ печеночныхъ венахъ (мѣсто тѣла, имѣющее наивысшую температуру).

Этотъ результатъ станетъ вполне понятнымъ, если имѣть въ виду, что въ этомъ пунктѣ полая вена получаетъ кровь изъ вѣтвей воротной вены; а эта кровь, находясь долгое время въ полости живота, защищена отъ потерь тепла и, кромѣ того, еще нагрѣвается, проходя черезъ печень. Указанная температурная разница между артеріальной и венозной кровью сохраняется вплоть до сердечныхъ полостей; кровь праваго сердца теплѣе крови лѣваго сердца (на $0,17-0,2^{\circ}$); въ самомъ дѣлѣ, легко понять, что, проходя черезъ капилляры легкаго, кровь должна охлаждаться какъ въ силу испаренія воды, такъ и вслѣдствіе соприкосновенія съ холоднымъ вдыхаемымъ воздухомъ. Въ дальнѣйшемъ, на протяженіи грудной и брюшной аорты кровь вновь слегка нагрѣвается, а затѣмъ на периферіи опять подвергается охлажденію. Слѣдовательно, кровь проходитъ какъ бы два тепловыхъ круга, которые можно представить въ видѣ цифры 8; въ нижнемъ овалѣ этой цифры температура въ артеріальной крови выше, чѣмъ



Рис. 146.

Расположеніе опыта для опредѣленія температурной разницы между артеріальной и венозной кровью.

ss—термоэлектрическія зонды, введенныя въ сосуды и соединенныя съ гальванометромъ G. Одинъ изъ этихъ зондовъ введенъ въ аорту A, другой въ нижнюю полую вену V; R—почки. Знаки + и — и 0 указываютъ на температурныя различія между артеріальной и венозной кровью.

въ венозной, въ верхнемъ овалѣ наоборотъ; въ мѣстѣ перекреста, т. е. въ томъ пунктѣ, гдѣ впадаютъ въ аорту и нижнюю полую вену почечные сосуды, температура крови одинакова въ артеріи и венѣ (*индифферентный или нулевой пунктъ* Кл. Вернара).

3. Измѣненіе температуры тѣла.—Температура теплокровныхъ животныхъ отличается замѣчательнымъ постоянствомъ. Она одинакова у полярныхъ и тропическихъ племенъ; колебанія температуры тѣла при физиологическихъ условіяхъ совершенно ничтожны, они не превышаютъ нѣсколько десятыхъ градуса. Надо замѣтить, что въ разные часы дня температура далеко непостоянна. Существуетъ суточное колебаніе температуры тѣла, изображенное на рис. 147. На этомъ рисункѣ видно, что минимумъ температуры наблюдается около 4 часовъ утра;

начиная съ этого момента, температура тѣла непрерывно возрастаетъ и достигаетъ максимума къ 4 часамъ пополудни.

Это колебаніе температуры, по Ш. Рише, не зависитъ ни отъ пищеваренія, ни отъ повышенія днемъ температуры воздуха, ни отъ мышечной работы; оно является слѣдствіемъ особаго *ритма* нервной системы.

Колебанія температуры, зависящія отъ возраста, очень незначительны. Отмѣтимъ,

однако, что у новорожденнаго температура сильно падаетъ тотчасъ послѣ рожденія, что зависитъ отъ усиленнаго охлажденія тѣла. Температура окружающей среды имѣетъ мало вліянія на температуру тѣла; впрочемъ, въ теплоемъ климатѣ температура тѣла бываетъ иногда немного выше нормальной (около 0,5). Наибольшее вліяніе на температуру тѣла оказываетъ мышечная работа; при работѣ температура тѣла можетъ подниматься до 38°. Когда животное, привязанное къ вивисекціонному столику, старается вырваться, температура у него можетъ иногда быстро подняться съ 39° до 40,5° и даже до 41°. Наоборотъ, у кролика, который обыкновенно остается при привязываніи совершенно неподвижнымъ, температура падаетъ.

То огромное повышеніе температуры (до 44,75°), которое наблюдается иногда при болѣзни, называемой тетанусомъ, зависитъ отъ энергичныхъ мышечныхъ судорогъ, имѣющихъ мѣсто при этой болѣзни.

Раздражая спинной мозгъ у животныхъ индукціоннымъ токомъ, Ш. Рише вызывалъ подобное-же повышеніе температуры вслѣдствіе сильныхъ судорогъ, появляющихся въ результатъ раздраженія. Мозговая работа, по наблюденіямъ Глея, также слегка (на 0,5°) повышаетъ температуру тѣла.

§ 2.—К а л о р и м е т р і я

Термометромъ мы мѣряемъ температуру той области, къ которой онъ прикладывается. Но никакого понятія о количествѣ тепла, вырабатываемаго животнымъ, термометрія не даетъ. Для этой цѣли необходимо прибѣгнуть къ калориметрическому методу. Послѣ первыхъ работъ Лавуазье и Лапласа появился цѣлый длинный рядъ изслѣдованій, посвящен-



Рис. 147.

Кривая суточного колебанія температуры тѣла (Ш. Рише).

ныхъ этому вопросу. Наибольше употребительные въ физиологiи калориметры основаны на слѣдующемъ принципѣ: количество тепла, выдѣляемаго животнымъ, вычисляется по расширенiю жидкости или воздуха, заключенныхъ въ кольцеобразномъ замкнутомъ пространствѣ, окружающемъ то помещенiе, въ которомъ сидитъ животное (калориметры д'Арсеонваля, Рише). Мы опишемъ калориметръ д'Арсеонваля.

Тепло, выдѣляемое животнымъ, передается слою керосина, налитому между двойными стѣнками камеры. Какъ только керосинъ нагрѣлся выше 15° , онъ расширяется, выходя по трубкѣ 6 (рис. 148). Эта трубка соединена съ зажимомъ В, который пропускаетъ токъ воды по трубкѣ 4 только тогда, когда керосинъ, нагрѣваясь свыше 15° , расширяется до известнаго предѣла. Слѣдовательно, при этомъ некоторое количество воды вытечетъ изъ змѣевика по трубкѣ 4 въ сосудъ С, а на мѣсто вытекшей воды по трубкѣ 3 притечетъ такой же объемъ воды (изъ резервуара, не изображеннаго на рисункѣ), имѣющей температуру 0° . Эта вода охладитъ керосиновый слой, и зажимъ В закроется. Черезъ некоторое время керосинъ вновь нагрѣвается, выпускаетъ опять некоторое количество воды изъ змѣевика и т. д., все время пока животное сидитъ въ калориметрѣ, вода протекаетъ черезъ змѣевикъ въ сосудъ С. Но вступающая въ трубку 3 вода имѣетъ температуру 0° ; выходящая изъ трубки 4 вода имѣетъ температуру 15° ; слѣдов., вода и уноситъ съ собой все тепло, выдѣляемое животнымъ. Такъ какъ она нагрѣвается при этомъ отъ 0° до 15° , очевидно, что каждый килограммъ воды, протекшей черезъ аппаратъ, уноситъ съ собой 15 большихъ калорiй. Поэтому достаточно собрать и измѣрить воду, притекающую къ сосуду С, чтобы имѣть точную цифру тепла, выдѣленнаго животнымъ. Поплавокъ, опущенный въ С и соединенный съ пишущимъ рычагомъ, позволяетъ получать запись прибыванiя воды въ С; при помощи этого добавочнаго приспособленiя мы можемъ, слѣдов., не только оцѣнить общее количество тепла, выдѣляемаго животнымъ за известный срокъ, но и прослѣдить, какъ измѣнялось количество выдѣляемаго тепла въ теченiе этого срока.

Устраиваются калориметры также и для человѣка. Лучшимъ изъ нихъ является аппаратъ Atwater'a, представляющiй собой въ одно и то же время большую и респираторную, и калориметрическую камеру. Благодаря такой комбинаци, аппаратъ даетъ возможность опредѣлить не только количество выдѣляемой теплоты, но также съ большой точностью и продукты дыхательнаго обмѣна. Подробное описанiе устройства этихъ аппаратовъ можно найти въ учебникахъ биологической физики, насъ же здѣсь интересно только результаты опытовъ. Количество теплоты, произведенной животнымъ, можно вычислить на основанiи опредѣленной термохимiей теплоты сгорания пищевыхъ продуктовъ. Въ этомъ заключается непрямой методъ, о которомъ была рѣчь выше (стр. 241). Путемъ комбинированiя обоихъ способовъ можно установить отношенiе между производствомъ и отдачей тепла.

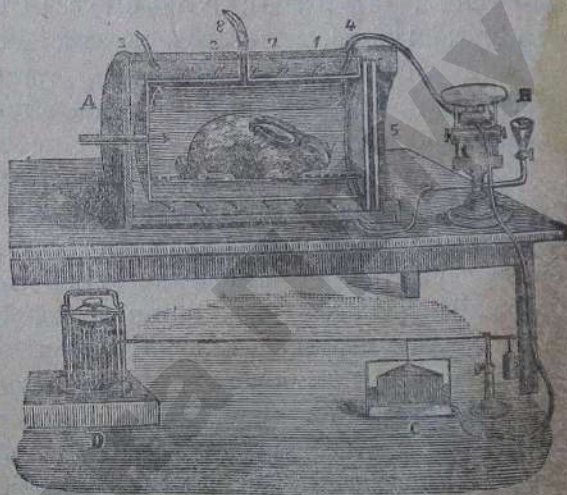


Рис. 148.
Калориметръ д'Арсеонваля.

1. Количество тепла, вырабатываемого животными.—Это тепло выражается въ калоріяхъ (калоріей называютъ, какъ извѣстно, количество тепла, необходимое для нагрѣванія 1 килограмма воды на 1°). Вотъ нѣсколько цифръ, обозначающихъ количество тепла, вырабатываемое различными животными и высчитанное на 1 килограммъ вѣса тѣла животного и за 1 часъ времени: для собаки—5 калорій, для морской свинки—9, для цыпленка 5,7, для воробья—3,7, для ребенка—4, для взрослого человѣка—1—1,5 калорій. Следовательно, человѣкъ вѣсомъ въ 70 килограммъ вырабатываетъ за часъ столько тепла, что его было бы достаточно для нагрѣванія до кипѣнія 1 литра воды; если бы все тепло вырабатываемое человѣческимъ организмомъ, оставалось въ тѣлѣ, температура тѣла поднялась бы до точки кипѣнія воды черезъ 1½ сутки. Почти тѣ же самыя цифры можно получить и непрямымъ путемъ, вычисляя теплоту сгоранія пищи, принимаемой человѣкомъ.

Выше въ главѣ о пищевомъ раціонѣ мы вычислили на основаніи получаемой при сгораніи пищевыхъ началъ теплоты, что взрослый человѣкъ при относительной бездѣтельности расходуетъ въ сутки около 2500—2600 калорій (по 40 калорій въ сутки на килограммъ вѣса тѣла), при выполненіи же какой либо механической работы расходъ энергіи повышается до 3700 и больше калорій. Цифры эти далеко не точно выражаютъ заключающуюся въ пищевыхъ продуктахъ тепловую энергію, точнѣе говоря, онѣ указываютъ лишь, какое количество теплоты дали бы эти продукты при непосредственномъ сгораніи въ калориметрѣ (за вычетомъ теплоты, заключающейся въ продуктахъ выдѣленія). Теплота, освобождаемая заключеннымъ въ калориметрѣ животнымъ, составляетъ лишь часть этого теоретически вычисленнаго количества теплоты; другая часть этой тепловой остается въ скрытомъ состояніи. Нельзя упускать изъ виду, что часть освобожденной теплоты расходуется на согрѣваніе пищи, питья и вдыхаемаго воздуха, другая же часть употребляется для испаренія влаги изъ легкихъ и съ поверхности кожи; работа сердца, дыхательныхъ органовъ и другіе процессы внутри организма также поглощаютъ нѣкоторое количество теплоты. Наконецъ, организмъ нашъ выполняетъ извѣстную внѣшнюю работу, на что также расходуется теплота. Остальная часть теплоты, не входящая въ составъ только что перечисленныхъ видовъ скрытой теплоты, выдѣляется путемъ лучеиспусканія и проведенія. Именно эта часть теплоты и измѣряется калориметромъ.

У средняго человѣка въ состояніи покоя и при внѣшней температурѣ въ 15°С эта часть теплоты при калориметрическихъ опытахъ исчисляется въ 1700 кал. (68% тепловой энергіи пищевыхъ веществъ). Что касается теплоты, уходящей на другіе процессы, то ее можно опредѣлить лишь приблизительно и предположить, напр., что

- 4% теплоты уходитъ на согрѣваніе пищи;
- 20% поглощается испареніемъ воды съ поверхности кожи и изъ легкихъ;
- 8% расходуется на дѣятельность сердца и дыханіе;
- 68% теряется путемъ лучеиспусканія и проведенія.

При выполненіи механической работы часть калорифической энергіи пищевыхъ веществъ поглощается этой работой, другая же часть переходитъ

въ теплоту. На стр. 244 было указано отношеніе между объемами упомянутыми частями калорифической энергии.

2. Колебания теплопроизводства въ зависимости отъ различныхъ условий.—

Изъ вышеприведенныхъ цифръ можно сдѣлать выводъ, что количество тепла, вырабатываемаго животнымъ, мѣняется смотря по виду животного; оно мѣняется въ зависимости отъ цѣлаго ряда другихъ условий, главнымъ образомъ, въ зависимости отъ роста, температуры среды, покоя и работы.

а. *Вліяніе роста животного.*—Абсолютное количество тепла, вырабатываемаго животными, прямо пропорціонально величинѣ животного; наоборотъ, относя выработку тепла на единицу вѣса тѣла, можно убѣдиться, что мелкія животныя вырабатываютъ сравнительно больше тепла. Въ самомъ дѣлѣ, тепло отдается наружу, главнымъ образомъ, черезъ поверхность тѣла. Рише показалъ, что количество тепла, отдаваемаго животнымъ, пропорціонально поверхности тѣла, а не вѣсу его. А поверхность тѣла (по отношенію къ вѣсу) тѣмъ больше, чѣмъ мельче животное, потому что въ то время какъ объемы возрастаютъ пропорціонально кубамъ радиусовъ, поверхности растутъ пропорціонально лишь квадратамъ радиусовъ; такъ, когда поверхности шара возрастаютъ въ отношеніи 1:2:3:4 и т. д., объемы возрастаютъ въ отношеніяхъ 1:2,82:5,19:8 и т. д.; слѣдовательно, въ то время какъ объемъ увеличился въ восемь разъ, поверхность увеличилась только въ 4 раза. Отсюда слѣдуетъ, что мелкія животныя теряютъ сравнительно больше тепла, чѣмъ крупныя, и слѣдовательно, для поддержанія температуры тѣла, они должны вырабатывать больше тепла. Вслѣдствіе этого окислительные процессы у нихъ живѣе, дыханіе и кровообращеніе энергичнѣе, чѣмъ у крупныхъ животныхъ.

Отнюдь не будетъ преувеличеніемъ, если скажемъ, что процессы окисленія у воробья совершаются съ быстротой горѣнія свѣчи.

б. *Вліяніе внешней температуры.*— По закону Ньютона, потеря тепла нагрѣтымъ тѣломъ пропорціональна разницѣ между температурой этого тѣла и температурой окружающей среды. Живое животное уклоняется въ явленіяхъ отдачи тепла отъ этого закона. Д'Арсонваль и Рише показали, что существуетъ нѣкоторая средняя температура, при которой потеря тепла достигаетъ максимальной величины. Именно, животное отдаетъ наибольшее количество тепла при 14°;

при болѣе низкихъ, равно какъ и при болѣе высокихъ температурахъ, теплоотдача уменьшается. Это явленіе выражено графически на рис. 149, на

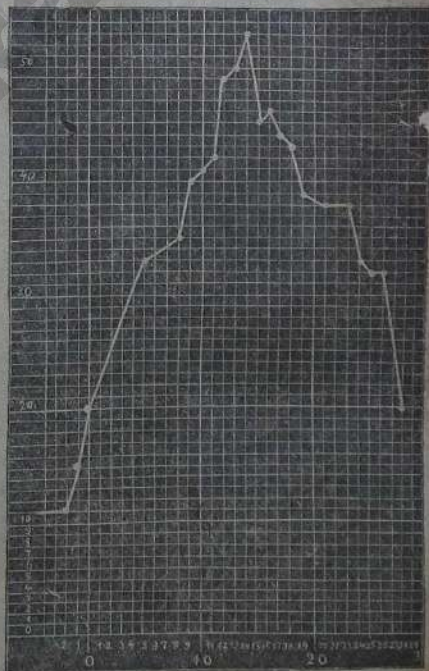


Рис. 149.

Кривая, показывающая выработку тепла кроликомъ въ теченіе 1 часа на 1 килограммъ вѣса тѣла при различныхъ температурахъ воздуха.

которомъ ординаты обозначаютъ въ калоріяхъ количество выдѣленнаго животнымъ тепла, а абсциссы—соотвѣтствующія температуры окружающей среды. Согласно закону Ньютона, чѣмъ больше повышается вѣшняя температура за предѣлы 14° , тѣмъ меньше теплоты теряетъ животное; но при температурахъ ниже 14° паденіе вѣшней температуры не влечетъ за собою усиленія теплоотдачи, что идетъ въ разрѣзъ съ законами физики. Объяснить это явленіе можно дѣятельностью регулирующаго теплоотдачу аппарата. Пониженіе вѣшней температуры до извѣстныхъ предѣловъ вызываетъ сокращеніе кожныхъ сосудовъ, что въ свою очередь понижаетъ теплоотдачу.

в. *Вліяніе мышечной работы.* Изъ всѣхъ органовъ тѣла мышцы поглощаютъ во время сокращенія наибольшее количество кислорода и, слѣдовательно, выдѣляютъ всего больше тепла; такъ какъ всѣ мышцы составляютъ 50% вѣса всего тѣла, очевидно, что мышцы являются главнымъ источникомъ тепла въ тѣлѣ. По той же причинѣ, покой и работа мышцъ значительно вліяютъ на выработку тепла; такъ какъ мышцы подчиняются вліянію нервной системы, очевидно, что послѣдняя такимъ образомъ регулируетъ выработку тепла въ тѣлѣ. Наркотическія вещества (anaesthetica) поэтому уменьшаютъ теплопроизводство и понижаютъ температуру тѣла; яды, вызывающіе мышечныя судороги (стрихнинъ, бруцинъ, кокаинъ), вызываютъ повышеніе теплопроизводства и температуры тѣла; въ этихъ условіяхъ термометрическія данныя совпадаютъ съ калориметрическими.

2-й отд.—Регуляція температуры тѣла.

Такъ какъ животныя вырабатываютъ значительныя количества тепла несмотря на это, температура ихъ тѣла остается постоянной, очевидно, что производство тепла вполне точно соотвѣтствуетъ потерѣ тепла тѣломъ; для того, чтобы такое точное соотвѣтствіе имѣло мѣсто, необходимо вмѣшательство центральной нервной системы. Температура холоднокровныхъ животныхъ потому и мѣняется параллельно измѣненію вѣшней температуры, что у нихъ эта регуляція очень несовершенна. У млекопитающихъ же и птицъ регулировка температуры происходитъ очень тонко. Однако, нѣкоторыя животныя, такъ называемыя зиму спящія животныя (сурокъ, соня, медвѣдь и др.), въ опредѣленное время года начинаютъ подчиняться измѣненіямъ температуры окружающей среды; во время зимней спячки температура этихъ животныхъ падаетъ, и они погружаются въ сонъ; слѣдовательно, у этихъ животныхъ аппаратъ, регулирующий температуру тѣла, устроенъ не такъ совершенно, какъ у другихъ млекопитающихъ; то же самое нужно сказать о новорожденныхъ животныхъ, которыя охлаждаются очень быстро, какъ только ихъ не защищаютъ искусственно отъ потери тепла.

§ I. Значеніе нервной системы въ дѣлѣ регуляціи температуры.

Регуляторомъ температуры служитъ нервная система, которой, какъ извѣстно, чрезъ сосудодвигательный аппаратъ, подчинено снабженіе тканей кровью. Нужно, кромѣ того, допустить, что нервы вліяютъ на выработку тепла, непосредственно дѣйствуя на живую кѣтку; такъ, сокращающаяся мышца, железа, вырабатывающая свой секретъ, выдѣляютъ тепло

независимо отъ какихъ бы то ни было вазомоторныхъ вліяній; и наоборотъ, когда нервная система оказываетъ задерживающее вліяніе на данный органъ, послѣдній охлаждается. Съ этой точки зрѣнія гипотеза Кл. Бернара о существованіи тепловыхъ и холодovýchъ нервовъ, т. е. нервовъ, вызывающихъ нагрѣваніе или охлажденіе ткани независимо отъ вазомоторнаго дѣйствія, заслуживаетъ полнаго вниманія. Какъ бы ни было, но несомнѣнно, что нервные центры вліяютъ на производство тепла.

1. Значеніе спинного мозга.—Со времени классическаго опыта Кл. Бернара стало извѣстнымъ, что поперечная перерѣзка спинного мозга вызываетъ сильное паденіе температуры животнаго. Это явленіе вполнѣ объясняется отчасти параличемъ мышцъ, въ силу котораго уменьшается образованіе тепла, отчасти параличемъ сосудодвигателей, влекущимъ за собой увеличеніе теплоотдачи. Нѣкоторыя поврежденія спинного мозга вызываютъ, наоборотъ, повышеніе температуры. Первымъ установилъ этотъ фактъ Броди, который наблюдалъ у человѣка послѣ перелома позвоночника и поврежденія шейной части спинного мозга повышеніе температуры до $43,9^{\circ}$. Съ того времени подобныя же наблюденія надъ больными съ поврежденіемъ шейной части спинного мозга были сдѣланы многими клиницистами, а физиологи воспроизвели это состояніе экспериментами на животныхъ. Итакъ, поврежденія спинного мозга могутъ привести къ двумъ противоположнымъ явленіямъ; повышенію и пониженію температуры (гипертермія и гипотермія). Это кажущееся противорѣчіе чрезвычайно просто объясняется характеромъ поврежденія: перерѣзка спинного мозга вызываетъ паденіе температуры въ силу паралича, уколъ же или давленіе вызываютъ раздраженіе и приводятъ, наоборотъ, къ повышенію температуры.

2. Значеніе головного мозга.—Поврежденія продолговатаго мозга чаще всего вызываютъ повышеніе температуры. Интересный опытъ Ch. Richet доказалъ, что извѣстныя поврежденія головного мозга приводятъ къ однимъ и тѣмъ же послѣдствіямъ: если воткнуть тонкую иглу въ передній отдѣлъ мозга у кролика, то наблюдается быстрое повышеніе температуры, иногда на 2° въ теченіе часа, хотя никакихъ внѣшнихъ перемѣнъ у животнаго не замѣчается. Уколъ въ мозгъ вызываетъ повышеніе обмѣна веществъ, котораго, однако, недостаточно для объясненія повышенія температуры. Послѣднее возможно лишь при одновременномъ нарушеніи регуляціи температуры. Изъ того, что регуляція тепла не нарушается послѣ удаленія у животнаго большихъ полушарій мозга, вытекаетъ, что нервные центры, завѣдующіе регуляціей тепла (*термическіе центры*) заложены въ среднемъ или продолговатомъ мозгу и что уколъ въ мозгъ дѣйствуетъ на эти центры на разстояніи возбуждающимъ образомъ.

Съ указанныхъ точекъ зрѣнія разсмотримъ теперь, какъ организмъ борется противъ перегрѣванія и охлажденія; далѣе, мы изучимъ температурные предѣлы, въ которыхъ еще возможна жизнь и, наконецъ, коснемся въ общихъ чертахъ лихорадки.

§ 2. Борьба противъ охлажденія тѣла.

Такъ какъ тепло вырабатывается въ организмѣ благодаря окислительнымъ процессамъ, а теряется путемъ излученія, проведенія и испаре-

нія воды кожной поверхностью, легко понять, что борьба против пониженія температуры тѣла должна вестись двоякимъ путемъ, съ одной стороны, путемъ усиленія окислительныхъ процессовъ, съ другой—путемъ устраненія причинъ, вызывающихъ потерю тепла.

1. Усиленіе окислительныхъ процессовъ.—Уже Лавуазье и Сегэнъ констатировали, что при паденіи температуры окружающаго воздуха дыхательный газообмѣнъ значительно усиливается. Впослѣдствіи было твердо установлено всѣми учеными, работавшими по этому вопросу, что количество поглощеннаго животнымъ кислорода возрастаетъ при пониженіи температуры окружающей среды. Но питаніе должно соответствовать интенсивности обмѣна веществъ. Поэтому животное въ холодномъ климатѣ должно потреблять больше пищи, чѣмъ въ тепломъ; по той же причинѣ обитатели полярныхъ странъ имѣютъ склонность къ жирной пищѣ (эскимосы, лопари). Далѣе, такъ какъ главнымъ очагомъ тѣла для выработки тепла являются мышцы, ясно, что работой мышцъ организмъ долженъ пользоваться въ цѣляхъ борьбы съ переохлажденіемъ. Чувство напряженности мышцъ, далѣе, та *дрожь*, которая мы испытываемъ на холоду, указываютъ на реакцію нервной системы въ отвѣтъ на низкую температуру среды.

Дрожь есть рефлекторная реакція нервной системы на дѣйствіе холода на кожу; если падаетъ внутренняя температура животнаго, то дрожь можетъ быть вызвана непосредственнымъ дѣйствіемъ холода на нервные центры.

2. Ограниченіе потери тепла.—Болѣе или менѣе толстая кожа и волосяной покровъ у животныхъ, одежда у человѣка играютъ, очевидно, главную роль въ защитѣ тѣла отъ потери тепла путемъ проведенія и излученія. Выбритый кроликъ теряетъ (и влѣдствіе этого вырабатываетъ) гораздо больше тепла, чѣмъ нормальный кроликъ. Накопленіе жира въ подкожной клѣтчаткѣ, очевидно, также имѣетъ цѣлью ограничить потерю тепла, потому что жиръ дурно проводитъ тепло; по этой причинѣ у морскихъ млекопитающихъ подкожный жировой слой достигаетъ непомѣрнаго развитія, такъ какъ у нихъ кожа голая, а среда отнимаетъ много тепла.

