СОВРЕМЕННЫЕ ПРОБЛЕМЫ
ЕСТЕСТВОЗНАНИЯ

Под общей редакцией А. Д. Архангельского, Н. К. Кольцова,
В. А. Костицына, П. П Лазарева и Л. А. Тарасевича

Книга 7.

П. П. ЛАЗАРЕВ

ИОННАЯ ТЕОРИЯ ВОЗБУЖДЕНИЯ

ГОСУДАРСТВЕННОЕ ИЗДАТЕЛЬСТВО

П. П. ЛАЗАРЕВ

ИОННАЯ ТЕОРИЯ ВОЗБУЖДЕНИЯ

ГОСУДАРСТВЕННОЕ ИЗДАТЕЛЬСТВО
МОСКВА 1923 ПЕТРОГРАД

Гиз. № 3313 Главлит № 4320. (Москва) Напеч. 5.000 экз

Мосполиграф, 1-я Образцовая типография, Пятницкая, 71.

ПРЕДИСЛОВИЕ.

Биологическая Физика сделала за последние десятилетия значительные успехи. За это время появились капитальные работы, выясняющие приложимость первого и второго закона термодинамики к живому организму, появились классические работы Gullstrand'a, являющиеся прямым продолжением работ Helmholtz'a над преломлением лучей в глазу, далее, возникло имеющее огромное практическое значение учение O. Fischer'a о механике сочленений, наконец, появились работы над основным вопросом превращения энергии в живом теле—именно исследования Baly над ассимиляцией CO_2 в растении.

В то же время в России, в лаборатории, руководимой нами, были решены многочисленные вопросы, связанные с явлениями раздражения органов чувств и нервных окончаний, и было в общих чертах завершено развитие ионной теории возбуждения.

В выпусках серии «Современные проблемы естествознания» необходимо было коснуться и вопросов биологической физики, которые предположено разделить на две части. К первой части должны относиться все вопросы, связанные с деятельностью органов чувств и нервной системы (физиология животных процессов), во вторую часть войдут приложения термодинамики и фотохимии к разным областям физиологии (физиология растительных процессов).

Настоящая книга, являющаяся обработкой серии лекций, читанных в Академии наук в Петрограде в 1918 году, касается ряда вопросов теории возбуждения, над которыми работала и работает руководимая нами лаборатория, начиная с 1902 года. Некоторые отделы уже были изложены нами в «Исследованиях по ионной теории возбуждения» (Москва, 1916 г.), однако за последнее время было получено много новых данных, касающихся, главным образом, нервной системы,

мышц, психофизического закона, и эти главы пришлось обработать заново и ввести в книгу.

Главная цель работы заключается в том, чтобы познакомить читателя с текущими задачами учения о возбуждении и показать те перспективы, которые рисуются перед исследователем в этой области, благодаря приложению физико-химической методики исследования.

П. Лазарев.

Москва. Институт Биологической Физики. Июнь 1922.

ВВЕДЕНИЕ.

О методах теоретического исследования в физиологии и об основных гипотезах, лежащих в основе этого исследования.

Изучение всякого процесса физического мира слагается из следующих стадий: из экспериментального исследования определеннаго класса явлений, ведущего к установлению чисто эмпирическим путем первых количественных закономерностей, иногда тесно связанных с гипотетическими представлениями о природе явления и позволяющих получить количественную связь между факторами, входящими в изучаемый процесс природы. Далее следует вторая стадия—стадия математической обработки основных законов и анализа следствий, вытекающих из них. Этот период развития науки, позволяющий чисто внешним образом связать отдельные закономерности в более общие законы и сопровождающийся опытной проверкой заключений, полученных путем анализа, доставляет науке обширный и важный по своим практическим приложениям материал, давая в то же время точное обоснование основных законов на опыте путем изучения следствий, вытекающих из них. Особенно важен этот период в тех областях науки, где основные законы не допускают точного количественного изучения; в этом случае экспериментальная поверка следствий является в то же время исследованием степени точности основных законов.

В некоторых областях, напр., в механике, установление основных законов и вывод путем анализа следствий из них составляют все содержание науки, и это обстоятельство позволило некоторым ученым утверждать, что и в области всего точного знания описание явлений путем математического изображения законов природы составляет идеальную форму науки,

к которой должно стремиться свести все явления внешнего мира [1]).

Однако ум человеческий не довольствуется только знанием количественных связей между величинами, входящими в изучаемое явление [2]), не удовлетворяется одним эмпирическим установлением опытных законов и выводом следствий из них. Является естественное желание свести эти законы к еще более простым, и потому более понятным закономерностям, наблюдаемым в основных областях точного знания, и дать для опытных законов определенное объяснение, основанное на простых и ясных гипотетических представлениях [3]).

Построение теории в этой стадии развития требует приведения сложных комплексов явлений природы к более простым, доступным нашим чувствам процессам, позволяющим объяснить все разнообразие проявлений сил и движений в изучаемых явлениях. Таким путем, установление одной общей гипотезы о причинах данного класса явлений сводит все разнообразие фактов, наблюдаемых при изучении явления, к разнообразию действий сил, проявляющихся в моделях, представляющих изучаемый процесс природы. Так, напр., в кинетической теории газов допускается, что газ есть система материальных

---

[1]) По отношению к механике такое утверждение мы находим у Kirchhoff'a: Vorlesungen über mathematische Physik. Mechanik. p. III. Leipzig 1876.

Говоря о неясности самого понятия причины явления, Kirchhoff пишет: „Эта неясность сказалась, например, в различии взглядов на то, являются ли законы инерции и параллелограмма сил результатом опыта—аксиомами—или же они представляются положениями, которые могут и должны быть доказаны логически. При той строгости, которую допускают выводы механики, мне представляется желательным устранить из нее подобные неясности даже в том случае, если это связано с ограничением ее задачи. Поэтому я выставляю задачей механики описание движений, происходящих в природе, при чем это описание должно быть наиболее полным и простым". Позднее Ostwald (Elektrochemie, ihre Geschichte und Lehre, p. 3 — 8. Leipzig, 1896) высказал ту же мысль в приложении ко всему естествознанию.

[2]) В предисловии к классическому трактату механики W. Thomson и P. Tait пишут: „Наблюдение, классификация и описание явлений должны предшествовать в каждой части естествознания теории". (Lord Kelvin and Tait. Treatise on natural philosophy, p. V. Cambridge, 1912).

[3]) Boltzmann следующим образом характеризует это стремление науки: „Задача науки состоит в объяснении более сложного более простым, или, если угодно, в наглядном представлении явлений образами, заимствованными из более простой области явлений". Boltzmann „Die Prinzipien der Mechanik". Popul. Schriften, S. 334. Leipzig, 1905.

телец, движущихся по всевозможным направлениям без сопротивления; мы можем выяснить причины давления, причины теплопроводности и внутреннего трения газов и т. д., рассматривая механически систему точек и изучая различные виды ее движений, соответствующие, по нашей гипотезе, условиям опыта [1]).

Таким образом возникают теории, широко использующие механические, электродинамические или иные модели, объединяющие разрозненные закономерности отдельных областей науки в стройное целое и часто связывающие области естествознания, далеко стоящие друг от друга. Этот последний шаг в деле изучения процессов природы представляет большой интерес не только потому, что устанавливает внутреннюю, интимную связь между отдельными законами, полученными на опыте, давая им, таким образом, рациональное объяснение, но также и потому, что развитая математическая теория позволяет часто делать дальнейшие количественные выводы и находить такие числовые результаты, которые не были еще предметом экспериментального изучения, являясь, таким образом, путеводной нитью для опытного исследования.

Требования строгого количественного согласия теории и опыта ограничивают произвол в развитии теории, и только те выводы, которые выдержали строгую экспериментальную количественную проверку, могут считаться установленными и лечь в основание практических приложений и научных обобщений в смежных областях науки [2]).

---

[1]) Совершенно ясно мысль о значении теории была высказана еще в 1834 году W. Herschell'ем, который пишет: „Конечной целью физических теорий является анализ явлений, изучение скрытых процессов, которые употребляет природа, чтобы произвести эти явления". (J. F. W. Herschell. Discours sur l'étude de la philosophie naturelle, p. 190. Paris, 1834).

[2]) По поводу характеристики теории, приведенной выше, мы сошлемся на следующие слова W. Wien'a в его прекрасной речи „Ziele und Methoden der theoretischen Physik", 6. Würzburg, 1914.

„Истинная теоретическая физика,—пишет Wien,—обладает палладиумом, который защищает ее от произвола и который состоит в количественном сравнении теории с наблюдениями. Требованием численной проверки свобода теоретика-физика сильно ограничена. Он должен отбросить все теории, которые не дают количественного совпадения, и всякий, кто занимался теоретической физикой, вспомнит, что бо́льшая часть мыслей, пришедших ему в голову для объяснений определенных процессов, была признана негодной. Этот отбор, производимый самой природой, так велик, что многие теоретики-физики, временами, кажутся работающими бесплодно. В то время как хороший экспериментатор после многих неудач всегда получает положительный

Дальнейшее развитие науки состоит во всесторонней проверке следствий теории, и если эти последние согласны с экспериментом, то научная теория, достаточно прочно обоснованная опытом, является, в свою очередь, средством для получения обобщений, расширяющих все больше и больше область ее приложения. С практической точки зрения, подобные теории, сводящие к простейшим схемам более сложное явление и удовлетворяющие всем следствиям экспериментального изучения явлений, представляются изображением явления природы; однако с точки зрения философской нельзя, конечно, не поставить и здесь некоторого ограничения, во-первых потому, что теоретическая схема, удовлетворяющая законам явления, часто не является единственно возможной, так что решение вопроса не представляется однозначным [1]); далее потому, что задача теории должна носить не характер абсолютного познания истины в самой себе, а должна ставить более узкую, практическую задачу—дать средство для ума, связать разрозненные факты в одно стройное целое и таким путем произвести систематизацию фактов данной области науки [2]). При двух равно возможных теоретических схемах, более простая должна быть предпочитаема более сложной, и построение теории вначале желательно производить на упрощенном, идеализованном механизме, представляющем явление природы.

Таким путем возникли в механике представления об абсолютно твердом теле, представления об идеальной жидкости и т. д.

Теории, выведенные из заведомо неверных, упрощенных схем, имеют ограниченную сферу приложения и при дальней-

---

результат, теоретик-физик может весьма долго работать бесплодно, если ему не приходят правильные мысли. Helmholtz описал муки мышления, не приводящие к цели, и они случаются тем легче, чем выше требования, которые предъявляет исследователь к своей работе. Исследователь, устанавливающий только качественные теории, не имеет никакого представления об этих трудностях".

[1]) Доказательство этого положения для механически объяснимых явлений, дано Poincaré (H. Poincaré. Electricité et Optique. Introduction: p. V—VIII. Paris, 1901).

[2]) По этому поводу можно привести следующее мнение Boltzmann'a, „Я того мнения, что задача теории состоит в построении образа внешнего мира, существующего только для нас, образа, который служит нам путеводной нитью во всех наших мыслях и экспериментах". L. Boltzmann. Die Bedeutung von Theorien. Popul. Schriften, S. 77. Leipzig, 1905. Сравни также: H. Poincaré: La Science et l'hypothèse и P. Duhem. Ziel und Struktur der physikalischen Theorien.

ших исследованиях приводят к противоречию с действительностью; тогда возникает стремление устранить в теоретической схеме те ее части, которые противоречат эксперименту, и новые построения, ближе подходящие к данным опыта, все больше и больше приближают теорию к механизму, который мы должны мыслить существующим в данном классе явлений. Для построения теории является особенно выгодным, если экспериментальные методы и наблюдения не дают сразу данных, обладающих большой степенью точности, и, таким образом, позволяют не учитывать массу второстепенных, сопутствующих явлений, которые затрудняют установление простых эмпирических закономерностей. В этом отношении, напр., наблюдения Tycho Brahe, давшие Kepler'у материал для создания его законов, были по точности как раз достаточны, чтобы характеризовать движения планет вокруг солнца в первом приближении. Если бы, наоборот, Kepler получил те точнейшие наблюдения, которые можно иметь в наше время, то, конечно, его попытка нахождения эмпирического закона не могла бы привести из-за сложности всего явления к простым и достаточно ясным результатам и не дала бы поэтому и Newton'у того материала, из которого создалась теория всемирного тяготения.

Положение наук, в которых методы экспериментирования и теория развиваются параллельно друг другу, оказывается, таким образом, более благоприятным, чем областей знания, где опытная методика далеко обгоняет теорию, как это, напр., наблюдается в области физической химии или в некоторых областях экспериментальной биологии. В этом случае развитие теории делается более трудным и сложным.

Путь развития, представленный на предыдущих страницах, проделали многие отделы точного естествознания. Этот путь завершила теоретическая механика, по этому пути шла и идет в настоящее время теоретическая физика, наконец, по тому же направлению начинает итти теоретическая химия, и те успехи, которые были сделаны в этой последней области знания за последние десять лет, ясно показывают, что современная наука выработала верный путь развития теории и позволяет рациональным образом, видоизменяя его, приспособлять к специальным требованиям, поставленным различными областями естествознания.

Если мы перейдем от основных наук физики и химии, изучающих явления и вещества в наиболее простых условиях

опыта, к наукам, исследующим явления в их природных условиях, то мы встретимся здесь лишь с большею сложностью процесса, в котором одновременно могут принимать участие несколько факторов.

Такими особенностями отличается, напр., метеорология, где явления, наблюдаемые в данный момент, должны сразу зависеть от такой массы причин, что построение полной теории часто не представляется возможным. Однако и здесь можно, отвлекаясь от всего несущественного, более или менее случайного, дать картину процесса, основываясь на точных физических основаниях. Невозможность построения теории зависит часто лишь от чрезвычайной сложности математического анализа, требующегося при разрешении данного вопроса. В этом случае иногда прибегают к одному методу, который позволяет удобно и изящно разрешить задачу, обходя трудности математического учета явления. Метод состоит в том, что применяют эксперимент, поставленный в определенных, заранее известных условиях, которые должны более или менее подражать тому, что наблюдается при изучаемом явлении природы. Так, напр., исследуя явления радуги при освещении солнцем дождя, мы можем вместо очень сложного математического анализа явления, дающего пока лишь приблизительные результаты, получить все явления радуги, если освещать искусственный дождь лучами яркого источника света. В этом случае, вместо одного сложного явления, протекающего в естественных условиях природы, мы подставляем другое, более простое, протекающее в лабораторной обстановке, причем все условия этого явления подлежат строгому учету и контролю и каждое в отдельности может быть подвергнуто теоретическому и экспериментальному исследованию.

Наконец, пользуясь тем обстоятельством, что ряд явлений приводит к одним и тем же дифференциальным уравнениям, можно изучать одно трудно реализуемое явление, пользуясь другим, легче осуществимым процессом: напр., вместо медленных явлений диффузии, можно наблюдать процессы теплопроводности и т. д. Этими последними методами часто пользуется в настоящее время техника, в которой анализ не может при его современном состоянии ответить на ряд вопросов.

Переходя к еще более сложным и запутанным явлениям природы, протекающим в живых растительных и животных организмах, мы должны прежде всего отграничить тот класс

явлений, в котором объяснение процесса с самого начала может быть сведено к простейшим физическим и химическим схемам, не требующим никаких новых допущений и гипотез.

Таковы, напр., явления всасывания воды в капиллярах растительных тканей, явления кровообращения, легко укладывающиеся в простую гидродинамическую схему, и т. д. Правда, из-за неточного знания физических условий не всегда можно осуществить теоретическую схему; иногда задача из-за сложности анализа не может быть разрешена математически, но и здесь, применяя эксперимент с моделями и строго анализируя все явление, мы можем расчленить процесс на его простейшие компоненты. Таким путем развилось учение о кровообращении, учение о движениях в суставах, учение о преломлении лучей в глазу и о проведении звука в ухе. В двух последних случаях гениальные работы Helmholtz'a дали возможность приложить математический анализ к сложному физиологическому явлению и, таким образом, позволили дать полную физическую теорию процесса.

Но если в деле изучения живого организма итти еще дальше, то мы вскоре встретимся с своеобразными процессами, которые не наблюдаются в мертвой природе и которые на первый взгляд принадлежат живому веществу. К таким явлениям относятся, напр., рост, размножение, произвольное движение животных и т. д. И вот здесь возникает прежде всего тот вопрос, который много раз ставили себе исследователи и который может быть формулирован так: можно ли до конца объяснить все явления в организме только физическими и химическими процессами или нам нужно принять, что имеется ряд фактов, выходящих из рамок естественных физических и химических первопричин и соединяющихся в общем, неопределенном названии жизненной силы? Если стать на строгую философскую точку зрения, то, конечно, нельзя ответить на этот вопрос ни положительно, ни отрицательно. Однако есть одна чисто практическая сторона, — сторона, заставляющая нас признать физико-химическую природу сил организма и особенно отмеченная Helmholtz'ем в его знаменитой статье о законе сохранения энергии [1]). «Конечной целью теоретического естествознания,—

---

[1]) H. Helmholtz. Über die Erhaltung der Kraft., p. 2—3. Berlin,—1847. Также. Г. Гельмгольц. О сохранении силы. Классики естествознания. Москва. стр. 6,—1922.

пишет Helmholtz, — является разыскание неизменных причин явлений. Здесь не место решать, могут ли действительно все процессы быть сведены к этим первопричинам и является ли природа вполне доступной пониманию или в ней совершаются превращения, которые не подчиняются закону необходимой причинности и относятся к области произвольности, свободы; во всяком случае ясно, что наука, задача которой состоит в понимании природы, должна исходить из предположения возможности этого понимания и согласно этому предположению должна делать свои заключения и исследования, пока она не будет принуждена, благодаря неопровержимым фактам, к признанию границы для возможности понимания». Таким образом мы видим, что физико-химическая точка зрения на явления природы является тесно связанной с самим признанием возможности вести планомерную работу изучения явлений жизни, и успехи этого изучения укрепляют естествоиспытателей все больше и больше в справедливости этого воззрения [1]).

Правда, при всяком новом успехе механистического представления жизненных процессов, противник подобного воззрения на природу скажет, что законы исследованной области могут быть сведены к чисто физическим и химическим причинам, но то, что лежит дальше и пока еще не исследовано, должно включать в себе чудесные свойства, приписываемые жизненной силе. Так как исследование жизненных явлений, как и всякого другого явления природы, никогда не может быть доведено до конца, то всегда будет иметься убежище, где может найти опору витализм [2]).

---

[1]) Значение механистических воззрений особенно ясно сознавалось и сознается представителями точного естествознания, и Boltzmann следующими словами характеризует свое отношение к этому вопросу: „Если вы спросите меня, как, по моему крайнему убеждению, будет называться наше столетие: будет ли оно называться железным столетием или столетием пара и электричества, я отвечу без колебаний, что оно будет называться столетием механического воззрения на природу, столетием Дарвина“. L. Boltzmann. Der zweite Hauptsatz der mechanischen Wärmetheorie. Popul. Schriften, p. 28. Leipzig,—1905.

[2]) Здесь небезынтересно отметить, что виталистическое направление, соединенное с мистическим взглядом на понимание жизненных явлений, было воспринято многими выдающимися физиками и химиками; однако область их работ, где были совершены важные открытия и исследования, всегда стояла далеко от понимания жизненных процессов.

Но если вглядеться в ход развития естествознания за последнее столетие, то можно ясно видеть, что все важное и интересное в учении о жизненных процессах было добыто сведением явлений физиологии на простейшие процессы физического мира, а поэтому и теперь, при всякой попытке подойти к теоретическому истолкованию законов биологии, приходится допускать как основную аксиому, что в мире живых существ не действуют никакие такие силы, которые не могли бы наблюдаться и вне организма [1]). (Постулат Du Bois-Reymond).

Приведенное выше положение не заключает в себе утверждения, что все явления жизни могут быть сведены к уже изученным силам и состояниям вещества; в такой форме высказанное утверждение было бы равносильно признанию отсутствия прогресса в физике и химии; положение, выставленное нами, говорит лишь, что внутри организма процессы происходят с веществами в той форме и по тем законам, по которым при подходящих условиях мы могли бы их наблюдать и вне организма, при чем все сопутствующие физические явления точно также могут быть нами воспроизведены без участия жизненных сил [2]).

Допущение возможности исследования жизненных явлений равносильно признанию подчинения процессов жизни тем основным законам естествознания, которые имеют силу и для мертвой природы, и прежде всего закону сохранения энергии, ставящему

---

[1]) Это утверждение было дано в весьма категорической форме E. Du Bois-Reymond в его знаменитых Untersuchungen über thierische Elektrizität.

„Не может быть сомнения,—пишет Du Bois,—в каком положении находится вопрос об отличии явлений в мертвой и живой природе. Такого отличия не существует. В организме материальные частицы не обладают никакими новыми силами, которые не действовали бы и вне его. Таким образом нет сил, которые заслуживали бы название жизненных“.

[2]) По этому поводу интересно привести мнение Aug. Comte. „Физиология,—пишет он,—начала принимать научный характер, стремясь освободиться вполне от всякого теологического или метафизического влияния, только в недавнее время, когда жизненные явления стали рассматриваться как подчиняющиеся общим законам“. A. Comte. Cours de philosophie positive, t. 3, p. 143. Paris,—1908.

безграничную пропасть между механистическим и виталистическим воззрениями на природу [1]).

Утверждение, поставленное выше, я позволяю себе назвать основным законом — аксиомой — физико-химической биологии. В верность и общность этого закона можно верить с тем бо́льшим правом, чем бо́льший класс явлений объяснен физико-химически, чем, следовательно, дальше продвинулась по пути научного исследования живого вещества наука.

Переходя к еще более сложным явлениям в живом организме, к нервным процессам, сопровождающимся ощущениями, совершенно не встречающимися в мертвой природе и составляющими простейший элемент сложной психической жизни, мы должны и здесь попытаться установить такие общие законы, которые позволили бы нам перейти к детальному анализу этих процессов. В настоящее время едва ли можно сомневаться, что, в конце-концов, все ощущения получаются нами как результат деятельности нервных клеток коры мозга, функция которого выражается в физико-химических превращениях веществ, находящихся в клетках, и мы должны допустить, как вторую аксиому физико-химической биологии, положение, что, при полной идентичности материальных процессов в одних и тех же воспринимающих аппаратах, и ощу-

---

[1]) Здесь особенно следует отметить замечательную речь Helmholtz'a: „Über das Ziel und Fortschritte der Naturwissenschaft“ (H. v. Helmholtz. Vorträge und Reden Bd. 1, S. 386, Braunschweig,—1896).

„Если закон сохранения энергии,—пишет Гельмгольц,—верен для живого существа, то отсюда следует, что физические и химические силы веществ, служащих для построения частей тела, действуют без всякого произвола и перерыва и что их строгая закономерность не прерывается ни на одно мгновение“. Здесь следует отметить, что систематическое приложение законов физики к физиологии и планомерная борьба с виталистическими воззрениями ведет свое начало с замечательной работы Г. Ф. Паррота (академика Академии наук в Петербурге), как на это указал впервые A. v. Öttingen (См. Ostwald's Klassiker № 180). Работа эта была представлена в 1802 г. в качестве диссертации для получения ординарной профессуры в Дерпте и имела заглавие „Über die Anwendung der Physik auf die Arzneiwissenschaft“.

„Первая половина работы,—как отмечает Öttingen,—является возражением против жизненной силы, как гипотезы не только ненужной, но и вредной“. В дальнейшей части Паррот излагает свои замечательные опыты по осмозу, по наблюдению за температурой у лихорадящих и другие физиолого-патологические наблюдения.

Любопытно отметить, что эта мало известная работа Паррота является одной из первых серьезных попыток установления связи биологии и физики, и что таким образом Паррот является одним из основателей биофизики.

щения, получаемые нами, являются одинаковыми.

Это положение позволяет перекинуть мост между внешней природой с ее физико-химическими процессами и психической жизнью, протекающей в сознании животного [1]).

Пользуясь вышеприведенными аксиомами, мы можем построить физико-химическую теорию процессов в ощущающих или воспринимающих аппаратах и подвергнуть ее субъективному испытанию, располагая эксперимент так, чтобы при качественном и количественном различии воздействующих факторов эффект, наблюдаемый по теории в чувствительной к раздражению ткани, был один и тот же; тогда мы должны ожидать, что при соблюдении прочих условий и ощущения, получаемые нами от воздействия внешних раздражителей, окажутся тождественными. Идя таким путем, мы можем осуществить мысль, высказанную еще Descartes'ом, о тождестве плана построения точных наук, мысль, которую он формулировал так: «Длинные цепи простых и легких рассуждений, которыми обычно пользуются геометры в их наиболее трудных доказательствах, заставили меня допустить, что все явления, которые подлежат человеческому изучению, могут быть исследованы тем же способом, и что, если

---

[1]) Мысль о параллелизме и связи явлений внешней природы и процессов, протекающих в сознании, была предметом размышления целого ряда ученых. В особенно определенной и наглядной форме эта мысль формулирована E. Hering'ом в его замечательной речи: „Über das Gedächtniss als eine allgemeine Funktion der organisierten Materie". (Ostw. Klass. № 148), где Hering говорит следующее:

„Если физиолог, исследующий нервную систему, стоит между физиком и психологом, и если первый совершенно справедливо кладет в основу своего исследования постоянно действующую причинную непрерывность всех материальных процессов, в то время как психолог ищет при помощи индуктивного метода законы познавательной жизни и также делает исходной точкой своих рассуждений непоколебимую закономерность, если, наконец, самонаблюдение учит психолога, что его сознательная жизнь зависит от процессов его телесной жизни и, наоборот, его тело в известных границах подвержено воздействию воли, то ему остается только допустить, что эта взаимная зависимость между духовным и материальным миром является также закономерной, и что найдена связь, которая соединяет для него науку о материи с наукой о сознании в одно великое целое" (p. 5).

Далее Hering пишет: „При помощи гипотезы функционального соотношения между духовным и материальным миром современная физиология в состоянии с успехом ввести явления сознания в круг своих исследований, не покидая при этом твердой почвы естественно-исторического метода" (p. 6).

только не принимать за истину то, что не представляется таковой, и если сохранять постоянно последовательность в выводе одних явлений из других, то нет таких отдаленных явлений, познания которых нельзя бы было достичь, и нет таких таинственных, которых нельзя бы было понять» [1]).

---

[1]) R. Descartes. Oeuvres, — 1848. Discours de la méthode, p. 12. Дальнейшее развитие мысли Descartes'а можно найти в третьем томе позитивной философии Comte, который указывает на единство метода теоретического построения в прикладных математических науках и в биологии. (A. Compte, loc. cit. T. 3, p. 224). Наконец, точная формулировка этих положений в приложении ко всему естествознанию дана в Essai critique sur les principes fondamentaux de la géometrie élémentaire, par J. Hoüel, p. 63. Paris — 1883.

ГЛАВА ПЕРВАЯ.

Об основном законе возбуждения [1]).

Переход отдельных живых клеток из состояния покоя, когда в них происходят только явления обмена веществ, к деятельности, при которой наступают разнообразнейшие движения и отправления организма, может быть связан только с изменением химического состава вещества клетки. Если бы состав оставался постоянным и приход веществ, возникающих при обмене, равнялся их отдаче, не было бы никакого основания, чтобы клетка, находящаяся в данный момент в состоянии покоя, перешла в деятельное состояние. Если, наоборот, имеется прогрессивное изменение состава клетки, то можно ожидать изменений в отношении клетки к окружающей среде, можно ожидать перехода из одного состояния в другое.

Гениальные работы Loeb'a показали, что покоящееся и неделящееся яйцо может быть приведено в активное состояние, сопровождающееся дроблением клеток, под действием ионов. Ионы же, как это обнаружили Loeb и Nernst, должны играть огромную роль в процессах мышечного и нервного возбуждения.

Мы попытаемся пойти дальше и постараемся показать, что из весьма простых и правдоподобных предположений можно вывести ряд следствий, выполняющихся на опыте и составляющих простейшие основные законы возбуждения живой ткани.

Всякая живая ткань состоит из белковой стромы и пропитывающего ее раствора солей, которые, находясь в весьма разжиженном состоянии, разделены на ионы. Как ионы, так и

---

[1]) Историю развития вопроса о законах возбуждения читатель найдет в монографии П. Лазарева. Исследования по ионной теории возбуждения. Стр. 14. Москва,—1916. Издание Моск. Научн. Инстит.

частицы белков несут на себе электрические заряды и могут под влиянием электрического тока получать перемещения. Но так как движение белковых частиц, вообще говоря, при прочих равных условиях, значительно медленнее, чем движение ионов, то, при действии кратковременных постоянных токов или под влиянием достаточно частых переменных токов, мы можем предполагать, что прежде всего происходит смещение ионов солей и их скопление у полупроницаемых перегородок. Только здесь и могут произойти материальные изменения в возбудимой ткани, и поэтому в этом месте нужно искать изменений, вызываемых ионами. Известно, что огромное большинство ионов, действуя на белковые растворы, может вызывать выделение из раствора протеина.

Выпадение белков под влиянием ионов носит, повидимому, различный характер, смотря по количеству прибавленной соли. Прибавляя постепенно соль к ионизованному раствору протеина, несущего электрические заряды и способного перемещаться в электрическом поле, мы вызываем, как полагает Hardy, сначала выпадение белкового вещества, а затем его растворение, сопровождающееся переходом в неионизованный протеин. Дальнейшее прибавление соли может вызывать коагуляцию протеина — его свертывание [1]). Различные ионы действуют на осаждение белковых растворов различно, и для теории очень важно, что, как показали точные наблюдения Schwarz'a [2]) и Höber'a [3]), между способностью ионов действовать на белковый раствор и их способностью вызывать в ткани раздражение существует несомненный параллелизм, из которого мы в праве заключить, что теоретически ожидаемое действие ионов на белки, создающее, по нашему представлению, возбуждение, действительно существует.

В некоторых отношениях представляет большой интерес то обстоятельство, что одновалентные и двувалентные ионы, напр., ионы *K* и *Ca*, действуют на коллоиды количественно различно и одни из них могут уменьшать действие других. Так, если взять коллоиды, являющиеся суспензиями, напр., сернистый мышьяк в коллоидном растворе, то, как нашли Linder и Picton, как

---

[1]) T. B. Robertson. Die physikalische Chemie der Proteine, p. 84—85. Dresden, 1912.

[2]) C. Schwarz. Pfluger's Archiv, 117, p. 161, 1907.

[3]) R. Höber. Pfluger's Archiv, 120, p. 492, 1907.

одновалентные, так и двувалентные ионы его осаждают при известной рубежной концентрации [1]); если осаждение производить смесью двух солей с одновалентными катионами, то действия солей складываются; то же будет, если осаждение вызывать смесью двух двувалентных катионов. Действие смеси одновалентного и двувалентного катиона, наоборот, не является суммою действий ионов, а всегда меньше этой последней, так что требуется прибавить большее количество двувалентного иона, чтобы осаждение наблюдалось.

Это отношение видно из следующей таблицы, где в первых двух столбцах приведены концентрации растворов, на опыте вызывающих осаждение, если их прибавить одновременно; в третьем столбце помещены концентрации $SrCl_2$, которые при аддитивности действий KCl и $SrCl_2$ нужно было бы прибавить к соответствующему раствору калиевой соли, чтобы вызвать осаждение, и, наконец, в четвертом столбце находятся разности концентрации соли стронция, находившейся при опыте и вычисленной в предположении аддитивности действий.

ТАБЛИЦА

Концентрация C_K KCl	Концентрация C_{Sr} $Sr\ Cl_2$ (набл).	Концентрация C'_{Sr} $Sr\ Cl_2$ (вычисл.)	$C_{Sr} - C'_{Sr}$
0.30	4.90	4.20	0.70
1.20	5.55	3.60	1.95
2.70	5.65	2.60	3.05
3.00	5.30	2.40	2.90

Как легко видеть из таблицы, разность количеств соли стронция, действительно прибавленной к раствору, и количества соли, вычисленного в предположении аддитивности осаждающего действия солей, растет с концентрацией соли калия, и, следовательно, угнетающее действие солей калия на процессы, вызываемые солями стронция, возрастает по мере увеличения содержания калия в растворе.

При действии ионов на гидрофильные коллоиды [2]) характер осаждения коллоида представляется существенно отличным, смотря по тому, производит ли осаждение одновалентный или двувалентный ион. В первом случае действие на коллоиды обра-

---

[1]) S. E. Linder и H. Picton. Journ. Chem. Soc., 67, p. 63, 1895.

[2]) Т.-е. коллоиды, у которых частицы, взвешенные в среде, содержат в своем составе и жидкую среду, в которой частицы взвешены.

тимо, и удаление соответствующего иона из осажденного вещества может дать растворение осадка; во втором случае осаждение необратимо.

В смеси ионов разной валентности и для гидрофильных коллоидов наблюдается угнетающее действие одновалентных ионов на двувалентные, и в этом отношении сходство с суспензионными коллоидами является весьма значительным.

Необходимо далее особенно отметить важный для теории факт, что скорость прибавления раствора солей к коллоидам оказывает существенное влияние на рубежную величину концентрации, вызывающую осаждение: чем меньше скорость, с которой подводится соль, тем больше должна быть концентрация, при которой происходят первые следы осаждения.

Для смеси одновалентных и двувалентных ионов, имеющих концентрацию C_1 и C_2, предел, при котором наступают начальные стадии осаждения, можно выразить формулой [1])

$$A = (1 - b_2 C_2)\, a_1 C_1 + (1 - b_1 C_1)\, a_2 C_2 \quad . \; . \; . \; . \; . \; (I)$$

Здесь a_1, b_1, a_2, b_2, A—постоянные.

Так как, по нашему представлению, начало возбуждения наступает в тот момент, когда наблюдаются первые стадии осаждения, то, следовательно, порог раздражения достигается при удовлетворении предыдущего уравнения.

При осаждении как суспензионных, так и гидрофильных коллоидов одно- и двувалентные ионы действуют в одном направлении, и если в смеси существует угнетение действия одних ионов другими, все же ионы того и другого рода действуют, осаждая коллоид. Можно, однако, представить себе возможность и вполне антагонического, противоположного действия ионов на явления в коллоидной среде, если стоять на почве теории коллоидного состояния материи Hardy-Bredig'a [2]).

Каждый коллоидный раствор, по Hardy-Bredig'y, представляет собою однородную жидкость, в которой распределены мелкие коллоидальные частицы, имеющие заряды и обладающие известным поверхностным натяжением по отношению к жидкости: при этом заряд изменяет величину поверхностного натяжения

---

[1]) Вывод формулы читатели найдут в книге: П. Лазарев. Исслед. по ионной теории возбуждения, стр. 52 (мелкий шрифт.)

[2]) W. B. Hardy. Zs. f. phys. Chem., 33, p. 385, 1900. G. Bredig. Anorganische Fermente.

частиц по отношению к жидкости, может влиять на устойчивость коллоидной системы и обусловливать свертывание коллоида.

Причина подобного влияния заключается в том, что при увеличении поверхностного натяжения на границе частицы и жидкости, ее взвешивающей, поверхность частицы уменьшается, при сохранении объема, и так как условия, которые благоприятствуют поддерживанию частицы во взвешенном состоянии, при уменьшении поверхности делаются хуже и частица легче падает на дно, то изменение поверхностного натяжения на границе частицы и жидкости одно уже может вызывать свертывание коллоида.

Свертывание коллоидов при прибавлении к ним растворов электролита может быть объяснено по теории Hardy-Bredig'a тем, что поверхностное натяжение зависит, как показал Helmholtz, определенным образом от электрического заряда, приходящегося на один квадратный сантиметр поверхности, при чем, если заряд равен нулю, то поверхностное натяжение имеет максимальное значение.

Проверку соотношения, указанного Helmholtz'ем [1]), можно найти в исследованиях Lippmann'a [2]), который экспериментально показал, что для ртути и подкисленной воды имеется определенная разность потенциалов, при которой заряд равен нулю и поверхностное натяжение имеет максимальное значение.

Аналогичное исследование было выполнено далее Кандидовым в нашей лаборатории для эфира и воды [3]), при чем к жидкостям подбавлялась для электропроводности соль урана, и хотя Кандидову не удалось дойти до таких значений потенциала, когда поверхностное натяжение имеет максимальное значение, все же было совершенно ясно нарастание величины с увеличением разности потенциалов.

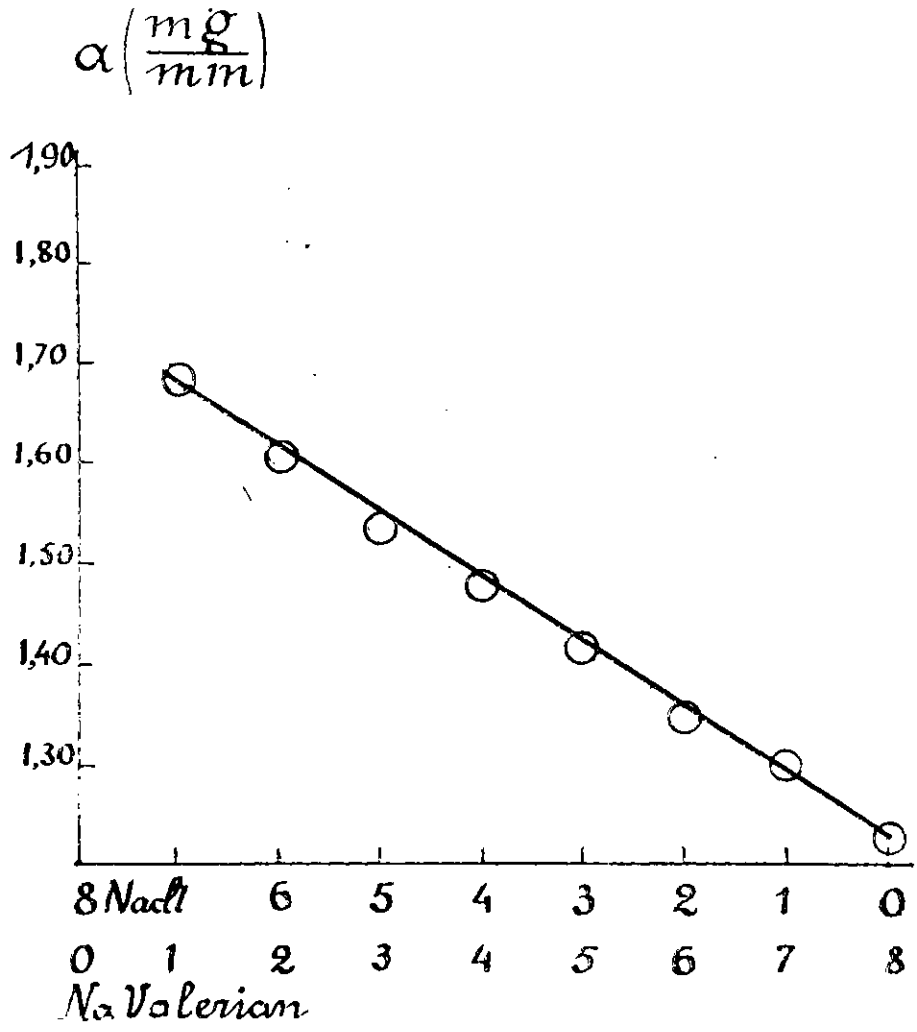
Подведение электролита к раствору коллоида вызывает нейтрализацию зарядов частиц коллоида зарядами ионов, а это изменяет поверхностное натяжение частиц, вызывая осаждение коллоида. Как можно доказать в ряде опытов, коллоидные растворы осаждаются действительно теми ионами, которые имеют знак, противоположный с знаком заряда частиц коллоида, и могут нейтрализовать заряды коллоида, и, наоборот, ионы

---

[1]) H. v. Helmholtz. Ges. Abhandl. 1 p. 925. Leipzig,—1882.
[2]) G. Lippmann. Ann. chem. phys. (5), 5 p. 515,—1875.
[3]) P. Kandidow. Zs. f. phys. Chemie. 82, p. 587,—1913.

того же знака действуют на коллоид, защищая его от свертывания. Процессы осаждения, вызываемые α и β-лучами радиоактивных тел, в растворах коллоидов, должны быть также сведены к нейтрализации зарядов коллоидных частиц, влекущих за собой коагуляцию.

На границе жидкости, не смешивающейся с водой, и раствора, содержащего в себе смесь солей, поверхностное натяжение



Фиг. 1.

может измняться в зависимости от концентрации ионов, входящих в раствор, при чем одни ионы могут увеличивать поверхностное натяжение, другие—его уменьшать. Из весьма элементарных соображений можно вывести, что при малых концентрациях C_1 и C_2 ионов в растворе поверхностное натяжение α выражается линейной формулой

$$\alpha = a_0 + a_1 C_1 - a_2 C_2 \text{ [1]} \quad \ldots\ldots\ldots\ldots$$

где a_0, a_1 и a_2—постоянные, α величина поверхностного натяжения

[1]) П. Лазарев. Биологич. Журнал, 2, стр. 165, 1911.

П. Лазарев. Журнал Русск. Физико-Хим. Общ. Физ. отд. 46 стр. 272,—1914.

Для смесей солей в растворе, как показал Сребницкий [1]), изменение величины поверхностного натяжения α по отношению к воздуху можно выразить для небольших концентраций линейной формулой, совершенно совпадающей с только что приведенным соотношением. Для поверхностного натяжения водных растворов на границе с маслом, Молодым и Павловым [2]) была также констатирована линейная связь величины капиллярной постоянной и концентрация входящих веществ, как это можно видеть из таблицы и фиг. I, где по оси абцисс отложены соответствующие концентрации хлористого натрия и валериано-кислого натрия, а по оси ординат—величины капиллярной постоянной.

ТАБЛИЦА

Концентрация	Концентрация валериано-кислого натрия	Капиллярная постоянная раствора по отношению к маслу
7	1	1,69
6	2	1,61
5	3	1,55
4	4	1,48
3	5	1,42
2	6	1,35
1	7	1,30
0	8	1,23

Как видно из фиг. 1, связь между концентрациями ионов и поверхностным натяжением действительно в широких пределах линейная, и это показывает, что формула

$$\alpha = a_0 + a_1 C_1 - a_2 C_2$$

действительно выражает величины натяжения в связи с концентрацией растворенных тел [3]).

Если мы допустим, пользуясь этими данными, что подобная же связь может существовать для действия различных ионов и на поверхности коллоидальных частиц, легко найти момент, соответствующий начальному стадию осаждения коллоидного раство-

---

[1]) В. Сребницкий. Ж. Р. Ф. Х. О. (отд. физ.), 44 стр. 145, 1912.

[2]) Т. Молодый и П. Павлов. Извест. Физ. Инст. при Моск. Науч. Инст. 1, стр. 21, 1919.

[3]) Влияние растворения нафталина в бензоле, показавшего в широких пределах линейность связи α и C_1, изучено у нас в лаборатории Я. Шехтманом. Изв. Физ. Инст.,—I, стр. 68, 1920.

ра, предположив, что для этого необходимо, чтобы поверхностное натяжение достигло бы величины A, так что для a меньшего A раствор находится в несвернутом состоянии, для $a > A$ раствор делится на жидкость и выпадающий коллоид. Начало свертывания, таким образом, определяется условием

$$A = a_0 + a_1 C_1 - a_2 C_2 \quad . \; . \; . \; . \; . \; . \; . \; . \; . \; (\mathrm{II})$$

откуда

$$\frac{C_1}{C_2 + b} = Const., \text{ где } b = \frac{A - a_0}{a_2} \text{ и } Const. = \frac{a_2}{a_1}.$$

Мы видим, таким образом, что если предполагать начало осаждения зависящим от изменения поверхностного натяжения ионами антагонистами, то получается весьма простая связь, выражаемая написанным выше уравнением (II), а так как, по нашему представлению, начало осаждения и дает начало возбуждения, то минимальное возбуждение наступает, когда

$$\frac{C_1}{C_2 + b} = Const \quad . \; . \; . \; . \; . \; . \; . \; . \; . \; (\mathrm{II\,a})\ ^{1)}.$$

Мы видим, что чисто теоретическим путем из достаточно ясных представлений о сущности возбуждения мы приходим к формуле возбуждения, которая весьма близка к формуле, указанной эмпирически Loeb'ом.

