

ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ СССР

ИМЕНИ И. М. СЕЧЕНОВА



Том XXXVI, № 1

ЯНВАРЬ — ФЕВРАЛЬ



1950

ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР

ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ СССР

имени И. М. СЕЧЕНОВА

Основан И. П. ПАВЛОВЫМ в 1917 г.

Том XXXVI

№ 28.



АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ВСЕСОЮЗНОЕ ОБЩЕСТВО ФИЗИОЛОГОВ, БИОХИМИКОВ И ФАРМАКОЛОГОВ
ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ СССР им. И. М. СЕЧЕНОВА

Основан И. П. ПАВЛОВЫМ в 1917 г.

Редактор академик **Л. А. ОРБЕЛИ**

Редакционная коллегия:

Э. А. Асратян, К. М. Быков, Г. В. Гершуни, Н. И. Гращенков,
С. М. Дионесов, Х. С. Коштоянц, Е. М. Крепе, Н. И. Михельсон,
Л. А. Орбели, И. П. Разенков, А. В. Тонких

ПРИВЕТСТВИЕ ТОВАРИЩУ И. В. СТАЛИНУ ОТ АКАДЕМИИ НАУК СССР

Дорогой и горячо любимый Иосиф Виссарионович!

В день Вашего семидесятилетия Академия Наук Союза Советских Социалистических Республик шлет Вам, великому кормчему страны социализма, свой пламенный, сердечный привет.

В Вашем лице Академия Наук приветствует борца, мыслителя, ученого, посветившего всю свою жизнь революционной борьбе за освобождение рабочего класса и всех трудящихся, мудрого учителя и вождя героической партии большевиков, советского народа и всего прогрессивного человечества.

С каждым новым днем все яснее открывается перед трудящимися всего мира величие исторических подвигов, совершенных и совершаемых Вами в борьбе за победу дела социализма, мира и демократии, за создание счастливой и радостной жизни на земле.

Великая Октябрьская социалистическая революция, осуществленная народами России под гениальным водительством Ленина и Сталина, открыла новую эру развития человеческого общества, эру крушения капитализма и торжества социализма, знаменующую начало подлинной истории человечества.

Под Вашим мудрым руководством построен социализм в нашей стране, одержана решающая победа над фашизмом в Великой Отечественной войне, победа, которая открыла путь к торжеству народной демократии в ряде стран Европы и Азии, путь к созданию могучего лагеря мира, социализма и демократии, объединяющего ныне более 800 миллионов человек.

Всемирно-исторические победы социализма, успешное движение нашего народа по пути к коммунизму есть величайший триумф марксистско-ленинской науки об обществе, о законах пролетарской революции, о строительстве социализма и коммунизма. Вы творчески развиваете марксизм-ленинизм и вооружаете этим всепобеждающим учением наши кадры, руководите претворением марксизма-ленинизма в жизнь.

На основе великой ленинско-сталинской теории о возможности победы социализма в одной стране советский народ построил первое в мире могучее социалистическое государство. Великая ленинско-сталинская идеология равноправия и дружбы народов нашла свое воплощение в создании могучего многонационального Союза Советских Социалистических Республик.

Вы, дорогой товарищ Сталин, как и бессмертный Ленин, — светоч и надежда всего прогрессивного человечества. Мы гордимся тем, что живем в Сталинскую эпоху — эпоху строительства коммунизма.

Для советских ученых Ваши гениальные труды и вся Ваша деятельность, дорогой Иосиф Виссарионович, — неиссякаемый источник творческого вдохновения.

Вы учите людей советской науки глубокой принципиальности, творческим дерзаниям, беспощадной борьбе с рутинной и косностью. У наших ученых Вы воспитываете чувство высокой ответственности перед своей страной, перед своим народом за развитие советской науки. Ваше историческое указание ученым нашей страны — не только догнать, но и превзойти в кратчайший срок достижения науки за рубежом — воодушевило всех работников науки новой энергией, стремлением неутомимо идти вперед, к новым успехам.

Советская наука верно служит укреплению могущества нашей Родины, раскрытию и использованию неисчислимых природных богатств страны. Советская наука служит делу мира и процветания Родины, она развивается на прочной основе великого учения Ленина — Сталина, она вносит и будет вносить свой вклад в историческое дело построения коммунизма. Благодаря Вашему постоянному вниманию и заботам созданы исключительно благоприятные условия для всестороннего расцвета передовой науки в Советском Союзе, для творческого содружества науки и практики, для быстреего научного обобщения опыта передовой практики и внедрения достижений науки в производство.

Академия Наук Союза ССР гордится тем, что Вы, дорогой Иосиф Виссарионович, являетесь Почетным членом нашей Академии.

Академия Наук Союза ССР и вся армия советских ученых счастливы тем, что в нашей стране победившего социализма наука, следуя Вашим указаниям, действительно служит народу, подчинена задачам повышения благосостояния трудящихся, интересам защиты мира. И с чувством большого восхищения мы, ученые, ежечасно убеждаемся в том, что нет ни одной отрасли науки и культуры, где бы не сказалась Ваша направляющая мысль, где бы не отразился Ваш творческий гений.

Сердечно приветствуя Вас, дорогой Иосиф Виссарионович, в день Вашего семидесятилетия, мы выражаем Вам свои благодарные чувства, шлем горячие пожелания многих, многих лет жизни и здоровья на благо и во славу нашей великой Родины, на счастье трудящихся всего мира.

Да здравствует наш любимый учитель и вождь, слава советского народа, гордость советской науки — великий Сталин!

Обсуждено и принято участниками общего собрания Академии Наук СССР.

ДИАЛЕКТИЧЕСКИЙ МЕТОД В ФИЗИОЛОГИИ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ¹

Л. А. Орбели

Ленинград

В истории развития каждой науки чрезвычайно важно время от времени окидывать взором весь пройденный путь и проверять, в какой мере методы работы соответствуют тем требованиям, которые предъявляются теорией познания. В то же время теория познания не может быть рассматриваема как нечто неизменное. Она сама развивается в соответствии с развитием науки. Теория познания ценна тем, что она охватывает весь накопившийся материал точных научных данных.

Несколько десятков лет тому назад, в то время, когда под влиянием идей И. М. Сеченова И. П. Павлов приступил к разработке своего учения о высшей нервной деятельности, существовал полный разрыв между теорией познания, официально признававшейся в университетской школе, и теми стремлениями, которые вытекали из взглядов Сеченова и развивались Павловым. Но как раз в те годы у нас в стране нашими корифеями философии и науки, Лениным и Сталиным, проводились идеи, основанные на взглядах Маркса и Энгельса, представлявшие собой развитие этих взглядов, открывавшие новые пути для построения новой теории познания, такой теории познания, которая не стоит в противоречии с действительными, конкретными находками естествознания и базируется на естествознании, стремясь связать гуманитарные науки с естествознанием.

Я хочу привлечь ваше внимание к двум замечательным произведениям И. В. Сталина. Речь идет о статьях, которые были написаны и напечатаны на грузинском языке в тифлисских газетах в 1905—1907 гг. под общим названием „Анархизм или социализм,“ и затем о замечательной главе „О диалектическом и историческом материализме“ в Кратком курсе истории ВКП(б) (1938).

В этих статьях Иосиф Виссарионович всего на нескольких страницах с предельной ясностью изложил основы марксистской философии и открыл нам правильные пути для контроля над нашей научной работой, для самопроверки, в процессе нашей исследовательской работы, для оценки того, насколько правильно подходим мы к добыванию фактов, к объяснению фактов, к выводам из полученных фактов и к построению теории. И вот эти замечательные страницы — продукт человеческого мышления, направленного на оценку работы человеческого мышления, —

¹ Доклад, состоявшийся 20 декабря 1949 г. на научной сессии Физиологического института им. И. П. Павлова АН СССР и Института эволюционной физиологии и патологии высшей нервной деятельности им. И. П. Павлова АМН СССР, посвященной семидесятилетию со дня рождения И. В. Сталина.

не могут не интересовать всякого, кто занимается изучением человека и его роли в жизни природы и в созидании общественных отношений.

Мы, советские ученые, ученики Ивана Петровича Павлова, продолжающие разработку его учения, если мы хотим создавать подлинную науку, не можем остаться в стороне от этих философских творений и не можем не считать себя обязанными каждый свой шаг и каждый свой вывод оценивать с точки зрения соответствия их той единственно правильной материалистической теории познания, которая сейчас господствует у нас и которая, вероятно, в ближайшем будущем сделается господствующей во всем мире.

Иосиф Виссарионович подчеркивает границу, разницу между системой и методом и подчеркивает значение диалектического метода независимо от системы. С другой стороны, он подчеркивает значение системы независимо от методов и, наконец, подчеркивает важность создания такой теории познания, которая базировалась бы на правильном методе и вела бы к построению правильной теории.

Мне кажется, мы можем с полной уверенностью сказать, что путь, избранный Сеченовым и Павловым, путь, по которому мы идем сейчас, полностью соответствует тем требованиям, которые ставит диалектический материализм как в смысле построения теории, так и в смысле пользования диалектическим методом.

Иосиф Виссарионович в кратких словах, буквально на четырех страницах, дает характеристику основных положений, основных черт диалектического метода. Он подчеркивает, что марксистский диалектический метод не допускает изучения каких бы то ни было явлений, каких бы то ни было процессов в изолированном виде, вне связи их с остальными явлениями, с остальными процессами. И нам приходится считаться с этим положением и с удовлетворением подчеркнуть, что и И. М. Сеченов и И. П. Павлов стремились к тому, чтобы изучать физиологические процессы не в отрыве их от остальных физиологических процессов, а в полном их объединении, в установлении взаимосвязи между процессами, в построении учения об организме как о целостной системе, в которой все части, все органы объединены в единое целое и функционируют как единое целое, в результате чего организм, как целое, реагирует известным образом на воздействия внешней среды.

Иван Петрович всегда подчеркивал эту сторону дела — взаимодействие частей организма внутри его и взаимодействие организма, как целого, с внешней средой. И тут выступает то огромное значение, которое приобретает нервная система как аппарат, осуществляющий интегративную функцию в организме, аппарат, приводящий во взаимосвязь отдельные части организма и превращающий этот организм в единое функционально связанное целое.

Как вторую важнейшую характеристику диалектического метода, Иосиф Виссарионович подчеркивает изучение каждого процесса в его развитии. Нет в природе ничего застывшего, все находится в движении. Это движение представляет собой поступательное развитие, развитие, совершающееся по определенным законам, по определенным закономерностям, причем эти закономерности в свою очередь обусловлены взаимодействием отдельных сторон природы и, следовательно, ничто в природе не может совершаться иначе, как по определенным законам, основанным на взаимодействии явлений.

Когда мы подходим к оценке нашей современной физиологии нервной системы, то мы с удовлетворением должны подчеркнуть, что Сеченов

и Павлов вывели нас на путь эволюционного изучения, исторического изучения функций нервной системы и рассмотрения каждого отдельного процесса, с которым нам сейчас приходится иметь дело, как продукта определенной пройденной истории и как предшественника явлений, которые могут развиться в будущем. И мы, подходя к изучению тех или иных сторон деятельности нервной системы, всегда стараемся понять их на основе явлений, которые им предшествовали, на основе всей истории, пройденной видом, прежде чем сложились те функциональные отношения, которые мы сейчас наблюдаем. Изучая каждый отдельный процесс на основе сопоставления с тем, как этот процесс развивался и возникал на других линиях эволюционного развития, мы обнаруживаем иногда отставание процесса в одних линиях, в то время как в других он уже ушел вперед. У высокоразвитых форм мы обнаруживаем иногда отставание в некоторых процессах по сравнению с другими линиями развития, которые во многих других отношениях могут считаться более отсталыми.

Следовательно, мы обнаруживаем ход явлений, в котором отдельные стороны, отдельные частности развиваются не равномерными темпами, а под влиянием тех или иных событий, тех или иных воздействий внешней среды наблюдается определенное расхождение темпов развития, в результате чего возникают новые функциональные отношения. Это дает нам основание догадываться иногда, как пойдет эволюционный процесс в дальнейшем, изменения каких сторон функциональных взаимоотношений мы можем ожидать в зависимости от того, какими воздействиями эволюционный процесс будет направляться дальше.

Мы с гордостью можем сказать, что благодаря активной, постоянной помощи со стороны партии и правительства и благодаря исключительному вниманию, которое оказывает развитию нашей науки наш дорогой вождь Иосиф Виссарионович Сталин, мы имеем возможность поставить изучение физиологии нервной системы на такую почву, которая оказывается недоступной ученым капиталистических стран.

Действительно, можно ли себе представить где-либо в мире возможность объединения под одним научным руководством коллектива, спаянного из нескольких сот человек, для разработки научной проблемы одновременно на базе человеческих клиник, лабораторий физиологических, лабораторий эмбриологических, лабораторий гистологических, лабораторий биохимических, вся деятельность которых была бы направлена к разработке одной, единой проблемы — проблемы развития функций нервной системы. А вот такие именно условия созданы у нас в стране, и мы с вами имеем счастье и честь пользоваться этой обстановкой, созданной для развития науки нашим правительством и коммунистической партией.

Само собой понятно, что это налагает на нас совершенно исключительную ответственность как с точки зрения достаточно быстрых темпов развития науки, так и с точки зрения постоянной проверки, постоянного контроля над самими собой, — не допускаем ли мы каких-нибудь ошибок и правильно ли мы используем те средства, которые нам даны? Вот к этому самокритическому отношению в нашей работе я и призываю вас всех, так же как призываю себя самого.

Я думаю, что мы в основном стоим на правильном пути, потому что мы постарались подойти к оценке функций нервной системы не путем изучения отдельных отрезков центральной нервной системы или периферической нервной системы; не путем изучения какой-либо одной стороны функций нервной системы, а путем охвата физиологии нервной системы в самых различных ее проявлениях, с помощью оценки деятельности

нервной системы по показаниям различных афферентных систем, по деятельности различных эффекторных органов на различных этапах развития и путем сопоставления тех явлений развития, которые мы наблюдаем в индивидуальной жизни, в частности, в индивидуальной жизни развивающегося плода и в видовой жизни организмов — на основе сопоставления тех особенностей нервной системы, которые обнаруживаются сравнительной физиологией нервной системы.

Такое объединенное изучение, конечно, должно развиваться и развивается у нас по двум этапам: на первом изучаются отдельные частности путем изоляции частей друг от друга и вычленяются отдельные стороны деятельности нервной системы и на втором — более высоком этапе — данные, полученные на отдельных органах, на отдельных частях нервной системы, на отдельных нервных процессах, сопоставляются, сравниваются и увязываются в одну единую систему.

Это и составляет один из приемов диалектического метода. Диалектический метод не был бы диалектическим, если бы он поставил себе задачу или изучения изолированных процессов и частей, или изучения всего организма в целом без предварительного анализа роли и значения тех частей, которые составляют организм и которые в историческом процессе прошли какой-то путь, путь взаимодействия с другими частями, притом в различных условиях воздействия внешней среды.

Следовательно, самый путь, избранный нами, путь такого комплексного изучения функций нервной системы, представляет собой один из основных моментов, которые характеризуют правильность применения диалектического метода.

И. П. Павлов, создавая свое учение о высшей нервной деятельности, подчеркивал то обстоятельство, что он, в отличие от других представителей рефлекторной теории, изучает не врожденные деятельности, а деятельности приобретенные, что он изучает условные рефлексы, он изучает временные связи, возникающие в индивидуальной жизни каждого организма и лежащие в основе индивидуального приспособления организма к новым условиям существования. Он подчеркивал, и совершенно справедливо, что это дает ему возможность наблюдать рефлекторную деятельность в процессе ее становления, понять ее лучше, чем понимают и чем могут понимать те, кто изучают рефлекторные акты, уже сложившиеся в историческом процессе и являющиеся чем-то стабилизированным, каким-то конечным для данного времени результатом предшествующей истории.

Вся история возникновения рефлекса, вся история взаимодействия его с ранее существовавшими рефлексами и с теми рефлексами, которые будут еще присоединены в будущем, раскрывает нам картину тех явлений, той стороны развития, которая характеризует нервную систему и ее роль в создании взаимоотношений организма с внешней средой. И мы поступаем, как мне кажется, правильно, когда сравниваем этот путь формирования рефлекторных актов в индивидуальной жизни организма в форме вновь возникающих приобретенных условных рефлексов с тем историческим путем, который был пройден нервной системой на протяжении миллионов лет, пока сформировалась нервная система в том виде, в каком мы ее сейчас имеем.

Сравнение условий рефлекторной деятельности, закономерностей возникновения условных рефлексов, их дальнейшего формирования, их дальнейшего течения, маскировки, восстановления и т. д. с тем, что вскрывает нам сравнительная физиология, и с тем, что вскрывает

ваает эмбриональная физиология нервной системы, представляет собой единственно правильный путь для изучения процессов в нервной системе как процессов развития, как процессов, проделывающих известный путь совершенствования и прогресса.

Третья черта, которую подчеркнул Иосиф Виссарионович как характеризующую диалектический метод, — это то, что всякий процесс развития представляет собою не только количественный рост, но и определенные качественные изменения в связи с количественным ростом. Эту сторону товарищ Сталин подчеркивает как одно из важнейших положений марксистской философии.

И действительно, нам приходится видеть, что в процессе развития, когда мы изучаем ход формирования рефлекторной деятельности в онтогенезе, когда мы изучаем ход образования условных рефлексов у взрослого организма по принципу временных связей, мы на каждом шагу натываемся на то обстоятельство, что по мере присоединения новых и новых рефлексов, вступления в строй новых и новых групп нервных элементов, то есть по мере количественного роста нервной системы, вступают в дело новые качественные взаимоотношения, и каждая новая афферентная система приносит нечто такое, что ведет к изменению, к перестройке предшествующей картины рефлекторной деятельности. И на каждом шагу нам приходится иметь дело с этим количественным ростом, который ведет к возникновению новых качественных отношений.

Но что особенно ярко бросается в глаза при изучении нервных процессов в самых разнообразных образованиях нервной системы, — как в нервных волокнах, так и в рефлекторных дугах и, в конце концов, в целой нервной системе, — это качественный переход процесса возбуждения в тормозной процесс, переход в противоположное состояние. Независимо от того, как бы мы ни рассматривали сущность процесса возбуждения и сущность процесса торможения, внешне наблюдаемая нами картина, констатируемая нами картина представляет, бесспорно, этот переход явлений возбуждения в явления торможения и явлений торможения в явления возбуждения, т. е. постоянный переход в противоположное состояние, качественно иное, под влиянием количественного момента — усиления процесса.

Я этим не хочу сказать, что теория парабоза, развитая Н. Е. Введенским, представляет собою истинное и бесспорное подтверждение положения о переходе количества в качество, я не хочу сказать, что этот процесс перехода возбуждения в торможение охватывает собою все формы торможения в нервной системе, что он представляет собой единственную закономерность, с которой мы имеем дело, но эта закономерность несомненно имеет место, она несомненно играет огромную роль в создании тех конечных картин, с которыми нам приходится иметь дело, играет исключительную роль в процессе перестройки координационных отношений и не может нами не учитываться.

Как четвертую характеристику диалектического метода Иосиф Виссарионович подчеркивает то, что все эти явления, представляющие развитие, связанное с переходом количественного роста в качественные изменения, основаны на борьбе противоречивых тенденций, на борьбе известных противоречий. И вот это слово „борьба“, взятое в кавычки — борьба противоречий, подчеркнутая Иосифом Виссарионовичем, борьба противоречивых тенденций представляет собой то, что особенно ярко выступает в учении Ивана Петровича о высшей нервной деятельности.

и с чем нам все время приходится считаться. И мы с радостью можем сказать, что действительно мы не упустили этого момента и что мы все время в процессе формирования высшей нервной деятельности подчеркиваем эту борьбу противоречивых тенденций.

Действительно, если начать с основных положений сеченовского учения, то мы стоим перед фактом обнаружения в нервной системе процессов торможения, о которых до Сеченова не говорили или если и говорили, то только намеками, а Сеченов впервые, в совершенно отчетливой форме установил явления торможения и показал, что нельзя понять деятельность нервной системы, нельзя понять поведение человека, нельзя понять поведение животных, если не признать одновременного протекания в нервной системе двух противоположных процессов, именно, возбуждения и торможения.