Ограниченіе потери тепла кожной поверхностью происходитъ также путемъ рефлекторнаго суженія сосудовъ; подъ вліяніемъ раздраженія кожныхъ нервовъ холодомъ, сосудодвигательные центры возбуждаются и вызываютъ суженіе кожныхъ сосудовъ; кожа становится малокровной, охлаждается и такимъ путемъ ограничиваетъ потерю тепла проведеніемъ и излученіемъ.

§ 3. Борьба противъ перегрѣванія тѣла.

Борьба противъ перегрѣванія сводится, главнымъ образомъ, на увеличеніе потери тепла тѣломъ и въ незначительной мѣрѣ на уменьшеніе пищевого раціона. Въ самомъ дѣлѣ, въ отвѣтъ на повышеніе температуры среды человѣческой организмъ не ограничиваетъ интенсивности своихъ окислительныхъ процессовъ; выдѣленіе угольной кислоты не только не уменьшается, а даже увеличивается, когда температура воздуха превышаетъ 20—25° (Л. Фредерикъ).

Если ви́шняя температура выше определенной точки, близкой къ температурѣ тѣла, теплообразование увеличивается. Этотъ парадоксальный

фактъ, идущій въ разрѣзъ съ преслѣдуемой организмомъ цѣлью, объясняется вступленіемъ въ дѣйствіе охладительныхъ аппаратовъ, дѣятельность которыхъ сопровождается образованіемъ тепла.

Усиленіе потери тепла достигается *увеличеніемъ излученія и испаренія съ поверхности тѣла.*

1. Излученіе.—Подъ вліяніемъ высокой температуры среды кожа краснѣетъ, сосуды расширяются, токъ крови становится живѣе, поэтому кожа нагрѣвается и излучаетъ больше тепла; далѣе, она покрывается потомъ, который, испаряясь, также отнимаетъ нѣкоторое количество тепла. Расширеніе кожныхъ сосудовъ и отдѣленіе пота являются въ результатѣ рефлекса, возникающаго при раздраженіи кожныхъ нервовъ тепломъ; отчасти, впрочемъ, эти явленія зависятъ отъ прямого раздраженія соответствующихъ нервныхъ центровъ нагрѣтой кровью (см. выше отдѣлъ объ отдѣленіи пота).

2. Испареніе пота съ поверхности кожи.—Теорія регуляціи тепла при помощи испаренія пота была впервые развита Франклиномъ въ 1758 году. Извѣстно, что для превращенія капельно-жидкой воды въ паръ нужно затратить нѣкоторое количество тепла. Фредерикъ вычислилъ, что для испаренія 1 грм. воды при температурѣ крови (38°) затрачивается 580 микрокалорій; слѣдовательно, испаренія 10 грм. воды на поверхности кожи достаточно, чтобы понизить на 1° температуру животнаго вѣсомъ въ 5800 грм. Сухость окружающаго воздуха, обновленіе слоевъ воздуха, соприкасающихся съ кожей—все это, усиливая испареніе пота, способствуетъ организму въ его борьбѣ съ перегрѣваніемъ тѣла. Обратное, въ сырой атмосферѣ, эта борьба становится очень трудной.

Въ сухой атмосферѣ здоровый человѣкъ въ состояніи переносить температуру въ 60° немного долѣе часу, но во влажномъ воздухѣ, въ особенности же въ банѣ, онъ лишь въ теченіе нѣсколькихъ минутъ способенъ переносить температуру выше 44°.

3. Испареніе воды съ поверхности легкаго.—Другой причиной охлажденія тѣла является испареніе воды съ поверхности легкаго. Поэтому, нагрѣваніе тѣла вызываетъ (отчасти по рефлексу, отчасти благодаря прямому дѣйствію перегрѣтой крови на центры) ускореніе дыханія; это явленіе Ш. Рише называетъ *тепловымъ полипноэ*. Этотъ второй механизмъ тепло-регуляціи особенно развитъ у животныхъ, которыя вовсе не потѣютъ; чтобы убѣдиться въ этомъ, достаточно вспомнить, какъ часто дышитъ собака послѣ того, какъ она бѣгала на солнцѣ; животное высовываетъ языкъ далеко изо-рта, чтобы увеличить поверхность испаренія. На основаніи количества воды, выдѣляемой съ поверхности легкаго, можно вычислить, что 15% всѣхъ потерь тепла приходится на легкое.

§ 4. Смерть въ слѣдствіе перегрѣванія и переохлажденія.

Каковы тѣ температурныя границы, внутри которыхъ возможна еще жизнь? Этотъ вопросъ имѣетъ двоякое значеніе. Во-первыхъ, можно спросить себя, при какихъ температурахъ регуляція тепла способна еще удовлетворить поставленной ей цѣли, а во-вторыхъ, какія крайнія темпера-

туры тѣла можетъ выносить животное безъ вреда для себя. Благодаря вышеописанному механизму регуляціи тепла, температура тѣла можетъ оставаться постоянной при самыхъ крайнихъ температурахъ окружающей среды. Въ Сибири холода доходятъ до -63° . Во время одного полярнаго путешествія капитанъ Парри констатировалъ, что у лисицы въ прямой кишкѣ термометръ показываетъ 41° , при температурѣ воздуха $= -35,6^{\circ}$. Для высокихъ температуръ регуляція тепла оказывается еще достаточною также въ очень значительныхъ предѣлахъ. Въ страйѣ туареговъ Дюверье наблюдалъ температуру въ $+60^{\circ}$ въ тѣни; въ кочегаркахъ пароходовъ температура доходитъ до 50° во время, напр., плаванія по Красному морю. Правда, что такія температуры нельзя переносить въ теченіе долгаго времени. Но временно организмъ переноситъ еще болѣе высокія температуры: такъ, извѣстенъ случай, когда двѣ дѣвушки могли оставаться въ теченіе 19 минутъ при температурѣ 130° ; это возможно только при значительной сухости воздуха при помощи усиленнаго испаренія пота (о сопротивляемости низшихъ организмовъ высокимъ температурамъ см. выше).

Если теплорегулирующій механизмъ функционируетъ неправильно, температура тѣла можетъ значительно уклоняться отъ нормы въ ту или другую сторону, не вызывая смертельнаго исхода. Различаютъ *лихорадочныя* температуры (отъ $+38-42^{\circ}$) и *альгидныя* температуры (отъ $+38$ до $+27^{\circ}$). При этихъ аномальныхъ температурахъ гораздо опаснѣе продолжительное, хотя и умѣренное пониженіе или повышеніе температуры, чѣмъ даже крайнія температуры, если только онѣ имѣютъ мѣсто въ теченіе короткаго времени. Если температура держится болѣе или менѣе долгое время на 42° , неминуемо наступаетъ смерть.

Гипотермія наблюдается при очень сильномъ пониженіи внѣшней температуры, а также вслѣдствіе угнетенія нервной системы подъ влияніемъ травмы, при нѣкоторыхъ болѣзняхъ, при отравленіи наркотическими ядами, при голоданіи и при тѣхъ пораженіяхъ кожи, которыя связаны съ усиленіемъ потерь тепла кожей. Пониженіе температуры тѣла оказываетъ угнетающее влияніе на нервную систему, вслѣдствіе чего у замерзающихъ появляется сонливость, дыханіе и сердцебиеніе замедляются, и смерть наступаетъ тогда, когда температура тѣла падаетъ приблизительно до 24° . Холоднокровныя животныя переносятъ безъ вреда гораздо болѣе низкія температуры тѣла (о сопротивляемости низшихъ организмовъ низкимъ температурамъ см. выше).

Перегрѣваніе тѣла (гипертермія) наблюдается при очень высокой температурѣ окружающей среды (*тепловой ударъ*) и при разнаго рода возбужденіяхъ нервной системы (травма, яды, инфекціонныя болѣзни). Помѣщая животное въ термостатъ, температура котораго мало-по-малу повышается, наблюдаютъ, что въ извѣстный моментъ регуляція тепла истощается и температура тѣла прогрессивно повышается. При этомъ наблюдается сильное безпокойство животнаго, дыханіе ускоряется (тепловое полипноэ), пульсъ учащается, и появляются приступы судорогъ. Повышеніе функциональной дѣятельности влияетъ на газообмѣнъ въ смыслѣ увеличенія количества поглощаемаго кислорода, съ одной стороны, и выдѣляемой углекислоты, съ другой. За этой фазой возбужденія нервной системы слѣдуетъ

периодъ угнетенія; животное становится нечувствительнымъ, рефлексы ослабѣваютъ; животное впадаетъ въ коматозное состояніе и умираетъ, когда температура тѣла достигаетъ $41-45^{\circ}$, при чемъ трупъ сохраняетъ нѣрѣдко самыя причудливыя положенія въ силу быстрого наступленія окоченія мышцъ. У животныхъ, умершихъ отъ перегрѣванія, мышца сердца тверда, ригидна; поэтому Кл. Бернаръ объяснялъ причину смерти отъ гипертерміи свертываньемъ миозина въ сердечной мышцѣ. Но этотъ ученый подвергалъ своихъ животныхъ очень высокимъ температурамъ. Вагленъ нашелъ, что, если перегрѣваніе происходитъ медленно, смерть наступаетъ вслѣдствіе истощенія нервной системы и остановки сердца въ діастолѣ. По изслѣдованіямъ Венсана, смерть при гипертерміи зависитъ отъ расстройства функцій нервной системы, главнымъ образомъ, продолговатого мозга, и отъ остановки дыханія; это расстройство нервной дѣятельности есть результатъ самоотравленія организма продуктами обмена веществъ, дѣйствіе которыхъ сходно съ дѣйствіемъ мочевыхъ ядовъ.

§ 5. Лихорадка.

Патологическое состояніе, извѣстное подъ этимъ названіемъ, характеризуется, главнымъ образомъ, повышеніемъ температуры и, слѣдовательно, является слѣдствіемъ нарушенія регуляціи тепла.

1. Механизмъ повышенія температуры при лихорадкѣ.—Чѣмъ объясняется повышеніе температуры при лихорадкѣ, уменьшеніемъ ли теплоотдачи, или усиленіемъ теплопроизводства? Оба взгляда находятъ себѣ защитниковъ. Траубе высказалъ предположеніе, что лихорадка вызывается задержкой тепла въ тѣлѣ, вслѣдствіе уменьшенія тепловыхъ потерь. Однако, эта теорія мало вѣроятна, такъ какъ калориметрическіе опыты несомнѣнно обнаруживаютъ усиленное образованіе тепла у лихорадящихъ животныхъ. Во всякомъ случаѣ, въ стадіи лихорадочного озноба кожа блѣднѣетъ, и потеря тепла кожей несомнѣнно уменьшается; но уменьшеніе теплопотери недостаточно даже въ этомъ періодѣ для объясненія подъема температуры тѣла, который совершается иногда очень быстро. Во время лихорадочнаго жара кожа становится красной, полнокровной; потеря тепла увеличивается, и теперь повышеніе температуры можно объяснить исключительно перепроизводствомъ тепла. Этому соотвѣтствуетъ и усиленіе окислительныхъ процессовъ въ тѣлѣ, выражающееся увеличеніемъ (на $70-80\%$) выдѣленія углекислоты и поглощенія кислорода (на $10-16\%$ у кролика), а также усиленнымъ образованіемъ мочевины (выдѣленіе мочевины увеличивается на $\frac{1}{3}-\frac{2}{3}$ противъ нормы). Въ то же самое время сердцебиеніе и дыханіе ускоряются. Слѣдовательно, кромѣ повышенія температуры, лихорадка характеризуется усиленіемъ окислительныхъ процессовъ въ тѣлѣ; такъ какъ при лихорадкѣ организмъ не производитъ обычно никакой работы, очевидно, что почти вся освобождающаяся при окисленіи энергія переходитъ въ тепло; поэтому неспособность утилизировать эту энергію для производства работы также служитъ характеристичнымъ признакомъ лихорадки. Такъ какъ гипертермія въ свою очередь можетъ быть причиной усиленія окислительныхъ процессовъ, ясно, что въ лихорадкѣ мы дѣйстви-

тельно имѣемъ дѣло съ *circulus vitiosus* (Ш. Рише); другими словами, лихорадочное состояніе поддерживается само собой.

Сама по себѣ гипертермія является грозной опасностью, поэтому врачъ долженъ напрягать все усилія въ борьбѣ съ ней; съ этой цѣлью употребляются холодныя ванны, нѣкоторыя противолихорадочныя средства (хининъ, антипиринъ и проч.). Хининъ, наиболѣе важное жаропонижающее средство, понижаетъ температуру, ограничивая производство тепла.

2. Причины лихорадки.—Причины, вызывающія повышеніе температуры, очень многочисленны. Однако, ихъ можно, вообще, раздѣлить на двѣ категоріи. Если исключить изъ разсмотрѣнія поднятіе температуры окружающей среды, легко понять, что лихорадка можетъ вызываться или разстройствомъ дѣятельности нервныхъ центровъ, безъ измѣненія состава соковъ, или, наоборотъ, она является результатомъ болѣзненнаго измѣненія состава жидкостей организма, въ результатѣ котораго являются расстройства нервной дѣятельности. Въ первую категорію входятъ тѣ случаи лихорадки, которые вызываются пораженіемъ головного мозга и Вароліева моста или же, наконецъ, рефлекторнымъ вліяніемъ на эти центры. Это т. называемая нервная, динамическая лихорадка. Во вторую категорію входятъ разнаго рода инфекціонныя болѣзни. Въ самомъ дѣлѣ, лихорадка почти всегда паразитарнаго происхожденія и зависитъ отъ вторженія въ организмъ живыхъ низшихъ существъ (различные микробы, паразитъ болотной лихорадки), которыя дѣйствуютъ на нервную систему при помощи выделяемыхъ ими ядовъ.

Третья часть.

Функции сношенія съ вѣшной средой.

Наиболѣе доступные непосредственному наблюденію процессы принадлежать къ явленіямъ, имѣющимъ своей цѣлью сношеніе организма съ вѣшнимъ міромъ. Среди нихъ первое мѣсто принадлежитъ явленіямъ движенія. Поэтому мы займемся прежде всего общей фізіологіей нервовъ и мышцъ и спеціальной фізіологіей движенія. Далѣе мы рассмотримъ отправление центральной нервной системы, которая служитъ посредникомъ между вліяніемъ, идущимъ изъ вѣшняго міра, и двигательной реакціей на это вліяніе; кромѣ того, нервной системѣ подчинены всѣ, вообще, функции внутреннихъ органовъ тѣла. Съ фізіологіей нервныхъ центровъ связано ученіе объ органахъ чувствъ, собирающихъ и доставляющихъ мозгу вѣшнія раздраженія.

ГЛАВА I.

Общая фізіологія движенія.

Способность къ движенію—основное свойство протоплазмы; движеніе—одно изъ наиболѣе характерныхъ проявленій жизни. У низшихъ животныхъ движенія зависятъ отъ сократительности слабо дифференцированной или вовсе недифференцированной протоплазмы клѣтокъ. У высшихъ животныхъ движеніе отчасти происходитъ такимъ же точно образомъ; напр., движеніе лейкоцитовъ, мерцательныхъ рѣсничекъ. Объ амебодныхъ движеніяхъ лейкоцитовъ мы уже говорили выше; мерцательное движеніе является лишь частнымъ случаемъ амебоднаго движенія. Мерцательныя рѣснички (рис. 150) представляютъ собой удлинненные отростки клѣточного тѣла, обнаруживающіе сгибательныя и колебательныя движенія. Мерцательныя клѣтки образуютъ довольно обширные слои на слизистыхъ оболочкахъ, напр., въ дыхательныхъ путяхъ. Частицы пыли, случайно попадающія на слизистую оболочку, благодаря мерцательному движенію, вы-

носятся наружу. Слѣдующій простой опытъ обнаруживаетъ двигательную способность мерцательныхъ рѣсничекъ. Вырѣжемъ кусокъ слизистой оболочки изъ пищевода лягушки и растянемъ его по плоскости; на поверхность куска мы бросимъ нѣсколько легкихъ тѣлецъ, каковы кусочки пробки, клочки бумаги и проч.; мы замѣтимъ, что эти предметы двигаются по поверхности слизистой оболочки по направленію къ желудочному концу пищевода.

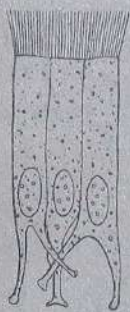


Рис. 150.

3 мерцательныхъ клѣтки изъ придатка яичка чело-вѣка.

Если положить на пластинку вырѣзанный кусокъ слизистой оболочки мерцательнымъ слоемъ внизъ, тогда движется весь этотъ кусокъ, благодаря ударамъ рѣсничекъ о поверхность пластинки (опытъ Дювала, т. назыв. *искусственная улитка*). Согласно сказанному, движенія рѣсничекъ не подчинены вліянію нервной системы, они сохраняются въ теченіе долгаго времени послѣ смерти животнаго.

Оставляя въ сторонѣ эти спеціальныя формы движеній, мы встрѣчаемся съ мышцами, какъ органомъ, выполняющимъ движенія, значительныя по объему и требующія развитія немалой силы.

Обычно, движеніе родится изъ вѣшняго раздраженія; однако, раздраженіе дѣйствуетъ не непосредственно на двигательный элементъ, а на чувствительный элементъ поверхности тѣла; послѣдній передаетъ раздраженіе центру, который съ своей стороны можетъ видоизмѣнить это раздраженіе и направить его въ видѣ двигательнаго импульса обратно къ периферіи. Въ этомъ состоитъ *рефлекторный процессъ*.

Описанная спеціализація функций не имѣетъ мѣста у нѣкоторыхъ низшихъ животныхъ, у которыхъ одна и та же клѣтка является одновременно чувствительнымъ и двигательнымъ элементомъ (рис. 151, А). Пред-

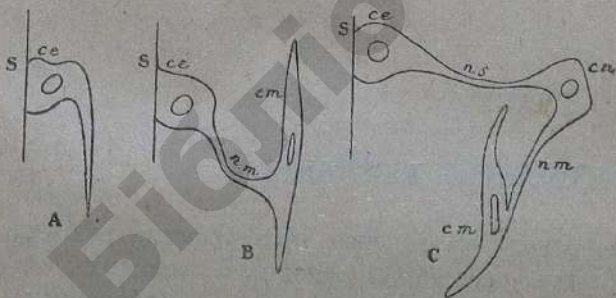


Рис. 151.

Схема нервно-мышечнаго аппарата у медузъ (по Фостеру).

S—поверхность тѣла; А—эктодермальная клѣтка (ce) съ мышечнымъ отросткомъ; В—мышечная клѣтка (st), соединенная съ чувствительной эктодермальной клѣткой (ce) примитивнымъ двигательнымъ нервомъ (n.m.); С—чувствительная клѣтка (ce) соединяется примитивнымъ чувствительнымъ нервомъ (n.s) съ центральной нервной клѣткой (st), соединенной въ свою очередь центробѣжнымъ двигательнымъ нервомъ (n.m) съ мышечной клѣткой (st). (Рисунки заимствованы у Л. Фредерика).

положимъ, что одна изъ такихъ клѣтокъ раздѣляется на двѣ части, изъ которыхъ одна сохраняетъ связь съ вѣшной средой, получая изъ послѣдней раздраженія, а другая, расположенная глубже въ тѣлѣ, дифференцируется въ двигательный элементъ; мы получимъ простѣйшую схему нервно-мышечнаго аппарата. Такія клѣтки существуютъ въ дѣйствительности; онѣ описаны Клейненбергомъ подъ названіемъ *нервно-мышечныхъ клѣтокъ* и

встрѣчаются у нѣкоторыхъ видовъ гидръ (рис. 151, В). Предположимъ теперь, что посрединѣ мостика, соединяющаго двѣ раздѣлившіяся части

первоначальной клѣтки, развивается новая клѣтка, играющая роль посредника между двумя другими; мы получаемъ схему нервно-мышечнаго аппарата высшихъ животныхъ.

Дѣйствительно, у этихъ послѣднихъ чувствительные элементы отдѣлены пространственно отъ двигательныхъ, но остаются съ ними въ анатомической и физиологической связи при помощи протоплазматическаго мостика, въ составъ котораго входитъ нервъ и нервная клѣтка. Въ приведенной выше схемѣ (рис. 151, С) периферическимъ элементомъ, воспринимающимъ вѣдшее раздраженіе, служитъ эпителиальная клѣтка чувствительныхъ поверхностей; соединительный путь отъ нея къ клѣткѣ-посреднику — чувствительный нервъ; клѣтка-посредникъ представляетъ собою центральный нервный элементъ, а ея продолженіе — двигательный нервъ, который идетъ далѣе къ двигательному элементу — мышечной клѣткѣ. Можно на мѣстѣ этой послѣдней поставить секреторную клѣтку, схема отъ этого не мѣняется, потому что подъ именемъ движенія мы должны понимать не только механическое движеніе крупныхъ массъ во время мышечнаго сокращенія, но также то невидимое молекулярное движеніе, которое лежитъ въ основѣ секреторнаго процесса.

Изъ предыдущаго изложенія ясно, что чувствительный и двигательный элементъ образуютъ нераздѣльное цѣлое какъ съ точки зрѣнія филогенетическаго развитія, такъ и съ функціональной точки зрѣнія, и это отношеніе сохраняется на всемъ протяженіи зоологической лѣстницы видовъ. Чувствительныя свойства, въ сущности, представляютъ собой частный случай общаго клѣточного свойства — раздражимости. Раздражимостью называется способность живого вещества отвѣчать той или иной реакціей на вѣдшее раздраженіе; но въ понятіе этой реакціи уже входитъ элементъ чувствительности; въ самомъ дѣлѣ, мы называемъ протоплазму чувствительной только на основаніи той реакціи, которой она отвѣчаетъ на раздраженіе, а это значитъ, что чувствительность и раздражимость почти одно и то же. То же самое наблюдается и въ многоклѣточномъ организмѣ. Поэтому очень полезно точно опредѣлить значеніе термина „чувствительность“, которымъ мы будемъ часто пользоваться. Въ обычномъ смыслѣ слова *чувствительность* бываетъ только сознательная; чувствительностью съ этой точки зрѣнія называется способность испытывать пріятное или непріятное чувство при различныхъ тѣлесныхъ процессахъ; эти психическіе процессы и составляютъ собой то, что называется *чувствованіемъ*. Физиологи понимаютъ чувствительность въ гораздо болѣе широкомъ смыслѣ. Съ физиологической точки зрѣнія тѣ измѣненія сознанія, которыя кладутся въ основу обыденнаго понятія чувствительности, въ сущности, представляютъ собой только одинъ видъ реакціи, сопровождающей данное раздраженіе. Представимъ себѣ, что какое нибудь вѣдшее раздраженіе передается нервному центру, а отъ него отражается вновь на периферію въ двигательный аппаратъ; сопровождается ли этотъ процессъ ощущеніемъ, или нѣтъ, во всякомъ случаѣ въ этомъ явленіи принимаетъ участіе чувствительность живого вещества. Словомъ, чувствительность можетъ быть и бессознательной. Въмѣстѣ съ Кл. Бернарромъ мы можемъ сказать, что чувствительностью называется вся сумма реакцій (и притомъ не только

психическихъ), которыя вызываються измѣненіями во ви́шней средѣ. „Смотря по тому, имѣють ли въ виду чувствительность клѣтки органа или цѣлой системы, реагирующей на раздраженіе, чувствительностью мы называемъ способность реагировать на раздраженія или вѣсь организмъ въ цѣломъ, или всей нервной системой, или какой либо ея частью, или, наконецъ, только одной клѣткой“. При такомъ пониманіи чувствительность есть не что иное, какъ раздражимость.

Послѣ изложенія этихъ общихъ понятій перейдемъ къ общей физиологіи мышцъ и нервовъ.

1-й отд.—Общая физиологія мышцы.

Существуютъ двоякаго рода мышцы — гладкія, принимающія участіе въ явленіяхъ, связанныхъ съ процессами питанія, и поперечнополосатыя, предназначенныя для сношеній съ ви́шней средой; сердце также состоитъ изъ поперечно-полосатыхъ мышцъ. Различіе между тѣми и другими мышцами проявляется не только въ ихъ строеніи, но и въ характерѣ ихъ сокращенія. Гладкія мышцы состоятъ изъ веретенообразныхъ



А



В

Рис. 152.
Мышцы.

А — кусокъ поперечнополосатой мышцы;
В — гладкая мышечная клѣтка.

клѣтокъ съ удлинненнымъ ядромъ и гомогенной или мелкозернистой протоплазмой (рис. 152, В). Поперечно-полосатыя мышцы состоятъ изъ очень длинныхъ волоконъ; каждое волокно образуется путемъ слиянія нѣсколькихъ клѣтокъ, что доказывается присутствіемъ въ каждомъ волоконѣ нѣсколькихъ ядеръ; волокно одѣто особой оболочкой, т. наз. *сарколеммой*, внутри которой заключено мышечное вещество, обнаруживающее продольную и поперечную исчерченность. Исчерченность въ продольномъ направленіи зависитъ отъ распада мышечнаго вещества на отдѣльныя волоконца, а поперечная полосатость есть слѣдствіе чередованія по длинѣ волоконца

болѣе темныхъ и болѣе свѣтлыхъ промежутковъ (рис. 152, А).

§ 1.—Общія свойства мышцъ.

Мышца обнаруживаетъ два главныхъ свойства: эластичность и сократимость.

1. Эластичность мышцъ.—Эластичность мышцъ *невелика*, но очень *совершенна*; это значитъ, что мышца деформируется подъ вліяніемъ ничтожнаго насилія, но когда причина деформации устраняется, мышца принимаетъ свою первоначальную форму. Напримѣръ, если укрѣпить одинъ конецъ мышцы неподвижно, а къ другому подвѣсить тяжесть, даже незначительную, мышца удлиняется; но какъ только тяжесть снята, мышца возвращается къ своей первоначальной длинѣ. Нагружая мышцу увеличивающимися грузами, мы получимъ послѣдовательно возрастающее удлиненіе мышцы:

однако, это удлинение не пропорционально грузу, т. е. при каждой новой нагрузкѣ мышца удлиняется не на одну и ту же величину, хотя накладываемыя нагрузки и одинаковы; удлинение сначала очень значительно, потомъ, по мѣрѣ увеличенія нагрузки, оно становится все меньше; слѣдовательно, кривыя растяженія мышцы представляютъ собой не прямую линію, а гиперболу. *Предѣлъ эластичности* достигается очень скоро; такъ,икроножная мышца лягушки послѣ отягощенія ея грузомъ въ 50 грм. уже не возвращается къ первоначальной длинѣ. Мышца не сразу растягивается до максимальной для данного груза длины; для этого ей требуется время въ нѣсколько минутъ; равнымъ образомъ не сразу мышца принимаетъ и прежнюю длину послѣ удаленія груза; слѣдовательно, существуетъ *послѣдовательное* растяжение и сокращение мышцы.

