

Тривала рухова діяльність нижчих тварин

В. Д. Герасимов

Ця праця є першою спробою підійти з точки зору еволюції функції до проблеми стомлення і відпочинку. Незважаючи на великий інтерес такої постановки питання, воно досі в літературі не висвітлене.

Дане дослідження було проведено на кількох об'єктах: на простіших (черевовійкові інфузорії — існування у інфузорії примітивного нервово-моторного апарату багатьма вченими заперечується); кільчастих червах (п'явки *Hirudo medicinalis*, центральна нервова система яких представлена черевним ланцюжком, поділеним на ганглії і коннективи; на молюсках (*Anodonta*, *Unio*, *Helix pomatia* — вузлова нервова система); на представниках риб і ссавців.

Першим завданням, яке виникло перед нами, було відшукати способи приведення кожної із згаданих тварин у стан рухової діяльності. Потім необхідно було старанно простежити за характером змін діяльності під час тривалих рухів і зробити спробу порівняти стан кожної тварини на початку рухової діяльності і після її припинення.

Стомлення інфузорії здійснювалось у краплі води постійним механічним подразнюванням або в наповнених водою капілярних трубках у полі мілівого електричного струму.

Стомлення беззубки і виноградного слимака досягалось штучним навантаженням — розтягуванням пружинок, підняттям вантажу під час руху по піщаному дну акваріума, вповзанням втору по склу (рис. 1) або повзанням по барабану, що вільно обертається і через який перекинута нитка з вантажем. Цей самий принцип був застосований і для стомлення п'явки. Рухи цих тварин за допомогою блоків передавались на пишучі важелі і записувались на стрічці кімографа.

У виноградних слимаків (*Helix pomatia*) в процесі досліду визначали концентрацію цукру (редукуючих речовин) і молочної кислоти в гемолімфі.

Для стомлення риб (золоті рибки) ми користувались широкою скляною трубою.

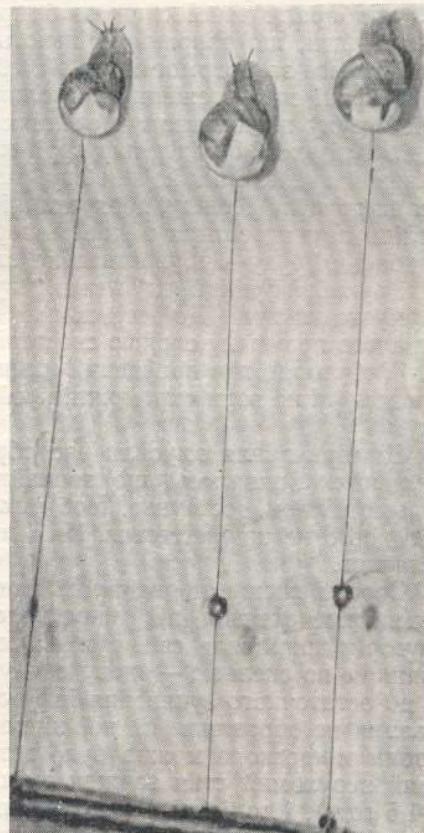


Рис. 1. Виноградні слимаки на склі.

в якій створювався струмінь води такої сили, що риба, намагаючись піднятись проти течії, іноді більшу частину часу «стояла» на місці. У деяких риб також визначали цукор крові. В усіх випадках цукор крові визначали за методом Хагедорна — Іенсена, тобто ми визначали редукуючі речовини, що треба мати на увазі при дальншому вживанні слова «цукор». Молочну кислоту визначали йодометричним способом. Гемолімфу і кров брали безпосередньо з серця тварин пастерівською піпеткою так, як це робив М. В. Єрмаков.

1. Досліди на інфузоріях

Спочатку ми мали на меті простежити за тривалим рухом інфузорій від одного електрода до другого, добиваючись цього зміною напряму електричного струму. Для цього інфузорії поміщались у капілярні трубки діаметром 1,5 мм, заповнені тією самою водою, в якій вони жили в звичайних умовах. До ділянки трубки, на якій провадилося спостереження за рухом тварин, — від кількох міліметрів до 2—4 см — і обмеженої з обох боків ватними тампончиками, підводили тоненькі мідні дротинки, зачищені на кінцях. Струм (від звичайних лужних акумуляторів) підбирали такої сили, щоб при зміні його напрямку можна було ясно бачити, що тварини змінюють напрям свого руху. Спостереження провадились за допомогою малих збільшень мікроскопа.