При теоретическом выводе формулы (II a) мы должны допустить, что концентрации малы, и если этого допущения сделать нельзя, то придется применить более сложные формулы, уже не укладывающиеся в простую связь, выраженную уравнением (II). Для проверки этого соотношения очень интересны опыты Loeb'a с раздражением солевыми растворами мышц и нервов. Мышцы имеют, как это обнаружили Alt и Schmidt[2]), меньшую удельную электропроводность, чем нервы, и, следовательно, мы должны ожидать, что для мышц простой закон возбуждения, выраженный формулой (II a), должен выполняться достаточно точно, между тем как для нервов должны быть отступления, как это и вытекает на самом деле из опытов Loeb'a. Если, однако, осадить часть солей внутри живого нерва и, таким образом, уменьшить концентрацию ионов в нем, мы должны ожидать более близкого совпадения опыта и теории. Наблюдения

---

[1]) Этот вывод дан в работе P. Lasareff, Pflüger's Archiv, *135*, p. 197, 1910.
K. Alt und K. E. F. Schmidt. Pflüger's Archiv, *53*, p. 575, 893.

Loeb'a находятся в согласии и с этим весьма существенным выводом теории.

Для проверки закона, выраженного формулой (II a), очень важны опыты Loeb'a [1]), предпринятые им над действиями солевых растворов на Balanus iberneus, при чем к 50 куб. стм. раствора $NaCl+KCl$ прибавлялось такое минимальное количество $CaCl_2+MgCl_2$, которое допускало бы еще движение.

В следующей таблице сопоставлены соответствующие величины.

ТАБЛИЦА

Ряд наблюдений	Величина отношения $\frac{C_{K+Na}}{C_{Ca+Mg}}$
1	27,8
	37, 0
2	33,3
	35,1
3	35,7
	38,5
4	33,3
	36,0
5	39,2
	40,3
6	46,3
	49,0
7	41,7
	41,7

Как видно, в каждой серии наблюдений необходима довольно определенная концентрация тех и других солей, и отношение, действительно, в одном ряду наблюдений остается постоянным. Это доказывает между прочим, что величина b, входящая в формулу (II a), настолько мала в действительности, что ею часто можно пренебрегать.

При исследовании раздражения солевыми растворами мы приходим, таким образом, к законам, которые можно вывести теоретически, допуская возможность антагонизма действия ионов на состояние белкового раствора. Опыты с изучением поверхностного натяжения делают возможным такое допущение хотя до сих пор еще не найдено таких протеиновых веществ,

---

[1]) J. Loeb. Proceed. ot the Nation. Akademy of Sciences, 1, p. 439, 1915. (New-York).

на осаждение которых одновалентные и двувалентные ионы действовали бы в противоположном направлении. Поэтому, если для определенных случаев возбуждения можно считать установленным, при наличности соответствующих веществ, закон возбуждения, выраженный формулой (II a), мы должны признать, что возможны и такие ткани и органы, где состояние возбуждения управляется соотношением I.

Два закона, представленные формулами (I) и (II), являются, таким образом, основными законами возбуждения.

В заключение нужно отметить, что при весьма малых концентрациях ионов, встречающихся во многих тканях, закон возбуждения, представленный уравнением I, упрощается, и, если мы отбросим члены с произведением концентраций, мы приходим к закону

$$A = a_1 C_1 + a_2 C_2,$$

а этот закон при наличности антагонизма действий ионов и, следовательно, при различии в знаках у C_1 и C_2 переходит в

$$A = a_1 C_1 - a_2 C_2,$$

то-есть мы приходим к закону, равносильному формуле (II a). Законы раздражения в последней форме мы назовем законами Loeb'a, впервые констатировавшего антагонизм ионов, и заметим здесь, что вместо двух родов ионов может действовать и целый ряд их, отчего в выражения, написанные выше (II a) и (II), войдут суммы, распространенные на все ионы, так что эти законы перепишутся в этом последнем случае так:

$$A = a_0 + \sum a_1 C_1 + \sum a_2 C_2,$$

где C_1 и C_2 могут иметь или одни и те же, или противоположные знаки.

Проверка заключений теории может быть сделана на основании прекрасных исследований В. Анри [1]) над действием ультрафиолетового света на движения маленьких ракообразных животных Cyclops. Животные эти, имея величину от $^1/_2$ до 1 миллиметра, легко наблюдаются под луной, и они остаются в покое при темноте; на ультрафиолетовом свету они делают резкие и быстрые движения, зависящие от раздраже-

---

[1]) В. Анри. Архив Физич. Наук. Изд. Моск. Научн. Инст., вып. 1, стр. 135,—1918.

ния тканей ультрафиолетовыми лучами. Эти животные и послужили для Анри исходной точкой для проверки основного закона раздражения. Выводы Анри, сделанные для Cyclops, таковы:

«1) Ультрафиолетовые лучи могут вызывать раздражения живых организмов, и измерения порога раздражения могут быть произведены с такой же точностью, как для электрического раздражения нервов и мускулов и для светового раздражения глаза.

2) Закон раздражения ультрафиолетовыми лучами выражается формулой

$$Jt = M + Nt + Pte^{\frac{A}{t}}$$

или приближенно

$$Jt = \alpha + \beta t + \frac{\gamma}{t},$$

где α, β, γ—три постоянные, характерные для раздражения. Этот закон для средних и малых интенсивностей тождествен с законом П. П. Лазарева, выведенным им для раздражения сетчатки. Закон этот также вполне совпадает с законом электрического раздражения нервов и мускулов.

3) Порог раздражения ультрафиолетовыми лучами не зависит от температуры: он сильно меняется под действием периферических ядов и мало чувствителен к ядам нервных центров; следовательно, он может служить измерением тех фотохимических процессов, которые производятся на периферии ультрафиолетовыми лучами и которые вызывают возбуждение.

4) Существует параллелизм между влиянием длины волны на раздражение и кривой поглощения ультрафиолетовых лучей протоплазмой; лучи $\lambda = 2750$ являются самыми активными, и протоплазма имеет первую полосу поглощения при $\lambda = 2800$. Фотохимический закон Лазарева[1]), таким образом, вполне подтверждается для раздражения ультрафиолетовыми лучами.

5) Ультрафиолетовые лучи вызывают процессы коагуляции коллоидов, находящихся в протоплазме; эта коагуляция может легко наблюдаться при помощи ультрамикроскопа. Эта коагуляция зависит от присутствия различных электролитов.

---

[1]) Действия волн не зависят от их цветности и зависят только от поглощенной энергии. (*П. Л.*)

б) Существует полное соответствие между быстротой коагуляции коллоидов протоплазмы и раздражением ультрафиолетовыми лучами различной длины волны.

Мы имеем, следовательно, наглядное доказательство значения коагуляции и ионов для возбуждения; результат этот вполне подтверждает общую теорию возбуждения П. П. Лазарева» [1]).

---

[1]) В. Анри. Архив Физ. Наук. 1, стр. 158,—1918.

ГЛАВА ВТОРАЯ.

Общие законы раздражения нервов и мышц.

I. Законы изменения возбудимости под влиянием электрического тока.

(Законы Pflüger'a).

В настоящей главе мы рассмотрим подробно теорию изменений возбудимости в раздражаемых тканях при пропускании постоянного электрического тока. Законы этих изменений были эмпирически констатированы Pflüger'ом и носят его имя [1]).

Как мы видели в предыдущей главе, возбуждение получается всякий раз, когда между концентрациями ионов, действующих на ткань, существует известное соотношение, которое для двух ионов — одного одновалентного и одного двувалентного, находящихся в весьма разжиженном растворе,— переходит в такую зависимость:

$$\frac{C_1}{C_2 + a} = Const \text{ или } A = a_0 + a_1 C_1 - a_2 C_2$$

Если величина $a_0 + a_1 C_1 - a_2 C_2$, равная A_0, в невозбужденном состоянии нерва, или мышцы, увеличивается, то орган, приближаясь к пределу, соответствующему порогу раздражения, делается более чувствительным к внешним воздействиям, и уже небольшие электрические токи, приложенные к нему,

---

[1]) Читатель может подробно ознакомиться с методикой Pflüger'a и его выводами в его основном сочинении: Untersuchungen über die Physiologie des Elektrotonus, Berlin,—1859. В этом знаменитом сочинении Pflüger показал, что постоянный ток создает изменения возбудимости ткани на аноде (где имеется понижение возбудимости), и на катоде (где наблюдается повышение возбудимости).

могут вызвать возбуждение. Наоборот, уменьшение величины $a_0 + a_1 C_1 - a_2 C_2$ вызывает уменьшение возбудимости.

Чтобы иметь возможность изучить теоретические условия изменений возбудимости нерва, мы прежде всего представим себе, что к нерву приложены два электрода P_1 и P_2 (рис. 2), соединенные с источником постоянного тока; NN изображает собою протоплазму, в которую погружена нервная фибрилла F. Электропроводность нервоплазмы и фибриллы различна. Эта последняя, как показывают наблюдения, проводит ток гораздо лучше, чем окружающая фибриллу протоплазма, и поэтому распределение линий тока должно быть такое, как это представляет рис. 2, где непрерывные линии, соединяющие P_1 и P_2, и изображают линии тока; в фибрилле F мы имеем таким образом бо́льшую плотность линий тока, чем в пространстве NN. Подобное распределение тока было непосредственно на модели констатировано у нас в Институте доктором Кекчеевым. Фибрилла, как это обнаруживают замечательные исследования Bethe, представляется той частью нерва, где возникает возбуждение и вдоль которой происходит перенесение его [1]). Поэтому мы должны ожидать, что на границах фибриллы и окружающей ее протоплазмы у полупроницаемой перепонки, одевающей фибриллу, должны скопляться вызывающие возбуждение ионы. Существование подобной полупроницаемой для определенных веществ перепонки было доказано тщательными исследованиями Bethe [2]), которому удалось, после пропускания через нерв постоянного тока, окраской доказать на микроскопическом препарате, что определенные вещества переносятся током и скопляются в области фибриллы у одного

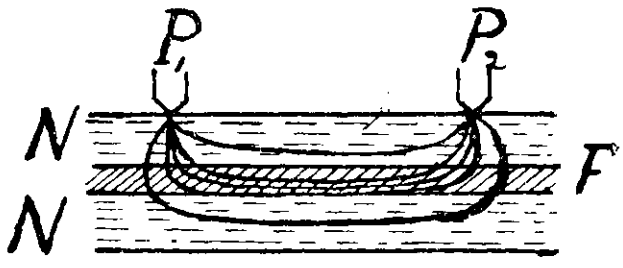


Рис. 2.

---

[1]) Работа Bethe, обнаружившая это замечательное свойство осевого цилиндра или фибриллы, была сделана на нервах пиявки, у которой фибрилла, завитая в виде штопора, лежит в плазме и может быть распрямлена, при чем удлиняется длина нерва. Измеряя скорость возбуждения между двумя точками осевого цилиндра в скрученном и распрямленном состоянии, когда длина нерва различна, Bethe нашел одно и то же время перехода возбуждения от одной точки к другой в обоих случаях. A. Bethe. Pflüger's Archiv, *122*. p. 1,—1908.

[2]) A. Bethe Allgemeine Anatomie und Physiologie des Nervensystems p. 277, Leipzig, 1903.

из электродов, при чем область, лежащая около другого электрода, является менее окрашенной. Bethe полагает, что он имеет дело с переносом особого, им выделенного вещества, которое он называет кислотою фибрилл. Можно, однако, его весьма важные наблюдения толковать и иначе, допустив, что изменение окраски зависит от присутствия металлических ионов [1]); и уменьшение или, наоборот, увеличение их количества вызывает соответственные изменения в способности вещества фибрилл окрашиваться; а так как в точках, где входят линии тока в фибриллу и выходят из нее, должны скопляться ионы, для которых оболочка полупроницаема, то понятно, что ионы разного знака должны скопляться против электродов, и здесь может измениться способность вещества фибриллы получать окраску.

Передвижение веществ между электродами было констатировано, кроме того, Чаговецем [2]). Этот исследователь после длительного пропускания постоянного тока через нерв, во время которого ионы разного знака скоплялись у P_1 и P_2 (фиг. 2), замыкал электроды P_1 и P_2 на гальванометр. Благодаря скоплению в P_1 и P_2 веществ разного рода, образовывался концентрационный элемент, и в гальванометре, как это можно было ожидать, появлялся длительный ток.

Раздражимые ткани животных содержат ряд ионов, которые при прохождении тока перемещаются, при чем более подвижные ионы в своем движении опережают менее подвижные, и у точек P_1 и P_2 (рис. 2) при замыкании тока нарушается то отношение концентраций ионов, которое было в покое.

По исследованиям Loeb'a, ионы K и Na действуют на нервы и мышцы возбуждающе, ионы Mg и Ca — угнетающе, и так как подвижность ионов K, находящихся в значительном количестве в тканях, больше подвижности ионов Ca, то внутри фибриллы в области катода у полупроницаемой перегородки ионы K скопляются в бо́льшем количестве, чем ионы Ca, и, следовательно разность $a_1C_2 - a_2C_2$ растет у катода и падает у анода; так как эта величина обусловливает возбуждение и ее нарастание приближает орган к состоянию возбуждения, то на катоде мы имеем повышенную возбудимость при прохождении

---

[1]) Это толкование возможно благодаря опытам, выполненным у нас в лаборатории В. В. Ефимовым и показавшим, что перенос окраски Methylenblau происходит и вдоль куска окрашенной желатины.

[2]) W. T. Tschagowetz. Pflüger's Archiv, *125*, p. 401.

постоянного тока, на аноде—пониженную. Это и есть основной факт электротона, эмпирически установленный Pflüger'ом. Электротон, как легко показать теоретически, не ограничивается начальными стадиями замыкания тока; в течение всего времени прохождения тока в нерве или мышце имеется измененное состояние возбудимости вблизи электродов.

Если доводить поляризующий ток до такой силы, чтобы получилось раздражение ткани, то легко из сказанного понять, что при замыкании тока возбуждение впервые появляется на катоде. Если ток разомкнуть, то ионы металлов диффундируют к аноду, и здесь впервые наступают те отношения, которые необходимы для возбуждения, так как ионы K при диффузии опережают ионы Ca.

При замыкании тока возбуждение получается у катода, при размыкании — у анода. Это и есть законы, открытые при раздражение нервов и мышц Pflüger'ом.

II. Законы раздражения нервов и мышц электрическим током.

В предыдущем параграфе мы видели, что при замыкании постоянного тока в области катода начинают скопляться ионы, и при известном соотношении между одновалентными и двувалентными ионами должно наступить возбуждение. Как бы силен ни был раздражающий постоянный ток, потребно известное время для того, чтобы ионы скопились у катода в необходимом для раздражения количестве. Теория позволяет получить общие законы раздражения ткани, при допущении любого числа ионов и в предположении, что одни из них действуют раздражая, а другие угнетая возбуждение. Если ток достаточно силен и для рубежного раздражения он должен быть замкнут короткое время, то мы приходим к закону, ранее открытому Nernst'ом, согласно которому произведение силы тока i на квадратный корень времени действия тока t есть величина постоянная. Мы предполагаем, что раздражение достигает только порога. Таким образом.

$$i\sqrt{t} = Const.$$

Закон этот может быть упрощен, если мы обратим внимание, что в указанных условиях i^2t также остается постоянным, а эта последняя величина пропорциональна подведенной к органу электрической энергии. Минимальное возбуждение при

кратковременном замыкании постоянного тока получается, следовательно, тогда, когда подведенные к раздражаемой ткани энергии равны некоторой определенной постоянной величине.

Если раздражающий ток не постоянен, а медленно нарастает со временем, то чем быстрее это нарастание и, следовательно, чем явление ближе к замыканию тока, тем быстрее наступают на катоде условия, необходимые для раздражения. Во время очень медленного нарастания силы тока соль может успевать диффундировать сквозь перепонку, одевающую фибриллу, вследствие ее неполной полупроницаемости и поэтому не вызывать возбуждения.

При медленном подведении ионов солей током может играть большую роль также факт, замеченный впервые Freundlich'ом, что осаждение или изменение коллоидных веществ, в котором, по нашей теории, и состоит сущность возбуждения, зависит от скорости подведения ионов, и чем эта скорость меньше, тем бо́льшее количество осаждающих коллоиды ионов должно быть прибавлено к раствору, чтобы наблюдать выделение коллоида из раствора. В этом и состоят, повидимому, те явления аккомодации, которые должен был признать Nernst для слабых токов и относительно которых пишет так [1]): „Если постепенно усиливать ток, то объект переносит, в конце-концов, токи такой силы, которые при быстром замыкании действовали бы тотчас же возбуждающе. Ясно, что из выведенных уравнений эти явления объяснить невозможно и что здесь присоединяется еще новое обстоятельство. Хотя мы в дальнейшем будем мало заниматься этим явлением и ограничимся теорией мгновенных раздражений, все же можно сделать попытку составить представление об этом процессе. Повидимому, всего проще допустить, что благодаря химическому превращению, которое вызывается изменением концентрации на границах раздела, напр., в оболочке протоплазмы, появляется своего рода аккомодация. В смысле указанного выше представления это явление должно было бы протекать по законам химических реакций, и интересующее нас явление должно приводить к тому, что порог раздражения и ему соответствующее изменение концентрации повышается“.

Представление Nernst'a, высказанное в самых общих словах, можно заменить хорошо изученной адаптацией коллоидной

---

[1]) W. Nernst. Pflüger's Archiv, *122*, p. 208, 1908.

химии и таким образом объяснить малопонятную аккомодацию тканей. Такое объяснение было дано, повидимому, впервые Höber'ом [1]), и несомненно, что это объяснение является наиболее ясным с физико-химической точки зрения.

Действия переменного тока сводятся к тем же явлениям переноса ионов на полупроницаемую перепонку, как и действия тока постоянного. Допуская, что возбуждение получается в данный момент при определенном соотношении между концентрациями ионов, находящихся в ткани и обусловливающих изменения в белковых веществах органа, мы приходим [2]) к уравнению возбуждения анологичному тому, которое было получено Nernst'ом и которое связывает амплитуды переменных токов a_1, a_2 с числом периодов в секунду N_1 и N_2, если оба тока достигают порога возбуждения. Это уравнение имеет вид

$$\frac{a_1}{\sqrt{N_1}} = \frac{a_2}{\sqrt{N_2}}.$$

Это и есть так называемый закон корней квадратных Nernst'a.

Если колебания тока редки, то уравнение Nernst'a не должно удовлетворяться, так как на концентрацию у одной полупроницаемой перегородки могут влиять изменения концентрации у другой, и только при достаточном числе периодов тока в секунду уравнение Nernst'a строго удовлетворяется. Это и есть тот интервал периодов, где эксперимент дает превосходное согласие с опытом. При весьма частых переменах направления тока, точно также можно ожидать уклонения от теории, в виду того, что весьма частые электрические колебания могут вызывать процессы, аналогичные фотохимическим, и следовательно действие часто переменных токов на ткань может быть сравнено с действием света.

Так как при постоянстве $\frac{a}{\sqrt{N}}$ мы получаем постоянство подведенной за время одного периода энергии, то, переменные токи достаточной частоты действуют одинаковым образом возбуждающе, когда энергии подведенные за время одного периода равны.

---

[1]) R. Höber. Physikalische Chemie der Zelle und der Gewebe, p. 466. Leipzig. 1911.

[2]) P. Lasareff. Pflüger's Archiv, *135*. p. 200, 1910.

Если бы мы желали произвести более строгий подсчет концентраций, то возможно бы было применить те методы, которыми пользовались Lapique и Hill, и результаты, полученные таким образом, давали бы удовлетворительное совпадение с опытом в гораздо более широком интервале, чем это возможно при упрощенных предположениях Nernst'a. В этом последнем случае пришлось бы, между прочим, обратить внимание и на особенности диффузии смеси солей, когда коэффициенты диффузии отдельных ионов изменяются, при чем общая их концентрация, выраженная в грамм-эквивалентах, подчиняется, как это показал Титов [1]), закону диффузии Фика

$$\frac{\partial C}{\partial t} = K \frac{\partial^2 C}{\partial x^2}.$$

Удовлетворительной теории, объясняющей найденные Титовым факты, пока не имеется, и мы поэтому не будем более на этих обстоятельствах останавливаться.

Из всего вышеизложенного видно, что, исходя из обобщенного закона Loeb'a, можно притти к законам, установленным Nernst'ом, и таким образом показать внутреннюю связь между двумя группами биологических явлений: раздражением тканей солевыми растворами и раздражением электрическим током. Наиболее обширную проверку законов Nernst'a произвел по нашему предложению С. Н. Ржевкин, показавший, что a и $\sqrt{N}$ пропорциональны в пределах от N=50 до N=8000 (см. рис. 3).

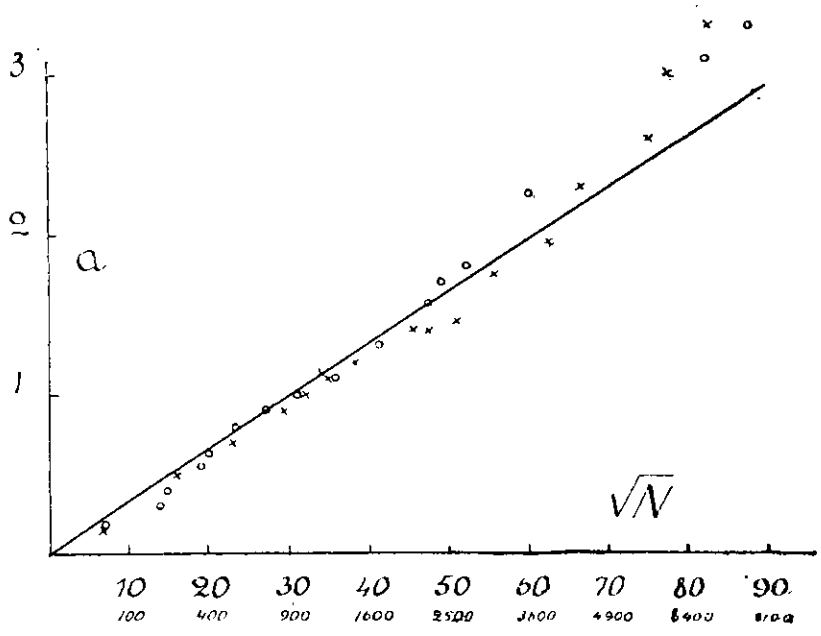


Рис. 3.

Нам остается рассмотреть только данные, касающиеся абсолютной чувствительности нервов к электрическим раздражениям

---

[1]) W. Titow. Zs. f. phys. Chemie *84*, p. 15, 1913.

Так как по закону Nernst'a $\frac{a}{\sqrt{N}}$ постоянно при пороге раздражения, то достаточно определить только величину амплитуды силы тока при определенном числе периодов синусоидального тока в секунду, чтобы найти в остальных случаях абсолютные величины, и это исследование по отношению к городскому переменному току ($N=50$) было выполнено Ржевкиным.

Результаты опытов Ржевкина показывают прежде всего, что для минимальных сокращений мускулов совершенно неважна величина электрода, подводящего ток; порог получается одинаковым и при малом и при большом электроде. Это станет понятным, если представить, что в конечности распределение тока неравномерно и бо́льшая часть его проходит через нервы, которые и подвергаются прежде всего раздражению. Что касается местных ощущений в коже (в виде легкого жжения и т. д.), то и это ощущение не зависит от величины электрода и, следовательно, от числа раздражаемых нервных окончаний, как это видно из следующих данных: порог ощущения у ладони при поверхности соприкосновения в 1 кв. стм. равен $0{,}90 . 10^{-3}$ ампера, порог ощущения в ладони при поверхности около 60 кв. стм. найден равным $1{,}00 . 10^{-3}$ ампера.

Чтобы представить сравнительную чувствительность частей тела, мы приводим нижеследующую таблицу.

ТАБЛИЦА VII.

Исследуемая часть тела:	Амплитуда силы тока, соответствующего порогу ощущения:
Язык	менее $0{,}33.10^{-3}$ ампера
Кончик пальца	„ $0{,}55.10^{-3}$ „
Грудь	„ $0{,}78.10^{-3}$ „
Ладонь	„ $0{,}90.10^{-3}$ „
Предплечье	„ $0{,}98.10^{-3}$ „

Величина электрода во всех случаях, помещенных в таблице, была около 1 кв. см. Опыты Ржевкина нельзя еще считать окончательно законченными, так как интересно было бы еще перейти от минимальных раздражений к раздражениям, лежащим выше порога. Его наблюдения дают, однако, и здесь весьма любопытный результат: сильные раздражения, вызывающие нестерпимую боль, только в сотни раз превосходят рубежные раздражения.

III. О раздражении нервов и мышц механическими сотрясениями, теплом и химическими агентами.

Воздействие на нервы и мышцы механических, химических и термических раздражителей легко свести к тем же факторам, которые являются причиной электрического раздражения.

При быстром сжатии возбудимых тканей их объем уменьшается, и в них повышается давление жидкости. Так как жидкость находится в полупроницаемой оболочке, то проходить через перепонку может вода и некоторые индиферентные для раздражения вещества; белки и ионы солей находятся внутри волокон и при изменении объема часть воды переходит в окружающую среду, поэтому абсолютная концентрация всех солей в месте сжатия повышается, и ионы начинают диффундировать в соседние несжатые части органа. Ионы K опережают ионы Ca и, таким образом, отношение $\frac{C_1}{C_2}$ возрастает в непосредственном соседстве с местом сжатия. Если сжатие значительно, то относительная концентрация одновалентных и двувалентных ионов может сделаться как раз соответствующей порогу раздражения или даже его превзойти, и в органе наступает возбуждение.

При медленном сжатии вода медленно профильтровывается через полупроницаемую перепонку, и соли постепенно диффундируют от места сжатия так, что и солевой состав фибриллы во всех ее частях остается приблизительно постоянным, как почти постоянной во всех точках остается и концентрация их. При медленных механических воздействиях на ткань не образуется условий для возбуждения, и опыт действительно подтверждает выводы теории.

Химические раздражители, точно так же, как и механические действуют возбуждающе на ткань, лишь в тех случаях, когда изменения, вносимые ими, протекают достаточно быстро. Действия эти можно также свести на местное отнятие воды и связанную с этим диффузию солей из места приложения химического агента; при этом понятно, что вначале, когда начинается отнятие воды, ткань вблизи места воздействий становится более возбудимой. Когда в ткани начинают выступать вторичные изменения в белках под влиянием высыхания, возбудимость должна падать, так как присутствие воды есть необходимый элемент всякой химической реакции, связанной с жизнью. Как показы-

вает опыт, высыхание, действительно, мешает жизненным явлениям. Замечательно, что быстрым местным высушиванием ткани посредством сухого воздуха, увеличивающим местную концентрацию солей, удается вызвать раздражение, как это и нужно ожидать по теории.

Действие тепла может быть также двояким: до тех пор, пока температура не превзойдет известного предела, при котором начинаются изменения в белках, в нагретой местно ткани обнаруживается повышение осмотического давления в зависимости от нагревания, соответственно чему начинается диффузионный ток солей из нагретого места в непосредственное соседство с ним, и меняется распределение солей в ткани, которая может повлечь возбуждение. Когда нагревание достигает таких пределов, что возможно изменение в белковых веществах, то возбудимость ткани падает, и ткань может при дальнейшем повышении температуры умереть.

Так же, как действует тепло, должен, по теории, действовать и холод, и опыты, сделанные в этом отношении, действительно подтверждают возможность раздражающего действия охлаждения.

ГЛАВА ТРЕТЬЯ.

Теория световых ощущений при периферическом зрении.

I. Исторический обзор.

Астрономам еще в шестидесятых годах прошлого столетия был известен факт различной чувствительности центра и периферии сетчатки, и Herschell[1]) объясняет целый ряд наблюдаемых явлений этим свойством глаза.

К этому же времени относятся замечательные соображения Max'a Schultze[2]) относительно роли палочек в зрении, хотя Schultze, повидимому, не знал об исследованиях астрономов, близко касавшихся физиологической части его работ. Так как на периферии сетчатки, где по анатомическим исследованиям большую часть структурных элементов ретины составляют палочки, чувствительность к цветам уменьшается, то Schultze и заключил, что палочки доставляют нам ощущение бесцветного зрения. С другой стороны, сравнительно-анатомическое изучение глаз разных животных показало Schultze, что ночные животные, глаз которых должен быть особенно чувствителен к слабому свету, имеют в сетчатке относительно очень большое число палочек, так что нужно было ожидать, что бесцветное, доставляемое палочками, зрение позволяет нам различать меньшие яркости, чем центральное зрение, доставляющее нам

---

[1]) В очерках астрономии (перев. А. Драшусова, Москва, 1862) Herschell на стр. 262 пишет: «Весьма замечательно, что средина ретины гораздо менее чувствительна к слабым впечатлениям света, чем ее края. Не убедившись в том опытом, многие не поверят, до какой степени доходит эта сравнительная нечувствительность».

[2]) M. Schultze. Archiv f. mikroskop. Anatomie, 2, p. 255 и след., 1866.

представление о цвете. В этом воззрении Schultze уже совершенно ясно выражена мысль о дуализме акта зрения, и казалось бы, что вся причина странных явлений, отмеченных астрономами, могла быть ясно объяснена, особенно когда в конце семидесятых и в начале восьмидесятых годов были сделаны открытия, сопоставления которых с меняющеюся чувствительностью сетчатки сразу могли навести исследователей на верные мысли о физической причине топографической изменчивости чувствительности сетчатки.

Исследуя сетчатку после долгого пребывания в темноте, Kühne[1]), а затем Boll[2]) обнаружили присутствие в ней розового пигмента, который они обследовали подробно и нашли, что пигмент окрашивает наружные членики палочек сетчатки. После пребывания сетчатки на свету, пигмент показывал выцветание; в темноте происходило восстановление пигмента при условии связи сетчатки с подлежащим пигментным слоем. Розовый пигмент получил название зрительного пурпура или родопсина и вызвал среди физиологов живой интерес благодаря возможному отношению его к акту зрения, на что задолго еще до открытия пигмента, в тридцатых еще годах прошлого столетия, указывал в своем знаменитом учебнике физиологии Johannes Müller[3]), выставивший следующее утверждение: «Каждому раздражению организованной части соответствует какое-нибудь материальное изменение в ней, которое мы должны предполагать даже при раздражении глаза светом».

Мнение J. Müller'a, воспринятое его учениками, среди которых была бо́льшая часть физиологов Германии, заставило искать в зрительном пурпуре вещество, распад которого, под влиянием света, вызывает зрительные впечатления, и побудило произвести весьма подробное обследование физико-химических свойств пигмента, который оказался легко извлекаемым из сетчатки растворами желчно-кислых солей и разлагающимся под влиянием света в растворах, точно так же, как в сетчатке извлечен-

---

[1]) Kühne. Hermann's Handbuch der Physiologie, *3* p. 235. Leipzig, 1879.

[2]) Boll. Ber. d. preuss. Akademie d. Wissensch. Januar 1876, также Archiv f. Anatom. u. Physiol, 1881.

[3]) J. Müller. Handbuch d. Physiologie des Menschen, p. 55. Coblenz, 1837. Kries указывает в своей статье на Moser'a, впервые допустившего фотохимическую природу зрительных ощущений, но его работа появилась в 1842 г. Pogg. Ann., 1842. (См. v. Kries. Zs. f. Elektrochemie, p. *18*, 466, 1912).

ного глаза[1]). Позднее, в высшей степени остроумными и тонкими опытами Abelsdorf'у удалось констатировать офтальмоскопически разложение пигмента и в живом глазу рыбы Abramis Brama, которая помещалась в узком плоско-параллельном сосуде, наполненном водою, сначала в темноте, а затем быстро вносилась в освещенное лампой пространство, где и производилось офтальмоскопически исследование дна глаза. Abramis Brama оказалась для этих целей весьма пригодным объектом, так как пигмент у нее лежит непосредственно на белой соединительнотканной подкладке, а не на пигментном слое, маскирующем у теплокровного животного изменения на дне глаза. В течение короткого времени офтальмоскопирования розовая окраска дна глаза у рыбы исчезла, чтобы снова восстановиться в темноте.

Попытки, сделанные офтальмоскопически на теплокровных животных Abelsdorf'ом и позднее нами, при применении весьма чувствительного спектрофотометрического метода, не позволили получить никаких положительных результатов вследствие присутствия темного пигмента в глазу. Однако в глазу человека есть возможность наблюдать энтоптически выцветание пигмента. Если после долгого пребывания ночью в темном помещении войти в светлую комнату, то периферия поля зрения представится розовою, при чем окраска исчезает в течение короткого времени пребывания на свету. Объяснение этого опыта можно искать в том, что пурпур составляет как бы светофильтр перед светочувствительным, светоощущающим слоем сетчатки, и белые лучи, проходя через слой пурпура, делаются, благодаря поглощению в нем, окрашенными и дают ощущение розового цвета в сетчатке.

Детальное изучение свойств пигмента и фотохимической реакции в нем доказало прежде всего, что при цветном зрении, когда мы можем при огромной яркости света, переводя глаза с предмета на предмет, ясно их воспринимать, пигмент не может иметь никакой роли; он весь разложился бы при этих яркостях, и у нас в глазу накапливался бы ряд последовательных изображений, которые и мешали бы точному зрению. Далее, было еще Kühne известно, что желтые лучи, бесцветное

---

[1]) Ewald u. Kühne. Unters. aus d. physiol. Inst. d. Universität Heidelberg, *1*, p. 138, 248, 310, 1877.

[2]) E. Abelsdorf. Zs. f. Psycholog. u. Physiolog. d. Sinnesorg., *14* p. 77, 1897.

пламя, окрашенное солями натрия, и особенно красные лучи не действуют почти на пурпур, между тем мы прекрасно воспринимаем и желтый и красный цвет, и ясно, что если сводить зрение к фотохимическому процессу, то за вещество, участвующее в цветном восприятии, нельзя принимать зрительного пурпура. Этим обстоятельством объясняется такой знаменательный факт, что исследователь, трудами которого создана бóльшая и лучшая часть физиологической оптики—Helmholtz, в своей знаменитой книге по физиологической оптике совершенно не касается физического механизма восприятия, ограничиваясь внешним описанием явлений, как это было сделано Newton'ом и Joung'ом.

Однако уже в 1894 году König [1]), произведший впервые точное спектрофотометрическое исследование кривой поглощения зрительного пурпура человека, снова обратил внимание на замечательное совпадение, которое показывает кривая абсорбции пурпура, с кажущейся яркостью соответствующих лучей в спектре при врожденной цветной слепоте. Совпадение было настолько замечательно, что König'у снова пришлось возвратиться к мысли Schultze о двойственности зрения: в статье, появившейся вскоре за тем, Kries [2]) уже совершенно определенно различает два зрительных аппарата: один, работающий при больших яркостях, и другой, приспособленный к работе в темноте. Первого рода аппарат составляют колбочки, второй аппарат состоит из палочек, окрашенных зрительным пурпуром. Колбочки мало чувствительны к свету и доставляют нам ощущение цветности; палочки цветов не различают и обладают огромной чувствительностью к слабым яркостям света.

Несколько лет спустя этим же вопросом занялся Lummer [3]) по поводу некоторых недоразумений, касающихся законов излучения. В то время как по теории при слабых яркостях излучающего тела, при низкой температуре источника, красные лучи должны иметь значительно бóльшую яркость, чем зеленые, и, следовательно, первые явления свечения должны давать в спектре полоску в красной части, на самом деле мы раньше всего ощущаем свечение в зеленой части спектра. Lummer,

---

[1]) A. König. Gesam. Abhandl. zur physiol. Optik, p. 338, Leipzig, 1903.

[2]) J. v. Kries. Abhandl. zur Physiolog. der Gesichtsempfind. aus dem Physiolog. Inst. zu Freiburg i/B. 1 Heft, p. 1. Hamburg u. Leipzig, 1897.

[3]) O. Lummer. Ann. d. Physik,—*62*, p. 14, 1897.

основываясь на соображениях König'a и Kries'a, объясняет ощущения при наблюдении спектра различной чувствительностью сетчатки в разных ее частях и еще раз подчеркивает роль палочек в акте периферического или сумеречного зрения.

Дальнейшее выяснение роли палочек и детальное изучение явлений зрения принадлежит школе Kries'a и выполнено в ряде превосходных работ по физиологической оптике. Между прочим, в лаборатории Kries'a Trendelenburg'ом[1]) было количественно изучено разложение на свету зрительного пурпура, полученного из глаза животных, при чем было показано, что степень разложения выделенного из сетчатки пигмента идет параллельно с тем ощущением яркости, которое человеческий глаз получает от тех же спектральных лучей, в которых происходило и выцветание пурпура.

Опыты Trendelenburg'a не распространялись на человеческий пурпур, однако для обобщения его данных можно воспользоваться найденным нами законом фотохимии, гласящим, что в веществах с простой полосой абсорбции, к каковым нужно причислить и человеческий пурпур, выцветание происходит пропорционально поглощенной энергии независимо от длины волны падающего луча.

А так как König показал, что между абсорбцией пигмента и чувствительностью сетчатки при бесцветном зрении имеется пропорциональность, и так как при полной цветной слепоте восприятия яркости разных лучей спектра одинаковы с теми восприятиями, которые получаются при периферическом зрении, то можно было допустить, как это и было указано нами, что между ощущением при бесцветном зрении и разложением пигмента в живой сетчатке имеется закономерная связь. Количественное изучение этой связи составляет содержание следующих параграфов и было опубликовано нами в ряде статей[2]).

---

[1]) W. Trendellenburg. Zs. f. Psycholog. und Physiolog. der Sinnesorg. *37*, p. 1. 1904.

[2]) P. Lasareff. Pflüger's Archiv. *154*, p. 459, 1913.
Pflüger's Archiv *155*, p. 310, 1914.
П. Лазарев. Ж. Р.-Ф. Х. О. *47*, вып. 1, 1915.
Ж. Р. Ф.-Х. О. *47*, вып. 2, 1915.
Изв. Росс. Акад. Наук, стр. 1283, 1917.
Арх. Физ. Наук, вып. *2*, стр. 121, 1917.
Изв. Физ. Инст. при Науч. Инст., *1*. стр. 9. 1919.
Изв. Росс. Акад. Наук, стр. 165, 1919.
Изв. Физ. Инст. при Научн. Инст., *1*, стр. 195 1921

II. Теория световых ощущений при периферическом зрении.

Мы можем развить теорию световых ощущений при периферическом зрении, допуская, что зрительный пурпур является тем веществом, разложение которого создает раздражение концевых аппаратов зрительного нерва. Разложение зрительного пурпура происходит так, как это наблюдается при выцветании пигментов, то-есть пропорционально поглощенной энергии и независимо от длины волны луча.

Для фотохимического разложения зрительного пурпура животных закон этот был непосредственно констатирован. Для пурпура человека подобных исследований сделано не было, однако из того обстоятельства, что пурпур человека имеет одну простую полосу абсорбции без вторичных максимумов, можно заключить, что он, подобно изученным нами краскам, должен давать разложение, пропорциональное количеству поглощенной энергии. Всякое фотохимическое разложение вещества в растворах должно сопровождаться выделением электронов из нейтральных молекул и превращением этих последних в ионы[1]).

Результатом подобного процесса является увеличение ионов в среде после реакции, и Gibson'ом было показано на ряде реакций, что фотохимический процесс всегда течет в том направлении, в котором наблюдается увеличение ионизации среды. Для реакции в пигментах, изученных мною, Щодро[1]) обнаружил, между прочим, пропорциональность количества разложившегося вещества и количества выделившихся электронов и, следовательно, ионов, образовавшихся из нейтральных молекул краски.

Ионы, получившиеся в среде благодаря фотохимическому распаду вещества, подобно ионам металлов при известной концентрации их, действуют на нервы раздражающе и вызывают возбуждение. Таким образом теория периферического зрения приводится к тем же принципам, на которых построена теория нервного и мышечного раздражения электрическим током. При фотохимических реакциях возможно предполагать возникновение реакции и без ионизации среды (это особенно касается газов) за счет увеличения энергии отдельных атомов и моле-

---

[1]) Н. Щодро. Изв. Физич. Инст. при Моск. Научн. Инст., *1*, стр. 57, 1920. Изв. Росс. Акад. Наук, стр. 727, 1919.

кул в зависимости от поглощения света. Если бы и для зрительного пурпура дело оказалось происходящим так, то тогда пришлось бы, вместо концентрации ионов, считать концентрацию раздражающих нервы веществ неионизованного характера.

Помимо прямой реакции, вызывающей, благодаря действию света, появление раздражающих веществ в сетчатке, имеются процессы, удаляющие путем диффузии и путем химических реакций продукты распада и приводящие сетчатку в нормальное, нераздраженное состояние. Кроме того, раздражающие вещества испытывают обратное превращение в исходные продукты.

Пользуясь вышеуказанными соображениями, можно подсчитать рубежную концентрацию продуктов распада, при которой может наступить раздражение, и подсчеты приводят к результату, что возбуждение при освещении источником постоянной яркости наблюдается всякий раз, когда выполняется равенство

$$C''_1 = A = \frac{\alpha_1 k J C_0}{\alpha_1 k J + \alpha_2} \left[1 - e^{-(\alpha_1 k J + \alpha_2) t} \right] \quad . \; . \; . \; . \; (I).$$

Здесь A обозначает постоянную величину, определяющую минимальную концентрацию продуктов распада, C'_1, при которой наблюдается возбуждение; α_1, α_2—постоянные реакции фотохимической (α_1) и темновой (α_2), J—яркость света, k—постоянная поглощения, C_0—максимальная концентрация пигмента в толще слоя палочек в данный момент, t—время и e—основание логарифмов Непера.

При длительных действиях непрерывного потока света предыдущая формула упрощается и переходит в такую:

$$A = \frac{\alpha_1}{\alpha_2} kJC,$$

где C—концентрация пурпура в данный момент.

Если действующий свет смешанный, напр., белый, то формула сохраняет тот же вид, только J обозначает общую яркость всех действующих лучей, а k представляет собою постоянную, имеющую довольно сложный состав и зависящую от характера поглощения пигмента и от распределения энергии в спектре.

Проверка формулы (I) может быть сделана на основании весьма точных опытов König'a и Trendelenburg'a. König исследовал коэффициенты поглощения зрительного пурпура k

и показал их пропорциональность субъективной яркости лучей при полной цветной слепоте.

Для этой цели лучи источника постоянного состава сравнивались по яркости с монохроматическими лучами источника, с равномерным распределением энергии в спектре и, следовательно, с постоянным для разных лучей J; тогда при равной яркости и, следовательно, при постоянном разложении, вызываемом обоими источниками, мы имеем по формуле

$$\frac{\alpha_1}{\alpha_2} kJC = \frac{\alpha_1}{\alpha_2} k'J'C,$$

где J и k относятся к монохроматическому свету, меняющему длину волны, а J' и k' относятся к источнику, служащему нормой сравнения.

Яркость этого последнего источника измеряет ту субъективную яркость, которую имеют исследуемые лучи света. Так как J и k' постоянны, то

$$J' = \frac{J}{k'} \cdot k = \mu k,$$

где μ—постоянная; кажущаяся яркость J' пропорциональна коэффициенту поглощения соответствующих лучей.

В таблицах, данных ниже, I и II приведены данные работы König'a, при чем J'_m и k'_m представляют собою максимальные наблюденные на опыте значения.

ТАБЛИЦА I.

λ	430	450	470	490	505	520	535	555	575	590
$\frac{J'}{J'_m}$	0.061	0.283	0.576	0.895	1.000	0.77	0.555	0.277	0.09	0.03

ТАБЛИЦА II.

λ	440	460	480	500	520	540	460	580	600
$\frac{k}{k_m}$	0.27	0.564	0.811	1.000	0.766	0.554	0.186	0.123	0.031

Результаты исследований König'a приведены графически на рис. 4, где абсциссы представляют длины волн λ, а по оси ординат отложены $\frac{k}{k_m}$ (кресты и непрерывная линия) и $\frac{J}{J'_m}$ (кружки и пунктирная линия).

Дальнейшее подтверждение теории можно найти в опытах Trendelenburg'a, который измерял при периферическом зрении кажущуюся яркость различных спектральных лучей от определенного источника, сравнивая его с источником белого цвета.

Равенство впечатлений получится, когда

$$k'J' = kJ$$

или, умножая обе части равенства на концентрацию C и замечая, что kJC есть количество поглощенной данными спектральными лучами лучистой энергии Q, имеем, что эквивалентная яркость источника белого света

$$J' = \frac{Q}{k'C}.$$

Так как $k'C$ постоянно, то субъективная яркость J' пропорциональна поглощенной энергии в соответствующих спектральных лучах.