Нормально, даже въ покойномъ состояніи, мышцы всегда немного растянуты; въ самомъ дѣлѣ, мышца всегда натянута между своими точками прикрѣпленія; поэтому-то мышца и укорачивается послѣ перерѣзки сухожилія. Впрочемъ, это явленіе зависитъ не только отъ однихъ эластическихъ свойствъ покойной мышцы. Оно стоитъ въ связи съ физиологическимъ состояніемъ мышцы въ живомъ организмѣ и носитъ названіе *тонуса* мышць; этотъ *тонусъ* представляетъ собой особое состояніе слабого возбужденія мышць подѣ влияніемъ импульсовъ, исходящихъ изъ нервныхъ центровъ; послѣ перерѣзки двигательнаго нерва тонусъ исчезаетъ.

2. Сократимость мышць.—Сократимость мышць выражается въ способности измѣнять форму, уменьшаться въ длину и увеличиваться въ толщину подѣ влияніемъ тѣхъ или иныхъ раздраженій. Раздражители мышць бывають очень различны. Нормальнымъ раздражителемъ служитъ нервный импульсъ, доставляемый къ мышць по двигательному нерву; его можно замѣнить искусственнымъ раздраженіемъ, прикладываемымъ къ нерву. Впрочемъ, мышечная ткань раздражима и сама по себѣ, безъ посредства нервовъ; такъ, уколъ, разрѣзъ мышцы вызываетъ сокращеніе ея; мышца чувствительна, слѣдов., къ механическому раздраженію; она чувствительна также и къ химическимъ раздражителямъ (NaCl, глицеринъ, кислоты, щелочи и проч.), къ рѣзкимъ перемѣнамъ температуры (термическіе раздражители), къ свѣтому раздраженію (такъ, sphincter iridis сокращается, по Броунъ Секару, при прямомъ дѣйствіи свѣта).

Наиболѣе употребительнымъ раздражителемъ служитъ электрическій токъ, при чемъ обыкновенно прибѣгаютъ къ току индукціонному, силу котораго легко довольно точно соразмѣряютъ и, такимъ образомъ, избѣгаютъ вреднаго дѣйствія черезчуръ сильныхъ толчковъ. На рис. 153 изображенъ индукціонный аппаратъ (*санный аппаратъ* Дю-Буа-Реймонда), наиболѣе употребительный при физиологическихъ опытахъ; рис. 154

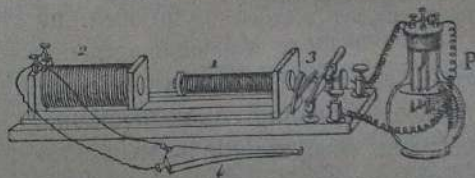


Рис. 153.

Маленькій индукторіумъ (санный аппаратъ Дю-Буа-Реймонда).

1—первичная катушка. 2—вторичная катушка. 3—магнеточель. 4—раздражающіе электроды. P—элементъ. Вторичная катушка (2) скользитъ по деревянной рейсѣ, такъ что ея можно приближать къ первичной и удалять отъ нея. Такимъ образомъ возможно по произволу мѣнять силу индукціоннаго тока.

при физиологическихъ опытахъ; рис. 154

изображаетъ электроды съ загнутыми концами, на которыхъ и располагается нервъ; на рис. 155 представленъ хромовый элементъ.



Рис. 154.

Электроды для раздраженія нервовъ.

Сокращеніе мышцы зависитъ отъ быстрого измѣненія расположенія молекулъ въ мышечномъ волокнѣ; поэтому процессъ выработки мышечной энергіи правильнѣе всего сравнить со взрывомъ кучки пороха, при чемъ также потенціальная энергія переходитъ въ кинетическую (механическую работу и тепло). Для того, чтобы это нарушение равновѣсія молекулъ имѣло мѣсто, необходимо, чтобы раздражитель дѣйствовалъ (мѣнялъ свою интенсивность) также довольно быстро. По этой причинѣ постоянный гальванической токъ раздражаетъ мышцу только въ моментъ замыканія и размыканія; во все время прохожденія тока по мышцѣ, какъ бы велика ни была сила тока, мышца остается въ покоѣ; но быстрое колебаніе силы тока вызываетъ сокращеніе. Поэтому сократительный эффектъ зависитъ не столько отъ силы тока, сколько отъ быстрого колебанія силы тока; этотъ законъ имѣетъ значеніе не только для мышцы, но и для нерва. Поэтому можно при помощи электрическаго тока совершенно разрушить мышечную и нервную ткань, не вызвавши ни единого содроганія мышцы, если, употребляя реостатъ, очень медленно и постепенно увеличивать силу тока, прилагаемаго къ мышцѣ, начиная съ очень слабыхъ токовъ, не вызывающихъ никакой реакціи, и восходя до самыхъ сильныхъ, убивающихъ всякое живое вещество.

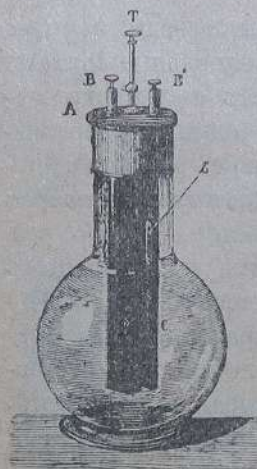


Рис. 155.

Хромовый элементъ.

z — цинкъ, с — уголь, А — мѣдная оправа, пасажная на бутылку и несущая на себѣ оба полюса элемента, В, В' — полюсы, Т — стержень, при помощи котораго цинкъ погружается въ жидкость и вынимается изъ нея.

можно, что и здѣсь сокращеніе мышцы является результатомъ раздраженія не непосредственно самой мышечной ткани, а нервныхъ волоконъ; послѣднія передаютъ возбужденіе на мышечное вещество и такимъ образомъ, въ сущности, получается тотъ же самый результатъ, какъ и при раздраженіи нервнаго ствола на его протяженіи; опытъ, слѣдовательно, не доказываетъ самостоятельной раздражимости мышечной ткани. Однако существуютъ доказательства въ пользу того, что мышечное вещество, дѣйствительно, обладаетъ самостоятельной раздражимостью, которую можно обнаружить непосредственно, какъ, вообще, раздражимость всякой живой протоплазмы. Наиболее наглядное доказательство этому состоитъ въ опытѣ раздраженія нервномышечнаго аппарата у животнаго, отравленнаго кураре. Дѣйствие кураре, по изслѣдованіямъ Кл. Бернара, состоитъ въ разрывѣ функциональной связи между нервомъ и мышцей; мышца, отравленная кураре, неспособна сокращаться подъ влияніемъ раздраженія нерва. Это ядовитое

дѣйствіе кураре обнаруживается прежде всего на произвольныхъ мышцахъ и дыхательной мускулатурѣ, въ то время какъ движѣнія гладкихъ мышцъ остаются незатронутыми. Поэтому животное, отравленное кураре, умираетъ отъ задушенія, но его жизнь можно поддержать, производя искусственное дыханіе; у лягушки, благодаря интенсивному кожному дыханію, несмотря на остановку дыхательныхъ движеній, сокращенія сердца продолжаютъ безостановочно. При раздраженіи двигательнаго нерва у кураризованнаго животнаго мышца остается въ покоѣ; если же приложить электроды прямо къ поверхности мышцы, она сокращается. Слѣдовательно, при отравленіи кураре сократительныя свойства мышцъ сохраняются. Нервъ также не теряетъ возбудимости, что доказывается слѣдующимъ опытомъ Кл. Бернара (рис. 156). Изолировавши сѣдалищный нервъ на одной лапкѣ лягушки, перетягиваютъ лигатурой весь ткани этой лапки, за исключеніемъ нерва; кровообращеніе въ этой лапкѣ такимъ образомъ прекращается. Затѣмъ впрыскиваютъ въ спинной лимфатическій мѣшокъ кураре. Тогда движѣнія исчезаютъ во всемъ тѣлѣ, за исключеніемъ лапки, изолированной отъ дѣйствія яда лигатурой. Если раздражать нервъ этой лапки выше лигатуры, т. е. въ такомъ пунктѣ, который несомнѣнно подвергается дѣйствію яда, мышцы лапки сокращаются. Слѣдовательно, у кураризованнаго животнаго нервъ сохраняетъ способность проводить возбужденіе. Нервные центры также сохраняютъ свои нормальныя свойства; раздражая какой либо участокъ кожи на лапкахъ или на туловищѣ, удается получить рефлекторное движѣніе въ мышцахъ пере-



Рис. 157.

Окончаніе нерва въ поперечно-полосатой мышцѣ: двигательная пластинка. (Полусхемат. рис. по Courleux).

вязанной лигатурой лапки. Слѣдов., кураре не дѣйствуетъ ни на нервный стволъ, ни на мышцу, ни на нервные центры; приходится признать, что кураре парализуетъ нормальную связь между нервомъ и мышцей, т. е. этотъ ядъ парализуетъ внутримышечныя окончанія нервовъ, т. назыв. *двигательныя пластинки* (рис. 157). Такъ какъ въ описанномъ опытѣ при приложеніи электродовъ къ мышцѣ послѣдняя сокращается, очевидно, что этимъ опытомъ доказывается самостоятельная возбудимость мышцы.

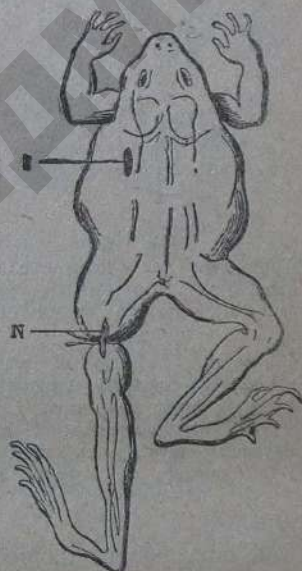


Рис. 156.

Лягушка, у которой кровообращеніе въ одной лапкѣ остановлено.

N—сѣдалищный нервъ, не захваченный лигатурой; I—точка, въ которую впрыскивается кураре.

§ 2. Мышечное сокращеніе.

Въ моментъ сокращенія мышца мѣняетъ свою форму и консистенцію; она уменьшается въ длину, но увеличивается въ толщину. То и другое измѣненіе взаимно уравновѣшиваются, потому что объемъ мышцы остается

при сокращеніи неизмѣнимымъ. Въ этомъ легко убѣдиться, помѣщая мышцу въ сосудъ, наполненный водой и сообщающійся съ капиллярной трубкой; уровень воды въ трубкѣ остается на одной высотѣ, все равно, находится ли мышца въ покоѣ или сокращается (рис. 158). Во время сокращенія длина вырѣзанной мышцы можетъ уменьшиться на двѣ трети; но обычно, благодаря своему прикрѣпленію къ костямъ, мышца укорачивается только на одну треть своей длины. Во время сокращенія мышца становится гораздо болѣе плотной, резистентной; однако, эта консистенція зависитъ только отъ растяженія мышцы между ея точками прикрѣпленія и сокращающаяся свободно остается такой же мягкой, какъ и въ покоѣ.

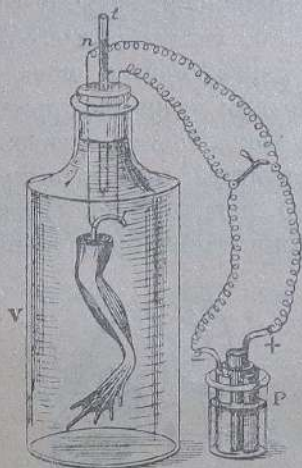


Рис. 158.

Аппаратъ для доказательства неизмѣняемости объема мышцы во время сокращенія.

V—сосудъ, наполненный жидкостью, въ которую погружена латка лягушки; ея нервъ лежитъ на электродахъ; I—капиллярная трубка, въ которой вода доходитъ до уровня n; P—элементъ.

Простое наблюденіе даетъ уже понятіе объ измѣненіи формы мышцы; но для детального изслѣдованія мышечнаго сокращенія необходимо прибѣгнуть къ графическому методу. Поэтому, прежде чѣмъ говорить о физическихъ, механическихъ, химическихъ и микроскопическихъ явленіяхъ, сопровождающихъ мышечное сокращеніе, мы изложимъ результаты міографіи.

1. Міографія.—Для записи мышечнаго сокращенія пользуются аппаратами, носящими названіе *міографовъ*. Принципъ міографа, предложеннаго Гельмгольцемъ и усовершенствованнаго Мареемъ, состоитъ въ увеличеніи движенія конца укорачивающейся мышцы при помощи рычага. Рычагъ, вращающійся въ одномъ концѣ вокругъ неподвижной оси, несетъ на себѣ недалеко отъ точки вращенія крючокъ, къ которому прикрѣпляется сухожиліе мышцы. На другомъ концѣ рычага укрѣплено пишущее остріе, которое и записываетъ кривую сокращенія на вращающемся барабанѣ. Это—рычагъ второго рода: когда предплечіе пригибается при сокращеніи двуглавой мышцы къ плечевой кости, то оно продѣлываетъ то же самое движеніе, какъ и рычагъ Мареева міографа.

Когда сокращеніе мышцы окончилось, рычагъ возвращается въ свое обычное положеніе уже въ силу своей тяжести; но такъ какъ на дѣлѣ рычаги употребляютъ очень легкіе, то къ короткому плечу рычага прикрѣпляютъ пластинку, на которую можно накладывать любую нагрузку (рис. 159). Ясно, что высота кривой при прочихъ равныхъ условіяхъ будетъ тѣмъ больше, чѣмъ ближе къ точкѣ вращенія рычага прикрѣплена мышца или чѣмъ длиннѣе самый рычагъ.

Для анализа сокращенія мышцъ, входящихъ въ составъ полостныхъ органовъ, напр., мочевого пузыря, желудка и проч., можно сообщить полость этихъ органовъ, наполнивъ ее водой, съ U-образнымъ ртутнымъ манометромъ; измѣненія уровня жидкости, зависяція отъ развиваемаго мышечной стѣнкой давленія, можно записать, соединяя открытое колѣно манометра съ записывающей капсулой Мареева. Можно также, пользуясь

приёмом Шово и Маррея, вводит въ полость этихъ органовъ сердечные зонды, соединенные съ записывающими капсулами.

Проанализируемъ кривую сокращения (миограмму) поперечнополосатыхъ и гладкихъ мышцъ.

А. Поперечнополосатая мышца.—Представимъ себѣ, что сухожилие икроножной мышцы лягушки отдѣлено отъ пяточной кости и соединено съ рычагомъ миографа; нервъ изолированъ и положенъ на электроды, такъ что его по желанію можно раздражать постояннымъ или индукціоннымъ токомъ. Сокращеніе мышцы въ этихъ условіяхъ обнаруживаетъ различный характеръ, смотря по частотѣ раздраженія.

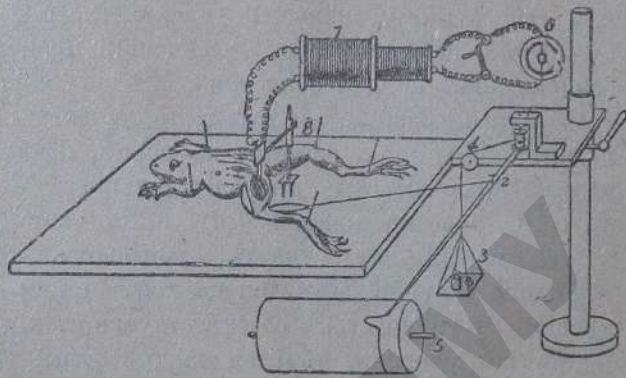


Рис. 159

Схема миографическаго опыта съ миографомъ Маррея.

Сухожилие икроножной мышцы лягушки при помощи нити привѣшено (въ 2) къ рычагу, записывающему кривую на барабанѣ (5). Когда мышца послѣ сокращения вновь расслабляется, рычагъ возвращается въ свое обычное положеніе благодаря дѣйствию нити 4, которая окружаетъ ось вращения рычага, перегибается черезъ блокъ (4) и на концѣ несетъ пластинку съ нагрузкой (3); 6—элементы; 7—индукціонный приборъ; 8—электроды, на которыхъ располагается нервъ.

Одиночное сокращеніе.—Предположимъ, что къ нерву посылается одинъ только электрической ударъ очень небольшой продолжительности, напр., въ видѣ замыканія или размыканія постоянного тока, или—лучше—въ видѣ одиночнаго индукціоннаго удара. Мышца отвѣчаетъ на такое раздраженіе короткимъ сокращеніемъ, т. назыв. *одиночнымъ мышечнымъ вздрагиваніемъ*. Кривая такого одиночнаго сокращенія представлена на рис. 160;

подъ мышечной кривой записано время при помощи камертона, дающаго 100 колебаній въ секунду; наконецъ, линія, лежащая посрединѣ между двумя предыдущими, представляетъ собой записъ электрическаго сигнала Дебре, отмѣчающаго моментъ раздраженія. (Сигналъ Дебре состоитъ изъ маленькаго электромагнита, который притягиваетъ въ моментъ замыканія тока якорекъ,

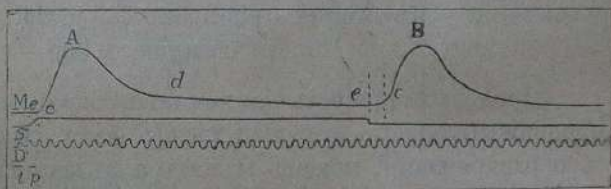


Рис. 160.

Кривая одиночнаго мышечнаго сокращенія (при большой скорости вращенія барабана).

Два мышечныхъ сокращенія А и В, первое въ моментъ замыканія, второе—въ моментъ размыканія постоянного тока. М—мышечная кривая; S—кривая электрическаго сигнала, D—кривая камертона. На кривой ясно видно, что сокращеніе мышцы начинается не въ тотъ моментъ, когда посылается раздраженіе (точка e), а поздѣе (въ точкѣ c). Расстояние между e и c называется скрытымъ периодомъ раздраженія мышцы (t_p). Отъ c до d—сокращеніе мышцы. Кривая показываетъ также, что мышца сокращается только при замыканіи и размыканіи тока, а во все время прохождения тока мышца остается въ покой.

снабженный пишущимъ остриемъ. Такимъ образомъ, въ моментъ замыканія перышко дѣлаетъ на кривой скачекъ. Въ моментъ размыканія тока происходитъ новый скачекъ въ обратномъ направленіи, зависящій отъ того,

что якорь, повинуюсь влеченію соединенной з нимъ пружины, отскакиваетъ отъ электромагнита).

На кривой мышечнаго сокращенія надо отмѣтить двѣ ясно отдѣленныя одна отъ другой части: 1) участокъ (*ec*), на которомъ кривая не обнаруживаетъ еще никакихъ измѣненій, происходящихъ зъ мышцей, хотя раздраженіе уже и произведено; слѣдов., сокращеніе запаздываетъ, отстаєтъ отъ раздраженія; эта фаза, въ теченіе которой мышца, если судить по ви́шнему виду, остается въ покоѣ, носитъ названіе *періода скрытаго раздраженія* мышцы; продолжительность ея равна $\frac{1}{100}$ секунды; 2) на другомъ участкѣ кривой (*cd*) линія, которую чертитъ рычагъ, поднимается мало-по-малу вверхъ, достигаетъ извѣстной высоты, въ теченіе короткаго времени держится на ней и спускается внизъ до своего прежняго уровня. Этотъ участокъ соотвѣтствуетъ стадіи активнаго сокращенія мышцы и, въ свою очередь, дѣлится на двѣ фазы: 1) восходящую фазу или фазу *нарастающей энергіи*, соотвѣтствующую укороченію мышцы и 2) нисходящую фазу или фазу *убывающей энергіи*, соотвѣтствующую расслабленію мышцы. Эти двѣ фазы почти одинаковой продолжительности, около $\frac{5}{100}$ секунды; впрочемъ, расслабленіе всегда немного продолжительнѣе, чѣмъ сокращеніе, и совершается не зъ одинаковой скоростью во все продолженіе стадіи убывающей энергіи; кривая сначала спускается быстро, затѣмъ все медленнѣе, мало-по-малу приближаясь къ прямой. Медленное паденіе нисходящаго колѣна кривой указываетъ, что въ этомъ періодѣ мышца сохраняетъ еще свои активныя свойства и поддерживаетъ грузъ во все время расслабленія; въ самомъ дѣлѣ, если отдѣлить рычагъ отъ мышцы, перерѣзая соединяющую ихъ нить, рычагъ подъ вліяніемъ тяжести падаетъ очень быстро и чертитъ почти вертикальную линію. Общая продолжительность одиночнаго сокращенія лягушечьей мышцы равна $\frac{1}{10}$ секунды; у теплокровныхъ животныхъ она короче, очень коротка у птицъ и особенно у нѣкоторыхъ насѣкомыхъ, напр., у мухи, крыльныя мышцы которой могутъ, по Марю, совершать 300—400 сокращеній въ секунду.

Продолжительность одиночнаго сокращенія въ цѣломъ, равно какъ и продолжительность отдѣльныхъ его фазъ, считая здѣсь и періодъ скрытаго раздраженія, можетъ мѣняться въ зависимости отъ разныхъ условій: она увеличивается вслѣдствіе усталости мышцы, при охлажденіи, при остановкѣ кровяного тока, при увеличеніи груза, подвѣшеннаго къ мышцѣ; при противоположныхъ условіяхъ она укорачивается. Высота мышечной кривой (т. е. величина укороченія мышцы) также измѣнчива; всѣ тѣ причины, которыя ослабляютъ возбудимость мышечной ткани, уменьшаютъ высоту кривой. Она зависитъ также отъ интенсивности раздраженія; зъ усиленіемъ раздраженія величина укороченія возрастаетъ до извѣстнаго предѣла. Надо замѣтить еще, что при неизмѣнной интенсивности раздраженія, величина укороченія повышается при повтореніи раздраженія; если напр., раздраженіе такъ слабо, что только что вызываетъ еле замѣтное сокращеніе, то при повторномъ раздраженіи той же самой силы получается кривая гораздо болѣе значительной высоты; третье сокращеніе еще сильнѣе, и такъ далѣе, до тѣхъ поръ, пока кривая не достигаетъ максимальной для

данной силы тока высоты (рис. 161). Это явление носит название *скрытого сложения сокращений*; оно объясняется тѣмъ, что возбудимость мышцы возрастаетъ послѣ ряда сокращений; первое сокращение приводитъ мышечное вещество въ особаго рода неустойчивое равновѣсіе, вслѣдствіе котораго на второе раздраженіе той же силы мышца отвѣчаетъ болѣе энергичнымъ сокращеніемъ. Ясно, что слабый токъ, не вызывающій сокращенія мышцы, можетъ, однако, при повторныхъ раздраженіяхъ, дать мышечное сокращеніе.

б. Сложеніе сокращеній. —

Предположимъ теперь, что мы посылаемъ къ нерву не одиночное раздраженіе и не рядъ медленно слѣдующихъ другъ за другомъ раздраженій, раздѣленныхъ, какъ въ предыдущемъ случаѣ, промежутками, болѣе длинными, чѣмъ сама продолжительность мышечнаго сокращенія, представимъ себѣ, что раздраженія слѣдуютъ очень часто одно за другимъ, такъ что новое раздраженіе падаетъ на тотъ или другой періодъ сокращенія, вызваннаго предыдущимъ раздраженіемъ. Что произойдетъ въ такомъ случаѣ? Если второе раздраженіе падаетъ на періодъ возрастающей энергіи сокращенія, то новаго сокращенія не наблюдается, а только усиливается и удлиняется уже начавшееся сокращеніе; два сокращенія сливаются вмѣстѣ, образуя одно болѣе сильное и болѣе продолжительное. Представимъ себѣ теперь, что второе раздраженіе падаетъ на періодъ убывающей энергіи; въ этомъ случаѣ начавшееся сокращеніе не доходитъ еще до конца, какъ уже появляется второе сокращеніе; въ результатѣ на нисходящей части кривой мы получаемъ скачекъ вверхъ тѣмъ большей высоты, чѣмъ на болѣе поздній стадій періода убывающей энергіи падаетъ второе раздраженіе. Если затѣмъ при помощи прерывистаго тока мы будемъ посылать въ нервъ рядъ раздраженій, слѣдующихъ другъ за другомъ такъ быстро, что каждое слѣдующее падаетъ на нервъ въ то время, когда предшествующее сокращеніе еще не кончилось, — мышца переходитъ въ состояніе *длительнаго сокращенія* или т. назыв. *физиологическаго тетануса*, при чемъ рычагъ, достигнувъ вершины кривой, пишетъ далѣе прямую линію; на

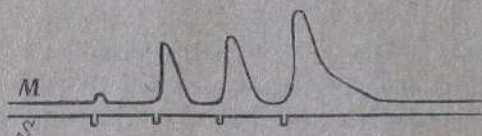


Рис. 161.
Скрытое сложение сокращеній (мышца рака по III. Ривие).

M—мышечная кривая. S—сигналы. При ритмическомъ раздраженіи одной и той же силы мышечная кривая увеличивается въ высоту.

этой линіи можно замѣтить рядъ мелкихъ волнъ, если отдѣльные сокращенія сливаются не вполне (*неполный тетанусъ*, рис. 162); если же слияніе сокра-

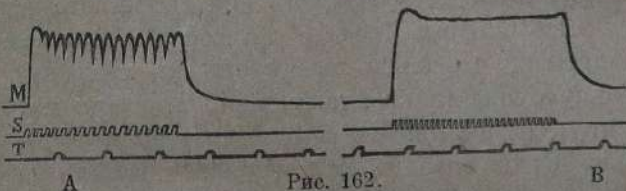


Рис. 162.
Сокращеніе мышцы подъ вліяніемъ очень быстро слѣдующихъ другъ за другомъ раздраженій (медленное движеніе барабана).

M—мышечная кривая. S—сигналы. T—время, записанное по секундамъ метронома. A—неполное слияніе сокращеній (5 раздраженій въ секунду). B—почти полное слияніе (5 раздраженій въ секунду).

