

ИЗ ИСТОРИИ НАУКИ

УДК 612:09;920 001

А. Д. Ноздрачёв, Ю. П. Пушкарёв

ВСЯ ЖИЗНЬ В ОБЩЕСТВЕ НЕРВНО-МЫШЕЧНОГО ПРЕПАРАТА (по поводу 160-летия со дня рождения Н. Е. Введенского)

Член-корреспондент Императорской Санкт-Петербургской академии наук Николай Евгеньевич Введенский родился 28 апреля 1852 г. в с. Кочково Тотемского уезда Вологодской губернии, в семье сельского священника. В 1862 г. он поступил в Вологодское духовное училище, после окончания которого в 1868 г. продолжил обучение в Вологодской духовной семинарии. Условия здесь были не из легких. Вспоминая эти времена, Н. Е. Введенский говорил: «Расстояние от села Кочково до Вологды 75 верст, я и брат Вячеслав 3 раза в год в лаптях ходили пешком. Легко идти было в лаптях, особенно в зимнее время» (неопубликованные воспоминания И. А. Ветюкова) [1–5].

Окончив духовную семинарию в 1872 г., Н. Е. Введенский поступил на физико-математический факультет Санкт-Петербургского университета. Его выбор не был случайным. 60–70-е гг. XIX ст. считались в России «эпохой просветителей». Одним из самых страстных пропагандистов естествознания был в то время Д. И. Писарев. Он считал, что мыслящий человек должен признавать истинным лишь то, что он получал в результате измерений, вычислений, опыта. К числу поклонников Д. И. Писарева относился и И. П. Павлов, судьба которого на ранних этапах в чем-то перекликается с судьбой Н. Е. Введенского.

В 70-х гг. окончательно сложилось народничество и его теория «крестьянского социализма». Лозунг «в народ», брошенный А. И. Герценом, был подхвачен революционным поколением конца XIX в. Этот призыв был воспринят и Н. Е. Введенским, который активно включился в «хождения в народ», выезжая с этой целью в различные губернии России. Однако полиция не дремала, и вскоре начались массовые аресты. Николая выследили в с. Ловать Жиздринского уезда и арестовали за деятельную пропаганду в среде местных крестьян. Так прервалось двухлетнее пребывание студента Н. Е. Введенского в Санкт-Петербургском университете.

Из числа арестованных в 1874–1875 гг. было привлечено к суду 193 человека, в том числе А. И. Желябов, С. Л. Перовская, И. Н. Мышкин и др. Подсудимым инкриминировалось противозаконное сообщничество, имевшее целью «ниспровержение и изменение

Ноздрачёв Александр Данилович — д-р биол. наук, академик РАН; профессор Санкт-Петербургского государственного университета; e-mail: and@infran.ru

Пушкарёв Юрий Петрович — профессор Санкт-Петербургского Российского государственного педагогического университета им. А. И. Герцена; e-mail: and@infran.ru

© А. Д. Ноздрачёв, Ю. П. Пушкарёв, 2013

порядка государственного устройства — статья 250 “Уложения о наказаниях”. Введенский провел в тюрьме три с лишним года. К счастью, по приговору суда он попал в группу оправданных. Однако за ним был установлен строгий полицейский надзор, который не прекращался вплоть до падения царского режима. Преодолев целый ряд препятствий, осенью 1878 г. Н. Е. Введенский снова поступил в университет, где сразу начал работать на кафедре под непосредственным руководством И. М. Сеченова» [1–4].

Трехлетнее тюремное заключение молодого человека не прошло бесследно и наложило определенный отпечаток на характер и всю его дальнейшую жизнь. Окружающим он представлялся скромным и неразговорчивым, недоверчивым и замкнутым человеком, предпочитавшим оставаться в тени, не выделяясь из толпы, в то же время предприимчивый, крепкий труженик, инициативный и упрямый искатель новых дорог. Любимым делом и призванием для Николая Евгеньевича была экспериментальная работа вдали от всякого шума, по возможности в самом далеком кабинете лаборатории, один на один с препаратом. Сам о себе в последнюю беседу с А. А. Ухтомским тотчас после его юбилейного чествования взволнованный Николай Евгеньевич произнес: «Ведь можно сказать, что я провел жизнь в обществе нервно-мышечного препарата» [4, 5]. Сказанные им слова не были преувеличением. Он был типичным представителем той старой и славной плеяды физиологов, которая отдавала все силы на изучение маленького кусочка жизни — нервно-мышечного препарата — в той уверенности, что изучить до конца механизм жизни этого кусочка — значит найти принципиальные пути для проникновения в наиболее сложные загадки процесса возбуждения. Жизнь этого убежденного холостяка была целиком отдана научной работе.