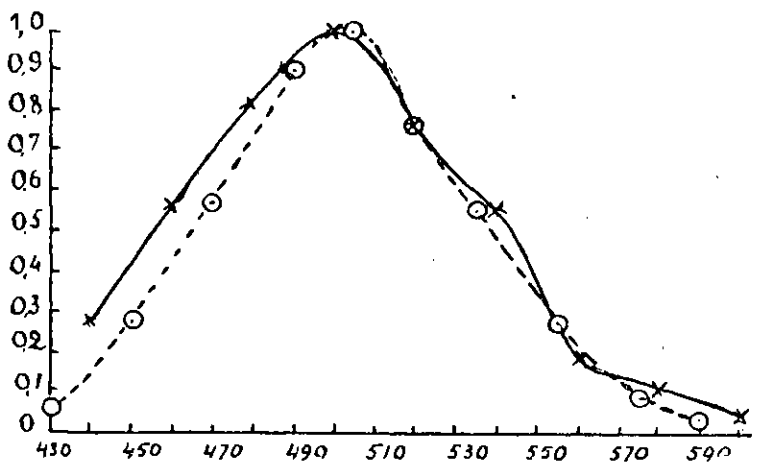


Рис. 4.

В таблицах III, IV и V сопоставлены полученные Trendelenburg'ом результаты, при чем J'_m и Q_m обозначают максимальные значения J' и Q По основному закону фотохимии пропорционально Q должна изменяться скорость реакции V.

ТАБЛИЦА III.

λ	459	474	491	509	519	530	542	589
$\frac{V}{V_m}$	0.08	0.27	0.47	0.85	0.95	1.00	0.94	0.28

ТАБЛИЦА IV.

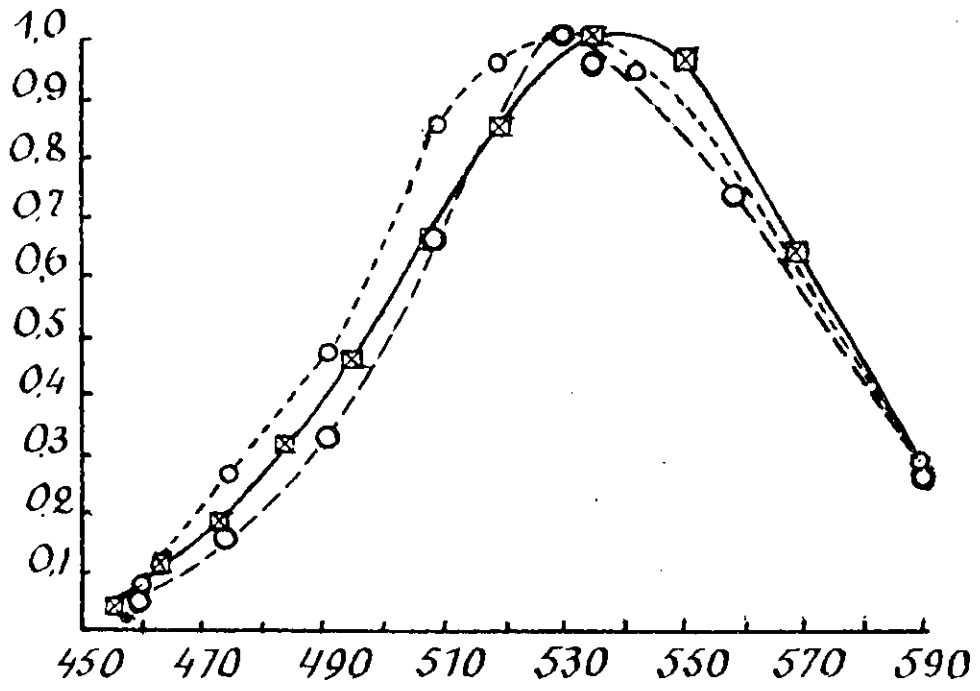
λ	455	463	473	484	495	507	520	535	550	569	589
$\frac{Q}{Q_m}$	0.05	0.11	0.19	0.32	0.46	0.67	0.85	1.00	0.95	0.63	0.27

ТАБЛИЦА V.

λ	459	474	491	509	530	535	557	589
$\frac{J'}{J'_m}$	0.06	0.16	0.33	0.67	1.00	0.95	0.74	0.27

На фиг. 5 те же результаты сопоставлены графически, при чем по оси абсцисс отложены длины волн, а по оси ординат $\frac{J'}{J'_m}$ (пунктир), $\frac{Q}{Q_m}$ (непрерывная линия) и $\frac{J'}{J'_m}$ (линия. состоящая из отдельных отрезков).

Теория позволяет вычислить далее порог раздражения при



Фиг. 5.

кратковременном действии света на глаз; в этом случае между яркостью света, вызывающего рубежное ощущение J, и временем его действия, t, имеется следующая связь:

$$Jt = M + Nt,$$

где M и N—постоянные, удовлетворяющие соотношению

$$\frac{N}{M} = a_2,$$

при чем это соотношение верно для однородного и смешанного света.

Если сделать период освещения t очень малым, то член с t делается весьма малым по отношению к первому члену, и мы

получаем постоянство произведения Jt. Опыты Bloch'a [1]), Charpentier [2]) и Mac Dougall [3]) действительно обнаружили при очень коротких освещениях постоянство произведения J и t.

Весьма тщательные исследования Blondel и Rey [4]) обнаружили при более значительных периодах освещения возрастание Jt по линейному закону, как это можно видеть из таблицы VI и рис. 6, взятых из работы Blondel'я и Rey'я.

ТАБЛИЦА VI.

t (сек.)	Jt
0.001	0.0641
0.003	0.0721
0.01	0.0677
0.03	0.0703
0.10	0.1021
0.30	0.1555
1.00	0.372
3.00	1.000

Мы приведем далее наблюдения, выполненные над кратковременными освещениями в нашей лаборатории, и прежде всего покажем, что закон линейной связи между t и Jt для значений, превышающих 0,01 секунды, в точности всегда выполняется.

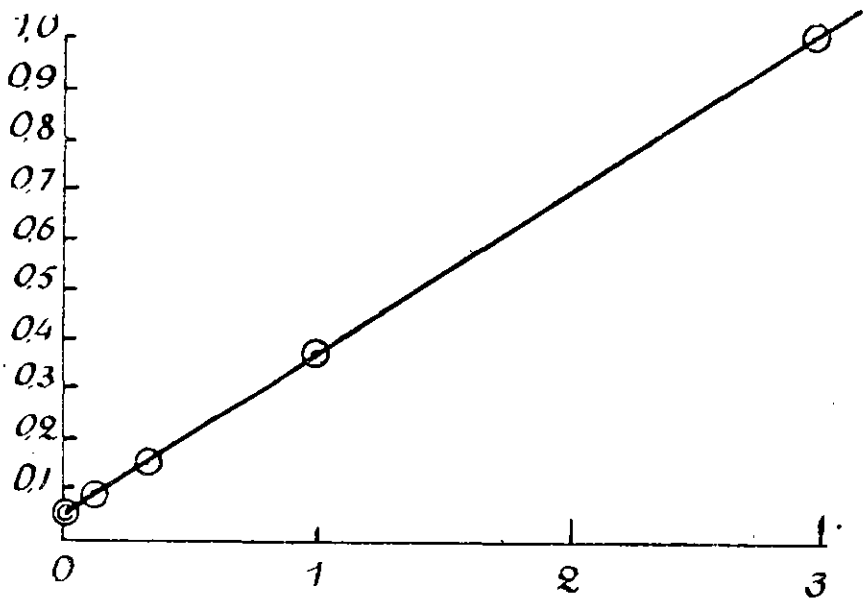


Рис. 6.

---

[1]) Bloch. Comptes rendus de la société de Biologie. 2, p. 495, 1885.
[2]) Charpentier. Comptes rendus de la Société de Biologie. 2, p. 5, 1887.
[3]) Mac Dougall. Journal of Psychology 1 Abth. 2, 1904.
[4]) Blondel и Rey. Journal de physique. (5) 1, p. 530, 1911.

Как примеры могут служить данные работы Шехтмана[1]), у которого t менялось от 0,001 сек. до 0,067 сек. Jt (набл.) есть наблюденное значение Jt, Jt (выч.) вычисленное по теории. Результаты таковы:

t	0.011	0.013	0.022	0.033	0 067
Jt (набл.)	$7{,}6.10^{-6}$	$7{,}7.10^{-6}$	$11{,}2.10^{-6}$	$14{,}9.10^{-6}$	$25{,}8.10^{-6}$
Jt (выч.)	$7{,}5.10^{-6}$	$8{,}2.10^{-6}$	$11{,}2.10^{-6}$	$14{,}7.10^{-6}$	$25{,}8.10^{-6}$

Можно привести далее результаты 12 рядов наблюдений, выполненных Дерягиным [2])—Jt (набл.) является средним из этих рядов наблюдений.

$t =$	0.011	0.022	0.033	0.066
Jt (наб.)	4.09	6.47	8.60	13.80
Jt (выч.)	4.36	6.32	8.28	14.13

Как видно, совпадение получается очень хорошее в обоих случаях.

Как показывает теория, из опытов можно определить коэффициент a_2, характеризующий скорость восстановления зрительного пурпура на свету. Этот коэффициент, вычисленный из данных Шехтмана и Дерягина, колеблется от 147 (Дерягин) до 167 (Шехтман).

Если переходить к еще более коротким промежуткам времени, то получается более сложная зависимость между t и Jt, при чем вначале Jt с увеличением t падает, далее достигает минимума и затем начинает возрастать, при чем после времени в 0,011 секунды возрастание в пределах погрешности пропорционально t.

Эти данные получены у нас в лаборатории В. И. Федоровой и М. А. Грушецкой, которые получили из ряда весьма тщательных наблюдений значения для Jt, соответствующие определенному t.

Их наблюдения прекрасно укладываются в формулу

$$Jt = 33 + 360\,t + 300\,e^{-2200t},$$

как это видно на следующей таблице.

$t \times 10^4$	3	4	5	10	20	30	40	50	60	100	500	1000
Jt (наб.)	218	195	93	65	58	50	38	29	36	39	52	69
Jt (выч.)	183	157	133	67	37	34	34	35	35	37	51	69

Мы видим, что предложенная нами эмпирическая формула прекрасно совпадает с опытом.

[1]) Я. Л. Шехтман. Изв. Физ. Инст. МНИ. *1*, стр. 72,1920.

[2]) См. Изв. Физ. Инст. МНИ.

Дальнейшие приложения теории относятся к периодическому раздражению сетчатки светом, когда свет, меняющий свою интенсивность, падает на светочувствительный слой глаза и дает при достаточной частоте мелькания непрерывное ощущение. Теория показывает, что в этом случае ощущения от периодически изменяющегося света и света постоянной яркости будут одинаковы тогда, когда количество подведенной световой энергии за один период изменения яркости света равно в обоих случаях. В этом и состоит закон Talbot'a весьма тщательно изученный при цветном зрении.

Опытной проверки закона Talbot'a для периферического зрения до последнего времени сделано не было, и поэтому нами было предпринято в этом отношении исследование, которое показало, что и для периферического зрения закон Talbot'a выполняется во всей строгости. При опытах свет определенной яркости J прерывался так, что промежутки, соответствующие затемнению, равнялись промежуткам действия света и этот свет сравнивался по яркости со светом постоянной яркости J_1 которая должна равняться при строгом выполнении закона Talbot'a 0,5. Как видно из таблицы VIII, среднее значение J_1, найденное на опыте, отличается от значения, определяемого законом Talbot'a для периферического зрения только на 1%, то-есть отступления лежат в пределах возможных погрешностей наблюдения.

ТАБЛИЦА VIII.

N	J_0	J_1	$\frac{J_1}{J_0}$
19,2	27	11	0,41
32,3	57	30	0,53
36,0	65	30	0,46
19,2	96	47	0,49
19,6	100	57	0,57
59,0	57	25	0,44
13,9	105	55	0,52
12,8	105	52	0,50
30,4	140	70	0,50
19,6	275	140	0,51
19,6	590	302	0,51
		Среднее . . .	0,495

Таким образом, закон Talbot'a должен считаться и теоретически и экспериментально доказанным для периферического зрения.

III. Теория явлений приспособления глаза (адаптации), при периферическом зрении [1].

Из ежедневных наблюдений известно, что чувствительность глаза к освещению зависит от предшествующего его состояния. Так, например, глаз, находившийся долгое время на ярком свету, в полутемной комнате сначала очень плохо различает отдельные предметы, и чувствительность только постепенно возвращается к первоначальной величине. Наоборот, вполне отдохнувший в темноте глаз чувствует ослепление даже при сравнительно небольших яркостях и лишь спустя некоторое время приспособляется к условиям освещения. Изменения чувствительности глаза в зависимости от его пребывания на свету или в темноте могут достигать огромных размеров и наблюдаются на периферии поля зрения. Центральные части сетчатки, занятые колбочками, почти совершенно лишены явлений изменения чувствительности, о которых мы только что сказали и которые получили название явлений приспособления или адаптации. Под адаптацией к темноте мы разумеем увеличение чувствительности глаза после его более или менее продолжительного отдыха, а под адаптацией к свету — уменьшение чувствительности глаза, в зависимости от пребывания в течение некоторого времени на свету.

Уже по одному тому, что явления адаптации сосредоточены на периферии сетчатки и что в центральной области, занятой колбочками, адаптация не наблюдается, ясно, что мы должны причины адаптации связать с палочками и с зрительным пурпуром, который в них заключается. Как мы видели выше, количество продуктов распада пурпура под влиянием фотохимической реакции в нем C'_1 выражается величиной

$$C'_1 = \frac{\alpha_1}{\alpha_2} kJC$$

При рубежном ощущении C'_1 должно достигать определенной величины, и тогда

$$B = \frac{\alpha_1}{\alpha_2} kJC \quad \text{или} \quad \frac{1}{J} = \frac{\alpha_1}{\alpha_2 B} kC.$$

---

[1]) Основная работа появилась в 1914 в Pflüger'овском Архиве. P. Lasareff. Pflüger Archiv. 155, 1914.

J, как уже мы видели выше, есть та минимальная яркость непрерывного потока света, которая вызывает фотохимическое разложение в глазу, достаточное для рубежного ощущения, а так как чем меньше эта рубежная яркость, тем больше чувствительность глаза, то величину $\frac{1}{J}$ принято называть чувствительностью глаза E. Мы имеем окончательно

$$E = \frac{a_1}{a_2 B} kC.$$

Величины a_1, a_2, k и B остаются при всех условиях опытов постоянными, и переменной представляется величина C, изменение которой и обусловливает изменение чувствительности. Если поэтому на глаз действовать некоторое время светом и уменьшать таким путем концентрацию пурпура C, то, после удаления продуктов реакции из сетчатки, мы получаем глаз с меньшим содержанием пурпура, с меньшим E, и поэтому по предыдущей формуле находим его менее чувствительным к свету. В таком глазу для получения минимального ощущения, сопровождающегося определенным разложением пигмента B, необходима большая яркость света, определяющая меньшую чувствительность J.

Наоборот, глаз, пробывший после почти полного устранения пурпура из сетчатки более или менее долгое время в темноте, должен обнаруживать возрастание чувствительности в зависимости от увеличения C (от содержания пурпура в нем). Таким образом, с качественной стороны теория хорошо предсказывает явления: для того, чтобы пойти дальше, необходимо сделать предположение о характере реакции, восстановляющей пурпур, и мы сделаем простейшее допущение, что эта реакция мономолекулярна.

Допущение мономолекулярности реакции при восстановлении пурпура приводит к результату, что в формуле $E = \frac{a_1}{a_2 B} kC$ C изменяется после полного разрушения пурпура в зависимости от времени пребывания глаза в темноте t по такому закону

$$C = C_0 (1 - e^{-a_3 t})$$

где C_0—максимальное возможное содержание пурпура в глазу. a_3—постоянная и e—основание логарифмов Непера.

Подставляя найденное значение в формулу для чувствительности, находим E равным

$$E = \frac{a_1 k C_0}{a_2 B}(1 - e^{-a_3 t})$$

Так как при бесконечно-долгом пребывании глаза в темноте ($t = \infty$) получается максимальная чувствительность, равная $E_0 = \frac{a_1 k C_0}{a_2 B}$, то предыдущая формула перепишется так:

$$E = E_0 (1 - e^{-a_3 t})$$

Чтобы проверить приложимость формулы, мы воспользуемся теми данными, которые приводит Nagel в последнем издании Handbuch d. Physiolog. Optik. Helmholtz'a [1]). При этом мы не будем брать тех значений E, которые получены при t меньших 30 минут, так как за это время определению чувствительности могут значительно мешать так-называемые последовательные изображения, зависящие от того, что продукты фотохимического распада сетчатки не всосались и могут действовать раздражающим образом на нервные окончания. Опыт действительно показывает, что за время около получаса в глазу может существовать явление последовательных изображений и это обусловливает уменьшение чувствительности, определенной обычным путем. E_0 мы полагаем равным 220 000. В таблице IX кроме значений t, E и $\frac{E_0}{E}$ приведены значения $1 - e^{-a_3 t}$, где a_3 положено 0,055.

ТАБЛИЦА IX.

t	E	$\frac{E}{E_0}$	$1 - e^{-a_3 t}$
31	174000	0,79	0,82
39	195000	0,89	0,88
51	208000	0,94	0,94
61	215000	0,98	0,97

На рис. 7 те же данные приведены графически, при чем по оси абсцисс отложено t, по оси ординат $\frac{E}{E_0}$.

Полученные в литературе данные, приведенные в этой статье, показывают удовлетворительное согласие, только начиная с 31 минуты после прекращения действия света. До этого

[1]) См. H. v. Helmholtz's Handbuch der Physiolog Optik, 2, p. 271, Leipzig, 1911.

времени расхождение достигает весьма значительных величин, и в то время как по теории чувствительность возрастает с постепенно убывающей скоростью, на практике, при обычном способе экспериментирования, обычно наблюдался сначала медленный подъем чувствительности, потом около 10—15 минут чувствительность начинала быстрее возрастать, и после 20 минут скорость возрастания опять делается медленнее.

Опыты, поставленные у нас в лаборатории, выяснили вопрос вполне. Прежде всего Шехтманом [1]) было показано, что невозможно, прийдя в лабораторию прямо с улицы, начинать опыты с адаптацией. Получающиеся при этом цифры показывают значительное колебание и имеют малое практическое значение.

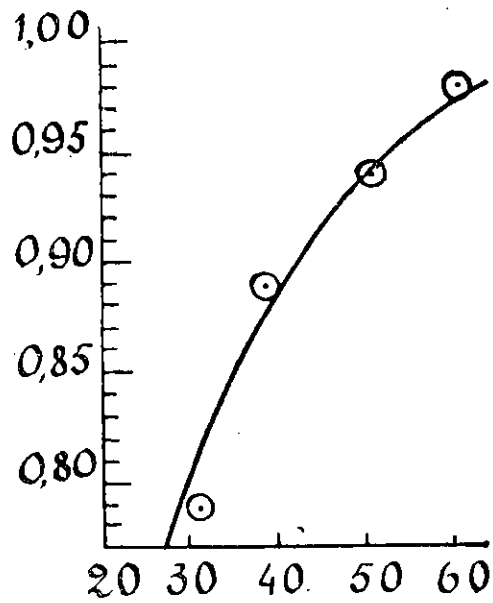


Рис. 7.

Эту адаптацию мы назвали первичной, и она сильно колеблется изо дня в день. Если после полутора или двухчасового пребывания в темноте мы осветим глаз снова, создав полную адаптацию к свету, то возникающая после этого вторичного освещения адаптация, называемая вторичной, показывает чрезвычайное постоянство и неизменность. При всех опытах с адаптацией необходимо наблюдать только явление вторичной адаптации. В таблице X приведены данные Шехтмана, полученные как среднее из 3, 4 и даже 10 наблюдений, сделанных в разные дни.

По теории $\frac{E}{E_0} = 1 - e^{-a_3 t}$ мы приведем поэтому $\frac{E}{E_0}$, наблюденное из опыта, и $\frac{E}{E_0}$ равное $1 - e^{-a_3 t}$, вычисленное из времени адаптации t (a_3, соответствующий коэффициенту восстановления пурпура в темноте после освещения, положен равным 0,03).

ТАБЛИЦА X.

t	20	25	30	35	40	45	50	60	65	70	80	90	95	100
$\frac{E}{E_0}$ (наб.)	0.46	0.52	0,61	0,62	0,73	0,72	0,78	0,84	0,77	0,87	0,87	0,91	0,95	0,90
$1 - e^{-a_3 t}$	0.45	0.53	0.59	0.62	0.70	0.74	0.78	0.83	0.86	0.88	0.90	0.92	0.94	0.95

[1]) Я. Л. Шехтман. Изв. Физ. Инст. МНИ. *1* стр. 70 1920.

Из опытов, описанных раньше, α_3 находилось равным 0,055, т.-е. порядок величин один и тот же.

Если увеличить циркуляцию крови в глазу, можно ожидать увеличения деятельности клеток и увеличения α_3; определения после предварительных энергичных движений, связанных с увеличением кровообращения, показывают действительно увеличение α_3 с 0,03 до 0,04, как это видно из таблицы 2.

ТАБЛИЦА XI.

t (мин)	20	30	40	50	60	70	80	
$\frac{E}{E_0}$	0.55	0.69	0.76	0.76	0.85	0.94	1.00	
$1-e^{-\alpha_3 t}$	0.55	0.70	0.80	0.86	0.91	0.94	0.96	$\alpha_3 = 0{,}04$

Полученные данные сходятся, как видно, очень хорошо при интервалах адаптации бо́льших, чем 20 минут.

Опыты, тщательно проделанные Дерягиным [1]) в моей лаборатории, позволяют с определенностью утверждать, что и для меньших интервалов адаптации, где по литературным данным имелось расхождение с теорией, мы получаем полное совпадение, при условии, если яркость света, вызывавшего адаптацию к свету, не переходила определенного предела.

Если адаптация к свету неполная и пурпур не может быть рассматриваем, как целиком распавшийся, то чувствительность изменяется во времени, как показывает теория, по уравнению

$$E = E_0\ (1 - \beta e^{-\alpha_3 t}).$$

Здесь β есть коэффициент, зависящий от силы подействовавшего на сетчатку света; при большой силе, служащей для предварительного освещения света. β близко к 1 и равно нулю, если подействовавший свет бесконечно слаб.

Результаты наблюдений Дерягина приведены в таблице XII, при чем вычисленное E получено из формулы $E = 3{,}5 - 2{,}8\ e^{-0{,}05t}$

Наблюденное значение получено, как среднее из 20 отсчетов, сделанных в течение 6 дней.

ТАБЛИЦА XII.

t (мин.)	5	10	15	20	25	30	35	40	50	60	70	80	90
E	1.41	1.73	2.04	2.45	2.83	2.29	2.73	3.17	3.38	3.35	3.83	3.49	3.46
$E = E_0(1 - e^{-\alpha_3 t})$	1.32	1.80	2.18	2.47	2.70	2.87	3.01	3.12	3.27	3.36	3.42	3.45	3.47

[1]) См. Извест. Физич. Инст. М. Н. И. *1* стр. 200.1921.

Далее можно представить себе второй случай, именно: сетчатка после длительного пребывания в темноте получила максимальное количество пигмента. После этого мы освещаем сетчатку слабым светом и следим за ходом уменьшения ее чувствительности во времени. Это явление носит название адаптации к свету, и уравнение адаптации по теории имеет следующий вид:

$$\frac{E}{E_0} = 1 - \frac{a_1 kJ}{a_1 kJ + a_2}\left[1 - e^{-(a_1 kJ + a_2)t}\right] =$$

$$= \frac{a_2}{a_1 kJ + a_2} + \frac{a_1 kJ}{a_1 kJ + a_2} \cdot e^{-(a_1 kJ + a_2)t};$$

или

$$\frac{E}{E_0} = A + (1 - A)\, e^{-\lambda t}$$

где

$$A = \frac{a_2}{a_1 kJ + a_2};\ 1 - A = \frac{a_1 kJ}{a_1 kJ + a_2} \text{ и } \lambda = a_1 kJ + a_2$$

Опыты с адаптацией к свету велись следующим образом. Глаз в течение длительного времени (от 1 до 3 часов) адаптировался в темноте. Затем производилось освещение глаза светом различной яркости, которая в относительных единицах выражалась так: 0,02, 0,5, 1,0, 4,0, 10,0 и соответственно каждой яркости находился ход для E и подбирались значения A, $(1 - A)$ и т. д.

Результаты приведены в таблице XIII. Величины $\frac{E}{E_0}$ наблюденные взяты как среднее из 20 наблюдений, при чем в течение одного дня сделано было от 3 до 6 наблюдений

ТАБЛИЦА XIII.

$J = 0.02$	t	10	20	30	40	50	60	120
	E/E_0 (наб.)	0.95	0.89	0.90	0.86	0.85	0.83	0.76
	$E/E_0 = 0.75 + 0.25e^{-0,021t}$	0.95	0.91	0.88	0.86	0.84	0.82	0.77
$J = 0.5$	t	10	20	30	40	50	60	120	180
	E/E_0 (наб).	0.81	0.77	0.73	0.69	0.70	0.60	0.53	0.53
	$\frac{E}{E} = 0.54 + 0.46^{-0.033t}$	0.87	0.78	0.71	0.66	0.63	0.60	0.55	0.54
$J = 1.0$	t	10	20	30	40	50	60	120
	E/E_0 (наб.)	0.74	0.70	0.63	0.63	0.56	0.57	0.49
	$\frac{E}{E_0} = 0.50 + 0.50e^{-0.046t}$	0.82	0.70	0.63	0.58	0.55	0.53	0.50

$J = 4.0$	t	10	20	30	40	50	60	90
	$\frac{E}{E_0}$ (наб.)	0.62	0.46	0.34	0.33	0.32	0.30	0.29
	$\frac{E}{E_0} = 0.294 + 0.706e^{-0.076t}$	0.62	0.45	0.37	0.33	0.31	0.30	0.29
$J = 10.0$	t	10	20	30	40	50	60	
	$\frac{E}{E_0}$ (наб).	0.48	0.32	0.26	0.24	0.22	0.21	
	$\frac{E}{E_0} = 0.208 + 0.792e^{-0.09t}$	0.53	0.34	0.26	0.23	0.22	0.21	

Таким образом мы видим, что общая связь $\frac{E}{E_0}$ и t вполне соответствует теории. Для дальнейшей проверки теории необходимо исследовать связь A, $(1 - A)$ и λ, как они находятся из опыта и как они получаются по теории.

По теории $\frac{1}{A} = \frac{a_1 kJ + a_2}{a_2}$ и $\lambda = a_1 kJ + a_2$, то-есть $\frac{1}{A}$ и λ между собой пропорциональны и $A\lambda = a_2$

ТАБЛИЦА XIV.

J	A	$\frac{1}{A}$	λ наб.	$\lambda = 0.020 \frac{1}{A} = a_2 \frac{1}{A}$;	$\lambda A = a_2$
0.02	0.75	1.33	0.021	0.026	0.0157
0.5	0.54	1.85	0.033	0.037	0.0178
1.0	0.50	2.00	0.046	0.040	0.0230
4.0	0.294	3.4	0.076	0.068	0.0224
10.0	0.208	4.8	0.090	0.096	0.0188
					Средн . . 0.0195

Как видим, λ и $\frac{1}{A}$ связаны пропорциональностью и a_2, которое выражает коэффициент скорости, обратной реакции восстановления пурпура, остается в пределах погрешности постоянным.

Далее, по теории λ и J должны быть линейно связаны, причем связь должна выражаться формулой (при $a_2 = 0{,}02$)

$$\lambda = a_1 kJ + a_2 = 0.020 + \beta J,$$

где β постоянная; мы полагаем β равной 0.009, тогда λ набл. есть λ, взятая из таблицы XIV, и λ (выч.) есть $\lambda = 0.02 + 0.009\ J$

J	λ (наб.)	λ (выч.)
0.02	0.021	0.020
0.5	0 033	0.025
1.0	0.046	0.030
4.0	0.076	0.060
10.0	0.090	0.120

Таким образом связь λ и J является хорошо установленной. Мы можем связать найденные факты с следующими анатомическими явлениями в сетчатке (см. фиг. 8 и 8-а)[1]).

Клетки, заключающие зрительный пурпур (палочки; слой S), окружаются отростками клеток пигментного эпителия, в своих наружных члениках (лежащих направо) содержащих зрительный пурпур.

Расположение пигмента P, лежащего в пигментных клетках на свету и в темноте, различно и оно представлено на фиг. 8 и 8-а. Рис. 8 представляет расположение в темноте, рис. 8а—на свету.

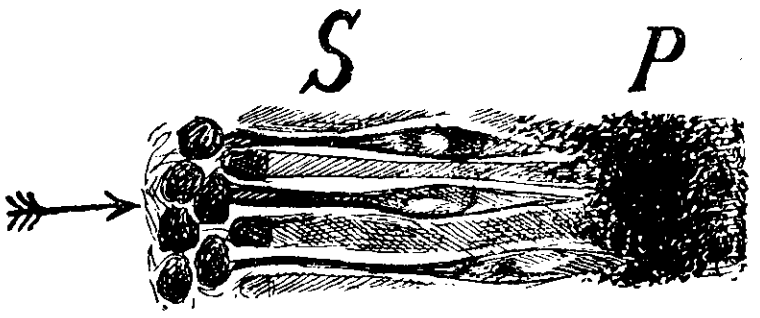


Рис. 8.

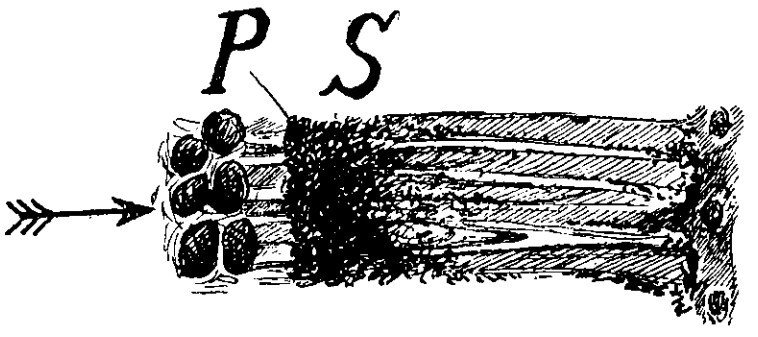


Рис. 8-а.

Как видно, пигмент передвигается под влиянием света к отросткам, окружающим палочки. Как можно видеть из опытов Шехтмана и Дерягина с кратковременными освещениями, после адаптации в 60 мин. a_2 получает значение 147 (Дерягин) или 163 (Шехтман). В этом случае в момент освещения пигмент еще не успевает перейти к отросткам клеток от основания клетки, и восстановление зрительного пурпура, разложившегося на свету, является крайне быстрым.

Если вызвана слабая адаптация к свету, как это сделано в наших опытах, то отростки отчасти заполняются пигментом, и если на восстановление пурпура это движение может оказывать влияние путем выделения веществ, ускоряющих или замедляющих процесс, a_2 должно изменяться, и мы из таблиц видим, что a_2 резко уменьшается до величины 0,02, если вызвана слабая адаптация к свету. Если адаптация к свету вызвана очень большая, то естественно ожидать еще бо́льшего

---

[1]) Рисунок представляет собою часть сетчатки лягушки. Свет падает на сетчатку в направлении стрелки.

уменьшения α_2, и в этом случае реакция восстановления, характеризуемая коэффициентом α_2, должна делаться еще более медленной и приближается к реакции восстановления пурпура с коэффициентом α_3, получающейся в темноте после сильного освещения сетчатки. Мы действительно наблюдаем, что после действия сильного света, например, от ярко освещенного лампой куска бумаги, стоящей на близком расстоянии от места исследования, когда отростки пигментных клеток должны быть почти сплошь заполнены пигментом, коэффициент восстановления пурпура, равный после долгого пребывания в темноте 147 (при изучении кратковременного освещения), переходит в весьма малый коэффициент восстановления пурпура α_3, коэффициент адаптации к темноте, равный 0,00083 у Дерягина и 0,00067 у Шехтмана (время выражается в секундах).

Таким образом есть полное основание заключить, что передвижение пигмента к отросткам замедляет реакцию восстановления пурпура, характеризующуюся величиной α_2 или α_3; движение к основанию клетки ускоряет реакцию. Очевидно, что зерна должны выделять такие вещества, которые диффундируют в палочки и вызывают соответствующие изменения в скорости реакций. Это обстоятельство в связи с отклонениями от линейности связи Jt и t при коротких освещениях позволяет проникнуть в смысл тех движений клеток, которые составляют до сих пор абсолютно неизученную область. «Физиология сетчатки, — как замечает Эббингауз, [1])—и учение об ощущении света и цветов стоят друг по отношению друга, как два чуждые мира, которые не имеют между собой ничего общего». Указанные выше опыты позволяют сделать первые шаги в этой сложной и интересной области. Так как на сильном свету зрительный пурпур разлагается с огромной скоростью и его концентрация близка к нулю, в то же время благодаря движению пигментных зерен происходит замедление восстановления его, то мы можем рассматривать это движение, как целесообразное приспособление, исключающее ненужные на сильном свету процессы восстановления, не приносящие пользы организму.

Из приведенного легко видеть, что, ослабляя яркость света, вызывающего предварительную адаптацию к свету, можно ожи-

---

[1]) Цитировано по Garten, Die Veränderungen der Netzhaut durch Licht, статья в Handbuch d. Augenheilkunde. III Bd., Кар. XII Anhang.

дать получить увеличение скорости восстановления пурпура (или α_3) в темноте; и это замечается на следующей таблице, где приведены (для Б. В. Дерягина) данные адаптации к темноте, после полной адаптации к темноте и затем освещения глаза светом яркости J, изменявшейся от очень большой яркости, когда α_3 должно быть наименьшим, до малой предельной яркости, когда α_3 максимально. При опытах предварительная адаптация к темноте продолжалась 60 мин. Значения E получены из 50 наблюдений.

ТАБЛИЦА VII.

$J = \infty$ (ярко освещ. лист бумаги)			$J = 10$			$J = 4$			$J = 1$		
t	E наб.	E выч.	t	E наб.	E выч.	t	E наб.	E выч.	t	E наб.	E выч.
0	0.0	0.0	0	0.90	1.2	0	1.59	1.70	0	2.22	2.50
5	60.2	62.4	5	6.71	5.87	5	6.47	6.31	5	8.44	7.99
10	96.7	93.5	10	8.15	7.98	10	8.40	8.01	10	9.16	9.57
15	107.3	109.2	15	8.97	8.93	15	8.51	8.63	15	9.76	10.02
20	113.5	117.3	20	9.61	9.35	20	8.40	8.87	20	9.61	10.15
25	118.5	121.0	25	9.29	9.55	25	8.97	8.95	25	10.57	10.19
30	121.2	123.0	30	9.78	9.63	30	9.09	8.98	30	10.81	10.20
35	124.3	124.0									
	$\alpha_3 = 0{,}15$			$\alpha_3 = 0{,}15$			$\alpha_3 = 0{,}20$			$\alpha_3 = 0{,}25$	

Приведенные данные позволяют заключить, что α_3 уменьшается с силой подействовавшего света, при этом α_3 можно выразить эмпирической формулой

$$\alpha_3 = 0{,}15 + 0{,}14e^{-0{,}3J}$$

J	1	4	10	∞
α_3 (выч.)	0.26	0.20	0.16	0.15
α_3 (наб.)	0.25	0.20	0.16	0.14

Согласие получается удовлетворительное.

Мы видели раньше, что отклонение от простой теории явлений при кратковременных освещениях может быть также объяснено влиянием движения пигментных зерен.

IV. О явлениях мелькания при периферическом зрении и о влиянии на них адаптации глаза.

Если раздражать глаз светом, периодически меняющим свою яркость, то в сетчатке наступают периодические же изменения концентрации продуктов распада зрительного пурпура, и если колебания концентрации имеют малую амплитуду, то глаз получает непрерывное ощущение, сила которого определяется зако-

ном Talbot'a. Можно весьма просто определить тот предел, когда впечатление станет непрерывным, не имеющим периодических колебаний, и когда, следовательно, исчезнут мелькания. Для этого мы положим, что число мельканий N изменяется вместе с изменением амплитуды концентрации продуктов фотохимического распада $\Delta C'_1$ закономерным образом. Изображая эту связь математически и допуская, что $\Delta C'_1$ весьма мало, находим

$$N = \psi(\Delta C'_1) \text{ или приближенно } N = N_0 + \Delta C'_1 . M$$

Из теоретических данных легко получить величину $\Delta C'_1$ которая, как показывает вычисление, равна $\frac{a_1 kJC}{\sqrt{4\pi^2 N^2 + a^2_2}}$

Подставляя это значение $\Delta C'_1$ в предыдущее уравнение $N - N_0 = M \Delta C'_1$ получаем

$$N - N_0 = \frac{a_1 kJC . M}{\sqrt{4\pi^2 N^2 + a^2}}$$

Так как в правой части равенства имеются величины J и C, меняющиеся с изменением яркости света и временем адаптации [$C = C_0(1 - e^{-a_3 t})$, где t время адаптации, a_3 и C_0 постоянные], то ясно, что теоретические выводы можно проверить на опыте, если вычислить при постоянной яркости J величину C, равную $C_0(1 - e^{-a_3 t})$, и соответственно этому найти $(N - N_0)\sqrt{4\pi^2 N^2 + a^2}$ из наблюденного на опыте минимального числа мельканий N, дающего непрерывное ощущение; в этом случае, сопоставляя обе величины, можно проверить выводы теории. Эту проверку мы сделаем, воспользовавшись весьма точными данными, полученными М. Н. Шатерниковым.

Шатерников определял значения N, соответствующие определенным временам адаптации t, отсюда можно вычислить величину

$$\frac{(N - N_0)\sqrt{4\pi^2 N^2 + a_2^2}}{(N_1 - N_0)\sqrt{4\pi^2 N_1 + a_2^2}} = \frac{(n - n_0)\sqrt{n^2 + a_2^2}}{(n_1 - n_0)\sqrt{n^2 + a_2^2}}$$

где $n = 2\pi N$ и n_1 и N_1 есть те же величины n и N при бесконечно большом времени адаптации. Как показывает теория,

$$\frac{(n - n_0)\sqrt{n^2 + a_2^2}}{(n_1 - n_0)\sqrt{n_1^2 + a_2^2}} = 1 - e^{-a_3 t},$$

при чем a_2 равно 9,75.

В таблице приведены данные для числа мельканий в лучах длины волны 510,5$\mu\mu$ и 589$\mu\mu$ (t дается в минутах); на-ряду с этим приводятся значения $1 - e^{-\alpha_3 t}$.

ТАБЛИЦА

$N_0 = 5$; $\lambda = 510.5$ $\mu\mu$			$N_0 = 5$ $\lambda = 589$ $\mu\mu$		
t	$\frac{(n - n_0)\sqrt{n^2 + \alpha_2^2}}{(n_1 - n_0)\sqrt{n_1^2 + \alpha_2^2}}$	$1 - e^{-\alpha_3 t}$	t	$\frac{(n - n_0)\sqrt{n^2 + \alpha_2^2}}{(n_1 - n_0)\sqrt{n_1 + \alpha_2^2}}$	$1 - e^{-\alpha_3 t}$
10	0.37	0.42	10	0.43	0.42
15	0.57	0.56	15	0.56	0.56
25	0.74	0.75	25	0.73	0.75
35	0.86	0.84	35	0.78	0.84
50	0.92	0.94	50	0.84	0.94
70	0.95	0.98	70	0.97	0.98
90	0.99	0.99	90	0.91	0.99

Как видно из таблицы, теория и опыт дают прекрасно совпадающие результаты, и величина $\frac{(n - n_0)\sqrt{n^2 + \alpha_2^2}}{(n_1 - n_0)\sqrt{n_1^2 - \alpha_2^2}}$, равная по теории $1 - e^{-\alpha_3 t}$ действительно не зависит от длины волны света, дающего прерывистое освещение сетчатки.

Определяя эмпирически значение N_0, соответствующее порогу раздражения, мы находим значения $(n - n_0)\sqrt{n^2 + \alpha_2^2}$, соответствующие различным значениям J; по теории $\frac{(n - n_0)\sqrt{n^2 + \alpha_2^2}}{J}$ должно быть постоянным, при одинаковых условиях адаптации, и должно быть пропорционально $1 - e^{-\alpha_3 t}$ где t—время адаптации к темноте после полного разрушения зрительного пурпура.

Опыты, выполненные нами, дают такие результаты

	N	J	$(n - n_0)\sqrt{n^2 + \alpha_2^2}$	$\frac{(n - n_0)\sqrt{n^2 + \alpha_2^2}}{J}$
$T = 10$	9.5	98	1680	17.1
	7.4	36	700	18.9
	7.1	32	620	20.7
	6.5	25	400	16.0
	6.0	12	245	20.7
			Среднее . .	18.7

Находя такие же значения для $t = 20$ и $t = 35$, мы можем показать, что $\frac{(n - n_0)\sqrt{n^2 + \alpha_2^2}}{J(1 - e^{-\alpha_3 t})}$ остается совершенно постоянным, как это видно из следующей таблицы

	$\frac{(n - n_0)\sqrt{n^2 + \alpha_2^2}}{J}$	$1 - e^{-\alpha_3 t}$	$\frac{(n - n_0)\sqrt{n^2 + \alpha_2^2}}{J(1 - e^{-\alpha_3 t})}$
10	18.7	0.42	44.5
20	30.0	0.67	44.7
35	38.0	0.85	44.7

Мы видим, что совпадение теории и опыта в этом случае является вполне совершенным.

V. Об электродвижущих силах сетчатки при периферическом зрении.

Как известно из физической химии, местное изменение состава жидкого проводника, происходящее под влиянием химической реакции, создаст между неизмененной и измененной частью вещества разность потенциалов. Таким образом соединяя эти две части металлическим проводником с неполяризующимися электродами, мы можем получить в проводнике электрический ток, потому что жидкий проводник с меняющейся концентрацией веществ в нем представляет собою гальванический элемент (концентрационный элемент). Стоя на подобной точке зрения, мы должны ожидать появления электродвижущих сил во всех тех случаях, где в тканях происходят местные изменения в концентрации веществ. Эти же явления должны, понятно, наблюдаться и в глазу при воздействии на него света.

Как мы видели выше, свет вызывает в зрительном пурпуре распадение, дающее новые продукты, раздражающие нервы. Продукты фотохимической реакции, скопляясь в тех частях сетчатки, на которые действует свет, образуют с неосвещенными частями концентрационный элемент, и, следовательно, соединяя с гальванометром, при помощи неполяризующихся электродов части глаза, ближе и дальше лежащие от освещенного места, мы можем в этом последнем констатировать существование электрического тока тем большей силы, чем значительнее распад вещества и, следовательно, чем больше разность потенциалов, даваемая концентрационным элементом.

Электрические явления в глазу были известны уже давно, имеется ряд работ, которые точно описывают все стадии процесса. Однако в первых исследованиях, посвященных этому вопросу, было изучено, главным образом, течение процесса нарастания электродвижущих сил во времени, и исследователи применяли при своих работах белый свет. Только Piper [1]) впервые предпринял сравнительное изучение электрических явлений при действии различных лучей спектра на сетчатку глаза живых животных.

Опыты его показали, что электродвижущие силы, возникающие при освещении глаза и зависящие от разложения зрительного пурпура, как это и должно ожидать по теории, идут параллельно с поглощением пурпура и, следовательно, с распадением вещества под влиянием лучистой энергии. Чтобы иллюстрировать данные, полученные Piper'ом, мы приведем на рис. 9, 10, 11 кривые, представляющие значение энергии, по-

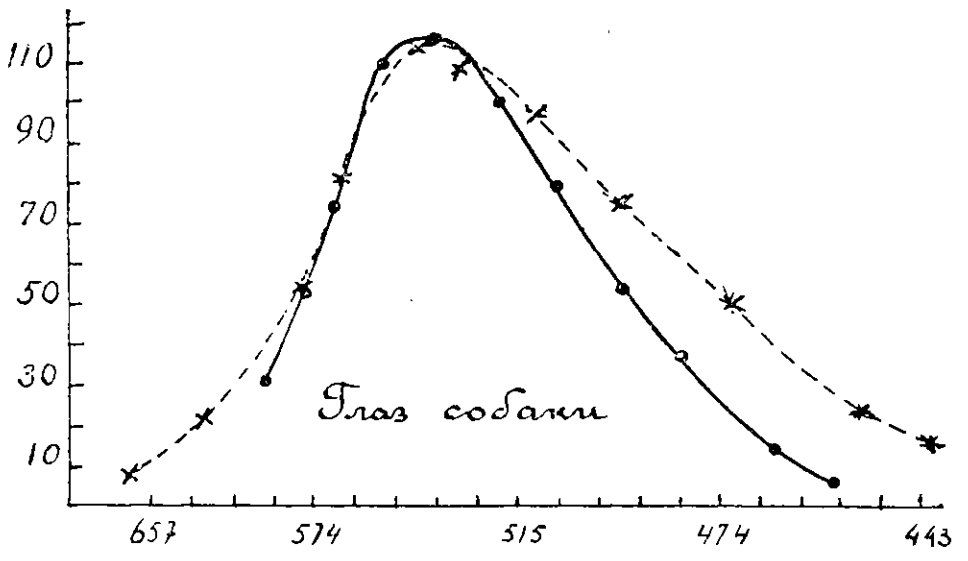


Рис. 9.