Но этого мало. Дальше мы видим, что весь анализ деятельности нервной системы как в явлениях врожденных деятельностей, так и в явлениях приобретенных деятельностей все время основан на том, что в результате борьбы двух противоположных процессов — возбуждения и торможения — складываются все новые и новые, бесконечно разнообразные формы поведенческих актов и деятельностей животного организма, в частности человеческого.

Если мы обратимся к учению И. П. Павлова, то мы найдем тут постоянное подчеркивание роли противоположных тенденций, вечно борющихся, побеждающих друг друга, причем в одних случаях побеждает один процесс, в других — другой.

Возьмите такие взаимоотношения, как взаимоотношения между процессом иррадиации возбуждения и торможения и процессом индукции. Каждый возбужденный очаг взаимодействует с другими отделами нервной системы, влияет на них двумя путями: с одной стороны, он рассеивает свое возбуждение, возбуждение из него растекается по всей нервной системе. Этот процесс иррадиации имеет неограниченные размеры; как мы сейчас убедились на основании многих фактов, каждый процесс возбуждения, где бы он ни возник в нервной системе, охватывает всю нервную систему. Но наряду с этим возникает другой способ влияния, влияния индукционного, которое ведет к тому, что возбужденный очаг оказывает тормозящее влияние на окружающие части нервной системы. Из борьбы иррадирующего возбуждения и индукционного торможения складывается конечный результат. Побеждает иногда иррадиация, иногда индукция. Иногда они уравнивают друг друга, и тогда внешне ничего не заметно. Иногда доминирует иррадиация, мы ее констатируем, индукционный процесс слишком слаб, чтобы мы могли его уловить. В других случаях индукционный процесс настолько силен, что он побеждает иррадиацию, мы обнаруживаем индукционные отношения. Но всегда и во всех случаях имеет место эта борьба двух противоположных способов воздействия одних очагов нервной системы на другие.

То же самое, с обратным знаком, приходится сказать о процессе торможения. Торможение иррадирует, торможение может охватить всю нервную систему, может быть ограниченным. Иррадиации торможения противодействует индукционное возбуждение, возбуждение, вызываемое влиянием заторможенных очагов на остальные области мозга.

Как мы теперь хорошо знаем, эти изменения представляют собой общее свойство всей нервной системы. Они обнаружены замечательными исследованиями Н. Е. Введенского на нервно-мышечном приборе, их

обнаружили в органах чувств, в рефлекторных дугах; Павлов обнаружил их в особенности отчетливо и ясно при изучении высшей нервной деятельности, когда на наших глазах формируются новые функциональные связи, устанавливаются новые функциональные отношения, которые мы наблюдаем в самом процессе их возникновения и развития.

Возьмите дальнейшие формы борьбы противоположных тенденций. Иван Петрович подчеркивал при изучении высшей нервной деятельности на животных значение двух противоположных процессов — аналитической и синтетической деятельности нервной системы. Действительно, даже при простом образовании условного рефлекса, когда мы берем какой-нибудь изолированный (кажущийся нам изолированным) раздражитель и сочетаем его с той или иной деятельностью, пищевой или оборонительной, — мы уже тут наблюдаем естественно протекающие явления анализа и синтеза, потому что в процессе формирования рефлекса естественно протекают две основные фазы: фаза генерализации рефлекса и фаза ограничения — сначала концентрирование, потом дифференцирование (при подчеркивании разницы между раздражителями). И эта постоянная тенденция — выделять из данного раздражителя, из отдельных его сторон, общее на основании сходных черт и различное — на основе частных отличий — все время обнаруживается нервной системой собаки в условиях самого примитивного образования простого условного рефлекса.

Но дальше мы знаем, что если мы применяем комбинированные раздражители, применяем сочетание раздражителей, совпадающих во времени или следующих друг за другом в виде последовательных цепей, — все время идет эта борьба двух тенденций — вылавливания общих черт и увязывания всех сходных раздражителей, с одной стороны, и с другой стороны, — вылавливания частных отличительных черт и дифференцирования раздражителей.

В результате этого условные рефлексы, образываемые нами искусственно, постоянно показывают возможность то более генерализованной деятельности животного, то более уточненной, ограниченной. В дальнейшем эти процессы анализа и синтеза, конечно, сами тоже не представляют собой застывших фаз, они тоже подвергаются известному усложнению, они тоже развиваются, совершенствуются и приводят к новым качественным формам.

И действительно, явления, которыми начал заниматься Иван Петрович, которые Иван Петрович в значительной степени развил и которые мы сейчас продолжаем развивать, приводят нас к установлению очень сложных форм анализа и синтеза даже в нервной системе собаки. Но когда мы переходим от собаки к человеку, то мы уже находим здесь такие сложные взаимоотношения, такие формы аналитической и синтетической деятельности, которые только на основе систематического изучения процессов высшей нервной деятельности мы имеем возможность сравнивать с элементарными формами анализа, обнаруживающимися в условных рефлексах у собаки.

И тут мы опять видим, что количественный рост, количественное нарастание аналитической и синтетической деятельности приводит не только к количественному умножению отношений, но к выявлению новых форм, новых случаев и новых способов аналитической и синтетической деятельности.

Иван Петрович подчеркнул еще одну особенность. Эта особенность заключается в том, что из общей суммы воздействий, которым в каждую данную секунду подвергается животный организм, он имеет возможность выделять отдельные явления как имеющие особенное значение. Так, при образовании условных рефлексов из всей суммы раздражителей, которые

действуют на животный организм, выделяется какой-нибудь один, значение которого мы искусственно подчеркиваем путем сочетания его с той или иной деятельностью — путем подкрепления пищей или подкрепления болевым или каким-нибудь другим раздражителем. И все время обнаруживается борьба двух тенденций — тенденции выделять этот раздражитель, реагировать на этот раздражитель, подавляя значение обстановки, и тенденции реагировать на всю совокупность явлений, составляющих обстановку, сглаживая значение отдельного раздражителя.

Из этой постоянной борьбы в конце концов складывается окончательная форма реагирования животного, в свою очередь изменяющаяся в том или ином направлении.

Всем понятно, что в нашей жизни, в сложной жизни человеческого организма, стоящего в зависимости как от природной, так и от социальной среды, нам постоянно приходится наблюдать в себе эту борьбу двух тенденций, реагировать на всю совокупность явлений, во всяком случае на значительный круг явлений, или на какие-нибудь отдельные частные раздражения, причем одни и те же частные раздражения могут приобретать различное значение в зависимости от всей совокупности условий, которые характеризуют среду в данный момент.

Еще одна форма борьбы противоположных тенденций, подчеркнутая И. П. Павловым, играет огромную роль в нашей жизни: это, с одной стороны, тенденция образования определенного жизненного стереотипа, а с другой стороны, стремление к новизне, к возможности перестройки своей деятельности, к созданию новых форм реагирования на те же раздражители; и мы знаем, что борьба этих двух тенденций, отчетливо выступающая при изучении условнорефлекторной деятельности собаки, подчеркивается с чрезвычайной четкостью в том, что мы, применяя определенный стереотип раздражителей и выработав определенную реакцию животного на определенную последовательность раздражителей, постоянно улавливаем у одних животных стремление осуществлять свои реакции в зависимости от того, какое место занимают раздражители в стереотипе, каков интервал между раздражителями, какое место занимает отрицательный раздражитель по сравнению с положительными; у других же животных или при других условиях работы мы констатируем способность точно учитывать значение данного качественно особенного раздражителя, независимо от того, какое положение он занимает в стереотипе, какую очередь он занимает в общей системе раздражителей.

Эта борьба двух тенденций — к реагированию на стереотип и к реагированию по частным особенностям — тоже представляет собой характерный случай борьбы противоположных тенденций.

В жизни человека это приобретает особое значение. Каждый из нас стремится для определенных сторон нашей жизни создать себе жизненный стереотип. Но есть люди, для которых этот жизненный стереотип является только средством, облегчающим им возможность свободного отношения к новым явлениям, а есть люди, для которых это превращается в какую-то давящую силу, которая висит все время над организмом, которая довлеет над ним, которая не позволяет ему выйти из рамок этого стереотипа и принять что-нибудь новое. Тут уже мы сталкиваемся с новым явлением, с явлением особенностей нервной системы, особенностей типа и склада нервной системы.

Из этих двух тенденций — из тенденции следовать какому-то определенному жизненному стереотипу и тенденции бороться с этим стереотипом и создавать новые и новые формы отношений — доминирует одно или другое, и мы знаем людей, которые, создав себе какой-то стереотип, не в состоянии из него выбиться, и знаем людей, которые

не могут создать себе никакого стереотипа и в результате этого являются жертвой всех толчков и влияний, которые вновь и вновь на них сыплются, и, наконец, людей, которые в определенных отношениях подчиняют себя известному стереотипу, а с другой стороны, остаются свободными для того, чтобы в нужных условиях, в нужный момент этот стереотип подавить и проявить новые, более адекватные для данных условий отношения. Значение этого жизненного стереотипа Иван Петрович всегда подчеркивал. И нам он действительно помогает. Если бы мы каждый раз, одеваясь, выполняя свои элементарные физиологические функции, обдумывали бы каждый шаг, — как взять мыло, как его положить — в левую ли руку сначала, или в правую — к чему бы это привело? А ведь мы знаем, что попадаютсся больные, которые из каждого такого процесса создают определенный ритуал: он не может левой рукой взять мыло, а должен взять правой рукой и положить в левую, или наоборот; он не может вычистить зубы раньше, чем помое лицо, или наоборот. Все это — явления, которые мы стараемся в нашей обыденной жизни превратить в известный простой стереотип для того только, чтобы не забыть о каком-нибудь этапе, о каком-нибудь моменте. Особенно надо подчеркнуть значение этого стереотипа для выполнения некоторых трудовых процессов.

Действительно, если человек, приступающий к работе с машиной, с каким-нибудь сложным прибором, не осмотрит сначала — в порядке ли прибор, если он начнет его дергать во все стороны, а не последовательно включать его в действие, то он может не только не достигнуть результатов, но может испортить машину, и тут требуется выполнение определенного стереотипа, определенных последовательных включений тех или иных действий в работу для того, чтобы работа правильно текла.

Но, с другой стороны, человек должен быть настолько свободен от стереотипа, чтобы в случае какого-нибудь определенного нарушения, какого-нибудь внезапного внешнего воздействия найти способ выключиться из стереотипа и проделать новый шаг, который спасет его, спасет его машину, его аппарат.

Нормальная деятельность человека и характеризуется тем, что эти два процесса, эти две противоположные тенденции в нем все время борются и поочередно побеждают друг друга или уступают друг другу дорогу, в зависимости от того, какова ситуация, какова обстановка, каковы внешние явления.

Окончательное подавление одной тенденции другой было бы для организма невыгодным. Те случаи, когда стереотип целиком подавляет человеческую деятельность и мешает человеку создавать новые формы, так же как те случаи, когда у него никакого стереотипа ни в каких отношениях не складывается, а он весь представляет собою флюгер, который реагирует только на толчки из внешней среды, мы рассматриваем (и то и другое) как явления патологические, как явления, уклоняющиеся от нормы.

Особенное значение эта борьба противоположных тенденций приобретает тогда, когда мы переходим к оценке наивысших проявлений высшей нервной деятельности, именно — при переходе на вторую сигнальную систему.

Как нужно рассматривать вторую сигнальную систему с точки зрения диалектического метода? Конечно, с одной стороны, это есть одно из самых блестящих подтверждений правильности диалектического хода явлений, а с другой стороны, оно подчеркивает, в какой мере Иван Петрович мыслил диалектически, когда он строил свое учение о высшей нервной деятельности. Независимо от того, сознательно ли И. П. Павлов

применял диалектический метод как определенный способ руководства работой, или естественно сложилась у него определенная манера работы, метод его работы здесь был бесспорно диалектическим, и связано это с тем, что сами явления в нервной системе (как в нервной системе изучающего, так и в нервных системах изучаемых) диалектичны сами по себе.

Действительно, мы видим, что в историческом процессе развития человечества сложилась совершенно новая форма сигнальных отношений. Если вся условнорефлекторная деятельность рассматривалась Иваном Петровичем как сигнальная деятельность, то грань между человеком и животным миром Иван Петрович повел именно по линии возникновения второй сигнальной системы.

Мы хорошо знаем, что вторая сигнальная система не свалилась с неба, она выросла из первой сигнальной системы; как условные рефлексы надстроились над безусловными рефлексами, так вторая сигнальная система надстроилась над первой системой, она связана с количественным ростом нервной системы, с количественным развитием мозгового плаща, с количественным усилением некоторых афферентных систем, некоторых отделов мозга, но она вместе с тем представляет большое качественное изменение, которое недоступно низшим животным и которое является характерной чертой человека. Тут мы видим, опять-таки, одно из проявлений диалектического хода явлений и диалектического способа оценки этих явлений, когда мы выводим вторую сигнальную систему из данных первой сигнальной системы.

Тут перед нами встает вопрос: имеем ли мы право при изучении второй сигнальной системы пользоваться теми закономерностями, теми законами высшей нервной деятельности, которые Иван Петрович вывел из условных рефлексов у собаки. Тут возникает разногласие во взглядах, основанное на том, что вторая сигнальная система, так же как возникновение субъективного мира у человека, субъективного отражения внешних явлений, связана с качественно новой формой нервной ткани; есть лица, которые считают, что для последней якобы не обязательны те законы, которые обязательны для более простых элементов нервной системы.

Этот взгляд, которого мы никоим образом не можем придерживаться и который является в корне ошибочным, как мне кажется, в корне противоречит и диалектическому методу, и я позволю себе в данном случае сослаться на те моменты, которые подчеркивает Иосиф Виссарионович Сталин в своей замечательной работе. Говоря о переходе от биологических процессов к явлениям общественной жизни, говоря о диалектическом материализме и историческом материализме, Иосиф Виссарионович подчеркивает то обстоятельство, что для правильного построения исторического материализма необходим материализм диалектический, и совершенно справедливо подчеркивает то, что законы диалектики, законы диалектического метода должны быть перенесены и на исторические события.

В этом основная суть марксистского учения, и если бы мы встали на ту точку зрения, что в связи с возникновением каких-то новых качественных форм, каких-то качественных особенностей нервной системы полностью отпадают те основные закономерности, которые характеризуют нервную систему в целом, то мы допустили бы жесточайшую ошибку и пришли бы таким образом к идеализму, потому что все наивысшие проявления высшей нервной деятельности тогда оказались бы оторванными от ее основы, от общих закономерностей деятельности нервной системы.

Этот момент я считаю чрезвычайно важным, и тут, оценивая критические замечания некоторых противников павловского учения, я должен подчеркнуть одну очень важную сторону, которая, может быть, не всегда и не всеми учитывается.

Одно из частых возражений, которые приходится слышать по адресу павловского учения, заключается в том, что Ивана Петровича упрекают в механическом переносе данных физиологии нервной системы собаки на человека, что, конечно, совершенно неверно. Неверно было бы механически переносить, но неверно и то, будто бы Иван Петрович что-либо переносил механически. Никогда он ничего механически не переносил, он только учитывал те элементарные закономерности, те важнейшие законы деятельности нервной системы, которые неизбежно должны лежать и лежат в основе всякого трудового процесса и тех высших проявлений, которые характерны для человека. Если бы эти высшие проявления были свободны от основных закономерностей деятельности нервной системы, то тогда это свидетельствовало бы о том, что высшие проявления, психическая деятельность не являются функцией нервной системы. Что же это за нервная система, которая не подчиняется законам нервной системы? Этого быть не может.

И Иосиф Виссарионович совершенно четко указывает на то, что в процессе возникновения и усложнения социальных взаимоотношений нужно искать те закономерности диалектического развития, которые лежат в основе явлений природы. Те же закономерности развития лежат в основе социальных взаимоотношений, и правильно понять исторический процесс можно только на основе применения единого диалектического метода: как „материальный мир является первичным, а сознание, мышление вторичным“, так „материальная жизнь общества, его бытие так же является первичным, а его духовная жизнь — вторичным“.¹ „В соответствии с изменением и развитием производительных сил общества на протяжении истории — изменялись и развивались производственные отношения людей, их экономические отношения“.²

Между тем возражатели против павловского учения (я даже не могу назвать их критиками, — это возражатели) очень часто говорят: неправильно Павлов и его сотрудники подходят к оценке душевнобольных, они переносят на них закономерности, установленные на собаках, а между тем человек живет в социальной среде, на него действует социальный фактор. Как будто Иван Петрович не учитывал социального фактора! А между тем те, кто близко стоял к Ивану Петровичу, хорошо знают, что, разбирая больного, изучая его душевное состояние, изучая причины возникновения того или иного патологического процесса, Иван Петрович больше всего подчеркивал значение именно социального фактора, именно тех взаимоотношений, в которых стоит человек с другими людьми, с данной социальной средой, учитывал его классовое положение, учитывал его служебное положение, его семейное положение, его взаимоотношения с друзьями и врагами, и т. д.

Разве это не есть учет социального фактора? И в чем тогда заключается социальный фактор? А в устах этих возражателей я улавливаю совершенно определенную тенденцию. Это — фидеисты, это — анимисты, это — люди, которые считают психику за нечто оторванное от нервной системы, за нечто обособленное, но которые прежнюю „душу“ заменили

¹ Краткий курс истории ВКП(б), 1938, гл. IV, стр. 110.

² Краткий курс истории ВКП(б), 1938, гл. IV, стр. 119.

словами „социальный фактор“ и думают, что этим можно обмануть кого-нибудь. Это — люди, которые подтасовывают диалектический материализм фальшивым применением слов „социальный фактор“ и вкладывают в понятие „социальный фактор“ такое содержание, которое совершенно не соответствует точке зрения диалектического материализма.

Мы в этом отношении должны быть особенно на-чеку, мы должны быть насторожены в этом отношении, чтобы не дать возможности этим скрытым фидеистам, этим скрытым противникам диалектического материализма подтасовать термины и таким образом подорвать значение того великого учения, которое построено Иваном Петровичем и которое мы, по счастью, должны и можем дальше развивать.

Сейчас, когда мы стоим на рубеже нового этапа в развитии павловского учения, когда мы подходим „к наложению всего многообразия субъективного мира человека на физиологическую канву“ и к изучению всех сложных взаимоотношений человека с социальной средой, мы должны твердо держаться определенных позиций, мы должны знать, что мы защищаем, на основе чего мы это защищаем, потому что иначе нас легко могут сбить с толку и помешать нам в развитии этого большого и важного дела.

Тут выявляется, опять-таки, диалектически очень важный процесс — процесс борьбы противоречий, которые создаются между элементарной физиологией человеческого организма и интересами той социальной среды, к которой принадлежит человек. Когда от элементарных закономерностей высшей нервной деятельности, будь они представлены первой или второй сигнальной системой, мы переходим к содержанию человеческой личности, к оценке положения человека в социальной среде, мы должны помнить, что каждая нервная система каждого индивидуума, проделав определенный путь развития, индивидуального развития, приводит его к совершенно новым и новым отношениям, и тут-то выступает огромное значение индивидуальных особенностей нервной системы, которые являются результатом, с одной стороны, врожденных задатков, а с другой стороны, тех частных средовых влияний, которым подвергался именно данный организм.

Тут мы приходим к одному из наиболее важных вопросов физиологии нервной системы и к одному из наиболее важных вопросов философии, диалектического материализма, а именно — к борьбе наследственных и приобретенных форм деятельности.

Действительно, если бы не существовало наследственных отношений, если бы определенные отношения, фактически возникшие когда-то на ранних этапах развития животных организмов, наследственно не передавались, не закреплялись, то не был бы возможен никакой прогресс, мы не были бы связаны в своем развитии с нашими предками, между нами и предками существовал бы какой-то разрыв. Между тем сейчас мы хорошо знаем, что кажущийся разрыв является результатом, с одной стороны, вымирания каких-то непосредственно перед нами стоявших форм, а с другой стороны, связан с тем, что в процессе развития, совершающегося скачками, в силу количественного роста тех или иных отношений, наступает резкое качественное изменение, выявляющееся в форме скачка. И вот скачок совершился, когда человекообразная обезьяна превратилась в человека.