сливаются не вполне (*неполный тетанусъ*, рис. 162); если же слияніе сокра-

неній происходитъ вполнѣ, наблюдается совершенно прямая линия (*полный тетанусъ*, рис. 163).

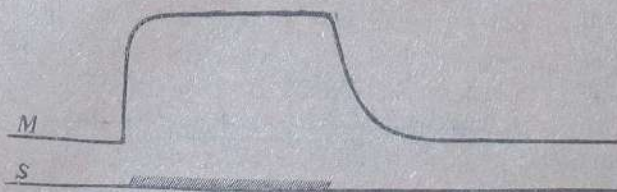


Рис. 163.

Непрерывное мышечное сокращеніе подъ влияніемъ часто слѣдующихъ другъ за другомъ раздраженій.

M—мышечная кривая. S—сигналъ. Отдѣльныя сокращенія сливаются вполнѣ.

рывистый токъ раздражаетъ нервъ, мышца находится въ сокращенномъ состояніи; но въ дальнѣйшемъ, вслѣдствіе утомленія, мышца ослабѣваетъ, и кривая тетануса, несмотря на продолжающееся раздраженіе, мало-помалу понижается.

Физиологическое сокращеніе мышцы въ тѣлѣ разсматривали такъ же, какъ слияніе отдѣльныхъ сокращеній; доказательствомъ этому считали тотъ *тонъ*, который можно слышать при сокращеніи (напр., жевательныхъ) мышцъ и который, по Гельмгольцу, соотвѣтствуетъ 36—40 колебаніямъ въ секунду. Этотъ тонъ легко слышать, сокращая, напр., ночью, когда вокругъ тихо, жевательныя мышцы или круговыя мышцы глаза.

Прибавимъ, что нельзя безъ конца увеличивать число раздраженій въ секунду. Если при помощи особаго расположенія приборовъ токъ прерывается 1500—2000 разъ въ секунду, тетанусъ не имѣетъ мѣста. Слѣдовательно, на очень частыя раздраженія мышца и нервъ уже не отвѣчаютъ. Однако, это правило нельзя понимать въ буквальномъ смыслѣ слова. Правда, что, начиная съ извѣстной частоты раздраженій, мышца видимымъ образомъ не раздражается, т. е. не дѣйствуетъ на рычагъ міографа; тѣмъ не менѣе въ ней появляется еще колебательное молекулярное движеніе, обнаруженное д'Арсонвалемъ при помощи телефона.

Изъ опытовъ Тесла и д'Арсонваля извѣстно, что токи очень большой частоты (до 1.000.000 перерывовъ въ секунду), несмотря на очень значительную силу (напр., такіе токи, которыми можно накаливать электрическую лампу), не вызываютъ возбужденія ни мышцы, ни нерва. Если токъ такой силы (очень опасный при меньшей частотѣ перерывовъ) пропустить чрезъ тѣло человѣка, держащаго въ рукѣ Эдиссонову лампу, лампа загорается, а держащее ее лицо не испытываетъ никакого ощущенія.

Объясненіе скрытаго періода возбужденія мышцы состоитъ въ томъ, что мышца начинаетъ дѣйствовать на рычагъ лишь съ того момента, когда эластическія ея силы возрастутъ до извѣстной, значительной величины; слѣдов., уже во время скрытаго періода мышечное вещество находится въ дѣятельномъ состояніи, но эта дѣятельность не проявляется еще вѣншнимъ образомъ, потому что она направлена на развитіе въ мышцѣ эластическихъ силъ.

Конечно, частота раздраженій, при которой имѣетъ мѣсто тетанусъ, зависитъ отъ продолжительности сокращенія данной мышцы; напр., если послѣдняя равна $\frac{1}{10}$ секунды, очевидно, необходимо посылать въ 1 секунду больше 10 сокращеній. Въ теченіе всего того времени, пока пре-

Сокращение мышцы, только что рассмотренное нами, является в результате укорочения всех волоконъ мышцы, какъ это имѣетъ мѣсто въ физиологическихъ условіяхъ при раздраженіи нерва. Но иногда послѣ отдѣленія мышцы отъ соответствующаго нерва, мышца въ значительной степени теряетъ возбудимость, и, если раздражать въ этомъ случаѣ непосредственно самую ткань мышцы, то на мѣстѣ приложенія электродовъ образуется узелъ сокращенія, который передается волнообразно по всей длинѣ мышцы. (Такая же волна бѣжитъ и по нормальной мышцѣ, только быстрѣе). Скорость распространенія волны сокращенія по мышцѣ можно опредѣлить, накладывая на мышцу на известномъ разстояніи другъ отъ друга записывающіе рычаги (рис. 164); когда подъ рычагомъ проходитъ волна

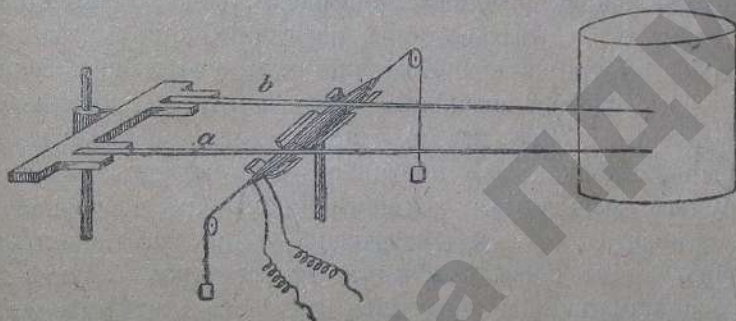


Рис. 164.

Измѣреніе скорости распространенія волны сокращенія вдоль мышцы.

сокращенія, рычагъ приподнимается; скорость распространенія этой волны сокращенія вдоль мышцы = 1—2 метр. въ 1 секунду. На утомленныхъ мышцахъ волна сокращенія, вызванная прямымъ раздраженіемъ мышечной ткани, иногда, не распространяясь, остается долгое время въ томъ пунктѣ, гдѣ она образовалась (*контрактура*). Шиффъ называетъ это явленіе идіомускулярнымъ сокращеніемъ.

Б. Гладкія мышцы.—Все сказанное о раздражимости поперечно-полосатыхъ мышцъ относится также и къ гладкимъ мышцамъ. Замѣтимъ, впрочемъ, что гладкія мышцы болѣе чувствительны къ переѣнамъ температуры, чѣмъ поперечно-полосатыя. Сокращеніе гладкихъ мышцъ отличается своей медленностью; оно начинается послѣ длиннаго (0,4—0,8 секунды) періода скрытаго возбужденія и продолжается дольше. Впрочемъ, въ этомъ отношеніи существуютъ переходныя формы между гладкими и поперечно-полосатыми мышцами: съ одной стороны, нѣкоторыя гладкія мышцы сокращаются сравнительно быстро, напр., *sphincter iridis*; съ другой стороны, нѣкоторыя поперечно-полосатыя мышцы характеризуются очень медленнымъ сокращеніемъ. Такъ, Ранвье указалъ, что красныя мышцы кролика сокращаются гораздо медленнѣе бѣлыхъ мышцъ того же животнаго. По Марю, сокращеніе гладкихъ мышцъ нужно разсматривать, какъ очень длинное одиночное сокращеніе. Сокращеніе сердечной мышцы приближается къ этому типу; выше мы говорили, что систолу сердца нужно считать одиночнымъ мышечнымъ сокращеніемъ.

2. Физическія явленія, сопровождающія мышечное сокращеніе.—Сокращеніе мышцы сопровождается электрическими и тепловыми явленіями.

а. *Мышечное электричество* ¹⁾.—Для изученія явленія мышечнаго электричества употребляются разнаго рода приборы (гальванометры и капиллярные электрометры), конструкція которыхъ ни въ чемъ не отличается отъ системы приборовъ, употребляемыхъ физиками; физиологическіе приборы должны обладать очень высокой чувствительностью, которая необходима въ виду того, что физиологъ имѣетъ дѣло съ очень слабыми напряжениями и слабыми токами.

Для соединенія животной ткани съ гальванометромъ нельзя пользоваться просто концами проволокъ, идущихъ къ гальванометру, и прикладывать ихъ непосредственно къ живому веществу. Такъ какъ живое вещество представляетъ собой водный растворъ различныхъ электролитовъ, очевидно, что на концахъ мѣдныхъ проволокъ, подъ вліяніемъ тока самой мышцы, должны откладываться іоны; послѣдніе, какъ извѣстно изъ физики, не только затрудняютъ прохожденіе тока, увеличивая сопротивленіе, но и даютъ токъ противоположнаго направленія (ср. вторичныя батареи Дэви). Это явленіе носитъ названіе поляризаціи электродовъ и должно быть устранено, такъ какъ въ противномъ случаѣ сила мышечнаго тока все время будетъ уменьшаться, вслѣдствіе большаго и большаго накопленія іоновъ на электродахъ. Для устраненія поляризаціи электродовъ предложено (Реньо) концы проволокъ, идущихъ къ живой ткани, дѣлать изъ амальгмированнаго цинка и погружать ихъ въ насыщенный растворъ сѣрнокислаго цинка. Такая комбинація ($Zn + Zn SO_4$) не даетъ явленій поляризаціи. Но такъ какъ сѣрнокислый цинкъ обладаетъ прижигающимъ дѣйствіемъ на живую ткань, послѣднюю необходимо предохранить отъ непосредственнаго соприкосновенія съ цинковой солью. Это достигается при помощи подушечки изъ глины, замѣшанной на физиологическомъ растворѣ поваренной соли, или кисточки, смоченной тѣмъ же растворомъ и расположенной между цинковымъ растворомъ и живой тканью. Форма неполяризующихся электродовъ бываетъ довольно разнообразная; въ настоящее

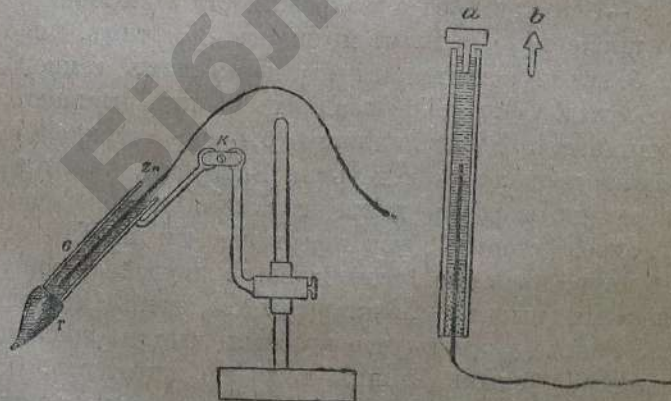


Рис. 165.

Неполяризующиеся электроды.

время имѣютъ обычно форму трубочекъ, замкнутыхъ съ одного конца глиной или костью и наполненныхъ растворомъ сѣрнокислаго цинка; въ растворъ погружается цинковая палочка, соединяемая съ проволоками гальванометра (рис. 165).

Прикладывая электроды къ поверхности вырѣзанной лягушечьей мышцы въ разныхъ пунктахъ, убѣждаются, что обыкновенно при

¹⁾ „Мышечное электричество“ составлено переводчикомъ.

отведеніи двухъ случайно выбранныхъ точекъ поверхности къ гальванометру, этотъ послѣдній обнаруживаетъ токъ большей или меньшей силы (смотря по положенію отведенныхъ точекъ). Только въ нѣкоторыхъ исключительныхъ случаяхъ тока при этихъ условіяхъ не получается, а стрѣлка гальванометра стоитъ на нуль. Слѣдовательно, электрическій потенциалъ распределенъ на поверхности мышцы неравномѣрно. Дю-Буа Реймондъ выяснилъ законы распределенія электрическаго потенциала по поверхности вырѣзанной мышцы. Законы эти слѣдующіе:

- 1) Продольная поверхность мышцы электроположительна.
- 2) Поперечный разрѣзъ мышцы электроотрицателенъ.
- 3) Наибольшими электроположительными свойствами обладаетъ середина продольной поверхности (мышечный экваторъ).
- 4) Наибольшими электроотрицательными свойствами обладаетъ центръ поперечнаго разрѣза (конецъ мышечной оси).

Приведенная схема (рис. 166) показываетъ наглядно распределеніе потенциала на поверхности мышцы, при чемъ относительная величина плюсовъ и минусовъ указываетъ на интенсивность электроположительныхъ и отрицательныхъ свойствъ даннаго пункта.

Изъ законовъ Дю-Буа Реймонда вытекаетъ, что наиболѣе сильныя токи получаются при отведеніи къ гальванометру мышечнаго экватора и конца мышечной оси. Менѣе сильныя токи наблюдаются при отведеніи какой-либо, не лежащей на экваторѣ, точки продольной поверхности и центральной точки поперечнаго разрѣза. Еще болѣе слабыя токи получаемъ, отводя пару несимметричныхъ точекъ продольной ли поверхности, или поперечнаго разрѣза. Наконецъ, при отведеніи пары точекъ, симметричныхъ относительно экватора или относительно концовъ оси, мы не получаемъ вовсе тока (недѣятельная комбинація). На рис. 166 стрѣлками обозначено направленіе токовъ, идущихъ отъ однихъ точекъ поверхности къ другимъ, а пунктирными линіями—эквипотенціальныя зоны, т. е. такіе пояса, всѣ точки которыхъ при соединеніи съ другой точкой того же пояса не даютъ вовсе тока.

Что касается физиологическаго значенія описываемыхъ токовъ (т. назыв. *токовъ покоя*), то въ настоящее время всѣ физиологи согласны, что эти токи относятся къ области явленій умиранія тканей. Нормальное, совершенно неповрежденное мышечное волокно не даетъ токовъ покоя. Наиболѣе наглядно и точно это было доказано Энгельманномъ на сердечной мышцѣ. Анатомическое положеніе сердечной мышцы таково, что здѣсь можно обнажить мышечную ткань безо всякаго поврежденія мышечнаго вещества; съ этой цѣлью достаточно вскрыть сердечную сорочку. Прикладывая электроды къ поверхности обнаженнаго сердца, мы убѣждаемся, что во время паузы сердца, когда всѣ его отдѣлы находятся въ расслабленномъ состояніи, тока нѣтъ совершенно. Стоитъ, однако, слегка коснуться рѣзущимъ инструментомъ одной изъ тѣхъ точекъ, на которыхъ установлены электроды, чтобы тотчасъ же въ этомъ пунктѣ мышечное вещество начало испытывать тѣ измѣненія, которыя имѣютъ мѣсто при умира-



Рис. 166.

ни мышцы; и одновременно съ этимъ появляется мышечный токъ покоя, Ясно, что и на вырѣзанной скелетной мышцѣ лягушки токъ покоя и его причина—неравнобѣрное распредѣленіе электрическаго потенциала—зависитъ не отъ нормальнаго физиологическаго устройства мышечнаго волокна (какъ это предполагалъ Дю-Буа Реймондъ), а отъ того, что мышечное вещество, обнаженное на поперечномъ разрѣзѣ, начинаетъ здѣсь скорѣе отмирать, чѣмъ на продольной поверхности, гдѣ мышечное вещество закрыто сарколеммой. А отмирающее мышечное вещество относится всегда электроотрицательно къ нормальному веществу мышечной ткани. Вслѣдствіе этого тока покоя не имѣютъ большого значенія для физиологій, такъ какъ самая причина ихъ связана съ процессомъ умиранія мышцы.

Наблюдая обнаженное сердце, можно, однако, замѣтить, что мышечная ткань не даетъ тока лишь во время паузы сердца. Наоборотъ, во время систолы каждый разъ появляется токъ, который легко уловить или при помощи капиллярнаго электрометра, или при помощи слѣдующаго опыта. Такъ назыв. нервномышечный препаратъ лягушки (икроножная мышца, отпрепарированная въ связи съ сѣдалищнымъ нервомъ) представляетъ собой очень чувствительный реоскопъ, т. е. приборъ, обнаруживающій самыя слабыя токи, такъ какъ въ отвѣтъ на эти токи нервъ приходитъ въ возбужденное состояніе, и мышца сокращается. Если наложить такой препаратъ на бьющееся сердце кролика, то при каждой систолѣ сердца икроножная мышца сокращается. То же можно наблюдать, прикладывая одинъ нервномышечный препаратъ (*гальваноскопическую лапку*, рис. 167) къ другому, подвергаемому раздраженію. Изслѣдуя при помощи гальванометра вырѣзанную мышцу лягушки, можно убѣдиться, что при каждомъ одиночномъ сокращеніи и, особенно, при тетанусѣ въ мышцѣ появляется токъ. Эти токи, наблюдаемые при дѣятельномъ состояніи мышечнаго волокна (*токи дѣйствія*), въ отличіе отъ токовъ покоя, неразрывно связаны съ физиологическими свойствами мышцы и поэтому заслуживаютъ подробнаго описанія.



Рис. 167.

„Гальваноскопическія лапка“.

При раздраженіи нерва *a* всѣ три лапки *c*, *d* и *h* сокращаются. Отрицательное колебаніе тока мышцы *c* возбуждаетъ нервъ *b*, а токъ дѣйствія мышцы *d* возбуждаетъ нервъ *e*.

Изслѣдованіе тока дѣйствія (иначе онъ называется *отрицательнымъ колебаніемъ мышечнаго тока*, потому что обычно на вырѣзанной мышцѣ этотъ токъ имѣетъ направленіе, противоположное направленію тока покоя) требуетъ особыхъ приспособленій въ виду очень незначительной продолжительности этого тока. По-

этому, отводя къ гальванометру мышцу и заставляя ее сократиться только одинъ разъ, мы не замѣтимъ на гальванометрѣ никакого движенія стрѣлки: токъ настолько кратковремененъ, что не успѣваетъ преодолѣть инерціи магнита гальванометра. Поэтому при помощи гальванометра можно

наблюдать лишь рядъ послѣдовательныхъ токовъ, проходящихъ по мышцѣ при частыхъ одиночныхъ сокращеніяхъ или при тетанусѣ. Слѣдов., токъ дѣйствія очень быстро пробѣгаетъ, какъ волна, по длинѣ мышцы и, очевидно, для изслѣдованія такого кратковременнаго явленія необходимы особыя средства. Такимъ средствомъ является т. назыв. *дифференціальный реотомъ Бернштейна*. Этотъ приборъ позволяетъ замыкать чрезъ гальванометръ токъ дѣйствія только на очень короткое время; притомъ время, въ теченіе котораго замыкается токъ дѣйствія, можно по произволу измѣнять, равно какъ можно измѣнить промежутокъ времени, отдѣляющій моментъ раздраженія отъ момента замыканія тока дѣйствія. Разумѣется, если отвести къ гальванометру токъ дѣйствія при одномъ одиночномъ сокращеніи мышцы, гальванометръ не покажетъ (по инерціи) ничего; поэтому реотомъ устроенъ такъ, что можно отводить послѣдовательно рядъ токовъ дѣйствія при рядѣ послѣдовательныхъ сокращеній мышцы; тогда на гальванометрѣ, суммирующемъ этотъ рядъ токовъ, обнаруживается отклоненіе магнита. Детали прибора уяснятъ сказанное.

Приборъ (рис. 168) состоитъ изъ горизонтальнаго круга *A*, надъ которымъ вращается вокругъ вертикальной оси линейка *ab* при помощи безконечнаго ремня *ff'*. Мышца *M* лежитъ на неполяризующихся электродахъ *q* и *l*, которые отводятъ ея токъ къ гальванометру *G*. Однако, мышечный токъ проходитъ чрезъ гальванометръ только въ теченіе того времени, когда надъ мѣдными подушками *t* и *t'* проходятъ проводочныя щетки *b*, такъ какъ въ противномъ случаѣ въ подушкахъ *t* и *t'*, изолированныхъ другъ отъ друга, токъ, проходящій чрезъ гальванометръ, прерывается. Слѣдов., линейка, вращаясь, замыкаетъ на короткое время мышечный токъ и въ теченіе только этого времени послѣдній имѣетъ возможность дѣйствовать на гальванометръ.

Раздражающіе электроды приложены къ мышцѣ въ *c*. Они соединены со вторичной спиралью (*S*) индукціоннаго прибора Дю-Буа Реймонда; слѣдов., въ нихъ появляется токъ въ тотъ моментъ, когда въ цѣпи первичной спирали *P* замыкается или размыкается токъ элемента *K*. Но этотъ токъ замыкается (и тотчасъ же размыкается) въ тотъ моментъ, когда надъ другой парой мѣдныхъ подушекъ *rr'* проходятъ металлическія щетки *a*. Слѣдов., когда линейка *ab* начинаетъ вращаться, она замыкаетъ сперва раздражающій токъ въ *rr'*, а затѣмъ, спустя нѣкоторое время, замыкаетъ мышечный токъ въ *tt'*. Такъ какъ подушки *rr'* можно перемѣщать вдоль окружности круга *A*, то, очевидно, можно мѣнять продолжительность того промежутка времени, который протекаетъ между моментомъ раздраженія и моментомъ замыканія мышечнаго тока; зная скорость вращенія линейки, можно точно учесть продолжительность этого промежутка. Кромѣ того, сдвигая немного относительно другъ друга подушки *t* и *t'*, можно замыкать мышечный токъ на болѣе или менѣе короткое время.

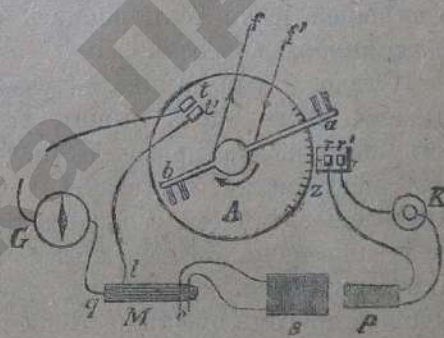


Рис. 168.

Реотомъ Бернштейна.

Токъ дѣйствія распространяется вдоль мышечнаго волокна отъ раздражающихъ электродовъ e такимъ образомъ, что послѣдовательно одинъ за другимъ участки мышцы становятся электроотрицательнымъ по отношенію къ покойному мышечному волокну. Эта волна отрицательнаго колебанія добѣжитъ до точки l , очевидно, раньше чѣмъ до точки q . Слѣдов., при нѣкоторой опредѣленной установкѣ прибора мышечный токъ будетъ замыкаться только въ тотъ моментъ, когда волна отрицательнаго колебанія добѣжала до точки l ; точка q находится въ покоѣ; слѣдовательно, она будетъ электроположительной по отношенію къ возбужденной точкѣ l . Во вѣшней цѣпи (чрезъ гальванометръ) токъ пойдетъ отъ точки q къ точкѣ l , а внутри мышцы отъ точки l къ точкѣ q , т. е. отъ середины къ концу мышцы (*адтерминальный токъ*, или *адтерминальная фаза*).

Передвинемъ теперь немного подушки r r' , такъ, чтобы промежутокъ между раздраженіемъ и отведеніемъ мышечнаго тока къ гальванометру увеличился. Всегда можно установить приборъ такъ, чтобы въ моментъ замыканія мышечнаго тока волна отрицательнаго колебанія успѣла добѣжать до точки q ; точка l въ это время уже вновь успокаивается. Тогда во вѣшней цѣпи токъ пойдетъ отъ l къ q , а внутри мышцы отъ q къ l (*абтерминальная фаза*).

Слѣдов., если мышца получаетъ рядъ раздраженій, то отъ мѣста раздраженія идетъ вдоль мышцы рядъ волнъ отрицательнаго колебанія, при чемъ когда волна проходитъ подъ точкой l , токъ имѣетъ одно направленіе, а когда волна достигаетъ точки q , токъ получаетъ противоположное направленіе. Слѣдов., если отвести къ гальванометру точки q и l безъ посредства реотома, то на гальванометрѣ мы не получимъ никакого тока, такъ какъ черезъ его обмотку будетъ проходить рядъ быстро слѣдующихъ другъ за другомъ токовъ противоположнаго направленія, и магнитъ гальванометра останется въ покоѣ. Такъ и бываетъ въ томъ случаѣ, если изслѣдуется совершенно неповрежденная мышца, обѣ точки которой (q и l) вполне сохранили свои физиологическія свойства. Если же точка лежитъ на поперечномъ разрѣзѣ, слѣдов., въ этой точкѣ вещество мышцы уже умерло, тогда второй фазы (абтерминальной) не получается совершенно. Въ этомъ случаѣ волна возбужденій, добѣжавъ до точки l , даетъ абтерминальную фазу, а на дальнѣйшемъ пути угаснетъ, не дойдя до точки q , потому что передача волны отрицательнаго колебанія отъ одного участка къ другому связана съ жизненными свойствами мышцы; мертвая мышца неспособна давать эту волну. При этихъ условіяхъ, отводя къ гальванометру

точки q и l безъ посредства реотома, мы получаемъ отклоненіе магнита, такъ какъ на магнитъ дѣйствуетъ только адтерминальная фаза. Въ этой именно формѣ отрицательное колебаніе (токъ дѣйствія) и наблюдалось впервые Дю-Буа Реймондомъ.

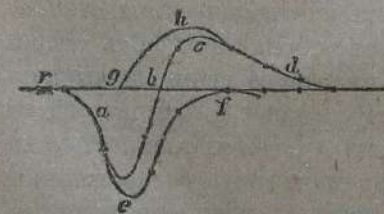


Рис. 169.

На рис. 169 все только что сказанное изображено графически. Кривая $abcde$ изображаетъ собой обѣ фазы отрицательнаго колебанія (ab — адтерминальная, bcd — абтерминальная фаза). Въ такомъ видѣ

явление наблюдается тогда, когда изслѣдуется неповрежденная икроножная мышца, при чемъ одинъ электродъ расположенъ гдѣ нибудь на поверхности мышцы, а другой на Ахилловомъ сухожильи. Если прижать Ахиллово сухожилие (и лежащее подъ нимъ мышечное вещество), вторая фаза исчезаетъ, и мы получаемъ явление отрицательнаго колебанія въ формѣ кривой aef (адтерминальная фаза). Вычитая кривую aef изъ кривой $abcd$, получимъ кривую ghq , которая, слѣдовательно, изображаетъ собой абтерминальную фазу.