глощенной зрительным пурпуром (непрерывная линия), и величины токов действия после пребывания глаза живого животного в течение 10—15 минут в темноте с последующим освещением глаза (линия, состоящая из коротких черточек; по абсциссам отложены соответствующие длины волн).

Опыты Piper'a, давшие возможность констатировать явление разложения в живом глазу путем наблюдения токов действия, являются важным дополнением к опытам Trendelenburg'a;

---

[1]) H. Piper. Engelmann's Archiv f. Physiologie. Suppl. Bd, p, 133,—1905.

однако полного разрешения вопроса эти работы не дают, так как они сделаны на животных, у которых или трудно или

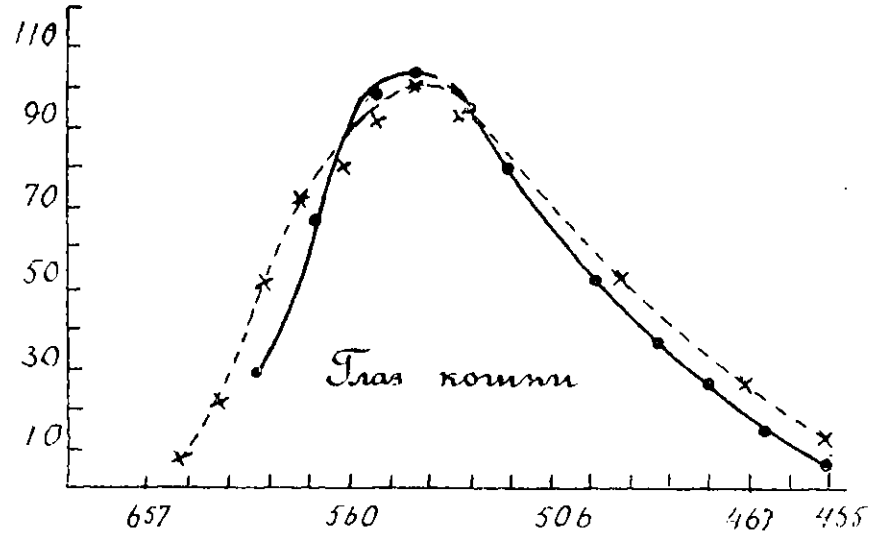


Рис. 10.

даже невозможно судить о субъективной яркости различных лучей спектра. Поэтому весьма интересной дальнейшей задачей является изучение токов действия живого человеческого

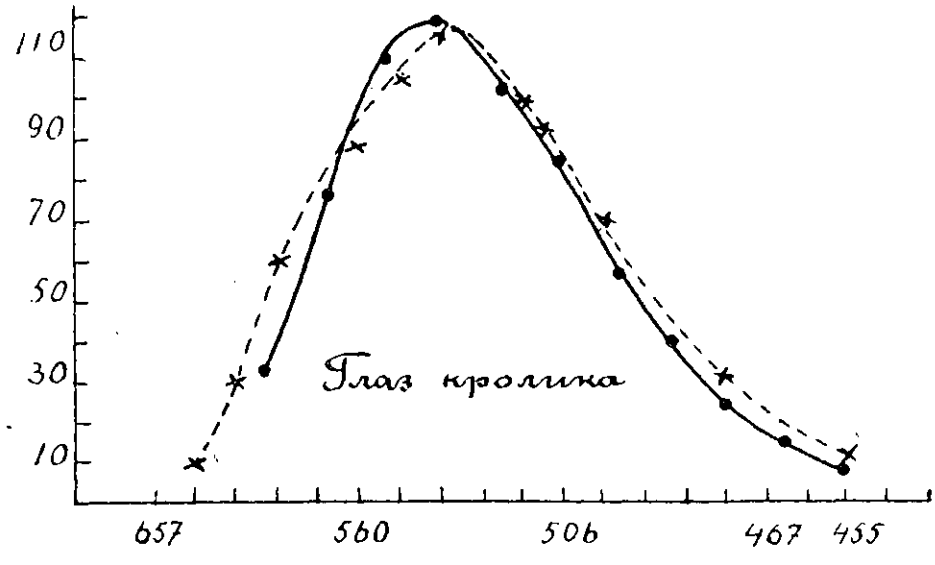


Рис. 11.

глаза в связи с освещением сетчатки лучами разной длины волны и с теми субъективными впечатлениями, которые получает глаз человека [1]).

---

[1]) В то же время представляло бы большой интерес изучить при помощи метода условных рефлексов И. П. Павлова связь зрительных ощущений у животных и величины электрических явлений, наблюдаемых при этом.

VI. О действии лекарств на глаз [1]).

В теории темного зрения, развитой выше, процесс периферического зрения представляется состоящим из двух процессов (процесс адаптации при этом не принимается во внимание): во-первых, из процесса фотохимического характера, определяемого яркостью действующих лучей J, их коэффициентом поглощения k, концентрацией зрительного пурпура C и, наконец, коэффициентом скорости фотохимической реакции α_1. Таким образом, скорость этого первого процесса выражается уравнением

$$r = \alpha_1 k JC.$$

Во-вторых, на-ряду с процессом разрушения зрительного пурпура идет процесс удаления продуктов фотохимической реакции, раздражающих концевые окончания нервов, частью путем химическим, частью путем диффузии. Скорость этого второго процесса (v_2) равна $-\alpha_2 C'_1$, где α_2—коэффициент скорости процесса удаления продуктов и C'_1—концентрация продуктов распада. Величина скорости новообразования раздражающих продуктов r выразится следующим образом:

$$r = \alpha_1 kJC - \alpha_2 C'_1 = \frac{dC'_1}{dt}$$

Первый, фотохимический процесс мы можем считать постоянным, не зависящим от изменяющихся условий кровенаполнения глаза. В самом деле изменение кровенаполнения может влиять на температуру глаза и на удаление продуктов обмена в глазу, а скорость фотохимической реакции мало изменяется от изменения температуры. Совершенно иное будет наблюдаться при изменении кровенаполнения глаза во втором процессе. Коэффициент α_2 должен увеличиваться при этом, как благодаря увеличению температуры, так, в особенности, благодаря усиленному удалению продуктов фотохимического распада из места реакции. В настоящей главе нами приведены наблюдения, обнаруживающие изменчивость α_2 при расширении сосудов глаза амильнитритом.

Метод определения α_2 состоял в том, что отыскивался порог раздражения глаза при кратковременном освещении, для чего

---

[1]) П. Лазарев. Архив Физич. Наук. вып. I. Стр. 121, 1918.

глаз смотрел сквозь фотографический затвор на освещенное поле адаптометра, яркость которого подбиралась так при определенном времени открывания затвора t, чтобы получилось едва заметное ощущение. В этом случае, связь t и J определяется так:

$$J = \frac{B}{Ca_1k\left[1 - \frac{B}{2c}\right]t} + \frac{Ba_2}{2Ca_1k\left[1 - \frac{B}{2c}\right]},$$

где B постоянная

Как легко видеть, при постоянстве t, коэффициент a_2 увеличивается вместе с J. Следовательно, констатируя при опытах увеличение J, мы тем самым констатируем, и увеличение a_2.

Данные опытов приведены в таблице.

ТАБЛИЦА.

	t	До вдыхания амильнитрита J	После вдыхания амильнитрита J
Первая серия опытов	0,2	0,40	0,53
Вторая серия опытов	0,2	0,45	0,47

Таким образом, опыты констатируют незначительное увеличение J, а следовательно и увеличение a_2, как этого требует теория.

Как видно из формулы, влияние изменчивости a_2 может сколько-нибудь сказаться только при значительных величинах t. С увеличением t влияние изменьивости a_2 на J растет, но в этом случае изменяются и условия адаптации, и опыты, продолжавшиеся в этих условиях, оказываются настолько осложненными, что от длительных освещений приходится отказаться.

ГЛАВА ЧЕТВЕРТАЯ.

О теории световых ощущений при цветном зрении.

При бесцветном зрении теория световых ощущений может быть развита в весьма строгой форме, при чем все детали процесса имеют достаточно прочную основу; так, мы имеем определенный пигмент—зрительный пурпур,—оптически хорошо изученный; его разложение в глазу и растворах подробно исследовано, и теория позволяет все факты, наблюденные на опыте, связать в одно стройное целое. Гораздо хуже обстоит дело с цветным зрением, где пигменты, разлагающиеся под влиянием света, не выделены и где их оптические свойства не известны. Поэтому теорию световых ощущений при цветном зрении можно набросать в более общих чертах, при чем многое, строго доказанное в бесцветном зрении, здесь может быть допущено как вероятная гипотеза, как предположение, объясняющее опытные данные.

Прежде всего в цветном зрении не вполне еще разъяснен вопрос о слое сетчатки, где получаются ощущения различных цветов. Опыты с энтоптическим наблюдением пурпура в собственном глазу после долгого пребывания в темноте, когда вся периферия глаза кажется нам при выходе в ярко освещенное помещение розоватой, заставляет нас предполагать, что пурпур лежит в более центральных слоях сетчатки, чем те пигменты, которые ощущают цвета. В этом случае световые лучи, прошедшие сквозь слой пурпура после поглощения этим последним, действуют на нижележащие слои, где и дают ощущение цветности. Если это так, то цветоощущающие слои должны лежать в пигментном слое. Далее можно, проектируя тени сосудов сетчатки на цветоощущающий слой, определить глубину,

на которой ощущается тот или другой цвет, и, как это обнаружил König [1]), получается неожиданный результат, что место ощущения цветов лежит не в одном слое, а наиболее периферически лежат те слои, где ощущается красный цвет, наиболее центрально—слои, воспринимающие ощущение фиолетового цвета. Опыты König'а не являются вполне доказательными и были уже высказаны возражения против них. Однако, без достаточной опытной проверки нельзя с этими последними согласиться, и если бы König оказался в своих заключениях правым, то ряд явлений, непонятных с иной точки зрения, легко объяснялся-бы послойным расположением элементов, воспринимающих различные цвета. Так, напр., известно, что глаз не является ахроматическим инструментом, между тем хроматическая аберрация не заметна в глазу, и это обстоятельство может быть объяснено, как это удалось показать нам [2]), допуская послойное расположение пигментов, обнаруженное опытами König'а. Если представить себе светящуюся белую точку, находящуюся на расстоянии дальности ясного зрения от глаза, то благодаря светорассеянию в глазу появится ряд изображений красное R, фиолетовое V и т. д. (см. рис. 12), лежащих на разных глубинах; наиболее центрально лежит фиолетовое изображение точки, наиболее периферически красное. Подсчет показывает, что положение изображений довольно близко совпадает с теми местами, которые по König'у должны раздражаться различными цветами, и следовательно мы в праве заключить, что глаз не дает хроматической аберрации, потому что изображения, получающиеся в разных плоскостях, вызывают в этих же плоскостях фотохимический процесс, доводящий до мозга представление о цвете. Таким образом мы имеем в глазу интересный механизм, поправляющий хроматическую аберрацию своеобразным устройством воспринимающего свет экрана.

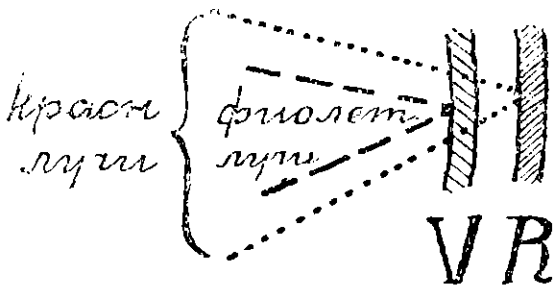


Рис. 12.

---

[1]) A. König Ges. Abhandl. S. 333. Leipzig.,—1903.

[2]) Указания на это читатель найдет в книге П. Лазарева. «Выцветания красок и пигментов в видимом спектре» Известия Императорского Московского Технического Училища 1911 г.

Как бы ни были, однако, расположены пигменты и каковы они ни были бы в оптическом отношении, мы должны им приписать некоторые определенные вероятные свойства, которые позволят нам понять сущность явлений при цветном зрении. Прежде всего вместе с Young'ом [1]) и Helmholtz'ем [2]) мы должны допустить, что пигментов должно быть три. Один, разлагающийся по преимуществу от красного цвета, другой, воспринимающий зеленый, и третий, дающий при разложении ощущения фиолетового цвета. Это обстоятельство мы можем фотохимически представить так, что максимум у одного лежит ближе к области красных лучей, у другого—в зеленой части спектра и у третьего ближе к фиолетовой.

Далее мы допустим, что пигменты имеют только один максимум и следовательно разлагаются так, как и зрительный пурпур.

В этом случае мы можем написать уравнение распада в пигментах в той же форме, как для зрительного пурпура, то-есть для длительного освещения имеем:

$$\left.\begin{aligned} C'_1 &= \frac{\alpha_1}{\alpha_2} kJC \text{ или точнее} \\ C''_1 &= \frac{\alpha_1}{\alpha_2} J\left(1 - e^{-kC}\right) \end{aligned}\right\} \quad \ldots\ldots\ldots (I),$$

где C''_1 есть концентрация продуктов распада, C—концентрация пигмента, α_1 и α_2—константы прямой фотохимической и обратной темновой реакции восстановления, k—постоянная поглощения пигмента и J—яркость света. Каждый луч длины волны λ, имеющий яркость J_λ, вызовет в каждом из пигментов разложение, выражаемое уравнением (I), и мы будет отличать эти пигменты индексами 1 для красного, 2 для зеленого и 3 для фиолетового. Таким образом действие света с длиной волны λ будет соответствовать следующим процессам:

$$\left(C''_1\right)_1 = \left(\frac{\alpha_1}{\alpha_2}\right)_1 k_1 J_\lambda C_1; \quad \left(C''_1\right)_2 = \left(\frac{\alpha_1}{\alpha_2}\right)_2 k_2 J_\lambda C_2; \quad \left(C''_1\right)_3 = \left(\frac{\alpha_1}{\alpha_2}\right)_3 k_3 J_\lambda C_3.$$

---

[1]) Соответствующие работы Юнга читатель найдет в книге «Oeuvres ophtalmologiques de Thomas Young, traduites et annotées par M. Tscherning». Copenhague, 1894.

[2]) H. v. Helmholtz. „Handbuch d. physiolog. Optik", 2. Leipzig, 1911.

Далее мы можем сделать весьма правдоподобное предположение, вытекающее из опытных данных, что не абсолютная величина концентраций $(C'_1)_1$, $(C'_1)_2$ и $(C'_1)_3$ имеет значение для ощущения цвета, а их определенные функциональные соотношения, которые не зависят от яркости луча J_λ, так что цветность ощущаемого луча определяется величинами, не зависящими от J_λ, и изучение функции, определяющей цветность, является задачей настоящей главы.

Все бесконечное разнообразие оттенков спектра должно зависеть от того, что взаимные соотношения $(C'_1)_1$, $(C'_1)_2$, $(C'_1)_3$ варьируют в различных спектральных областях.

Если раздражать сетчатку светом смешанным, в который входят однородные лучи двух длин волн λ_1 и λ_2, для которых яркости соответственно равны J_1 и J_2, то, обозначая постоянную абсорпции для соответствующих же лучей через k со значком наверху (k'_1 k'') мы получаем следующие соотношения для количества распавшегося вещества:

$$\left.\begin{aligned}\left(C'_1\right)_1 &= \left(\frac{\alpha_1}{\alpha_2}\right)_1 \left[k'_1 J_1 + k''_1 J_2\right] C_1 \\ \left(C'_1\right)_2 &= \left(\frac{\alpha_1}{\alpha_2}\right)_2 \left[k'_2 J_1 + k''_2 J_2\right] C_2 \\ \left(C'_1\right)_3 &= \left(\frac{\alpha_1}{\alpha_2}\right)_3 \left[k'_3 J_1 + k''_3 J_2\right] C_3\end{aligned}\right\} \quad \ldots\ldots (\mathrm{II}).$$

Если одна пара лучей будет вызывать тождественное разложение в пигментах, как и другая пара, то это значит, что и впечатления, получаемые от двух пар лучей, будут одинаковы, а это приводит к условию, что $(C'_1)_1$, $(C'_1)_2$ и $(C'_1)_3$, а следовательно C_1, C_2 и C_3 в обоих случаях должны иметь одну и ту же величину.

Одинаковые впечатления и по яркости и по цвету мы будем получать от смеси двух спектральных лучей при неизменных условиях в глазу при постоянстве концентрации пигментов, когда удовлетворится условие

$$(C'_1)_1 = Const;\ (C'_1)_2 = Const;\ (C'_1)_3 = Const.$$

Мы дали уравнения теории Helmholtz'a, облекая общие соображения его в математическую форму. Параллельно с теорией Helmholtz'a развивалась теория Hering'a, которую Helmholtz считал простой модификацией своей теории. На стр. 376

своего „Handbuch der Physiolog. Optik“. Helmholtz пишет: «Теория Hering'a, о которой было много написано, является модификацией теории Young'a, при чем теория Hering'a стремится иным выбором основных ощущений подойти к объяснению того, что она считает должным признать за непосредственные данные внутреннего наблюдения».

Мы приведем далее здесь выписки из статьи Hering'a в Müller-Pouillet's „Lehrbuch der Physik“ *2*, p. 409, 1909, где Hering такхарактеризует свою теорию: «По Hering'y разнообразие зрительных ощущений возможно свести на шесть простых ощущений: именно ощущение белого, черного, первичного желтого, первичного голубого, первичного красного и первичного зеленого цветов, которые могут комбинироваться друг с другом в разных отношениях. На этом основании серый цвет, например, разлагается на белый и черный, бурый—на желтую, красную и темно-серую (черную и белую) компоненты.

Все бесцветные ощущения образуют непрерывный ряд, который ведет от глубокого черного через более темные и светлые оттенки серого к белому. Цветные ощущения можно расположить по одной замкнутой линии и, исходя из первичного красного цвета, через желто-красные, красно-желтые тона, подойти к первичному желтому цвету. от этого последнего через зелено-желтые и желто-зеленые дойти до первичного зеленого, далее через сине-зеленые и зелено-синие—к первичному синему и, наконец, через красно-синие и сине-красные—к красному.

На этой линии, включающей вообще все цветные оттенки, четыре первичные цвета являются как бы особыми точками поворота и лежащие между двумя первичными цветами оттенки—как бы промежуточными цветами. Таким образом нет такого светового ощущения, которое бы включало одновременно красную, зеленую или одновременно желтую и синюю компоненты. Каждое цветное ощущение имеет на-ряду с простой или двойной цветной также белую и черную компоненты: чем эта последняя компонента менее заметна, тем красивее и свободнее цветные ощущения; чем более эта компонента представлена, тем более серыми или черными представляются краски».

Далее Hering там же пишет: «Зрительные ощущения обусловлены химическими процессами, которые составляют жизненые явления зрительной субстанции, т.-е. нервного веще-

ства глаза и соответствующих частей мозга; в этой субстанции как и во всякой живой субстанции, происходят рядом процессы разложения или диссимиляции и процессы питания или ассимиляции. Каждому из шести компонентов ощущения соответствует процесс определенного рода: цветам—белому, первичному желтому и первичному красному -явление диссимиляции *D*, черному, первичному синему и первичному зеленому—определенного рода ассимиляции *A*. То, что зрительная субстанция теряет благодаря ощущаемому как белый цвет *D*-процессу, то она приобретает через процесс-*A*, дающий ощущения черного цвета; точно также противополагается *D*-процессу, ведущему к ощущению желтого цвета, *A*-процесс, ощущаемый, как синий цвет; *D*-процессу, ведущему к ощущению красного цвета, *A*-процесс, ощущаемый как зеленый цвет. Процессы, соответствующие белому цвету и четырем первичным цветам, вызываются или усиливаются эфирными колебаниями; соответствующий черному цвету *A*-процесс возникает в зрительной субстанции без непосредственного воздействия световой энергии. Даже в совершенно затемненном глазу процессы, дающие ощущения белого и черного, никогда не падают до нуля, и ощущается собственный серый цвет (внутренний световой туман)».

Таким образом, по Hering'у, должно быть три вещества: бело-черное с *D* и *A* процессами, желто-синее и красно-зеленое с соответствующими *D* и *A* фотохимическими процессами.

Как мы видим, существенное различие теорий Helmholtz'а и Hering'а состоит не только в выборе основных ощущений, но главным образом в том, что Helmholtz допускает в нервах только один процесс, как причину возбуждения соответствующего волокна, Hering допускает два: *A* и *D* процессы, ощущаемые различно.

С точки зрения ионной теории возбуждения процесс в белковых веществах начинается, когда концентрация ионов C_1, освобожденных из светочувствительного вещества, достигает определенного предела.

Таким образом, если мы длительно будем поддерживать постоянную концентрацию раздражающих веществ, мы будем получать и постоянное раздражение. По Hering'у, мы должны ощущать только текущий процесс и он дает ощущение. Если процесс останавливается, то исчезает и вызываемое процессом ощущение, хотя при этом концентрация и оставалась бы неизменной.

Течение всякого химического процесса характеризуется его скоростью, и мы должны, согласно тому, что утверждает Hering, прежде всего допустить, что скорость D-процесса или A-процесса определяет ощущение. Представим себе, что глаз длительно освещается белым светом, который разлагает только одно из первичных цветных веществ и, кроме того, дает разложение бело-черного вещества. Пусть процесс разложения цветного вещества есть D-процесс; скорость новообразования продуктов есть

$$\frac{dC'_1}{dt} = \alpha_1 J \varphi(C) \quad . \; . \; . \; . \; . \; . \; . \; . \; . \; (\text{III}),$$

где α_1—постоянная и J яркость света, $\varphi(C)$ есть ближе не определенная функция концентрации; скорость должна быть при длительном освещении постоянной, потому что ощущение при свете средней силы и весьма значительной длительности не меняет в течение времени своей интенсивности, а так как ощущение зависит от скорости, то эта последняя должна оставаться неизменной, т. е. $\varphi(C) = Const$; кроме того ощущение растет с J, как это и получается из формулы III.

Из этого уравнения ясно, что концентрация веществ, получающихся при реакции C_1', должна изображаться формулой;

$$\frac{dC'_1}{dt} = \alpha_1 M J \; (M\text{—постоянная})$$

$$\text{или} \quad C_1' = \alpha_1 M J t + \beta,$$

где β—постоянная. Таким образом концентрация вещества должна линейно расти со временем, а это невозможно теоретически потому, что первичное вещество разлагается и, что несомненно, вышеуказанное уравнение противоречит наблюдениям, так как электродвижущие силы сетчатки, являющиеся функцией C_1', не растут беспредельно, а через короткое время достигают максимума.

Мы видим, что в простейшем случае Hering'овская теория не соответствует опыту, и нами было показано [1]), что во всех случаях при всех возможных предположениях теория Hering'a оказывается неправильной. Нам остается только базироваться на обобщенной теории Helmholtz'a, выраженной тремя уравнениями, написанными выше (II).

---

[1]) П. Лазарев. Изв. Физич. Инст. Стр. 107, 1920.

Чтобы иметь возможность развить теорию дальше и приложить ее к различным частным случаям [1]), необходимо знать форму кривых разложений, то-есть зависимость $(C_1')_1$, $(C_1')_2$, $(C_1')_3$ от λ, и мы решим эту задачу, подобрав три такие кривые, чтобы они удовлетворяли общим предположениям теории. На самом деле разложение может быть и иное, так что мы могли бы подобрать целую серию кривых, и из этой серии мы выбираем одну произвольную, чтобы иметь возможность на определенном конкретном примере выяснить выводы теории.

Мы будем строить кривую для каждого вещества так: по оси абсцисс мы размещаем отрезки спектра, ординаты выбираются таким образом, чтобы площадь (фиг. 13), ограниченная отрезком спектра ab, действующего на глаз, двумя ординатами aa' и bb' и кривой CC, была пропорциональна количеству разложившегося вещества под действием данной радиации (или пропорциональна скорости реакции в этих же условиях).

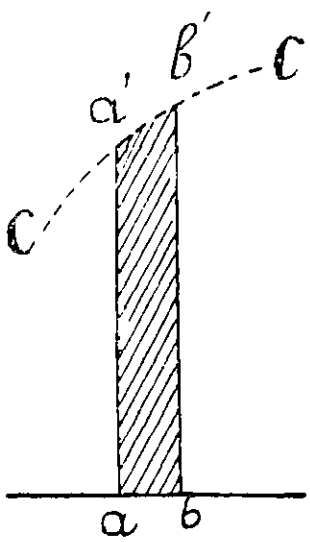


Рис. 13.

Делая ab все меньшим и меньшим и оставляя его для разных областей спектра одинаковым, мы получим, что площади aa' $b'b$ при бесконечном уменьшении ab, пропорциональные ординатам $a'a$ (или bb', которые в пределе равны), представляют собою величины, пропорциональные разложению в спектре под влиянием однородной радиации; при этом допускается, что район спектра, дающий радиацию и откладываемый в виде бесконечно малых отрезков ab по оси абсцисс, во всем пространстве один и тот же. При таких условиях, так как разложение пропорционально поглощенной энергии, то кривая CC представляет количества поглощенной энергии (ордината) в различных областях спектра (абсциссы) или при малом поглощении и при слабом разложении (kC мало и C постоянно) величину, пропорциональную коэффициенту абсорпции k.

Кривые для трех цветов должны удовлетворять следующим свойствам.

1. Максимум кривой для зеленого цвета G (рис. 14) должен лежать в зеленой части спектра, максимум кривой крас-

---

[1]) П. Лазарев Г. Р. А. Н. Стр. 1047, 1918.

ного цвета R смещен в сторону красных волн, для фиолетового цвета V к фиолетовой части спектра.

2. При действии всего спектра на глаз должно получаться ощущение белого цвета. При этом в каждом из трех пигментов возникает разложение, представляемое площадями кривых V, G или R и осью абсцисс, и выделяются раздражающие ионы в количестве, пропорциональном площадям, ограниченным кривыми V, G или R. Так как по Helmholtz'у ощущение белого цвета получается при равном (или приблизительно равном) раздражении отдельных нервных волокон, доводящих ощущение красного, зеленого и фиолетового цветов, а это может быть при равном количестве раздражающих ионов и, следовательно, при равном распаде вещества, то очевидно, что площади, ограниченные кривыми V, G и R и представляющие количества продуктов фотохимической реакции, должны быть равны.

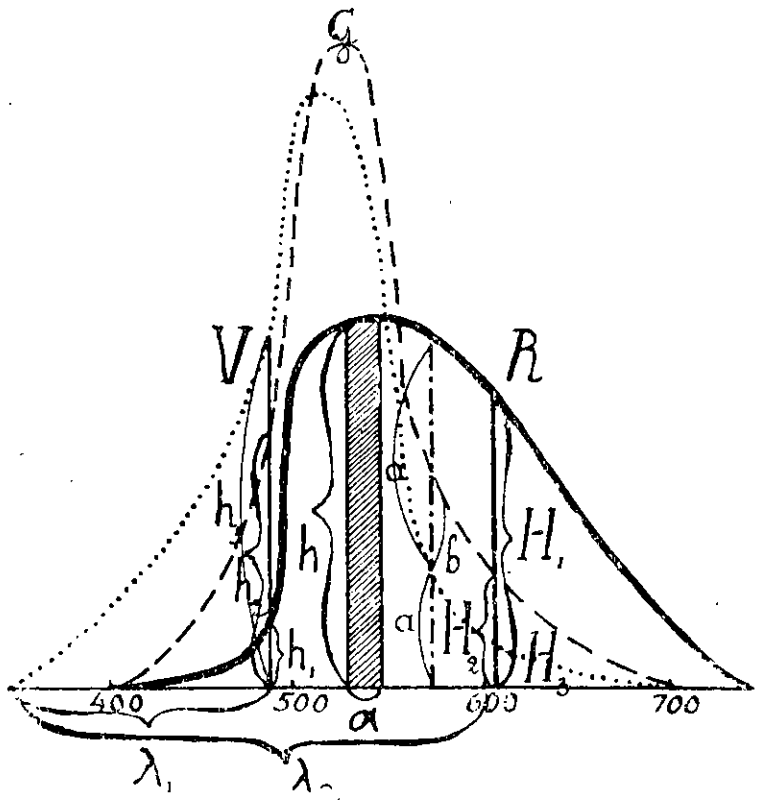


Рис. 14.

Этим условиям удовлетворяют три кривых, изображенные на фиг. 14, у которых через R мы обозначаем ординаты кривой пигмента, чувствительного к красному цвету, через G—кривой пигмента, чувствительного к зеленому, и V—кривой пигмента, чувствительного к фиолетовому цвету.

ТАБЛИЦА I.

λ	380	400	420	433	464	490	492	510	520	530	540	550	564	567	607	656	670
R	0.0	0.0	0.1	0.2	0.3	2.0	5.0	9.0	9.5	9.7	9.9	10.0	9.8	9.7	8.0	5.0	4.0
G	0.0	0.2	0.5	1.0	3.5	7.0	9.0	15.0	16.9	17.3	16.7	13.0	9.0	6.5	3.0	1.0	0.7
V	0.2	2.1	3.0	4.0	6.3	9.0	9.8	15.8	16.9	15.3	14.5	11.2	6.0	3.7	1.0	0.2	0.0

Максимум для кривой R лежит при $\lambda = 550$ $\mu\mu$
Максимум для кривой G лежит при $\lambda = 530$ $\mu\mu$
Максимум для кривой V лежит при $\lambda = 520$ $\mu\mu$

Площади кривых R, G и V (из табл. I или фиг. 14) соответственно равны 1048, 1050 и 1045.

Таким образом два условия выполняются нашими кривыми; что касается до третьего условия, то мы легко найдем следующие дополнительные лучи из предыдущей таблицы.

ТАБЛИЦА II.

λ дополнительных лучей	1) по Helmholtz'у	656.2	492.1	607.7	489.7	567.1	464.5	563.6	433
	2) из таблицы 1 (по теории)	656	492	607	490	567	464	564	433
	R	5.0	5.0	8.0	2.0	9.7	0.3	9.8	0.2
	G	1.0	9.0	3.0	7.0	6.5	3.5	9.0	1.0
	V	0.2	9.8	1.0	9.0	3.7	6.3	6.0	4.0
общее разложение . . .		10.0		10.0		10.0		10.0	

Наконец, легко показать, что для красного цвета ($\lambda = 670$ $\mu\mu$) дополнительными будут зеленый ($\lambda = 550$ $\mu\mu$) и фиолетовый ($\lambda = 420$ $\mu\mu$)

λ	550	670	420	Общее разложение
R	10.0	4.0	0.1	14.1
G	13.0	0.7	0.5	14.2
V	11.2	0.0	3.0	14.2

Таким образом кривые R, G и V удовлетворяют основным требованиям и Юнг-Гельмгольтцевой теории.

Предположение Helmholtz'a о равенстве раздражений трех родов нервов при ощущении белого цвета может быть заменено и более общим допущением, что при ощущении белого цвета количества разложившихся веществ находятся в определенном отношении друг к другу.

Для того, чтобы удовлетворить тогда всем требованиям, нам нужно было бы в тех же отношениях изменить все ординаты кривых R, G и V, а следовательно и их площади.

Мы взяли специальный случай совершенно определенного разложения в зависимости от определенной яркости падающего света спектра; легко показать, что при изменении яркости однородного света в известных пределах отношение между количествами разложившихся веществ не изменяется, а следовательно не изменяется ощущаемая цветность. В самом деле,

количества разложившегося вещества для каждого из трех веществ даны уравнением I:

$$C'_1 = \frac{\alpha_1}{\alpha_2} J \left(1 - e^{-kC}\right) \text{ или}$$

$$C'_1 = \frac{\alpha_1}{\alpha_2} JkC$$

Если разложение невелико и, следовательно, J невелико, то C мало изменяется, и мы его можем считать постоянным, а следовательно, C'_1 изменяется пропорционально J. И так как подобное соотношение мы имеем для всех трех веществ, то при небольших яркостях J отношение $(C'_1)_1 = R$, $(C'_1)_2 = G$ и $(C'_{13}) = V$ не изменится, если при неизменной цветности и, следовательно, неизменном k изменить J.

Нам необходимо далее сделать еще одно дополнение, которое непосредственно вытекает из опыта. Мы рассматривали до сих пор ощущение цветности, и не рассматривали ощущения насыщенности цвета. Рассмотрение этого, последнего вопроса что позволит нам дополнить значительно теорию. Представим себе, на глаздействует какой-нибудь однородный свет, напр. красный, и вызывает определенное физиологические ощущение. Если мы к действующему однородному свету подмешаем белый свет, то цветность не изменится, а изменится только степень насыщенности цвета, которая будет тем меньше, чем больше подмешано белого света. Чтобы дальнейшие рассуждения получили более конкретную форму, допустим, что мы освещали глаз красным цветом ($\lambda = 607$) и у нас имелось разложение, выражающееся следующими цифрами: для «красного вещества» 8,0, для «зеленого» 3,0 и для «фиолетового» 1,0 (см. таблицу I). Если одновременно действует белый свет, то он, прибавляясь в своем действии, вызовет распадение трех веществ в равных количествах, как это легко вывести из уравнений, и пусть эти разложения равны 10,0.

Тогда в первом случае, т.-е. в случае действия однородного света, отношение концентрации трех веществ равно

$$8{,}0 : 3{,}0 : 1{,}0$$

При действии смешанного, менее насыщенного света отношение концентраций равно

$$18 : 13 : 11$$

Мы видим, что, если постоянство отношений концентраций продуктов распада определяет цветность чистых спектральных цветов, то для менее насыщенных цветов дело обстоит сложнее, и мы должны допустить, что, если разложения трех веществ R, G и V соответственно равны $A+a$, $A+b$ и A, то мы получаем ощущение насыщенного цвета от концентраций a и b; концентрации трех веществ, равные A, дают ощущение белого цвета, уменьшающее степень насыщенности однородного света, цветность которого определяется отношением a к b.

Подтверждение этому положению можно видеть в крайних областях спектра, где для крайних красных лучей мы имеем соответственно ($\lambda = 670$)

$$R = 4.0;\ G = 0.7 \text{ и } V = 0.0$$

и где, следовательно, цвет ощущается только как отношение разложений двух пигментов R и G.

Пользуясь вышеприведенными данными, мы можем поступить для характеристики цветного ощущения так, как мы сделали раньше, т.-е. выделить величину насыщенности и определить цветность лучей для разных частей спектра.

Пусть, при определенной длине волны λ, $R = A + a$ $G = A + b$ и $V = A$, тогда та общая слагаемая A, которая дает одинаковое количество ионов у всех трех зрительных веществ и одинаково раздражает все три рода нервов, воспринимающих раздражение от зрительных веществ, характеризует дополнительное ощущение белого цвета, всегда присутствующее при всяком цветном ощущении. Величина обратная A, т.-е. $\frac{1}{A} = S$, характеризует насыщенность лучей. Отношение оставшихся за вычетом A концентраций, т.-е. $\frac{a}{b} = \frac{R - V}{G - V}$, дает нам представление цветности F_1 в красно-зеленой части спектра. В части спектра зелено-фиолетовой F_2 определяется отношением $\frac{V - R}{G - R}$, так как в этой части наименьшие ординаты имеет красная компонента. Наконец, цветность пурпуровых лучей определяется выражением $F_3 = \frac{R - G}{V - G}$.

Пользуясь данными таблицы I, мы приводим значение F для разных частей спектра и величину, характеризующую дополнительное ощущение белого цвета.

ТАБЛИЦА III.

λ	420	433	464	490	492	510	520	530	540	550	564	567	607	659
A	0.1	0.2	0.3	2.0	5.0	9.0	9.5	9.7	9.9	10.0	6.0	3.7	1.0	0.2
$F_2 = \frac{V-R}{G-R}$	7.2	4.76	1.88	1.4	1.2	1.1	1.0	0.78	0.68	0.40	—	—	—	—
$F_1 = \frac{R-V}{G-V}$	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1.27	2.14	3.5	6.0
	Холодные тона.										Теплые тона			

$$\left(\frac{1}{A} = S\right)$$

Насыщенность цвета, определяемая степенью подмеси белого цвета, зависящего от концентрации A, у краев спектра наибольшая, и у средины спектра в области зеленых лучей достигает минимума. В ярких спектрах область желто-зеленых лучей часто представляется беловатой в зависимости от ощущения, вызываемого концентрацией A.

Здесь любопытно отметить, что зеленый цвет делит спектр как бы на две в физиологическом отношении разные части. В части от красных до зеленых лучей цветность определяется отношением концентрации $\frac{R-V}{G-V}$, и это отношение постепенно уменьшается к зеленой части спектра; в части от зеленых до фиолетовых цветность зависит от отношения $\frac{V-R}{G-R}$, и это отношение растет к фиолетовому концу спектра. Таким образом оттенки желто-красной части спектра зависят от концентраций одних веществ, сине-фиолетовые части—от других. Это обстоятельство, повидимому, является причиной, почему вся желто-красная часть дает совершенно особое впечатление,—впечатление «теплых тонов», между тем как сине-фиолетовая часть характеризуется тем, что дает «холодные тона», и на эти особенности двух частей спектра в их отношении к впечатлениям обращал внимание еще Göthe[1]).

Наконец, весьма любопытные подтверждения вышеуказанных соображений можно найти в том, что при утомлении глаза некоторыми однородными лучами, напр., зелеными лучами, и при последующем освещении лучами красными можно получить впечатление более насыщенного красного цвета в зависимости

[1]) W. Göthe's sämt. Werke. Bd. *15* Beiträge zur Optik § 20, p. 6. 1872.

от предшествующего разложения «зеленого» пигмента и в связи с этим в зависимости от меньшей подмеси ощущения белого цвета к цвету красному.

Величина $F_1 = \frac{R - V}{G - V}$ или $F_2 = \frac{V - R}{G - R}$ изменяясь дает представление о нарастании изменения чувствительности к свету E_λ в зависимости от длины волны λ. E_λ равно по нашему допущению $\frac{dF}{d\lambda}$. При этом чем $\frac{dF}{d\lambda}$ больше, тем ближе могут лежать два луча, чтобы казаться по цвету разными.

Графическое интерполирование дает из таблицы III такие данные:

ТАБЛИЦА IV.

λ	490	510	530	550	560	570	580	590	600	610	620	630	640
$\frac{dF}{d\lambda}$	0.4	0.3	0.2	1.0	3.6	2.8	1.1	0.6	0.3	0.3	0.4	0.6	0.7

Uhthoff [1]) экспериментально определил интервал $\Delta\lambda$, при котором цвет лучей может быть различен; чем больше интервал $\Delta\lambda$, тем чувствительность к цветности меньше и следовательно чувствительность к цветности $E'_\lambda = \frac{1}{\Delta\lambda}$; из данных Uhthoff'a получается следующее значение для $\frac{1}{\Delta\lambda}$.

ТАБЛИЦА V.

λ	490	510	530	560	571	580	590	600	610	620	630	640
$\frac{1}{\Delta\lambda}$	1.39	0.77	0.53	0.60	0.91	1.14	1.1	0.98	0.93	0.81	0.59	0.34

Определение цветности луча дает по теории и по опыту кривую, минимум и максимум которой почти совпадают.

	Максимум при λ	Минимум при λ
По теории	565 μμ	530 μμ
Данные Uhthoff'a . .	577 μμ	538 μμ

Как понятно из определения E'_λ и E_λ полного совпадения хода кривых быть не может и возможен только параллелизм, так как функции E'_λ и E_λ не могут быть тождественны.

Мы изучали до сих пор действие сравнительно слабых источников света, когда концентрация пигментов в глазу C

---

[1]) Uhthoff. Gräfé's Archiv *34*. Abth. *4* p. 1, 1888 г. См. также E. Brodhun. Zs. f. Psycholog. und Physiolog. d. Sinnesor. *3* p. 106, 1892.

может быть рассматриваема как неизменная. В этом случае действие однородного света длины волны λ не зависит от его яркости, вызывая постоянно один и тот же эффект и давая ощущение того же самого цвета и по цветности и по насыщенности. Если, однако, перейти к очень ярким источникам освещения, то C уже нельзя рассматривать как неизменное, и в этих случаях приходится считаться с изменением качеств ощущения. Для того, чтобы рассмотреть этот эффект, достаточно в уравнении I считать, что J очень велико и что соответственно этому C делается очень малым, тогда C'_1, которое равно $C - C_1$, если C_1 есть существующая в данный момент концентрация пигмента, по мере разложения с увеличением J стремится к C. Таким образом, если в начале отношения концентрации пигментов при действии слабого однородного света были R: G: V, то по мере увеличения яркости света J эти отношения стремятся к равенству, так как a_1 a_2 и C для всех пигментов вероятно одинаковы, и следовательно яркий однородный свет представляется тем более приближающимся к белому, чем он ярче.

Задача смешения цветов может быть легко выполнена, если мы, складывая разложения для R, G и V, полученные от действия какой-либо пары лучей, получим, напр., значение для $R = A + a$, $G = A + b$ и $V = A$; определяя насыщенность из подмеси белого света A и цветность как $F = \frac{a}{b}$, мы можем определить длину ощущаемой волны; соотношения, получаемые на практике, прекрасно удовлетворяются теорией.

Среди недостатков в цветоощущающем аппарате глаза можно как это впервые показал Seebeck, различать два класса, причем наиболее частым является случай цветной слепоты на красный цвет (Daltonismus, Helmholtz). «Лица, обладающие этим недостатком в полном развитии,—пишет Helmholtz,—видят в спектре только два цвета, которые они называют по большей части голубым и желтым. К последнему они причисляют весь красный цвет, оранжевый, желтый и зеленый. Зелено-голубые тона они называют серыми, всю остальную часть спектра голубой».

Мы можем, пользуясь нашими данными, объяснить существование этого недостатка тем, что пигмент, разлагающийся по преимуществу от желто-красных лучей и дающий впечатление красного цвета, отсутствует, или что нервы, доводящие

до мозга впечатление красного цвета, являются парализованными.

При таком допущении ряд *R* в таблице I предыдущей главы должен быть отброшен, и мы получаем, что разложение «зеленого» пигмента *G* и пигмента, дающего ощущение фиолетового цвета, *V* может быть представлено данными, полученными из таблицы I, (см. стр. 79) и воспроизведенными в следующей таблице:

ТАБЛИЦА VI.

λ	380	400	420	464	492	520	540	564	607	656
G	0.0	0.2	0.5	3.5	9.0	16.9	16.7	9.0	3.0	1.0
V	0.2	2.1	3.0	6.3	9.8	16.9	14.5	6.0	1.0	0.2

Мы видим, что все цвета получаются от комбинации только двух раздражений. При равенстве раздражений трех родов нервов у субъектов, имеющих три пигмента *R*, *G* и *V*, получается как это допускает Helmholtz, ощущение белого или при меньшей интенсивности—серого цвета. Мы должны допустить, что у дальтоников ощущение белого цвета возникает при равенстве раздражений нервов, воспринимающих зеленый и фиолетовый цвета, так как и у них весь спектр, действуя сразу, дает ощущение белого цвета, а при этом получается равное разложение веществ *G* и *V*.

Поступая так же, как это мы делали для системы ощущений трех цветов, мы увидим из предыдущей таблицы, что все цвета от красного до зеленого могут быть представлены комбинацией желто-зеленого цвета и белого, а от зеленого до фиолетового комбинацией фиолетового и белого цвета. Эти отношения легко видеть из таблицы VII, полученной из таблицы I.

ТАБЛИЦА VII.

λ	380	400	420	464	492	520	564	607
Разложение, *A*, дающее ощущение белого света	0.0	0.2	0.5	3.5	9.0	16.9	6.0	1.0
Дополнительное разложение G	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	3.0	2.0
определяющее цветность V	0.2	1.9	2.5	2.8	0.8	0.0	0.0	0.0

Мы видим, что высказанное выше положение действительно выполняется, и субъект, имеющий только два цветоощущающие аппарата—зеленый и фиолетовый,—ощущает все цвета спектра, как смеси белого и желтого или белого и фиолетового; при этом часть спектра между зеленой и зелено-го-

лубой частью дает в двух пигментах равное разложение, соответственно чему эта часть спектра дает ощущение белого или при меньшей интенсивности—серого цвета.