Но тут-то мы наталкиваемся на чрезвычайно важное обстоятельство. Если бы мы проявляли только те формы деятельности, которые нами наследственно получены, то тоже никакого прогресса не было бы, ибо прогресс основан именно на том, что на почве врожденных деятельностей, в противоречии с этими врожденными деятельностями, возникают новые

формы деятельности, индивидуально приобретенные, и каждый индивидуум, прошедший определенный путь развития, прошедший определенный путь исторического существования, на очень коротком отрезке исторического существования, на протяжении каких-нибудь 60—70 лет, подвергается известным воздействиям и строит новые и новые отношения с окружающей социальной средой.

И тут опять-таки встает вопрос, что из этого должно ликвидироваться и что должно остаться? Учение об условных рефлексах наилучшим образом показывает нам борьбу этих тенденций. Мы видим, как, с одной стороны, организмы сохраняют не только веками, но миллионами лет определенные наследственные задатки, и с другой стороны, вырабатывают новые и новые индивидуальные формы поведения. И чем выше стоит организм, тем больше его способность строить индивидуальные формы поведения, заменять врожденные деятельности приобретенными деятельностями, подавлять врожденные деятельности, бороться со своей наследственностью и вопреки наследственным задаткам выполнять то, что ему нужно. Но это возможно только благодаря тому, что наследственность обеспечила нам существование нервной системы.

Наш прогресс именно на том и зиждется, что старые, врожденные формы мы используем по-новому, старые наследственные формы приспособляем к новому содержанию, имеем возможность постоянно использовать новое содержание, постоянно приобретать это новое содержание, делаться личностью в новом понимании этого слова, с новыми ее особенностями и с новой характеристикой ее отношений с другими личностями.

И тут с особой отчетливостью выступает то положение диалектического материализма, что все в природе развивается и все в природе развивается путем количественного роста, ведущего к качественным изменениям, и путем постоянной борьбы противоположных тенденций.

Мне кажется, что тот путь, который открыл нам Иван Петрович, на который он нас вывел, которому учил нас в дальнейшей работе, есть путь правильный: путь благодарный в смысле накопления новых и новых знаний о природе человека, и вместе с тем путь, вполне соответствующий взглядам наиболее передовой марксистско-ленинской философии и вполне благоприятствующий построению единого мировоззрения без всякого внутреннего разрыва.

Несчастье зарубежных ученых, не сумевших освободиться от идеалистических пут, заключается в том, что на определенном этапе работы у них возникает разрыв, из которого они не в состоянии выйти. Строя представление о нервной системе, они сначала идут по правильному пути диалектического изучения нервной системы, но идеалистические взгляды, идеалистические воззрения ставят им в известный момент преграду и не позволяют выскочить за рамки элементарных отделов нервной системы. Будучи идеалистами, они не в состоянии перенести закономерности нервной системы, иногда ими самими изученные и подчеркнутые, на высшие проявления деятельности человека. Их мировоззрение находится в полном разрыве с их научными исканиями, с их научными находками. Им приходится бросать научный метод и переходить на фидеистские позиции.

Благодаря руководящей роли, которую сыграли идеи передовых революционных демократов нашей страны, благодаря научным достижениям корифеев русской физиологии — Сеченова и Павлова, благодаря гениальным трудам создателей единственно правильной научной философии диалектического материализма Маркса — Энгельса — Ленина — Сталина мы имеем возможность строить единое цельное представление

о человечестве, о его положении в природе и в социальной среде, представление, в котором не остается никаких прорывов и в котором все противоречия приводят к конечному, правильному результату, — единому, цельному, научно обоснованному мировоззрению.

Я должен закончить свой доклад пожеланием многих и многих лет жизни и здоровья Иосифу Виссарионовичу Сталину, руководителю нашей жизни, жизни всей нашей страны, руководителю наших научных взглядов, который в своих замечательных творениях указал нам, как правильно оценивать и правильно контролировать тот путь, по которому мы идем.

И. В. СТАЛИН О ПАРТИЙНОСТИ НАУКИ

И. Г. Ерошкин

Кафедра диалектического и исторического материализма Военно-медицинской Академии имени С. М. Кирова

Поступило 1 X 1949

Советский народ и все прогрессивное человечество отмечают знаменательную дату — 70 лет со дня рождения ближайшего соратника и продолжателя дела В. И. Ленина, гениального теоретика и вождя международного коммунистического движения, руководителя большевистской партии и Советского государства — Иосифа Виссарионовича Сталина.

„Трудно представить себе фигуру гиганта, — говорил С. М. Киров, — каким является Сталин. За последние годы, с того времени, когда мы работаем без Ленина, мы не знаем ни одного поворота в нашей работе, ни одного сколько-нибудь крупного начинания, лозунга, направления в нашей политике, автором которого был бы не товарищ Сталин, а кто-нибудь другой. Вся основная работа — это должна знать партия — проходит по указаниям, по инициативе и под руководством товарища Сталина...

„Я должен сказать, что это относится не только к строительству социализма в целом, но и к отдельным вопросам нашей работы“.¹

Разносторонний мыслитель, многогранный гений, великий корифей науки — И. В. Сталин, руководя всеми сторонами жизни и деятельности советского народа, осуществляет руководство развитием нашей советской науки. Более того, он сам являет собой живой пример того, как надо развивать науку и двигать ее вперед.

Марксизм-ленинизм учит, что в классовом обществе нет и быть не может надклассовой, беспристрастной, единой науки, одинаково приемлемой для всех классов, что в классовом обществе всякая наука неизбежно является классовой, выражающей интересы того или иного класса. „Ожидать беспристрастной науки в обществе наемного рабства, — писал В. И. Ленин, — такая же глупенькая наивность, как ожидать беспристрастия фабрикантов в вопросе о том, не следует ли увеличить плату рабочим, уменьшив прибыль капитала“.² Это обстоятельство заставляет каждого ученого становиться на точку зрения интересов своего класса. Но так как в действительном и всестороннем развитии науки заинтересован только рабочий класс, то всякий действительный ученый обязан становиться на точку зрения рабочего класса и его политической партии.

Великий Ленин, указывая, что „Маркс и Энгельс от начала и до конца были партийными в философии“, называет партийность их „величайшей

¹ С. М. Киров, Избр. статьи и речи, ОГИЗ, 1944, стр. 267.

² В. И. Ленин, Соч., изд. IV, т. 19, 1948, стр. 3.

и самой ценной традицией".¹ Продолжая эту „величайшую и самую ценную традицию“ Маркса и Энгельса, В. И. Ленин сам был от начала и до конца партийным.

Он беспощадно разоблачал лживую идею надклассовости и беспартийности науки как идею буржуазную, которую культивируют идеологи буржуазии в расчете на то, чтобы утвердить реакционную буржуазную науку как общечеловеческую, общеобязательную и тем укрепить идеологическое и политическое господство буржуазии. „Беспартийность, — писал В. И. Ленин, — есть равнодушие к борьбе партий. Но это равнодушие не равняется нейтралитету, воздержанию от борьбы, ибо в классовой борьбе не может быть нейтральных... Беспартийность в буржуазном обществе есть лишь лицемерное, прикрытое, пассивное выражение принадлежности к партии сытых, к партии господствующих, к партии эксплуататоров.

„Беспартийность есть идея буржуазная. Партийность есть идея социалистическая“.²

Рассматривая науку как арену классовой борьбы, В. И. Ленин требовал неуклонно проводить большевистскую партийность в науке, т. е. при решении всяких вопросов прямо и открыто становиться на точку зрения рабочего класса. „Но именно потому, — писал он, — что мы отстаиваем партийность принципиально, в интересах широких масс, в интересах их освобождения от всякого рода буржуазных влияний, в интересах полной и полнейшей ясности классовых группировок, именно поэтому нам надо всеми силами добиваться того и строжайше следить за тем, чтобы партийность была не словом только, а делом“.³

Продолжая и развивая эту величайшую и самую ценную традицию Маркса, Энгельса и Ленина, товарищ Сталин личным примером и указаниями учит нас вести непримиримую борьбу против малейших проявлений буржуазной идеологии и на деле проводить большевистскую партийность в науке: „... без непримиримой борьбы с буржуазными теориями на базе марксистско-ленинской теории, — учит товарищ Сталин, — невозможно добиться полной победы над классовыми врагами“.⁴

Что же значит на деле проводить большевистскую партийность в науке?

I

Империалистическая буржуазия враждебно относится к делу революционного преобразования общественной жизни и природы. Отсюда буржуазная идея „чистой науки“, оторванной от революционной практики, идея „науки для науки“. Всякая попытка направить науку на решение практических задач изменения и развития общества и природы в целях улучшения условий жизни народа объявляется принижением и загрязнением науки.

К чему ведет эта буржуазная идея „чистой науки“, идея отхода науки от великого дела служения народу, идея отрыва науки от революционной практики преобразования жизни общества и природы?

Вся история науки неопровержимо свидетельствует о том, что действительная наука складывается и развивается только в тесной связи с революционной практикой преобразования общественной жизни и при-

¹ В. И. Ленин, Соч., изд. IV, т. 14, 1947, стр. 324, 325.

² В. И. Ленин, Соч., изд. IV, т. 10, 1947, стр. 61.

³ В. И. Ленин, Соч., изд. IV, т. 16, 1948, стр. 47.

⁴ И. В. Сталин. Вопросы ленинизма. Изд. 11, 1947, стр. 276.

роды, только на основе теоретического обобщения революционной практики, что наука погибает, как только она отрывается от практики. Поэтому товарищ Сталин и говорит: „Данные науки всегда проверялись практикой, опытом. Наука, порвавшая связи с практикой, с опытом, — какая же это наука? Если бы наука была такой, какой ее изображают некоторые наши консервативные товарищи, то она давно погибла бы для человечества“.¹ И еще: „...теория становится беспредметной, если она не связывается с революционной практикой, точно так же, как и практика становится слепой, если она не освещает себе дорогу революционной теорией“.²

Но из этого следует, что буржуазная идея „чистой науки“, идея отрыва науки от революционного преобразования общественного строя и природы ведет не к процветанию науки. Эта идея, сбивая науку с единственно надежного пути, по которому она только и может развиваться — с пути обобщения данных опыта и революционной практики, — направляет ее на умозрительный путь, на путь логических построений и софистической игры в понятия, т. е. ведет науку к гибели.

Кому служит эта буржуазная идея „чистой науки“?

Она служит интересам реакционной буржуазии, так как она лишает трудящихся научного руководства в практической работе по преобразованию общества и природы в целях улучшения условий материальной жизни и ослабляет таким образом трудящихся, следовательно, усиливает буржуазию.

Наивная вера некоторых наших работников идеологического фронта, в том числе и некоторых работников биологической науки в эту лживую буржуазную идею „чистой науки“ и привела к тому, что они, оторвавшись от практики коммунистического строительства, попали в объятия буржуазной реакционной науки, обанкротились в научном отношении.

В прямую противоположность буржуазии, рабочий класс заинтересован в самом всестороннем и глубоком преобразовании общественной жизни и природы. История человечества еще не знала таких грандиозных — по масштабам и глубине — революционных преобразований общественной жизни и природы, какие производятся в нашей стране под руководством партии большевиков, по указанию нашего вождя и учителя товарища Сталина.

Отсюда тенденция направить науку на решение практических задач по революционному преобразованию общества и природы, практических задач коммунистического строительства, взгляд на науку как на руководство к революционному действию.

К чему ведет эта пролетарская идея связи науки с революционной практикой?

Она направляет науку на единственно надежный путь, по которому наука только и может развиваться — на путь обогащения науки новыми теоретическими обобщениями гигантского опыта коммунистического строительства, на путь проверки правильности теоретических положений науки на практике коммунистического строительства, на путь вовлечения в дело развития науки широких трудящихся масс. „Я думаю, — пишет товарищ Сталин, — что наша страна с ее революционными навыками и традициями, с ее борьбой против косности и застоя мысли, представляет наиболее благоприятную обстановку для расцвета науки. Едва ли можно сомневаться, что мелочная узость и рутинность, свойственные старым профессорам капиталистической школы, являются гирей на ногах у науки. Едва ли можно сомневаться, что на полное и свободное научное творчество спо-

¹ И. В. Сталин. Вопросы ленинизма. Изд. 11, 1947, стр. 502.

² И. В. Сталин. Вопросы ленинизма. Изд. 11, 1947, стр. 14.

собны лишь новые люди, свободные от этих недостатков. Наша страна имеет в этом отношении великую будущность цитадели и рассадника наук, свободных от пут. Я думаю, что мы уже начинаем вступать на эту дорогу“.¹

Кому служит эта пролетарская идея тесной связи науки с революционной практикой?

Она служит интересам рабочего класса, интересам трудящихся, так как она направлена на то, чтобы вооружить трудящихся знаниями, необходимыми в их революционной работе, превращает науку в могучее орудие в руках трудящихся, строящих коммунизм, следовательно, усиливает трудящихся, следовательно, ослабляет империалистов.

Отсюда вывод: чтобы двигать науку вперед, необходимо вести непримиримую борьбу против вредной для дела развития науки буржуазной идеи отрыва науки от революционной практики и сознательно направлять ее на решение практических задач коммунистического строительства, на борьбу за проведение в жизнь политики большевистской партии.

Именно поэтому товарищ Сталин постоянно учит нас тесно связывать науку с революционной практикой, с политикой нашей партии, направленной на революционное преобразование общественной жизни и природы в целях улучшения условий жизни народа: „...связь науки и практической деятельности, — учит товарищ Сталин, — связь теории и практики, их единство должно стать путеводной звездой партии пролетариата“.²

Проводить на деле большевистскую партийность в науке, значит свято следовать этому указанию товарища Сталина, — вести непримиримую борьбу против буржуазной идеи „науки для науки“ и сознательно подчинять науку интересам коммунистического строительства, политике большевистской партии.

Именно этим путем следовал великий преобразователь природы И. В. Мичурин. „Иных желаний, — писал он, — как продолжать вместе с тысячами энтузиастов дело обновления земли, к чему звал нас великий Ленин, у меня нет“. „В селекции я вижу могущественное орудие современного общества, строящего социализм“.³

По этому пути идет и выдающийся ученик, продолжатель И. В. Мичурина — академик Т. Д. Лысенко: „Для успешного развития теории, — пишет он, — необходима тесная связь с практикой. Дарвин построил свою теорию эволюции исходя из обобщения сельскохозяйственной практики. Развивать эту прекрасную теорию можно успешнее всего только в тесном единстве с практикой“.⁴

В том, что Мичурин и Лысенко сознательно ставят биологическую науку на службу коммунистическому строительству, сознательно рассматривают биологическую науку как орудие борьбы за проведение в жизнь политики большевистской партии, и заключается один из секретов их успехов в деле развития биологической науки.

В настоящее время среди ученых нашей страны развернулось движение за творческое содружество науки с социалистическим производством. Нетрудно понять, что этому движению предстоит великая историческая будущность. Только на этом пути можно ожидать нового мощного подъема нашего социалистического производства и нашей советской науки.

¹ И. В. Сталин, Соч., т. 7, 1947, стр. 83.

² И. В. Сталин. Вопросы ленинизма. Изд. 11, 1947, стр. 545.

³ И. В. Мичурин, Избр. соч., ОГИЗ, 1948, стр. 506, 37.

⁴ Т. Д. Лысенко. Естественный отбор и внутривидовая конкуренция. Сельхозгиз, 1949, стр. 12.

Вместе с тем связь науки с производством означает крупный шаг по пути ликвидации еще не изжитой, оставшейся от капитализма, уродующей человека противоположности между умственным и физическим трудом и включения в дело развития науки широких масс трудящихся. Благотворность этого пути понимал и гениальный ученый И. П. Павлов и поэтому приветствовал первые шаги в этом направлении. Так, в приветственном письме Вседонецкому слету мастеров угля он писал: „Всю мою жизнь я любил и люблю умственный труд и физический и, пожалуй, даже больше второй. А особенно чувствовал себя удовлетворенным, когда в последний вносил какую-нибудь хорошую догадку, т. е. соединял голову с руками.

„Вы попали на эту дорогу. От души желаю Вам и дальше двигаться по этой единственно обеспечивающей счастье человека дороге“.¹

II

Враждебно относясь к революционному преобразованию и развитию общественной жизни и природы, стремясь всеми средствами сохранить и увековечить капиталистический строй, империалистическая буржуазия и ее идеологи настойчиво утверждают метафизический взгляд на мир как неизменный, застывший, учат рассматривать и изучать его не диалектически, как процесс развития от низшего к высшему, а метафизически, в статическом состоянии. „В своем рациональном виде, — писал Маркс, — диалектика внушает буржуазии и ее доктринерам-идеологам злобу и ужас, так как в положительное понимание существующего она вместе с тем включает понимание его отрицания, его необходимой гибели, каждую осуществленную форму она рассматривает в потоке движения, следовательно также и с ее преходящей стороны, она ни перед чем не преклоняется и является учением в существе своем критическим и революционным“.²

К чему ведет буржуазный, метафизический подход к познанию общественной жизни и природы как застывшего и неизменного?

Он ведет к тому, что ограничивает задачу познания общественной жизни и природы их описанием и „объяснением“ и оставляет в стороне исследование причин, законов и условий их изменения и развития, следовательно, останавливает познание как раз там, где только и начинаются его действительные задачи. Такой абстрактно-теоретический, описательный подход к познанию, ограничивающий познание общественной жизни и природы их описанием и „объяснением“, В. И. Ленин называл буржуазным объективизмом.

Кому угоден такой метафизический, описательный, объективистский подход к познанию действительности?

Он угоден реакционной буржуазии, так как, направляя науку не на обоснование необходимости изменения действительности и исследование условий ее изменения, а только на обоснование ее существования, он ведет к оправданию и увековечиванию капитализма.

Он выгоден реакционной буржуазии, так как, оставляя в стороне исследование причин и законов изменения и развития действительности, лишает трудящихся пониманием условий революционного изменения общественного строя и природы, делает науку ненужной и чуждой для трудящихся, следовательно, ослабляет трудящихся, следовательно, усиливает буржуазию.

¹ И. П. Павлов, Полн. собр. трудов, т. I, 1940, стр. 31.

² К. Маркс и Ф. Энгельс, Избр. произв., т. I, ОГИЗ, 1948, стр. 416.

Наиболее ярким выражением этого буржуазного, метафизического, объективистского подхода к познанию в биологической науке является реакционное, антинаучное,вейсманистско-морганистское направление.

Именно этот буржуазный, метафизический, объективистский подход к познанию действительности приводит некоторых наших работников идеологического фронта, в том числе и некоторых работников биологической науки к тому, что их „ученые“ труды оказываются не только непригодными для использования их в практике коммунистического строительства и потому никому не известными, за исключением узкой группы оторванных от народа любителей „чистой науки“, но и прямо вредными, тормозящими развитие советской науки.

Будучи заинтересован в коренном и всестороннем революционном преобразовании и изменении общественной жизни и природы в целях улучшения условий жизни, рабочий класс и находящиеся под его руководством трудящиеся заинтересованы в совершенно ином подходе к познанию действительности. Чтобы преобразовать общество и природу, необходимо знать причины, законы и условия их изменения и развития. Поэтому интересы рабочего класса и трудящихся требуют, чтобы наука не останавливалась только на описании явлений, а шла дальше, исследовала бы причины, законы и условия их возникновения, изменения и развития, т. е. чтобы она подходила к познанию действительности не объективистски, а революционно-критически, — не метафизически, а диалектически.

Этот, выражающий коренные интересы рабочего класса и трудящихся революционно-критический, диалектический метод, подход к познанию действительности был разработан Марксом и Энгельсом.

Куда ведет науку этот, выражающий интересы рабочего класса и трудящихся революционно-критический, диалектический метод, подход к познанию действительности?

Он толкает науку вперед, так как он требует, чтобы наука не останавливалась только на поверхностном констатировании и описании фактов и явлений, а шла дальше, исследовала бы причины, законы, условия их возникновения, изменения и развития.

Кому выгоден такой подход к познанию действительности?