б. Образование тепла при работѣ мышцъ.—Въ главѣ о животной теплотѣ мы уже указывали, что мышцы являются главными очагами выработки тепла въ тѣлѣ. Въ каждой мышцѣ во время сокращенія часть энергии превращается въ тепло. Это легко показать на изолированной мышцѣ. Представимъ себѣ, что у насъ отпрепарированы заднія конечности лягушки съ ихъ нервами (препаратъ Гальвани); возьмемъ въ мышцы той и другой лапки двѣ термоэлектрическія иглы, соединенныя съ гальванометромъ, и будемъ тетанизировать электрическимъ токомъ одну лапку (рис. 170). Игла гальванометра тотчасъ же отклонится, обнаруживая повышение температуры сокращающейся мышцы на $0,1-0,2^{\circ}$. Вводя термоэлектрическія иглы въ двуглавую мышцу, Беккерель и Бреше продѣлывали подобный же опытъ на человѣкѣ. Впрочемъ, для констатированія повышенія температуры въ этомъ случаѣ достаточно приложить къ кожу, покрывающей двуглавую мышцу, чувствительный термометръ.

Количество тепла, выделяемое мышцей при сокращеніи, мѣняется въ зависимости отъ разныхъ условій. Если мышца не производитъ никакой вѣшной работы, въ этомъ случаѣ вся почти энергія мышцы выделяется въ формѣ тепла. При этихъ условіяхъ нагрѣваніе мышцы увеличивается пропорціонально силѣ раздраженія, т. е. энергія окисленій въ мышечномъ веществѣ мѣняется параллельно силѣ раздраженія. Далѣе, при одной и той же силѣ раздраженія, количество образующагося въ мышцѣ тепла бываетъ больше въ томъ случаѣ, когда мышца должна преодолевать какое либо препятствіе при сокращеніи, чѣмъ когда она сокращается свободно; слѣдовательно, мышца представляетъ собой очень совершенную машину, регулирующую расходъ энергии сообразно поставленной задачѣ.



Рис. 170.

Расположеніе опыта для обнаруженія производства тепла въ тетанизированной мышцѣ.

a, a' —термоэлектрическія иглы; g —гальванометръ.

3. Механическія явленія, наблюдаемыя при сокращеніи. Работа мышцы.—Работа мышцы, поднимающей грузъ, выражается по общимъ правиламъ механики, въ килограмметрахъ, произведеніемъ груза на высоту подъема: $T=PH$. Высота подъема зависитъ отъ энергіи сокращенія мышцы; при прочихъ равныхъ условіяхъ высота подъема тѣмъ значительнѣе, чѣмъ длиннѣе мышца. Что касается силы мышцы, она, очевидно, не зависитъ отъ длины, а зависитъ отъ числа мышечныхъ волоконъ и поэтому прямо пропорціональна поверхности поперечнаго сѣченія мышцы. Абсолютную силу мышцы (т. е. максимальный грузъ, поднимаемый мышцей) довольно

трудно опредѣлить съ точностью, потому что она мѣняется, смотря по возбудимости мышцы и по силѣ раздраженія. Принимаютъ, что лягушечья мышца, поперечный разрѣзъ которой равенъ 1 квадратному сантиметру, можетъ поднять 3 килограмм. Такъ какъ работа представляетъ собой произведеніе двухъ множителей, ея величина мѣняется въ зависимости отъ измѣненія величины этихъ множителей. Максимальная работа достигается тогда, когда грузъ и высота подъема имѣютъ среднюю, ни слишкомъ большую, ни слишкомъ малую величину.

Работа мышцы, какъ мы ее опредѣлили, есть *механическая* или *динамическая* работа. Но тогда, когда мышца поддерживается на извѣстной высотѣ какой нибудь грузъ, она не совершаетъ никакой работы въ механическомъ смыслѣ; тѣмъ не менѣе она работаетъ, и эту работу предложено называть *статической* работой мышцы и измѣрять ее произведеніемъ груза на время, въ теченіе котораго мышца поддерживаетъ этотъ грузъ $T=Pt$. Наконецъ, когда мышца сокращается безъ груза, она не совершаетъ также никакой механической работы (если пренебречь той работой, которая затрачивается на подъемъ самого мышечнаго вещества); однако, если принять во вниманіе (Шово), что переходъ отъ покоя къ сокращенію является результатомъ *измѣненія эластическихъ свойствъ* мышцы, что мышца представляетъ изъ самой себя нѣкоторое сопротивленіе измѣненію ея формы и что въ моментъ сокращенія она должна преодолѣть это сопротивленіе, приходится признать, что и при сокращеніи неотягощенной мышцы послѣдняя совершаетъ нѣкоторую работу; эту работу можно назвать *внутренней* работой мышцы. Слѣдовательно, когда мышца приподнимаетъ грузъ или держитъ его приподнятымъ на извѣстную высоту, общая сумма работы мышцы не выражается только динамической или статической работой; къ послѣднимъ нужно прибавить еще внутреннюю работу мышцы. Понятіе внутренней работы можно еще расширить и включить, вмѣстѣ съ Шово, въ это понятіе всѣ молекулярныя измѣненія, происходящія въ мышечной ткани во время сокращенія, т. е. химическія, физическія и физиологическія измѣненія.

Не входя въ детальное изложеніе опытовъ Шово, замѣтимъ, что, согласно взгляду этого ученаго, внѣшняя работа мышцы зависитъ отъ выработки въ мышечной ткани особой силы, *эластической силы мышечнаго сокращенія*, являющейся результатомъ внутренней работы мышцы. Какія слѣдствія можно вывести изъ этого взгляда?

Извѣстно, что въ каждой термомеханической машинѣ часть тепла превращается въ работу, при чемъ между исчезнувшимъ тепломъ и продуцированной работой существуетъ постоянное отношеніе (1 калорія соответствуетъ 425 килограммометрамъ). Мышца во время сокращенія нагревается и производитъ механическую работу. Происходить ли работа мышцы также изъ образующагося первично тепла или происходитъ она безъ посредства теплоты? Уже старые опыты Беклара показываютъ, что мышца, поддерживающая грузъ на извѣстной высотѣ (статистическая работа), вырабатываетъ больше тепла, чѣмъ мышца, поднимающая грузъ на извѣстную высоту (динамическая работа); далѣе, что отрицательная работа, имѣющая

мѣсто при расслабленіи мышцы, поднявшей извѣстный грузъ, сопровождается большимъ выдѣленіемъ тепла, чѣмъ положительная работа; наконецъ, когда мышца періодически поднимаетъ и опускаетъ грузъ, сдерживая его во время опусканія (при чемъ положительная и отрицательная работа взаимно уравниваются), въ этомъ случаѣ мышца нагревается сильнѣе, чѣмъ при одной положительной работѣ. Эти результаты, подтвержденные затѣмъ Фикомъ, показываютъ, что мышца нагревается больше въ томъ случаѣ, когда она производитъ вѣшнюю полезную работу, такъ что, повидимому, часть тепла затрачивается на эту работу. Согласно этой гипотезѣ, часть теплоты, образующейся при тѣхъ химическихъ реакціяхъ, которыя сопровождаютъ сокращеніе мышцы, превращается въ тепло. Слѣдовательно, въ мышцѣ, какъ въ паровой машинѣ теплота являлась бы посредствующей стадіей превращенія энергіи химической въ механическую. Но дѣйствительно ли такъ происходитъ дѣло? Нѣтъ, и вотъ почему. Согласно принципу Карно, во всякой термодинамической машинѣ работа сопровождается переходомъ тепла отъ болѣе нагрѣтаго тѣла къ менѣе нагрѣтому, при чемъ чѣмъ болѣе процентъ тепла переходитъ въ работу, тѣмъ больше должна быть разница между двумя этими тѣлами. Принимая во вниманіе, что въ мышцѣ въ работу переходитъ около 25% общей энергіи, высчитывается, что для такой высокой полезной работы нужно предположить въ мышцѣ такія температуры, которыя, несомнѣнно, не могутъ имѣть мѣста.

Если такимъ образомъ мышечная работа не можетъ образоваться на счетъ тепла, какъ посредника между химической и механической энергіей мышцы, то, быть можетъ, возможно представить себѣ, что механическая работа происходитъ прямо изъ химической энергіи, подобно тому, какъ въ гальваническомъ элементѣ электрическое напряженіе происходитъ изъ химической энергіи. Д'Арсонваль высказалъ предположеніе, что мышца превращаетъ химическую энергію въ механическую работу чрезъ посредство электрической энергіи и что тепло, выдѣляемое мышцей, есть не причина, а остатокъ отъ механической работы. Съ другой стороны, Шово высказалъ по этому же вопросу совершенно оригинальный взглядъ. По его мнѣнію, созданіе эластическихъ силъ въ работающей мышцѣ и производство внутренней работы, превращающейся затѣмъ во вѣшнюю работу, связано прямой причинной зависимостью съ химическими процессами, происходящими въ мышцѣ. Согласно этому взгляду, теплота не является, какъ и въ теоріи Д'Арсонваля, посредникомъ между химической и механической энергіей: теплоту нужно разсматривать только, какъ остатокъ, побочный продуктъ, образующійся при внутренней работѣ мышцы и выдѣляющійся въ тотъ моментъ, когда, при расслабленіи мышцы, ея внутренняя работа уничтожается. Другими словами, теплота, выдѣляемая мышцей, не предшествуетъ вѣшной работѣ, а слѣдуетъ за ней и представляетъ собой не утилизованную часть внутренней работы мышцы. Въ этой теоріи такъ же, какъ и въ термодинамической теоріи, механическая работа происходитъ не прямо изъ химической энергіи; только посредникомъ между химической энергіей и механической работой является здѣсь не тепло, а особый видъ энергіи, который мы выше назвали эластической энергіей и внутренней работой

мышцы. Выражая оба эти взгляда въ видѣ наглядныхъ схемъ, мы получаемъ слѣдующую формулу для термодинамической теоріи:

$$\text{Химическая энергія} = \text{теплота} = \begin{cases} \text{Внѣшняя работа} \\ \text{мышечное тепло} \end{cases}$$

и для теоріи Шово:

$$\text{Химическая энергія} = \text{эластическая энергія} = \begin{cases} \text{внѣшняя работа} \\ \text{тепло} \end{cases}$$

Предыдущія соображенія показываютъ, что мышца, какъ машина, устроена болѣе совершенно, чѣмъ тепловой двигатель. Въ самомъ дѣлѣ, для паровой машины коэффициентъ полезнаго дѣйствія не превышаетъ $\frac{1}{12}$ всей энергіи, полученной при сжиганіи угля; $\frac{11}{12}$ этой энергіи переходятъ въ тепло. Мышца превращаетъ въ работу гораздо болѣе высокой процентъ энергіи, хотя ея коэффициентъ полезнаго дѣйствія зависитъ, какъ показалъ Шово, отъ различныхъ условій. Остатокъ энергіи, не утилизи- рованный для механической работы, переходитъ въ тепло; однако, и въ этой формѣ онъ не пропадаетъ для организма, такъ какъ это тепло под- держиваетъ температуру тѣла.

4. Химическія явленія, сопровождающія сокращеніе мышцы. Усталость.— Мышечная ткань содержитъ 75% воды, 1% солей, среди которыхъ преоб- ладаетъ фосфорнокаліевая соль, бѣлки (21%) и другія органическія веще- ства (3%). Если заморозить лягушечьи мышцы и растереть въ ступкѣ, получаютъ т. назыв. мышечный снѣгъ, изъ котораго при 0° можно выжать подъ прессомъ сирообразную жидкость, т. назыв. *мышечную плазму* (ме- тодъ Кюне). При температурѣ хотя немного выше 0° эта мышечная плазма раздѣляется на двѣ части благодаря явленію, аналогичному свертыванью крови; при этомъ образуется твердый осадокъ или свертокъ, состоящій изъ бѣлковаго тѣла, принадлежащаго къ категоріи глобулиновъ и называе- маго *миозиномъ*; этотъ свертокъ выжимаетъ *мышечную сыворотку*, въ которой находятся въ растворѣ другія бѣлковыя тѣла. Миозинъ, по мнѣнію нѣкоторыхъ ученыхъ, не преобразованъ въ мышечной ткани; онъ образуется въ мо- ментъ свертыванья подъ вліяніемъ особаго фермента, подобно фибрину крови. Прочія органическія вещества мышечной ткани состоятъ изъ азо- тистыхъ тѣлъ, какъ креатинъ, мочевины, и безазотистыхъ, какъ гликогенъ и глюкоза. Красный цвѣтъ мышцъ зависитъ отъ присутствія пигмента, ко- торый, повидимому, тождественъ съ гемоглобиномъ.

Какія вещества служатъ источникомъ мышечной силы? Согласно наи- болѣе распространенному взгляду источникомъ мышечной силы являются углеводы, а не бѣлки. Въ самомъ дѣлѣ, если бы мышца черпала энер- гію при своемъ сокращеніи изъ бѣлковыхъ тѣлъ, очевидно, что выдѣленіе мочевины должно было бы увеличиваться послѣ всякой напряженной мы- шечной работы: на дѣлѣ это не такъ. Фикъ и Вислиценусъ, опредѣляя разложеніе бѣлка въ своемъ тѣлѣ (по количеству мочевины) во время восхожденія на Фаульгорнь—одну изъ вершинъ бернскихъ Альпъ,—нашли, что только одна треть дѣйствительно произведенной ими работы могла быть покрыта разложеніемъ бѣлка, а остальные двѣ трети должны были неминуемо образоваться на счетъ горѣнія безазотистыхъ тѣлъ. Опыты Шово и Кауфмана на жевательной мышцѣ лошади показали, что во время сокра-

щения токъ крови въ мышечныхъ сосудахъ становится въ три раза энергичнѣе, чѣмъ при покоѣ, и окислительные процессы также усиливаются въ три раза. Въ венозной крови работающей мышцы содержится меньше глюкозы и больше CO_2 , чѣмъ въ крови, оттекающей отъ покойной мышцы. Далѣе, мышечный гликогенъ уменьшается въ количествѣ и можетъ даже совершенно исчезнуть, если работа продолжалась до истощенія. Возможно, что окисленіе гликогена и глюкозы въ мышцахъ представляетъ собой ферментативный процессъ, при которомъ образованію конечныхъ продуктовъ окисленія — CO_2 и H_2O — предшествуетъ образованіе промежуточныхъ тѣлъ, какъ молочная кислота. Въ самомъ дѣлѣ, реакція покойной мышцы щелочная, а во время работы, вслѣдствіе образованія молочной кислоты, она переходитъ въ кислую. Согласно этой теоріи мышца потребляетъ при работѣ углеводы подобно тому, какъ паровая машина сжигаетъ уголь.

Но подобно тому какъ части машины изнашиваются во время работы, такъ же должна изнашиваться, разрушаться и мышечная, ткань, что и выражается въ разложеніи бѣлковыхъ веществъ въ мышцахъ, которое, впрочемъ, никогда не достигаетъ интенсивности разложенія углеводовъ. Однако, аналогію мышцы съ паровой машиной не слѣдуетъ продолжать слишкомъ далеко, помня, что работа мышцы, продолжающаяся до состоянія полной усталости, производится, повидимому, на счетъ окисленія собственного вещества мышцы.

Усталостью называется то специфическое ощущеніе, которое испытываютъ послѣ очень энергичной или очень продолжительной работы. Утомленная мышца по мѣрѣ развитія явленій утомленія теряетъ возбудимость; высота сокращенія прогрессивно уменьшается; для полученія прежней высоты сокращенія приходится усиливать раздраженіе; при очень сильныхъ степеняхъ усталости мышца не отвѣчаетъ даже на самыя сильныя раздраженія. Для изученія явленій усталости на человѣкѣ употребляется *эргографъ* Моссо. Самый аппаратъ изображенъ на рис. 171,

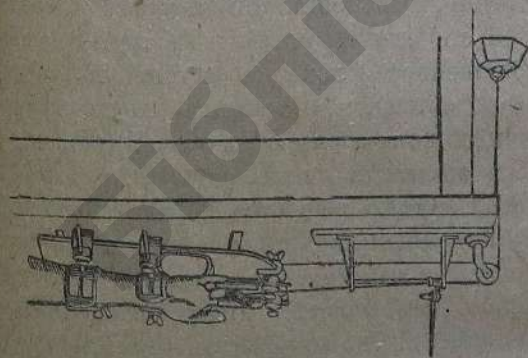


Рис. 171.

Эргографъ Моссо.

Предплечіе фиксируется зажимами; кисть иммобилизируется путемъ введенія указательнаго и безымяннаго пальцевъ въ неподвижно укрѣпленные цилиндрическіе футляры. Средній палецъ остается свободнымъ и поднимаетъ при сгибаніи грузъ, прикрѣпленный къ нему при помощи перекинутой черезъ блокъ нити. Эта нитка вызываетъ одновременно движеніе записывающаго рычага, скользящаго вдоль рельса.

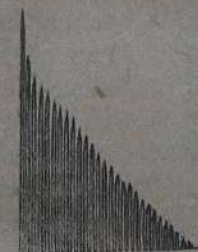


Рис. 172.

Кривая усталости мышцы, записанная при помощи эргографа Моссо (уменьшено въ $\frac{1}{2}$).

а рис. 172 изображаетъ кривую утомленія, записанную мышцей, сгибающей средній палецъ у нормальнаго человѣка.

Явленіе усталости зависитъ не только отъ истощенія запасныхъ веществъ въ мышечной ткани, оно обусловливается также накопленіемъ въ ней ядовитыхъ продуктовъ обмена веществъ; поэтому при промываніи сосудовъ утомленной мышцы физиологическимъ растворомъ поваренной соли (Ранке), при чемъ *утомляющія вещества* вымываются токомъ жидкости, возбудимость мышечнаго вещества быстро возвращается. Наоборотъ, вприскивая въ сосуды свѣжей мышцы водную вытяжку утомленныхъ мышцъ, вызываютъ искусственно явленія усталости. Поэтому, когда во время отдыха усталость исчезаетъ, это происходитъ не только въ силу возстановленія запасовъ горючаго вещества, но также благодаря удаленію продуктовъ обмена.

Послѣ смерти мышцы становятся твердыми, это зависитъ отъ т. назыв. *трупнаго окоченія*. Благодаря трупному окоченію трупъ сохраняетъ положеніе, принятое имъ въ моментъ смерти, и оказываетъ извѣстное сопротивление при попыткахъ привести его въ иное положеніе. Трупное окоченіе обусловливается свертываньемъ міозина въ мышечномъ волокнѣ; оно начинается спустя болѣе или менѣе долгое время послѣ смерти (обычно черезъ 5—6 часовъ) и исчезаетъ только тогда, когда появляются признаки гніенія. Тепло ускоряетъ, холодъ замедляетъ наступленіе трупнаго окоченія. Если мышцы въ моментъ смерти были сильно утомлены, какъ это имѣетъ мѣсто, напр., у дичи, загнанной на охотѣ, окоченіе появляется очень быстро, иногда почти моментально.

5. Измѣненія структуры мышцъ, сопровождающія сокращеніе.—При изслѣдованіи гладкой мышечной клѣтки во время ея сокращенія находятъ, что она уменьшается въ длину и увеличивается въ толщину, и въ этомъ состоитъ все видимое измѣненіе въ случаѣ гладкой мышечной ткани. На-



Рис. 173.

Мышечное
волокно изъ
крыльиной мыш-
цы водолюба.

a—толстый дискъ;
c—тонкій дискъ;
b, b'—свѣтлыя
пространства.

оборотъ, въ поперечнополосатомъ мышечномъ волокнѣ, строеніе котораго очень сложно, измѣненія этого строенія во время сокращенія въ высшей степени запутаны и съ трудомъ поддаются объясненію. Мышечное волокно состоитъ изъ чередующихся между собой свѣтлыхъ и темныхъ слоевъ, обнаруживающихъ различный показатель преломленія (рис. 173): темная часть образуетъ *толстый дискъ*, свѣтлая, раздѣленная по серединѣ полоской темнаго вещества, образуетъ *тонкій дискъ*. Отрѣзокъ, ограниченный двумя ближайшими тонкими дисками, получилъ названіе *мышечнаго элемента*. Этотъ элементъ состоитъ, слѣдов., изъ толстаго диска, расположеннаго по серединѣ и соединеннаго на концахъ съ двумя тонкими дисками. Вещество толстаго диска темнѣе, сильнѣе преломляетъ лучи свѣта, болѣе консистентно и обладаетъ двойнымъ лучепреломленіемъ (*анизотропное вещество*); наоборотъ, вещество тонкаго диска мягче, слабѣе преломляетъ свѣтъ и обладаетъ простымъ лучепреломленіемъ (*изотропное вещество*).

По Энгельману, во время сокращенія анизотропное вещество увеличивается въ объемъ, становится мягче, свѣтлѣе и слабѣе преломляетъ свѣтъ, изотропное вещество обнаруживаетъ измѣненія въ противоположномъ смыслѣ. Другими словами, происходитъ какъ бы смѣ-

шеніе изотропнаго и анизотропнаго вещества другъ съ другомъ. По мнѣнію Ранвье, сократительныя свойства принадлежать исключительно толстому диску, а свѣтлый дискъ состоитъ изъ эластическаго, но несократимаго вещества. Вышеприведенное описаніе основывается на сравненіи строенія мышць, взятыхъ въ состояніи покоя и въ состояніи сокращенія. Въ первомъ случаѣ исчерченность выражена слабѣе, наоборотъ, во второмъ случаѣ чередованіе различныхъ дисковъ, образующихъ волокно, выступаетъ очень рѣзко и можно замѣтить, что толстый дискъ уменьшается при этомъ въ длину, а свѣтлое пространство растягивается. Такимъ образомъ, повидимому, сократительное вещество въ мышечномъ волокнѣ раздѣлено на участки (толстые диски), отдѣленные другъ отъ друга упругими частями (тонкіе диски); толстые диски, имѣющіе въ покойной мышцѣ форму удлиненнаго столбика, во время сокращенія стремятся, подобно всякой другой протоплазмѣ, принять круглую форму, выжимая въ стороны мышечную плазму. Благодаря этому толстые диски, увеличивая поперечный діаметръ волокна, уменьшаются въ длину; если волокно не въ состояніи сокращаться, свѣтлые промежутки подвергаются растяженію. У разныхъ животныхъ строеніе мышечнаго волокна бываетъ болѣе или менѣе сложно; оно тѣмъ сложнѣе, чѣмъ больше дисковъ входитъ въ составъ мышечнаго элемента, чѣмъ данная мышца быстрѣе сокращается; такъ какъ сократительное вещество въ этомъ случаѣ не образуетъ компактной массы, а разбито на мелкіе слои, то, конечно, взрывъ энергіи, имѣющій мѣсто при раздраженіи нерва, происходитъ здѣсь быстрѣе. Согласно этому взгляду, поперечная полосатость не объясняетъ *сущности* мышечнаго сокращенія, она служитъ, единственно, объясненіемъ большей или меньшей *быстроты* укороченія мышцы. Что касается ближайшей причины измѣненія формы сократительнаго вещества во время сокращенія, ее нужно искать въ измѣненіи *поверхностнаго натяженія* мышечнаго волокна.

2-й отд. — Общая физиология нервныхъ стволовъ.

Нервная система устанавливаетъ функціональную связь между различными частями тѣла; поэтому ее правильно сравнить съ телеграфной сѣтью, при чемъ нервы играютъ бы роль проводниковъ, а нервные центры и периферическіе органы соответствовали бы станціямъ полученія и отправления.

Нервная система, дѣйствительно, состоитъ изъ *центровъ* и *проводниковъ*. Подъ центрами разумѣютъ не только части центральной нервной системы (мозгъ, мозжечекъ, продолговатый и спинной мозгъ), но и нѣкоторыя части периферической нервной системы (симпатическіе узлы). Они представляютъ собой отдѣльныя клѣтки или же группы этихъ послѣднихъ, гдѣ происходитъ накопленіе или видоизмѣненіе энергіи и гдѣ чувствительное раздраженіе переходитъ въ двигательное. Проводниками являются не только такъ называемые *нервы* (чувствительные, двигательные и смѣшанные), идущіе отъ периферіи къ центрамъ и обратно, но и пучки бѣлыхъ волоконъ, заложенные въ головномъ и спинномъ мозгу и служащіе соединителями отдѣльныхъ центровъ.

§ 1. Строеіе нервной системы.

Гистологически нервная система оказывается состоящей изъ *клетокъ* и *волоконъ*; согласно нѣкоторымъ ученымъ, сюда слѣдуетъ еще присоединить межклеточное вещество нервныхъ центровъ. Взаимное отношеніе этихъ трехъ элементовъ еще является предметомъ изученія. Самой распространенной въ настоящее время теоріей является такъ называемая теорія *нейроновъ*.

I. Нервные клѣтки. — Онѣ состоятъ изъ клѣточного *тѣла* и снабжены *отростками*.

а. Тѣло клѣтки. — Тѣло нервной клѣтки представляетъ собой протоплазматическую массу, размѣры которой колеблются отъ 5 до 130 μ , съ съ большимъ ядромъ и ядрышкомъ; протоплазма нервной клѣтки имѣетъ фибриллярную структуру. По старымъ наблюденіямъ М. Шульце, волоконца отростковъ входятъ въ тѣло клѣтки и перекрещиваются тамъ подъ самыми различными углами; между волоконцами заложены ряды зернышекъ. Благодаря особому способу окрашиванія метиленовой синькой удалось обнаружить во многихъ нервныхъ клѣткахъ помимо не окрашивающейся фибриллярной сѣти (*ахроматиновое вещество*) окрашивающуюся въ сивій цвѣтъ часть въ формѣ неправильныхъ полигональных или вытянутыхъ слегка въ длину кучекъ (*хроматофиловая грануляція Nissl'я*). Волоконца разматриваются какъ основные, наиболѣе важные для функций нервовъ элементы, зернышки же Nissl'я являются будто бы запаснымъ матеріаломъ.

б. Отростки нервной клѣтки. Нервная клѣтка всегда имѣетъ нѣсколько отростковъ (рис. 174 и 175). Клѣтки межпозвоночныхъ



Рис. 174.

Мультиполярная клѣтка изъ передняго рога спинного мозга быка (увелич. 100 р.). Осевой цилиндръ отличается большей прозрачностью, протоплазматическіе отростки обнаруживаютъ продольную исчерченность; при изолированіи клѣтки протоплазматическіе отростки блин откинуты вправо (по Tougeux).