Зібрані спостереження дозволяють зробити висновок, що після тривалого руху під впливом численних перемикань струму (в одному з дослідів близько 3,5 год.) інфузорії перестають чітко реагувати на це по-дразнення: довжина їх пробігу скорочується навіть при тривалішому, ніж на початку досліду, пропусканні струму в одному напрямку. Проте ці досліди нам здавалися недосить переконливими. Можна припустити, що ослаблення руху відбувається не стільки внаслідок зниження повноцінності рухової функції, скільки в результаті прямого впливу електричного струму на клітини. До того ж нам не вдавалось навіть після порівняно тривалого проміжку спокою спостерігати повне відновлення рухової здатності інфузорій, хоч пройдений ними шлях був не такий великий і в нормальному стані вони спроможні пройти більше, без різких змін характеру руху.

Ці міркування змусили нас обрати інший, більш природний спосіб стомлення. Виявилося, що звичайного постукування по предметному скельцю цілком достатньо, щоб викликати швидкий рух інфузорії, який іноді довго не припиняється. Цим механічним підрязнюванням ми і скористалися.

Спостереження провадилось над однією інфузорією, вміщеною в ямку предметного скельця, під мікроскопом або неозброєним оком. Як тільки інфузорія припиняла свій рух, ми механічним підрязнюванням — постукуванням по скельцю — знову спонукали її рухатись. Дослід провадився аж до остаточного зупинення інфузорії, коли навіть сильні удари і струшування не спроявляли на неї ніякого впливу. Тепер під великим збільшенням мікроскопа можна було встановити повну нерухомість її війок. Такий нерухомий стан завжди змінювався повним відновленням (через 1—1,5 год.), і тоді інфузорію, яку піддавали стомленню, важко було за рухливістю відрізнити від решти інфузорій.

Можна з цілковитою певністю сказати, що після викликаного по-дразненням тривалого руху у інфузорії спостерігається почастішання ритму скорочення вакуолі. Частота скорочень вакуолі змінювалась в межах від чотирьох до шести за хвилину, іншими словами, проміжки між скороченнями, які встановлювались за секундоміром, тривали від 15 до 10 сек. Так, якщо дослід починається при частоті скорочень в 13—14 сек. (проміжки часу між окремими скороченнями), то, примушуючи інфузорію постукуванням по предметному скельцю рухатись, можна було завжди зменшити проміжки між окремими скороченнями вакуолей до 10—11 сек.

Цей ритм зберігався спокою, коли інфузорій поступово сповільнювався до 14—15 і іноді до 16—17.

Якщо керувати речовинами вакуолі інфузорія зі свого тіла ту воду тисків, то слід відзначити, що інші однакових умовних речовин. Таким чином, що з'являється в ній при

За образним підходом цих молюсків ні

Рис. 2. Запис рухової активності інфузорії. Дослід беззубки. Температура в липні — 15 г. Припинення пояснюється тим, що вдалося зануритись

руками за будь-який сім не користуючись ногу, що занурюється в черепашкою.

До черепашки підіймався нитку, яка другим кінцем була зажата вантажем і підтягуючи черепашку, підіймала її. При розслабленій вихідній положенні, ред, і тоді велика частина вже на фоні певного пишучим приладом вимулюється. Кривих дає можливість застосував А. Бернштейн.

Кількість виконаних приблизно. Тривалість рухової здатності опиняється в момент припинення руху. Літні тварини, які діють. Важливо, що рухів, звільнена від нормальних природних спиняється іноді з високими, а частіше з високими. Якщо після тривалої

Цей ритм зберігався ще протягом деякого часу (1—7 хв.) і під час спокою, коли інфузорія майже не рухалась. Після цього ритм скорочень поступово словільнювався, а проміжки між скороченнями збільшувались до 14—15 і іноді до 16 сек.

Якщо керуватися описаним в літературі фактом, що завдяки скороченням вакуолі інфузорія зберігає постійний осмотичний тиск, виводячи з свого тіла ту воду, яка надходить зовні під впливом різниці осмотичних тисків, то слід визнати, що почастішання ритму в наших дослідах (при інших однакових умовах) залежить від появи в клітині осмотично активних речовин. Такими речовинами можуть бути або продукти розпаду, що з'являються в клітині після роботи, або якесь інші речовини, що утворюються в ній при подразнюванні.

2. Досліди на *Anodonta* та *Unio*

За образним порівнянням відомого фізика і натуралисті Реомюра, рух цих молюсків нагадує рухи людини, що, лежачи на землі, хапається

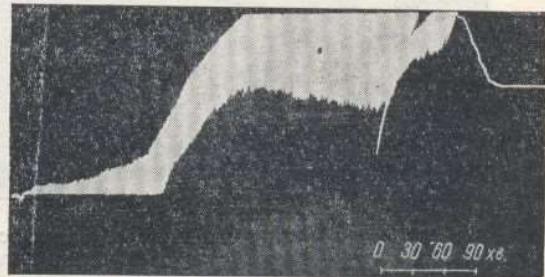


Рис. 2. Запис рухової активності беззубки. Дослід проведений в липні. Температура води 20° С. Вантаж — 15 г. Припинення рухів пояснюються тим, що тварині вдалося зануритись у пісок.