Он выгоден рабочему классу и трудящимся, так как, исследуя причины, законы и условия возникновения, изменения и развития явлений, он вооружает рабочий класс и трудящихся пониманием условий и путей революционного преобразования общественного строя и природы, превращает науку в могущественное оружие в руках революционных классов, преобразующих мир, следовательно, усиливает трудящихся, следовательно, ослабляет буржуазию.

Этот метод является одним из важнейших условий силы и непобедимости большевистской партии. „Посмотрите на окружающие страны, — говорит товарищ Сталин, — много ли вы найдете правящих партий, имеющих правильную линию и проводящих ее в жизнь? Собственно, таких партий нет теперь в мире, ибо все они живут без перспектив, путаются в хаосе кризиса и не видят путей для того, чтобы выбраться из трясины. Только наша партия знает, куда вести дело, и ведет его вперед с успехом. Чему обязана наша партия этим своим преимуществом? Тому, что она является партией марксистской, партией ленинской. Она обязана тому, что руководствуется в своей работе учением Маркса, Энгельса, Ленина. Не может быть сомнения, что пока мы остаемся верными этому учению, пока мы владеем этим компасом, — будем иметь успехи в своей работе“.¹

¹ И. В. Сталин. Вопросы ленинизма. Изд. 11, 1947, стр. 484.

Отсюда вывод: чтобы развивать и двигать советскую науку вперед, необходимо вести непримиримую борьбу против буржуазной метафизики и объективизма и неуклонно руководствоваться в своей работе единственно научным методом — методом диалектического материализма.

Именно этот метод в науке отстаивал и развивал В. И. Ленин в борьбе против буржуазной метафизики и объективизма.

Именно этот метод в науке отстаивает и развивает И. В. Сталин, ведя непримиримую борьбу против буржуазной метафизики и объективизма.

Гениальное произведение товарища Сталина „О диалектическом и историческом материализме“ свидетельствует о большой заботе нашего вождя и учителя о том, чтобы вооружить советских ученых, как и всех советских людей, этим единственно научным методом познания и революционного преобразования общества и природы.

Проводить большевистскую партийность в науке — это значит вести непримиримую борьбу против буржуазной метафизики и объективизма, — это значит неустанно овладевать марксистским диалектическим методом и неуклонно руководствоваться им во всей работе.

Проведение этого метода в биологии и является одной из причин успеха И. В. Мичурина и мичуринцев. „Только на основе учения Маркса, Энгельса, Ленина и Сталина, — писал И. В. Мичурин, — можно полностью реконструировать науку. Объективный мир — природа — есть примат, человек — есть часть природы, но он не должен только внешне созерцать эту природу, но, как сказал Карл Маркс, он может изменять ее. Философия диалектического материализма есть орудие изменения этого объективного мира, она учит активно воздействовать на эту природу и изменять ее, но последовательно и активно воздействовать и изменять природу в силах только пролетариат, — так говорит учение Маркса, Энгельса, Ленина и Сталина, — непревзойденных умов-гигантов“.¹

III

Враждебно относясь к делу революционного преобразования общественного строя и природы, реакционная буржуазия не только не заинтересована в том, чтобы найти объективные причины явлений, происходящих в природе и обществе, а наоборот, заинтересована в том, чтобы скрыть их от масс.

В этих целях идеологи буржуазии утверждают, что явления, происходящие в обществе и в природе, представляют собой результат деятельности „абсолютной идеи“, „мирового духа“, „сознания“, а не закономерное следствие объективных условий.

К чему ведет этот идеалистический взгляд на общественную жизнь и природу?

Он ведет к фидеизму, т. е. к отказу от науки и к подмене науки религией, так как считать окружающие нас явления результатом деятельности „абсолютной идеи“² или „мирового духа“ — значит считать, что

¹ И. В. Мичурин, Избр. соч., ОГИЗ, 1948, стр. 508.

² Мы говорим „абсолютной идеей“ или „бога“ потому, что это по существу одно и то же. „Если природа есть производное, — писал Ленин, — то понятно само собою, что она может быть производным только от чего-то такого, что больше, богаче, шире, могущественнее природы, от чего-то такого, что существует, ибо для того, чтобы «произвести» природу, надо существовать независимо от природы. Значит, существует нечто вне природы и, при том, производящее природу. По-русски это называется богом. Философы-идеалисты всегда старались изменить это последнее название, сделать его абстрактнее, туманнее...“ (В. И. Ленин, Соч., изд. IV, т. 14, 1947, стр. 216).

познать и объяснить эти явления можно не путем исследования свойств объективных материальных тел и явлений и их действия друг на друга, как это делает наука, а путем исследования и познания „абсолютной идеи“ или „бога“. А подменять познание объективного мира познанием бога это и значит подменять науку теологией. Поэтому В. И. Ленин писал: „Идеализм есть поповщина. Верно. Но идеализм философский есть (*«вернее» и «кроме того»*) *дорога к поповщине*“.¹

Этой же цели подмены науки религией служит индетерминизм и агностицизм. Индетерминизм, отрицая объективную причинную связь между явлениями, расчищает путь для идеалистического объяснения явлений, стремится на место законов природы поставить законы религии. Агностицизм, отрицая возможность познания объективного мира, принижая силу науки, расчищает путь для веры.

Кому служат эти антинаучные, реакционные идеи идеализма, агностицизма и индетерминизма?

Они служат интересам реакционной буржуазии, так как, подменяя науку, знание — верой, эти идеи лишают трудящихся правильного понимания условий и способов революционного преобразования общественной жизни и природы и направляют их с пути революционной практики на путь религии, следовательно, ослабляют трудящихся, следовательно, усиливают буржуазию.

Наиболее ярким выражением идеализма, агностицизма и индетерминизма в биологической науке является вейсманистско-морганистское направление. Вейсманисты-морганисты пропагандируют идею независимости наследственности от объективных условий существования организмов (идеализм), идею случайности, незакономерности изменений наследственности (индетерминизм), идею невозможности познать законы изменения наследственности и управлять ее изменением (агностицизм).

Эти реакционные идеи и привели некоторых наших биологов в реакционное болото.

Будучи заинтересованы в коренном и всестороннем революционном преобразовании общественного строя и природы в целях улучшения условий жизни, рабочий класс и находящиеся под его руководством трудящиеся заинтересованы в том, чтобы наука искала причины изменения и развития действительности не в каком-то потустороннем, несуществующем и недоступном мире, а в самой окружающей нас действительности и объясняла бы явления не действием „абсолютной идеи“, не идеалистически, а действием материальных вещей и явлений друг на друга, материалистически.

Это, выражающее коренные интересы рабочего класса и трудящихся материалистическое истолкование жизни общества и природы последовательно и всесторонне было разработано Марксом и Энгельсом. Эта теория, и только она, дает науке единственно надежное основание. Отвергая индетерминизм и утверждая, что все явления находятся в объективной причинной связи между собою, эта теория обязывает науку доискиваться причин интересующих нас явлений, а не отговариваться ссылкой на случайность, беспричинность. Отвергая идеализм и утверждая, что природа, материя, бытие есть первичное, эта теория обязывает науку искать причины явлений не в каком-то несуществующем мире, а в самой природе, в объективном мире, в действии объективных вещей и явлений друг на друга. Отвергая агностицизм и утверждая, что непознаваемых явлений нет, эта теория дает науке уверенность в своих возможностях.

¹ В. И. Ленин. Философские тетради. Изд. ЦК ВКП(б), 1934, стр. 328.

Отсюда вывод: чтобы развивать и двигать советскую науку вперед, необходимо вести непримиримую борьбу против идеализма и агностицизма и последовательно отстаивать в науке теорию марксистского философского материализма.

Именно эту теорию отстаивал и развивал В. И. Ленин в непримиримой борьбе против идеалистов и агностиков всех мастей и оттенков.

Именно эту теорию отстаивает и развивает И. В. Сталин в непримиримой борьбе против идеалистов и агностиков. Великое историческое значение гениального произведения товарища Сталина „О диалектическом и историческом материализме“ заключается в том, что оно вооружает наших ученых, как и всех советских людей, этой единственно научной, материалистической теорией истолкования общественной жизни и природы.

Проводить большевистскую партийность в науке — это и значит вести непримиримую борьбу против идеализма и агностицизма, под какой бы маской они ни выступали, и последовательно отстаивать материалистическую линию в науке.

Последовательная борьба за материализм в биологической науке была одним из важнейших условий научных достижений И. М. Сеченова, К. А. Тимирязева, И. П. Павлова и других славных представителей нашей отечественной науки.

Настойчивое, последовательное отстаивание в биологической науке точки зрения марксистского философского материализма является одной из важнейших основ научных достижений И. В. Мичурина и мичуриновцев.

„Партийность в философии, — писал И. В. Мичурин, — является основным ориентирующим моментом. Строй вещей определяет собой строй идей. Передовой класс, каким показал себя пролетариат, несет и более передовую идеологию, он выковывает единую последовательную марксистскую философию. Естествознание по своему существу материалистично, материализм и его корни лежат в природе. Естествознание стихийно влечется к диалектике. Для избежания ошибочного понятия в усвоении необходимо знать единственно правильную философию, — философию диалектического материализма“.¹

IV

Идеологи буржуазии усиленно культивируют догматизм, т. е. взгляд на науку как на собрание неизменных застывших положений, являющихся якобы абсолютными и неизменными истинами.

Пропаганда этого взгляда рассчитана на то, чтобы затормозить развитие научного познания действительности, следовательно, затормозить дело ее революционного преобразования и спасти капиталистический мир от неизбежной гибели. „Оппортунизм, — говорит товарищ Сталин, — не всегда означает прямое отрицание марксистской теории или ее отдельных положений и выводов. Оппортунизм проявляется иногда в попытках уцепиться за отдельные положения марксизма, ставшие уже устаревшими, и превратить их в догмы, чтобы задержать тем самым дальнейшее развитие марксизма, — следовательно, — задержать также развитие революционного движения пролетариата“.²

¹ И. В. Мичурин, Избр. соч., ОГИЗ, 1948, стр. 508.

² Краткий курс истории ВКП(б), 1945, стр. 341.

История естествознания знает немало примеров, когда догматический взгляд на отдельные научные положения как на абсолютно неизменные на долгие годы задерживал развитие науки.

Рабская приверженность к установившимся „истинам“ привела некоторых наших научных работников, в том числе и некоторых работников биологической науки к тому, что они отстали от жизни, от живой развивающейся науки и обанкротились в научном отношении.

В прямую противоположность буржуазному догматизму Маркс неоднократно указывал, что его учение не догма, а руководство к действию, и что это учение необходимо постоянно совершенствовать и творчески развивать.

Великим образцом творческого отношения к науке является В. И. Ленин, развивший марксизм в условиях империализма и пролетарской революции, поднявший марксизм на новую, высшую ступень и обогативший науку новым опытом в новых условиях классовой борьбы пролетариата.

Великим образцом творческого отношения к науке является наш вождь и учитель — И. В. Сталин, развивший марксистско-ленинскую науку, обогативший ее новым опытом международного рабочего движения и социалистического строительства в СССР. „Существует, — говорит товарищ Сталин, — марксизм догматический и марксизм творческий. Я стою на почве последнего“.¹

Будучи непримиримым врагом догматизма, рутины, косности и застоя мысли, товарищ Сталин учит нас творческому подходу к науке, учит быть новаторами в науке, не бояться выступить против тех или иных „общепризнанных“ положений, если они перестали соответствовать новым данным опыта и практики.

„Наука, — говорит товарищ Сталин, — потому и называется наукой, что она не признает фетишей, не боится поднять руку на отживающее, старое и чутко прислушивается к голосу опыта, практики. Если бы дело обстояло иначе, у нас не было бы вообще науки, не было бы, скажем, астрономии, и мы все еще пробавлялись бы обветшалой системой Птолемея, у нас не было бы биологии, и мы все еще утешались бы легендой о сотворении человека, у нас не было бы химии, и мы все еще пробавлялись бы прорицаниями алхимиков“.² И далее: „Нельзя двигаться вперед и двигать вперед науку без того, чтобы не подвергнуть критическому разбору устаревшие положения и высказывания известных авторитетов“.³

Проводить большевистскую партийность в науке — это значит „уметь обогащать эту теорию новым опытом революционного движения, уметь обогащать ее новыми положениями и выводами, *уметь развивать ее и двигать вперед*, не останавливаясь перед тем, чтобы, исходя из существа теории, заменить некоторые ее положения и выводы, ставшие уже устаревшими, новыми положениями и выводами, соответствующими новой исторической обстановке“.⁴

Проводить большевистскую партийность в науке — это значит вести борьбу против догматизма, против рутинерства, косности и застоя мысли, быть новатором, революционером в науке.

Ярким показателем плодотворности творческого отношения к науке являются успехи мичуринского направления в биологии.

¹ Краткий курс истории ВКП(б), 1945, стр. 189.

² И. В. Сталин. Вопросы ленинизма. Изд. 11, 1947, стр. 502.

³ Ответ товарища Сталина полковнику Е. Разину. Вопросы истории, № 2, 1947.

⁴ Краткий курс истории ВКП(б), 1945, стр. 340.

Именно Мичурин и мичуринцы, внимательно анализируя опыт социалистического сельского хозяйства и теоретически обобщая его, смело выступают против тех положений в биологической науке, которые не соответствуют данным опыта, и заменяют их новыми, соответствующими новому опыту социалистического сельского хозяйства.

V

Идеологи буржуазии, враждебно относясь к делу революционного преобразования и развития общественной жизни и природы, стремясь сохранить свое господство, естественно, не могут допускать честной принципиальной критики и самокритики. „Господа буржуа, — говорит товарищ Сталин, — ...боятся света и старательно прячут правду от народа, прикрывая свои недочеты парадной вывеской благополучия... Они боятся света потому, что стоит им допустить сколько-нибудь серьезную самокритику, сколько-нибудь свободную критику своих собственных недочетов, чтобы не осталось камня на камне от буржуазного строя“¹.

Буржуазная боязнь критики и самокритики неизбежно приводит к самоуспокоенности, к благодушию, к зазнайству и застою мысли: „Партия погибает, — учит товарищ Сталин, — если она скрывает свои ошибки, зашучивает большие вопросы, прикрывает свои недочеты фальшивым парадом благополучия, не терпит критики и самокритики, проникается чувством самодовольства, отдается чувству самовлюбленности и начинает почивать на лаврах“².

Недостаточное разворачивание критики и самокритики среди некоторых работников идеологического фронта явилось причиной крупных провалов в их работе. „Недостаток идейности у руководящих работников «Звезды» и «Ленинграда», — говорится в Постановлении ЦК ВКП(б), о журналах «Звезда» и «Ленинград», — привел также к тому, что эти работники поставили в основу своих отношений с литераторами не интересы правильного воспитания советских людей и политического направления деятельности литераторов, а интересы личные, приятельские. Из-за нежелания портить приятельские отношения притуплялась критика. Из-за боязни обидеть приятелей пропускались в печать явно негодные произведения. Такого рода либерализм, при котором интересы народа и государства, интересы правильного воспитания нашей молодежи приносятся в жертву приятельским отношениям и при котором заглушается критика, приводит к тому, что писатели перестают совершенствоваться, утрачивают сознание своей ответственности перед народом, перед государством, перед партией, перестают двигаться вперед“³.

Именно поэтому И. В. Сталин учит нас развивать честную принципиальную большевистскую критику и самокритику во всех звеньях нашей работы, в том числе и в науке: „Борьба между старым и новым, между отмирающим и нарождающимся, — вот основа нашего развития. Не отмечая и не выявляя открыто и честно, как это подобает большевикам, недочеты и ошибки в нашей работе, мы закрываем себе дорогу вперед. Ну, а мы хотим двигаться вперед. И именно потому, что мы хотим двигаться вперед, мы должны поставить одной из своих важнейших задач честную и революционную самокритику. Без этого нет движения вперед. Без этого нет развития“⁴.

¹ И. В. Сталин, Соч., т. 7, 1947, стр. 122.

² Краткий курс истории ВКП(б), 1945, стр. 345.

³ О журналах „Звезда“ и „Ленинград“. Журн. „Большевик“, № 15, 1946, стр. 13.

⁴ И. В. Сталин, Соч., т. 10, 1949, стр. 331.

Проводить большевистскую партийность в науке — это значит свято следовать этому указанию товарища Сталина, разворачивать в науке честную принципиальную большевистскую критику и самокритику и вести непримиримую борьбу против семейственности, обывательской беспринципности, зазнайства, благодушия и самоуспокоенности. Критика мичуринцами отсталых реакционных идей вейсманистов-морганистов и является выражением этой принципиальной большевистской критики и самокритики в науке.

VI

В своей речи на предвыборном собрании избирателей Сталинского избирательного округа г. Москвы 9 февраля 1946 г. товарищ Сталин, развернув грандиозный план постепенного перехода от социализма к коммунизму, поставил перед советскими учеными задачу неустанно развивать советскую науку и в ближайшее время превзойти достижения науки за пределами нашей страны.

Решение этой великой и почетной задачи происходит в обстановке обостряющейся борьбы на международной арене между двумя лагерями: лагерем социализма и демократии во главе с Советским Союзом и империалистическим лагерем, во главе которого стоят империалисты США. При этом идеологи и защитники империализма всемерно стремятся идеологически воздействовать на силы, борющиеся против империализма и войны. В этих целях они пропагандируют антинародную, реакционную идею космополитизма, идею отказа от национальной самостоятельности и национальной принадлежности, национального характера и национальных традиций науки и культуры вообще, рассчитанную на то, чтобы под флагом единой общечеловеческой культуры распространить свою реакционную науку и культуру и, таким образом, добиться идеологического и политического господства англо-американских империалистов.

Это обязывает научных работников усилить борьбу против буржуазной идеи беспристрастности, беспартийности, космополитической идеи безродности науки, усилить борьбу за большевистскую партийность, за животворный советский патриотизм в рядах работников идеологического фронта. Этого требуют не только практические интересы коммунистического строительства, но и интересы развития самой науки.

Исторические постановления ленинско-сталинского ЦК ВКП(б) о журналах „Звезда“ и „Ленинград“, „О репертуаре драматических театров и мерах по его улучшению“, „О кинофильме «Большая жизнь»“, „Об опере В. Мурадели «Великая дружба»“, а также проведенные по инициативе ЦК ВКП(б) дискуссии по книге Г. Ф. Александрова „История западно-европейской философии“ и о положении в биологической науке, разоблачение антипатриотической космополитической группы литературных критиков направлены на усиление партийности и духа советского патриотизма в рядах деятелей науки и искусства. „Мероприятия Центрального Комитета, — говорит товарищ Маленков, — имеют своей целью обеспечить господство боевого советского патриотического духа в рядах деятелей науки и искусства, усилить, таким образом, партийность советской науки, литературы и искусства и поднять на новый, более высокий уровень все средства нашей социалистической культуры: печать, пропаганду, науку, литературу, искусство“.¹

¹ Г. Маленков. Информационный доклад о деятельности ЦК ВКП(б) (см. „Информационное совещание представителей некоторых компартий“. ОГИЗ, 1948, стр. 148).

Борьба за большевистскую партийность в науке это и есть борьба за подлинно объективную науку. Наша советская наука, строящаяся на основе большевистской партийности есть подлинно объективная наука. Только она имеет полное основание для того, чтобы быть действительно общечеловеческой наукой, и она будет общечеловеческой наукой после ликвидации эксплуататорских классов во всем мире — этих злейших врагов подлинной науки.

Поэтому каждый честный ученый, которому действительно дорога наука, истина, правда, должен свято следовать указаниям нашего вождя и учителя товарища Сталина — вести непримиримую борьбу против реакционной буржуазной идеологии, последовательно проводить большевистскую партийность в науке и быть горячим патриотом, защитником чести и славы социалистической Родины, чести и славы социалистической науки.

РУССКАЯ МАТЕРИАЛИСТИЧЕСКАЯ ФИЗИОЛОГИЯ В БОРЬБЕ С ИДЕАЛИЗМОМ

А. И. Карамян

Физиологический институт им. акад. И. П. Павлова Академии Наук СССР

Поступило 17 XII 1949

История развития физиологии центральной нервной системы является одним из блестящих доказательств учения Маркса — Энгельса — Ленина — Сталина о классовости науки. С самого начала своего возникновения физиологию центральной нервной системы характеризует борьба двух течений — передового материалистического и реакционного — идеалистического. Только с этой точки зрения можно понять сущность той острой борьбы, которая велась и ведется в настоящее время в области физиологии центральной нервной системы. Для правильного понимания значения нашей отечественной физиологии в формировании материалистического мировоззрения в естествознании, необходимо в общих чертах остановиться на некоторых узловых вопросах развития физиологии центральной нервной системы в свете столкновения двух указанных мировоззрений.