узловъ (рис. 176), которыя, повидимому, имѣютъ только одинъ отростокъ

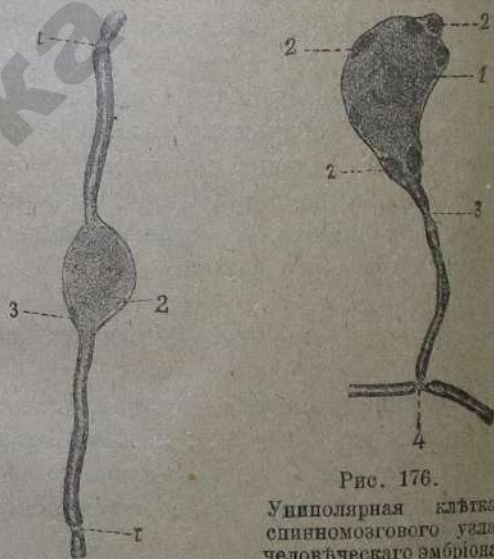


Рис. 175.

Униполярная нервная клѣтка, занимающая среднюю часть перваго сегмента изъ слухового узла. Полусхематическій рисунок (по Tougeux).

1 — кольцевидная перегородка на границѣ сегмента. 2 — тѣло нервной клѣтки. 3 — ядро клѣтки.

Рис. 176. Униполярная клѣтка спинномозгового узла человеческого эмбриона на 8-мъ мѣсяцѣ. Нервный сегментъ, оканчивающійся нервной клѣткой, отдѣленъ короткимъ промежуточнымъ сегментомъ отъ Т-образнаго развитія. Полусхематическій рисунок (по Tougeux).
1 — тѣло узловой клѣтки. 2 — ядро эндотелиального слоя оболочки. 3 — кольцеобразный перехват (Т-образное развитіе).

(*униполярныя клетки*), на самомъ дѣлѣ обладаютъ двумя отростками и могутъ быть сопоставлены съ *биполярными клетками*, входящими въ составъ этихъ узловъ у пизшихъ; только два ихъ отростка на извѣстномъ протяженіи слѣты. Вслѣдствіе этого на недалекомъ разстояніи отъ клѣточного тѣла отростокъ дѣлится Т-образно на два. Всѣ прочія нервныя клѣтки *мультиполярны*, т. е. обладаютъ нѣсколькими отростками. Эти отростки составлены изъ фибриллей и бываютъ двухъ родовъ: 1) *протоплазматическіе отростки* или *дендриты*, многочисленныя, развѣтвляющіеся дихотомически, распадающіеся на сѣть развѣтвленій, съ неправильными очертаніями, образующіе путемъ развѣтвленія очень запутанную сѣть вокругъ клѣтки, и 2) *осево-цилиндрической отростокъ* или *невритъ* (отростокъ Дейтерса или *аксонъ* Келликера), обыкновенно, единичный у каждой клѣтки, состоящій изъ штевиднаго волокна съ рѣзко очерченными контурами, одиночный или съ многочисленными боковыми развѣтвленіями разнообразной длины (*коллатерали*), имѣющій рѣзкіе контуры и обладающій различной длиной въ разныхъ случаяхъ; онъ можетъ быть коротокъ, когда идетъ къ другой нервной клѣткѣ внутри мозгового вещества; когда же онъ входитъ въ составъ нервнаго волокна бѣлой мозговой субстанціи и периферическаго нерва, онъ бываетъ очень длиннымъ и можетъ тянуться, напр., отъ переднихъ корешковъ спиннаго мозга до самыхъ удаленныхъ мышцъ.

2. Межклѣточное вещество. — Микроскопическое изслѣдованіе сѣраго мозгового вещества обнаруживаетъ, что послѣднее состоитъ не только изъ клѣтокъ. Большая часть его оказывается состоящей изъ межклѣточного вещества (*нейропилъ* Гиса). Структура его еще не изучена. Подъ большимъ увеличеніемъ оно представляется мелкозернистымъ. Послѣ гистологической обработки оно становится похожимъ на ретикулярную субстанцію (сѣть Герлиха, нервная сѣть Гольджи), природа которой истолковывалась различнымъ образомъ. Въ настоящее время полагаютъ, что рассматриваемое вещество состоитъ изъ сплетенія конечныхъ развѣтвленій отростковъ нервныхъ клѣтокъ, къ которымъ присоединяются отростки другого рода клѣтокъ, такъ называемыхъ *клетокъ нейроглии*, играющей роль опорной ткани мозга. Если это предположеніе вѣрно, то названіе межклѣточной субстанціи дано этому веществу ошибочно, ибо оно состоитъ именно изъ клѣтокъ и, не будъ клѣтокъ, не было и этого „межклѣточного“ вещества.

3. Нервныя волокна. — Нервныя волокна соединены въ пучки и образуютъ либо бѣлое вещество головного и спиннаго мозга, либо периферическіе нервы. Каждое волокно состоитъ изъ главной части — *осевого цилиндра*, образованнаго, въ свою очередь, пучкомъ волоконцевъ, и второстепенныхъ элементовъ, *міэлина* и *Шванновой оболочки*. Въ нѣкоторыхъ, лишневныхъ міэлина, волокнахъ (*безмякотныя* или *Ремаковскія волокна*), которыхъ особенно много въ симпатической нервной системѣ, осевые цилиндры покрыты лишь слоемъ протоплазмы съ ядрами; въ другихъ, *мякотныхъ волокнахъ* (рис. 177), каждый осевой цилиндръ окруженъ особымъ веществомъ, такъ назыв. *міэлиномъ*, заключеннымъ въ особый перепончатый футляръ (*Шваннова оболочка*). Міэлиновая обкладка на извѣстномъ разстояніи обрывается, и въ нѣкоторыхъ пунктахъ Шваннова оболочка прилегаетъ непо-

средственно къ осевому цилиндру (*кольцеобразные перехваты*), такъ что питательная жидкость въ мѣстѣ перехватовъ имѣетъ возможность проникать въ осевой цилиндръ. Пространство, раздѣляющее два сосѣднихъ перехвата, *интераннулярный сегментъ* оболочки, имѣетъ значеніе отдѣльной клѣтки, потому что въ каждомъ сегментѣ заложено нѣкоторое количество протоплазмы, которая лежитъ на внутренней поверхности Шванновой оболочки и въ одномъ пунктѣ образуетъ зернистую массу съ ядромъ. Мякотное нервное волокно образовано четкообразнымъ рядомъ продолговатыхъ клѣтокъ, расположенныхъ по длинѣ нерва и вырабатывающихъ мѣлинь. Но если второстепенные элементы нервнаго волокна и состоятъ изъ соединенныхъ другъ съ другомъ отростковъ, то осевой цилиндръ самъ не имѣетъ такого членистаго строенія. Онъ проходитъ, не прерываясь, чрезъ всѣ интераннулярные сегменты, на подобіе нити въ жемчужномъ ожерельѣ; онъ тянется отъ тѣла той клѣтки, къ которой онъ принадлежитъ, вплоть до окончанія нерва на периферіи, развѣтвленія же свои онъ даетъ, отдѣляя въ области кольцевыхъ перехватовъ нѣсколько первичныхъ волоконцевъ.

Нервные волокна заканчиваются либо на периферіи, либо въ нервныхъ центрахъ путемъ древовиднаго развѣтвленія осевого цилиндра (*древовидное концевое развѣтвленіе*).

Съ точки зрѣнія ихъ функций, нервы раздѣляются на двѣ категоріи, смотря по направленію, въ которомъ нормально происходитъ по нимъ проведеніе нервнаго возбужденія: 1) *центробѣжные* или *двигательные* нервы, проводящіе возбужденія отъ центровъ къ периферіи, и 2) *центростремительные* или *чувствительные* нервы, проводящіе отъ периферіи къ центру. Тѣ и другіе не различаются между собой по строенію, и отличить ихъ другъ отъ друга можно лишь путемъ изслѣдованія начала и конца ихъ въ периферическихъ или центральныхъ органахъ или же при помощи физиологическихъ опытовъ съ перерѣзкой и раздраженіемъ нерва.

Рис. 177.
Мякотное нервное волокно.
1, 1—перехваты; 2—мѣлинь; 3—ядро; 4—протоплазма, окружающая ядро.

4. Нейронъ. — Такъ какъ нервныя волокна представляютъ отростки клѣтокъ, то разсматривать ихъ отдѣльно отъ тѣхъ клѣтокъ, откуда они ведутъ свое происхожденіе, нельзя ни съ функциональной, ни съ морфологической стороны. Нервная клѣтка со всѣми своими отростками представляетъ собой недѣлимое цѣлое, *нервную единицу*, которой Вальдейеръ далъ названіе *нейрона*. Вся нервная система представляетъ собой не что иное, какъ сѣть нейроновъ.

а. Дольность нейрона. Законъ Валлера. — Нейронъ представляетъ собой анатомически нѣчто самостоятельное и цѣльное, что подтверждается не только физически при изслѣдованіи нервной системы, но и эмбриологически. Эмбриональная нервная клѣтка, такъ называемая *герминативная клѣтка*, имѣетъ грушевидную форму (*нейробластъ*); заостренный конецъ клѣтки (*конусъ роста*) даетъ отростокъ, образующій осевой цилиндръ, остальная же поверхность клѣтки покрывается протоплазматическими отростками. Осеводиллиндрической отростокъ удлинняется по направленію къ периферіи, пока

не достигаетъ того элемента, къ которому онъ долженъ подойти; къ поверхности его примыкають сегментальныя клѣтки, вырабатывающія мѣлинь.

Въ образовавшемся такимъ путемъ нейронѣ все части находятся въ тѣсной взаимной связи, какъ во всякой клѣткѣ. Waller установилъ, что послѣ перерѣзки нерва, волокна его периферическаго конца, лишеныя связи съ тѣломъ нервной клѣтки, перерождаются въ направленіи отъ мѣста перерѣзки къ периферіи. Явленіе это носитъ названіе *Валлерова перерожденія* и характеризуется пролифераціей протоплазмы и ядеръ въ Шванновой оболочкѣ, фрагментаціей и исчезновеніемъ мѣлиновой оболочки и распадомъ и исчезновеніемъ осевого цилиндра. Причина явленія кроется въ томъ, что нервная клѣтка служитъ для своихъ отростковъ питательнымъ или трофическимъ центромъ, и отдѣленный отъ тѣла клѣтки отростокъ умираетъ, подобно отдѣленной отъ ствола дерева вѣткѣ (сравни опытъ *меротоміи* на стр. 21). Такъ формулируется законъ *Валлера* въ своей положительной части, которая до сихъ поръ сохраняетъ все свое значеніе. Однако, законъ Валлера содержалъ еще отрицательную половину; значеніе этой послѣдней въ настоящее время сильно сужено. По Валлеру, центральный конецъ перерѣзаннаго нерва, сохраняющій связь съ нервной клѣткой, избѣгаетъ перерожденія. Дѣйствительно, это имѣетъ мѣсто для большинства нервовъ послѣ простой перерѣзки ихъ; такимъ образомъ, и отрицательная половина Валлерова закона, хотя она и формулирована въ чрезчуръ общемъ видѣ, все же приложима къ большинству случаевъ. Но въ послѣдніе годы сдѣлано наблюденіе, согласно которому послѣ тяжелой травмы нерва, напр., послѣ размозженія или вырванія нерва, а также и послѣ простой перерѣзки, но не всѣхъ, а лишь извѣстныхъ черепныхъ нервовъ,—во всѣхъ этихъ случаяхъ клѣтки, отъ которыхъ происходитъ пораженное волокно, также вовлекаются въ страданіе; прежде всего перерождается и исчезаетъ ихъ хроматофильное вещество (*хромоллизъ*), затѣмъ тѣло клѣтки атрофируется, и клѣтка иногда отмираетъ и разсасывается; вторично перерождаются и атрофируются и тѣ нервныя волокна, которыя отходятъ отъ клѣтки. Слѣдовательно, перерожденіе центральнаго отрѣзка перерѣзаннаго нерва начинается отъ тѣла клѣтки и идетъ къ мѣсту перерѣзки.

Во всякомъ случаѣ, перерожденіе ограничивается поврежденнымъ нейрономъ и никогда не переходитъ за его границы; сосѣдніе нейроны остаются незатронутыми. Валлерово перерожденіе, благодаря этому обстоятельству, является драгоценнымъ методомъ, позволяющимъ установить положеніе и связи различныхъ нейроновъ, входящихъ въ составъ нервныхъ центровъ.

Впрочемъ, нейронъ, подвергшійся пораненію, обнаруживаетъ естественное стремленіе къ возстановленію разрушенныхъ частей. Съ одной стороны, когда измѣненія клѣточного тѣла не переходятъ стадіи хромоллиза, волокна центральнаго отрѣзка перерѣзаннаго нерва остаются совершенно нетронутыми; тогда чрезъ нѣкоторое время возстановляется и хроматофильное вещество, и протоплазма клѣтки принимаетъ вновь свой обычный видъ. Съ другой стороны, въ томъ случаѣ, когда концы перерѣзаннаго нерва остаются въ соприкосновеніи другъ съ другомъ, въ этомъ случаѣ перерожденіе происходитъ преимущественно чрезъ мѣсяць, осевой цилиндръ центральнаго конца вырастаетъ къ периферіи и, входя въ опустѣвшую трубку Шванновой обо-

почки периферическаго конца, растетъ вплоть до конечныхъ развѣтвленій; на поверхности осевого цилиндра появляются клѣтки, вырабатывающія мѣлинь, и нервное волокно такимъ путемъ возрождается (*возрожденіе нервовъ*).

Все только что сказанное служить доказательствомъ, что нервная клѣтка со всѣми своими отростками, какой бы длины они ни были, представляетъ собой элементарный индивидуумъ, анатомическую единицу.

б. *Связь нейроновъ.*—Всѣ отростки нейрона имѣютъ характеръ нервныхъ отростковъ и способны проводить возбужденіе, однако, въ различныхъ направленіяхъ по отношенію къ тѣлу клѣтки; нейронъ обнаруживаетъ признаки *полярности*, онъ получаетъ нервное возбужденіе на одномъ концѣ, а отдаетъ его на другомъ; проведеніе возбужденія имѣетъ направленіе къ клѣткѣ (*целлюлитетально*) въ дендритахъ, а въ аксонѣ оно направлено отъ клѣтки (*целлюлифузально*) (*теорія динамической поляризаціи по Рамону и Кахалу и Фанъ Гехухтену*). Соединеніе между двумя нейронами происходитъ всегда такимъ образомъ, что аксонъ одного находится въ связи съ дендритами другого. Отсюда слѣдуетъ, что передача возбужденія отъ одного нейрона къ другому происходитъ всегда въ одномъ смыслѣ, т. е. съ осевого цилиндра одного нейрона на дендриты сосѣдняго; этотъ взглядъ основанъ на данныхъ гистологическаго изслѣдованія по методу Гольджи (импрегнація нервной ткани хромовокислымъ серебромъ); при помощи этого метода обнаруживаются отношенія конечныхъ развѣтвленій осевыхъ цилиндровъ къ вѣтвямъ дендритовъ. Вѣтви тѣхъ и другихъ тѣсно переплетаются другъ съ другомъ; однако, матеріальной связи между нейронами нѣтъ, т. е. отростки одного и другого нейрона не срастаются, а лишь соприкасаются, сочленяются другъ съ другомъ; нервное возбужденіе переходитъ съ одного нейрона на другой, благодаря лишь контакту вѣтвящихся отростковъ того и другого. Нѣкоторые авторы (Лешинъ, М. Дюваль) предполагаютъ, дадѣе, что отростки нервной клѣтки обладаютъ сократительностью и могутъ благодаря своимъ протоплазматическимъ движеніямъ разрывать старыя связи и устанавливать новыя среди сѣти нейроновъ (*теорія амѣбoidalнаго движенія нейроновъ*, согласно которой можно легко объяснить нѣкоторыя состоянія нервной системы, напр., сонъ, гипнозъ). Другіе авторы (Демуръ) допускаютъ лишь нѣкоторую пластичность развѣтвленій, при чемъ послѣднія принимаютъ различную форму, соотвѣтственно покойному или дѣятельному состоянію нейрона.

Когда клѣтка возбуждена (продолжительное раздраженіе, болѣзненные импульсы), дендриты усяны шипами и грушевидными наростами, которые увеличиваютъ поверхность соприкосновенія и дѣлаютъ контактъ болѣе тѣснымъ; когда клѣтка находится въ покоѣ (отравленіе морфіемъ, наркозъ) шипы исчезаютъ и дендриты имѣютъ видъ нитей съ четкообразными утолщеніями.

Схема къ теоріи нейроновъ изображена на рис. 178, который показываетъ связь двухъ спинномозговыхъ нейроновъ, чувствительнаго и двигательнаго. Это—самый простой примѣръ связи чрезъ нервную систему двухъ периферическихъ органовъ—чувствительнаго и двигательнаго. Тѣло нервной клѣтки чувствительнаго нейрона находится внѣ спинного мозга, оно лежитъ въ межпозвоночномъ узлѣ. Эта клѣтка принадлежитъ къ типу би-

полярныхъ клѣтокъ (у млекопитающихъ она имѣетъ униполярную форму, но въ ея единственномъ отросткѣ проходятъ, въ сущности, два отростка, которые затѣмъ и развѣтвляются на подобіе буквы Т). Черезъ одинъ изъ ея полюсовъ (*воспринимающей полюсъ*) входитъ осевой цилиндръ чувствительнаго нервнаго волокна, идущаго въ составѣ чувствующаго нерва и стоящаго въ связи съ периферическими чувствующими поверхностями (напр., кожей или слизистой оболочкой). Черезъ другой полюсъ клѣтки (*отдающей полюсъ*) выходитъ другой осевой цилиндръ, входящій въ спинной мозгъ въ составѣ задняго корешка. Въ сѣромъ веществѣ спиннаго мозга этотъ отростокъ образуетъ конечное развѣтвленіе, которое соприкасается съ дендритами двигательнаго нейрона. Клѣтки этого послѣдняго лежатъ въ переднихъ рогахъ сѣраго вещества (двигательная клѣтка роговъ); она отдаетъ осевой цилиндръ, покидающій спинной мозгъ черезъ передній корешокъ и затѣмъ переходящій въ составъ двигательнаго нерва, конечныя развѣтвленія котораго состоятъ въ связи съ мышечнымъ волокномъ. Совокупность этихъ двухъ нейроновъ, чувствительнаго и двигательнаго, соединенныхъ другъ съ другомъ путемъ соприкосновенія конечныхъ развѣтвленій осевого цилиндра одного нейрона съ дендритами другого, представляетъ собой схематизированное, согласно теоріи нейроновъ, изображеніе простой *рефлекторной дуги*. Проведеніе возбужденія происходитъ въ центростремительномъ направленіи на протяженіи чувствительнаго нейрона; въ двигательномъ нейронѣ возбужденіе идетъ въ центробѣжномъ направленіи (считая центромъ спинной мозгъ); пунктомъ, въ которомъ происходитъ перемѣна направленія, или пунктомъ отраженія, является сѣрое вещество спиннаго мозга. По отношенію къ клѣточному тѣлу, проведеніе возбужденія происходитъ целлюлипетально въ осевомъ цилиндрѣ чувствующаго нерва, целлюлифугально—въ заднемъ корешкѣ, целлюлипетально въ дендритахъ двигательной клѣтки, целлюлифугально въ аксонѣ этой клѣтки.

Здѣсь мы встрѣчаемся съ затрудненіемъ, если не для всей теоріи нейроновъ, то для теоріи динамической поляризаціи. Согласно этой теоріи, въ осевомъ цилиндрѣ возбужденіе проводится всегда целлюлифугально. Чувствительный нейронъ рефлекторной дуги, повидимому, противорѣчитъ этому правилу, такъ какъ на протяженіи чувствующаго нерва осевой цилиндръ проводитъ возбужденіе целлюлипетально. Чтобы избѣжать этого затрудненія, авторы упомянутой теоріи разсматриваютъ осевой цилиндръ чувствительнаго нерва, какъ сильно развитой дендритъ чувствительнаго нейрона, тянущійся на периферію и проводящій отсюда падающія на чувствительную



Рис. 178.

Схема чувствительнаго и двигательнаго нейрона.

S—чувствующая поверхность; *M*—мышца; *ns*—центр чувствительнаго нейрона (кѣтка межпозвоночнаго узла); *nt*—центр двигательнаго нейрона (двигательная нервная кѣтка); 1—целлюлипетальный или протоплазматическій отросток чувствительнаго нейрона (осевой цилиндръ чувствительнаго нерва); 2—целлюлифугальный отросток, или невритъ чувствительнаго нейрона (осевой цилиндръ задняго корешка); 3—протоплазматическіе отростки (дендриты двигательнаго нейрона); 4—целлюлифугальный отросток или невритъ двигательнаго нейрона (осевой цилиндръ двигательнаго нерва).

поверхность раздраженія. Но такъ какъ гистологически этотъ отростокъ имѣетъ характеръ аксона, очевидно, можно было бы согласиться съ такимъ толкованіемъ только въ томъ случаѣ, если условиться различать отростки нервной клѣтки не по гистологическимъ особенностямъ, а по направленію перваго тока въ нихъ; однако, такой взглядъ большинствомъ нейрологовъ не раздѣляется.

Но этотъ случай не единственный слабый пунктъ теоріи. Въ сущности, ни одна изъ ея основъ не избѣжала возраженій.

в. *Возраженія противъ теоріи нейроновъ.* Анатомическая индивидуальность нейрона оспаривалась съ разныхъ точекъ зрѣнія. Согласно очень распространенному взгляду, этотъ, такъ называемый, элементъ нервной ткани происходитъ не отъ одной единственной зародышевой клѣтки, которая будто бы высылаетъ отростки отъ центра къ периферіи; онъ происходитъ путемъ сліянія цѣлаго ряда веретенообразныхъ зародышевыхъ клѣтокъ или нейробластовъ, выселяющихся въ мезодерму; каждая изъ этихъ клѣтокъ образуетъ въ дальнѣйшемъ не только участокъ мѣлиновой оболочки, но также и соотвѣтствующій участокъ осевого цилиндра. Такимъ образомъ, осевой цилиндръ первоначально разбитъ на отдѣльные участки, которые сливаются въ непрерывный осевой цилиндръ путемъ спаиванья фибриллей одного нейробласта съ фибриллами другого нейробласта (теорія *цѣлебнаго развитія нервныхъ элементовъ*). Съ другой стороны, питаніе осевого цилиндра вовсе не такъ тѣсно связано съ вліяніемъ нервной клѣтки, какъ это утверждаетъ законъ Валлера. Существуетъ извѣстная автономія нервного волокна; она обнаруживается въ т. назыв. *автогенной регенераціи* нервныхъ волоконъ, которая при извѣстныхъ условіяхъ наблюдается и въ периферическомъ отрѣзкѣ перерѣзаннаго нерва, оставшагося безъ всякой связи съ центральнымъ концомъ.

Далѣе, полная анатомическая раздѣльность двухъ сосѣднихъ нейроновъ, которая соотвѣтствуетъ выше приведенному взгляду о соединеніи путемъ контакта, также подвергнута сомнѣнію со стороны нейрологовъ, допускающихъ анастомозъ нейроновъ путемъ непосредственнаго продолженія нейрофибриллъ одного нейрона въ другой. Нѣкоторые ученые представляютъ себѣ нервную систему состоящей изъ непрерывныхъ проводниковъ безъ начала и конца, образующихъ замкнутый кругъ, подобный кровеносному кругу; въ этотъ кругъ въ нѣкоторыхъ его пунктахъ включены сѣти нейрофибриллъ, сѣти, расположенныя отчасти внутри нервныхъ клѣтокъ, отчасти внѣ ихъ.

Внѣклеточныя сѣти, или *невропилы*, представляютъ собой, по мнѣнію нѣкоторыхъ ученыхъ, напр. Батэ, наиболѣе существенную часть нервныхъ центровъ; нервное возбужденіе при переходѣ съ чувствительнаго пути на двигательный не всегда проходитъ чрезъ нервную клѣтку. Другими словами, въ составѣ рефлекторной дуги нервная клѣтка можетъ и не быть; ея мѣсто можетъ занимать участокъ невропилия. Уже Кахаль высказалъ предположеніе, что въ униполярныхъ клѣткахъ межпозвоночныхъ узловъ нервное возбужденіе можетъ прямо переходить съ одного отростка на другой, не заходя въ клѣточное тѣло. Батэ придавалъ этому взгляду общее значеніе; въ его теоріи нервныя клѣтки отступаютъ на задній планъ, а главную роль

въ той функціи, которая приписывается нервнымъ центрамъ, играетъ, по мнѣнію Бэтэ, невропилъ. Доказательствомъ такого взгляда служить слѣдующій опытъ. У одного вида краба (*sarcinus maenas*) вторая антенна соединена при помощи смѣшаннаго нерва съ ганглиемъ, который играетъ роль тоническаго и рефлекторнаго центра для антенны, такъ какъ вылуценіе ганглія или перерѣзка нерва парализуетъ антенну. Нервные клѣтки этого ганглія собраны въ видѣ пакетовъ на его поверхности, а центральная масса ганглія не содержитъ нервныхъ клѣтокъ, она состоитъ исключительно изъ перекреста нервныхъ фибриллей невропиля. Благодаря такому расположенію можно отрѣзать клѣточные скопленія, оставляя невропилъ нетронутымъ. Однако, послѣ такой операціи антенна остается нормальной: какъ тонусъ, такъ и рефлекторное движеніе мышцъ сохраняются, какъ въ нормѣ. Слѣдовательно, одинъ невропилъ, безъ участія нервныхъ клѣтокъ, функционируетъ въ качествѣ рефлекторнаго нерва.

Несмотря, однако, на нападки, которыя пришлось испытать теоріи нейроновъ, она далеко не опровергнута. Въ самомъ дѣлѣ, соглашаясь даже, что въ эмбриональномъ состояніи нейроновъ не представляетъ собой простаго нервнаго элемента, а состоитъ изъ цѣлаго комплекса клѣтокъ, нужно, однако, признать, что, когда нейронъ переходитъ во взрослое состояніе, одна единственная клѣтка, именно нервная клѣтка, управляетъ питаніемъ всего нейрона. Далѣе, принимая существованіе анастомозовъ при помощи нейрофибриллъ и непрерывную сѣть ихъ, какъ основу строенія нервной системы, нужно, однако, допустить въ этой сѣти существованіе *перерывовъ* и *функциональныхъ группировокъ*. Эти перерывы отвѣчаютъ границамъ Валлеровскаго перерожденія, т. е. они соотвѣтствуютъ границамъ элементовъ, получившихъ названіе нейроновъ, а функциональныя группы отвѣчаютъ клѣточнымъ скопленіямъ, которыя до сихъ поръ играли роль *рефлекторныхъ центровъ*.