Н. Е. Введенский начинает работать в лаборатории И. М. Сеченова в 1878 г. Экспериментальная работа на первых порах сочеталась с временной службой в зоотомическом кабинете. Эта работа не помешала ему опубликовать две статьи, касавшиеся физиологии нервных центров. В первой из них «*О дыхательной периодичности в иннервации движений Rana temporaria*» [6] удалось показать, что раздражение афферентных волокон, идущих к центрам блуждающего или верхнего гортанного нервов создает в этих центрах состояние тонического возбуждения. Если на этом фоне произвести раздражение любых других центростремительных нервов, например, нервов конечностей, то рефлекторная реакция осуществляется не в их моторных центрах (конечностей), а в дыхательном центре, суммируясь с эффектом от раздражения блуждающего нерва [6]. Впоследствии эту работу Николая Евгеньевича исключительно высоко оценил его ученик А. А. Ухтомский, видя в ней пример доминантного состояния, когда возбуждение в доминантном очаге подкрепляется «сторонними» раздражениями и сопряженно тормозит другие реакции [5, 7].

Вторая работа была посвящена изучению влияния света на возбудимость нервных центров лягушки. Оказалось, что даже такой слабый, подпороговый раздражитель, как диффузный дневной свет, может влиять на возбудимость спинальных центров. Определяя изменения рефлекторной возбудимости по методу Тюрка, Н. Е. Введенский показал, что в освещенной лапке лягушки возбудимость повышается, а в затемненной падает. Если теперь повернуть лягушку на 180° и таким образом поменять лапки местами, то характер их возбудимости изменяется в противоположном направлении. Таким образом, уже в этой студенческой работе впервые наметились представления о реципрокных изменениях возбудимости в спинномозговых центрах. Обе работы

начинающего Н. Е. Введенского были представлены И. М. Сеченовым к премии в память I Съезда русских естествоиспытателей и врачей.

В 1879 г. Н. Е. Введенский заканчивает университет и с 1881 г. работает лаборантом у И. М. Сеченова. В этот же период при поддержке Ивана Михайловича и ректора университета А. П. Бекетова, используя небольшую сумму приработанных на стороне денег, Николай Евгеньевич выезжает за границу, где посещает лаборатории таких выдающихся немецких физиологов как Р. П. Гейденгайн, Э. Г. Дюбуа-Реймон, Г. Л. Ф. Гельмгольц, Э. Ф. И. Гоппе-Зейлер, И. Боумен.

В 1883 г. в Бюллетенях Петербургской академии наук появилось сообщение Н. Е. Введенского, где он излагал результаты своих исследований, начатых в лаборатории Э. Г. Дюбуа-Реймона и позволивших ему установить возможность телефонического выслушивания токов действия и их ритмов в нервном стволе [7]. Результаты этих исследований были приведены в его магистерской диссертации, блестяще защищенной в 1884 г. [6]. *Эта работа фактически положила начало электрофизиологии в России в широком понимании этого слова.* В диссертации были даны телефонограммы мышц и нервов. Помимо того, обсуждался *вопрос об относительной неустойчивости нерва, способного воспроизводить ритм раздражения в течение 9 ч.* Раздражая скелетную мышцу непосредственно или через нерв, Н. Е. Введенский определил, что в нервно-мышечном синапсе трансформируется высокий ритм нерва в более редкий ритм мышцы. Эти первые данные уже *закладывали основы учения об «относительной лабильности», как выражении временных характеристик возбудимых систем.*

Открытия Николая Евгеньевича были слишком неожиданными при сложившихся в то время в физиологии представлениях и вызвали скептическое недоверие в среде коллег к данным ученого. С нападками на телефонические исследования выступили профессора А. Феоктистов, С. И. Чирьев, называвшие эту работу «блестящим обнаружением невежества» [4, 5, 8]. Н. Е. Введенский с исключительной стойкостью подлинного новатора защищал не только свой метод, но и полученные с его помощью факты. Он написал специальную записку в Академию наук по поводу «критической» книги А. Феоктистова. Академия создала комиссию, которая постановила удовлетворить жалобу Н. Е. Введенского и «изъять из продажи» сочинение А. Феоктистова [4, 9, 10].