I

Уже в XVIII столетии в физиологии центральной нервной системы твердо установились два противоположных направления, — немецкая идеалистическая и французская эмпирическая школы.

Немецкая школа (Шталь, Гофман, Галлер), возникшая в условиях политического консерватизма немецкого общественного строя и под влиянием идеалистической философии Лейбница, стала родоначальницей анимизма и витализма.

Теория анимизма Шталя, теологические представления Гофмана о монадах, обладающих сознанием цели, признание им и Галлером какой-то жизненной силы, управляющей деятельностью органов и анимизма, играли исключительно отрицательную роль не только в истории развития физиологии, но и развития естествознания в целом. Характеризуя воззрения Шталя и Гофмана, Н. Е. Введенский (1913) в одной из своих вступительных лекций говорит, что их воззрения сказались губительно на развитии физиологии в течение всего XVIII столетия.

По другому пути шла французская физиологическая школа (Пети, Пьеррон и др.), пытавшаяся методами хирургического удаления тех или иных частей центральной нервной системы выяснить их физиологическое значение. Однако ее достижения ограничились разрешением отдельных частных вопросов физиологии мозга.

Исключительно точно охарактеризовал состояние нейрофизиологии, ее идеалистическую сущность один из основоположников русской материалистической философии А. Н. Радищев, безоговорочно признав зна-

чение мозга в умственной, сознательной деятельности человека: „Если мозг и глава нужны для мышления, — писал Радищев, — нервы для чувствования, то как столь безрассудно мечтать, что без оных душа действовать может? Как может она быть, когда она их произведение“.¹ Радищев, однако, считал, что анатомия и физиология дают недостаточные научные данные для точного определения таких явлений, как память, воображение, рассудок: „... анатомия не была еще руководительницей к познанию, от чего в мозгу зависят память, воображение, рассудок и другие умственные силы. Сколь на сей конец опыты Галлеровы не были многочисленны, но света действия умственные человеческие главы не распростерли... И хотя толкователи сих действий решат оные неким (ими вымышленным) движением малейших фибр мозговых, но где находится среда, в которую все сии движения стекаются, никто не видел, ибо пинеальная железа, мозольное тело суть ли истинное пребывание души, о том только прежде сего гадали, а ныне молчат“.¹

В первой половине XIX столетия борьба между указанными двумя направлениями в физиологии приняла довольно острую форму: французская физиологическая школа — Мажанди, Флуран и др., — продолжая экспериментальные исследования своих предшественников, добилась больших успехов в области изучения физиологии полушарий головного мозга, мозжечка, спинного мозга и т. д. Эти исследования, направленные против френологии Галля, в конечном результате привели к утверждению, что всякий поведенческий акт животных — память, воля, воображение и т. д., связан с полушариями переднего мозга, так как после удаления их окончательно выпадают все функции организма защитно-приспособительного характера.

Достижения французской школы в области физиологии мозга и ее представления значительно укрепили позиции материализма в борьбе против идеализма и против витализма, но следует сказать, однако, что материализм Мажанди, Флурана и их последователей был односторонним, механистическим, ибо они не сумели свои материалистические представления связать с теорией развития, вследствие чего их ценнейшие экспериментальные результаты оставались в рамках эмпирического накопления фактов без правильных теоретических обобщений.

Наряду с французской школой, в XIX столетии в Германии выросла довольно крупная физиологическая школа (Иоганнес Мюллер, Гельмгольц, Дюбуа-Реймон, Ферворн и др.), которая, несмотря на ее значительные успехи в изучении физиологии мышечной системы и периферической нервной системы, в вопросах теории познания стояла на идеалистических позициях, отрицая то, что „наши ощущения суть образы объективной реальности“.² Отрицая соответствие окружающего нас мира вещей с воспринимаемыми нами их образами, представители этой школы пришли в конечном результате к агностицизму.

Борьба идеализма немецкой физиологической школы с материализмом привлекала внимание Л. Фейербаха, Ф. Энгельса и В. И. Ленина. Характеризуя „физиологический идеализм“, В. И. Ленин раскрыл антиматериалистическую кантианскую сущность взглядов его отдельных представителей — Иоганна Мюллера,³ Гельмгольца,⁴ Ферворна.⁵

Механистическая сущность мировоззрения французской физиологической школы, рассматривающей деятельность высших отделов централь-

¹ А. Н. Радищев, Полное собр. соч., т. II, 1941, стр. 95 и 50.

² В. И. Ленин, Соч., изд. IV, т. 14, 1947, стр. 290.

³ В. И. Ленин, Соч., изд. IV, т. 14, 1947, стр. 290.

⁴ В. И. Ленин, Соч., изд. IV, т. 14, 1947, стр. 220.

⁵ В. И. Ленин. Философские тетради. Изд. ЦК ВКП(б), 1934, стр. 426.

ной нервной системы изолированно друг от друга, идеалистическая природа немецкой физиологической школы, считавшей всякий поведенческий или психический акт (ощущение, сознание и т. д.) — вне наших познавательных возможностей, не могли не парализовать дальнейшего развития физиологии центральной нервной системы, не могли не привести к идейному разоружению физиологов, психологов и невропатологов, не могли не препятствовать созданию общей теории деятельности отделов центральной нервной системы.

В условиях господства на западе механистических и идеалистических взглядов в физиологии нервной системы зародилась русская физиологическая школа (А. М. Филомафистский, И. М. Сеченов и И. П. Павлов), с самого начала своего возникновения неуклонно стоявшая на материалистических позициях и смело выступившая в условиях мрачного царизма со своими передовыми революционными идеями в естествознании.

В формировании мировоззрения основоположников нашей отечественной физиологии И. М. Сеченова, И. П. Павлова и Н. Е. Введенского весьма важную роль играли передовые идеи А. Н. Радищева, В. Г. Чернышевского, Н. А. Добролюбова, А. И. Герцена, Д. И. Писарева, в трудах которых можно найти не только отдельные высказывания о роли мозговой деятельности в поведении животных и психической деятельности человека (рассматриваемых ими с точки зрения эволюции животного мира) и о значении физиологии в борьбе с идеализмом, но и целые статьи, посвященные этим специальным вопросам.¹

Под влиянием передовых взглядов русской материалистической философии наша отечественная физиологическая школа заняла господствующее положение в физиологической науке о нервной системе. Школа великих русских физиологов совершила исторический поворот в сторону объективного изучения физиологии высших отделов центральной нервной системы.

Нельзя считать случайным, что учение о рефлекторной деятельности нервной системы, зародившееся в XVII веке, лишь в 60-х годах прошлого столетия на русской почве и благодаря русской революционной мысли стало основой борьбы против идеалистического толкования поведения животных и психической деятельности человека. Никто другой, как И. М. Сеченов в своих гениальных произведениях „Рефлексы головного мозга“, „Кому и как разрабатывать психологию“, „Элементы мысли“, выдвинул ряд принципиальных положений о роли нервной системы в формировании психической деятельности человека.

Исходя из собственных экспериментальных данных и данных передовой экспериментальной физиологии, Сеченов приходит к заключению, что в основе формирования поведения животных и психической деятельности человека лежат физиологические процессы в высших отделах центральной нервной системы в виде рефлекторных актов. Раскрывая сущность рефлекторной деятельности нервной системы, подвергнув глубокому анализу произвольные и непроизвольные двигательные акты, деятельность различных афферентных систем и органов чувств с точки зрения созданного им учения о торможении, Сеченов признал две формы рефлекторной деятельности — рефлексы автоматизированные и рефлексы заученные. Эти два вида рефлекторной деятельности составляют материальную базу, физиологическую канву, на которую накладываются сложнейшие процессы поведения животных и психическая деятельность человека.

¹ А. И. Герцен. Сыну моему Александру. Избр. философские произведения, т. II, 1948, стр. 5. — Н. А. Добролюбов, Избр. философские произведения, т. I, 1948. (Физиологическо-психологический взгляд на начало и конец жизни, стр. 193; Френология, стр. 263; Основания опытной психологии, стр. 491). — А. Н. Радищев. О человеке, о его смертности и бессмертии. Собр. соч., т. II, 1941, стр. 37.

Как видно из изложенного вкратце содержания учения И. М. Сеченова о рефлекторной деятельности нервной системы и ее роли в формировании поведения животных и человека, — он был убежденным материалистом. Но Сеченов был убежденным материалистом не только в физиологии, в трактовке полученных им физиологических фактов, он был убежденным материалистом и в теории познания, в вопросах понимания роли органов чувств в восприятии внешнего мира, взаимоотношения субъективного и объективного.

Как нами было указано выше, именно в этих вопросах у современников Сеченова — Иоганнеса Мюллера, Гельмгольца, Дюбуа-Реймона и др., были серьезные искажения, приводившие их в конце концов к агностицизму. Сеченов же стоял на материалистических позициях и, подвергая критике взгляды представителей идеалистического направления в психологии и физиологии, писал (изд. 1935 г.): „... наперекор всякой очевидности, они старались вывести всю психическую жизнь человека из деятельности одного только фактора — духовной организации человека, оставляя другой, т. е. воздействия извне, совсем в стороне за невозможностью их непосредственного познания. А между тем, кто же решится теперь утверждать, что внешний мир не имеет существования помимо сознания человека и что неисчерпаемое богатство присущих ему деятельности не служило, не служит и не будет служить материалом для той бесконечной цепи мыслительных актов, из которых создалась наука о внешнем мире?“.

Занимая такую последовательно материалистическую позицию в вопросах объективной и субъективной возможности познания окружающей нас природы, И. М. Сеченов нашел правильный путь трактовки физиологических закономерностей. Но материалистическое содержание учения Сеченова этим не ограничивается. Великая заслуга Сеченова заключается в том, что он строит свое мировоззрение, свою методологию с точки зрения теории развития, с точки зрения эволюции закономерностей нервной, психической деятельности животных и человека.

Под влиянием „великого учения Дарвина“, как его называл Сеченов, в тесном контакте с виднейшими корифеями эволюционного учения — В. О. Ковалевским и К. А. Тимирязевым, Сеченов рассматривал закономерности рефлекторной деятельности с точки зрения их эволюционного развития; больше того, Сеченов в своих исследованиях руководствовался историческим эволюционным методом, намечая два пути изучения соматических и психических функций организма: путь сравнительно-физиологический, к сожалению мало использованный им, и путь эволюционно-онтогенетический.

„Я стану следить исторически за психическим развитием человека (конечно единичного), — пишет Сеченов (1935), — с его рождения на свет, постараюсь подметить главнейшие фазы его (т. е. развития) в том или другом периоде и вывести всякую последующую фазу из предыдущей. Таким образом, ход мысли, как более общий, будет обнимать явления полнее, и гипотетические выводы прежнего труда подкрепятся новыми доводами“.

Придерживаясь исторического метода изучения и рассматривая деятельность органов и организмов как процесс приспособления их к изменениям условий среды, И. М. Сеченов раскрывает внутреннее содержание динамики возникновения форм и функций органов и организмов.

„Всегда и везде жизнь складывается из кооперации двух факторов, определенной, но изменяющейся организации и воздействий извне (курсив автора, — А. К.). При том все равно смотреть ли на жизнь со стороны ее конечной цели — сохранения индивидуума, или как на нечто развивающееся, потому что и сохранение в каждый отдельный момент существования достигается путем непрерывных превращений“ (1935).

Расценивая философские, психофизиологические воззрения Сеченова в целом, нельзя не признать ту исключительно революционную роль, которую сыграло созданное им материалистическое учение.

Прежде всего, развивая свое учение о торможении, Сеченов поднял рефлекторную теорию на новую ступень развития, на которой стало возможным рассматривать эту деятельность не как частную закономерность того или иного отдела, той или иной части нервной системы, как принято было его предшественниками и современниками, а как форму существования и дальнейшего прогресса высокоорганизованных животных — в этом следует видеть первую великую заслугу Сеченова.

Далее Сеченов, устранив унижительный пессимизм сторонников „физиологического идеализма“ в отношении возможностей познания материальных основ процессов ощущения, сознания, идейно вооружил будущее поколение физиологов к борьбе со всякими отклонениями от материалистического понимания природы физиологических процессов.

И, наконец, Сеченов расширил материалистическое мировоззрение о деятельности мозга, рассматривая ее с точки зрения эволюционного развития, применяя эволюционный принцип как один из основных методов познания формирования поведения животных и человека.

Вот те неоспоримые заслуги, которые принадлежат Сеченову — основоположнику классической рефлекторной теории нервной системы, создателю эволюционно-материалистического учения о мозге, основоположнику материалистической психологии.

II

В начале XX столетия человеческое общество вступило в новую стадию своего развития. Капитализм перешел в последнюю фазу своего развития, в стадию империализма, когда назрели все объективные условия для социалистических революций. В разворачивающейся острой и непримиримой классовой борьбе русское революционное движение становится наиболее передовым, наиболее последовательным, и именно в России создается передовой отряд мирового революционного пролетариата — партия большевиков. Эта новая партия, вооруженная идеями ее великих основоположников — Ленина и Сталина, учением Маркса и Энгельса, ведет непримиримую борьбу против господствующих классов за освобождение эксплуатируемых классов от их векового рабства.

В этих условиях и под непосредственным влиянием классического учения И. М. Сеченова о рефлекторной деятельности нервной системы, в нашей стране возникли две мощные физиологические школы Н. Е. Введенского и И. П. Павлова. Эти школы, идя разными путями, применяя разные методы исследования, достигли исключительных успехов в изучении сложнейших закономерностей нервной деятельности, ведя непримиримую борьбу против механистических и идеалистических воззрений различных физиологических школ.

Н. Е. Введенский, пользуясь созданным им в свое время оригинальным методом телефонического исследования нервных процессов, показал, что нервный и нервно-мышечный субстрат обладает исключительно широкими возможностями перестраивать свою функцию в сторону ее повышения или же понижения, в зависимости от условий среды, от текущего состояния ткани, от характера и качества падающих на нее раздражителей. Исходя из этого основного положения, Введенский (изд. 1935 г.) выдвинул учение о функциональной подвижности нервной и нервно-мышечной системы, об электротонических и периелектротонических явлениях в нерве, давшее ему возможность сформулировать свои взгляды

в виде общей теории, предлагающей „смотреть на торможение и наркоз как на известные модификации возбуждения“.

Рассматривая торможение как особое состояние возбуждения, как не колеблющееся, не распространяющееся возбуждение, то возникающее, то исчезающее в зависимости от условий среды и рабочего состояния функционирующей ткани, Введенский расценивал весь этот сложный процесс, всю эту динамическую игру процессов возбуждения и торможения как частные проявления парабитического состояния, являющегося одной из основных форм существования и функционирования живой ткани, живой материи.

Из такого понимания со всей очевидностью вытекает, что парабитоз следует рассматривать как одну из важнейших закономерностей приспособительной деятельности организмов, осуществляемой через нервную систему. Именно с этой точки зрения расценивал свое учение Введенский, когда он в 1917 г. писал: „Чем дальше углублялось физиологическое исследование, тем более являлось необходимым считаться с двумя фактами: с приспособляемостью живого вещества к условиям его существования и с целесообразностью отправлений в интересах поддержания жизни индивидуума и жизни вида“.

Развивая и углубляя учение Н. Е. Введенского, его ближайший ученик и последователь А. А. Ухтомский со своими учениками раскрыл важные закономерности приспособительных процессов в нервной деятельности, принцип усвоения ритмов, принцип доминанты, и т. д. Следует сказать, что принцип доминанты, являющийся логическим развитием учения о парабитозе Введенского, принадлежит к числу тех свойств, которые приобретены высокоорганизованными животными в процессе эволюционного развития.

Расценивая доминанту как „физиологическую предпосылку поведения“, Ухтомский рассматривал ее как один из важнейших механизмов деятельности органа индивидуального приспособления — коры головного мозга.

„Доминанта, — пишет Ухтомский (1933), — есть ли непременно корковое явление? Для меня несомненно, что она может закладываться еще в мозговом стволе, но коре приходится тотчас с нею считаться, поскольку кора для каждого мгновения есть орган сопоставления того, что требует сейчас внешняя среда, с тем, что делается во внутреннем хозяйстве тела“.

Из такого понимания принципа доминанты совершенно отчетливо вытекает, какое значение приобретает принцип доминанты в обеспечении биологически целесообразных реакций высокоорганизованных животных в их сложнейших приспособительных актах в ответ на изменения условий внешнего мира и внутренней среды; такое понимание показывает также пути приближения учения Введенского к вопросам физиологии высшей нервной деятельности.

Созданное школой Введенского — Ухтомского учение о функциональной подвижности нервной системы, о парабитозе и о доминанте, раскрывающее сложнейшие механизмы нервной системы, обладающие неограниченными возможностями обеспечения приспособительной деятельности организма, на протяжении многих лет было в коренном противоречии с различными метафизическими и механистическими учениями ряда школ зарубежных стран.

Как известно, школы Ферворна, кембриджская в Англии (Эдриан) и школа Като в Японии, изучая физиологию нервной системы, стремились основные процессы нервной деятельности — торможение и возбуждение — объяснить истощением или усилением энергетических возможностей в тканях, „рефракторной теорией“ торможения, законом „все или ничего“, декрементной или бездекрементной передачей нервных импуль-

сов и т. д., истолковывая эти частные явления в нервной деятельности как всеобщие закономерности, определяющие всю нервную деятельность.

Не имея возможности более подробно останавливаться на механистической сущности взглядов этих школ, мы должны однако указать, что основные положения, выдвигаемые ими, целиком и полностью построены не на качественных сдвигах в нервной ткани, зависящих от ее текущего состояния и от характера падающих на нее раздражителей; все эти сложные биологические процессы сведены к простым количественным механическим сдвигам, в виде всплеск или затухания воли возбуждений — в виде накопления энергии в нервном субстрате, дающего „все“, или же опустошения его, не дающего „ничего“.

Совершенно очевидно, что эта трактовка встречается с непреодолимыми трудностями, характерными для всякого механицизма. Где причина возникновения тормозного или возбуждательного процесса — в нервном субстрате или вне его, каким образом обеспечивается смена одного процесса другим?

Не признавая теории функциональной подвижности, парабриоза и доминанты и будучи последовательными, сторонники указанных выше теорий должны ответить на эти вполне законные вопросы, что причина возникновения основных нервных процессов не в самом нервном субстрате, а вне его. И это, как писал Ф. Энгельс, логический конец всякого механицизма, приводящего в конце концов к идеализму.

Школа Введенского, оказавшаяся, как писал Ухтомский (1933), „в положении ереси относительно общепринятых теорий“, вела таким образом не только научную, но и серьезную идейную борьбу против механистических и идеалистических взглядов довольно мощных физиологических школ, объединенных общими интересами.

Материалистические идеи Сеченова, его классическое учение о рефлекторной деятельности создали прочную основу для расцвета физиологии центральной нервной системы. Именно на этой основе началось формирование мировоззрения одного из величайших естествоиспытателей XX века — И. П. Павлова, основоположника и творца физиологии высшей нервной деятельности.

До Павлова, несмотря на отдельные значительные достижения в области изучения физиологии коры головного мозга методами ее раздражения или хирургического выключения (Гольц, Лючиани, Фрич и др.), физиология высших отделов центральной нервной системы, однако, оставалась в рамках эмпирического накопления фактов, изучения отдельных свойств той или иной части мозга. Для изучения значения мозга в целостном поведении животных указанные методы, естественно, не могли быть пригодными. Тем более непригодными были субъективные методы изучения поведения животных, истолковывающие те или иные явления высшей нервной деятельности с точки зрения тех или иных эмоциональных, субъективных переживаний животных.