руками за будь-який предмет і тягнеться до нього усім своїм тілом, зовсім не користуючись при цьому ногами. Функцію рук у беззубок виконують ноги, що занурюються в пісок, і м'язи (ретрактори), які з'єднують ногу з черепашкою.

До черепашки ми за допомогою липкого пластиру прикріплювали нитку, яка другим кінцем з'єднувалась з пишучим приладом на пружинці або з вантажем (звичайно 15—25 г). Беззубка, рухаючись вперед і підтягуючи черепашку, розтягує при цьому пружинку або піднімає вантаж. При розслаблюванні ж м'язів черепашка відтягується ниткою у вихідне положення. Тваринам часто вдавалося просуватись трохи вперед, і тоді велика частина рухів (підтягування черепашки) відбувалася вже на фоні певного тонусу (рис. 2). Всі рухи черепашки реєструвались пишучим приладом на закопченій стрічці кімографа, тому висота підйому кривих дає можливість судити про силу скорочень (рис. 3). Такий метод трохи нагадує методику записування скорочень «дзвону» медузи, яку застосував А. Бете у 1910 р.

Кількість виконаної кожною твариною роботи можна врахувати лише приблизно. Тому ми звертали увагу головним чином на зміну рухової здатності організму в різний час після початку діяльності і в момент припинення рухів. Потім ми стежили за розвитком відновного періоду. Літні тварини працюють без зупинки 6—9 год., а іноді навіть кілька діб. Важливо, що беззубка після такої роботи і повного припинення рухів, звільнена від прив'язів або вийнята з піску, ніколи не відновлює нормальних природних рухів по дну акваріума. В усіх випадках вона спиняється іноді з всунутою в пісок ногою і залишається в такому положенні, а частіше через деякий час дуже повільно занурюється в пісок. Якщо після тривалої роботи, не чекаючи зупинення тварини, обережно

вийняти її з піску, то вона буває неспроможна відразу ж занурити в пісок свою ногу, і протягом тривалого часу її нога рие по поверхні піску, а беззубка, лежачи на боці і підтягуючи черепашку, лише обертається навколо своєї осі. Після тривалого стомлення беззубці найчастіше вдається зануритись у пісок тільки до половини черепашки, і тварина залишається в такому положенні іноді понад добу. Після цього тварина виповзає і знову може нормальню пересуватись по дну акваріума. В ос-

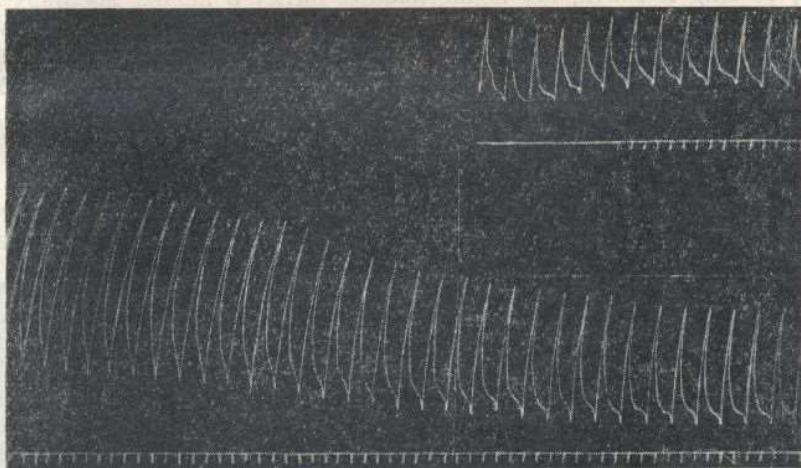


Рис. 3. Розгорнутий запис рухової активності беззубки. Липень. Температура води $22,5^{\circ}\text{C}$. Вантаж — 15 г.

Нижня крива — момент ослаблення сили скорочень; верхня крива — запис рухів наступного дня. Відмітка часу через кожні 20 сек.

новному так поводять себе осінні, ослаблені, беззубки — вони майже не рухаються, а тільки після витягнення на поверхню повільно занурюються в пісок.

Не менш демонстративними були досліди з використанням контрольних тварин. Експеримент ставили так. Щойно впійманих беззубок поділяли на дві групи. Тварин піддослідної групи, призначених для дослідів на стомлення, поміщали описанім вище чином в акваріум, де вони незабаром починали рухатись, тобто підтягували черепашку.

Тварин контрольної групи поміщали на цей час у скляні кристалізатори з водою, але без піску. Таким чином, контрольні беззубки були позбавлені можливості рухатись по дну і перебували у відносно спокійному стані. За кілька годин тварин обох груп переносили в спільній акваріум з рівним піщаним дном і за ними встановлювали уважний нагляд.