Второй класс, менее изученный, представляет собой случаи отсутствия «зеленого» пигмента. Эти случаи, однако, более редки, и мы только упомянем о них.

Интересно отметить, что явление цветной слепоты может быть приобретенным после повреждений головы или перенапряжений глаза, как это указывает Helmholtz.

При ранении правого глаза, полученном нами летом 1912 года во время взрыва и сопровождавшемся значительным экстрафовеальным и внутриглазничным кровотечением с последующим параличем радужной оболочки, мы потеряли способность одного глаза различать цвета в пределах от красного до зелено-желтого цвета спектра (daltonismus); весь спектр представлял переходы желтого и сине-фиолетового цвета с беловатым цветом в месте зелено-голубых лучей. Характерно, что, по сравнению с ощущениями левого, неповрежденного глаза, соответствующие цвета представляются более беловатыми, как это и должно быть по теории, являясь только переходами желтого и сине-фиолетового цвета.

Если глаз после длительного освещения помещен в темноте, то ощущение света пропадает не моментально, и иногда целыми десятками минут можно наблюдать световые явления в глазу, вызванные предварительным освещением сетчатки. Явления эти получили название положительных последовательных изображений (Nachbilder), и первые качественные закономерности были описаны Fechner'ом [1]) и Seguin'ом [2]).

Для объяснений этих процессов Plateau [3]) допустил, что длительность отдельных стадий последовательных изображений для различных цветов различна, и это предположение позволило Plateau объяснить изменение цветности полученного после освещения белым светом последовательного изображения. Дальнейшее развитие теории в смысле теории Young'a дал Helmholtz [4]), показавший, что с качественной стороны все явления объясняются тем, что нервы после освещения не моментально приходят в покой, но что их возбуждение ослабевает постепенно,

---

[1]) G. Th. Fechner. Pogg. Ann. *50*, p. 220.

[2]) Seguin. Annales de Chimie, 3 serie, XLI, p. 415—416.

[3]) Цитиров. по Helmholtz'у Handbuch d. physiolog. Optik, *2*, p. 208.

[4]) H. Helmholtz. Handbuch, loc. cit. p. 213.

при чем нервы, воспринимающие отдельно красный, зеленый и фиолетовый цвета, приходят после возбуждения в невозбужденное состояние с разной скоростью. Теория Helmholtz'а не указывала причины, по которой возбужденное состояние не моментально приходит в норму после прекращения действия раздражителя, и, кроме того, она могла только качественно представить ход явления. В настоящей главе мы изложим теорию явления последовательных изображений, как она вытекает из ионной теории цветного зрения.

Мы в нашей теории будем допускать, что при воздействии света на пигменты сетчатки, принимающие участие в цветном зрении, в них происходит фотохимическая реакция, дающая раздражающие нервные окончания вещества. После прекращения действия света раздражающие вещества, имеющие характер ионов, постепенно диффундируют в капилляры и уносятся кровью, частью распадаются на месте и переходят в вещества, не дающие раздражения. В течение всего времени распада зрительные нервы, находясь в соприкосновении с раздражающими веществами, доводят до мозга раздражение, и мы таким образом, и по прекращении воздействия света, в темноте получаем зрительные ощущения, постепенно ослабевающие по мере исчезновения из сетчатки раздражающих веществ.

Развитая теория [1]) явления показывает, что концентрация C'_1 распавшихся веществ удовлетворяет уравнению

$$C'_1 = A + Be^{-\alpha t} \quad . \; . \; . \; . \; . \; . \; . \; . \; . \; . \; (I)$$

где A, B, α постоянные.

Уравнение (I) выполняется для каждого из трех пигментов, входящих в состав элементов желтого пятна, и различается только значениями A, B и α.

Если допустить, что концентрации трех пигментов одинаковы в начале счета времени (после прекращения действия света), что будет иметь место при воздействии белого света, мы получим кривые, которые в зависимости от различия в α, A и B будут попарно пересекаться в различных точках. Чтобы сделать представления более наглядными, мы возьмем конкретный пример, положив

$$(C'_1)_1 = 0{,}5 + 0{,}5\ e^{-t}; \quad (C'_1)_2 = \frac{0{,}5 + e^{-0{,}5t}}{1{,}5}, \; (C'_1)_2 = \frac{0{,}1 + e^{-0{,}1t}}{1{,}1}$$

[1]) См. П. Лазарев. Изв. Росс. Акад. Наук, стр 1245, 1918 и 1251, 1918.

Эти кривые представлены на рис. 15, где по оси абсцисс отложены t, а по оси ординат $(C'_1)_1$ — в виде пунктирной линии (кривая V), $(C'_1)_2$—в виде линии из коротких отрезков (кривая R) и $(C'_1)_3$—в виде непрерывной линии (кривая G).

Если предположить, что кривая V воспроизводит разложение продуктов вещества, дающего ощущения фиолетового цвета, кривая G—вещества, разлагающегося сильнее всего зелеными лучами, и кривая R—вещества, дающего при разложении ощущение красного цвета, то мы получим как раз ту схему раздражений, которая приведена Helmholtz'ем, как результат чисто эмпирический.

При O разложения в трех веществах, а следовательно и раздражение соответствующих нервов, равны, и мы имеем ощущение белого цвета, от O до 1 сильнее всего раздражены волокна, ощущающие зеленый цвет, слабее — ощущающие красный, и наиболее слабо — ощущающие фиолетовый, — в течение всего этого времени мы получаем изображение желто-зеленого цвета, переходящего при 1 в беловато-зеленый; далее от 1 до 2 цвет изменяется, получая все более и более голубоватый оттенок, и при 2 имеем голубовато-белый цвет.

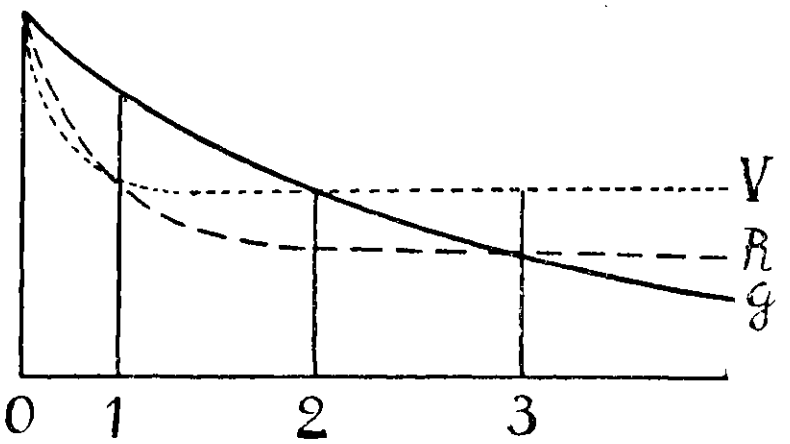


Рис. 15.

Этот последний цвет делается далее все более и более фиолетовым, и при 3 мы имеем беловато-фиолетовый цвет, переходящий в еще более поздние времена в пурпурный с подмесью белого. Как раз эти соотношения и были наблюдаемы многократно исследователями, и теория дает, таким образом, полный ответ на все запросы, поставленные экспериментом.

Если на ограниченное место сетчатки A действовал свет, то, как мы видели выше, это место остается раздраженным в течение более или менее значительного времени в зависимости от силы предшествующего раздражения. Если вслед за первым освещением вся сетчатка раздражается светом, то, смотря по силе этого последнего, место A будет рисоваться как светлый предмет на менее освещенном поле B, или изображения

B совершенно не будет видно, или, наконец, изображение представится темным на светлом поле.

Изображение последнего рода, когда светлый предмет дает темное последовательное изображение, называется отрицательным следом.

Теория, развитая нами, дает полную картину отрицательных световых следов, при чем яркость объективного света, равного субъективному свету и освещающего всю поверхность J, изменяется по закону $J = A + Be^{-\alpha t}$ (предполагая, что освещенное ранее место по яркости равно окружающему пространству.

Эти соотношения приведены на таблице[1]).

ТАБЛИЦА VIII.

t	J	$A + Be^{-\alpha t}$ ($A = 0.04$, $B = 1$, $\alpha = 0.032$)
0	1.000	1.040
40	0.230	0.320
100	0.126	0.080
130	0.058	0.056

Результаты таблицы приведены графически на фиг. 15а, где по оси абсцисс отложены t, по оси ординат — значения $A + Be^{-\alpha t}$, кружками — J.

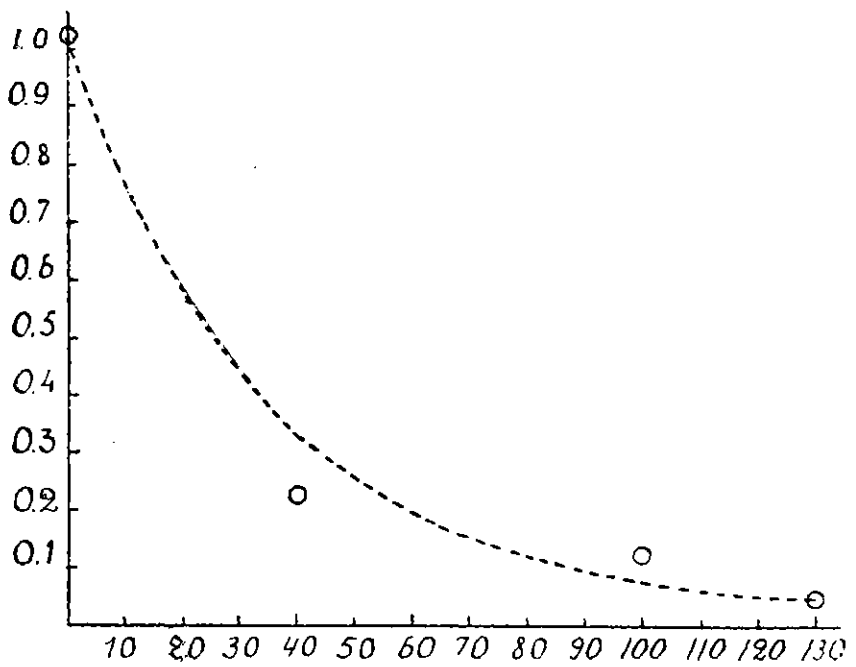


Рис. 15а.

Проверка соотношений для положительных следов была сделана у нас же в лаборатории С. В. Кравковым[2]), по нашей теории, и в этом случае $J = A + Be^{-\alpha t}$.

---

[1]) П. Лазарев. Изв. Росс. Акад. Наук.

[2]) С. Кравков. Изв. Физ. Инст. МНИ. *1*, 123,1920.

ТАБЛИЦА IX.

6/XI 1919. Длительность раздражения вызывающ. след. — 0,06 сек. $A = 0{,}25$, $B = 1{,}0$; $\alpha^2{}_3 = 0{,}32$;

t	0.0	0.5	1.5	2.5	3.5	4.5	9.5	10.5
J	1.00	1.09	0.84	0.71	0.57	0.58	0.30	0.30
$A + Be^{-\alpha t}$	1.25	1.10	0.87	0.70	0.58	0.49	0.30	0.28

ТАБЛИЦА X.

24/III 1920; длит. раздр. вызывающ. след. 0,3 сек.; $A = 0{,}35$; $B = 0{,}65$; $\alpha_3 = 0,\ 53$

t	0.0	0.25	1.0	1.5	2.0	4.0	5.0	6.0
J	1.00	0.85	0.79	0.64	0.59	0.42	0.37	0.37
$A + Be^{-\alpha t}$	1.00	0.92	0.74	0.64	0.58	0.43	0.38	0.38

ТАБЛИЦА XI.

20/II 1920; длит. раздр. вызывающ след.—0,3 сек. $A = 0{,}08$; $B = 0{,}92$, $\alpha = 0{,}43$

t	0.0	1.0	3.5	4.0	7.0	11.5	12.5
J	1 00	0.73	0.25	0.29	0.10	0.09	0.09
$A + Be^{-\alpha t}$	1.00	0.68	0.28	0.25	0.13	0.09	0.09

Из того факта, что ослабление последовательного образа действительно идет по вышеприведенному экспоненциальному закону, следует, что величина α в ряде наблюдений в течение времени одного опыта остается постоянной. Это же подтверждено и непосредственно.

Нам остается сказать только несколько слов о кратковременных освещениях сетчатки и о мелькании и слитии их при центральном зрении.

В главе, посвященной теории периферического зрения, было показано, что при кратковременном освещении глаза в течение t секунд светом яркости J выполняется, при одинаковости ощущений, соотношение

$$Jt = a + bt \quad \text{или} \quad J = b + \frac{a}{t},$$

где a и b постоянные.

Увеличение времени освещения уменьшает необходимую для получения определенного впечатления силу раздражающего света.

Теория прекрасно подтвердилась опытами, произведенными как предшествующими авторами, так и моими исследованиями.

Для центрального зрения имеются весьма тщательные наблюдения Broca и Sulzer[1]), исследовавших впечатления, получаемые при освещении сетчатки светом определенной яркости по сравнению с впечатлениями, полученными от постоянного освещения сетчатки. Интересным результатом этих авторов является то обстоятельство, что при освещении глаза в течение разного времени t ощущение яркости растет с увеличением t сначала непрерывно, затем достигает максимума и при дальнейшем увеличении времени ощущение яркости делается меньшим. Это обстоятельство легко выводится теоретически[2]).

Если мы имеем пигмент сетчатки, разлагающийся на свету, то при реакции получаются вещества, которые или сами по себе или путем дальнейшего распадения вызывают образование раздражающих нервные окончания субстанций, имеющих характер ионов. Мы будем допускать, что разложение пигмента A ведет к образованию веществ B и это, в свою очередь, вызывает раздражение нервов. Допуская, что фотохимическая реакция в A и реакция перехода A в B мономолекулярны, мы получим легко уравнение реакции.

Вещество B переходит в нераздражающее D.

Мы будем допускать, что раздражение нервных окончаний вызывается именно веществом B, вещества A и D не раздражают нервов, или это раздражение мало и им можно пренебречь.

Производя соответствующие подсчеты, легко найти значение для концентрации раздражающих веществ; оно есть для малых t:

$$C'_1 = C_0 \frac{\alpha_1 \ kJ}{\alpha_2 - \alpha_1 \ kJ} \left\{ e^{-\alpha_1 \ kJt} - e^{-\alpha_2 t} \right\}$$

(C_0 есть начальная концентрация A, α_1 и α_2 постоянные.)

Данные опыта в связи с теорией представлены на фиг. 15b в которой непрерывная линия представляет теоретическую кривую, а кружки—наблюденные Broca и Sulzer'ом величины.

Мы видим, что изучение кратковременных освещений обнаруживает замечательные соотношения в сетчатке, соответствующие цветному зрению, не встречающиеся при зрении периферическом. Это, как видно, зависит от своеобразной связи процессов возбуждения с промежуточным процессом, который дает

---

[1]) A. Broca et D. Sulzer. Journal de physiologie et pathologie générale. 4, p. 632, 1902.

[2]) П. Лазарев. Архив Физ. Наук. *1*, 123, 1918.

вещества A и D, не дающие раздражения. Исходя из вышеуказанных представлений, можно представить себе процесс раздражения так: в палочках прямо образуются раздражающие вещества (при разложении A), которые действуют непосредственно на концевые аппараты нервов. В колбочках процесс, ведущий к образованию раздражающих ионов (веществ B), происходит не непосредственно, а под влиянием ионов, выделенных пигментным слоем (вещество A), в котором, по нашему представлению, должна прежде всего возникать фотохимическая реакция.

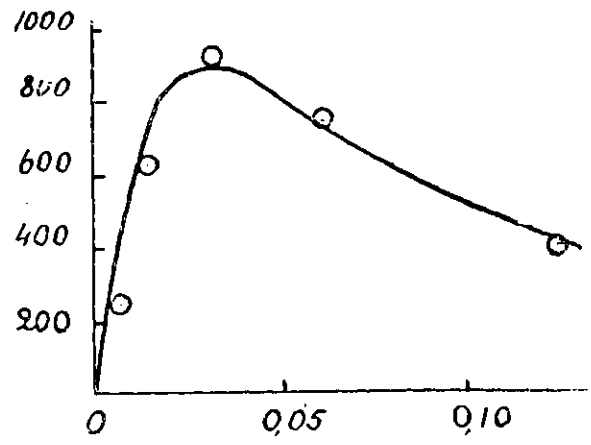


Рис. 15b.

Слития при явлениях мелькания в центральном зрении должны также удовлетворять закону Talbot'a и давать тот же закон слития, как мы имеем для периферического зрения.

Опыты Поликарпова[1]) с несомненностью доказали справедливость теории и здесь.

По теории $\frac{1}{R}(N - N_0) = \frac{J}{N}$, где R и N_0 постоянные, J—яркость света и N—число мельканий, при котором имеется слитие.

В таблице XII мы даем величину $\frac{J}{N}$ и $\frac{1}{R}(N - N_0)$

ТАБЛИЦА XII.

$\lambda = 535$ μμ

N	29.3	30.8	34.3	34.8
$\frac{J}{N}$	0.3	0.82	1.89	2.17
$\frac{1}{R}(N - N_0)$	0.28	0.85	2.09	2.27

$\left\{ \begin{matrix} R = 2.76 \\ N_0 = 28.49 \end{matrix} \right\}$

Такое же совпадение теории и опыта получено для $\lambda = 598$ μμ и $\lambda = 671$ μμ.

Как видно из таблиц, вычисленные из теории значения $\frac{J}{N}$ совпадают в пределах ошибки наблюдений с опытными.

---

[1]) М. Поликарпов. Изв. Физ. Инст. МНИ. 1, 85, 1920.

К рассмотренному явлению последовательных изображений близко примыкает явление собственного света сетчатки, которое состоит в том, что даже в полной темноте мы ощущаем слабый мерцающий свет, разлитый неравномерно по всему полю зрения и зависящий, повидимому, от теплового разложения пигментов глаза[1]). Мы должны предполагать в этом случае, что в сетчатке, на которую действует свет, имеется разложение пигментов, выражаемое величиной C_w и зависящее от действия тепла. Это разложение топографически распределяется неравномерно по области желтого пятна, и мы ощущаем его так, как будто оно происходит от действия некоторого внешнего света, яркость которого равна a, и действие которого выражается уравнением фотохимической реакции, текущей в сетчатке.

$$C_w = \frac{a_1}{a_2} k C a,$$

где C—концентрация соответствующего разлагающегося от тепла пигмента.

Если на-ряду с тепловым разложением имеется разложение фотохимическое C_p, то оба процесса налагаются, и фотохимический процесс течет для каждого из пигментов по уравнению:

$$C_p = \frac{a_1}{a_2} k C J.$$

Общая концентрация продуктов разложения C'_1 и от фотохимической и от тепловой реакции выразится так:

$$C'_1 = C_p + C_w = \frac{a_1}{a_2} k C (J + a),$$

Чтобы получить одинаковое общее разложение C'_1 и, следовательно, одинаковое ощущение при двух действующих точечных источниках, имеющих яркости J' и J'' и освещающих места сетчатки, где собственный свет равен a_1 и a_2, мы должны иметь

$$C_1'' = \frac{a_1}{a_2} kC (J' + a_1) = \frac{a_1}{a_2} kC (J'' + a_2)$$

или

$$J' + a_1 = J'' + a_2$$

---

[1]) Как показал С. И. Вавилов, разложение органических красок, изученных нами с фотохимической стороны, можно вызвать и теплом, при чем продукты того и другого разложения, повидимому, одинаковы.

См. S. Wawilow. ZS. f, hpysik. Chemie 88 p. 85., 1914.

Таким образом, два неодинаковых по яркости источника, имеющих силу света J' и J'', нам будут казаться одинаковыми, и, следовательно, собственный свет сетчатки будет влиять на оценку силы внешнего света. Таким образом мы объясняем те топографические изменения чувствительности сетчатки, на которые указывает Helmholtz[1]) и которые были изучены нами[2]). Как легко понять, для наблюдения этой разницы нужно, чтобы a_1 и a_2 были одного порядка с J' и J''.

Нам остается рассмотреть явления, которые протекают на границе освещенного и неосвещенного места сетчатки и которые состоят в том, что всякая освещенная поверхность кажется нам больше, чем равной величины неосвещенная. Если, например, рассматривать равной величины квадрат белый на черном поле и черный на белом поле, то белый квадрат будет казаться больше черного. Эти явления, получившие название иррадиации, были известны еще древним, и Plateau[3]) цитирует третью сатиру Персея, где говорится: «Блеск утра проникает в окна и свет расширяет узкие щели». Наиболее обстоятельные работы по изучению иррадиации были сделаны Plāteau, который описал отдельные случаи, где это явление может вести к ошибкам суждения о величине предмета; подробное описание явлений иррадиации дал в своей физиологической оптике Helmholtz. Теория, развитая в настоящей главе, позволяет разобраться и в этих явлениях.

В самом деле, освещенная поверхность является, в течение всего времени освещения, местом, где имеются новые вещества, вызывающие раздражение нервов и образующиеся под влиянием действия света. Вещества эти диффундируют в неосвещенные окружающие части сетчатки, и так как минимальное раздражение получается при определенном рубежном значении концентрации продуктов распада, то эта концентрация будет получаться тем на большем расстоянии от геометрической границы света и темноты, чем яркость больше и поэтому нам будет казаться, что светящаяся поверхность не ограничивается резкой линией на границе с темнотой, а, постепенно

---

[1]) H. v. Helmholz. Ges. Abhandl. 3. p. 392 Leipzig., 1895.

[2]) P. Lasareff. Bulletin de l'Académie de Sciences de Petrograd. p 883, 1915.

[3]) Plateau. Mem. de l'Académie de Bruxelles, 11.

ослабевая в яркости, переходит за пределы геометрического изображения светящегося тела[1]).

Заканчивая обзор наших работ по цветному зрению, нужно отметить, что в последнее время Weigert в ряде работ [2]) разработал своеобразную теорию зрения, основанную на интересных наблюдениях над действием света на красящие вещества. Weigert'у удалось открыть, что при действии света на растворы красок, имеющих весьма малую концентрацию, обнаруживается специфическое действие цветности луча, так что закон, найденный нами для значительных концентраций краски и гласящий, что разложение пропорционально поглощенной энергии и не зависит от длины волны луча, является не приложимым для очень слабых концентраций краски, ограничиваясь средними и большими концентрациями.

Weigert предполагает, что в колбочках имеется тот же зрительный пурпур, который имеется и в палочках, но только в предельно малой концентрации, при которой каждый луч спектра действует специфически. После вывода всех заключений своей теории Weigert пишет: «Из предыдущего следует, что новая предложенная здесь фотохимическая теория приспособления для цветного зрения может в нормальных случаях объяснить наблюдаемые явления. Она не разлагает в противуположность известным до сих пор теориям ощущение цветного света на многие основные компоненты, но допускает вообще, что каждому качественно отличному от других ощущению света или цветов соответствует особое специфическое раздражение в светочувствительных элементах сетчатки».

Существующие до сих пор теории базировались на законе специфической энергии Joh. Müller'а, по которому каждое периферическое раздражение, какого бы рода оно ни было, раз толь-

---

[1]) Для объяснения явлений иррадиации Plateau допускал передачу возбуждения от одного элемента сетчатки к соседнему. Helmholtz (см. loc. cit2), возражая против этого представления, привел ряд данных, не позволяющих признать воззрения Plateau, и дал теорию иррадиации, исходя из предположения, что все явление обусловливается неполнотой аккомодации глаза. По этому поводу E. Becqerel совершенно справедливо замечает: «Вопрос этот трудно разрешить, и в настоящее время не кажется возможным допустить a priori, что эти явления зависят только от недостатка аккомодации».

[2]) F. Weigert. Zs. f. phyzikal.. Chemie *100*, p. 540,, 1922.

ко оно прилагается к одному и тому же чувствительному периферическому элементу, вызывает одно и то же ощущение. Этот закон позволил свести к минимальному числу первичных ощущений, зависящих от определенных анатомических элементов, все явления цветного зрения в теории Hering'a и Helmholtz'a. Разным центрам, по существующим теориям, присуща способность получать разные в качественном отношении ощущения. Качество цветоощущения сводится в этих теориях на количественное относительное раздражение трех разных центров. В теории Weigert'a с самого начала ниспровергается закон специфичности Joh. Müller'a, и все дело сводится к разному ощущению периферии. Так как закон Müller'a до сих пор не встретил никаких противоречий, то теория Weigert'a, становящаяся на особую точку зрения, целиком выходит из сферы современной психофизики органов чувств и является теорией, состоящей в резком противоречии с существующими общими воззрениями нервной физиологии.

ГЛАВА ПЯТАЯ.

Ионная теория слуха, вкуса, обоняния и кожной чувствительности.

I. Теория слуха.

Работы Helmholtz'a, посвященные теории слуховых ощущений [1]), показали, что механизм проведения звуков в среднем ухе сводится к простому явлению резонанса. На этом же явлении Helmholtz думал построить и теорию процессов во внутреннем ухе, допуская, что отдельные дуги кортиева органа, настроенные каждая на определенный тон, улавливают только то колебание, которое они сами способны издавать. Колебания дуг раздражают далее волокна слухового нерва. Основания своей теории Helmholtz характеризует следующими словами: „Если до уха доводится простой тон, то в сильное движение должны притти те кортиевы дуги, которые находятся с ним в полном или приблизительном резонансе, все остальные приводятся в слабое колебание или совершенно не колеблются. Таким образом, каждый простой тон будет восприниматься определенными нервными волокнами. и тоны различной высоты возбуждают различные нервные нити. Если до уха доводится сложный звук или аккорд, то придут в колебание все те упругие части, частота колебаний которых соответствует различным тонам, заключающимся в сложном звуке".

Несомненно, что по своей простоте теория Helmholtz'a являлась настолько общепонятной и элементарной, что весьма быстро снискала себе всеобщее внимание и „среди приложений

---

[1]) H. v. Helmholtz. Die. Lehre von den Tonempfindungen. Braunschweig, 1913.

физики", как это отмечает Max Wien [1]): „наиболее плодотворным и блестящим является Helmholtz'ева резонансная теория, которая наглядно и просто объясняет передачу тонов слуховому нерву и анализ звуков при помощи резонансных колебаний упругих частей улитки".

Одним из существенных следствий теории Helmholtz'а представляется учение о восприятии обертонов независимо от их фазы по отношению к основному тону, которое и получило первое подтверждение в работах самого Helmholtz'а. Дальнейшие исследования в общем подтвердили выводы теории и только работы R. König'а стояли в противоречии с его теорией [2]).

По König'у мы ощущаем в сложном звуке не его обертоны, как это вытекает из теории Helmholtz'а, а форму кривой колебания, и это обстоятельство König пытался доказать, пользуясь своеобразной волновой сиреной, где можно было, как он думал, по произволу задавать форму кривой колебания в воздухе при сохранении величины обертонов. Выводы его однако не подтвердились в исследованиях Hermann'а [3]) и Lindig'а [4]), которым удалось очень точными приемами установить и менять фазу колебаний обертонов, пользуясь фонографом (Hermann) или сложной электромагнитной сиреной (Lindig) для получения звуков. Эти опыты, подтвердив учение о тембре Helmholtz'а, не разъяснили все же причины отступлений, наблюденных таким выдающимся ученым, как König, и поэтому оставалось еще необходимым выяснить причины несогласия теории с опытами Königa. Благодаря возможности получить оригинальные аппараты König'а, с которыми были произведены эти тонкие опыты, нам удалось обнаружить [5]), что причина неудачи опытов König'а лежала в том, что его первоначальный метод не позволял освободиться от обертонов. Работая с последней моделью волновой сирены, не дававшей обертонов, мы могли не только подтвердить учение Helmholtz'а, но и показать, что сирена является весьма удобным средством демонстрировать отсутствие влияния разности фаз обертонов на слуховые ощущения. Эти последние

---

[1]) M. Wien. Wüllner Festschrift p. 28. Leipzig, 1905.

[2]) R. König. Quelques experiences d'accustique. p. 222. Paris. 1882.

[3]) Hermann. Pflügger's Archiv *56*, 1894.

[4]) F. Lindig. Ann. d. Physik *10* p. 242, 1902.

[5]) P. Lasareff. ZS. f. Sinnesphysiologie *45*. p. 57, 1911.

работы вполне разъяснили причины ошибок König'a, и резонансная теория слуха получила полное подтверждение [1]).

Дальнейшие интересные подтверждения учения Helmholtz'a о разложении сложных звуков в ухе и о роли отдельных колеблющихся частей в восприятии простых тонов внесли наблюдения, сделанные над низшими животными, где непосредственно под микроскопом можно было наблюдать движение воспринимающих звук аппаратов [2]), а также замечательные анатомические исследования Wittmaak [3]), Yoshii [4]) и ряда других исследователей, которые, изучая результаты воздействия долгих и сильных звуков на кортиев орган животных, могли обнаружить разрушение улитки как раз в тех ее частях, где их можно было ожидать по теории Helmholtz'a.

Резонансное учение о слухе стояло, таким образом, совершенно прочно, и только исследования Wien'a внесли некоторую неясность в стройное здание теории.

Исследуя абсолютную чувствительность уха и измеряя для этого минимальное количество звуковой энергии, необходимой для получения ощущения, Wien мог обнаружить, что при пятидесяти колебаниях в сек. предельная энергия, ощущаемая нами, равна $3\ 10^{-4}$ эргов, между тем как в пределе от 1.000 до 4.000 колебаний мы улавливаем энергию, равную 5.10^{-12}. Таким образом энергия при 50 колебаниях примерно в сто миллионов раз больше энергии в оптимуме чувствительности. „Объяснить эти огромные различия,—прибавляет далее Wien,—пока не представляется возможным. Чисто физико-механические причины недостаточны: ни наблюдения Pollizer'a, что слуховые косточки при звуках средней высоты приходят в более интенсивные колебания, чем при очень низких и очень высоких тонах, ни Helmholtz'ева резонансная теория. Сам Helm-

---

[1]) Демонстрация отсутствия влияния разности фаз обертонов на слуховые ощущения при помощи сирены König'a была произведена нами на съезде русских естествоиспытателей и врачей в Москве 1910 г.

Вот как пишет по этому поводу известный немецкий акустик-физик Wachsmuth в предисловии к последнему изданию книги Helmholtz'a о слуховых ощущениях: „Физиолог Hermann, физик Lindig и недавно Лазарев с несомненностью установили, что тембр звука не изменяется при изменении фаз его компонентов“.

[2]) Прекрасный обзор этих работ читатель найдет в монографии Wätzmann „Die Resonanztheorie des Hörens“. p.p. 78—86, Braunschweig, 1912.

[3]) Wittmaak. ZS f. Ohrenheilk. *54*. p. 37, 1907.

[4]) U. Ioshii. ZS f. Ohrenheilk. *58* p. 201, 1909.

holtz из опыта ощущения трели сделал вывод о большом затухании резонирующих частей в ухе. С сильным затуханием резко выраженный резонанс несовместим. Более сильным колебанием резонирующих частей улитки, может-быть, было бы возможно объяснить в тысячу раз бо́льшую чувствительность, но никоим образом не чувствительность бо́льшую в 100 миллионов раз".

Дальнейшее развитие этих возражений мы находим в последующей статье Wien'a [1]), где он с большою подробностью останавливается на недостаточности Helmholtz'евой теории слуха для объяснений различия в чувствительности уха в различных регистрах музыкальной гаммы и указывает, по его мнению, на единственно возможное предположение, что „весьма сильные колебания кортиевых дуг, не совпадающие с собственным периодом дуг, не проводятся вообще далее нервом; нерв реагирует—и реагирует весьма сильно, если упругий аппарат, улавливающий звук, колеблется с собственным периодом и, следовательно, в том случае, если до кортиевых дуг доходят тоны, на которые они настроены. Этим мы переносим на нерв главную часть задачи, которую должен был выполнять по Helmholtz'евой теории резонанс упругих кортиевых дуг".

Против заключений и выводов Wien'a выступил с рядом замечаний Fischer и затем Wätzmann, хотя их поправки не разъяснили окончательно коренного недоразумения, указанного Wien'ом [2]).

Вопрос о раздражении концевых аппаратов nervi acustici стоит в настоящее время таким образом, что все явления сложения звуковых колебаний заставляют нас считать, что механизм, передающий колебания, происходящие в лабиринте, кортиевым нитям, представляется системою акустических резонаторов, и против простого механического резонанса говорят только наблюдения Wien'a над абсолютною чувствительностью уха.

Мы можем, однако, пользуясь весьма правдоподобными предположениями, примирить теорию Helmholtz'a и опытные данные Wien'a, допустив, что передача колебаний кортиевых нитей волокнам nervi acustici происходит не механическим путем, а что передатчиком между механическими сотрясениями

---

[1]) M. Wien. Wüllner's Festschrift S. 28. Leipzig, 1905.

[2]) O. Fischer. Ann. d. Physik *25* p. 118, 1908. Wätzmann, loc. cit. p. 16.

нитей и между процессом в нервах является химический процесс, протекающий в клетках, лежащих около кортиевых дуг и оплетаемых волоконцами слухового нерва. Химический процесс по своей природе должен быть близким к явлениям взрыва, при чем мы будем допускать, что, подобно взрывчатым веществам, должно наблюдаться известное избирательное действие волн разной длины. Так, например, известно, что если укрепить на струне контрабаса или виолончели кусочек иодистого азота, то, заставляя струну звучать или непосредственно или через резонанс, мы только при определенной частоте ее колебаний получим взрыв вещества [1]). Если колебания менее часты, то взрыва, несмотря на сильные колебания струны, не наблюдается. Далее, в технике многократно было сделано наблюдение, что взрывчатые вещества могут быть взорваны не только непосредственным действием электрической искры, тепла или удара, но и через воздушные волны, получающиеся от взрыва другого вещества—путем детонации. При этом весьма любопытно, что взрыв одного тела происходит только от взрывов определенных веществ; так, например, сильно взрывчатый иодистый азот не действует детонирующим образом на ряд весьма чувствительных веществ и заставляет взрывать только определенные тела.

Это обстоятельство позволило Abel'ю [2]) высказать предположение о возможности синхронизма колебаний молекул детонирующего тела и звуковой волны, распространяющейся от второго взрывающего тела к веществу, дающему детонацию; при этом Abel допускает, что мы имеем в этом случае резонанс, что частицы детонирующего тела колеблются подобно тому, „как струна скрипки резонирует на расстоянии с другой струной, настроенной в унисон и приведенной в колебание“ [3]).

Мы предположим, что во внутреннем ухе имеется огромное количество кортиевых нитей *FF*, растянутых между костными выступами в улитки и настроенных каждая на особый тон

---

[1]) Подобное воззрение на явления слуха было развито мною в моем докладе „Акустика и слуховые ощущения“ на съезде естествоиспытателей и врачей в Москве в 1910 году и далее в докладе в Русском Физ.-хим. Общ. в 1914 году. См. журн. Русск. Физ.-хим. Общ. *46*, отд. физ., часть II, стр. 267, 1914.

[2]) M. Berthelot. Sur la force des matières explosives, *1*, Paris. 1883.

[3]) M. Berthelot, loc. cit. p. 123.

(рис. 16); эти нити приводятся в движение внешними звуками на которые они резонируют, и колебания нитей сообщаются клеточным образованиям, находящимся на нитях.

Одни из клеток, так называемые слуховые клетки *H*, имеющие волоски, опирающиеся о кортиеву перепонку *MC*, заключают, по нашему представлению, вещество, разлагаемое при колебаниях нитей с разной силой в зависимости от периода и интенсивности колебания.

Вещество, находящееся в клетках, должно показывать слабое разложение при низких звуках определенной силы, и разложение должно расти с увеличением числа колебаний воздействующего звука при сохранении его интенсивности. Возможно представить далее, как это предполагает для взрывчатых веществ Abel, существование максимума чувствительности к тонам определенной высоты, при чем дальнейшее увеличение числа колебаний после прохождения максимума дает уменьшение величины разложения. Подобное гипотетическое вещество мы назовем слуховым веществом и будем, далее, предполагать, что разложение его идет пропорционально поглощенной кортиевыми дугами энергии.

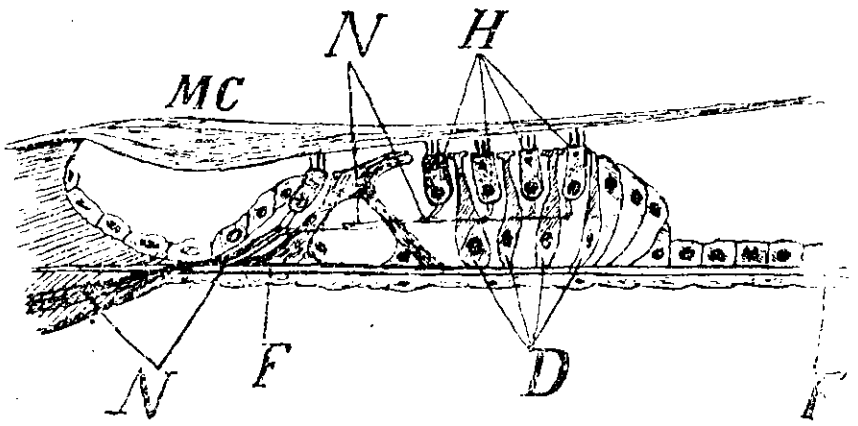


Рис. 16.

На-ряду с разложением имеется обратная реакция, уводящая продукты распада и восстановляющая первоначальное вещество. При разложении слухового вещества, как и при распаде зрительных веществ, мы должны допустить образование ионов, которые и действуют раздражающе на нервы, оплетающие клетки кортиева органа.

С этой точки зрения понятно, почему нервы *N* оплетают непосредственно только слуховые клетки, в которых возникает ионная реакция. К этим клеткам прилежат так называемые клетки Deters'a *D* (рис. 16), которые по нашему представлению должны играть в акте слуха ту же роль, какую играют клетки пигментного эпителия в акте периферического зрения. Эти клетки доставляют слуховым клеткам материалы, которые

вместе с продуктами распада в H образуют слуховое вещество.

Так как плавное движение должно давать меньший эффект разложения, чем толчкообразное, в веществах находящихся в клетках H, и так как естественно себе представить, что при движении нитей FF с клетками, последние ударяются своими волосками о кортиеву мембрану MC, растянутую над ними, и таким образом дают толчки слуховому веществу, то естественно предположить, что при слабых колебаниях такие толчки волосатых клеток о мембрану способствуют разложению вещества в теле клеток. Наоборот, при более сильных колебаниях, являясь как бы упругими рессорами, волоски смягчают удары о кортиеву мембрану и демпфируют колебания.

Допуская все реакции наиболее простыми, мономолекулярными, находим путем несложных вычислений, что чувствительность E равна

$$E = \frac{\beta_1 n m\ C}{\beta_2 B} \quad . \ . \ . \ . \ . \ . \ . \ . \ . \ . \ . \ . \ (1)$$

где β_1 — постоянная реакции, текущей под влиянием звуков, β_2—постоянная обратной реакции, m—коэффициент, зависящий от степени поглощения падающих волн резонаторами кортиева органа кортиевыми дугами, и n—коэффициент, зависящий от кривой разложения вещества, C — концентрация слухового вещества и B—постоянная [1]).

Так как мы предполагаем изменение m и n с периодом воздействующего звука, то оба фактора—вид резонансной кривой и различная разлагаемость слухового вещества, определяемая величиной n,—накладываются, и мы вполне можем объяснить все явления, наблюденные Wien'ом.

Между слуховыми и зрительными ощущениями при периферическом зрении должны быть, как мы видим по теории, замечательные аналогии, и несомненно, что исследование органа слуха с этой стороны, предпринятое в настоящее время в нашей лаборатории, должно дать дальнейшее развитие теории слуха.

Следует далее отметить, что в акте слуха, совершенно аналогично зрению должны наблюдаться явления адаптации, при

---

[1]) Математические детали изложенной выше теории слуха сообщены мною на коллоквиуме Университета имени А. Л. Шанявского в феврале 1916.

чем после сильного воздействия звука определенной высоты мы должны ожидать в клетках, связанных с резонаторами, настроенными с раздражающим звуком в унисон наиболее сильное разложение слухового вещества, отчего концентрация его C в этом месте должна значительно уменьшиться, в то время, как в непосредственной близости от данного резонатора концентрация сохраняет свою первоначальную величину или уменьшается незначительно. При уменьшении C уменьшается чувствительность E, определяемая формулой (I), и ухо чувствует утомление к определенному звуку, не утомляясь при этом к звукам соседним.

Качественные опыты Urbantschitsch'a [1]), выяснившие явления усталости уха, представляют превосходное подтверждение теории и показывают, что восстановление чувствительности наступает в течение немногих секунд и, следовательно, скорость восстановления слухового вещества весьма велика.

Количественная проверка законов адаптапии была выполнена по нашему предложению П. Н. Беликовым [2]), при участии Г. С. Васильева, при чем метод, примененный для этой цели, состоял в следующем.

Звуки, как вызывающие адаптацию, так и измеряющие чувствительность, получались от телефона, питаемого переменным синусоидальным током, даваемым генератором незатухающих колебаний. Цепь колебаний, включающая емкость и самоиндукцию, связывалась индуктивно с второй цепью, настроенной с цепью колебаний в резонанс и включающей переменную емкость. В эту цепь можно было приключать или телефон, служащий для адаптации, или телефон для определения чувствительности E. Телефон для адаптации обладал большою чувствительностью. Телефон, служащий для измерения E, имел малую чувствительность.

Оба телефона для изменения силы их возбуждения имели шунты, при чем шунт телефона, служащего для адаптации, состоял из ящика сопротивлений, а шунт телефона для определения E—из реостата со скользящим контактом. Телефон, служащий для адаптации, плотно прижимался к уху. Телефон,

---

[1]) Работы Urbantschitsch'a по усталости уха точно так же, как по последовательвым слуховым ощущепиям, напечатаны в Pflüger's Archiv за 1881—1905. (Томы 24, 25, 27, 31, 42, 106, 110).

[2]) П. Лазарев, И. Ф. И. М.Н.О. *1*, стр. 5, 1919. И.Р.А.Н. 1055, 1919. P. Lasareff Pflüger's Archiv. *193*. p. 1, 1921.

измеряющий E, находился на расстоянии 5—6 метров от исследуемого уха. Для большего ослабления силы звука, даваемого им, мембрана телефона закрывалась пластинкой с диафрагмой, имеющей отверстие около 1 кв. миллим., и пространство между мембраной и пластинкой заполнялось ватой. Для измерения силы тока в телефонную цепь вводился термоэлемент, соединенный с гальванометром Депре д'Арсонваля. Отклонение этого последнего, измеряющее квадрат силы телефонного тока, позволяло определить силу звука телефона в относительных единицах.

Ухо исследуемого помещалось в особой вырезке, позволявшей голове покойно находиться в определенном положении, и рядом находился реостат со скользящим контактом, служащий шунтом. Наблюдатель передвигал контакт до тех пор, пока звук только что появлялся или исчезал, и помощник наблюдал по шкале ток в гальванометре, откуда находилась сила звука.

Число колебаний звука было во всех опытах 6.92.

В таблицах I, II, III и IV мы даем результаты исследования E в зависимости от изменения времени адаптации к тишине после воздействия сильного звука, вызывающего адаптацию к звуку в течение 3 минут (утомление уха); по теории $\frac{E}{E_0} = 1 - e^{-\beta_3 t}$, как и для света после полной адаптации (E_0, β_3 постоянные).

ТАБЛИЦА I.

(П. П. Беликов).

t	4	5	6	7	9	10	11	16	21	26
$1 - e^{-\beta_3 t}$ $\beta = 0.05$	0.18	0.22	0.26	0.30	0.36	0.39	0.42	0.55	0.64	0.73
$\frac{E}{E_0}$	0.14	0.26	0.23	0.27	0.28	0.44	0.50	0.50	0.64	0.95

ТАБЛИЦА II.

(Г. С. Васильев).

t	3	6	7	12	17	23	26	27	30
$1 - e^{-\beta_3 t}$ ($\beta_3 = 0.03$)	0.09	0.16	0.19	0.30	0.40	0.50	0.52	0.56	0.59
$\frac{E}{E_0}$	0.11	0.14	0.20	0.28	0.42	0.50	0.66	0.50	0.50

ТАБЛИЦА III.

(П. Н. Беликов).

t	23	28	43	49	61
$1 - e^{-\beta_3 t}$ ($\beta_3 = 0.015$)	0.30	0.34	0.47	0.52	0.60
$\frac{E}{E_0}$	0.28	0.39	0.44	0.50	0.62

ТАБЛИЦА IV.