Позднее Н. Е. Введенский демонстрировал телефонический метод на II и III Международных конгрессах физиологов в Льеже и Берне. В 1912 г. немецкий профессор Питер подтвердил данные Николая Евгеньевича уже с помощью струнного гальванометра [1, 9]. Таким образом, Николай Евгеньевич победил своих официальных оппонентов, среди которых был даже И. П. Павлов, отмечавший в 1888 г., что: «вся система телефонических фактов Н. Е. Введенского есть ряд ошибок наблюдения» [11].

Достаточное число возражений получил также тезис Н. Е. Введенского о неустойчивости нерва. От скепсиса не удержался даже его учитель И. М. Сеченов, который считал, что при продолжительном раздражении нерва в нем обязательно должно развиваться утомление, связанное с тратами питательных веществ. Однако Николай Евгеньевич как рыцарь без страха и упрека продолжал отстаивать истинность своих экспериментальных фактов. Точка в этой дискуссии была поставлена лишь после смерти Н. Е. Введенского, когда А. Хилл в 1926 г. с помощью сконструированных им термопар определил начальное и задержанное теплообразование в возбужденном нерве.

Несомненно, умение отстаивать свою точку зрения, уверенность в чистоте полученных экспериментальных фактов — составляли сильную сторону характера

Н. Е. Введенского. «Когда Николай Евгеньевич подмечал хотя бы намеки на подтасовывание фактов или выводов со стороны работника, это неисправимо ложилось на все дальнейшие отношения Николая Евгеньевича к сотруднику», — пишет А. А. Ухтомский в статье посвященной памяти своего учителя [3, 10, 11].

Оригинальные телефонические исследования послужили отправной точкой для дальнейшего анализа механизмов проведения и трансформации нервных импульсов в нервно-мышечном аппарате. Наиболее полно его представления по этому вопросу изложены в докторской диссертации «О соотношениях между раздражением и возбуждением при тетанусе», защищенной в 1886 г. [6, 10, 11].

Сочетая электрофизиологическую и миографическую регистрацию деятельности нервно-мышечного аппарата, Н. Е. Введенский показал, что аппарат представляет собой гетерогенную систему, каждое из звеньев которой обладает различной способностью воспроизводить определенный ритм возбуждений. Для нерва этот ритм достигает 400 периодов возбуждений в 1 с, для мышцы — 200–250, и для нервно-мышечного синапса — 100–150 в 1 с соответственно. При ритмическом раздражении нерва предельный ритм отдельных возбуждений препарата лимитируется звеном, обладающим наименьшей функциональной подвижностью, т. е. нервно-мышечным синапсом [4, 6, 10, 11].

Под *функциональной подвижностью* или *лабильностью* Н. Е. Введенский понимал *большую или меньшую скорость элементарных реакций, сопровождающих функциональную деятельность*. Позднее для упрощения было введено понятие меры лабильности, как максимального числа электрических осцилляций, которое данный физиологический аппарат может воспроизводить в 1 с в соответствии с ритмом раздражения. Вторым важным моментом, отмеченным в докторской диссертации, касался зависимости интенсивности возбуждения от частоты раздражения [12].

Оказалось, что каждое раздражение не только обуславливает возникновение одиночного возбуждения, но и оставляет за собой след в виде изменений возбудимости ткани к последующим ритмическим раздражениям. В соответствии с этими изменениями возбудимости Николай Евгеньевич различал интервал невозбудимости (идентичный абсолютной рефракторной фазе), когда возбудимость снижена до нуля. За интервалом невозбудимости следует экзальтационная фаза повышенной возбудимости. В зависимости от того, попадает ли каждое последующее раздражение в интервал невозбудимости или в экзальтационную фазу, итоговый результат реакции (сокращение мышцы) будет различным. Если каждое последующее раздражение попадает в экзальтационную фазу — сокращение мышцы будет максимальным или иметь характер оптимума, если — в интервал невозбудимости, то итоговая реакция — (сокращение) будет минимальной [7, 9, 10].

Таким образом, Н. Е. Введенский *впервые показал, что реакция возбудимой ткани определяется, с одной стороны, ее физиологической лабильностью, с другой — величиной и частотными характеристиками действующего раздражителя*. Огромная заслуга Николая Евгеньевича состоит в использовании точных количественных критериев оценки изменений функционального состояния возбудимых тканей.