Еще в 1903 г. в своей программной речи „Экспериментальная психология и психопатология на животных“, останавливаясь на вопросе о методах изучения поведения животных, И. П. Павлов ставил вопрос перед естествоиспытателями:

„Должны ли мы для понимания новых явлений входить во внутреннее состояние животного, по-своему представлять его ощущения, чувства и желания? Для естествоиспытателя остается на этот последний вопрос, как мне кажется, только один ответ — решительное «нет»“ (изд. 1938 г.).

Можно без преувеличения сказать, что благодаря этому новому методу изучения поведения животных, человеческая мысль после беспрепятственного искания на протяжении тысячелетий, впервые получила возмож-

ность подойти к правильной объективной оценке физиологических процессов, разыгрывающихся в высших отделах центральной нервной системы.

Пользуясь своим объективным методом изучения поведения животных, Павлов с поразительной настойчивостью и последовательностью, раскрывая факт за фактом, закономерность за закономерностью, создал учение о высшей нервной деятельности животных и человека, являющееся естественно-научной основой теории познания, материалистической психологии и биологии.

Павлов и созданная им школа показали, что в основе функций мозга лежат два вида нервной деятельности: условные рефлексы, приобретаемые животными в течение их индивидуальной жизни, и безусловные, или врожденные, рефлексы, приобретаемые ими в процессе филогенетического развития. Изучая закономерности этих двух форм нервной деятельности, в частности, закономерности процессов возбуждения и торможения и значение их в восприятии бесчисленных раздражителей внешнего мира и внутренней среды организма, Павлов создал учение об аналитической и синтетической деятельности нервной системы. Павлов рассматривал анализ и синтез как всеобщую функцию всей нервной системы, начиная от воспринимающих аппаратов, различных афферентных систем, специализированных органов чувств и кончая корой головного мозга, которая расценивалась им как орган высшего проявления аналитической и синтетической деятельности. Говоря о широких возможностях организмов образовывать условные или временные связи, Павлов (изд. 1938 г.) писал, что „при помощи этого основного явления высшей нервной деятельности получается широкая, можно сказать, безграничная возможность изучать всю деятельность больших полушарий, т. е. весь тот синтез и весь анализ как внешнего, так и внутреннего мира, на который способно данное животное. А ведь этот синтез и анализ исчерпывают все поведение животного“ (разрядка наша, — А. К.). Ясно, что в такой постановке изучение проблемы аналитической и синтетической деятельности нервной системы выходит из рамок обычных физиологических представлений и приобретает исключительно важное значение для теории познания, психологии и психопатологии.

Нужно сказать, что учение Павлова об индивидуально приобретенных, условных и врожденных или безусловнорефлекторных формах нервной деятельности, учение об аналитической и синтетической деятельности коры головного мозга и, наконец, учение о динамической локализации определенных нервных функций в определенных участках центральной нервной системы нужно расценивать как исключительно важные достижения в области дальнейшего развития классической рефлекторной теории. Именно эти достижения привели к тому, что Павлов дал совершенно четкую и во всех отношениях точную формулировку рефлекторной деятельности.

„Теория рефлекторной деятельности, — писал Павлов (изд. 1938 г.) — опирается на три основных принципа точного научного исследования: во-первых, принцип детерминизма, т. е. толчка, повода, причины для всякого данного действия, эффекта; во-вторых, принцип анализа и синтеза, т. е. первичного разложения целого на части, единицы и затем снова постепенного сложения целого из единиц, элементов; и, наконец, в-третьих, принцип структурности, т. е. расположения действий силы в пространстве, приурочение динамики к структуре“.

В этом определении понятия рефлекса как бы отражено основное содержание учения Павлова, — его материализм со всем своим богатым содержанием.

В признании указанных трех принципов рефлекторной деятельности, являющихся ключом понимания, и не только понимания, но и объектив-

ного исследования поведения животных, представители различных реакционных физиологических школ видели смертельную опасность для идеализма. И именно этот вопрос стал основным вопросом, вокруг которого велась и ведется ожесточенная борьба в физиологии центральной нервной системы.

В этом основном вопросе объединились все реакционные силы в физиологии, психологии, неврологии, единодушно утверждающие, что классическая рефлекторная теория „слишком механистична“, что она „стала теперь скорее препятствием, чем пособником прогресса“ (Лешли, 1933), что „учение о центрах, если хорошо обдумать этот вопрос, не представляет уже большого значения“ [Бете, Фишер (Bethe u. Fischer, 1931)]. Ополчаясь против классической рефлекторной теории, противники ее жизненно важные процессы организмов объясняют какими-то „загадочными силами“, заложенными в спинном мозгу (Бете), мистической теорией образов (Лешли), различными теориями: о „нервной энергии“ (Спирмэн), нейропиля (Геррик, Бете), „динамической психобиологии“ (Мессерман) и т. д.

Как бы ни был замаскирован общий смысл этих множественных туманных „теорий“, они прямо или косвенно направлены в сторону отрицания классической рефлекторной теории, ее значения для материалистического понимания поведения животных и сложных психических процессов человека и являются не чем иным, как попыткой реставрировать витализм и анимизм в новом одеянии, в условиях XX века.

Вот почему борьба за материалистическую рефлекторную теорию в понимании Сеченова и Павлова является исключительно важным участком нашей идеологической борьбы против идеализма с его разновидностями. Недаром Павлов в своей известной статье „Ответ физиолога психологам“, выступая в защиту рефлекторной теории, характеризует антирефлекторные концепции Лешли, Спирмэна и др. и говорит: „... несмотря на все научно-приличные оговорки, все тот же дуализм с анимизмом, непосредственно разделяемый еще массой думающих людей, не говоря о верующих“ (изд. 1938 г.). Недаром Павлов в своих „Средах“, обрушиваясь на одного из лидеров, противников рефлекторной теории, уже упомянутого Бете, — говорит: „Дуалистический пыл против монизма, который выступает в наших условных рефлексах, до такой степени затемнил господина Бете, что ему и в голову не пришло обратить внимание на условные рефлексы“ (изд. 1949 г.).

Потерпев жестокое поражение в открытой борьбе со сторонниками рефлекторной теории, противники ее перешли к другим формам борьбы — с одной стороны, к тактике игнорирования достижений школы Павлова, с другой — к попыткам лишения рефлекторной теории ее революционного духа, опустошения ее материалистического содержания. Именно этим можно объяснить стремление противников рефлекторной теории исказить содержание учения о рефлекторной деятельности нервной системы, трактуя эту теорию с механистических позиций. Мессерман (Messermann, 1945) пишет: „Павлов понимает рефлекс как единственную стереотипную реакцию“.

Конорский в своей, совсем недавно изданной в Англии книге (1948), пытаясь „распространить концепцию Шеррингтона о функциях нервной системы на область высшей нервной деятельности“, стремясь „вывести“, как он пишет, „учение об условных рефлексах из мертвого тупика, в котором оно сейчас находится“, грубо искажает учение И. П. Павлова о физиологии высшей нервной деятельности и ее закономерностях, представляя эту деятельность в виде схематических линейных связей коры с нижележащими отделами центральной нервной системы.¹

¹ Статья, специально посвященная критике этой книги Конорского, будет опубликована в ближайшее время. Редакция.

Мессерман, Конорский и др. берут только одну сторону павловского учения о рефлексе, его детерминизм, лишая тем самым это учение его исключительной динамичности и многогранности. Между тем из приведенной выше цитаты отчетливо видно, что И. П. Павлов в основу рефлекса кладет не только принцип детерминизма, но и принцип анализа и синтеза, принцип структурности, „приурочение динамики к структуре“.

После Великой Октябрьской социалистической революции, благодаря постоянной заботе нашей партии и ее вождей В. И. Ленина и И. В. Сталина, созданы были небывалые в истории науки возможности для расцвета материалистического учения о высшей нервной деятельности, построенного на основах марксистско-ленинской теории.

Расширяя свои исследования, особенно в послеоктябрьский период своей творческой деятельности, во-первых — в сторону изучения высшей нервной деятельности в сравнительно-физиологическом аспекте и, во-вторых, — в сторону изучения патологии высшей нервной деятельности человека, Павлов подходит к своей конечной задаче, к изучению „таинственной природы“ субъективного мира человека. В этот период своей деятельности Павлов выдвинул ряд положений, имеющих исключительное значение для материалистического мировоззрения в целом, для психологии, психиатрии и невропатологии, в частности.

Сопоставляя результаты своих долголетних экспериментальных исследований с данными клинической практики, невропатологии и психиатрии, Павлов создает учение о типах и типовых особенностях нервной системы, опровергающее общепризнанные идеалистические концепции Кречмера, Фрейда и др. Павлов развивает материалистическое учение о сне, сновидениях и гипнозе и, наконец, выдвигает учение о второй сигнальной системе, являющееся венцом его творчества по высшей нервной деятельности и базой для изучения формирования психики и сознания человека. Расценивая всю высшую нервную деятельность как сигнальную деятельность, уравнивающую взаимоотношения организма и внешней среды, Павлов полагал, что высшая нервная деятельность животных, вплоть до самых сложно организованных, ограничивается первой сигнальной системой, т. е. условно-рефлекторной деятельностью. Вторую же сигнальную систему Павлов рассматривал как качественно совершенно новую форму нервной деятельности, приобретенную человеком в процессе его исторического развития, при помощи которой явления внешнего мира, образы предметов человек выражает словесными сигналами и другими знаками, пользуясь, таким образом, не самими явлениями или предметами, а их образами или обозначениями — „сигналами сигналов“. Таким образом, классическое учение Павлова на новом этапе своего развития подходит к экспериментальному изучению существенных сторон вопросов теории познания.

В. И. Ленин в своих „Философских тетрадах“, перечисляя различные области знания, историю философии, истории отдельных наук, историю умственного развития ребенка, историю умственного развития животных, историю языка, психологию и физиологию органов чувств, отмечает: „Вот те области знания, из коих должны сложиться теория познания и диалектика“.¹

И. В. Сталин, разбирая вопросы раздражимости, ощущения, динамику перехода этих элементарных форм поведения в более сложные его формы, пишет: „Первое живое существо не обладало никаким сознанием, оно обладало лишь свойством **раздражимости** и первыми зачатками **ощущения**. Затем у животных постепенно развивалась способность ощущения,

¹ В. И. Ленин. Философские тетради. Изд. ЦК ВКП(б), 1934, стр. 321.

медленно переходя в сознание, в соответствии с развитием строения их организма и нервной системы".¹

Выдвинутые В. И. Лениным и И. В. Сталиным положения о важности изучения проблем истории умственного развития животных и детей, физиологии органов чувств, ощущения и сознания, развивающихся в соответствии с развитием нервной системы, получают яркое отражение в обширных экспериментальных исследованиях учеников и последователей И. П. Павлова.

Исходя из „насквозь эволюционного“ учения И. П. Павлова, считая, что „изучение условных рефлексов есть изучение истории развития рефлекторных актов“, Л. А. Орбели развернул широкую экспериментальную работу в области изучения формирования рефлекторных актов в онтогенезе, формирования условно- и безусловнорефлекторной деятельности у животных, стоящих на различных уровнях эволюционного развития, и в области изучения взаимоотношений филогенетически древних и новых форм нервной деятельности путем выключения более молодых нервных образований, и достиг результатов принципиального значения для создания теории эволюции нервной деятельности высоксоорганизованных животных.

Вопросы сравнительной физиологии высшей нервной деятельности в настоящее время интенсивно разрабатываются также в лабораториях Э. А. Асратяна, Д. А. Бирюкова, И. С. Беритова, Ю. П. Фролова и других. Эти исследования направлены в сторону выяснения рефлекторно-приспособительной деятельности у различных представителей позвоночных, находящихся в различных условиях существования.

Существенное значение имеют проводимые за последние годы школой Л. А. Орбели исследования в области развития учения Павлова о второй сигнальной системе. Полученные в лабораториях Л. А. Орбели экспериментальные данные о формировании речевой функции у детей, изучение механизмов нарушений речи при различных поражениях центральной нервной системы человека, экспериментальные данные в области изучения различных форм ощущаемых и не ощущаемых реакций у человека в норме и патологии, исследования слуховых и зрительных последовательных образов следует расценивать как весьма важные достижения на пути раскрытия физиологических механизмов формирования ощущения, т. е. одного из элементарных психических процессов.

Эти данные в целом, и в особенности исследования в области физиологии органов чувств, позволили Орбели выдвинуть и развить учение о взаимодействии афферентных систем, имеющее исключительное значение для изучения механизмов восприятия внешней, реальной действительности.

В. И. Ленин, разоблачая идеализм Маха, Авенариуса и их сторонников — физиологов Иоганнеса Мюллера, Гельмгольца, Ферворна и других в вопросе понимания роли ощущения в познании окружающего нас мира, писал по поводу попыток Маха воспользоваться неразработанностью проблемы ощущения в пользу своих идеалистических концепций:

„Итак, первичными данными являются ощущения, хотя они «связаны» только с определенными процессами в органической материи! И, говоря подобную нелепость, Мах как бы ставит в вину материализму («обычному широко распространенному физическому представлению») нерешенность вопроса о том, откуда «возникает» ощущение. Это образчик «опровержений» материализма фидеистами и их прихвостнями. Разве какая-нибудь другая философская точка зрения «решает» вопрос, для решения которого собрано еще недостаточно данных?»²

¹ И. В. Сталин, Соч., т. I, 1946, стр. 313.

² В. И. Ленин, Соч., т. 14, 1947, стр. 33—34.

Разрабатывая научное наследие И. П. Павлова в области специализированных анализаторов, школа Л. А. Орбели и целый ряд физиологов в нашей стране, а именно — А. Г. Иванов-Смоленский, С. В. Кравков, Н. И. Гращенков и другие, исходя из основных положений марксистско-ленинской теории отражения, приступили к изучению этой проблемы, бывшей в течение столетий оплотом идеализма.

Богатый экспериментальный материал, собранный за последние 20 лет К. М. Быковым и его учениками по физиологии внутренних органов, дал ему возможность, во-первых, показать, что принцип временных связей, установленный И. П. Павловым на примере слюнной железы, распространяется и на все внутренние органы, и, во-вторых, вскрыть ряд интересных механизмов формирования этих „предсознательных“, как их называет К. М. Быков, процессов.

Особую главу в нашей отечественной физиологии составляет материалистическое учение И. П. Павлова, Л. А. Орбели и А. Д. Сперанского о трофической деятельности нервной системы. Как известно, отсутствие научно-обоснованных данных об интимных процессах жизнедеятельности различных тканевых систем органов и организма на протяжении многих столетий истолковывалось в пользу витализма в борьбе с материализмом. Даже такие умы, как Биша, Иоганнес Мюллер, Клод Бернар, в этом вопросе оказались в плену виталистических воззрений, допустив наличие особой силы, управляющей жизнедеятельностью органов и организма.

И. П. Павлов первый нанес серьезный удар этим представлениям, экспериментально показав наличие специальных нервов, регулирующих интимные обменные процессы в тканях. Л. А. Орбели, А. Д. Сперанский на протяжении последних 30 лет, разрабатывая эту проблему, достигли исключительных успехов в области изучения механизмов трофической деятельности нервной системы как в нормальной жизнедеятельности организма, так и в его патологии.

Развивая свое учение об адаптационно-трофической роли симпатической нервной системы, Орбели показал, что симпатическая нервная система является тончайшим приспособительным механизмом, регулирующим функциональную способность решительно всех систем организма. Обнаружено также, что адаптационно-трофической функцией обладает и мозг.

А. Д. Сперанский, изучая роль нервной системы в возникновении и развитии тех или иных патологических процессов в организме, создал оригинальное учение о нервных дистрофиях, идущее в разрез с идеалистическими представлениями.

Современная буржуазная физиологическая и медицинская наука игнорирует эти достижения Павлова, Орбели и Сперанского, видя в них опасность полного краха своей официальной идеологии витализма.

III

Из нашего, весьма сжатого, обзора основных этапов развития физиологии центральной нервной системы со всей очевидностью вытекает, что наша отечественная физиологическая школа Сеченова, Павлова, Введенского и их последователей, со своими неоспоримыми достижениями и открытиями, подошла к экспериментальному разрешению двух основных стратегических задач, возникших на рубеже XIX и XX столетий.

Во-первых, классическая рефлекторная теория нервной деятельности И. М. Сеченова, экспериментальные достижения И. П. Павлова в создании физиологии высшей нервной деятельности, его учение об индивидуально

приобретенных и наследственно фиксированных формах нервной деятельности привели к признанию рефлекторной деятельности в целом как приспособительного процесса, а основные закономерности этой рефлекторной деятельности — синтетическая и аналитическая деятельность нервной системы, процессы возбуждения, торможения, иррадиации, концентрации, положительной и отрицательной индукции — теперь рассматриваются как механизмы наилучшего приспособления высокоорганизованных животных, приобретенные ими в процессе их онто- и филогенетического развития.

Учение же Введенского о парабииозе и функциональной подвижности нервной системы, Орбели — об адаптационно-трофической функции вегетативной нервной системы, мозжечка, высших вегетативных центров, Ухтомского — о доминанте раскрыли сущность тончайших приспособительных явлений во всей нервной деятельности, начиная от центров высших отделов нервной системы и кончая нервно-мышечным субстратом.

Выдающиеся достижения нашей физиологической науки — Сеченова, Павлова и их последователей — привели к тому, что в настоящее время возможно подойти к конкретной экспериментальной разработке проблемы приспособляемости и изменчивости животных с точки зрения современного творческого дарвинизма. Этот путь, т. е. путь целеустремленного изучения физиологических механизмов различных форм приспособления органов и организмов к изменениям условий среды, несомненно приведет к постановке вопроса активного воздействия на животные организмы, в понимании И. В. Мичурина и Т. Д. Лысенко.

Во-вторых, важнейшей проблемой, непосредственно вытекающей из достижений нашей отечественной физиологии, является проблема изучения формирования ощущения, закономерностей его перехода в более сложные формы высшей нервной деятельности высокоорганизованных животных и человека.

Учение И. П. Павлова о первой сигнальной системе, охватывающее весь круг вопросов поведения животных, его учение о второй сигнальной системе, являющейся высшей формой высшей нервной деятельности, приобретенной человеком в процессе его исторического развития, разработка Орбели физиологии различных афферентных систем органов чувств с позиций Сеченова и Павлова, внедрение им исторического метода в изучение этих сложных явлений создали материальную базу для конкретного экспериментального изучения вопросов, граничащих, с одной стороны, с психологией, с другой, с гуманитарными науками, языковедением, логикой и т. д.

Именно эти достижения И. П. Павлова и его последователей дали основание Л. А. Орбели (1949) заявить: „Мы сейчас достигли того уровня знаний, когда не может быть речи о раздельном изучении субъективного и объективного мира, и мы стоим перед моментом, когда физиологи обязаны включить в круг своих исследований не только объективно наблюдаемые явления, но и явления субъективного мира, когда физиологи для построения основных закономерностей деятельности центральной нервной системы обязаны использовать как субъективный, так и объективный методы исследования“.

Таким образом, наша физиология нервной системы на новом этапе своего развития вплотную подошла к изучению вопросов, имеющих, как писали В. И. Ленин и И. В. Сталин, важное значение для теории познания и диалектики, для материалистического понимания формирования ощущений, сознания, мышления человека.

На таком высоком уровне развития находится наша отечественная физиология центральной нервной системы, созданная гениями И. М. Сеченова и И. П. Павлова.

На каком же уровне находится современная физиология центральной нервной системы в капиталистических странах? Из нашего весьма неполного обзора основных линий развития физиологии нервной системы не трудно прийти к заключению, что современная физиология капиталистических стран идет по пути полного отказа от материализма и открытого перехода на сторону идеализма, проповедуя вместо науки теологию и мистику. Как можно иначе охарактеризовать попытки Шеррингтона восстановить средневековые представления о наличии двух субстанций — души и тела? Как можно иначе охарактеризовать виталистические концепции Бете, Фишера и других, отрицающих роль высших отделов центральной нервной системы в жизненно важных процессах организма? И, наконец, как можно иначе охарактеризовать ни в какой степени научно не аргументированный, организованный поход американских реакционных физиологов, психологов, неврологов — Лешли, Фултона, Лиддела, Мессермана, Спирмэна, Геррика и других — против материалистического учения И. П. Павлова?