Съ другой стороны не слѣдуетъ терять изъ вида, что понятіе „*нервный центръ*“ есть чисто физиологическое, а не гистологическое понятіе и, соотвѣтственно этому, оно въ значительной степени независимо отъ теорій, касающихся структуры нервной ткани. Правда, до сихъ поръ мы привыкли разсматривать нервныя клѣтки, какъ анатомическій субстратъ того, что носить названіе центра. Быть можетъ, послѣ опыта Бэтэ, слѣдовало бы перенести понятіе „центръ“ на невропилъ. Но, если разсматривать самъ невропилъ какъ образованіе, происшедшее изъ клѣтокъ, то вопросъ о томъ, что называть центромъ, оказывается довольно таки второстепеннымъ вопросомъ. Кромѣ того, не слѣдуетъ обобщать вывода изъ опыта Бэтэ. У позвоночныхъ въ большинствѣ нервныхъ центровъ внутриклѣточные сѣти не менѣе важны для нервныхъ отправленій, чѣмъ внѣклеточныя сѣти; ясно далѣе, что и самое тѣло клѣтки неизбѣжно должно участвовать въ построеніи рефлекторной дуги, такъ какъ аксонъ всего чаще происходитъ прямо изъ клѣточного тѣла.

§ 2.—Общая физиология нерва.

Подъ вліяніемъ раздраженій нервы реагируютъ свойственнымъ имъ образомъ; молекулярное колебаніе, вызванное въ нервѣ раздраженіемъ, не

остається на мѣстѣ, но распространяется по всей длинѣ нерва; далѣе, смотря по анатомическимъ связямъ нерва, оно передается или периферическому рабочему органу, или центральному чувствительному элементу. Слѣдовательно, нервы обладаютъ 1) *раздражимостью*, т. е. способностью возбуждаться разнаго рода раздражителями; 2) *проводимостью*, т. е. они способны передавать возбужденіе на далекое разстояніе отъ раздражаемаго участка; 3) они сами служатъ *раздражителями* для другихъ элементовъ, двигательныхъ и чувствительныхъ, на периферіи и въ центрѣ.

Мы рассмотримъ послѣдовательно 1) раздражителей нервной ткани, 2) проводимость нервовъ, 3) причины, влияющія на раздражимость нервовъ и 4) электрическія свойства нервовъ.

1. Раздражители нервовъ.—Физиологическимъ раздражителемъ нервовъ служитъ импульсъ, получаемый периферическими окончаніями чувствительныхъ нервовъ или исходящій изъ центровъ, именно изъ двигательной клѣтки—для двигательныхъ нервовъ. Периферическія окончанія чувствительныхъ нервовъ возбуждимъ самого нервнаго ствола, притомъ они реагируютъ на одни раздраженія сильнѣе, чѣмъ на другія. Чтобъ обозначить это послѣднее обстоятельство, говорятъ, что для каждаго периферическаго нервнаго окончанія существуетъ специфическій или *адекватный* раздражитель; такъ, для концовъ зрительнаго нерва адекватнымъ раздражителемъ является свѣтъ, для концовъ слухового нерва—звукъ и проч. Можно, однако, возбудить дѣятельность нерва, замѣняя физиологическій раздражитель искусственными раздраженіями нерва. Эти раздражители одинаковы для нерва и для мышцы; нервъ, подобно мышцѣ, реагируетъ на механическія, химическія, термическія и электрическія раздраженія. Но какова бы ни была природа раздражителя и въ какомъ бы пунктѣ нерва онъ ни прилагался, послѣдовательные за раздраженіемъ процессы нерва остаются тѣми же самыми; это—или та или другая форма движенія (мышечное сокращеніе, отдѣленіе сока) или раздраженіе нервныхъ центровъ, вызывающее ощущеніе, смотря по тому, раздражается ли двигательный или чувствительный нервъ. Въ этомъ и состоитъ *законъ специфической энергіи*, формулированный Мюллеромъ. Нервъ самъ по себѣ служитъ только проводникомъ; реакція, вызываемая нервомъ, зависитъ отъ его периферическихъ или центральныхъ связей; слѣдовательно, смотря по тому, связанъ ли нервъ своими конечными развѣтвленіями съ мышцей, железой, электрическимъ органомъ, или съ чувствующими элементами—его раздраженіе вызываетъ сокращеніе, секреторный процессъ, электрическій разрядъ, или чувствительную реакцію (рефлексъ, ощущеніе).

Наиболѣе употребительнымъ раздражителемъ служитъ электрическій токъ (гальваническій или индукціонный). Все что сказано выше объ условіяхъ раздраженія мышцы, относится и къ нерву. При раздраженіи нерва постояннымъ токомъ средней силы соединенная съ нервомъ мышца сокращается только при замыканіи и размыканіи тока, а все время, пока токъ циркулируетъ по нерву, мышца остається въ покоѣ; слѣдовательно, нервъ, какъ и мышца, раздражается только быстрыми колебаніями силы тока. Далѣе, для раздраженія нерва электроды должны быть поставлены на нѣкоторомъ, хотя и небольшомъ, разстояніи другъ отъ друга по длинѣ

нерва; другими словами, токъ долженъ проходить нѣкоторое протяженіе по длинѣ нерва, вдоль его волоконъ, потому что къ поперечному току, проходящему перпендикулярно къ направлеію волоконъ, нервъ нечувствителенъ. Кроме того, нѣкоторые опыты съ измѣреніемъ времени, протекающаго между моментомъ раздраженія и моментомъ сокращенія, показываютъ, что при замыканіи тока раздраженіе имѣетъ мѣсто на отрицательномъ полюсѣ, при размыканіи—на положительномъ.

2. Проводимость нерва. — Молекулярное колебаніе, вызванное раздраженіемъ, распространяется волнообразно по всей длинѣ осевого цилиндра нервнаго волокна; этотъ фактъ связываютъ съ особымъ свойствомъ нервовъ, ихъ проводимостью. Проводимость нервовъ подчиняется тремъ основнымъ законамъ: 1) *непрерывности нерва*; 2) *закону изолированнаго проведенія*; 3) *закону обоюдосторонняго проведенія*. Далѣе, распространеніе возбужденія по нерву совершается съ нѣкоторой измѣримой скоростью.

а. Законъ непрерывности нерва.—Нервное возбужденіе распространяется по нерву только въ томъ случаѣ, если цѣль осевой цилиндръ. Поэтому, если нервъ перерѣзанъ, молекулярное колебаніе не передается съ одного отрѣзка на другой, если даже привести ихъ въ полное взаимное соприкосновеніе. Все то, что нарушаетъ цѣлость осевого цилиндра, напр., лигатура, сдавленіе нерва, все это уничтожаетъ проводимость нерва.

б. Законъ изолированнаго проведенія.—Этотъ законъ, открытый Мюллеромъ, гласитъ, что каждое нервное волокно проводитъ возбужденіе изолированно по всему своему протяженію, такъ что на всемъ протяженіи даннаго осевого цилиндра раздраженіе не передается съ него на сосѣдніе осевые цилиндры. Легко понять, что при другихъ условіяхъ во всей нервной дѣятельности царилъ бы полная спутанность.

в. Законъ обоюдосторонняго проведенія возбужденія. — Выраженія „центробѣжный“ и „центростремительный“, прилагаемыя къ двигательному и чувствительному нервамъ, указываютъ на направленіе, въ которомъ проводится въ нихъ возбужденіе, поскольку это обнаруживается наблюденіемъ и указываетъ на нормальную функцію этихъ нервовъ. Но въ дѣйствительности нервъ является индифферентнымъ проводникомъ, проводящимъ возбужденіе въ обѣ стороны одновременно. Поэтому при раздраженіи двигательнаго нерва въ какомъ либо пунктѣ его протяженія, возбужденіе распространяется не только въ сторону мышцы, но и въ сторону нервнаго центра, изъ котораго исходитъ данный нервъ; но, дойдя сюда, нервное возбужденіе не вызываетъ никакой доступной для нашихъ органовъ чувствъ реакціи; наоборотъ, проведеніе возбужденія въ центробѣжномъ направленіи, къ мышцѣ, вызываетъ сокращеніе этой послѣдней. Поэтому, называя данный нервъ центробѣжнымъ, мы обозначаемъ только, въ какомъ направленіи проводитъ онъ возбужденіе, вызывающее видимую реакцію. Слѣдов., практически возбужденіе по чувствительному и двигательному нерву идетъ въ противоположныхъ направлеіяхъ. Но для теоріи нервной дѣятельности очень важно помнить, что въ дѣйствительности возбужденіе передается въ обѣ стороны, т. е. и къ центру нейрона и къ конечному развѣтвленію осевого цилиндра. Правда, что дать точное доказательство этому довольно трудно.

П. Баръ пришивалъ кончикъ крысинаго хвоста подъ кожу спины того же животнаго; когда установились новыя условія питанія вслѣдствіе вращанія сосудовъ со стороны раны, можно было отрѣзать хвостъ у основанія. Черезъ вѣкоторое время чувствительность въ хвостѣ возстановилась, и животное чувствовало, когда его щипали за основаніе хвоста, бывшее теперь на его концѣ. Слѣдовательно, передача болѣзненныхъ ощущеній, совершающаяся нормально по направленію отъ кончика хвоста къ его основанію, въ настоящее время происходила въ обратномъ направленіи. Однако, этотъ остроумный опытъ доказываетъ лишь, что въ хвостѣ произошло возрожденіе чувствительныхъ нервныхъ волоконъ, но онъ никоимъ образомъ не доказываетъ, что въ этихъ волокнахъ проведеніе возбужденія происходитъ теперь въ обратномъ направленіи; въ настоящее время доказано, что периферическій отрѣзокъ перерѣзаннаго нерва перерождается совершенно, а регенерація нервныхъ волоконъ происходитъ благодаря вращанію въ периферическомъ направленіи тѣхъ волоконъ, которыя еще стоятъ въ связи съ нервной клѣткой; слѣдов., въ нашемъ случаѣ, старыя чувствительныя нервныя волокна хвоста переродились и замѣнены новыми, вышедшими изъ спины и проводящими, какъ обыкновенно, въ центростремительномъ направленіи.

Съ другой стороны, Вюдъпіану и Филиппо удалость срастить центральный конецъ язычнаго нерва съ периферическимъ концомъ подъязычнаго; черезъ нѣкоторое время названные ученые убѣдились, что язычный нервъ приобрѣлъ двигательныя свойства по отношенію къ мышцамъ языка, а подъязычный нервъ сталъ обнаруживать свойства чувствительнаго нерва. Этотъ опытъ, съ перваго взгляда представляющійся вполне рѣшающимъ для нашего вопроса, на самомъ дѣлѣ не заключаетъ совершенно доказательствъ въ пользу обоюдосторонняго проведенія по нерву. Въ самомъ дѣлѣ, здѣсь осевые цилиндры волоконъ центрального конца язычнаго нерва проросли въ стволъ подъязычнаго нерва, и, конечно, нѣтъ ничего удивительнаго, что послѣ этого раздраженіе послѣдняго стало вызывать болѣзненныя ощущенія; далѣе, язычный нервъ состоитъ не исключительно изъ чувствительныхъ волоконъ, онъ содержитъ въ себѣ также центробѣжныя волокна, принадлежація барабанной струнѣ; поэтому, когда онъ приобретаетъ двигательныя свойства, это можно объяснить такимъ образомъ, что секреторныя волокна барабанной струны входятъ въ соединеніе съ мышцами языка.

Дѣйствительно, точное доказательство въ пользу обоюдосторонняго проведенія по нерву дано слѣдующимъ опытомъ Бабухина. У электрической рыбы (*Malapterurus electricus*) нервъ, идущій къ электрическому органу, состоитъ изъ одного нервного волокна огромныхъ размѣровъ, выходящаго изъ одной колоссальной нервной клѣтки; на периферіи этотъ единичный осевой цилиндръ развѣтвляется на нѣсколько вѣтвей. Стволъ электрическаго нерва перерѣзается около выхода его изъ центральной нервной системы; затѣмъ изолируется одно изъ его развѣтвленій, перерѣзается пополамъ, и его центральный отрѣзокъ подвергается механическому раздраженію; въ отвѣтъ на это получаютъ немедленно разрядъ всего электрическаго органа. Чтобы объяснить этотъ результатъ, приходится допустить, что молекулярное со-

стояніе передалось по этой вѣтви въ центростремительномъ направленіи (т. е. въ направленіи, противоположномъ нормѣ) до мѣста раздѣленія перваго ствола, а отсюда пошло по другимъ вѣтвямъ въ центробѣжномъ направленіи къ электрическому органу.

Такое же самое объясненіе должно быть дано слѣдующему опыту Кюне. Портняжная мышца лягушки изолируется отъ центральной нервной системы путемъ перерѣзки ея нерва; послѣ этого однимъ ударомъ ножницъ одинъ изъ концовъ мышцы разрѣзается по длинѣ на двѣ параллельныя ленты. При механическомъ раздраженіи одной изъ этихъ лентъ другая сокращается. Этотъ опытъ можно понять только при томъ предположеніи, что каждая изъ раздѣленныхъ разрѣзомъ лентъ получаетъ двигательныя нервныя вѣтки, идущія отъ одного и того же нервного стволика, и что раздраженіе одной изъ этихъ вѣтокъ можетъ передаваться (въ центростремительномъ направленіи) на другую вѣтку.

Еще одно доказательство въ пользу того же самаго закона можно почерпнуть изъ наблюденія электрическихъ явленій въ нервѣ. Нервъ, подобно мышцѣ, обнаруживаетъ явленіе отрицательнаго колебанія во время своей дѣятельности. И вотъ, если раздражать нервъ гдѣ нибудь посрединѣ его протяженія, волна отрицательнаго колебанія распространяется къ обоимъ его концамъ.

г. *Скорость распространенія возбужденія по нерву.*—Сущность того молекулярнаго процесса, который происходитъ въ нервѣ во время его дѣятельности и который можно назвать *волной возбужденія*,—неизвѣстна. Но извѣстно, что возбужденіе передается по нерву, подобно волнѣ, и можно измѣрить скорость, съ какой эта волна движется по нерву. Гельмгольцъ первый измѣрилъ въ 1850 году скорость распространенія нервного возбужденія по двигательному нерву лягушки. Сущность приѣма Гельмгольца состояла въ томъ, что онъ раздражалъ нервъ послѣдовательно въ двухъ пунктахъ, лежащихъ на нѣкоторомъ разстояніи одинъ отъ другого, и отмѣчалъ на соответствующихъ мышечныхъ кривыхъ моментъ раздраженія и время въ доляхъ секунды, слѣдовательно, имѣлъ возможность опредѣлить продолжительность періода *скрытаго возбужденія*. Если бы оказалось, что при раздраженіи болѣе отдаленнаго отъ мышцы пункта нервного ствола періодъ скрытаго возбужденія былъ продолжительнѣе, это значило бы, что нервное возбужденіе требуетъ нѣкотораго времени для перехода отъ одного пункта къ другому, потому что тотъ періодъ скрытаго возбужденія, который зависитъ отъ процессовъ, протекающихъ въ самомъ мышечномъ веществѣ, очевидно остается неизмѣннымъ какъ при раздраженіи отдаленнаго отъ мышцы, такъ и ближайшаго къ мышцѣ пункта. Это и имѣетъ мѣсто въ дѣйствительности; разница въ продолжительности скрытыхъ періодовъ даетъ мѣру скорости распространенія возбужденія по отрѣзку нерва, расположенному между двумя послѣдовательно раздражаемыми пунктами нерва (рис. 179).

При помощи такихъ опытовъ найдено, что скорость распространенія нервного возбужденія равна 25 метрамъ въ секунду. Впрочемъ, она мѣняется, смотря по виду животнаго (у теплокровныхъ животныхъ скорость больше), а также въ зависимости отъ нѣкоторыхъ другихъ условій: такъ, на холоду

проведеніе замедляется, въ теплотѣ ускоряется. У человѣка скорость нервнаго возбужденія равна 30—35 метрамъ въ секунду.

Раздражая чувствительный нервъ въ двухъ различныхъ пунктахъ и опредѣляя разницу рефлекторнаго времени въ томъ и другомъ случаѣ, пытались опредѣлить скорость распространения нервнаго возбужденія по чувствительному нерву. Однако, въ этомъ случаѣ условіе значительно сложнее въ силу участія въ явленіи процессовъ, протекающихъ въ центральной нервной системѣ, которые также требуютъ извѣстнаго времени (т. назыв. рефлекторное время въ тѣсномъ смыслѣ слова), и это время притомъ очень измѣнчиво. По этой именно причинѣ цифры, полученныя различными изслѣдователями, не всегда согласуются другъ съ

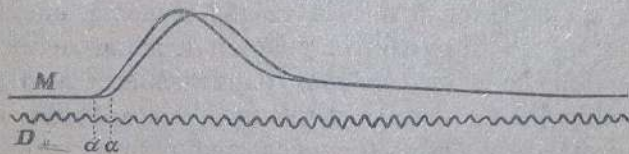


Рис. 179.

Два сокращенія икроножной мышцы лягушки, полученныя приложеніемъ къ сѣдалищному нерву индукціоннаго тока, въ первомъ случаѣ—въ недалекомъ разстояніи отъ мышцы, во второмъ—далеко отъ нея.

Пространство *aa* изображаетъ собой то время, которое употребляется для того, чтобы нервное возбужденіе могло пройти отъ точки нерва, расположенной между двумя раздражаемыми пунктами. Второе сокращеніе записано послѣ того, какъ цилиндръ проѣхалъ вслѣдъ за записью перваго сокращенія полный оборотъ. Раздраженіе нерва происходитъ въ обоихъ случаяхъ въ одинъ и тотъ же моментъ оборота цилиндра и вызывается, благодаря автоматическому замыканію тока, однимъ вращающимся цилиндромъ. Ясно, что при этихъ условіяхъ мы получили бы двѣ наложенныя другъ на друга кривыя, если бы въ обоихъ случаяхъ нервъ раздражался въ одномъ и томъ же пунктѣ. Если этого не происходитъ, очевидно, это зависитъ отъ того, что нервъ раздражается въ томъ и въ другомъ случаѣ въ различныхъ пунктахъ.

Однако, принимается, что скорость проведенія въ чувствительныхъ нервахъ равна скорости въ двигательныхъ нервахъ.

По взгляду Пфлюгера, волна нервнаго возбужденія во время пробѣганія вдоль нерва не сохраняетъ свою амплитуду неизмѣнной; тотъ взрывъ энергіи, который составляетъ сущность нервнаго возбужденія, увеличиваетъ свою интенсивность по мѣрѣ того, какъ волна пробѣгаетъ извѣстное разстояніе по нерву, какъ въ дорожкѣ изъ пороха; это явленіе обозначаютъ также, говоря, что волну нервнаго возбужденія можно сравнить съ катящимся снѣговымъ комомъ, или что она нарастаетъ лавинообразно. Эта теорія (теорія лавинообразнаго нарастанія нервнаго возбужденія) вытекла изъ того факта, что чѣмъ дальше отъ мышцы раздражается нервъ, тѣмъ болѣе сильное сокращеніе наблюдаютъ въ мышцѣ¹⁾.

3. Измѣненіе возбудимости нерва.—Валлеръ первый наблюдалъ, что периферическій конецъ перерѣзаннаго нерва подвергается перерожденію, при

¹⁾ Но самый фактъ, а, слѣдовательно, и вытекающая изъ него теорія, въ дальнѣйшемъ были подвергнуты сомнѣнію и въ настоящее время оставлены. Было показано, что на протяженіи сѣдалищнаго нерва лягушки (надъ которымъ дѣлалъ свои опыты и Пфлюгеръ) имѣются нѣсколько пунктовъ съ болѣе повышенной возбудимостью; эти пункты соответствуютъ мѣсту отхожденія вѣтвей нерва. Случайно попадая на эти пункты, Пфлюгеръ и нашелъ, что вдали отъ мышцы (въ мѣстѣ отхожденія нервной вѣтви) одно и то же раздраженіе даетъ болѣе энергичное сокращеніе, чѣмъ около самой мышцы. Но если мимовать это мѣсто и подняться еще выше по нерву, явленіе исчезаетъ.

чемъ міалинь разбивается на куски и подвергается живому перерожденію, равно какъ и осевой цилиндръ нерва (*Валлерова перерожденіе*). Такимъ образомъ, чрезъ нѣсколько дней послѣ перерѣзки периферической отрѣзокъ теряетъ возбудимость. Эта потеря возбудимости появляется уже тогда, когда микроскопически еще невозможно установить никакихъ измѣненій въ осевомъ цилиндрѣ. У собаки возбудимость совершенно исчезаетъ уже чрезъ 4 дня, у кролика чрезъ двое сутокъ; у холоднокровныхъ животныхъ явленіе это наступаетъ нѣсколько позже. Послѣ перерѣзанія нервного ствола возбудимость волоконъ съ различной функціей исчезаетъ разновременно, обстоятельство, которое можетъ быть использовано въ нѣкоторыхъ случаяхъ для физиологическаго анализа функціи нерва. Такъ, напримеръ, чрезъ 5 дней послѣ перерѣзки блуждающаго нерва у собаки раздраженіе периферическаго конца нерва, не вызывая болѣе остановокъ сердца, влечетъ за собой секреторную дѣятельность железъ желудка и поджелудочной железы: это зависитъ отъ того, что идущія къ сердцу волокна дегенерируютъ раньше секреторныхъ, благодаря чему удалось открыть секреторную иннервацию желудка и поджелудочной железы, такъ какъ раздраженіе свѣжеперерѣзаннаго нерва замедляетъ дѣятельность сердца, обезкровливаетъ железы и тѣмъ препятствуетъ секретіи.

Когда при регенераціи нерва осевые цилиндры центрального конца начинаютъ вращаться въ Шваннову оболочку периферическаго конца, проводимость и возбудимость нервныхъ волоконъ снова восстанавливается. Наоборотъ, центральный его конецъ сохраняетъ свои нормальныя свойства. Слѣдовательно, питаніе осевого цилиндра и вообще всѣхъ отростковъ нервной клѣтки находится подъ вліяніемъ этой послѣдней; отдѣленный отъ клѣтки нейрона участокъ этихъ отростковъ умираетъ, подобно отрѣзанной отъ дерева вѣтви (ср. опыты *меротоміи*); наоборотъ, тотъ участокъ неврита или дендрита, который остается въ связи съ нервной клѣткой, не только сохраняетъ свои жизненныя свойства, но растетъ по направленію къ периферіи, видрывается въ перерожденный отрѣзокъ и восстанавливаетъ такимъ образомъ все нервное волокно вплоть до его конечныхъ развѣтвленій (*регенерация нервныхъ стволовъ*). Слѣдовательно, спустя болѣе или менѣе долгое время послѣ перерѣзки нерва, возбудимость въ периферическомъ отрѣзкѣ появляется вновь.

Если только предохранить нервный стволъ отъ высыханія, онъ сохраняетъ въ теченіе очень долгаго времени свою возбудимость, несмотря на сколь угодно продолжительныя и частыя раздраженія его; поэтому нервы, повидимому, не обнаруживаютъ явленій усталости. Слѣдовательно, та нервная усталость, которую мы чувствуемъ при работѣ, зависитъ не отъ нервовъ, а отъ нервныхъ центровъ. Для того чтобы обнаружить неутомляемость нервовъ, ихъ нужно подвергать продолжительному раздраженію, позаботившись о томъ, чтобы мышца, связанная съ нервомъ, была предохранена отъ усталости. Съ этой цѣлью Бернштейнъ раздражалъ нервъ, предварительно поставивши ближайшій къ мышцѣ участокъ этого нерва въ условія анаэлектротонуса (см. ниже). Благодаря этому, нервное возбужденіе не въ состояніи пройти анаэлектротоническій сегментъ нерва и не достигаетъ до мышцы, т. е. мышца, несмотря на раздраженіе нерва, остается въ покоѣ.

Послѣ того какъ нервъ въ теченіе долгаго времени подвергался раздраженію при описанныхъ условіяхъ, прерываютъ анаэлектротонусъ, и мышца тотчасъ же начинаетъ сокращаться. Такимъ путемъ доказывается, что даже при очень продолжительномъ (въ теченіе нѣсколькихъ часовъ) раздраженіи нервъ не истощается. Доказательствомъ можетъ служить также опытъ съ кураромъ: у кураризированнаго животнаго продолжительное раздраженіе нерва не вызываетъ сокращеній, но лишь только начинаетъ исчезать дѣйствіе яда, благодаря выдѣленію его, какъ появляются подергиванія мышцы.

При прохожденіи черезъ нервъ постояннаго тока, возбудимость нерва мѣняется очень характернымъ образомъ. Мы уже говорили, что нервъ раздражается только при замыканіи и размыканіи тока; во время же прохожденія по нерву тока постоянной силы, нервъ не обнаруживаетъ никакой видимой реакціи, хотя въ это время въ нервѣ проходятъ особаго рода явленія, изученныя впервые Дю-Буа-Реймондомъ, Пфлюгеромъ и др. При прохожденіи черезъ нервъ постояннаго тока возбудимость нерва въ области, примыкающей къ положительному и отрицательному полюсу, мѣняется: это легко обнаружить, прикладывая къ нерву въ междуполюсномъ и во внѣполюсномъ пространствѣ раздражающіе электроды. Это измѣненіе возбудимости носитъ названіе *электротонуса*; область нерва, прилегающая къ отрицательному полюсу (катоду), становится болѣе возбудимой, чѣмъ въ нормѣ (*катэлектротонусъ*); наоборотъ, участокъ, прилегающій къ аноду, становится менѣе возбудимымъ (*анэлектротонусъ*). Послѣ перерыва постояннаго тока на полюсахъ наблюдается измѣненіе возбудимости какъ разъ противоположнаго смысла. Далѣе, все время, пока поляризующій токъ циркулируетъ по нерву, область, находящаяся въ условіяхъ анаэлектротонуса, теряетъ способность проводить возбужденіе (если поляризующій токъ достаточной силы).