Следующий исследовательский этап состоял в создании искусственного аналога нервно-мышечного синапса для анализа процессов взаимодействия волн возбуждения. В качестве такого аналога Н. Е. Введенский использовал нерв, один из участков которого подвергался альтерации раствором наркотика, снижавшим лабильность

в данной области. Оказалось, что в месте действия наркотического вещества нерв отвечает реакцией местного стационарного возбуждения, переходящего в ходе альтерации в торможение и блокаду проведения. Этот переход носит фазный характер. Первая фаза — электропозитивная — характеризуется ростом трансмембранной поляризации, снижением возбудимости, подъемом лабильности, укорочением хронаксии и, как было показано позднее, повышением дисперсности тканевых коллоидов. Эта фаза, названная позднее анэлектротонической, соответствует первичной реакции ткани на действие слабых раздражителей. В классических опытах Н. Е. Введенского таким слабым раздражителем являлось начальное действие растворов 0,5–1% новокаина или кокаина [4, 6–8].

Вслед за анэлектротонической фазой в ходе более длительного действия наркотика возникала катэлектротоническая фаза или «фаза магнитных бурь» по Н. Е. Введенскому. Измерение разности потенциалов между альтерированным и нормальным участками нерва с помощью струнного гальванометра показало, что в эту фазу наблюдаются периодические колебания, регистрируемой разности потенциалов, повышение возбудимости при средних значениях лабильности и хронаксии. Более поздние исследования университетской школы связали катэлектротоническую фазу с деполяризацией клеточной мембраны, при которой генерируются потенциалы действия и проявляется авторитмический характер деятельности нервного волокна [13–16].

Вторая стадия — парадоксальная, когда амплитуда одиночного мышечного сокращения в ответ на более сильные стимулы была ниже, чем таковая при раздражении электрическими стимулами умеренной силы. В понимании Н. Е. Введенского сильные стимулы вызывали волну возбуждения, которая, достигнув наркотизируемого участка, еще более увеличивала его электроотрицательность и снижала лабильность [7].

Дальнейшее действие наркотика (усиление раздражения в ходе эксперимента) приводило к переходу к третьей тормозной стадии, когда возбудимость и лабильность падали до нуля и наступала блокада проведения через альтерированный участок нерва. В итоге мышца переставала сокращаться при использовании и сильных, и средних по своей силе электрических стимулов. Состояние углубляющегося наркоза, или торможение, является обратимым в случае своевременного прекращения действия наркотического вещества, что достигалось отмыванием его физиологическим раствором. Проведение восстанавливалось, проходя через те же стадии в обратной последовательности.

Учитывая, что альтерируемый участок нерва электроотрицателен, а снижение трансмембранной поляризации (деполяризация) обычно связано с процессом возбуждения, Николай Евгеньевич допустил наличие в данном участке нерва перехода от распространяющегося возбуждения к местному, застойному очагу, к местному стационарному возбуждению и обозначил его термином парабиоз. Стационарное возбуждение усиливается при приходе к альтерированному участку волн возбуждения, вызванных раздражением нерва сильными электрическими стимулами [4–8, 9, 12].

Второй принципиально важный вывод состоял в том, что торможение является модификацией возбуждения в тех случаях, когда оно превращается в застойный, нераспространяющийся очаг. По современным представлениям это пример вторичного торможения (торможение Введенского), которое следует за процессом возбуждения и формируется без участия специализированных структур и тормозных синапсов, где торможение возникает первично. Представление о развитии парабиоза складывалось

у Н. Е. Введенского не только под влиянием собственных работ, но и работ другого физиолога, тоже ученика И. М. Сеченова — Бронислава Фортунатовича Вериго [15, 17, 18].

Ему принадлежит открытие катэлектротонической депрессии, наступающей вслед за повышением возбудимости в области катэлектротона (при пропускании постоянного тока через нерв). Этот установленный Б. Ф. Вериго в 1883 г. факт предвосхитил современную теорию аккомодации или приспособления ткани к медленно нарастающему раздражению, приспособлению, обусловленному ростом порога и критического уровня деполаризации при длительном и сильном действии катода постоянного тока. Оказалось, что в основе этого явления лежит инактивация Na — каналов клеточной мембраны.

В своем очерке, посвященном пятнадцатилетию советской физиологии, А. А. Ухтомский писал: «будущий историк русской физиологии мог бы заинтересоваться задачей, проследить взаимное влияние молодых работников сеченовской лаборатории начала 80-х годов друг на друга, это — Н. Е. Введенского и Б. Ф. Вериго. Оба они очень самостоятельны в отношении своего учителя И. М. Сеченова: зарядив их общими положениями и громадным рабочим энтузиазмом, И. М. Сеченов мало дает себя знать в самом ходе их работ. Он отнюдь не подавлял учеников — их мысль шла по-своему» [19].