(Г. С. Васильев).

t	5	6	7	10	12	20	23	25
$1 - e^{-\beta_3 t}$ ($\beta_3 = 0,1$)	0.39	0.45	0.50	0.63	0.70	0.86	0.90	0.92
$\frac{E}{E_0}$	0.32	0.50	0.42	0.58	0.53	1.00	0.90	1.00

Как показывают далее опыты Urbantschitsch'a, ухо может обнаруживать после сильных звуков значительные последовательные ощущения, которые, по нашей теории, зависят от образовавшихся при распадении слухового вещества ионов, которые постепенно удаляются из места реакции всасыванием и химическими процессами.

Уменьшение чувствительности в зависимости от действия звуков происходит, как показывает теория, по формуле $E = A + Be^{-\beta t}$, где A, B R постоянные. Мы приведем в таблицах наблюдения, сделанные в этом отношении. при чем $E_н$ есть наблюденная на опыте величина чувствительности, а E_b есть величина, вычисленная по формуле $E_b = A + Be^{-\beta t}$.

ТАБЛИЦА V.

(П. Н. Беликов).

t	0.0	1.0	2.0	3.0	4.0	5.0
$E_н$	0.209	0.133	0.82	0.41	0.043	0.040
$E_в$	0.209	0.119	0.75	0.52	0.041	0.039

ТАБЛИЦА VI.

(Г. С. Васильев).

t	0.0	0.5	1.00	2.0	3.0
$E_н$	1.00	0.16	0.08	0.06	0.05
$E_в$	1.00	0.19	0.07	0.05	0.05

В заключение было проверено соотношение $U.E = Const.$ (U сила звука для адаптации) выполняющееся при сильных звуках при чем во всех наблюдениях время T было равно 3 минутам.

ТАБЛИЦА VII.

(П. Н. Беликов).

U	E	EU.	
50	0.17	8.5	Среднее 8.3
102	0.97	7.2	
204	0.945	9.2	

Постоянство произведения $U.E$ выполняется в пределах возможных погрешностей, так что все следствия теории оказываются оправдавшимися на опыте.

Эти исследования показывают замечательную аналогию между явлениями в глазу при периферическом зрении и в ухе при акте слуха.

Можно, исходя из описанного механизма слуха, дать весьма полную картину возможных изменений в характере кривой чувствительности уха к звукам разной высоты. На рис. 17 мы представим кривой C зависимость числа колебаний воздействующего звука N (ось абсцисс) и количества разложившегося вещества при равной падающей энергии (ось ординат). Мы видим, что имеется соответственно максимум разложения и, следовательно, максимум чувствительности вещества.

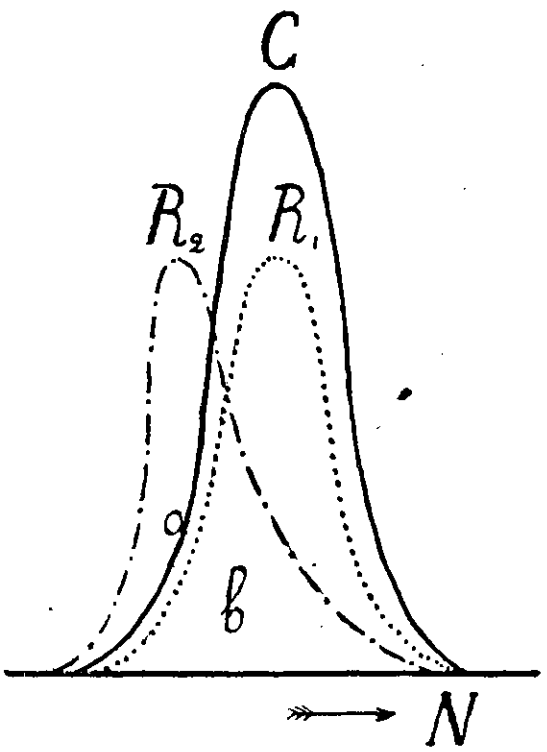


Рис. 17.

Кривая R_1 показывает энергию колебания кортиевых нитей (ордината) в зависимости от числа колебаний воздействующего звука (абсцисса). Изменения в анатомическом строении уха, оставляя совершенно неизменною кривую C, зависящую только от свойств звукочувствительного вещества, могут изменить механические свойства кортиевых нитей и дать вместо кривой R_1 кривую R_2.

Теория показывает, что, чтобы получить чувствительность уха, нужно перемножить ординаты кривой C и кривой R_1 (или

R_2 и C). В случае кривой R_1 мы получим простое возрастание максимума, при кривой R_2 могут получиться два максимума для чувствительности, как это и было наблюдаемо в опытах Wien'a.

Исследования, произведенные нами, заставляют думать, что у большинства людей, хорошо различающих музыкальные интервалы, близкие группы нитей не плотно связаны друг с другом и свободно колеблются, как струны рояля. Есть, однако, люди, у которых приходится, по ряду данных, предполагать нити довольно крепко соединенными. У таких людей, как это понятно, различение высот звука понижено, и мы можем, упражняя ухо в различении тонов и механически разрыхляя связи нитей, дать нитям свободно колебаться, что сейчас же обнаружится повышением способности различать высоту тона.

II. Об ионной теории вкуса, обоняния, осязания и температурного чувства.

В последующем параграфе мы изложим теорию возбуждения в применении к вкусу, обонянию и осязанию, причем в настоящее время мы можем дать точную теорию только вкуса и должны ограничиться лишь самыми общими указаниями по отношению к остальным ощущениям, хотя математическая теория этих явлений позволяет уже в настоящее время получить некоторые количественные законы.

Как известно из гистологических данных, мы должны за орган вкуса признать особые вкусовые клетки, распределенные в papillae circumvallatae у корня языка и в грибовидных сосочках, расположенных у кончика и по бокам языка. Среди этих последних сосочков вкусовыми клетками снабжены не все, и примерно пятая часть их не имеет концевых аппаратов, воспринимающих вкусовые ощущения. Далее чувствительными к вкусу являются боковые и задняя части мягкого нёба, задняя стенка глотки, поверхность надгортанника и гортани.

Во всех этих местах расположены концевые аппараты вкусовых нервов, названные вкусовыми почками или бокалами.

Oehrwall [1]) первый показал, что отдельные грибовидные сосочки могут воспринимать различный вкус. Его наблюдения

---

[1]) Oehrwall. Skandinavisches Archiv f. Physiologie. *2.* S. 1, 1891.

были далее подтверждены Goldscheider'ом, Schmidt'ом[1]) и Kiesow'ом[2]) При этих исследованиях оказалось, что имеются такие грибовидные сосочки, которые реагируют только на сахар, такие, которые раздражаются только хинином, и, наконец, такие, которые к этим двум раздражителям оказываются индифферентными. Возбуждение, вызванное в соответствующих концевых аппаратах электрическим током[3]), дает при раздражении чувствительных к воздействию сахара сосочков ощущение сладкого вкуса; далее раздражаемые хинином сосочки дают при раздражении током ощущение горького вкуса; имеются сосочки, дающие при электрическом раздражении ощущение соленого вкуса; наконец, возбудимые кислотой сосочки дают ощущение кислого вкуса. Эти замечательные опыты заставляют нас признать в отдельных окончаниях вкусовых нервов аппараты, воспринимающие отдельно ощущения сладкого, горького, соленого и кислого вкуса. Подобно волокнам зрительного нерва, доводящим от каждого из цветоощущающих пигментов впечатление до мозга и дающим при различных отношениях величины раздражения трех родов волокон все цветные впечатления, отдельные окончания вкусовых нервов дают четыре различного рода ощущения, и комбинации раздражений отдельных окончаний при разной силе раздражителей должны дать нам все те вкусовые ощущения, которые можно наблюдать.

Что касается до механизма воздействия веществ на вкусовые клетки, то мы должны отнести их к явлениям химического характера, и возможно допустить, что те четыре вида ощущения, которые возникают как отдельные ощущения в особых сосочках, вызываются химической реакцией четырех особых веществ (или же четырьмя группами веществ), находящихся во вкусовых клетках соответствующих грибовидных сосочков; эти вещества мы назовем чувствительными веществами органа вкуса. Вещество первого рода, дающее ощущение сладкого вкуса, изменяется всеми теми веществами, которые дают нам ощущение сладкого вкуса, при чем понятно, что реакция, вызывающая изменение вещества органа вкуса, может возникнуть под влиянием воздействий самых разнообразных по химическому характеру тел. И на самом деле известно, что сладкий вкус

---

[1]) Goldscheider u. Schmidt. Centralblatt f. Physiologie, 4 p. 10, 1890.
[2]) Kiesow. Philosophische Studien 14, p. 591, 1898.
[3]) W. Nagel. Handbuch d. Physiolog., 3 p. 641; Braunschweig, 1905.

дает сахар, сахарин и целый ряд веществ, не имеющих между собою ничего общего с точки зрения химического строения. Вещество второго рода, дающее ощущение соленого вкуса. заложено в клетках, находящихся подобно первому веществу в особых сосочках, и все тела, дающие ощущение соленого вкуса ,изменяют это вещество второго рода. Наконец, вещества третьего и четвертого рода, заложенные в особых клетках, лежащих в отдельных грибовидных сосочках, реагируют на кислоты и горькие вещества [1]).

Здесь особенно следует отметить, что при исследовании кислого вкуса, получаемого благодаря действию сильно разжиженных кислот, можно обнаружить весьма любопытный факт, что при действии самых разнообразных кислот, находяшихся в таких растворах, в которых на определенный объем воды приходится всегда одно и то же количетсво H-ионов, вкус, ими вызываемый, представляется одинаковым не только с качественной, но и с количественной стороны,—со стороны степени кислотности, ощущаемой языком. В этом случае является несомненным, что H-ионы являются тем агентом, который вызывает кислый вкус и который, следовательно, по нашему представлению, дает изменения в соответствующем вкусовом веществе. Только что сказанное о действии кислот относится к хорошо ионизуемым в растворах кислотам. Кислоты, имеющие малую ионизацию, могут и не иметь кислого вкуса, так как число H-ионов может быть недостаточно, чтобы вызвать в резкой степени этот вкус, а с другой стороны, вся молекула кислоты целиком может вызвать реакцию в чувствительных веществах, дающих,

---

[1]) По этому поводу интересно отметить следующие слова Nagel'я Handb. d. Physiolog. 3, p. 628. „О химических и физических свойствах веществ от которых зависит сладкий, горький, кислый и солевый вкус, мы не знаем почти ничего. Höber и Kiesow утверждают слишком смело, если говорят „ясно, что кислоты являются на вкус кислыми, многие соли солеными, алкалоиды по большей части горькими и многие углеводы — сладкими“, так как не все кислоты дают ощущение кислого вкуса и не все кисло реагирующие вещества представляются в химическом отношении кислотами. Весьма поразительны значительные различия в химическом строении веществ, сладких на вкус. На-ряду с многими родами сахара и других органических веществ из различных групп (как глюкозиды, хлороформ и т. д.), сладкими на вкус являются многие неорганические вещества, как свинцовый сахар, многие соединения бериллия“. С развиваемой нами точки зрения, эти явления понятны, так как причиной вкуса является не строение самого вещества, а вызванная им реакция во вкусовой клетке.

напр., ощущение сладкого вкуса. Наконец, возможен случай, когда отрицательный ион кислоты (кислотный остаток, галоид) может сам по себе вызывать резкие вкусовые явления, и тогда вкус, даваемый кислотой, явится комбинированным.

Взгляд на вкусовые явления, как на известный химический процесс, подкрепляется и данными растворимости веществ, вызывающих определенный вкус. По нашей теории только растворимые вещества, благодаря реакции в клетках, могут раздражать вкусовые нервы, и опыт вполне подтверждает это заключение; наконец, интересно отметить, что величина молекулы вещества, от которой при прочих равных условиях зависит ее подвижность и связанная с этим величина скорости реакции ею вызываемой, сильно влияет на способность вещества вызывать вкусовые ощущения. Так, Graham указал, что все вещества, способные производить вкусовые ощущения, принадлежат к кристаллоидам; коллоидальные вещества вкуса не имеют.

Так как вещества, дающие при своем превращении во вкусовых клетках ощущение вкуса и принадлежащие, повидимому, к белковым коллоидным субстанциям, должны быть для каждого рода ощущений различными и в связи с этим должны с различной скоростью изменяться под влиянием внешних воздействий, то становится понятным, почему время, протекающее между моментом прикосновения вкусового вещества и появлением вкуса, различно для различных веществ [1]).

Устойчивость протеиновых веществ в клетках, дающих начало вкусовому ощущению, должна иметь известные температурные границы, переход за которые, изменяя вещества, уменьшает чувствительность аппарата. Опыты, действительно, показывают, что наилучшая температура для определения вкуса лежит между 10^0 и 35^0 Ц.

При длительном воздействии вкусовых веществ на клетки, благодаря уменьшению концентрации веществ, разлагающихся при реакции и действующих раздражающим образом на концевые окончания нервов, должно наступать уменьшение чувствительности органа вкуса,—явление, аналогичное адаптации зрительного аппарата; опыты в действительности подтверждают этот теоретический вывод.

---

[1]) См. Nagel, loc. cit., p. 628.

Чувствительность органа вкуса E для каждого из четырех веществ[1]) определяется формулой, аналогичной формуле для слуха и зрения $E = \frac{\gamma_1 C_0}{\gamma_2 B}(1 - \beta e^{-\gamma_3 t})$, где $\gamma_1, \gamma_2, \gamma_3$, C_0 и B постоянные, β — постоянная зависящая от силы предварительного воздействия t — время, протекшее после предварительного воздействия вкусового вещества (время адаптации).

Для проверки теории мы пользовались четырьмя растворами поваренной соли, концентрация которых выражается через концентрацию нормального раствора N так:

$$0{,}1N;\ 0{,}07N;\ 0{,}05N;\ 0{,}03N.$$

После воздействия на язык в течение короткого времени чистой поваренной соли и после краткого прополаскивания рта водой производилось от времени до времени испытание чувствительности четырьмя вышеупомянутыми растворами в порядке их нисходящей крепости, при чем отмечалось время когда соленый вкус раствора начинал ощущаться.

В таблицах приведены значения $e^{-\gamma_3 t}$ при $\gamma_3 = 0.001$ и величины $\frac{\gamma_1 C_0}{\gamma_2 B} - E\zeta\ \frac{\gamma_1 (C_0 - C'_0)}{\gamma_2 B}$ [C'_0 есть постоянная], которые по теории должны быть равны, причем в таблице II C'_0 должно было быть меньшим (знаменатель должен быть большим), так как предварительное действие соли для достижения адаптации было продолжительнее (около 5 м. в то время, как в первом случае около 2 минут), и это по теории должно изменять C'_0 в указанном направлении.

ТАБЛИЦА I.

Слабое предварительное действие Na Cl (около 2 мин.)

t	16	90	120	255
E	10	14.3	20.0	33.3
$\frac{\frac{\gamma_1 C_0}{\gamma_2 B} - E}{\left\{\frac{\gamma_1 (C_0 - C'_0)}{\gamma_2 B}\right\}} = \frac{103 - E}{94}$	0.99	0.95	0.88	0.74
$e^{-\gamma_3 t}$	0.99	0.91	0.89	0.78

[1]) П. Лазарев. Изв. физ. Инст. МНИ.—*1* стр. 39 1920. P. Lasaref Pflüger's Archiw *194*, 293; 1922.

ТАБЛИЦА II.

Более сильное предварительное действие NaCl (около 5 мин.).

t	120	180	210	360
E	10	14.3	20.0	33.3
$\frac{\frac{\gamma_1 C_0}{\gamma_2 B} - E}{\left\{\frac{\gamma_1 (C_0 - C_0')}{\gamma_2 B}\right\}} - \frac{103 - E}{102}$	0.91	0.87	0.81	0.68
$e^{-\gamma_3 t}$	0.89	0.84	0.81	0.70

Если первоначальная адаптация вкуса очень значительная, то уравнение восстановления чувствительности будет иметь вид $E = E_0 (1 - e^{-\gamma_3 t})$ [1].

Для этого случая моим сотрудником В. В. Ефимовым выполнены тщательные опыты с предварительным воздействием в качестве вещества, производящего адаптацию крепких растворов сахара или сахарина. Последующее восстановление чувствительности, измеряемое по действиям растворов сахара должно, как это понятно, итти по одному уравнению независимо от того, какое из веществ вызывало адаптацию. Как видно из таблицы, это и наблюдается на самом деле.

ТАБЛИЦА III.

вещество для адаптации сахарин.			вещество для адаптации сахар.		
t	$E_{наб.}$	$E_{выч.}$	t	$E_{наб.}$	$E_{выч.}$
1.5	4	2.5	1	2	1.7
7.5	8	8.0	5	6	6.4
16.5	10	10.6	9	8	8.8
4.8	12.5	11.5	13	10.5	10.0
			19	10.0	11.0
			40	12.1	11.5

Весьма близки должны быть по своей физико-химической природе к вкусовым ощущениям ощущения обонятельные, получающиеся в области разветвления nervi olfactorii и зависящие от раздражения особых обонятельных клеток, заложенных

[1]) П. Лазарев. Изв. Физ. Инст. *1*, 206; 1921 P. Lasareff, Pflüger's Archiv loc. cit.

в эпителий, покрывающий полость носа. Различие в действии вещества на орган вкуса и обоняния состоит, главным образом, в том, что в первом случае мы должны раздражающее вещество перевести в раствор, во втором—вещества действуют по преимуществу в газообразном виде на обонятельные клетки [1]). Относительно количеств отдельных аппаратов, из совокупной деятельности которых слагается всякое ощущение запаха, пока сказать ничего нельзя, и мы в этом отношении ограничимся приведенными общими соображениями. Изучение органа обоняния с количественной стороны было предпринято впервые Zwaardemaker'ом [2]), причем с качественной стороны результаты Zwaardemaker'а хорошо сходятся с теорией, предполагающей существование адаптации органа обоняния (его утомление), протекающее по тем же законам. как и адаптиция других органов чувств.

Мы должны далее признать разложение веществ, как причину осязания и температурного чувства, при чем это разложение имеет аналогии в хорошо изученных процессах в мертвой природе. Известно, что влияние давления и нагревания вызывает в фотографической пластинке явления разложения серебра, так что механически повреждая светочувствительный слой пластинки царапаньем или подогревая его, мы получаем после проявления темные пятна, доказывающие предшествующее частичное изменение серебра. Можно непосредственно и на чистых галлоидных производных серебра констатировать изменение, вызванное давлением. Материальные процессы мы должны признать и в веществах, заключенных в концевых аппаратах органов осязания и температурного чувства. Несомненно, что изучение влияния давления на разложение вещества, а также влияния температуры на ход химических процессов в протеиновой среде даст много ценных данных для понимания сложного механизма кожных ощущений.

---

[1])Подобно тому как хлороформ и эфир в парах дают слабое ощущение вкуса, так точно вызывающие обоняние вещества могут быть растворены в индифферентных веществах и при вливании в нос вызывать ощущение запаха.

[2]) См. H. Zwaardemaker. Die Physiologie des Geruchs. p. 203—207 Leipzig: 1895.

III. Общие заключения о деятельности органов чувств.

С теоретической точки зрения явления возбуждения во всех органах чувств, как это вытекает из вышеприведенной теории, представляются совокупностью трех процессов. Один из процессов, происходящий под влиянием раздражителей, вызывает разложение особых веществ (зрительного пурпура, гипотетических слуховых и т. д. веществ), вызывающих, в свою очередь, благодаря ионам, получающимся при реакции, раздражение концевых окончаний чувствительных нервов. На-ряду с первым процессом разложения имеется всегда второй, уводящий продукты реакции из места их образования и служащий для приведения системы в невозбужденное состояние. Эти процессы протекают достаточно быстро, и после прекращения действия возбудителей органы чувств через весьма короткое время приходят в невозбужденное состояние, которое, однако, не идентично с первоначальным состоянием. Вследствие уменьшения концентрации чувствительного к внешним раздражениям вещества получается уменьшение чувствительности к раздражениям. Последняя лишь постепенно возвращается к норме благодаря новообразованию чувствительного вещества в клетках. Этот третий процесс регенерации чувствительного вещества, зависящий от величины раздражения, можно назвать адаптацией к покою.

В то время как первый процесс в акте раздражения органов чувств является химическим, второй и третий—представляют весьма сложную комбинацию физических и химических явлений (диффузии, реакций разрушающих продукты распадения чувствительных веществ, и т. д.).

Здесь небезъинтересно отметить, что противоположные процессы при раздражениях—антагонизм при явлениях раздражения — принимал как гипотезу в своей теории зрения Hering и замечательные работы Waller'a [1]) дали богатый материал из растительной и животной физиологии для подтверждения существования противоположно текущих процессов. Не дав, однако, математического развития своим идеям, Hering не мог проверить, насколько хорошо можно представить совокупность действий раздражителей на органы чувств при помощи этих воз-

[1]) A. D. Waller. The signe of life from their electrical aspect, p. 29—33. London: 1903.

зрений, и его взгляды не сыграли той роли, которую они могли бы сыграть при более благоприятных условиях [1]).

В заключение мы приведем данные, касающиеся абсолютной чувствительности уха и глаза и представляющие большой практический интерес.

Как показал в своей работе по абсолютной чувствительности уха M. Wien, мы слышим в оптимуме чувствительности (около 2000 колебаний) звуки, доводящие энергию в 3.10^{-12} эрга. При числе колебаний в 50—энергия достигает величины 3.10^{-4} эрга.

По подсчетам Wien'a, глаз при рассматривании слабых звезд получает за секунду энергию в 4.10^{-8} эрга. По всей вероятности, эта величина, относящаяся к центральному зрению, слишком преувеличена и возможно ощущать при благоприятных условиях значительно меньшие количества доведенной энергии. Систематические работы, сделанные в лаборатории Kriès'a Eister'ом, показали, что при полной адаптации к темноте, при наиболее благоприятных размерах освещенной поверхности и при наиболее выгодном времени освещения глаз раздражается лучистой энергией, величина которой колеблется от $1,3\ 10^{-10}$ до $2,6.\ 10^{-10}$ эрга. При длительном освещении светом требуется бо́льшая энергия [2]).

Boswell произвел совершенно аналогичные наблюдения при центральном зрении, при чем он работал со светом длины волны в $589\mu\mu$. Наблюдения свои Boswell произвел при тех условиях, когда чувствительность *fovea centralis* достигает максимального значения, и нашел, что для минимального ощущения для глаза энергия должна быть доведена до $3,16.\ 10^{-10}$ эрга. Эта величина энергии получается при кратковременном освещении глаза, при длительном же освещении глаза требуется

---

[1]) Между прочим, здесь можно отметить, что опыты König'a, констатировавшие послойное расположение пигментов, ощущающих различные лучи спектра, говорят в частности против теории зрения Hering'a, в которой принимается, что дополнительные красные и зеленые лучи, а также лучи желтые и синие вызывают разложение и восстановление одних и тех же пигментов, и, следовательно, ощущение дополнительных цветов должно быть локализовано в одном слое сетчатки.

[2]) Относящуюся сюда литературу можно найти у П. Лазарева, Исслед. по ионной теории, стр. 153—154.

для раздражения энергия, которая превосходит приведенное число раз в 10—20 [1]).

Сопоставляя вышеприведенные данные, мы приходим к весьма интересному результату, что минимальная ощущаемая энергия в оптимуме слышимости для слуха одного порядка с количеством лучистой энергии, необходимой для минимального раздражения глаза. Это обстоятельство станет особенно замечательным, если вспомнить, что в светочувствительном слое глаза лучистая энергия поглощается весьма слабо и, следовательно, из подведенной энергии используется только часть, так что близость величин энергии, необходимых для раздражения уха и глаза, выступает еще сильнее [2]).

---

[1]) Любопытные расчеты, сделанные на основании данных Kriès'a, приводит в одной из своих работ H. Lorentz (Phys. Zs. 11, p. 352; 1910), где он показывает, что при минимальной ощущаемой яркости сетчатки в области зеленых лучей глаз получает от 30 до 60 квантов энергии при кратковременных освещениях, так что раздражение происходит при падении весьма небольшого числа квантов на ограниченную область для глаза. Длительные освещения требуют около 140 квантов в секунду.

[2]) Мы дадим подсчеты всех данных для порога зрительных раздражений, пользуясь таблицей, составленной и доложенной на физич. коллоквиуме Научн. Инст. С. И. Вавиловым.

1. Грубые подсчеты на основании астрофотометрических данных.

M. Wien. (Pflüger's Archiv 97, p., 30, 1903.)	$4.10^{-8}\ \frac{erg}{sec}$
P. Drude. (Lehrbuch d. Optik)	61.10^{-9}
H. Ives. (Astr. Journ. 44, p. 124, 1916).	38.10^{-9}

2. Подсчеты на основании астрофотометрических данных и опыты с искусственными звездами.

H. N. Russel. (Ast. Jour. v 45, 60, 1917).	$7{,}7.10^{-10}$
P. Reeves. (Ast. Journ. p., 167, 1917).	$19{,}5.10^{-10}$
H. Buisson. (Ast. Journ. 46, 1917, 296).	$12{,}5.10^{-10}$

3. Опыты с кратковр. освещ. и большими поверхностями.

J. v. Kries. (Ztschr. f. Sinnesphysiologie 41 p. 373, 1906).	$1{,}3.10^{-10}$—$2{,}6.10^{-10}$
E. P. Boswell (Id. 42 p. 299, 1906).	$0{,}316.10^{-10}$—$6{,}3.10^{-10}$

ГЛАВА ШЕСТАЯ.

О распространении возбуждения и об отношении учения о невронах к ионной теории возбуждения.

I. О распространении возбуждения.

Большинство выводов, полученных в предшествующих главах, относятся к порогу раздражения, когда концентрация ионов достигает такой величины, что местных изменений в белках, дающих начало возбуждению, еще не получается, и когда дальнейший минимальный прирост раздражения создает минимальный рубежный эффект в раздражаемом органе. Поэтому, например, все электрические раздражения мышц и нервов должны быть такой силы, чтобы возбуждения не получалось, и минимальное раздражение определяет предел рубежной силы тока. Если ограничиваться только порогом раздражения, то нельзя, следовательно, говорить о возбуждении и о его передаче вдоль органа. Но мы уже показали в учении о зрении, слухе и т. д., что можно установить некоторые закономерности и по отношению к раздражениям, лежащим выше порога и дающим волну раздражения. В предшествующих главах нас не интересовал характер изменений, наблюдаемых при переносе возбуждения, так как мы исходили из весьма вероятного допущения, что при одинаковости эффектов в периферических аппаратах органов чувств, явления в центрах должны быть идентичны, независимо от того, как переносится процесс возбуждения; в настоящем отделе мы дадим общий очерк теории явлений распространения возбуждения.

Одним из самых простых случаев является процесс переноса возбуждения вдоль голой бесструктурной протоплазмы [1]).

Представим себе, что мы имеем длинный цилиндрический отросток, в котором в определенном месте тем или иным способом изменяется концентрация ионов. Подведение ионов на границе двух несмешивающихся жидкостей—протоплазмы и воды, как мы видели выше [2]), дает изменение поверхностного натяжения, и это изменение создает вздутие протоплазмы, характеризующее собой возбуждение.

Взгляд на местное ра дражение, развиваемый здесь, весьма близок к тому воззрению на причины мышечного сокращения, которое было высказано Bernstein'ом [3]). Хотя изменения в поверхностном натяжении от изменений концентрации веществ в растворе невелики, все же они достаточны, чтобы объяснить огромные силы, получающиеся даже при мышечном сокращении.

Если предполагать, что при тех изменениях в белках, которые вызываются при раздражении, не происходит выделения ионов, способных действовать раздражающе, и предполагать далее, что изменение состояния белкового раствора, вызванное возбуждением, не влияет на скорость диффузии ионов, то мы должны представить себе, что изменение концентрации ионов, возникшее в одной точке протоплазмы, переносится вдоль органа диффузией и передает таким образом от точки к точке возбуждение и связанное с ним изменение состояния белкового раствора. Ионы возбуждающие имеют, по нашему предположению, бо́льшую подвижность, чем ионы, угнетающие возбуждение, и их диффузия совершается быстрее; поэтому в возбужденном участке, откуда возбуждающие ионы удалились в бо́льшем относительно количестве, чем ионы угнетающие возбуждение, создается покой, и возбуждение может переноситься вдоль органа со скоростью, близкой к скорости диффузии.

---

[1]) П. Лазарев. Журнал Русск. Физ.-Хим. Общ. Физич. отд., *43*. Стр. 157; 1911.

[2]) См. работы Сребницкого, Молодого и Павлова, а также Кандидова; цитированные выше.

[3]) J. Bernstein. Pflüger's Archiv *85* p. 2701,— 1901 также J. Bernstein. Die Kräfte der Bewegung in der lebenden Substanz. Braunschweig, 1902. см. P. Lasareff, Pflüger's Archiv *135* p. 201; 1910.

Поэтому мы должны ожидать, что распространение самых медленных процессов возбуждения должно быть порядка скорости диффузии. Опыты Verworn'a [1]) являются превосходным подтверждением выводов теории.

Вызывая местное раздражение протоплазматических отростков, можно показать, что скорость распространения возбуждения в протоплазме лежит между 0,02 и 0,500 $\frac{\text{милим.}}{\text{сек.}}$ [2]) Если допустить, что раздражающей солью явится $NaCl$ и предположить, что раздражение производится периодически с периодом T от одной до 100 секунд, то мы получим скорости диффузии от 0,12 и до 0,012 $\frac{\text{милим.}}{\text{сек.}}$, то-есть мы получаем теоретически данные того же порядка, как и экспериментальные величины.

При диффузии концентрация переносимой соли делается по мере удаления от начального места все меньше и меньше, а так как, по нашему представлению, ионы соли являются причиной возбуждения, то мы должны ожидать, что возбуждение, распространяясь вдоль протоплазмы, будет ослабевать.

На такое ослабление («декремент») указывает Verworn, который описывает его так: „При медленно проводящих возбуждение объектах можно скорость распространения возбуждения наблюдать глазом. Например, можно у Difflugia распространение возбуждения хорошо наблюдать на пальцеобразных псевдоподиях по тому обстоятельству, что образуются перемещающиеся от места возбуждения по поверхности псевдоподий выбухания, напоминающие капли. Если слабо раздражать псевдоподию прикосновением иголки на ее конце, то возбуждение распространяется только на небольшую длину, при чем поверхность псевдоподии делается слегка волнистой. При более сильном раздражении возбуждение является более сильным и передается значительно дальше. Однако при всех случаях величина эффекта,

---

[1]) M. Verworn. Allgemeine Physiologie p. 424—429 Jena; 1909.

[2]) Данные, выведенные выше, относятся только к голой протоплазме, и поэтому мы не можем признать вполне правильным утверждение Przibram, который в своей превосходной монографии, посвященной экспериментальвой зоологии, пишет о моей работе следующее: „Нервные процессы по их скорости распространения представляют собою диффузионные токи (Лазарев 1910)“ См. H. Przibram. Experimentalzoologie 4. p. 126. Leipzig und Wien; 1913.

полученного от раздражения, уменьшается по мере удаления от места раздражения, пока не уничтожится совершенно".

Мы рассмотрели простейший механизм диффузионной передачи возбуждения и нашли путем сравнения с опытными данными, что этот наиболее медленный процесс проведения должен наблюдаться в голых протоплазмах. От этой весьма малой скорости и до скорости возбуждения в нерве существует целый ряд переходов и имеются у некоторых простейших животных скорости распространения возбуждения, которые в десятки только раз превосходят скорость диффузии. Интересно исследовать силы, обусловливающие это ускорение, и, хотя точных данных пока не имеется, мы можем из опыта почерпнуть некоторые указания относительно причины ускорения. Luther [1]) указал, что возможность химического процесса в диффундирующей среде может значительно ускорить процесс переноса возбуждения в живой ткани.

Сребницкий [2]) детально изучил случай химического процесса, осложняющего диффузию, и обнаружил, что при наличности химической реакции в пограничном слое двух смешивающихся веществ, скорость распространения определенной концентрации диффундирующего вещества может значительно превзойти скорость диффузии: температура может весьма значительно ускорять перенос концентрации в этом случае. Наконец, ширина пространства, в котором протекает диффузионный процесс, сопровождающий химическую реакцию, оказывает весьма значительное влияние на скорость распространения реакции вдоль трубки, при чем уменьшение диаметра трубки ускоряет скорость переноса, так что два фактора: увеличение температуры и уменьшение диаметра трубки влияют в одном направлении.

Если мы допустим, что обычный диффузионный процесс, переносящий возбуждающие ионы (K и Na—ионы) и создающий возбуждение в голых бесструктурных протоплазмах, может осложняться различными реакциями, текущими под влиянием

---

[1]) R. Luther. Zs. f. Elektrochemie *12* p. 596; 1906.

В лаборатории Luther'a Meinecke выполнил опыты, при которых первая среда переслаивалась второй, смешивающейся с первой и вызывающей в ней реакцию. Если реакция приводит в конце концов к веществам, которые сами ускоряют реакцию в первой среде, то получается быстрое перемещение границы среды, сопровождающееся разложением веществ.

[2]) В. Сребницкий Журн. Русск. Физ.-Химич. Общ. Физич. Отд. *43*, стр. 9148; 1911. См. также А. Минц. И. Ф. И. МНИ стр. 79; 1920.

ионов в белковой среде, то мы поймем, почему у простейших возможно изменение скорости распространения возбуждения от самых медленных, соответствующих чистой диффузии, и до значительных сравнительно скоростей, превосходящих во много раз скорость диффузии.

Однако эти все обстоятельства не в состояни объяснить тех колоссальных скоростей распространения, которые имеются у млекопитающих, хотя увеличение температуры среды и уменьшение диаметра могло бы внести значительные ускорения в процесс.

Мы прежде всего должны решить, представляет ли возбуждение в нерве процесс физический или химический.

Неутомление нерва как будто говорит за то, что химических изменений в нерве быть не должно; с другой стороны значительный температурный коэффициент процесса, обнаруживающий изменение скорости в 1,8 раз при повышении температуры на 10° Ц, говорит как будто против физической природы распространения нервного возбуждения.

Здесь нужно отметить, что чисто физические теории процесса переноса нервного возбуждения [теории переноса поляризации Hermann'a [1]), и теории упругих волн Sutherland'a [2])] не выдерживают строгой критики, вводя допущения, противные свойствам нервного волокна (большая самоиндукция в теории Hermann'a и значительная упругость стенок у Sutherland'a). Поэтому приходится эти теории отвергнуть и остановиться только на химической теории распространения возбуждения, впервые описанной в общих чертах Pflüger'ом, который по этому поводу пишет так: [2]) „Объяснение нервного процесса приводит к двум возможностям. Или мы имеем дело с перемещением неизвестного агента или жидкости, которая как бы исходит из возбужденного места, чтобы направиться в мускул. Таковы животные духи древних, которые мы теперь везде оставили. Или же через вещество нервов пробегает какое-то изменение, волна в широком смысле слова. Среди волновых движений, происходящих в природе, можно различать два рода. При одном роде движение процесса происходит так, что в данное время, после того, как первый атом приведен в движение, сумма

---

[1]) L. Hermann. Pfluger's Archiv *75*. p. 574, 1890.

[2]) W. Sutherland. American Journal of Physiology *14*. p. 112, 1905.

[3]) R. Pflüger. Untersuchungen über die Physiologie des Electrotonus, p. 472, Berlin, 1859.

живых сил, существующих в системе, остается неизменной, потому что атом просто передает свое движение другому. К этой категории относятся распространение света, звука, лучистой теплоты и теплоты, передающейся через теплопроводность, распространение механического толчка и тому подобное. Второй класс волновых движений характеризуется тем, что первая комбинация молекул ставит вторую комбинацию в такое положение, благодаря которому возможно освобождение существующих во второй комбинации молекул скрытых сил. В этом случае живая сила, которая существует в системе, некоторое время спустя после первого воздействия обычно не равна начальной живой силе, но может превосходить ее в любое число раз. Таким образом движение, распространяющееся из одной точки, освобождает силы во всех точках пространства, через которые проходит движение. Из двух возможных форм движения, я считаю вторую несомненно преставляющей схему для молекулярной гипотезы строения нерва".

Примыкающие к Пфлюгеровским взгляды на сущность возбуждения высказал далее Bernstein, который и развил более подробно теорию процессов, происходящих при воздействии электрического тока на ткань [1]).

Мы можем поставить вопрос, нельзя-ли представить себе такого химического процесса, который обладал бы свойствами процесса, возникающего в нервах и давал определенную скорость при возбуждении. Можно, не делая никаких специальных предположений о природе процесса, задаться вопросом, каким условиям должен удовлетворять химический процесс в нерве, чтобы распространение совершалось в виде волны с постоянною скоростью, как это указывают все опыты, проделанные с живыми нервами. Нам [2]) удалось показать, что уравнение реакции для образующихся веществ должно в этих условиях быть

$$\frac{dC_1'}{dt} = \alpha C_1' \text{ или } C_1' = C_0 e^{\alpha t}$$

то-есть количество продуктов должно возрастать, и это увеличение должно остановиться тогда, когда все вещества, превращающиеся в продукты, дающие раздражения, исчерпаны.

Таким образом, раз только мы дошли до порога раздражения и реакция в нерве началась, она будет продолжаться до пол-

[1]) J. Bernstein. Pflüger's Archiv *8*. p. 40; 1874.

[2]) П. Лазарев. Извест. Физ. Инст. *1* стр. 190; 1921.

ного превращения всех чувствительных веществ в нерве в продукты распада. Таким образом, мы не можем получить при раздражении разной силы различия в ответе нерва; нерв или отвечает полностью или не отвечает совершенно (закон: все или ничего). Мы получаем, таким образом, такой результат, что «закон: все или ничего» непосредственно связан с процессом распространения возбуждения в виде химической волны.

Весьма любопытно отметить, что скорость распространения процесса получается пропорциональной $\sqrt{ka}$, где [1]) k коэффициент диффузии вещества, а a коэффициент скорости реакции.

Так как температурный коэффициент k близок к единице, то температурный коэффициент скорости распространения возбуждения близок к $\sqrt{a}$ или, так как a для большинства реакций близко к 3, то температурный коэффициент скорости распространения возбуждения приблизительно равен $\sqrt{3}$, т. е. около 1,8.

Мы имеем хорошее согласие теории и опыта. Специализируя наши представления о характере процесса, можно получить и абсолютную величину скорости распространения возбуждения, которая была получена нами колеблющейся между 10 и 100 метр. в сек.

С развитой точки зрения становится понятной полная нечувствительность нервного волокна после прохождения через него возбуждения, так как все чувствительные вещества разложены и новых еще не образовано.

Явление восстановления веществ по нашей теории может происходить только следующим образом: в нерве возникает двоякого рода реакция восстановления: во-первых, из продуктов распада вновь комбинируется нервное вещество, и, во-вторых в осевом цилиндре или в протоплазме идет реакция, восполняющая недостаток вещества в нерве, при чем скорость этой второй реакции тем больше, чем больше недостаток вещества.

Из этих данных вычисляется концентрация чувствительных веществ в нерве в виде

$$C = \frac{a_3 C_0}{a_3 + \lambda_2} + \frac{C_0' \lambda_1}{a_3 + \lambda_2 - \lambda_1} e^{-\lambda_1 t} + \left\{ \frac{\lambda_1 C_0'}{a_3 + a_2 - \lambda_1} + \frac{a_3 C_0}{a_3 + \lambda_2} \right\} e^{-(a_3 + \lambda_2)' t}$$

где a_3, a_2, λ_1, λ_2, C_0, C_0' постоянные.

---

[1]) П. Лазарев. Извест. Физ. Инст. 2, стр. 137; 1922.

Принимая, что чувствительное вещество начинает реагировать при определенной концентрации, что реакция идет пропорционально концентрации подведенных ионов и, следовательно пропорциональна силе раздражающего тока i, мы можем вычислить чувствительность $E=\frac{1}{i}$, которая может быть принята после полного восстановления вещества в нерве равной 1.

Мы можем тогда для каждого времени t найти чувствительность и сравнить ее с наблюденной на опыте чувствительно-

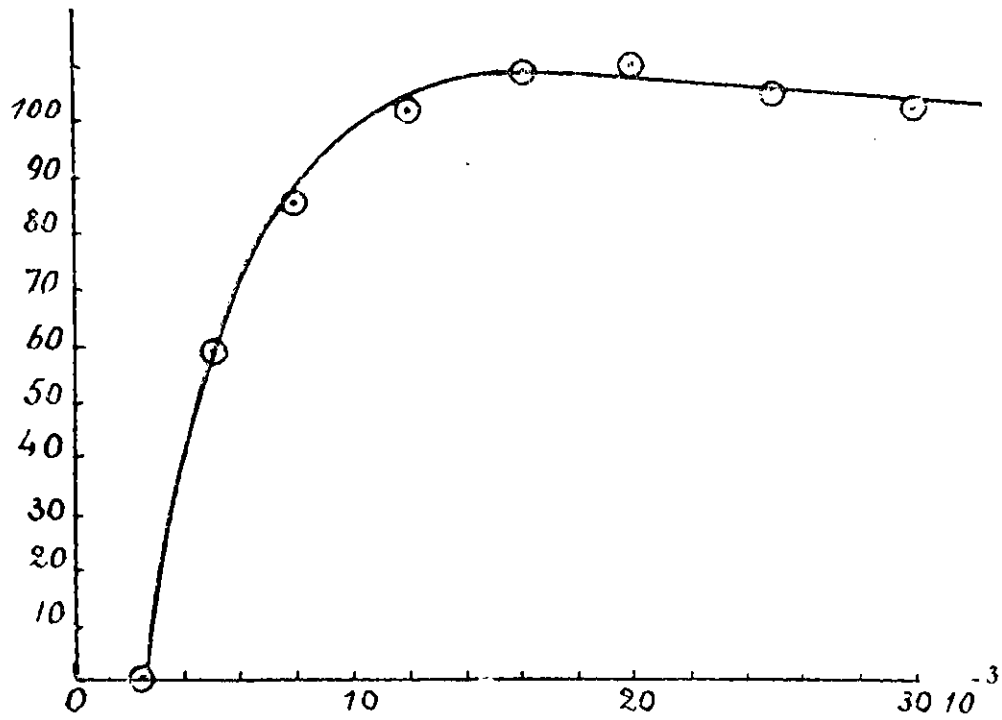


Рис. 17.

стью Adrien'ом и Lucas'ом. Следующая таблица и Рис. 17 дают сравнение опыта и теории

Время с начала восстановления.	Чувствительность наблюденная.	Чувствительность, вычисленная по теории.
0.002	0.00	0.00
0.005	0.58	0.58
0.008	0.84	0.87
0.012	1.00	1.03
0.016	1.08	1.07
0.025	1.04	1.05
0.030	1.01	1.03

Особенно интересно отметить здесь, что чувствительность, которая по теории, после весьма длительного пребывания в покое, должна быть равна 1,00, после восстановления чувствительных веществ в течение только 0,016 сек. превосходит эту

величину, давая значение 1,08, и следовательно, чувствительность не вполне восстановившегося после работы нерва может быть большей, чем чувствительность нерва, вполне отдохнувшего. Как мы видим, этот парадоксальный факт, открытый Lucas'ом и Adrien'ом, вполне предсказывается теорией [1]).

Что касается до природы реакций в нерве, то нужно предполагать, что мы имеем дело с особым неустойчивым состоянием белкового вещества, изменяющего свое аггрегатное состояние от прибавления ионов и выделяющего при этом новые ионы, создавая таким образом волну возбуждения, подобно тому, как при пересыщенных растворах в трубке внесение кристаллика соответствующей соли в одну часть трубки заставляет процесс кристаллизации распространяться вдоль трубки.

Мы рассмотрели до сих пор процессы в нервных стволах, и нам остается ближе рассмотреть процессы в нервных клетках.

Прежде всего здесь нужно отметить, что характер деятельности клеток резко различается от деятельности стволов. Работы Loven'a, Kries'a Horsleg, Schäfer, Burdon-Sanderson, Miss Buchanan, Borutau, von Waeyer, Piper, Garten, Введенского и наши показали, что нервы получают при раздражении, приложенном к центрам, ритмическое раздражение. Baglioni и позднее Henkel обнаружили, что ритмический характер принадлежит центрам и Verworn [2]), в лаборатории которого было произведено много исследований этого рода, приходит к заключению, что импульсы разрядов ганглиозных клеток имеют ритмически-интермиттирующий характер и ряд ударов в одном импульсе тем больше, чем в большем количестве находится в клетках вещество, способное к разрядам.

Частота разрядов изученных Verworn'ом центров колеблется от 8 до 12 в секунду. Нами были показаны ритмические изменения аккомодации, зависящие от гораздо более медленно протекающих процессов (период несколько секунд) [3]).