Повзаючи по піщаному дну, беззубка залишає на ньому чіткий слід. Отже, завжди можна зміряти довжину пройденого нею шляху.

Наведемо для ілюстрації один дослід. Після багатогодинної діяльності дві піддослідні і дві контрольні беззубки були покладені плиском на деякій відстані одна від одної в спільному акваріумі з температурою води 20°C , поділеному на дві частини штучною перегородкою. Піддослідні тварини були покладені в одну половину, контрольні — в другу. Уже через 30 хв. контрольні беззубки почали пересуватись по дну акваріума (на занурювання ноги в пісок потрібен такий самий час). Одна з піддослідних беззубок тільки через 2,5 год. почала занурюватись в пісок, вперед не просуваючись. Друга залишалася лежати на піску. За цей час

одна з контролюваних в кутках акв

Б в такому положенні (місці, де її наперед вона не повзала); тварини повзали, збираючи підтверджені вигляд піщано

Все це свідчить зниження не тільки рігається просто неза від схожих на них організованих тварин

До цієї думки

Виноградний слідставленому склу самотягом 2—4 год. При початку досліду, поснові до верхньої Тіло і нога під час розважина становить і шується до 6,5 см. і десь біля кінця ноги чень, що йдуть по пів в черепашку. При цьому примусити рухатись

Виноградні слизякій обертається, пе спроможні підняті в потім скорочення від

Робота п'явки (зових органів вици няється. Для досліду присоски тварини активувалась до дна поснала скорочуватись і стережуваних фактів тварини (тонусу). До тварини, або подразни часу у цих тварин то наставало або повне або, при натягуванні при іншому ступені досліду п'явка вдеря тепер їй це вдавалось змінюватись розслабленістю характеру клонічних

Врешті можна б розтягненні), при як розслабленням. При

одна з контрольних тварин проповзла 75 см, не враховуючи пересування в кутках акваріума.

В такому положенні вони були залишені на ніч. Наступного дня друга піддослідна беззубка була знайдена зануреною на тому самому місці, де її напередодні залишили, з щільно зімкнутими стулками (отже, вона не повзала); друга була виявлена в стані повзання. Контрольні тварини повзали, зборознивши усе дно, але так-таки не занурювались. Наочним підтвердженням тривалої активності контрольних тварин слугує вигляд піщаного дна тієї частини акваріума, де вони знаходились.

Всё це свідчить про те, що в описаних дослідах відбувається значне зниження не тільки повноцінності рухової функції, але часто спостерігається просто нездатність до діяльності. Цей стан істотно відрізняється від схожих на нього станів нормального гальмування у більш високоорганізованих тварин.

До цієї думки приводять нас також досліди на слимаках і п'явках.

3. Досліди на слимаках і п'явках

Виноградний слимак *Helix pomatia* повзе вгору по вертикально поставленому склу самостійно, без спеціальних зовнішніх подразнень протягом 2—4 год. При цьому велика сила рухів, яку тварина проявляє на початку досліду, поступово зменшується: слимак уже неспроможний дістати до верхньої мітки, якою були позначені перші його сходження. Тіло і нога під час роботи значно розтягуються; якщо в стані спокою їх довжина становить близько 3 см, то після тривалої роботи вона збільшується до 6,5 см. Черепашка замість положення на спині виявляється десь біля кінця ноги. Слимак рухається дедалі повільніше, хвили скорочень, що йдуть по підошві, стають рідшими, і врешті тварина ховається в черепашку. При подразнюванні її можна ще протягом деякого часу примусити рухатись — повзти, але рухи ці дуже мляви і повільні.

Виноградні слимаки, що повзуть з вантажем 105 г по барабану, який обертається, перебувають в русі близько 1—2 год. Спочатку вони спроможні підняти вантаж на значну висоту, накручуючи барабан, але потім скорочення відбуваються на одному рівні і стають дедалі рідшими.

Робота п'явки (*Hirudo medicinalis*) нагадує скорочення гладком'язових органів вищих тварин і принципово мало чим від них відрізняється. Для досліду тим самим способом фіксували передній і задній присоски тварини або тільки задній (переднім же п'явка сама присмоктувалась до dna посудини). При деякому натягуванні нитки вона починала скорочуватись і розслаблюватись. Для більш зручного аналізу спостережуваних фактів ми завжди починали дослід з сильного напруження тварини (тонусу). Досягалося це або попереднім невеликим розтягненням тварини, або подразнюванням заднього кінця тіла. Через певний проміжок часу у цих тварин тонус змінювався клонічними скороченнями, після яких наставало або повне розслаблення тварини, коли вона повисала на нитці, або, при натягуванні нитки, спостерігалось наростання тонусу, але вже при іншому ступені розтягнення тварини. Наприклад, якщо на початку досліду п'явка вдержуvalа високий тонус, будучи 3 см завдовжки, то тепер її це вдавалось при довжині в 4,5—5 см. Такий тонус також може змінюватись розслабленнями і наступними скороченнями, які набувають характеру клонічних скорочень.