Принимая во вниманіе законы электротонуса и имѣя въ виду, что при замыканіи тока раздраженіе имѣетъ мѣсто на катодѣ, а при размыканіи — на анодѣ, нетрудно объяснить т. назыв. *Пфлюгеровскіе законы сокращенія мышцъ* при раздраженіи нервовъ постояннымъ токомъ. При пользованіи постояннымъ токомъ сокращеніе мышцы наблюдается только въ моментъ замыканія и размыканія, и притомъ это бываетъ только при токахъ средней силы; при токахъ слабыхъ, а также при очень сильныхъ токахъ сокращеніе появляется или только при замыканіи, или только при размыканіи тока, смотря по тому, имѣемъ ли мы *восходящій* токъ, т. е. идущій по нерву въ центростремительномъ направленіи, или *нисходящій* токъ, т. е. токъ центробѣжнаго направленія. Въ нижеслѣдующей таблицѣ сопоставлены различные случаи законовъ Пфлюгера:

Токъ.	Восходящій.		Нисходящій.	
	Замыканіе.	Размыканіе.	Замыканіе.	Размыканіе.
Слабый	Сокращеніе	Покой	Сокращеніе	Покой
Средній	Сокращеніе	Сокращеніе	Сокращеніе	Сокращеніе
Сильный	Покой	Сокращеніе	Сокращеніе	Сокращеніе

По общему правилу, всё тѣ причины, которыя вліяютъ на возбудимость нервовъ, какъ тепло, холодъ, яды и проч., въ томъ же смыслѣ вліяютъ и на проводимость. Однако, подвергая двигательный нервъ продолжительному дѣйствию угольной кислоты до полного угасанія возбудимости этого нерва, Грюнгагенъ убѣдился, что въ то же самое время раздраженіе перва выше отравленнаго углекислотой участка передается на мышцу; этотъ опытъ доказываетъ, повидимому, что возбудимость не стоитъ въ неразрывной связи съ проводимостью; во всякомъ случаѣ это заключеніе мало вѣроятно, и можно думать, что въ опытѣ Грюнгагена была допущена ошибка.

4. Электрическія явленія въ нервахъ.—Подобно мышцамъ, перерѣзанные нервные стволы обнаруживаютъ т. назыв. *токи покоя*; законы этихъ токовъ и причина ихъ тѣ же самыя, что и въ мышцахъ, т. е. они зависятъ отъ умирания нервнаго вещества на поперечномъ разрѣзѣ нерва, который, какъ и въ мышцахъ, является электроотрицательнымъ, а продольная поверхность—электроположительной.

Всякій пунктъ нерва, переходя въ возбужденное состояніе, прежде этого становится электроотрицательнымъ по отношенію къ покойному нервному веществу. Другими словами, предъ волной возбужденія по нерву пробѣгаетъ волна *отрицательнаго колебанія*, распространяющаяся вдоль нерва съ той же скоростью, какъ и волна возбужденія. Въ виду того, что ни химическихъ, ни тепловыхъ, ни механическихъ явленій на нервѣ во время его возбужденія до сихъ поръ не удалось констатировать совершенно, мы можемъ судить о дѣятельности нерва или косвеннымъ путемъ по работѣ того органа (мышца, железа), съ которымъ нервъ связанъ, или же, если это невозможно (центростремительные нервы), изслѣдуя его электрическія свойства; наличность отрицательнаго колебанія служить единственнымъ безусловно вѣрнымъ признакомъ возбужденнаго состоянія нерва.

Нервные стволы обнаруживаютъ еще одно электрическое явленіе, которое слабо выражено на мышцахъ и котораго поэтому въ главѣ о мышцахъ мы не касались совершенно. Это т. назыв. *физическій электротонусъ*. Явленіе состоитъ въ слѣдующемъ.

Если черезъ участокъ нерва пропускать постоянный батарейный токъ, то во вѣнчолосныхъ пространствахъ нерва по ту и другую сторону отъ поляризующихъ электродовъ появляются токи, имѣющіе внутри нерва то же направленіе, какое имѣетъ поляризующій батарейный токъ. Послѣ размыканія батарейнаго тока исчезаютъ и эти электротонические токи (см. рис. 180).

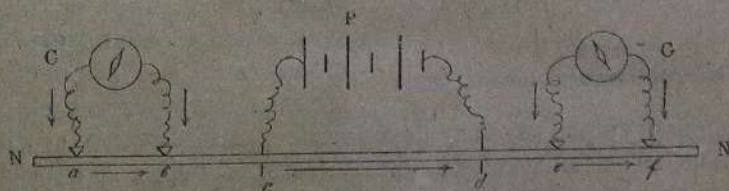


Рис. 180.

Расположеніе опыта для изученія физическаго электротона.

NN—нервъ. *P*—батарея. *G, G'*—гальванометры; *a, b, c, d, e, f*—электроды. Стрѣлками обозначено направленіе поляризующаго тока (*Pcd*) и электротоническихъ токовъ (*Gab* и *G'e'*)

Для объясненія явленія Л. Германъ построилъ искусственную схему которая по своей конструціи соответствовала бы физическому строенію

перва. Мякотное нервное волокно состоитъ изъ центрально расположеннаго осевого цилиндра и окружающей его мѣлиновой обкладки; другими словами, по оси нервного волокна проходитъ образование, имѣющее другой химическій составъ и, слѣдовательно, другія физическія свойства, чѣмъ окружающая его оболочка. Подражая такому устройству нерва, Германъ въ своей схемѣ замѣняетъ нервъ стеклянной трубкой, по оси которой проходитъ платиновая проволока; трубка наполняется насыщеннымъ растворомъ сѣрнокислаго цинка; проволока изображаетъ собой, слѣдов., осевой

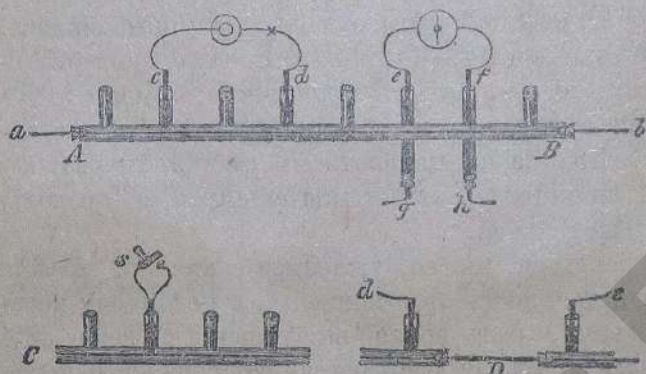


Рис. 181.

Схема Германа.

c, d—электроды батареи; *e, f*—электроды, отводящіе токъ къ гальванометру; *ab*—проволока; *AB*—стеклянная трубка, наполненная солянымъ растворомъ.

искусственной схемѣ воспроизводится вполнѣ явленіе физическаго электрона. Чѣмъ же объясняется это явленіе?

Для пониманія электротоническихъ токовъ припомнимъ, что на границѣ двухъ физически неоднородныхъ проводниковъ, изъ которыхъ одинъ принадлежитъ къ проводникамъ второго рода (или электролитамъ, какъ растворъ соли въ нашей схемѣ), всегда отлагаются іоны. Слѣдовательно, какъ только по участку *cd* начинаетъ циркулировать батарейный токъ, на поверхности проволоки въ этомъ участкѣ начинаютъ отлагаться іоны,

а отложеніе іоновъ увеличиваетъ сопротивленіе току. Вслѣдствіе этого токъ, шедшій вначалѣ отъ электрода *c* черезъ платиновую проволоку къ электроду *d* по кратчайшему пути, теперь вслѣдствіе отложенія іоновъ начинаетъ вѣтвиться, дѣлая петли все большей и большей длины. Часть этихъ петель попадаетъ

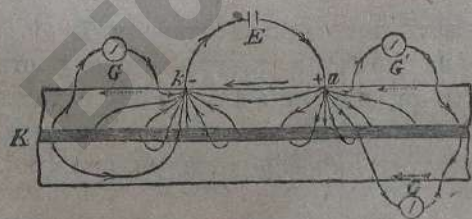


Рис. 182.

Къ теоріи электрона.

въ дѣль гальванометра; мы получаемъ токъ, который какъ будто возникаетъ самостоятельно во вѣншнихъ пространствахъ нерва, а на самомъ дѣлѣ этотъ токъ представляетъ собой лишь петлю батарейнаго тока (см. рис. 182).

§ 3.—Общая физиологія нервной клѣтки.

Нервные клѣтки находятся не только въ сѣромъ веществѣ нервныхъ центровъ, онѣ разбѣяны также на протяженіи нервныхъ стволовъ и на

периферическихъ концахъ ихъ (узлы симпатическаго нерва, периферическіе узлы спинномозговыхъ нервовъ). Функція нервныхъ клѣтокъ будетъ выяснена вполнѣ послѣ изложенія физиологіи нервныхъ центровъ; здѣсь мы коснемся лишь главныхъ пунктовъ: возбудимости нервной клѣтки и характера ея реакціи.

1. Возбудимость нервной клѣтки.—Большинство искусственныхъ раздражителей, къ которымъ такъ чувствительны нервы и мышцы, не оказываютъ дѣйствія на нервную клѣтку (исключеніе составляютъ, какъ увидимъ ниже, нервныя клѣтки мозговой коры). Наоборотъ, нервныя клѣтки очень чувствительны къ внутреннимъ раздражителямъ, т. е. количеству крови въ капиллярахъ, ея температурѣ, химическому составу и проч.; онѣ раздражаются анеміей и гипереміей, теплотой, накопленіемъ CO_2 въ крови. Если оставить въ сторонѣ эти, до извѣстной степени, случайные раздражители нервной клѣтки, то ея нормальнымъ раздражителемъ слѣдуетъ признать то нервное колебаніе, которое приносится къ ней по чувствительному нерву или непосредственно, или чрезъ посредство другой нервной клѣтки и неврита этой послѣдней; слѣдов., въ концѣ концовъ раздраженіе нервной клѣтки родится на периферіи, оно происходитъ изъ раздраженія периферическихъ концовъ чувствительныхъ нервовъ внѣшними раздражителями.

По сравненію съ нервами, нервныя клѣтки обнаруживаютъ очень тонкую чувствительность: ничтожный механическій инсультъ, кратковременная остановка кровяного тока уже губельно вліяютъ на нервныя клѣтки. Возбудимость нервныхъ клѣтокъ угасаетъ также при анеміи, при чемъ здѣсь первоначально имѣетъ мѣсто стадій возбужденія. Поэтому перевязка брюшной аорты (опытъ Стенона) почти тотчасъ же парализуетъ вслѣдствіе анеміи спинного мозга у теплокровныхъ животныхъ движеніе и чувствительность въ задней половинѣ туловища. Перевязка всѣхъ артерій, (сонныхъ и позвоночныхъ), питающихъ мозгъ, немедленно вызываетъ обморочное состояніе. Если анемія продолжалась не слишкомъ долго, послѣ снятія лигатуръ возбудимость нервныхъ клѣтокъ мало-по-малу появляется вновь. Впрочемъ, остановка кровяного тока очень быстро уничтожаетъ возбудимость также периферическихъ нервныхъ окончаній. Такъ, черезъ нѣсколько секундъ послѣ наложенія лигатуры на брюшную аорту, раздраженіе нерва не вызываетъ сокращенія мышцы, хотя при прямомъ раздраженіи мышца еще сокращается. Нервъ въ этомъ случаѣ сохраняетъ еще свои нормальныя свойства, но раздраженіе не передается на мышцу, потому что двигательная пластинка послѣдней парализована въ силу анеміи. Дѣйствіе анеміи въ этомъ случаѣ сходно съ дѣйствіемъ кураре.

Нѣкоторые яды, какъ стрихнинъ, бруцинъ, пикротоксинъ и др., значительно усиливаютъ возбудимость нервныхъ клѣтокъ; другіе, напр. NaBr , снотворныя средства (эвпръ, хлороформъ, хлораль-гидратъ и проч.), наоборотъ, понижаютъ возбудимость.

2. Форма возбужденія нервныхъ клѣтокъ.—Мы разсмотримъ главныя формы, характеризующія возбужденіе нервныхъ клѣтокъ: рефлекторную дѣятельность, автоматизмъ, задерживающее дѣйствіе, воспріятіе ощущеній, регулировку питанія нерва.

а. *Рефлекторная дѣятельность.*—Подробно мы разсмотримъ рефлекторную дѣятельность при описаніи сѣраго вещества спинного мозга. Здѣсь укажемъ лишь, что рефлекторный актъ, т. е. превращеніе чувствительнаго раздраженія въ движеніе, требуетъ для своего осуществленія связи по крайней мѣрѣ между двумя нейронами, чувствительнымъ и двигательнымъ. Периферическое раздраженіе, передаваемое по чувствующему нервному волокну къ центру чувствительнаго нейрона, сообщается по невриту этого нейрона дендритамъ двигательнаго нейрона, а отсюда отражается на периферію по осевому цилиндру двигательнаго нерва. Слѣдовательно, *рефлекторную дугу* схематически можно представить себѣ состоящей изъ центростремительнаго нервнаго волокна, нервнаго центра и центробѣжнаго волокна (см. рис. 178). Мы предполагаемъ а priori, что видоизмѣненіе нервнаго возбужденія, имѣющее при этомъ мѣсто, происходитъ въ нервной клѣткѣ; но, какъ справедливо замѣчаетъ Мора, этотъ взглядъ не основанъ на какихъ либо экспериментальныхъ данныхъ и одинаково возможно было бы предположить, что анатомическимъ субстратомъ рефлекторнаго акта служить пунктъ соединенія чувствительнаго и двигательнаго нейрона. И въ самомъ дѣлѣ, характеръ рефлекторнаго акта совершенно не измѣняется, все равно, прилагается ли раздраженіе ниже или выше центра чувствительнаго нейрона, т. е. раздражается ли чувствительный нервъ гдѣ нибудь на своемъ протяженіи между периферическимъ окончаніемъ и межпозвоночнымъ узломъ или же раздраженію подвергается задній корешокъ гдѣ нибудь на протяженіи между межпозвоночнымъ узломъ и спиннымъ мозгомъ. Слѣдоват., клѣтка чувствительнаго нейрона не принимаетъ никакого участія въ видоизмѣненіи характера периферическаго раздраженія, идущаго по чувствительному нерву. Обобщая этотъ частный случай, мы приходимъ къ выводу, что нервныя клѣтки, принимая участіе въ проведеніи нервнаго возбужденія, не модифицируютъ его и поэтому единственной экспериментально доказанной функцией нервныхъ клѣтокъ нужно считать питаніе ихъ отростковъ.

Этотъ взглядъ согласуется съ выше изложенной теоріей Бэтэ, по которой нейропилъ является субстратомъ центральныхъ нервныхъ явленій въ актѣ рефлекса.

Какъ бы ни было, но нервную клѣтку мы должны представлять себѣ не иначе, какъ со всѣми ея отростками, а потому нѣтъ никакого неудобства въ томъ, что въ нашей обычной рѣчи мы приписываемъ нервнымъ клѣткамъ не только способность проводить возбужденіе, но и видоизмѣнять его характеръ. Поэтому можно, какъ говоритъ Бони, разсматривать нервную клѣтку, „какъ настоящій резервуаръ движенія и называть *нервнымъ разрядомъ* (выраженіе, ничего не предвѣщающее) нервный импульсъ, неизвѣстный во своей внутренней природѣ“. Этотъ разрядъ въ нервной клѣткѣ очень кратковремененъ, и поэтому въ тѣхъ случаяхъ, когда нервная клѣтка должна работать въ теченіе болѣе продолжительнаго времени, напр., при длительномъ сокращеніи мышцы, разрядъ энергіи не происходитъ непрерывно, а состоитъ изъ ряда послѣдовательныхъ разрядовъ, быстро слѣдующихъ одинъ за другимъ; мы знаемъ, что искусственный тетанусъ, получаемый раздраженіемъ двигательнаго нерва, также имѣетъ прерывистый характеръ. Если, подъ влияніемъ болѣзненнаго процесса или вслѣдствіе

усталости, эти слѣдующіе другъ за другомъ первные разряды сильно замедляются, мышечныя сокращенія сливаются другъ съ другомъ очень несовершенно, и мы получаемъ мышечную *дрожь*.

Другимъ характернымъ свойствомъ нервныхъ клѣтокъ является то, что молекулярныя колебанія, имѣющія мѣсто въ нихъ во время работы, происходятъ тѣмъ легче, чѣмъ чаще они повторяются. Съ этой точки зрѣнія процессы въ нервныхъ клѣткахъ обнаруживаютъ то же самое явленіе *сложенія*, *суммированія*, которое мы наблюдали при мышечныхъ сокращеніяхъ (т. е. временное увеличеніе возбудимости какъ бы вслѣдствіе накопленія раздраженій); но нервныя клѣтки подъ вліяніемъ повторныхъ раздраженій, кромѣ того, пріобрѣтаютъ на болѣе продолжительное время особую неустойчивость, позволяющую имъ реагировать на самыя слабыя раздраженія. Поэтому какая нибудь сложная мышечная работа вначалѣ требуетъ большого напряженія вниманія и воли, а затѣмъ становится совершенно машинальной (напр., письмо, игра на музыкальныхъ инструментахъ и проч.). Правда, что для полнаго пониманія этихъ явленій привыканія необходимо еще допустить, что вслѣдствіе повторенія однихъ и тѣхъ же движеній первные токи, распространявшіеся сперва на большое число нервныхъ клѣтокъ (припомните тѣ лишнія движенія головой, туловищемъ, языкомъ, которыя дѣлаетъ учащійся письму!), мало-по-малу сосредоточиваются на все болѣе ограниченныхъ группахъ нейроновъ.

б. *Автоматизмъ нервныхъ центровъ*.—Нѣкоторыя группы нервныхъ клѣтокъ, повидимому, работаютъ автоматически, т. е. или безъ непосредственнаго участія какого бы то ни было внѣшняго раздражителя (наприм. при такъ назыв. произвольныхъ движеніяхъ) или подъ вліяніемъ только внутреннихъ раздражителей, напр., угольной кислоты, крови (дыхательный центръ). Однако, безъ раздраженія, въ истинномъ смыслѣ слова самопроизвольно, нервныя клѣтки не могутъ, повидимому, работать. Нервныя клѣтки ничѣмъ не отличаются въ этомъ отношеніи отъ другихъ клѣтокъ организма, а во всѣхъ, вообще, живыхъ клѣткахъ мы имѣемъ дѣло только съ превращеніемъ энергій, а превращеніе потенциальной энергій въ кинетическую въ нервной клѣткѣ такъ же, какъ и въ мышечномъ волокнѣ, можетъ происходить только подъ вліяніемъ раздражителя, подобно тому, какъ взрывчатое вещество взрываетъ только отъ дѣйствія какой либо внѣшней причины, напр., при ударѣ.

Наиболѣе разительные примѣры автоматизма мы встрѣчаемъ въ гангліозныхъ клѣткахъ тѣхъ органовъ, которые обнаруживаютъ ритмическія сокращенія, каковы сердце, кишки; эти органы продолжаютъ сокращаться и послѣ вырѣзыванья изъ тѣла, пользуясь при этомъ разрядами энергій своихъ нервныхъ узловъ; при доставкѣ питательной жидкости движенія ихъ могутъ продолжаться въ теченіе очень долгаго времени. Мы уже касались этого вопроса, говоря о сердцѣ. То же явленіе наблюдается и на кишкѣ: при погруженіи отрѣзка тонкой кишки кролика въ искусственную питательную жидкость, содержащую въ растворѣ только соли, главнымъ образомъ, NaCl (6%), KCl (0,3%), CaCl_2 (0,1%), NaHCO_3 (1,5%), перистальтическія движенія кишки при 37° наблюдаются въ теченіе цѣлаго дня. При такой постановкѣ опыта очень удобно изучать механизмъ перисталь-

тики, т. е. механизмъ автоматической работы кишечныхъ ганглий. Такого рода опыты выяснили, что Са абсолютно необходимъ для движеній кишечника; въ жидкости, содержащей всѣ перечисленныя соли, за исключеніемъ CaCl_2 , кишка послѣ очень кратковременной дѣятельности переходитъ въ полный покой, въ которомъ и остается до тѣхъ поръ, пока къ жидкости не прибавятъ известковой соли, хотя въ небольшомъ количествѣ; тогда перисталтическія движенія быстро начинаются вновь. Слѣдов., соли извести необходимы для работы периферическихъ ганглий (Гедонъ и Флейгъ). Точно такъ же вызванная искусственно дѣятельность вырѣзаннаго сердца скоро прекращается, если въ пропускаемой черезъ сердце жидкости не содержится кальція.

в. *Явленія задержки.*—Нервные клѣтки оказываютъ на другіе нервные элементы не только возбуждающее, а также и задерживающее дѣйствіе, замедляя, ослабляя или совершенно подавляя освобожденіе нервной энергии въ этихъ послѣднихъ. Это явленіе носитъ названіе *задерживающаго* или *тормозящаго дѣйствія*. Хорошимъ примѣромъ этого рода можетъ служить то постоянное задерживающее вліяніе, которое оказываетъ продолговатый мозгъ черезъ посредство блуждающихъ нервовъ на сердце. Мы уже упоминали, что расширеніе сосудовъ при раздраженіи соответствующихъ нервовъ также объясняется задерживающимъ дѣйствіемъ. Изучая функцію нервныхъ центровъ, мы всегда должны имѣть въ виду явленія задержки.

Причина тормозящаго дѣйствія неизвѣстна. Говель предполагаетъ, что раздраженіе блуждающаго нерва оказываетъ задерживающее дѣйствіе на сердце вслѣдствіе освобожденія калия, который вызываетъ расслабленіе мышечнаго волокна. Правда, если чрезъ сердце лягушки пропустить струю чистаго солевого раствора, то блуждающій нервъ, по наблюденіямъ Шиффа, сейчасъ же теряетъ свое тормозящее дѣйствіе. Но, по опытамъ Бускэ и Пашона, это зависитъ отъ отсутствія кальція, а не калия. Достаточно прибавить къ жидкости самое незначительное количество кальція, чтобы блуждающій нервъ сохранилъ свое тормозящее дѣйствіе, и такимъ свойствомъ обладаетъ только кальцій.

г. *Воспріятіе ощущеній.*—Высшіе нервные центры способны воспринимать ощущенія; это значитъ, что явленія, происходящія въ этихъ центрахъ, *доходятъ до сознанія*. Однако, сознательность не есть неизмѣнный признакъ этихъ центровъ, потому что многіе нервные акты, бывшіе первоначально сознательными, при повтореніи становятся безсознательными.

д. *Регуляція процессовъ питанія въ нервѣ.*—Мы уже указывали, что нервная клѣтка регулируетъ питаніе своихъ отростковъ, оказывая на послѣдніе *трофическое дѣйствіе*. Послѣ перерѣзки какого либо изъ отростковъ отрѣзанный участокъ отмираетъ. При перерѣзкѣ смѣшаннаго нерва (содержащаго двигательныя и чувствительныя волокна) всѣ волокна периферическаго отрѣзка, отдѣленные разрѣзомъ отъ соответствующихъ нервныхъ клѣтокъ, перерождаются на всемъ протяженіи. Это трофическое дѣйствіе нервной клѣтки простирается на самыя отдаленныя развѣтвленія нервовъ и даже на иннервируемыя нервами ткани. Поэтому питаніе тканей сильно страдаетъ послѣ перерѣзки нервовъ. Слѣдствіемъ такой перерѣзки является перерожденіе мышцъ и железистыхъ элементовъ, раз-

наго рода пораженія кожи и ея придатковъ и проч. Эти явленія не всегда возможно объяснить сосудодвигательными разстройствомъ, вызванными перерѣзкой сосудодвигательныхъ волоконъ, проходящихъ въ нервныхъ стволахъ; поэтому принимаютъ, что первы оказываютъ непосредственное *трофическое* вліяніе на клітки тканей.

ГЛАВА II.

Спеціальная фізіологія движенія.

Фізіологія животнаго движенія составляетъ видную часть частной фізіологіи. Но въ этомъ краткомъ руководствѣ мы вынуждены значительно сократить ея предѣлы и изучить только механизмы передвиженія тѣла въ пространствѣ и образованія звуковъ. По вопросамъ о механикѣ суставовъ и о способѣ дѣйствія каждой мышцы въ отдѣльности нужно обращаться къ учебникамъ анатоміи. Съ другой стороны, всё относящіяся сюда данныя физики и механики содержатся въ соответствующихъ главахъ учебниковъ физики, и мы здѣсь только едва коснемся этихъ данныхъ.

1-й отд. — Ходьба.

Различныя кости нашего скелета двигаются благодаря сокращеніямъ мышцъ и являются тѣмъ или другимъ изъ двухъ родовъ рычаговъ, извѣстныхъ въ механикѣ. Въ рычагѣ перваго рода точка опоры находится, какъ извѣстно, между двумя точками приложенія силы; примѣромъ такого рычага можетъ служить положеніе головы на вершинѣ позвоночнаго столба, при чемъ точка опоры лежитъ здѣсь въ сочлененіи атланта съ затылочной костью; съ одного конца рычага дѣйствуетъ тяжесть лица, стремящаяся наклонить голову впередъ, съ другого конца рычага — мышечная тяга затылочныхъ мышцъ. Въ рычагѣ втораго рода обѣ точки приложенія силы лежатъ по одну сторону точки опоры; поднимаясь на цыпочки при помощи икроножныхъ мышцъ, прикрѣпленныхъ чрезъ Ахиллово сухожиліе къ пяточному отростку, мы поднимаемъ грузъ тѣла, дѣйствующій по отвѣсу на голеностопный суставъ; точка опоры лежитъ въ ножныхъ пальцахъ. При каждомъ движеніи тѣла, даже очень простомъ, принимаетъ участіе цѣлый рядъ мышцъ, не только тѣ мышцы, которыя по своему анатомическому положенію стоятъ въ наиболѣе благоприятныхъ для даннаго движенія условіяхъ, но, между прочимъ, и ихъ антагонисты (Дюшеннъ, де Булонъ). Такъ, при сгибательныхъ движеніяхъ принимаютъ участіе не только сгибатели, но и разгибатели, и наоборотъ.

Прежде, чѣмъ изслѣдовать мышечныя движенія, имѣющія мѣсто при ходьбѣ и бѣгѣ, скажемъ два слова о равновѣсіи тѣла при стояніи.

1. Стояніе.—Для поддержанія равновѣсія тѣла при стояніи необходимо, чтобы отвѣсная линія, проходящая чрезъ центръ тяжести тѣла, падала внутри площади опоры, каковая у человѣка ограничена линіями, соединяющими концы пальцевъ и пятки. Это достигается благодаря дѣйствию раз-