Так как по нашему представлению всякое возбуждение обусловливается изменением концентраций ионов, то естественно

---

[1]) См. Keith. Lucas. The coducticon of the nervous impulse. p. 35, London; 1917.

[2]) См. П. Лазарев. Изв. Физич. Инст. *1*, 121; 1920. M. Verworn. ZS. f. Allgem. Physiol. *14*. p. 282; 1912.

[3]) См. П. Лазарев. Изв. Физич. Инст. 51; 1920.

допустить, что в центрах при возбуждении возникают периодические изменения в концентрации ионов и эти изменения должны обусловливаться периодическими химическими реакциями, аналогичными периодическому катализу Ostwald'a.

Как пример такого катализа может служить действие перекиси водорода H_2O_2 на ртуть Hg, при чем выделяется кислород. Реакция эта идет при определенных вполне условиях, и были сделаны попытки даже написать уравнение кинетики аналогичных реакций, хотя этот вопрос может считаться до сего времени не разрешенным.

Аналогичные реакции дают периодическую электродвижущую силу, так что, подбирая подходящие условия, можно построить элемент, дающий периодический ток, зажигающий периодически маленькую лампочку или заставляющий периодически звонить звонок. Любопытно отметить, что если подобраны такие условия, что реакция катализа $H_2O_2 - Hg$ протекает вначале без пульсаций, можно подбором определенной амплитуды силы переменного тока, пускаемого в систему, вызвать пульсацию; всякий другой переменный ток, для которого $\frac{a}{\sqrt{N}}$ (a есть амплитуда и N—число периодов в секунду) имеет то же значение как и для первоначального тока, будет точно также вызывать начало пульсаций; таким образом закон, открытый для раздражений нервов и мышц Nernst'ом, прилагается и к пульсирующему катализу.

Как отмечает Kremann, сходство химической пульсации и физиологической дополняется еще [1]):

1) огромным влиянием катализаторов, которые влияют на форму пульсовых кривых;

2) фактом, что на-ряду с пульсацией химической реакции наблюдается пульсация с тем же периодом электродвижущей силы;

3) совершенно одинаковым влиянием температуры, ускоряющей при повышении ее как химические, так и физиологические пульсации.

Все сказанное заставляет признать, что в клетках центров должны быть заложены вещества, дающие периодическую пульсацию как химической реакции, так и электродвижущей силы.

---

[1]) R. Kremann. Die periodische Erscheinungen in der Chemie. p. 128, Stuttgart, 1913.

Так как периодическая электродвижущая сила, возникающая в определенном месте пространства, должна непременно создавать в окружающей воздушной среде переменное электромагнитное поле, распространяющееся со скоростью света, то мы должны, следовательно, ожидать, что всякий наш двигательный или чувствующий акт, рождающийся в мозгу, должен передаваться и в окружающую среду в виде электромагнитной волны.

Мы может даже определить примерную длину этой волны λ: она равна скорости света (300.000 килом. в сек.), деленной на число колебаний N в секунду. Если это число считать 12, то $\lambda = 25.000$ километр.

Уже с самого начала можно утверждать, что эти волны не могут иметь большой интенсивности, во-первых, вследствие незначительности колебаний электродвижущей силы, а во-вторых, вследствие того, что центры заложены в полупроводящую ткань, которая может поглотить значительную часть энергии этих волн.

Как бы то ни было, изложенные выше воззрения, позволяют до некоторой степени понять механизм внушения, который должен состоять в том, что приходящая от деятельного центра одного человека электромагнитная волна вызывает в центрах другого импульс, являющийся началом периодической реакции в центрах и создающий возбуждение. Волна является, таким образом, толчком для начала пульсаций, и мы имем здесь дело с хорошо понятным физико-химическим процессом.

Здесь не безынтересно отметить, что реакции, описанные выше, начинающиеся при воздействии периодического тока, могут естественно начинаться и при приложении периодической электродвижущей силы, создаваемой электромагнитными волнами, если только эти последние будут иметь огромную интенсивность. Таким образом, действие одной реакции, принципиально говоря, может передаваться через пространство. А так как можно представить, что чувствительность реакций к воздействиям периодического тока может быть весьма различна, то нет ничего удивительного, если найдутся комбинации тел, которые начнут реагировать при слабых волнах, испускаемых другими периодическими реакциями.

В заключение интересно отметить, что появлением подобных волн можно объяснить факт, неоднократно наблюдавшийся в мышечной физиологии. Если имеются два мышечных препа-

рата на некотором расстоянии один от другого, то сокращение одной мышцы, вызываемое механическим или химическим раздражением, может заставить и другую мышцу сократиться. Это явление может быть объяснено так, что при сокращении одной мышцы возникает электромагнитная волна, которая распространяется в пространстве и заставляет сокращаться и вторую мышцу, где волна вызывает реакцию.

Изучение этих нервных реакций позволит пролить свет на локализацию центров в мозгу, путем изучения периодических электродвижущих сил на поверхности черепа и уяснить многие периодические явления в организме: биение сердца, сон и т.-д.

II. Отношение учения о невронах к ионной теории возбуждения.

По современным воззрениям вся нервная система состоит из отдельных частей—невронов, представляющих собою нервную клетку с ее отростками, при чем невроны находятся в соприкосновении друг с другом своими отростками, не сливаясь в одно целое. Жизнь каждого неврона идет самостоятельно, и поранение нервного ствола может вызвать отмирание группы невронов, задетых повреждением, при чем все вышележащие части нервной системы, расположенные ближе к центрам, не изменяются после повреждения. Далее, известен ряд патологических явлений, где учение о невронах дает чрезвычайно наглядную и удобную схему для объяснения механизма процесса и казалось бы, что мы могли вполне удовлетвориться подобным взглядом, как вполне соответствующим современному состоянию учения о нервной системе.

В литературе имеются, однако, указания, принадлежащие Apati и Bethe, которые противоречат невронной теории. Наблюдая под микроскопом места перехода одних невронов в другие, мы никогда не можем видеть окончания одного неврона и его соприкосновение—контакт—с другими. Под микроскопом всегда кажется, что невроны непрерывно переходят один в другой и что в нервной системе нигде нет ни начала ни конца, так что вся она представляется запутанным клубком нитей, переходящих друг в друга. Естественно было желание примирить эти два, на первый взгляд, непримиримые воззрения о строе-

нии нервной системы, и ионная теория возбуждения позволяет это сделать в высшей степени просто.

Допустим, что нервная система состоит из отдельных неврон, соединенных только при помощи контакта, и спросим себя, как может передаваться возбуждение вдоль нервной системы. Из изложенного выше ясно, что изменения концентрации, вызванные тем или другим способом у одного конца неврона, передаются до его другого конца и, как показывает наблюдение, при этой передаче не наблюдается изменения величины возбуждения, а следовательно, и перенесение вдоль органа волны концентрации ионов происходит без ослабления. Доходя до конца неврона, изменение концентрации ионов вызывает в межневронном пространстве диффузию ионов, благодаря которой раздражение от одного неврона передается на соседний, вызывая в этом последнем соответствующие изменения концентрации. Если первый неврон раздражается на своем конце периодически, то изменения концентрации у его конца следуют за периодом раздражителя. Когда этот период не переходит известного предела, то он сохраняется при распространении вдоль всего неврона, и у другого его конца мы имеем периодическое изменение концентрации ионов, происходящее с одинаковой амплитудой и тем же периодом, как и в месте раздражения. Передаваясь диффузией на соседний неврон, колебания концентрации уменьшаются в различной степени, смотря по периоду, с которым происходит раздражение, и, следовательно, второй неврон получает тем более слабое возбуждение, чем период раздражения короче. Если от места раздражения до конечной точки, где мы изучаем процесс возбуждения, заложен ряд невронов, то в каждом межневронном пространстве происходит ослабление в зависимости от периода, и мы должны получить, раздражая мышцу, например, электрически через центральную нервную систему или же непосредственно приставляя к ней электроды, разные законы раздражения. Этого обстоятельства не удается констатировать, и, как показали опыты Zeyneck'a, законы непосредственного раздражения и законы раздражения через посредство ряда невронов в пределах ошибок наблюдений одни и те же. Это показывает, что если невронная теория верна, то мы должны допустить расстояние между невронами весьма малым и, предполагая, что ослабления колебаний концентрации при передаче от одного неврона на другой не должны превосходить одного процента

при ста периодах в одну секунду, мы получим величину расстояния между невронами около 20 $\mu\mu$, допуская, что раздражающей солью является $NaCl$. Таким образом мы получаем величину, не разрешимую микроскопом, и прослойка между невронами может существовать, но она не открываема микроскопически.

ГЛАВА СЕДЬМАЯ.

Ионная теория мышечного сокращения.

Вопрос о природе мышечного сокращения находится в тесной связи с вопросом о силах, вызывающих движение организованной материи вообще. По представлениям Berthold'a [1]), эти силы являются силами поверхностного натяжения и, исходя из таких воззрений, он объяснил явления движения протоплазмы внутри клеток.

Силы поверхностного натяжения были привлечены далее Quincke [2]), а затем Buthchli к объяснению явлений амебоидного движения и Verworn'ом [3]) к объяснению хемотаксиса. Наконец, в весьма важной работе Berntstein [4]) показывает качественно, что и сокращения мышцы могут быть сведены к тем же силам. Эти соображения нам удалось развить далее и дать, как мы видели выше, теорию распространения возбуждения в амебоидных отростках, основываясь на явлениях поверхностного натяжения.

Теория Bernstein'a, указав роль изменений поверхностного натяжения при сокращениях мышцы, не позволила установить каких-либо количественных соотношений между раздражителем и эффектом. Между тем правильно поставленная теория должна была бы дать связь не только между этими величинами, но и позволить дать уравнение кривых сокращений мышцы при разных условиях работы. Однако в этом отношении попытки, сделанные физиологами, до сих пор не только не дали удовлетворительных результатов, но и заставили Frey'я

---

[1]) Berthold. Studien über Protoplasmamechanik. Leipzig 1886.

[2]) G. Quincke. Annalen d. Physik *35*. p. 580; 1888.

[3]) M. Verworn. Allgemeine Physiologie; 1909.

[4]) J. Bernstein. Die Kräfte der Bewegung in der lebenden Substanz; 1902.

высказаться так: „Попытки отождествить кривые (сокращения) с коническими сечениями или вывести их уравнение из определенных предположений относительно природы мышечной деятельности, при неточности и неполноте предположений, мало обещают успеха“.

Развитая нами ионная теория возбуждения позволяет, однако, и здесь задачу о возбуждении вывести из достаточно общих предположений, несомненность которых является установленной рядом опытов.

Изложение общей количественной теории сокращения мышцы, основывающейся на представлениях об изменении поверхностного натяжения в веществах мышцы, и составляет предмет настоящей главы [1]).

Всякое раздражение, приложенное непосредственно к мышце или доставленное ей через посредство центральной нервной системы, вызывает в мышечной ткани ряд химических процессов, приводящих мышцу из покойного состояния в состояние деятельное. Мы довольно мало знаем о деталях этого процесса, однако несомненным является участие ионов в процессе возбуждения, так что мы должны признать первичным актом местного процесса в мышце перенос с волной возбуждения ионов, которые и обусловливают дальнейшее течение процесса возбуждения и связанного с ним разложения веществ в мышце.

Химический процесс мы представляем себе в виде сложной цепи разложений веществ A, B, C и т. д., так что первоначально выделившиеся ионы действуют на вещество A, которое образует B, далее B, распадаясь, дает C, и таким путем получаются окончательно вещества, изменяющие поверхностное натяжение в элементах мышцы и дающие ее сокращение. Относительно перехода A в B и B в C мы сделаем простейшее допущение, что все эти реакции мономолекулярны и что первая реакция перехода A в B катализируется ионами, доставляемыми раздражителем.

Мы допускаем далее, что реакция в веществе A вызывается раздражающими ионами (K) и эта реакция идет в обратном направлении при подведении ионов угнетающих (Ca). Помимо этого мы допустим, что вещество B удаляется непрерывно деятельностью клеток.

---

[1]) П. Лазарев. Арх. Физ. Наук. *1*, стр. 127, 1918. Изв. Росс. Акад. Наук. 215; 1919.

В качестве трех веществ A, B и C нужно признать углеводы (A), превращающиеся в молочную кислоту (B) и далее в угольную кислоту (C), раздражать может или молочная или угольная кислота (B или C).

Весьма любопытно отметить, что при длительном воздействии на мышцу ионов, вызывающих раздражение, теоретически получается периодическая затухающая концентрация раздражающих веществ. Эти периодические концентрации, вызывающие периодические сокращения мышцы были открыты впервые Loëb'ом и в настоящее время можно думать, что каждая мышца при подходящих условиях концентраций ионов в среде дает периодические сокращения. Возможно, что и сердечная мышца дает периодическую работу в зависимости от концентраций ионов крови.

В дальнейшем мы будем допускать, что вещество B, с концентрацией Q, или вещество C, с концентрацией R, вызывают изменения поверхностного натяжения в сокращающихся элементах мышцы, при чем будем предполагать, как это вытекает непосредственно из опытов Сребницкого [1]), Молодого и Павлова [2]), выполненных по нашему предложению, что изменения поверхностного натяжения a, и R или Q должны быть друг к другу пропорциональны, так что, называя через β_1 и β_2 постоянные, имеем

$$a_1 = \beta_1 Q$$
$$a_2 = \beta_2 R,$$

где a_1 и a_2 являются функциями времени того же рода как Q и R.

Как известно из опыта, сложная оптическая структура, наблюдаемая в покоящемся мышечном волокне, переходит в более простую при сокращении, при чем разница показателей преломления отдельных частей в сокращающихся частях уменьшается. Мы будем исходить из допущения, что слои изотропного вещества чередуются с слоями вещества двояко-преломляющего, анизотропного, в котором и сказывается прежде всего действие веществ, выделяющихся при раздражении мускула. Эти последние слои мы должны представить себе состоящими из целого ряда элементов, изменяющих свою длину благодаря изменению поверхностного натяжения и (см. рис. 18), как это указал Bernstein, сократимые элементы должны

---

[1]) В. Сребницкий, loc cit.

[2]) Т. Молодый и П. Павлов, loc cit.

быть гораздо меньше, чем те микроскопические структуры, которые мы обычно наблюдаем в микроскоп. Можно допустить, что в слоях анизотропного вещества имеются студенистые массы, вытянутые вдоль волокна и состоящие из вытянутых ультрамикроскопических капелек и тяжей, пересекающихся между собой и составляющих сложную сеть. Капельки, по своим оптическим свойствам, аналогичны жидким кристаллам, и двойное преломление их зависит от особого расположения молекул вещества, их составляющего, у поверхности капелек в виде частокола, при чем длинная ось молекул или нормальна или параллельна поверхности раздела. Мы имеем таким образом в анизотропном слое каждого элементарного волоконца сеть с преимущественным направлением тяжей, ее составляющих, а следовательно и с преимущественным расположением молекул в элементе. При рассматривании в поляризованном свете, такая сеть будет обнаруживать, как понятно, двойное преломление. При раздражении мускула и сокращении тяжей, эти последние из первоначального продольного направления начнут располагаться в различных плоскостях, при чем преимущественное продольное положение тяжей и связанное с ним ориентированное распределение молекул сделается менее заметным, и двойное преломление будет выражено несколько слабее. Возможно допустить, что тяжи будут при сокращении впитывать, абсорбировать воду и таким образом анизотропное вещество будет увеличиваться в объеме за счет изотропного. Как понятно, при сокращении, вследствие происходящих в мышце химических процессов, будет выделяться тепло.

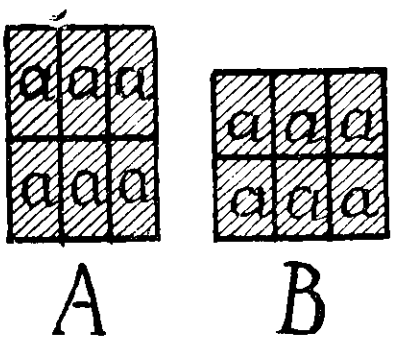


Рис. 18.

Чтобы уяснить особенности различных типов сокращения, мы будем представлять себе, что сократимые элементы анизотропных элементов мышц состоят из правильных прямых призм или цилиндров и что при сокращении объем анизотропного вещества не изменяется и форма элементов благодаря их взаимному расположению рядом остается призматической (рис. 18).

Называя через L периметр основания одной призмы и через a поверхностное натяжение, имеем, что груз, поддерживаемый одной призмой, равен $P = aL$. Элементы мышц на

одном уровне дадут общую величину груза P, равную сумме элементарных грузов, так, что

$$P = \Sigma p = a \Sigma L.$$

Таким образом подъемная сила мышцы растет с числом ее волокон в сечении, как это известно и из опыта.

Если мы закрепим мышцу так, чтобы она не могла укорачиваться и чтобы призмы не могли изменять высоты и формы, то a в предыдущей формуле при раздражении мышц должно изменяться по закону, выводимому из предыдущего, и так как ΣL постоянно, то натяжение P должно изменяться пропорционально a. Изменение a, пропорциональное концентрации раздражающих веществ (B или C), должно выражаться одной из кривых, изображенных на рис. 19.

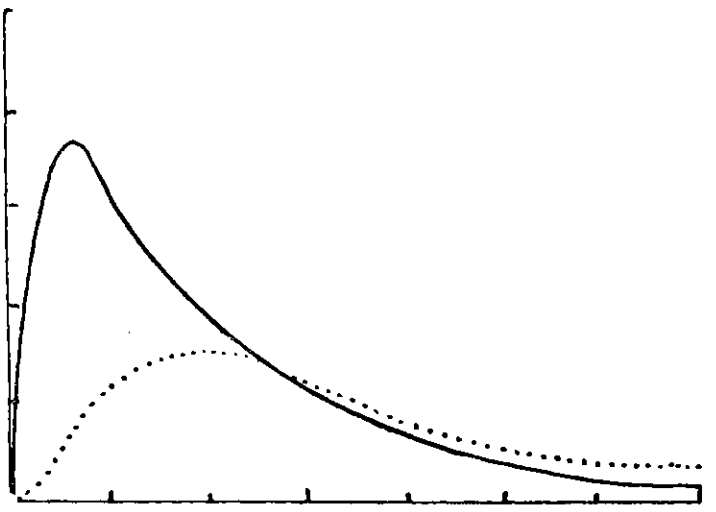


Рис. 19.

Как было показано нами в вышецитированной работе о сокращении мышц (Арх. Физич. Наук. Вып. 1. 1918), совпадение кривой мышечного сокращения при изометрическом акте и кривой концентрации раздражающих веществ, пропорциональной a, получается весьма удовлетворительное.

Мы назовем через P_m и a_m максимальные значения P и a и разделим предыдущую формулу на $P_m = a_m \Sigma L$, тогда получим $\frac{P}{P_m} = \frac{a}{a_m}$, но $\frac{P}{P_m}$ есть относительное значение натяжения в мышце, выраженное в долях своей максимальной величины. Называя эту величину через H_{im}, имеем

$$H_{im} = \frac{a}{a_m}.$$

Ход кривой H_{im} в зависимости от времени при изометрическом акте зависит от изменения $\frac{a}{a_m}$ со временем, и теория показывает, что в зависимости от того, будет ли вещество (B) или

вещество (C) действовать раздражающе, мы будем иметь одну из двух кривых сокращевия, изображенных на рис. 19.

Сравнение с наблюденными кривыми сокращений мышц показывает хорошее совпадение.

При изотоническом акте капиллярные силы совершают работу, и эта работа для одного элемента равна изменению поверхности, получающейся при сокращении его, умноженному на капиллярную постоянную; таким образом, называя через σ_0 и σ начальную и конечную величину поверхности элемента, имеем, что работа равна $w_1 = a(\sigma_0 - \sigma)$, для всех элементов одного слоя работа равна сумме элементарных работ и, называя через S_0 всю поверхность элементов вначале и S в конце сокращения, имеем, что работа равна

$$w = \Sigma w_1 = a(S_0 - S).$$

Во время сокращения мышца производит работу, равную величине груза, умноженной на высоту поднятия груза $\triangle h$, зависящую от укорочения элементарных призм. Пусть величина груза Q.

Таким образом

$$Q \cdot \Delta h = a(S_0 - S).$$

Называя Δh_m и S_m величины. соответствующие максимальному значению a, а именно a_m, имеем

$$Q \Delta h_m = a_m (S_0 - S_m).$$

Деля одно равенство на другое и принимая во внимание, что $\frac{\Delta h}{\Delta h_m}$ есть высота поднятия груза в долях максимальной высоты и что Q при изотоническом акте постоянно, имеем

$$H_{it} = \frac{\Delta h}{\Delta h_m} = \frac{a}{a_m} \frac{\left(1 - \frac{S}{S_0}\right)}{\left(1 - \frac{S_m}{S_0}\right)}$$

$S > S_m$, отсюда ясно, что $\frac{S}{S_0} > \frac{S_m}{S_0}$ и, следовательно, $\frac{a}{a_m}$ множится на правильную дробь. Отсюда ясно, что $H_{it} = H_{im} f$, где f правильная дробь.

Мы получаем таким образом вывод, что если кривая изометрического и изотонического акта во времени (ось абсцисс) изображена в одинаковом масштабе так, чтобы максимальные ординаты были равны, то ордината изометрического акта H_{im} больше соответствующей тому же моменту времени ординаты изотонического акта H_{it}, как это в действительности и наблюдается.

ГЛАВА ВОСЬМАЯ.

О рефлексах и о деятельности нервной системы в целом.

Общие выводы.

Возбуждение, возникшее в одном из периферических нервных окончаний при их раздражении, пробегает по нервному волокну до чувствительной клетки, которая и передает возбуждение далее в отростки, стоящие в соприкосновении, в контакте с отростками двигательных или секреторных нервов; эти последние передают возбуждение клетке секреторного или двигательного нерва, и эта последняя через свой отросток сообщает возбуждение мышце или железе.

Переход возбуждения вдоль одного нервного волокна создается, как мы видели выше, реакцией аналогичной взрывной реакции, переносящей изменение концентрации ионов вдоль волокна. В клетке создается периодическая химическая реакция под влиянием доходящих изменений концентрации ионов из волокна, и эта реакция, в свою очередь, создает волну реакции, аналогичную взрывной волне в центральном отростке; тот же самый механизм передачи имеется и на пути от отростка до двигательной клетки. Что касается до передачи возбуждения с чувствующего нерва на двигательный, то эта передача через межневронное пространство может происходить только путем диффузии.

Простейший нервный акт будет представляться передачей возбуждения с чувствительного волокна на двигательное,—акт, называемый явлением рефлекса. Механизм простого рефлекса, как мы видели выше, объясняется чрезвычайно просто с точки зрения ионной теории. Из теории ясно, что пока возбуждение

чувствующего волокна невелико, рефлекс состоит из передачи возбуждения с одного неврона на соседний, и соль, вызывающая передачу возбуждения, диффундирует в межневронном пространстве только между непосредственно прилежащими невронами. При усилении возбуждения количество ионов соли у конца чувствительного неврона делается настолько значительным, что диффузия передается на соседние двигательные волокна, при чем в движение путем рефлекса приводятся более обширные области мышечной системы. Наконец, при чрезвычайно сильных раздражителях все мышцы тела могут быть приведены в возбуждение.

Простейшим видом рефлекса является только что описанный элементарный акт, называемый простым безусловным рефлексом, так как раздражение чувствительного аппарата приводит непременно двигательный или секреторный аппарат в действие.

Большинство рефлексов этого рода имеют для животного огромное значение, защищая его тело от влияния вредных внешних воздействий. Если мы вспомним акты мигания при раздражении соединительной оболочки глаза, акты чихания или кашля при раздражении слизистой оболочки носа или трахеи, являющиеся рефлексами, то целесообразность механизма, выработанного приспособлением и борьбой за существование, делается ясной и понятной.

К явлениям рефлекторного характера нужно отнести механизмы, лежащие в дыхательных центрах и раздражаемые протекающей кровью с измененным содержанием кислорода и углекислоты; к таковым же механизмам относятся и регуляторы сердечных сокращений.

Переходя к более сложным процессам в организме, мы склонны отнести к явлениям сложных рефлексов движения ходьбы и целый ряд целесообразных движений, совершаемых человеком без участия сознания. В самом деле, когда человек, занятый разговором или каким-нибудь делом, передвигается по улице, он не думает о том, что нужно поставить ногу в одно положение, потом сократить мышцы, передвинуть ногу и т. д. Все эти движения делаются автоматически под влиянием тех раздражений, которые исходят от всех нервов ноги, нервов мышц, сухожилий и т. д. и автоматически передаются через соответствующий центр мышцам. Мы видим таким образом, что рефлексы простые и сложные должны обнимать большую

часть физической жизни живого существа. И во всех случаях безусловных рефлексов мы имеем нервные проводники так расположенные, что совершенно автоматически раздражение чувствительного нерва переходит в раздражение двигательного.

Возможны, однако, и еще более сложные явления рефлексов, открытых И. П. Павловым. Чтобы эти явления были понятны, мы представим себе, что мы изучаем слюнную железу собаки, рефлекторно приводимую в деятельность раздражением чувствительных окончаний вкусового нерва в полости рта.

Всякий раз, когда пища раздражает слизистую оболочку полости рта, начинает истекает слюна, при чем характер слюны является целесообразно приспособленным к роду вкусового раздражителя. Так, если пища содержит большое количество веществ, подлежащих перевариванию, выделяется густая в небольшом количестве слюна с большим содержанием ферментов. Если же на язык действует кислота, слюна выделяется жидкая и в весьма обильном количестве.

Раздражение глаза, уха и т. д. не влияет на слюнную железу, так что, пока не сделаны специальные опыты и рефлекторный путь слюнной железы не поставлен в особые условия функционирования, единственно только раздражение языка автоматически вызывает выделение слюны.

Представим теперь себе такой опыт, что мы сочетаем раздражение языка кислотой с раздражением уха звуком в 1000 колебаний. Повторив несколько раз опыт с одновременным раздражением уха и языка, мы заметим, что в дальнейшем одно раздражение уха звуком в 1000 колебаний, без раздражении языка кислотой, вызывает выделение жидкой обильной слюны, т.-е. звук получил характер раздражителя, дающего рефлекс на слюнную железу. Мы получаем в этом случае условный рефлекс, как его называет И. П. Павлов. Если производить повторно явление раздражения уха, то условный рефлекс ослабевает, и для удержания его на постоянной высоте необходимо после каждого опыта со звуком последовательно вливать в рот собаки кислоту. Этот процесс Павлов называет подкреплением условного рефлекса. Если мы, установив условный рефлекс на 1000 колебаний, возьмем звук в 500 или 1500 колебаний, то выделение слюны не воспоследует, следовательно, пути, проводящие раздражение от 1000 колебаний, сочетаются в специальную рефлекторную дугу с нервами, заведующими выделением слюны, и не будут образовывать проводящих путей для

звуковых раздражителей в 500 и 1500 колебаний, которые, как показывают опыты, имеют свои специальные пути. Опыты Павлова показали, что можно произвести любое сочетание раздражителей, и мы можем всякий раздражитель превратить в условный раздражитель слюнной железы. Если бы эти опыты рассматривал психолог, он сказал бы, что собака, понимая, что раздражение звуком непременно будет сочетаться с раздражением кислотой языка, и представляя себе затем этот раздражитель, реагирует на звук выделением слюны. Физиолог, рассматривающий все функции мозга, как механизм, видит в этом явлении лишь осложнение обычного рефлекса включением новых проводящих путей.

Как же эти пути приключаются? С точки зрения ионной теории мы должны себе представить дело так (рис. 20). Пусть Z есть чувствительная поверхность языка, a — центр для рефлекса с нервов вкуса на слюнную железу и G слюнная железа. Пусть далее HbD есть путь для ощущения звука 1000 колебаний и b промежуточный центр. Этот центр соединен путем контакта нервными проводниками p (пунктир) с центрами a и b. Если возбуждены одновременно пути ZaG и HbD, то в ap и bp возникают ионы, связущие пути и образующие ионную связь между a и b, и возбуждение, начавшееся в H, может теперь, благодаря соединению ионами центров, итти по пути стрелок от H через b к a и G. При этом раздражение звуком скажется выделением слюны.

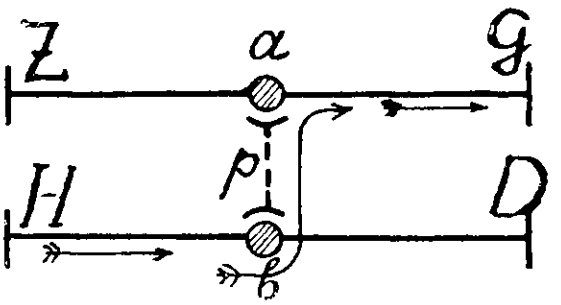


Рис. 20.

Мы можем, осложняя связи, представить, что все процессы, которые мыслимы в мозгу, а следовательно, и все процессы, связанные с высшей психической деятельностью, могут быть рассматриваемы, как сложные условные рефлексы, доводящие возбуждение до коры мозга, как это вытекает из экспериментальных работ И. П. Павлова и как это было еще в шестидесятых годах указано для явлений мышления И. М. Сеченовым [1]). Рассматривая с этой точки зрения психическую деятельность, мы должны считать ее построенной по типу сложного рефлекса, и поэтому исходной точкой для начала всякой нервной

---

[1]) И. М. Сеченов. Рефлексы головного мозга. Собр. сочинений, т. 2.

деятельности центральной нервной системы мы должны считать внешний мир с его раздражителями, действие которых и обусловливает те первичные изменения в нервных окончаниях чувствительных нервов, которые по второму принципу биологии, указанному во введении, одни только и могут создать начало нервного возбуждения.

Деятельность органов чувств и центров осложняется в реальной обстановке еще тем, что отдельные органы могут влиять друг на друга, как это имеет место для органов зрения и слуха.

В предварительных сообщениях, опубликованных в 1905 г.[1]), нами было показано, что всякий раз, когда при раздражении органа слуха звуком одновременно раздражается орган зрения, воспринимаемый звук кажется наблюдателю более сильным. Таким образом, если постоянный звук выслушивается при мелькающем свете, мы получаем впечатление биений настолько резких, что подобное явление можно было демонстрировать в аудитории.

Такие явления наступают при сильных звуках. При ослаблении звука до известного предела влияние световых ощущений на слуховые исчезает, и при дальнейшем ослаблении звука влияние извращается, то-есть звук при свете представляется более слабым.

Как показали опыты, величина взаимного влияния остается достаточно постоянной в течение значительного промежутка времени (исследование велось около полугода). Для исследования величины влияния звук при свете брался слабее, чем при темноте, для чего при свете в цепь звучащего телефона вводилось добавочное сопротивление R. В первой таблице даны те добавочные сопротивления R в омах, которые нужно было ввести в цепь переменного тока, питавшего телефон, служащий для исследовании слуха, чтобы парализовать влияние освещения. Приведенные в трех рядах наблюдений цифры относятся к опытам, разделенным промежутками в несколько недель.

---

[1]) П. Лазарев. Труды клиники болезней уха, горла и носа. Моск. Унив. 1905.

P. Lasareff. Le physiol. russe. 4, 1—1905.

П. Лазарев. Изв. Акад. Наук. 1297; 1918.

ТАБЛИЦА I.

Ряды наблюдений.

N (1) R	N (2) R	N (3) R
100	90	105
110	105	105
140	110	115
Средн. 117	140	120
	115	Средн. 111
	130	
	135	
	Средн. 118	

Как видно из приведенной таблицы, величина введенного сопротивления остается в пределах погрешности наблюдений постоянной и, следовательно, постоянным остается и влияние зрения на слух. Величина влияния зависит от силы света и величины освещенного поля, увеличиваясь с этими последними, а также зависит и от изменения цветности луча. Это последнее влияние не прямое и стоит в связи с субъективной яркостью цветного луча. Мы приведем величины сопротивлений R, которые нужно ввести в цепь для того, чтобы парализовать влияние освещения белым (R_w), красным (R_r) и синим (R_b) светом, полученными пропусканием белого света через светофильтры. Как понятно, белый свет являлся самым ярким, за ним далее следовал красный и, наконец, синий.

В таблице II даны R_w, R_r, R_b для опытов, произведенных в один и тот же день.

ТАБЛИЦА II.

Белый R_w	Красный R_r	Синий R_b
105	60	30
105	65	23
110	55	33
105	57	35
116	58	27
Средн. 108	59	30

Изменяя яркости лучей и делая, напр., красный свет субъективно ярче белого, можно получить от красного большее влияние, чем от белого. Наконец, при равенстве субъективной

яркости и влияние на слух лучей разных цветов оказывается весьма близким к равенству. Влияние не изменяется в своей силе при освещении правого или левого глаза попеременно, если звук доводится до одного определенного уха, напр., правого.

Изменение возбуждения слухового аппарата благодаря возбуждению органов зрения происходит как при однократном раздражении этих последних, так и повторном изменении яркости света, падающего в глаз, при чем с увеличением частоты затемнений и освещений глаза, влияние уменьшается и при четырех мельканиях света в секунду влияние исчезает. Абсолютная величина влияний такова, что требуется увеличение амплитуды на 0,3 ее величины, чтобы парализовать влияние действия света.

Явления влияния зрения и слуха при значительных силах звука легко объяснить, если в основу объяснения положить ионную теорию возбуждения. По этой теории возбуждение должно получаться каждый раз, когда концентрация ионов, действующих на белки органа, удовлетворяет определенному соотношению и при одном виде возбуждающих ионов их концентрация C'_1 должна достигать определенной рубежной величины A или быть больше ее, так что возбуждение характеризуется условием:

$$C'_1 \geqq A.$$

Если таким образом орган из состояния покоя переходит в состояние возбуждения, то концентрация ионов в нем увеличивается. Если возбуждение пробегает по нерву и доходит до концевых разветвлений невронов, то, как мы видели, изменения концентрации ионов, вызванные в них возбуждением, переходят путем диффузии на соседние невроны и распространение возбуждения продолжается в соседнем невроне так же, как оно происходило и в первом невроне.

Как показывают физиологические наблюдения, рядом лежащие нервные волокна не влияют друг на друга взаимно из-за существования миэлиновой оболочки, и ее уничтожение вызывает появление ряда явлений, объясняемых передачей возбуждения с неврона на неврон. Если поэтому мы хотим с точки зрения ионной теории возбуждения объяснить влияние одного возбужденного нерва на другой, то, во-первых, необходимо их близкое соседство и затем необходимо отсутствие миэлиновых

оболочек, как это, например, имеет место в центрах. В этом отношении для зрительных и слуховых нервов мы имеем следующие анатомические отношения.

Невриты сетчатки, попадая в череп и давая частичный перекрест в chiasma, продолжаются до corpus geniculatum laterale и далее до corpora quadrigemina anteriora. Здесь имеются ганглиозные клетки, образующие первичный центр и дающие начало новым невронам, ведущим к затылочным долям мозга (cuneus и вторая и третья затылочная борозда), где заложены вторичные зрительные центры, доводящие до сознания процессы, возникшие в сетчатке.

Волокна nervi cochlearis, являющиеся начальными невронами слухового нерва, начинаются в ganglion spirale улитки. Они оканчиваются по большей части в nucleus ventralis, откуда начинается благодаря заложенным здесь клеткам второй неврон, дающий отчасти перекрест и вступающий в оливу той и другой стороны. Далее возникает третий неврон, идущий от оливы до заднего четверохолмия, откуда возникает четвертый неврон, посылающий невриты через внутреннюю капсулу к височным частям мозга [1]).

Из этого краткого описания ясно, что единственным местом, где проводящие пути зрительных и слуховых нервов сближены, является четверохолмие. Здесь мы и должны ожидать, что переменная концентрация ионов, создаваемая в центре зрения, передается на центр слуха путем диффузии; этим путем создается увеличение возбуждения слуховых нервов. Как предварительная стадия, необходимо возбуждение слухового нерва для того, чтобы сделать оболочку невронов проходимой для ионов, и это достигается благодаря тому, что повышенная концентрация ионов в нервах при возбуждении, создавая электродвижущие силы, дает замыкание цепей через оболочку.

При освещении того и другого глаза влияние на орган слуха должно быть одинаково, так как в chiasma приблизительно около половины зрительных нервов совершают перекрест и, следовательно, освещая один или другой глаз, мы создаем в четверохолмии приблизительно одинаковую концентрацию раздражающих ионов, почему и величина влияния остается постоянной. Увеличивая освещенную площадь сетчатки, мы

---

[1]) Ср. G. von Bunge. Lehrbuch d. Physiologie des Menschen 1. Dreizehnter Vortrag. Leipzig.

тем самым увеличиваем общее число ионов в центре, отчего влияние должно усилиться.

Создавая периодически освещение глаза и тем самым меняя в четверохолмии периодически концентрацию ионов в зрительном центре, мы получим периодический диффузионный ток, который будет ослабляться с расстоянием, затухать по мере увеличения числа периодов в секунду. Таким образом при сравнительно небольшом числе мельканий (до 4 в сек.) мы можем получить настолько сильное ослабление амплитуды концентрации в области центра слуха, что влияние практически будет равно нулю.

Из изложенной теории ясно, что для возможности взаимного влияния органов зрения и слуха, нет необходимости во внешнем происхождении звуков или шумов. Шумы могут быть и внутричерепного происхождения, но только их источник должен быть так локализован, чтобы доходящее до коркового центра слуха возбуждение проходило четверохолмие. Поэтому все шумы, возникающие благодаря патологическим процессам в среднем и внутреннем ухе, должны при освещении получить увеличение. Это и было указано впервые Urbantschitsch'ем и многократно проверено нами. С другой стороны, если шумы чисто нервного происхождения, когда нет наличности раздражающих процессов в среднем ухе и когда шум может зависеть от раздражения корковых центров, то влияние света должно равняться нулю. Наконец, теоретически мыслим и такой случай: представим себе, что в проводящих путях зрения повреждены только корковые центры зрения в затылочной доле мозга, тогда возбуждение может передаваться с сетчатки на четверохолмие и далее и, вызывая в четверохолмии изменение концентрации, не доходить до сознания. Если при таком случае центральной слепоты мы стали бы при непрерывном раздражении уха звуком освещать слепой глаз светом, то больной при каждом освещении глаза, не получая зрительных впечатлений, ощущал бы усиление звука.

Считая, что ощущения могут изменяться, когда материальные состояния в нервной системе делаются различными, мы должны полагать, что при отсутствии раздражений во внешнем мире, ощущений мы не получаем, и процессы, связанные с внешней психической деятельностью, должны угасать. Имеется в литературе один замечательный случай, когда из всей чувствительной поверхности тела у больного сохранили способ-

ность к восприятию раздражения только один глаз и одно ухо, все остальные нервные чувствительные аппараты тела были парализованы. Закрывание глаза и уха приводило больного в состояние, аналогичное сну, и он терял сознание; этот случай прекрасно иллюстрирует машинообразность процессов высшей нервной деятельности.

Возможны ли процессы в нервной системе, которые мы можем считать произвольными, если не в обычном смысле слова, то в том смысле, что исходной точкой отправления для процесса является реакция, возникающая первично в центрах мозга и дающая, благодаря этому, представление о произвольности, об отсутствии связи с внешним миром? Вполне категорического ответа на этот важный вопрос теперь мы не можем дать, однако некоторые любопытные данные можно привести. Исследования Zwaardemacker'a [1]) показали, что причиною раздражающих свойств калия является его радиоактивность. Если это так, то мыслимо себе представить, что в некотором определенном месте нервной системы скопившиеся ионы калия, давая радиоактивный распад, вызывают в то же время явления возбуждения, исходящие не из внешнего мира, а управляемые законом случайных явлений, какими управляется распад атомов радиоактивных элементов. Если с каждым материальным изменением коры мозга связано определенное ощущение или определенное раздражение двигательных центров, приводящих к движению, то ясно, что возникновение определенных конкретных ощущений и возникновение движений может и не зависеть от внешнего мира, рождаясь в головном мозгу, как произвольный процесс.

При таких обстоятельствах возникновение определенных действий человека или животных связывается, с одной стороны, с явлениями внешнего мира, вызывающего первичные раздражения окончаний органов чувств и дающего толчок к возникновению ионного процесса в центральной нервной системе, с другой стороны, случайными и разнообразно локализированными самопроизвольными центрами возбуждения в мозгу, обусловленными радиоактивными процессами, даваемыми солями калия.

Если мы будем иметь при таких условиях небольшое число людей, то естественно ожидать, что две вышеуказанные при-

---

[1]) H. Zwaardemacker. Journal of Physiology 53. p. 273, 1920.

чины дадут чрезвычайно сложную картину явлений, и нам будет казаться, что действия людей только в малой степени зависят от внешней природы, завися от глубже лежащих в мозгу причин. Если же мы будем увеличивать наблюдаемую группу людей, то случайные причины действий, вызванные различно локализированными раздражениями в головном мозгу и происходящие от радиоактивного распада, будут, благодаря одновременному существованию закономерных воздействий внешних раздражителей, постепенно отступать на задний план, и влияния внешних раздражителей, вызывающих тождественные изменения в нервной системе, все более и более будут приближаться к простым и ясным закономерностям физики и химии.

Если, таким образом, мы из года в год, при одинаковых внешних условиях природы, будем наблюдать большую группу людей, то действия их окажутся в значительной степени повторяющимися. Во всяком случае, на-ряду с случайными незакономерными действиями, будет все более и более выступать закономерность, зависящая от внешних причин.

Наблюдения над действительностью показывают, что человеческие деяния являются в массе своей при неизменяющихся обстоятельствах постоянными в количественном отношении. Так, ежегодно встречается в европейских странах приблизительно одно и то же число убийств, при чем отдельные роды убийств встречаются определенное число раз.

То же наблюдается по отношению самоубийств, далее относительно браков, заключенных ежегодно; закономерности распространяются не только на крупные события человеческой жизни, но и на мелочи. Прекрасным примером в таком отношении является число писем, отправляемых ежегодно без марки или без адреса: это число остается почти постоянным из года в год.

Примеры статистики, заимствованные нами у Бокля, [1]) заставляют нас признать, что деяния человеческие направляются общими, нам пока неясными законами, при которых произвол отдельных личностей исчезает в целом, как исчезает поведение отдельной молекулы газа при изучении общих явлений внутри газа.

---

[1]) Т. Г. Бокль. История цивилизации в Англии, перев. К. Бестужева-Рюмина *1*, стр. 17—25. СПБ. 1863.

„Тот, кто верит в возможность истории, как науки,—говорит Бокль,—не должен держаться одного из двух учений: о свободе воли и о предопределении“.

Еще более определенно высказывался в этом отношении Wundt („Душа человека и животных“): „Если в целом уничтожается все то, что можно приписать влиянию воли,—пишет Wundt,—то не следует ли самое влияние это считать иллюзией, которая является только в определенном случае, показываясь каким-то исключением из законов природы, и тотчас исчезает, как только мы делаем более обширные наблюдения. Без сомнения, это так: ведь цифры статистики доказывают, что произвольные действия определенным образом зависят от ряда внешних факторов. Воля внутри нас соответствует случаю во внешней природе. То и другое не такие явления, которые не зависят от законов, но явления, законы которых мы не можем видеть в отдельном случае.

Таким образом, проблема воли, которой умозрение не могло решить в продолжение целых тысячелетий, повидимому, без труда решается опытом“.

Нужно отметить наконец, что почти все врачи, занимающиеся душевными болезнями, склонны вполне отрицать свободу воли, и в русской литературе имеется прекрасный этюд по этому поводу С. С. Корсакова, который в самом начале своей статьи пишет:

„Нам, врачам, занимающимся душевными болезнями, вероятно, более чем кому-либо приходится сталкиваться с явлениями, которые указывают на условность понятия свободы воли. В самом деле, когда видишь, что один и тот же человек в два различные дня представляет как бы две различные личности с иным характером, иными влечениями, когда видишь, что все-таки каждый раз в этом человеке остается убеждение, что он действует по своей собственной инициативе, а между тем для каждого смотрящего со стороны очевидно, что действия этого человека обусловливаются определенными органическими и внешними мотивами, тогда естественно является вывод, что в присущем человеку сознании свободы воли есть значительная доля самообмана“ [1]).

Все вышеизложенное позволяет думать, что развитая выше теория, сводящая все явления высшей нервной деятельности к

[1]) С. С. Корсаков по вопросу о свободе воли, Труды Моск. Психол. Общ. III вып. стр. 219. 1899.

процессам в физико-химической машине, имеет подтвержение и в явлениях этих сложных областей и что механическое воззрение на природу высшей нервной деятельности, руководящей всеми действиями человека, сделало за последнее время настолько большие успехи в области естествознания, что должно явиться в будущем опорой для изучения и массовых явлений в человеческом обществе.