Врешті можна було досягти такого стану (звичайно при дальншому розтягненні), при якому нетривалий тонус швидко змінювався повним розслабленням. При слабому дотику до п'явки скляною паличкою тонус

на деякий час знову відновлювався, але висота його була нижчою, тривалість меншою тощо (рис. 4).

Наприкінці досліду п'явку можна було розтягнути до 13—15 см без будь-яких скорочень або посилень тонусу у відповідь. За короткий проміжок відпочинку тонус поступово збільшувався і повністю відновлювався наступного дня. Такі ж результати були нами одержані при подразнюванні п'явок сильним індукційним струмом.

Закінчути огляд цих спостережень, хочеться повернутись до висловленої вище думки про те, що у цих тварин в даних умовах досліду стомліва діяльність не припиняється загальмуванням даного руху, а доводиться до виснаження рухового апарату. З дослідів можна зробити

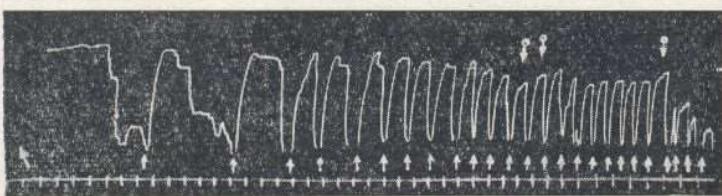


Рис. 4. Нездатність п'явки (*Hirudo medicinalis*) в кінці досліду вдержувати тонус. Жовтень. Температура води 18,5° С.

Стрілкою (↑) позначене слабке короткоспісне механічне подразнення (дотик скляною паличкою). Стрілкою (↓) позначене падіння тонусу при тривалішому подразненні. Відмітка часу через кожні 20 сек.

висновок, що у цих представників нижчих тварин відсутній або надзвичайно слабий процес гальмування в тій формі, яка властива більш високоорганізованим тваринам.

І справді, досліди на хребетних підтвердили наші припущення. Застосовуючи для їх стомлення той самий спосіб, тобто обмежуючи вільне пересування за допомогою спеціальної пастки або капканчика, ми ніколи не могли домогтися тривалої активності тварин. Особливо це показово у мишей. Спочатку миша чинить опір, бігає, гризе картонну підстилку, смикає лапкою тощо, але це збудження порівняно швидко змінюється спокійним станом або навіть сном. Потім повторюється те саме і знову настає сон. Так триває кілька разів. Наступного дня деякі миші були значно спокійнішими і робили набагато менше рухів.

Щодо ще більш високоорганізованих тварин — собак, то ми спеціальних дослідів на них не провадили, але часто спостерігали в лабораторії, коли стомлений собака відмовляється бігати в третбані, а спущений на підлогу нормальню бігає. Це означає, що припинення рухів сталося не внаслідок повного виснаження і нездатності до руху, а було спричинене процесом гальмування. Те саме ми часто спостерігали й у риби, яку стомлювали в струмені води, а потім пересаджували в звичайний акваріум.

Наши досліди на миших за своєю обстановкою та умовами цілком збігаються з дослідами по вивченю реакції подолання в стимульно-перешкодній ситуації за В. П. Протопоповим в дослідах на собаках. Оскільки в дослідах В. П. Протопопова здебільшого застосовували спеціальний стимул у вигляді їжі, то ми вважаємо, що в наших дослідах на миших ми скоріше мали справу з так званим рефлексом свободи (І. П. Павлов, 1916). Певна різниця є також і в нашему тлумаченні зроблених спостережень. В. П. Протопопов надає вирішального значення процесові гальмування, тоді як ми приділяємо спеціальну увагу розмежуванню процесів стомлення і гальмування.

Вважаючи, що доповнити наші спуки до молочної каші (матія). Гемолімфа 1 год. роботи і відрізняється також в крові

З літературних виноградних слизів викликає підвищення як змінюватиметься вої діяльності.

Щодо людей людях), то триває зниження концентрація ходимо в працях І. Шиця (1948), М. М. Жухар (1951) та ін.

Останнім часом таке падіння рівня зане з гальмівними рівень цукру в крові відбуває лише при в результаті розвитку. При підвищенні емблем (Яковлев, Ямпольський)

Проведені на миши коли тварини після концентрація цукру централізацію до стомлення при тривалішій розрігається й у риб припинення рухів. Ми бачили у вищих роботи. На 30-й хвилини вміст цукру є

Щодо молочного 40 хв.