Борьбу, которая ведется сейчас в физиологии нервной системы, между нашей отечественной физиологией, с одной стороны, и физиологическими школами различных капиталистических стран — с другой, нельзя рассматривать вне той борьбы, которая ведется в биологии вообще, в философии, в литературе и в искусстве. Эта борьба есть результат столкновения двух систем и двух мировоззрений — мировоззрения социалистического общества, строящего коммунизм, и мировоззрения отмирающего, находящегося в состоянии маразма, империализма.

Ученики и последователи Сеченова, Павлова, Введенского, вооруженные революционной теорией Маркса — Энгельса — Ленина — Сталина, со всей большевистской принципиальностью ведут борьбу за идейную чистоту материалистического учения русской физиологической школы, за создание на ее основе достойного Сталинской эпохи учения о высшей нервной деятельности человека с ее неизмеримо сложными проявлениями.

Вопросы, поставленные перед нами великими корифеями науки В. И. Лениным и И. В. Сталиным, о необходимости изучения материальных основ ощущения и сознания, мы, советские ученые, должны поднять на новую — высшую ступень развития. Это мы сделаем под руководством нашей большевистской партии и ее гениального вождя Иосифа Виссарионовича Сталина.

ЛИТЕРАТУРА

- Введенский Н. Е. Курс физиологии животных и человека. 7, 10, 1913; Собр. соч., 4, 119, 1935; Русск. физиол. журн., 7, № 1, 97, 1917.
Лешли. Мозг и интеллект. 188, 1933.
Орбели Л. А. Вопросы высшей нервной деятельности. 446, 1949.
Павлов И. П. Двадцатилетний опыт объективного изучения высшей нервной деятельности (поведения) животных. 24, 410, 647, 548, 1938; Павловские среды, 3, 254, 1949.
Сеченов И. М., Избранные труды, 308, 257, 311, 1935.
Ухтомский А. А. Пятнадцать лет советской физиологии. 78, 64, 1933.
Ферворн М. Общая физиология, 7, 76, 1910.
Bethe A. u. E. Fischer, Bethes Hdb., 15, 1931.
Konorski J. Conditioned reflexes and neuron organization. Стр. X и 6, 1948.
Messermann J. N. Behavior and nervosis. 9, 1945.

ЗАКОН САМОРЕГУЛЯЦИИ РАСПРОСТРАНЯЮЩЕГОСЯ ВОЗБУЖДЕНИЯ („ВСЕ ИЛИ НИЧЕГО“)

М. С. Авербах и Д. Н. Насонов

Кафедра общей и сравнительной физиологии Ленинградского Государственного университета

Поступило 27 XI 1948

ВВЕДЕНИЕ И ЗАДАЧИ ИССЛЕДОВАНИЯ

Настоящая работа представляет собою экспериментальную проверку одного следствия, вытекающего из тех чисто теоретических построений, которые развивались в последнее время Д. Н. Насоновым по вопросу о соотношении между местными и распространяющимися биоэлектрическими потенциалами (Насонов, 1948).

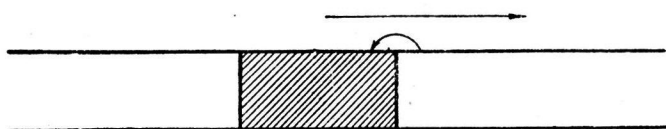


Рис. 1. Схема, иллюстрирующая теорию „малых токов“ Германа. Заштрихован возбужденный участок волокна. Маленькая стрелка указывает направление тока действия, раздражающего смежный, невозбужденный участок волокна. Большая стрелка указывает направление распространения возбуждения.

Для того чтобы пояснить, в чем заключается это следствие, нам придется здесь вкратце напомнить некоторые положения развиваемой теории.

В своих рассуждениях Насонов исходил из двух посылок. Первая заключалась в том, что возбуждение распространяется вдоль по нервному или мышечному волокну, согласно теории „малых токов“ Германа¹ (рис. 1).

Вторая посылка состояла в утверждении, согласно которому электрическая ответная реакция протоплазмы любой точки волокна всегда градуальна, т. е. находится в прямой количественной зависимости от силы раздражения и не подчиняется так называемому закону „все или ничего“.

Было показано, что количественное соотношение этих двух величин графически должно выражаться S-образной кривой, вначале вогнутой к оси абсцисс, а затем асимптотически приближающейся к некоторому

¹ Как известно, согласно этой теории, отрицательный заряд возбужденного участка порождает на границе с невозбужденной областью электрический ток (рис. 1), достаточно большой для того, чтобы возбудить смежный участок. Возбудившись, этот участок сам становится негативным и генерирует в свою очередь ток, действующий на следующий участок волокна, и т. д.

пределу, в виде прямой линии, параллельной оси абсцисс.¹ Три кривых такого типа приведены на рис. 2.

Если, как мы допустили, возбуждение во всех точках волокна находится в градуальной зависимости от силы раздражителя, то, очевидно, судьба бегущего импульса будет зависеть от соотношения между величинами тока, вызвавшего возбуждение, и тока, возникшего как ответная реакция. Если, например, порожденный ток будет всегда меньше тока, его породившего, мы будем иметь декрементное распространение, а при постоянном обратном соотношении — инкрементное. Мы заранее не знаем, каковы эти соотношения, а потому постараемся проанализировать все возможные случаи. На рис. 2 изображены возможные соотношения между током-раздражителем и током-эффектом. По оси абсцисс отложено напряжение раздражающего тока в милливольтках (x), по оси ординат — напряжение тока, им порожденного, тоже в милливольтках (y). Заметим, что биссектриса угла осей координат (OB) будет характеризоваться тем, что для любой ее точки координаты будут равны ($x=y$). Для любой точки, лежащей между биссектрисой и осью абсцисс, $x > y$, а для всякой точки в промежутке между биссектрисой и осью ординат $x < y$.

Исходя из сказанного, рассмотрим три возможных случая расположения кривой.

Первый случай. Допустим, что градуальные соотношения между электрическим раздражителем и электрической ответной реакцией в нашем волокне выражаются любой кривой, отвечающей единственному требованию: все ее точки лежат ниже биссектрисы (рис. 2, кривая α). Нетрудно понять, что в таком волокне, согласно теории малых токов, любой электрический стимул породит в возбужденном соседнем участке электрический ток меньшего напряжения. Последний в свою очередь вызовет в смежном участке еще меньший по величине ток, и т. д. В результате мы получим декрементное распространение, как это имеет место, например, в нервном волокне многих беспозвоночных (напр. *Anodonta*).

Второй случай представлен на рис. 2 кривой β . Эта кривая начинается под биссектрисой и в какой-то точке (A) ее пересекает. Легко

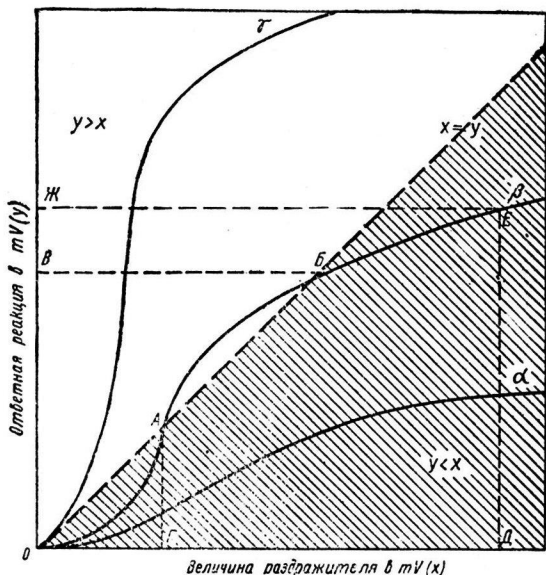


Рис. 2. Три градуальные кривые. α — соответствует распространению импульса с декрементом, β — распространению по закону „все или ничего“ и γ — автоматической деятельности. Заштрихованная область декремента.

¹ Тот факт, что начальная часть такой градуальной кривой действительно вогнута к абсциссе, показывают прямые наблюдения. На рис. 3 приведена кривая зависимости величины местной ответной электрической реакции от величины электрического подпорогового раздражения. Эта кривая вычерчена по данным Ходжкина (Hodgkin, 1938), полученным им путем прямых измерений на нервном волокне краба. Если допустить, что зависимость и дальше градуальна, то кривая в конце концов должна пойти параллельно оси абсцисс, так как величина ответной реакции не может быть бесконечно большой.

понять, что на волокне, характеризующемся такой кривой, все стимулы, не превышающие величины $ОГ$, будут давать декрементную, локальную реакцию, так как все точки этого отрезка кривой лежат под биссектрисой, и, следовательно, ответная реакция будет всегда ниже вызвавшего ее стимула. Если же, однако, величина стимула хотя не намного превзойдет пороговое значение $ОГ$, ход дальнейших событий резко изменится, так как мы попадем в область, лежащую над биссектрисой, где y всегда больше x . Здесь электрический стимул вызовет возбуждение, которое даст ток, больший по величине; смежный участок породит еще больший ток, что приведет к быстрому инкрементному нарастанию потенциала по мере его продвижения. До каких же пор будет продолжаться это нарастание?

Как видно на рис. 2, кривая β , приближаясь к предельному значению ответной реакции, после короткого разбега неизбежно должна вторично пересечь биссектрису в точке $Б$. Остановимся на анализе этого крайне интересного, и важного момента в судьбе бегущего импульса.

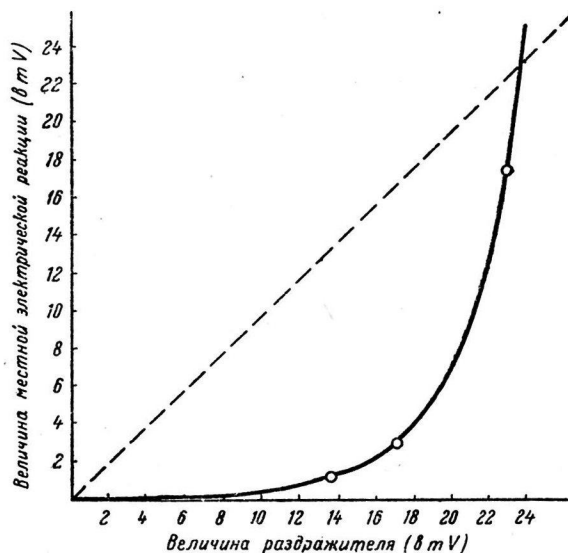
В точке $Б$, как лежащей на самой биссектрисе, величина эффекта равна величине стимула ($x=y$), и, следовательно, начиная с этого момента, каждый участок волокна будет при возбуждении генерировать точно такой же по величине ток, какой привел этот участок в возбужденное состояние. В результате этого сразу же прекратится инкрементное нарастание, и потенциал победит с одинаковой величиной без декремента до конца проводника.

Рис. 3. Кривая зависимости местной электрической реакции нерва краба от величины электрического раздражения. Кривая построена по данным Ходжкина (Hodgkin, 1938).

В таком случае отрезок $ОБ$ по оси ординат определит величину бегущего потенциала („пика“, или „spike“ английских авторов).

Можно показать, что постоянство величины этого пика будет поддерживаться автоматически, путем саморегуляции. Действительно, представим себе, что величина потенциала несколько превысила значение, соответствующее точке $Б$, и перешла на другую сторону биссектрисы. Как только это произойдет, мы сразу же попадем в область графика, где x всегда больше y , т. е. в область декремента, и потенциал бегущего импульса начнет, падая, снова возвращаться к точке $Б$.

Однако, уменьшаясь, перескочить за эту точку налево от биссектрисы бегущий потенциал тоже не сможет, так как здесь он окажется в области инкремента ($x < y$) и сразу же начнет нарастать, пока снова не достигнет значения $Б$. Таким образом, достигнув точки второго пересечения кривой β с биссектрисой, бегущий потенциал приобретает устойчивость, которая будет автоматически поддерживаться в течение всего его пробега путем своеобразной саморегуляции.



Другими словами, волокно, обладающее градуальной возбудимостью кривой β , должно воспроизводить все те явления, которые мы в действительности наблюдаем и которые были описаны в работах Каца (Katz, 1937), Ходжкина (Hodgkin, 1938) и других как явления, подчиняющиеся закону „все или ничего“. Вместе с тем в наших рассуждениях мы исходили из того, что каждая точка волокна возбуждается только градуально и никаких взрывообразных реакций, о которых говорят английские авторы, нигде не наблюдается.

Третий случай представлен на нашем графике (рис. 2) кривой γ . Эта кривая всеми своими точками лежит над биссектрисой. Это означает, что любой, сколь угодно малый электрический стимул даст всегда ответную электрическую реакцию, большую по величине вызвавшего ее тока, и неизбежно при распространении начнет лавинообразно нарастать, пока не достигнет постоянной величины и не охватит всего волокна. Такая система, как видно из сказанного, будет находиться в своеобразном состоянии неустойчивости. Любая, самая ничтожная флуктуация заряда поверхности волокна мгновенно разрастется до максимальной величины при распространении.

Что же будет в дальнейшем с таким волокном, которое спонтанно пришло в состояние максимального возбуждения? Такое волокно окажется рефрактерным, т. е. неспособным давать ответную реакцию на электрические стимулы какой угодно величины. С этого момента оно как бы выходит из-под обстрела слабых стимулов и становится в условия, при которых может, восстанавливаясь, возвращаться к исходному состоянию.

Как легко понять из нашего графика, кривая рефрактерного (невозбудимого) волокна будет соответствовать кривой, приближающейся всеми своими точками к оси абсцисс. При восстановлении возбудимости волокна кривая будет постепенно принимать положения сначала α , затем β и, наконец, дойдет до исходного положения, когда все точки ее окажутся над биссектрисой. Как только это произойдет, волокно снова окажется в неустойчивом состоянии, и любой, как угодно малый импульс вызовет малое местное возбуждение, которое неизбежно, распространяясь, разрастется до максимальных размеров, вследствие чего волокно снова будет охвачено рефрактерностью.

Из всего сказанного явствует, что волокно, обладающее градуальной возбудимостью кривой γ , должно находиться в состоянии автоматической ритмической деятельности. Можно себе представить, что возбудимостью типа кривой γ обладает какая-то часть автоматического центра сердца или других автоматически работающих систем (мерцательные реснички, жгутики и т. п.).

Из этих рассуждений можно сделать один весьма важный вывод, а именно, что все три типа кривых, характеризующих декрементное распространение потенциала (α), распространение по типу „все или ничего“ (β) и автоматическую ритмическую активность (γ), должны переходить друг в друга при простом повышении или понижении возбудимости волокна. Этот вывод находит подтверждение в уже известных фактах. Так, при снижении возбудимости кривая γ должна превратиться в кривую β . Соответственно этому в процессе наркотизации или действия угнетающих медиаторов автоматически работающее сердце превращается в мышцу, работающую по закону „все или ничего“. Наоборот, при повышении возбудимости кривая β должна переходить в кривую γ . И действительно, мы знаем, что, помещая скелетную мышцу в ионную среду, повышающую возбудимость, мы можем заставить мышцу спонтанно сокращаться.

Далее, снижая возбудимость волокна типа β , мы теоретически должны привести его в состояние α , при котором импульс распространяется с декрементом. И действительно, мы можем наблюдать этот переход, когда путем наркоза снижаем возбудимость скелетных мышц.

Итак, развиваемая Насоновым теория соотношения местного и распространяющегося возбуждения хорошо объясняла многие уже известные факты. Однако при изложении этих теоретических построений Насонову все же приходилось неоднократно выслушивать упреки в некоторой якобы абстрактности рассуждений и пожелания подкрепить теорию какой-либо прямой экспериментальной проверкой.¹ Такой апробацией могло бы быть правильное предсказание какого-либо еще не известного явления, сделанное на основании теоретических построений. Настоящая работа, как мы указывали, и является попыткой экспериментального обоснования одного следствия, вытекающего из изложенных здесь соображений.

Мы говорили выше, что, согласно изложенной теории, раздражение, немного превышающее пороговое значение $ОГ$ (рис. 2), должно вызвать в волокне типа β инкрементно нарастающий при продвижении потенциал. Мы говорили также, что это нарастание не будет беспредельным, что потенциал, достигнув точки $В$, побежит по волокну, сохраняя постоянную величину, равную $ОВ$, ибо в точке $В$ эта величина приобретает способность автоматически регулироваться.

Однако что произойдет, если величина начального стимула сразу же будет значительно превышать не только величину порога, но и величину постоянного, бегущего пика? (Такое раздражение мы в дальнейшем условимся называть „сверхпиковым“).

Допустим, что величина этого первоначального сверхпикового раздражения будет равна $ОД$ (рис. 2). Тогда величина ответной местной реакции выразится отрезком $ОЖ$ (или $ДЕ$). Как видно на рис. 2, эта величина должна быть больше постоянного пика $ОВ$ и меньше вызвавшего ее стимула $ОД$. Точка $Е$ лежит ниже биссектрисы в области декремента, и, следовательно, распространяясь вдоль по волокну, потенциал $ДЕ$ будет все время падать до тех пор, пока не достигнет величины $ОВ$ в точке $В$, откуда, в силу изложенных выше причин, побежит дальше, сохраняя неизменной свою величину, которая будет автоматически поддерживаться до самого конца волокна.

Выше мы показали, что потенциал, хотя немного превышающий величину $АГ$, возникший под влиянием надпорогового раздражения ($>ОГ$), начинает распространяться с инкрементом до тех пор, пока в точке $В$ не достигнет постоянной величины пика ($ОВ$); теперь же мы убедились в том, что потенциал ($ДЕ$), порожденный сверхпиковым раздражением ($ОД$), должен распространяться с декрементом до тех пор, пока в той же точке $В$ он не достигнет той же величины постоянного пика ($ОВ$).

Такое то следствие, вытекающее из нашей теории, которое мы и взяли экспериментально проверить в настоящем исследовании.

Для достижения этой цели нам было необходимо: во-первых, определить величину местного потенциала, вызванного сверхпиковым раздражением; во-вторых, сравнить эту величину с величиной постоянного бегущего пика и, наконец, в-третьих, определить длину того отрезка волокна, на протяжении которого бегущий импульс, постепенно уменьшаясь, достигнет неизменной величины пика.

¹ См., например, полемику по этому поводу в сборнике „Гагские беседы“, т. I. Биоэлектрические потенциалы. Тбилиси, 1949.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Во всех опытах в качестве объекта мы пользовались седалищным нервом лягушки, отпрепарованным от позвоночника до большого пальца задней конечности. При производстве опытов раздражающие электроды всегда располагались на нерве в направлении к позвоночнику, а регистрирующие — на противоположной, более тонкой части нерва. Этим достигалось то, что при достаточно сильных раздражениях под регистрирующими электродами всегда все волокна проводили импульсы, независимо от того, в какой вышележащей точке волокна производилось раздражение.

Для регистрации потенциалов возбуждения применялся катодный осциллограф с двухлучевой трубкой и усилителем, частотная характеристика которого была прямолинейна в интервале от 5 до 10 000 герц. Максимальная чувствительность прибора соответствовала 25 мм на 1 mV. Вся установка была смонтирована на повторяющуюся стационарную картину, причем раздражение совпадало с началом прямого хода луча, что давало возможность не только фотографировать бегущие импульсы, но и непосредственно наблюдать их.

Раздражение применялось в виде серии коротких, остроконечных однофазных импульсов одного и того же знака; осциллограмма одного из них приведена на рис. 4. Частные особенности методики приведены ниже в соответствующих разделах.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Определение величины местного потенциала при сверхпиковых раздражениях

Как известно, величина бегущего импульса в нерве, состоящем из многих волокон, должна характеризоваться на осциллограмме не высотой пика, а его площадью. [Эрлангер, Бишоп и Гассер (Erlanger, Bishop and Gasser, 1926)]. При изучении бегущего пика, достаточно удаленного от места электрического раздражения, определение на осциллограмме величины таких площадей при помощи планиметра не представляет никаких трудностей, так как изображение пегли раздражающего тока в этих условиях можно довести до минимума или совсем уничтожить заземленной серебряной пластинкой. Гораздо труднее определить величину местного или бегущего импульса в месте раздражения или в непосредственной близости от него, когда изображение раздражающего потенциала сливается с изображением самого импульса. Однако и в данном случае есть возможность совершенно точно отдифференцировать эти две величины.