Изучение явлений общественных в связи с явлениями геофизическими и космическими должно пролить некоторый свет на общий закон, управляющий массовыми действиями людей, и дать возможность научного обоснования изучения законов человеческого общества. [1])

---

[1]) Здесь необходимо отметить, что еще Бокль приписывал определенное значение космическим факторам, тесно связанным с урожаями и экономическими явлениями. (См прим. (в) стр. 23 Ист. цивилиз. в Англии).

ГЛАВА ДЕВЯТАЯ.

Основной психо-физический закон и его современная формулировка.

Всякий процесс ощущения слагается из следующих отдельных явлений: во-первых, из проведения внешнего раздражителя до аппаратов, связанных с нервными окончаниями органов чувств; эта часть всего процесса является физикой органов чувств, и для зрения и слуха ее изучение было завершено в гениальных работах Helmholtz'a; за первой стадией процесса следует вторая, когда раздражитель, достигая клеток нервных окончаний, вызывает путем химических реакций их раздражение и далее переносит раздражение через нервную систему, вплоть до корковых центров головного мозга, возбуждение которых и переводит определенный физиологический процесс в сознание. Материальные явления в концевых аппаратах органов чувств, в нервах и центрах являются объектом обширной части биологической физики, которую мы назвали ионной теорией возбуждения и которая свела уже процесс в нервных окончаниях к хорошо изученным физико-химическим реакциям. Наконец, третье звено в явлениях ощущения есть процесс чисто психический, изучение которого возможно только при самонаблюдении методами, развитыми в психологии.

Физические и физико-химические процессы в ощущающих органах, как уже было указано, являются в настоящее время в общих чертах изученными, и во всяком случае, метод изучения здесь ясно определился; точно так же в психологии достаточно подробно исследованы субъективные явления, следующие за раздражением органов чувств. Остается установить связь между возможными материальными процессами в возбужденных органах и ощущением, производимым ими, при чем с

полным правом до последнего времени можно было утверждать, что „учение о соотношениях между материей и духом, между телом и душой, является областью философского спора без прочного фундамента, без твердых принципов и методов, необходимых для успеха исследований“ [1]).

Благодаря работам Fechner'a[2]) область, связывающая внешнее явление с явлениями сознательной психической жизни—область психо-физики—получила некоторые научные основы, и дальнейшие работы физиков, физиологов и психологов позволили прочно установить общие принципы связи науки о материи и науки о духе. Уже в 1870 году в замечательной речи Hering [3]) говорит: „Если физиолог, изучающий нервную систему, стоит между физиком и психологом и если первый ставит твердую причинную непрерывность всех материальных процессов, как основу своего исследования; с другой стороны, если психолог ищет законы сознательной жизни индуктивным методом и при этом делает исходным пунктом своих рассуждений предположение о непоколебимой закономерности, и, наконец, если самонаблюдение учит физиолога, что его сознательная жизнь зависит от переживаний его тела и что его тело в известных пределах подвержено его воле,—то ему остается только допустить, что эта взаимная зависимость между духовной и материальной жизнью является также закономерной и что найдена связь, которая соединяет науку о материи и науку о сознании.

Рассматриваемые с этой точки зрения явления сознания представляются функцией материальных изменений организованного вещества, и, чтобы устранить всякое недоразумение, необходимо подчеркнуть (хотя само по себе это и лежит в понятии функции), что материальные процессы в коре головного мозга являются функциями сознания, потому что если две переменные в своих превращениях зависят друг от друга определенным образом, так что с изменением одного одновременно наступает изменение второго, то одно, как известно, назы-

---

[1]) См. E. Hering über das Gedächtniss als eine Funktion der organisierten Materie. Ostwald's Klassiker № 148.

[2]) Собрание работ Fechner'a можно найти в его Elemente der Psychophysik. Leipzig 1889.

[3]) E. Hering., loc. cit.

вается функцией другого. Этим выражается только то, что оба переменные,— материя и сознание,— стоят в отношении причины и действия, основания и следствия".

Отсюда ясно, что между простейшим психическим актом, напр., ощущением тяжести груза и подействовавшей внешней причиной, в данном случае весом груза—должна быть функциональная связь, которую мы выразим через

$$E = \varphi\ (J),$$

где E — величина ощущения, J — вес груза. При этом, как понятно, величина $\varphi\ (J)$, изменяясь с изменением величины E, не должна зависеть от выбора единиц для J, и функция может быть различна для разных органов чувств.

При установлении связи E и J Fechner[1]) мог использовать превосходные опыты Weber'a[2]) над мышечным и кожным чувством, при котором прирост величины раздражителя (напр., прирост груза, ΔJ), деленный на величину раздражителя (груза) J, при едва заметном приросте ощущений, оставался постоянным, так что

$$\frac{\Delta J}{J} = Konst. = K \ldots\ldots\ldots\ldots (I)$$

(K есть постоянная).

Fechner допускает далее, что всякий едва заметный прирост ощущения ΔE является величиной постоянной и не зависит от величины ощущения E, соответствующего раздражению J, так что при определенном выборе единиц для E можно написать.

$$\Delta E = \frac{\Delta J}{J} \ldots\ldots\ldots\ldots (II)$$

Предполагая, что соотношение (II) верно вплоть до предела, что может быть справедливым лишь приблизительно, и допу-

---

[1]) G. Th. Fechner. lok. cit.

[2]) Статья Weber'a впервые напечатана в R. Wagner's. Handwörterbuch der Psychologie 1846. Имеется издание статьи Weber'a под заглавием E. H. Weber. Tastsinn und Gemeingefühl. в Ostwald's Klassiker (№ 149).

Здесь не безынтересно отметить, что для оценки музыкальных интервалов также имеет значение отношение чисел колебаний звуков, как это впервые обнаружил знаменитый математик академик Эйлер, являющийся в этой области предшественником Fechner'a. Работа Эйлера по этому поводу напечатана в Петербурге в 1739 году.

ская суммацию отдельных приростов ощущений dE, Fechner находит, что

$$dE = \frac{dJ}{J}$$

или

$$E = lgJ + B,$$

где B постоянная.

Если назвать через J_0 рубежную величину раздражителя, едва воспринимаемого сознанием человека (когда $E = 0$), то предыдущее выражение получает такой вид

$$E = lg \frac{J}{J_0} \quad . \; . \; . \; . \; . \; . \; . \; . \; . \; . \; . \; . \; (III)$$

В этом виде закон вполне удовлетворяет требованиям независимости E от выбора единиц для J и является общим выражением знаменитого Fechner'овского закона. Закон (I) мы будем называть законом Weber'a.

Соотношение I или III имеет огромное приложение в разных областях науки. Fechner'у [1]) удалось расширить область применения закона, показав, что он приблизительно выполняется для зрения, слуха и других органов чувств; далее Pffefer [2]) обнаружил, что движение бактерий подчиняется закону Fechner'a; Loëb'у [3]) удалось приложить этот закон к рубежному раздражению одноклеточных организмов раствором солей; наконец нам удалось применить его к экономическим явлениям. [4]) Все это говорят, что в основе закона лежит чрезвычайно общее соотношение, связывающее все явления раздражения в одно общее целое, и естественнее было попытаться проверить следствия этого закона точными количественными опытами.

Легче всего и точнее всего эта проверка могла быть выполнена на зрении, и к этой области относятся первые строгие количественные эксперименты.

Уже сам Fechner отметил, что его закон может быть только приблизительным и что при малых раздражениях должно наступать отклонение явлений от закона. В самом деле, если бы закон был точным, то при отсутствии внешнего раздражения

---

[1]) G. F. Fechner, loc cit.

[2]) E. Metschnikoff. Immunität bei Infektions Krankheiten. [illegible] Jena. 1902.

[3]) J. Loëb. Proceed. of Nation. Academy of Sciences 1p. 439. New York; 1915.

[4]) П. Лазарев. Изв. Физ. Ин. М. Н. И. *2*, 143; 1922.

в одном, напр., поле сетчатки (при $J=0$), едва заметный прирост раздражителя ΔJ, соответствующий другому полю, лежащему по соседству, должен представить рубежное значение силы света. Между тем, если формула (I) верна, то при $J=0$ и $\Delta J=0$, следовательно, порог силы света равен нулю. Этого в действительности не наблюдается, и, следовательно, формула Weber'a, из которой Fechner вывел свой закон, имеет только приблизительное значение. Fechner [1]) попытался исправить этот недостаток, написав формулу психо-физического закона для зрения так:

$$\Delta E = \frac{\Delta J}{J+a} = K \quad . \; . \; . \; . \; . \; . \; . \; . \; . \; . \; (IV)$$

(здесь a малая положительная постоянная величина). Этот закон при больших значениях раздражителя J, когда a исчезает перед J, совпадает с первоначальным законом Weber'a и только когда J мало, влияние ее значительно. При $J=0$, $\Delta J = Ka$ равно определенной конечной величине.

Разница формул (I) и (IV) делается весьма наглядной, если мы представим их графически, откладывая по оси абсцисс J, а на оси ординат ΔJ (рис. 1).

На чертеже A—ab представляет графически закон Weber'a $\frac{\Delta J}{J}=K$, прямая cd (чертеж B) представляет обобщенный закон $\frac{\Delta J}{J+a}=K$; a должно по формуле представлять некоторую яркость света и быть равным яркости субъективного света, который возникает в глазу в результате раздражения сетчатки от внутренних причин. a получило название собственного света сетчатки; при больших J, как мы видели, a исчезающе мало, и мы можем формулу $\frac{\Delta J}{J+a}=K$ заменить формулой Weber'a $\frac{\Delta J}{J}=K$; наблюдая соответственно определенному большому значению J, прирост ΔJ, едва уловимый глазом, мы найдем, деля ΔJ на J, величину $K\left(\frac{\Delta J}{J}=K\right)$.

Зная K и определяя рубежное значение $(\Delta J)_1$ когда $J=0$ мы находим $\frac{(\Delta J)_1}{a}=K$ или $(\Delta J)_1 = Ka$. Таким способом Volk-

---

[1]) G. T. Fechner. Abhandl. d. sächs. Gesellsch. d. Wissensch. Mathem physik-Klasse. IV, 457.

mann определил величину собственного света сетчатки. Эта величина оказалась равной яркости света, посылаемого в глаз поверхностью черного бархата, освещенного со значительного расстояния свечой.

Ввиду большого принципиального вопроса о степени приложимости закона Fechner'a. König и Brodhun [1]) предприняли систематическое изучение его для зрения как в белом свете, так и в монохроматических лучах.

Остроумно поставленные и тщательно выполненные исследования доказали, что экспериментальные данные дают более сложный результат, чем его дает закон Weber'a, и наблюденные точки ложатся на кривую *ef* (чертеж *C*), которая при малых яркостях света *J* резко отличается от прямой *cd*, выражающей закон Fechner'a, и только при значительных *J* наблюденные значения ΔJ ложатся на прямую.

Гениальные работы Helmholtz'a [2]) позволили объяснить эти отклонения и дали возможность осуществить дальнейшую проверку психофизи-

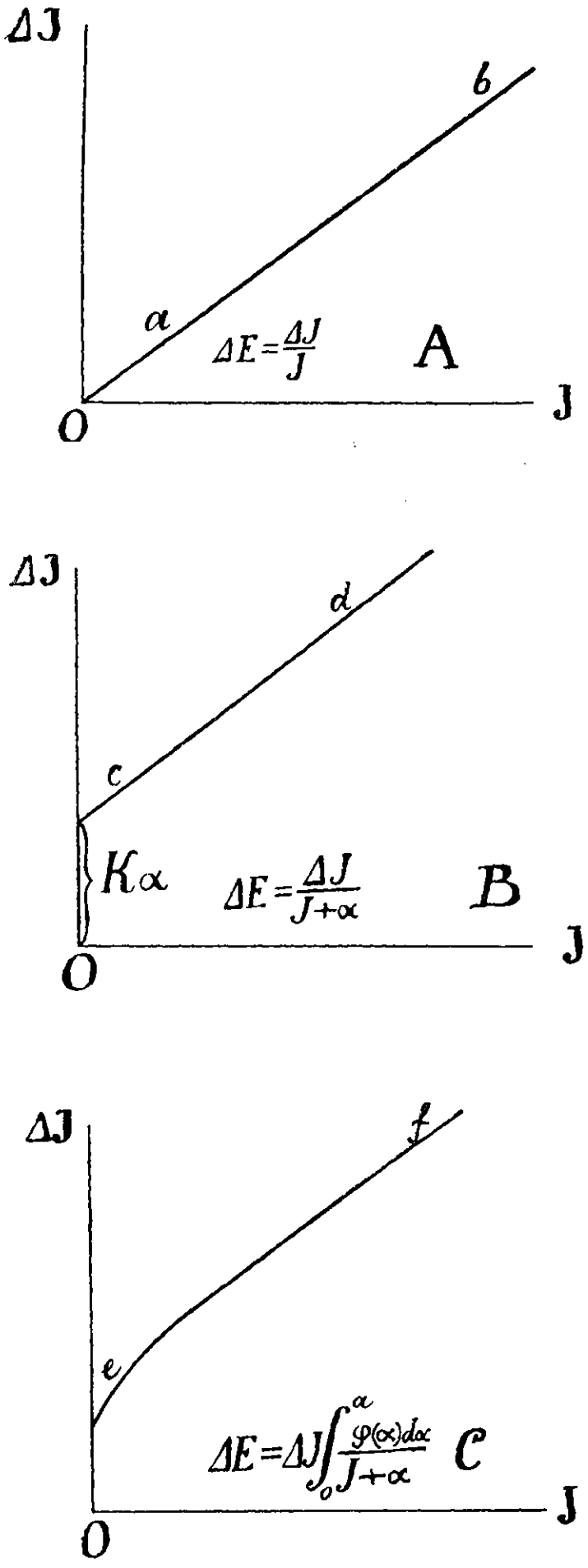


Рис. 21.

---

[1]) A. König и E. Brodhun. Sitzungber. der Berl. Akad. 26 Juli 1888, 27 Juni 1889.

[2]) H. v. Helmholtz. Wissensch. Abhandlungen. 3. 392. Leipzig. 1892.

ческого закона для зрения. Идея Helmholtz'a, такова: прежде всего, как легко установить самонаблюдением, в полной темноте поле зрения никогда не бывает вполне темным. Если пропусканием постоянного электрического тока определенного направления (чтобы к глазу был приставлен анод тока) ослабить возбудимость глазного нерва, то при замыкании тока легко заметить, что поле зрения делается темнее, чем без пропускания тока, и что при повторном замыкании и размыкании тока явление затемнения поля выступает особенно ярко.

Внимательное изучение поля зрения в абсолютной темноте показало Helmholtz'y, что яркость поля непостоянна, и что собственный свет сетчатки α зависит от положения точки на сетчатке. Отсюда Helmholtz следующим образом приходит к обобщенному закону Fechner'a, „Пусть,—пишет он, α есть объективная яркость света, которая была бы необходима, чтобы вызвать на определенном месте сетчатки то же самое раздражение, какое мы имеем в собственном свете сетчатки. Так как этот последний является пятнистым, величина α должна иметь различные значения в разных частях сетчатки. Пусть $\varphi . d\alpha$ есть площадь, соответствующая тем местам сетчатки, у которых собственный свет колеблется от α до $\alpha + d\alpha$, и где φ в общем является функцией от α. Мы рассматриваем величину прироста ощущения при изменении яркости ΔJ объективной силы света J, как сумму всех отдельных действий, которые соответствуют отдельным степеням яркости $d\alpha$, и полагаем по закону Fechner'a

$$\Delta E = \Delta J \int_0^{\alpha} \frac{\varphi . d\alpha}{J + \alpha} \quad . \; . \; . \; . \; . \; . \; . \; . \; . \; . \; (V);$$

здесь 0 и α пределы собственного света сетчатки [1].“

Выражение (V), как показывает Helmholtz, получит следующий вид после преобразований

$$\Delta E = \Delta J \left\{ \frac{A_0}{J + J_0} + \frac{A_1}{(J + J_0)^2 (J + J_2)} + \; . \; . \; . \right\}$$

где A_0, A_1 . . . J_0, J_2 постоянные.

---

[1]) Мы пишем ΔJ вместо dJ у Helmholtz'a, кроме того, букву φ заменили через J.

Если ограничиться двумя членами ряда, мы получим гиперболу, весьма близко подходящую к кривой, наблюденной König'ом и Brodhun'ом и представленной на рис. 21 (C) кривой *ef*.

Дальнейшая проверка закона Helmholtz'а была сделана нами в ряде работ, которыми удалось прежде всего доказать справедливость предположенной Helmholtz'ем суммации отдельных выражений для $\frac{\varphi . d\alpha}{J+d}$ в разных частях поля, если поле не превышает размеров желтого пятна [1]), и было обнаружено, что уравнение Helmholtz'а позволяет определить связь между порогом зрительного раздражения и величиной поля [2]).

Делая опыты с точечными источниками света, когда прирост ощущения выражается величиной $\frac{\sigma}{J+\alpha}$, где σ — площадь, занятая сечением колбочки, нам удалось количественно обнаружить различие в распределении собственного света в сетчатке и показать, что законы рубежного раздражения для желтого пятна также количественно выводятся из уравнения Helmholtz'а [3]).

Если мы пожелали бы, не ограничиваясь fovea centralis, дать законы для раздражений и в периферической части поля, то обнаружили бы, что уравнение (V) и должно быть обобщено далее, при чем суммация должна быть отдельно применена как к области, занятой в освещенном участке палочками, так и к области, занятой колбочками, и общее выражение закона получило бы вид, предложенный нами.

$$\Delta E = K_1 \Delta J \int_0^{\alpha} \frac{\varphi . d\alpha}{J+\alpha} + K_2 \Delta J \int_0^{\beta} \frac{\psi d\beta}{J+\beta} \quad . \; . \; . \; (VI)$$

α и β обозначают собственный свет в колбочках, и в палочках $\varphi d\alpha$ и $\psi d\beta$ соответствующие площади сетчатки, где собственный свет имеет яркость, лежащую между α и $\alpha + d\alpha$ или β и $\beta + d\beta$;

---

[1]) P. Lasareff. Pflüger's Archiv. *142*. p. 235; 1913.

[2]) P. Lasareff. Zs f. Sinnesphysiolog. *48*. p. 171; 1913.

[3]) P. Lasareff. Bulletin de l'Académie des Sciences (Petrograd) p. 883; 1915.

K_1, K_2 постоянные. Закон (VI), как это было показано нами, может дать объяснение всем явлениям прироста ощущений и на периферии сетчатки.

Если для света мы получаем, таким образом, выражение (VI), которое достаточно хорошо передает закон раздражения для слабых и средних яркостей, то при сильных яркостях требуется еще дальнейшая поправка, попытки ввести которую были впервые сделаны Helmholtz'ем; далее закон VI, выведенный для зрения, может оказаться неверным для слуха, вкуса и т. д. Наконец, из формулировки закона неясно с самого начала, что мы должны считать за раздражение для температурного чувства, чувства давления, для чувствительности к воздействию электрического тока и т. д. В самом деле за величину раздражения в последнем случае можно принять или силу тока i, или, по аналогии со светом, энергию, пропорциональную i^2. Все это, таким образом, устраняет общность связи ощущения и раздражения для всех видов раздражений, нарушает общность закона выраженного формулой Helmholtz'a. Поэтому нами были сделаны попытки ближе подойти к анализу основного психофизического закона и дать такую его формулировку, которая была бы применима ко всем органам чувств и ко всем видам раздражений.

Исходные соображения были таковы. Чтобы дать общий закон, связывающий величины ощущения и раздражения, нужно за раздражение принимать не внешние раздражители, а те, одинаковые для всех раздражаемых органов, общие процессы в нервных окончаниях, которые ведут к первичному возбуждению нервов и последующему переносу возбуждения вдоль волокна. Такими первичными возбудителями мы должны в настоящее время считать ионы, и их концентрация может явиться величиной, характеризующей первичное раздражение для нерва. Внешние, вне организма находящиеся раздражители, как свет, тепло, звук, электричество, могут лишь постольку создавать раздражения, поскольку они будут влиять на содержание ионов в органе. А так как чувствительные к раздражителям органы заключают в себе и в покойном, не раздраженном состоянии ионы, то достаточно считать за величину раздражения в Fechner'овском законе концентрацию ионов и считать, что возбуждения различных чувствительных элементов суммируются; отсюда легко можно получить общее выражение для психо-физического закона.

Мы его напишем по аналогии с законом Fechner'a в виде:

$$\Delta E = \sum_{o}^{n} \frac{\Delta C'_1}{C'_1} = K \quad . \; . \; . \; . \; . \; . \; . \; (VII)^{1}),$$

где C'_1 есть концентрация ионов в органе, $\Delta C'_1$—едва заметный для ощущения прирост этой концентрации. Суммирование от 0 до n производится по всем возбужденным элементам, и каждое слагаемое $\frac{\Delta C'_1}{C'_1}$ есть элементарное возбуждение или ощущение Δe. Этот закон, выраженный в самой общей форме и не заключающий никаких специфических раздражителей, должен быть приложим ко всем видам раздражения и должен в одинаковой степени выполняться для зрения, слуха, вкуса и т. д., и мы покажем в дальнейшем, как он действительно в этих случаях прилагается.

Прежде всего мы остановимся на приложении закона к зрению. Фотохимический процесс в зрении разъяснен нашими работами [2]), и концентрация раздражающих ионов, полученная на свету, равна

$$C_1'' = \frac{a_1}{a_2} k J C$$

где a_1 и a_2—коэффициенты реакций: прямой, световой, и обратной, темновой, k—коэффициент поглощения и C—концентрация светочувствительного пигмента.

Если мы допустим, что зрительный пигмент разлагается не только от света, но и от тепла, и что последнее разложение даст концентрацию ионов δ, то общая концентрация $C_1' = C_1'' + \delta = \frac{a_1}{a_2} kJC + \delta$; отсюда находим по основному психо-физическому закону

$$\Delta E = \sum^{n} \Delta e = \Delta J \sum_{o}^{n} \frac{1}{J + \frac{\delta a_2}{a_1 k C}} \quad . \; . \; . \; . \; . \; (VIII),$$

т.-е получаем уравнение, которое, как это легко показать, представляет то же соотношение, как и Helmholtz'евское уравнение VI, и в котором роль a играет величина $\frac{\delta a_2}{a_1 k C}$. Разница

---

[1]) Эта формула дана впервые нами в статье П. Лазарева, Извест. Физич. Инстит. *1*, 49, 117, 152, 160; 1920.

[2]) См. выше гл. III и IV: Ионная теория зрения.

соотношений только в том, что Helmholtz'евское выражение предполагает отдельные воспринимающие элементы сетчатки бесконечно малыми, в нашей же формуле они допускаются конечных размеров, и этим объясняется, почему вместо знака интеграла стоит у нас знак суммы.

Все следствия, которые подтверждены опытами König'a и Brodhun'a и нашими исследованиями, выполняются в нашей формуле (VIII), выведенной из обобщенного психофизического закона. Исходя из формулы $\sum_{o}^{n} \frac{\Delta C_1'}{C_1'} = K$, легко показать, что величина ΔJ при беспредельном возрастании J должна увеличиться, отступая от линейности; в этом и состоят отступления, зависящие от ослепления. В самом деле, если свет настолько ярок, что практически почти все зрительное вещество разложено, то дальнейшее увеличение яркости света, не влияя практически на изменение концентрации раздражающих веществ, не дает никаких новых ощущений, так как ΔJ недостаточно, чтобы вызвать достаточный прирост разложения и связанный с ним прирост ощущения, удовлетворяющий уравнению (VIII).

Чтобы перейти от обобщенного закона Fechner'a к той его форме, которую он должен иметь для слуховых ощущений, мы должны помнить, что при слуховых ощущениях, в противоположность зрительным, раздражение уха тоном определенной высоты вызывает всегда заметное колебание только немногих соседних кортиевых нитей во внутреннем ухе, при чем в колебание приходят настроенные в резонанс с падающим тоном нити, вместе с ними начинают колебаться и волосатые клетки, лежащие на них, в то время как остальные нити, находящиеся вдали от колеблющихся частей, остаются практически в покое. Движение нити по нашей теории возбуждения вызывает разложение звуко-чувствительных веществ в клетках кортиева органа и вызывает появление раздражающих ионов, действующих на окончание слухового нерва. При этом каждый простой тон (без обертонов) дает, таким образом, раздражение только одному (или немногим) нервному волокну, что для зрения должно бы было соответствовать раздражению одной (или немногих) из колбочек или палочек (точечному раздражению).

В формуле VII в этом случае остается только один член. Называя через U силу звука и через β постоянную величину, равную $\frac{\partial \beta_2}{\beta_1 nmC}$, мы находим для звукочувствительных реакций в ухе,

совершенно аналогичных по виду уравнений со светочувствительными реакциями, выражение для едва заметного ощущения, идентичное по форме с тем, которое получается при раздражении одного зрительного элемента,

$$\Delta E = \Delta e = \frac{\Delta U}{U+\beta} = K \quad . \; . \; . \; . \; . \; . \; . \; . \; (IX).$$

Связь между ΔU и U для слуха, по теории, линейная (см. ис. 21, B), между тем как ΔJ и J для зрения имеют связь гиперболическую. Опыт подтвердил это отличие слуха от зрения. Причина этой разницы закона Fechner'а для зрения и слуха лежит в том, что при слухе возможно и почти постоянно встречается раздражение только немногих клеток и одного (или немногих) нервного волокна; мы назовем это раздражение точечным, между тем как при зрительных восприятиях мы имеем дело с раздражениями плоскостными, с раздражениями, охватывающими целую значительную поверхность сетчатки, при которых наступает суммация впечатлений. Как видно из формулы IX, в ухе должно наблюдаться при полном покое органа постоянное раздражение, зависящее от разложения звукочувствительных веществ от тепла и ощущаемое как очень слабый тон. Этот тон мы называем собственным тоном улитки. Работами нашей лаборатории удалось обнаружить существование этого тона и доказать полную справедливость формулы IX [1]).

Прежде всего оказалось возможным обнаружить существование собственного тона улитки так: очень сильный звук после действия на ухо вызвал сильный распад веществ в слуховых клетках, давая последовательный субъективный звук в ухе, длившийся в течение нескольких недель; в то же время возрастала и величина β, представляющая, по теории, собственный звук улитки, зависящий от химических процессов разложения, происходящих в ухе и накладывающихся на процессы распада, вызываемые в данный момент внешним звуком. Увеличение объективного тона, ощущаемого нами, и величины β шло паралельно. Таким образом получилось прекрасное подтверждение теории опытом и установление существования собственного звука улитки.

---

[1]) Работы выполнены П. Н. Беликовым, Г. С. Васильевым и Б. С. Пустовым, см. П. Лазарев. Извест. Физич. Инст. 1, стр. 117, 152; 1920.

У отдельных людей связь U и ΔU выражалась иногда не линейной связью, а приближалась к той связи, которая наблюдалась и при световых ощущениях. Это можно объяснить только тем, что нити кортиева органа настолько тесно связаны друг с другом, что колебание одной из них вызывает совместное колебание многих соседних с ней нитей. В этом случае звуковое раздражение, относящееся, вообще говоря, к типу точечных раздражений, переходит в плоскостное, и соответственно этому и линия, представляющая связь ΔU и U, переходит из прямой в гиперболу (см. рис. 21, C).

Как легко понять, у лиц, имеющих кортиевы нити, тесно связанные между собой, различение близко друг около друга лежащих тонов должно быть понижено. Это и наблюдается в действительности, как показали наши исследования; при упражнении наблюдается переход гиперболы, связывающей ΔU и U, в прямую, соответственно улучшению различения высот близко лежащих звуков; в этом последнем случае мы как бы обыгрываем ухо, подобно тому, как обыгрываются деревянные доски струнных инструментов и нити, плотно соединенные между собою, разъединяются.

Переходя ко вкусу, мы должны указать, что как более старыми работами, так и нашими исследованиями установлено прежде всего, что имеется 4 вида воспринимающих аппаратов, дающих ощущение кислого, соленого, сладкого и горького вкуса. Эти аппараты независимы друг от друга и могут быть раздражены в отдельности. При действии соответственных раздражителей сразу на всю поверхность языка мы получим плоскостное раздражение, и, следовательно, связь концентрации раздражающих веществ и ее прироста, как этого требует ионная теория, должна быть гиперболической; это обнаружено опытами Е. П. Барышевой в нашей лаборатории.

Наконец, пользуясь формулой обобщенного психо-физического закона VII, легко показать, что при электрическом раздражении поверхности кожи отношение $\frac{\Delta i}{t}$ должно быть постоянным. Это отношение было обнаружено ранее А. В. Леонтовичем [1]).

Мы рассмотрели только одну сторону явлений в раздражении, именно: или только следование двух раздражителей разной

---

[1]) А. В. Леонтович, Киевск. Университ. Извест.

силы один за другим (слух, вкус), или их одновременное действие на орган чувства (зрение), при чем мы подбирали едва различающиеся по силе ощущения раздражители. Но возможно один и тот же раздражитель постепенно усиливать (увеличивать, например, силу света) и установить такую скорость его изменения, когда мы будем едва ощущать процесс изменения; как удалось показать нам [1]), в этом случае для зрения мы имеем такое соотношение

$$\frac{dJ}{dt} \cdot \frac{1}{J} = K = Const$$

Можно поставить и более сложные задачи, где ΔE будет зависеть от ряда факторов, напр., от плоскостного распределения, от цвета и т. д.; в этом случае ΔE будет функцией всех этих отдельных факторов, и задачей общего изучения обобщенного закона Fechner'а является исследование этих факторов.

Предполагая, что первоначальное раздражение равно нулю и ионы имеют характер антагонистов, мы найдем рубежное раздражение, которое в случае действия ионов непосредственно приводится к Loëb'овскому закону, положенному нами в основу теории раздражения. В самом деле уравнение $\sum_{o}^{n} \frac{\Delta C_1'}{C_1'} = K$ перепишется в этом случае так:

$$\sum_{o}^{n_1} \frac{\Delta C'_1}{C'_1} - \sum_{o}^{n_2} \frac{\Delta C_2}{C_2} = K;$$

мы полагаем, что элементарное ощущение ΔE или раздражение может быть положительным или отрицательным (C_2' есть концентрация ионов угнетающих). Полагая, что мы имеем дело с порогом раздражения, мы должны за C'_1 и C'_2 считать те концентрации ионов, которые имеются в невозбужденном органе, то есть концентрации b_1 и b_2, таким образом

$$\sum_{o}^{n_1} \frac{\Delta C'_1}{b_1} - \sum_{o}^{n_2} \frac{\Delta C'_2}{b_2} = K \text{ или } \sum_{o}^{n_1} a_1 \Delta C'_1 - \sum_{o}^{n_2} a_2 \Delta C'_2 = K;$$

здесь $a_1 = \frac{1}{b_1}$ и $a_2 = \frac{1}{b_2}$; $\Delta C'_1$ и $\Delta C'_2$ суть рубежные концентрации. А это и есть закон Loëb'а.

---

[1]) P. Lasareff. Pflüger's Archiv. *150*, p. 371; 1913.

Как частный случай этого последнего является Nernst'овский закон раздражения при $\Delta C'_2 = 0$ и при одном роде возбуждающих ионов,

$$\text{тогда } \Delta C'_1 = Const.$$

Таким образом все предложенные до сих пор законы раздражения объединены новым обобщенным психо-физическим законом.

Обобщая закон далее, мы можем распространить его на воздействие одних органов чувств на другие, как это было сделано нами [1]) для влияния органа зрения и слуха, при чем в полном согласии с опытом мы находим, что при значительных силах света J и звука U

$$\Delta E = k_1 \frac{\Delta J}{J} + k_2 \frac{\Delta U}{U},$$

где k_1 и k_2 постоянные.

Остаются неизученными законы мышечного чувства, чувства температуры и сложные явления чувства равновесия и общего чувства с точки зрения обобщенного психо-физического закона. Это и составляет ближайшую и важнейшую задачу психо-физики.

В заключение нам хотелось бы отметить одно обстоятельство, сближающее результаты, полученные при изучении основного психо-физического закона с итогами современной атомистики.

Мы видели, что величина прироста ощущения ΔE всегда является конечной, строго определенной величиной, известным образом зависящей от величины раздражителей. Полное ощущение слагается, таким образом, из элементов конечных размеров, аналогичных квантам энергии, и мы можем, благодаря закону Fechner'а, с полным правом говорить об атомах или квантах ощущения, как это и было отмечено нами еще в 1913 году.

---

[1]) П. Лазарев. Труды клиники болезн. уха, горла и носа. Моск. Унив. 1905 и Изв. Росс. Акад. Наук. 1912.

ГЛАВА ДЕСЯТАЯ.

Заключение.

В изложенной выше теории возбуждения мы пытались распространить на учение о раздражении живой ткани тот метод исследования, который, начиная с классических работ Fourier, являлся и является одним из плодотворнейших методов точного естествознания. Метод этот заключается в том, что из ясно поставленных и определенных гипотез, вероятных на основании собранного опытного материала, выводятся чисто аналитические следствия, связывающие наблюдаемые на опыте величины в виде количественных закономерностей, доступных опытной проверке. Построенная таким образом математическая теория явлений, наблюдаемых в данной области знания, является по своему развитию одинаковой с классической механикой [1]) и на-ряду с этой последней может быть отнесена к области точных наук.

Новым и существенным в изложенной выше теории возбуждения, помимо обобщений, введенных в учение о зрении, слухе, обонянии и т. д., является систематическое приложение математического анализа [2]), который позволяет впервые в учении об

---

[1]) Вот как характеризует, напр., Fourier математический метод, приложенный им к развитию учения о теплопроводности: „Принципы этой теории выведены, как и принципы теоретической механики, из небольшого числа первичных фактов, причину которых геометры не рассматривают, но которые они считают вытекающими из всех наблюдений и подтвержденными всеми опытами“. (Théorie de la chaleur par M. Fourier. P. XI. Paris 1822.)

[2]) Poisson в самом деле пишет в своем трактате о капиллярных явлениях следующее: „Даже в том случае, если известна истинная причина явлений, только математический анализ может открыть их взаимную связь и вывести одни из других, применяя только необходимые данные опыта“. (S. D. Poisson. Nouvelle théorie de l'action capillaire. P. 1. Paris 1831.)

ощущениях установить количественные законы; если бы даже в будущем теория претерпела существенные изменения и даже была вполне оставлена, ее роль не стала бы меньше, ввиду чрезвычайной важности установления количественных связей между изучаемыми явлениями, которое она позволила осуществить. Давая физические объяснения наблюденным экспериментально фактам и связывая их строгими количественными законами в одно целое, теория позволяет обосновать ряд новых закономерностей, еще не бывших предметом опытного исследования, и, следовательно, дает возможность дальнейшей планомерной экспериментальной разработки учения об ощущениях, а это и есть главное, что мы можем требовать от теории [1]). Несомненно, что с дальнейшими успехами опытного изучения явлений надо будет ввести в теорию осложняющие факторы, поправки, и ее первоначальный простой вид получит более сложную и совершенную форму; однако это может быть сделано лишь постепенно, по мере накопления новых опытных фактов, и основные черты теории, определяющие законы эквивалентных материальных процессов в возбудимых органах при равенстве получаемого ощущения, должны остаться в теории ощущений навсегда [2]).

Можно было бы сделать против ионной теории возбуждения возражение, что явления, представляемые ею, рисуются в слишком схематическом виде, что на самом деле сложный биологический процесс, представляющий собою возбуждение, является гораздо более запутанным, чем он изображается в теории. Однако это воз-

---

[1]) См. выше цитированный взгляд Boltzmann'a на значение теории.

[2]) В этом отношении параллельно только что высказанному утверждению можно привести мысль Fourier'a в его „Теории тепла" по поводу оснований теории теплопроводности. „Новые теории,—пишет он,—изложенные в нашем сочинении, соединены навсегда с математическими науками и освовываются, как и эти последние, на незыблемом основании; они сохранят все элементы, которые имеются в настоящее время, и они будут получать непрерывно все большую область приложения. В дальнейшем будут усовершенствованы инструменты и будет увеличено число опытов" (loc. cit. p. XXI). Заканчивая предисловие, Fourier замечает: „Теория будет направлять все эти опыты и им обеспечит точность. Она не может получить значительного усовершенствования, если это усовершенствование не будет основано на опытах, так как хотя математический анализ может из общих явлений дать вывод выражения законов природы, однако специальное приложение этих законов к весьма сложным явлениям требует длинного ряда точных наблюдений" (loc. cit. p. XXII).

ражение, которого больше всего можно ждать со стороны тех биологов, которые стоят далеко от физики и химии, является как раз фактом, имеющим для теории весьма большую ценность и позволяющим систематически расширять область приложений теории.

В самом деле еще Newton[1]) в „Pricipia“, говоря о правилах теоретического исследования, утверждал, что „для естественных процессов причин нужно допускать не больше, чем это нужно для объяснения данных явлений“. Так как в самом начале количественного изучения многое является обрисованным в теории в виде самых общих неопределенных очертаний, то и причины нужно стараться выбрать наиболее общие. Поэтому, напр., в учении о слухе, обонянии и вкусе и отчасти в учении о цветном зрении мы должны допускать процессы в гипотетических веществах, не только в настоящее время не выделенных, но, повидимому, таких, выделение которых будет возможно лишь спустя значительное время. Однако в других случаях к принципам, разъясняющим самые общие количественные законы явлений, мы можем добавить целый ряд новых представлений, заимствованных из эксперимента, и мы получаем таким образом дальнейшее развитие теории, ставящее здание на более прочную фактическую почву, позволяющую глубже проникнуть в изучаемый комплекс явлений.

В таком положении находится теория периферического и отчасти центрального зрения, где все выводы покоятся на строго обоснованных экспериментальных данных и где теория полнее всего количественно проверяется опытом. Однако самый метод построения теории уже с самого начала позволяет, по мере того как движется вперед экспериментальное исследование, видоизменять детали теории, вводя новые, добытые опытом данные, и количественный характер законов, даваемых теорией, постоянно позволяет всякое заключение проверять в лаборатории и, таким образом, все более и более приближать теорию к тому идеалу, который представляет законченная теория сложного физико-химического процесса[2]).

---

[1]) J. Newton. Philosophiae naturalis principia mathematica. P. 357. Amsterdami 1714.

[2]) Эта особенность построения современной точной науки охарактеризована следующими словами Д. И. Менделеева: „Сперва науки, как и мосты, умели строить, опираясь только на немногие глубокие устои и длинные балки;

До сих пор мы рассматривали только одну сторону той роли, которую может играть развитие физико-химической теории возбуждения, именно ее значение в области физиологии и биологии. Но несомненно, что дальнейшие успехи теории могут плодотворно отразиться не только в этих областях. Не подлежит сомнению, что целые ряды вопросов физики и физической химии возникают впервые благодаря теории возбуждения. Стоит только указать на основные законы фото-химических действий, явления диффузии смесей, законы капиллярных явлений в растворах, о которых мы говорили выше, чтобы согласиться с приведенным выше мнением. Многие из возникших таким образом физических работ дают повод к разработке и углублению физических теорий, и это все заставляет видеть в ионной теории возбуждения такую научную доктрину, которая может иметь значение и в соседних областях чистой науки—в области физики и физической химии.

мне желательно было показать, что науки давно уже умеют, как висячие мосты, строить, опираясь на совокупность хорошо укрепленных нитей, каждую из которых легко разорвать, и этим способом проходить пропасти, казавшиеся непроходимыми". Д. Менделеев. Основы химии. Предисловие, стр. V СПБ. 1895.

ПРИЛОЖЕНИЕ.

Соотношение закона „все или ничего" и ионной теории периферического зрения.

Как известно из ионной теории зрения, количество ионов, раздражающих сетчатку, пропорционально яркости света, и, следовательно, в светочувствительном слое образуется тем больше раздражающих веществ, чем интенсивнее освещение ее. Этим, казалось, можно бы было объяснить возможность ощущений света разной интенсивности. С другой стороны, мы знаем, что нервы не могут проводить импульсов разной силы. Нерв или отвечает на раздражение с максимальной силой или не отвечает совершенно. Таким образом, когда количество ионов в сетчатке ниже известного предела, нервы не раздражены; когда же концентрация их переходит известный предел, получается максимальное раздражение нерва. Таким образом на первый взгляд может показаться, что, согласно развиваемой теории, мы не можем воспринимать с различной интенсивностью свет разной яркости.

Чтобы показать, как примиряются между собой два вышеприведенные факта, мы прежде всего вспомним, что под яркостью освещения мы должны разуметь по теории квантов количество квантов, падающее на единицу площади и равное

$$Q = Nh\nu,$$

где N — число упавших квантов, h — постоянная Planck'a и ν—число колебаний света.

Мы должны, далее, представлять себе, что фотохимический процесс в зрительном пурпуре, заключенном в определенной палочке, начинается тогда, когда молекула пурпура в этой палочке поглощает квант энергии. Имея в виду, что измене-

ние степени освещения определенной области сетчатки означает собою изменение количества квантов, упавших на эту площадь за единицу времени, и, следовательно, изменение количества точек поверхности, на которые воздействует свет, мы приходим к заключению, что число точек поверхности сетчатки или число палочек, на которые упали соответствующие кванты, определяет яркость света. Отсюда мы можем заключить, что количество раздраженных элементов, равное количеству квантов, упавших на ту же поверхность, пропорционально яркости освещения света.

Таким образом все противоречие двух вышеприведенных данных устраняется при представлении о мозаичном строении сетчатки и об атомности света, и мы приходим к выводу, что число освещенных в единицу времени палочек, в которых поглощены отдельные кванты, определяет яркость света. Дальнейший вывод из этого факта заключается в том, что при ощущении яркости в мозгу суммируются раздражения, полученные от отдельных палочек, и, следовательно, если мы будем освещать светом различной силы поверхности сетчатки, имеющие разные размеры, так, чтобы число палочек, в которых произошел фотохимический процесс, было бы одно и то же, то и ощущение, получаемое нами, останется одно и то же.

Если площадь сетчатки, освещенная светом, есть S и яркость освещения—J, то упавшая энергия есть $J.S$ и эта энергия равна $Nh\nu$. Если при постоянстве $Nh\nu$ мы будем менять J и S так, чтобы $J.S = Const$, то мы будем получать всегда постоянное ощущение.

Таким образом для порога раздражения необходимо, чтобы

$$Nh\nu = J.S = Const,$$

а это соотношение действительно было наблюдено на опыте и вытекает из обобщенного нами закона Weber'a-Fechner'a.

ОГЛАВЛЕНИЕ.

Стр.

Предисловие 7
Введение 9

ГЛАВА ПЕРВАЯ. Об основном законе возбуждения 17

ГЛАВА ВТОРАЯ. Общие законы раздражения нервов и мышц 29
I. Законы изменения возбудимости под влиянием электрического тока . . . . . —
II. Законы раздражения нервов и мышц электрическим током . . 32
III. О раздражении нервов и мышц механическими сотрясениями, теплом и химическими агентами 37

ГЛАВА ТРЕТЬЯ. Теория световых ощущений при периферическом зрении. 39
I. Исторический обзор . . . . . —
II. Теория световых ощущений при периферическом зрении . . 44
III. Теория явлений приспособления глаза (адаптации) при периферическом зрении 52
IV. О явлениях мелькания при периферическом зрении и о влиянии на них адаптации глаза 61
V. Об электродвижущих силах сетчатки при периферическом зрении 64
VI. О действии лекарств на глаз 67

ГЛАВА ЧЕТВЕРТАЯ. О теории световых ощущений при цветном зрении 69

ГЛАВА ПЯТАЯ. Ионная теория слуха, вкуса, обоняния и кожной чувствительности 96
I. Теория слуха. . . . . —
II. Об ионной теории вкуса, обоняния, осязания и температурного чувства. 107
III. Общее заключение о деятельности органов чувств 114

ГЛАВА ШЕСТАЯ. О распространении возбуждения и об отношении учения о неронах к ионной теории возбуждения 117
I. О распространении возбуждения . . . . . —
II. Отношение учения о неронах к ионной теории возбуждения . 128

ГЛАВА СЕДЬМАЯ. Ионная теория мышечного сокращения 131

Стр.

ГЛАВА ВОСЬМАЯ. О рефлексах и о деятельности нервной системы в целом 138
Общие выводы . . . . . —

ГЛАВА ДЕВЯТАЯ. Основной психо-физический закон и его современная формулировка 151

ГЛАВА ДЕСЯТАЯ. Заключение 166

ПРИЛОЖЕНИЕ. Соотношение закона „все или ничего" и ионной теории периферического зрения 172