Итак, открытие Б. Ф. Вериго катодической депрессии позволило Н. Е. Введенскому утвердиться в правильности представления, согласно которому возбуждение, торможение и наркоз являются выражением принципиально одной и той же природы. Эти представления были отражены в монографии Николая Евгеньевича под тем же названием «*Возбуждение, торможение и наркоз*», которая вышла в 1901 г. [7]. Именно с этой монографии Николая Евгеньевича начинается целая серия работ, посвященных учению о парабозе, учению о механизмах перехода возбуждения в торможение. В связи с этим вокруг него спланивается группа талантливой молодежи, развивающей экспериментальную основу учения о парабозе. В 1898 г. в лаборатории Н. Е. Введенского появляется Н. Я. Пэрна, его талантливый многолетний сотрудник. В студенческую группу приходят П. Г. Мезерницкий, П. К. Судаков, Е. В. Соловьев, Н. Я. Кузнецов, Б. И. Бируков и др. [1, 4, 9, 10, 20].

В 1902 г. в числе начинающих работников появляются будущий академик А. А. Ухтомский, В. П. Порембский и А. Д. Бурдаков. В 1904 г. в творческий коллектив кафедры вливается И. А. Ветюков, который по меткому выражению А. А. Ухтомского был «постоянным оруженосцем» Николая Евгеньевича. В 1906 г. под началом Н. Е. Введенского начинают свою исследовательскую деятельность И. С. Беритов — будущий академик, глава физиологов Грузии, будущий академик биохимик А. В. Палладин. Позднее в 1910 г. в числе студентов появляются А. А. Бружес и Н. П. Резвяков — впоследствии известный исследователь в области физиологии труда. С 1911 г. к изучению вагусного торможения на сердце привлекается Д. С. Воронцов — будущий украинский академик. С 1910 г. в студенческой группе лаборатории начинает работать Л. Л. Васильев — ставший в военные годы преемником А. А. Ухтомского на посту заведующего кафедрой физиологии ЛГУ, член-корр. АМН СССР. В этот же период начинается творческая деятельность М. И. Виноградова — впоследствии заведующего кафедрой физиологии труда ЛГУ [3, 15, 18, 21, 22].

Этот далеко не полный перечень соратников Николая Евгеньевича свидетельствует о том, что физиологическая кафедра Петербургского университета помимо средоточия огромных научных достижений являлась также кузницей кадров, которые впоследствии осуществляли прогрессивное развитие физиологической науки в советский период.

Имя Н. Е. Введенского, как одного из создателей университетской физиологической школы, неразрывно связано с его большой просветительской и общественной деятельностью. Он представлял российскую физиологическую науку на международных конгрессах в Льеже, Берне, Кембридже, Париже, Турине, Будапеште и Вене. В 1900 г. Н. Е. Введенский был избран почетным президентом парижского конгресса медицины, а затем представителем от России в Бюро по организации международных съездов физиологов [3, 15, 21, 22].

В России Николай Евгеньевич состоял членом совета Петроградского общества естествоиспытателей, членом Общества психиатров, председателем биологического отделения Русского общества охранения народного здоровья, член-корр. Российской академии наук (с 1909). Он принимал живое участие в организации школьного и общественно-благотворительного дела, состоял председателем Общества вспомоществования бедным Кочковского прихода Вологодской губернии [1, 3].

Н. Е. Введенский, обладавший огромной настойчивостью и неутомимостью в решении научных задач, посещал лабораторию даже в трудные годы гражданской войны. По этому поводу Н. Я. Пэрна пишет следующее: «положительно не приходилось видеть других таких примеров — в голодное, холодное время, когда все съезжилось и спряталось и все пустовало, он семидесятилетний, приходил в лабораторию, и в пальто и в калошах, с поднятым воротником, стоял перед приборами в замерзшем помещении и делал свои опыты. И он делал их до самого последнего времени, до конца своей жизни. Всю жизнь он, как рыцарь, был неуклонно предан своей даме — экспериментальной науке. И, как рыцарь, он остался верен ей до самой смерти».