На підставі ви-
ти такі висновки:

1. При застосуванні викликає рухову діяль-
ції — стомлення —

2. Глибоке стом-
лення повільне відновлення

3. У винограді від-
бувається поступове підвищування часно

4. Риби (різно-
рівні опору супер-
вінченою контролю)

5. У вищих ти-
тим, як рухи внаслідок припинення діяль-
ності — процесу гальмування

Важаючи, що дослідження біохімічних зрушень при роботі можуть доповнити наші спостереження, ми, як уже згадувалось, визначали вміст цукру і молочної кислоти в гемолімфі виноградного слимака (*Helix pomatia*). Гемолімфу брали в спокійному стані тварини, через 30 хв.—1 год. роботи і відразу ж після її припинення. Визначення цукру провадилось також в крові риб.

З літературних даних відомо (М. В. Єрмаков, 1936, 1938), що у виноградних слимаків подразнення (зруйнування) нервових гангліїв викликає підвищення вмісту цукру в гемолімфі. Цікаво було з'ясувати, як змінюватиметься кількість цукру під час напруженої тривалої рухової діяльності.

Щодо людей і вищих тварин (досліди провадились переважно на людях), то тривала виснажлива робота майже завжди приводила до зниження концентрації цукру в крові (гіпоглікемії). Такі вказівки знаходимо в працях Кристенсена (1939), А. Б. Фельдмана (1934), А. І. Лівшіца (1948), М. М. Яковлева (1952), Л. Г. Лешкевич (1951), Є. М. Кожухар (1951) та ін.

Останнім часом М. М. Яковлев і його співробітники показали, що таке падіння рівня цукру крові при напруженні м'язової діяльності зв'язане з гальмівними процесами в нервовій системі. На їх думку, «низький рівень цукру в крові не є показником вичерпання вуглеводних запасів, а відбиває лише припинення їх мобілізації з депо. Останнє настає, мабуть, в результаті розвитку в корі головного мозку охоронного гальмування. При підвищенні емоціонального фону вміст цукру в крові підвищується» (Яковлев, Ямпольська).

Проведені нами на виноградних слимаках досліди показали, що, коли тварини після роботи протягом 1,5—3 год. припиняють діяльність, концентрація цукру в гемолімфі вдвое, а іноді втроє перевищує його концентрацію до стомлення. Не знижується кількість цукру в гемолімфі і при тривалішій роботі, викликаній подразненням. Це саме спостерігається й у риб після тривалого опору їх струменю води до повного припинення рухів. Значить, тут є якийсь інший механізм, а не той, який ми бачили у вищих тварин. Вміст цукру збільшується тільки в процесі роботи. На 30-й хвилині напруженої діяльності у виноградних слимаків і риб вміст цукру ще відповідає показникам у контрольних тварин.

Щодо молочної кислоти, то її кількість збільшується в перші 30—40 хв.

Висновки

На підставі викладеного матеріалу ми вважаємо можливим зробити такі висновки:

1. При застосованому нами одноманітному подразнику, який викликає рухову діяльність тварин, зниження повноцінності рухової функції — стомлення — у нижчих організмів значно глибше, ніж у вищих.
2. Глибоке стомлення (одноразове) нижчих організмів дає лише повільне відновлення рухової здатності, але не призводить до їх загибелі.
3. У виноградних слимаків під час тривалої рухової діяльності відбувається поступове збільшення концентрації цукру в гемолімфі. Одночасно підвищується і концентрація молочної кислоти.
4. Риби (різновидність золотої рибки) припиняють діяльність після тривалого опору струменю води, коли вміст цукру в крові в 2—3 рази перевищує контрольні показники.
5. У вищих тварин стомлива діяльність припиняється задовго перед тим, як рухи внаслідок стомлення стають неможливими. Очевидно, що припинення діяльності спричиняється втручанням спеціального процесу — процесу гальмування, дуже слабого у нижчих тварин.

ЛИТЕРАТУРА

- Ермаков М. В., Нервова система і вуглеводний обмін у безхребетних, 1938.
 Кожухар Є. М., Укр. біохім. журн., т. 23, № 1, 1951.
 Лешкевич Л. Г., Физiol. журн. СССР, № 37, в. 4, 1951.
 Лившиц А. И., Бюлл. экспер. биол. и мед., т. 25, в. 6, 1948.
 Протопопов В. П., Условия образования моторных навыков и их физиологическая характеристика, 1935.
 Фельдман А. Б., Праці Всеукр. Ін-ту експер. мед., т. 1, 1934.
 Яковлев Н. Н., Теория и практика физической культуры, т. 15, в. 9—12, 1952.
 Яковлев Н. Н., Врачебный контроль и лечебная физкультура, Медгиз, 1955.
 Bethe A., Handb. der Physiolog. Methodik R. Tigerstedt, Bd I, 1910.
 Christensen E. und Ove Hansen, Biol. Abstr., т. 13, 10965, 1939.

Інститут фізіології ім. О. О. Богомольця Академії наук УРСР,
 лабораторія вищої нервової діяльності.

Продолжительная двигательная деятельность низших животных

В. Д. Герасимов

Резюме

Настоящая работа является первой попыткой подойти с точки зрения эволюции функции к проблеме утомления.

Исследование поставлено на нескольких объектах: на простейших (брюхоресничные инфузории), кольчатых червях (пиявки *Hirudo medicinalis*), на моллюсках (*Anodontia*, *Unio*, *Helix pomatia*), представителях рыб и млекопитающих.

Утомление инфузории осуществлялось в капле воды при постоянном механическом раздражении животного. Как только движущаяся инфузория останавливалась, мы механическим раздражением — постукиванием по стеклу — вновь побуждали ее к движению, и так до окончательной остановки, когда даже сильные удары и встряхивания не оказывали на нее никакого влияния. В этот момент под большим увеличением микроскопа можно было установить полную неподвижность ее ресничек. Такое неподвижное состояние всегда сменялось полным восстановлением.

После вызываемого раздражением движения у инфузории учащается ритм сокращения вакуоли. Частота сокращений вакуоли менялась в пределах от 4 до 6 сокращений в минуту. Другими словами, промежутки между сокращениями, которые определялись с помощью секундомера, составляли от 15 до 10 сек.

Утомление беззубки и виноградной улитки достигалось искусственной нагрузкой — растягиванием пружинок, поднятием груза при движении по песчаному дну аквариума, вползанием вверх по стеклу или ползанием по свободно вращающемуся барабану, через который перекинута нитка с грузом. Тот же принцип использовался и для утомления пиявки.

Движения этих животных при помощи блоков передавались на пишущие рычажки и записывались на ленте кимографа.

У виноградных улиток в процессе опыта определялась концентрация сахара (редуцирующих веществ) и молочной кислоты в гемолимфе.

Для утомления рыб (золотые рыбки) мы пользовались широкой стеклянной трубкой, в которой создавалась струя воды такой силы, что рыба, пытающаяся подняться против течения, иногда большую часть времени «стояла» на месте.

У некоторых рыб также определялся сахар крови по методу Хаггедорна — Иенсена, т. е. мы выявляли редуцирующие вещества.

Гемолимфу и кровь брали непосредственно из сердца животных пасторовской пипеткой так, как это делал Н. В. Ермаков.

Летние беззубки сколько суток. Важно сокращения движения являются обычных движений некоторое время очевидной работы, не из песка, оно не в временем зарыть в не чаще всего удается и животное остается так ведут себя осенне-зимне только после вытаптывания.

Не менее демонстративно заслуживает внимания животных служит в ходились.

Виноградная улитка сокращение стеклу самостоятельное, 2—4 часов. При этом опыте, постепенно удалившись от верхней метки, значительно растягивалось; волны сокращения концов животное приводило в движение.

У утомленной улитки полным расслаблением 13—15 см без каких-либо признаков за время отдыха то исходило постепенно.

Таким образом, снижение полноценности сокращения на него состоявшихся животных ночных.

При применении двигательную деятельность функции — же, чем у высших, данных условиях об слабо проявляющимися.

У виноградных улиток происходит падение гемолимфы. Одновременно с этим, в два-три раза падает концентрация сахара в гемолимфе.

Рыбы (разновидности) после длительного сна, в два-три раза падают концентрация сахара в гемолимфе.

Prolongation

The present research was carried out from the standpoint of the influence of fatigue on the metabolism of the organism. The investigation

Летние беззубки работают без остановки 6—9 часов, а иногда несколько суток. Важно, что животное после такой работы и полного прекращения движений, освобожденное от привязи, никогда не возобновляет обычных движений по дну аквариума. Чаще всего беззубка через некоторое время очень медленно зарывается в песок. Если после длительной работы, не дожидаясь остановки, животное осторожно извлечь из песка, оно не в состоянии бывает даже в течение продолжительного времени зарыть в него свою ногу. После длительного утомления беззубке чаще всего удается зарыться в песок только до половины раковины, и животное остается в таком положении иногда более суток. В основном так ведут себя осенние, ослабленные, беззубки — они почти не двигаются, а только после вытягивания на поверхность медленно зарываются в песок.

Не менее демонстративны опыты с использованием контрольных беззубок. Наглядным подтверждением длительной активности контрольных животных служит вид песчаного дна той части аквариума, где они находились.