Николай Евгеньевич Введенский умер на 71-м году жизни 3 сентября 1922 г. в родном с. Кочкове, куда выехал из Петрограда во время летних каникул, будучи уже тяжело больным. Здесь он и был похоронен местными крестьянами, с большой теплотой относившимися к своему именитому земляку. Этот выдающийся ученый оставил после себя научное наследие, которое обессмертило его имя.

Литература

1. *Аршавский И. А.* Н. Е. Введенский. М.: Госуд. изд.-во медицинской литературы, 1950. 182 с.
2. *Бабий Т. Б.* Биологи: библиографический справочник. Киев: Изд.-во Наукова думка, 1984. 813 с.
3. *Ухтомский А. А.* Н. Е. Введенский (по поводу 15-летия со дня кончины) // Физиол. журн. СССР. 1937. Т. 23. С. 183.
4. *Терехов П. Г.* Николай Евгеньевич Введенский. М.: Изд.-во АН СССР, 1958. 106 с.
5. *Терехов П. Г.* И. М. Сеченов в Санкт-Петербургском университете // Вестн. Ленингр. ун-та. 1954. № 17. С. 61–78.
6. *Матюшкин Д. П.* Литература к 100-летию со дня рождения Н. Е. Введенского // Физиол. журн. СССР. 1953. Т. 39, № 2, С. 247–256.
7. *Ухтомский А. А.* Н. Е. Введенский и его научное дело // Русский физиол. журн. 1923. Т. 6, вып. 1–3. С. 5–19.
8. *Коштовац Х. С.* Очерки по истории физиологии в России. М.; Л.: Изд.-во АН СССР, 1946. 494 с.
9. *Виноградов М. И.* Учение Введенского об основных нервных процессах. М., 1952.
10. *Кривой И. И., Матюшкин Д. П., Ноздрачев А. Д.* Н. Е. Введенский — один из основателей петербургской университетской физиологической школы // Вестн. С.-Петерб. ун-та. Сер. 3: Биология. 2002. Вып. 2. С. 55–69.
11. *Латманисова Л. В.* Закономерности Введенского в электрической активности возбудимых единиц. Л., 1949
12. *Введенский Н. Е.* Полное собрание сочинений. Л., 1952. Т. 3. Л., 1953. Т. 4.

13. Ухтомский А. А. Физиологический институт Ленинградского университета в истории своего возникновения // Собр. соч. в 6 т. Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1950–1962. Т. 5. 1954. С. 120–152.
14. Ноздрачёв А. Д., Галанцев В. П. Физиологический институт Санкт-Петербургского университета в истории своего развития // Физиол. журн. 1994. Т. 80, № 8. С. 175–195.
15. Ноздрачёв А. Д., Лапицкий В. П. Феномен истории естествознания кафедры общей физиологии Санкт-Петербургского университета. СПб.: Изд-во С.-Петерб. ун-та, 2006. 374 с.
16. И. П. Павлов — первый Нобелевский лауреат России. Нобелевская эпопея Павлова / Ноздрачёв А. Д., Поляков Е. Л., Зеленин К. Н., Космачевская Э. А., Громова Л. И., Болондинский В. К. СПб., 2004. Т. 1. 528 с.
17. Ноздрачёв А. Д., Самойлова Л. А., Качалов Ю. П. Двенадцать сеченовских лет (1876–1888) петербургского университета // Физиол. журн. СССР. 1991. Т. 77, № 11. С. 126–131.
18. Ноздрачёв А. Д., Самойлова Л. А., Савченко Б. Н. Н. Е. Введенский — учитель // Физиол. журн. 1993. Т. 79, № 1. С. 132–139.
19. Ухтомский А. А. К пятидесятилетию советской физиологии (1917–1932). // Собр. соч. в 5 т. Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1950. Т. I. С. 30
20. Пэрна Н. Я. Жизнь человека (Из дневниковых записей) СПб., 1993. 177 с.
21. Павловская энциклопедия. Люди. События. Факты: в 2 т. / Ноздрачёв А. Д., Поляков Е. Л., Космачевская Э. А., Громова Л. И., Вовенко Е. П. СПб.: «Гуманистика», 2011. Т. 1: А–П. 632 с.
22. Павловская энциклопедия. Люди. События. Факты: в 2 т. / Ноздрачёв А. Д., Поляков Е. Л., Космачевская Э. А., Громова Л. И., Вовенко Е. П. СПб.: «Гуманистика», 2011. Т. 2: Р–Я. Приложения. 576 с.

Статья поступила в редакцию 13 сентября 2011 г.