Виноградная улитка ползет вверх по вертикально поставленному стеклу самостоятельно, без специальных внешних раздражений в течение 2—4 часов. При этом большая сила, развиваемая животным в начале опыта, постепенно уменьшается — улитка уже не в состоянии доползти до верхней метки, которой отмечались прежние ее подъемы. Тело и нога значительно растягиваются. Затем улитка движется все медленнее и медленнее; волны сокращений, идущие по подошве, урежаются, и в конце концов животное прячется в раковину.

У утомленной пиявки непродолжительный тонус быстро сменялся полным расслаблением. К концу опыта пиявку можно было растянуть до 13—15 см без каких-либо ответных сокращений или усилий тонуса. За время отдыха тонус начинал увеличиваться, но восстановление проходило постепенно.

Таким образом, в этих опытах наблюдается не только значительное снижение полноценности двигательной функции, но часто просто неспособность к деятельности. Это состояние существенно отличается от похожих на него состояний нормального торможения у более высокоорганизованных животных. В этом убеждают нас опыты, проведенные на позвоночных.

При применяемом нами однообразном раздражителе, вызывающем двигательную деятельность животных, снижение полноценности двигательной функции — утомление — у низших организмов значительно глубже, чем у высших. У высших животных прекращение деятельности в данных условиях обеспечивается процессом торможения, очевидно очень слабо проявляющимся у низших животных.

У виноградных улиток во время длительной двигательной деятельности происходит постепенное повышение концентрации сахара в гемолимфе. Одновременно повышается концентрация молочной кислоты.

Рыбы (разновидность золотой рыбки) прекращают деятельность после длительного сопротивления току воды с содержанием сахара в крови, в два-три раза превышающим контроль.

Prolonged Motor Activity in Lower Animals

V. D. Gerasimov

Summary

The present research is the first attempt to approach the problem of fatigue from the standpoint of functional evolution.

The investigation was conducted on several subjects: on Protozoa (gaste-

rociliary infusoria), Annelidae (*Hirudo medicinalis*), Mollusca (Anodontia, *Unio*, *Helix pomatia*), as well as on fish and mammals.

Fatigue was brought about in the infusoria in a drop of water by means of constant mechanical stimulation of the animals.

After the movement induced by the stimulation, the rate of vacuole contraction was accelerated in the infusoria.

Fatigue was induced in Anodontia and *Helix pomatia* by means of an artificial strain — extending springs, lifting a load when moving along the sandy bottom of the aquarium, crawling up a glass surface or a freely rotating drum to which a thread with a load was attached. The same principle was applied in producing fatigue in leeches.

The movement of these animals was transmitted by means of pulleys to recording levers and recorded on a kymograph ribbon.

To induce fatigue in Pisces (goldfish) a wide glass tube was employed in which a stream of water was produced of such force that a fish attempting to rise against the current would be unable to move a great deal of the time.

Summer Anodontae worked ceaselessly 6—9 hours and sometimes for several days. It is important to note that after such work and complete cessation of movement, the animal, freed from the load, never resumes its ordinary movements on the aquarium bottom. Most frequently the Anodontia slowly buries itself in the sand after some time.

No less convincing are the experiments on control Anodontae. A clear corroboration of the prolonged activity of the control animals is furnished by the appearance of the sand bottom of the part of the aquarium where they were located.

Helix pomatia crawls up a vertical glass pane without any special external stimuli in the course of 2—4 hours. Thereafter the snail moves slower and slower, the contraction waves in the sole become rarer, and the animal finally retires into its shell.

In the fatigued leech a transitory tone was soon succeeded by complete enervation.

Thus, not only was a considerable lowering of the motor function observed in these experiments, but there was frequently a sheer incapacity to act. This state differs essentially from the state of normal inhibition resembling it, which is found in more highly organized animals.

With a monotonous stimulus inducing motor activity in animals, such as was applied in this research, the decrease in the motor function — fatigue — is much more profound in lower than in higher organisms.

До характеристики рефлексів

Численні дослідження кровообігу, давно встановлені, показують, що відриття ланки судин має характер. Коли відкривається (або знижується) деякого певного рівня, незважаючи на це, деякий час кров'яний ток зупиняється. Рефлекс, який викликало перше зупинення, так звана адаптація.

При трактуванні цього явища як адаптації, в основі якої лежить зменшення судинного тонусу, можна сказати, що

Критично розглянувши ці результати, можна сказати, що адаптація відбувається відповідно до змін, які відбуваються в судинному тонусі.

Автори встановили, що адаптація відбувається відповідно до змін, які відбуваються в судинному тонусі. Пояснення збуджувальних змін, які відбуваються в судинному тонусі, можна сказати, що адаптація відбувається відповідно до змін, які відбуваються в судинному тонусі.

Швидкість адаптації від ступеня концентрації центральної нервової системи залежить від того, які зміни відбуваються в судинному тонусі. Адаптація відбувається відповідно до змін, які відбуваються в судинному тонусі.

Застосовуючи криві, які відповідають рівні, незалежні від