Нам удалось этого добиться, пользуясь схемой опыта, изображенной на рис. 5. Здесь *A* и *B* являются регистрирующими электродами (*O* — осциллограф), причем отведение однофазное, так как электрод *A* отводит от убитого конца нерва (заштрихованный участок).

Расстояние между *A* и *B* равно 9—12 мм. Электрод *B* заземлен и одновременно служит одним из раздражающих электродов. Другой раздражающий электрод *V* удален от него на 45—47 мм. Нашей целью является определение величины местной реакции под электродом *B*. Для этого мы сперва серией электрических ударов раздражаем нерв таким образом, что катод соответствует *B*, а анод *B*. При этом импульсы

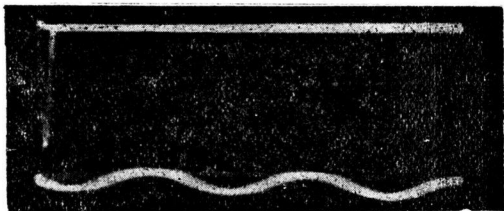


Рис. 4. Форма тока, употреблявшегося нами для раздражения.
Внизу — масштаб времени. Один период равен 1 мсек.

рождаются только у B и добегают до электрода B через некоторый интервал времени после того, как осциллограф записал петлю раздражающего тока у B .

Такая осциллограмма приведена на рис. 6, z и 7, a . Вниз направленное острие — это положительная петля тока у B .¹ На некотором расстоянии от него бугорок — это пик, прибежавший к B через некоторый промежуток времени с большого расстояния, достигший постоянной величины и имеющий противоположный (отрицательный) знак. Сняв такую осциллограмму, мы меняем направление раздражающего тока. Тогда импульсы зарождаются у B , как у катода, и на осциллограмме изображения местного потенциала возбуждения и негативной петли раздражающего тока суммируются (рис. 6, $в$ и 7, $б$). Для того чтобы на основании этих двух осциллограмм найти площадь, соответствующую

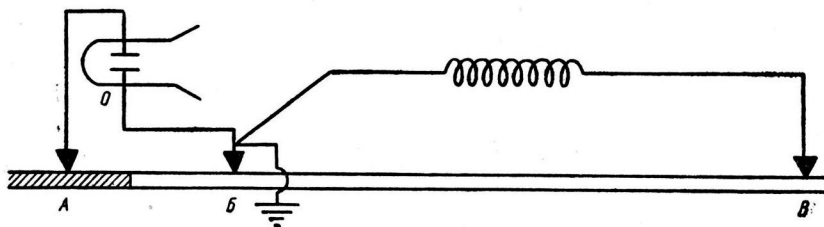


Рис. 5. Схема установки, употреблявшейся для определения местной реакции. Объяснение в тексте.

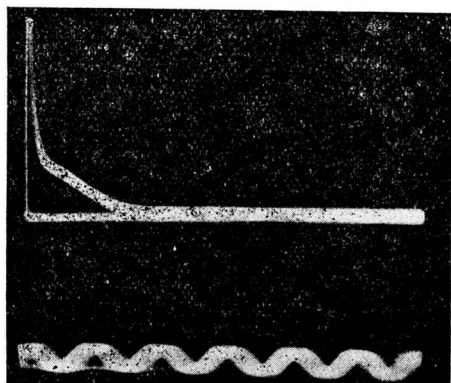
только потенциалу местного возбуждения, надо из этой суммарной площади, изображенной на рис. 6, $в$ и 7, $б$, вычесть площадь, соответствующую только петле раздражающего тока. Эту площадь, как мы уже говорили, мы имеем на рис. 6, z и 7, a в виде острого конуса, направленного вниз. Такое вычитание мы производим графически, накладывая рис. 7, a на рис. 7, $б$ и получая разность в виде заштрихованной части рис. 7, $в$. Площадь этой разности мы определяем на чертеже планиметром и затем можем сравнить ее с площадью установившегося бегущего пика (рис. 7, z), которую мы получили, обведя контур бегущего пика на рис. 7, a или 6, z . Однако такое сравнение правомерно только в том случае, если у нас будет уверенность, что при обоих положениях полюсов, при раздражении, в нашем нерве работают все без исключения волокна. Для этого сила раздражения должна превышать пороговые значения для всех волокон, входящих в состав нерва.

Чтобы убедиться в этом, мы постепенно повышаем силу раздражения, начиная с подпороговых ее значений. При этом сначала на осциллограмме мы видим только петлю тока, направленную вниз, и не обнаруживаем никакого возвышения, соответствующего пику. При достижении порога самых чувствительных волокон мы наблюдаем внезапное появление маленького бугорка (рис. 6, $б$), соответствующего бегущим пикам этих волокон. При дальнейшем усилении раздражения площадь пика на осциллограмме соответственно увеличивается; это зависит от того, что последовательно включаются в работу все менее и менее чувствительные волокна. Наконец мы достигаем такой силы раздражения, когда

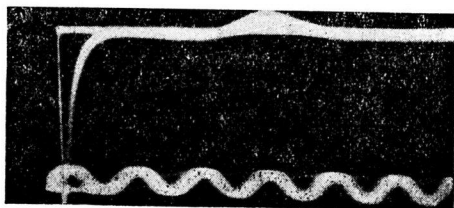
¹ Амплитуда этой петли прямо пропорциональна напряжению раздражающего тока, что дает возможность в пределах одной серии опытов довольно точно определять относительную силу раздражения.

дальнейшее усиление его не влечет за собой увеличения площади пика. Размеры его делаются постоянными и не зависящими от силы раздражающего тока. Это означает, что с этого момента в нерве проводят импульс все входящие в его состав волокна и он начинает работать, как монолитное образование. Все наши измерения производились только

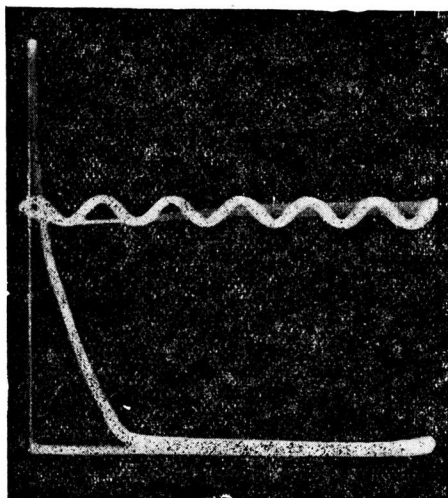
при таких условиях, и поэтому для наших целей нам не было необходимости работать с одиночными волокнами, как это был вынужден сделать Ходжкин, изучавший подпороговые потенциалы.



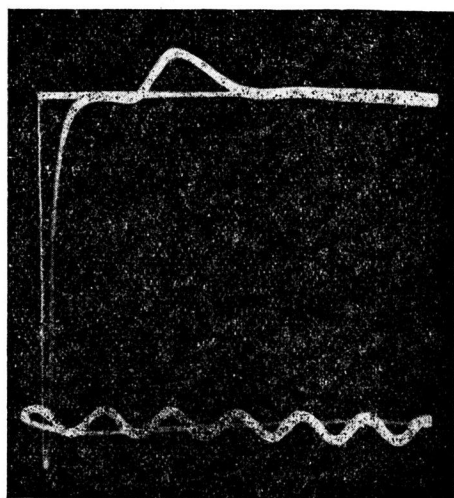
а



б



в



г

Рис 6. Осциллограммы, полученные при установке, изображенной на рис. 5. а и б — при пороговой силе раздражения; в и г — раздражения, при которых устанавливается постоянная величина пика; а и в — катод на электроде В, б и г — катод на электроде В. Масштаб времени — один период равен 1 мсек.

Последовательно определение величины местного потенциала при сверхпиковых раздражениях мы производили следующим образом:

1. Мы накладывали отпрепарованный нерв на электроды так, как это показано на схеме рис. 5, проксимальным (ближайшим к позвоночнику) концом к В.
2. Конец нерва у А убивался нагреванием.
3. Раздражение производилось отдельными электрическими ударами (100 в 1 сек.) сначала со знаком минус у В. Раздражение постепенно усиливалось от подпороговых значений до тех пор, пока на экране осциллографа не появлялись первые следы бегущего пика (рис. 6, б). Эта картина фотографировалась. Измерялась амплитуда петли тока.

4. Раздражение усиливалось далее до постоянной величины пика (рис. 6, *г*). Эта картина фотографировалась, после чего полюсы менялись и соответствующая картина на экране (рис. 6, *в*) тоже фотографировалась.

5. На снимках производилось графическое вычитание площадей, как это было описано выше; планиметром измерялась полученная разность площадей, соответствующая величине местного потенциала в точке *В*. Затем на снимке измерялась площадь бегущего из точки *В* пика, после чего величина местной реакции выражалась в процентах к величине бегущего пика. В табл. 1 эти цифры помещены в 3-м столбце. Изменялась амплитуда петли тока (на рис. 6, *г*). Отношение этой величины к амплитуде

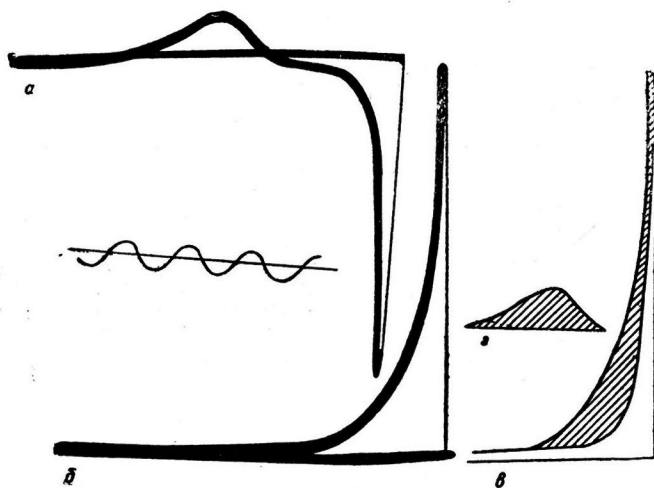


Рис. 7. Графическое вычитание площадей для определения относительной величины местной реакции.

а и *б* — осциллограммы, полученные при помощи схемы рис. 5; осциллограмма *а* снята при катоде у *В*. Вниз направленное острие — петля тока. Бугорок наверху — пик, пришедший от электрода *В*. Осциллограмма *б* снята при катоде у *В*. Направленное вверх острие — это местная реакция плюс петля тока; *в* — результат наложения *а* на *б*. Заштрихованная площадь соответствует величине местного потенциала; *г* — площадь пика, взятая из *а* для соизмерения с заштрихованной площадью местного потенциала *г*.

петли тока при пороговом раздражении служило мерилем силы раздражения в единицах порога. Эти данные приведены в табл. 1 во 2-м столбце.

6. Далее сила раздражения увеличивалась до максимальной величины, при которой на осциллограмме еще не было видно никаких искажений, после чего производились снова все манипуляции, указанные в пунктах 4 и 5.

В табл. 1 эти цифры приведены в 4-м и 5-м столбцах, где сведены результаты проделанных таким путем измерений (всего 21 измерение). На основании приведенных данных можно сделать следующие выводы. Прежде всего очевидно, что при раздражениях, в 2—4 раза превышающих пороговое, местная реакция в $1\frac{1}{2}$ —2 раза превышает величину распространяющегося пика. Далее видно, что местная реакция при сверхпиковом раздражении градуальна и не подчиняется закону „все или ничего“. При силе раздражения, равной в среднем 1.8 порога, эта реакция равна в среднем 142%, при раздражении в 4.2 порога реакция доходит в среднем до 193%.

Если действительно местный потенциал может в $1\frac{1}{2}$ —2 раза превышать величину бегущего пика, то, очевидно, при своем распространении этот потенциал должен постепенно уменьшаться, пока не достигнет постоянной величины; другими словами, на каком-то отрезке он должен продвигаться с декрементом.

Таблица 1

Местный потенциал при сверхпиковых раздражениях

№ опыта	1-е определение. Местная реакция при установлении постоянного бегущего пика		2-е определение. Местная реакция при максимально допустимом раздражении	
	величина раздражения (в единицах порога)	величина местного потенциала (в % к постоянному пику)	величина раздражения (в единицах порога)	величина местного потенциала (в % к постоянному пику)
1	1.4	133	2.1	180
2	1.6	169	2.1	193
3	3.5	133	5.0	168
4	1.5	100	5.0	166
5	2.0	268	2.8	342
6	1.9	108	7.0	203
7	2.1	283	2.5	303
8	1.7	133	7.3	221
9	1.7	135	2.6	182
10	1.5	139	2.1	180
11	1.6	97	5.0	179
12	—	133	—	—
13	1.5	126	2.6	166
14	1.5	103	5.0	167
15	1.7	119	7.2	232
16	—	144	—	—
17	1.5	119	2.2	154
18	1.5	168	2.0	170
19	2.0	107	8.3	119
20	—	142	—	165
21	2.3	120	4.4	183
Среднее арифметическое	1.8	141.9±7.0	4.2	193.3±7.4

Заметим, что все эти выводы были постулированы нами на основе развиваемой нами теории.

Длина пути распространения импульса с декрементом при сверхпиковом раздражении

Итак, при достаточно сильном раздражении местный потенциал может значительно превышать по величине бегущий импульс. Следовательно, на каком-то отрезке своего пути он должен продвигаться с декрементом до тех пор, пока размеры его не станут равными величине бегущего пика. В связи с этим мы и поставили себе задачу определить длину этого декрементного распространения.

Задача эта сводилась к осциллографической записи распространяющегося потенциала на разных расстояниях от места его зарождения. Главная экспериментальная трудность состояла в необходимости извлечения до минимума или полного уничтожения на осциллограммах изображения петель раздражающего тока. Для того чтобы добиться таких результатов, мы прибегали к двум средствам. Прежде всего во всех опытах мы пользовались для раздражения электродами, у которых анодом

служила U-образная серебряная заземленная пластинка, между развилками которой располагалась проволока, служившая катодом (рис. 8, *В*, *Г*, *Д* и рис. 9, *Е*, *Ж*). Соединенный с землей U-образный анод служил одновременно пластинкой, отводящей петлю тока. Кроме того, в некоторых опытах (где это было возможно) ставилась еще дополнительная серебряная заземленная пластинка (рис. 9, *Д*).¹

В первых двух сериях опытов, схема которых изображена на рис. 8, нерв располагался на трех раздражающих (*В*, *Г*, *Д*) и двух регистриру-

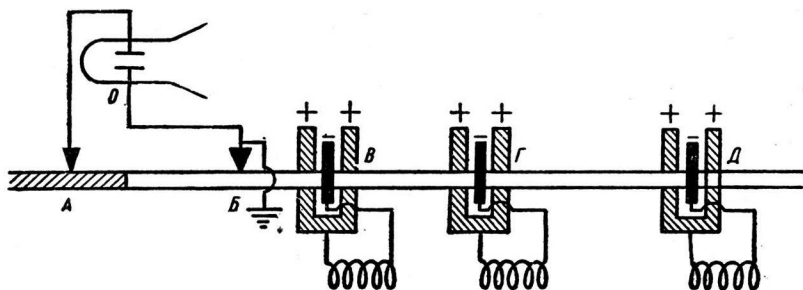


Рис. 8. Схема установки для определения величины распространяющегося потенциала на разных расстояниях от раздражающего электрода.

щих (*А* и *В*) электродах. Дистальная часть нерва, как всегда, была обращена к электроду *А*, и этот конец нерва убит высокой температурой (заштрихованный участок). В этих опытах расстояние от *В* до *В* было настолько мало (4—5 мм), что не было возможности в этом промежутке

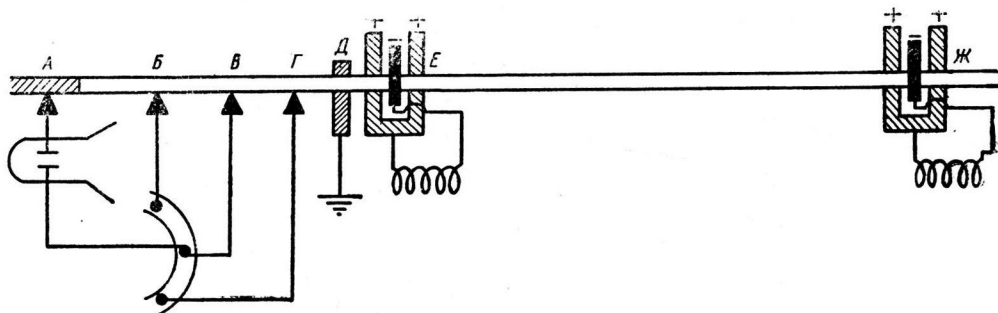


Рис. 9. Схема установки для определения величины бегущего пика на разных расстояниях от раздражающего электрода.

расположить пластинку для отведения петли тока. В первой серии экспериментов расстояние от *В* до *В* равнялось 4 мм, от *В* до *Г* — 11 и от *В* до *Д* — 30 мм. После того как нерв был положен на электроды, сила раздражения устанавливалась в 4 раза выше пороговой для одной из точек, после чего раздражение давалось последовательно с электродов *В*, *Г* и *Д*, и осциллограммы бегущих потенциалов возбуждения фотографировались.

Во всех трех случаях под регистрирующим электродом *В* все без исключения волокна нерва проводили импульсы, возникшие от раздражения одинаковой силы. Разница была только в том, что в первом случае эти импульсы прошли 4 мм, во втором — 11 и в третьем — 30.

¹ Кроме этого, для уменьшения петель раздражающего тока применялся мостик, описанный Эрлангером, Бишопом и Гассером (Erlanger, Bishop and Gasser, 1926).

Площади пиков на осциллограммах измерялись планиметром и выражались в процентах к пику, пробежавшему наибольшее расстояние (30 мм), а потому достигнутому константной величины (табл. 2).

На рис. 10 приведены три таких фотографии, последовательно снятые на одном и том же нерве. Здесь просто на глаз можно определить, что площадь пика *а* значительно больше площадей *б* и *в*. Можно уловить также, что площадь *б* по величине больше *в*.

На приведенных осциллограммах слегка заметны и петли раздражающего тока. Эти петли тем больше, чем ближе раздражающий электрод к регистрирующему.

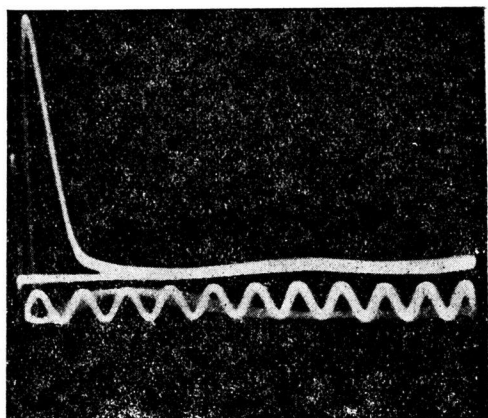
Влияние этих петель на размеры площадей пиков может быть самое ничтожное. Впрочем, как это видно на осциллограммах, непосредственно с пиком граничит фаза петли, направленная книзу от пика, а потому петля могла бы только уменьшать его размеры. А если это так, то наличие артефактов раздражающего тока может только несколько преуменьшить размеры фактически имеющегося декремента.

Результаты этой серии опытов сведены в табл. 2, где каждые три последовательных измерения (на расстоянии 4, 11 и 30 мм), указанные под одним номером, произведены на отдельном нерве.

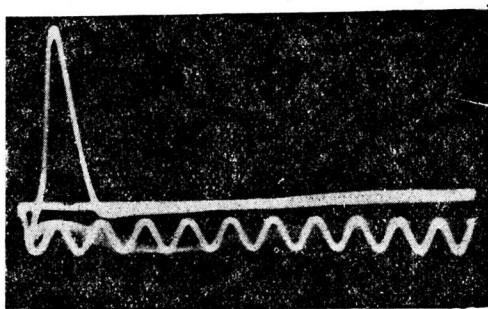
Из приведенных данных видно, что в среднем импульс, возникший в результате сильного раздражения (четырежды пороговое раздражение) на расстоянии 4 мм от места возникновения, на 71% превосходит величину постоянного пика. Пробежав 11 мм, он уменьшается, превосходя постоянный пик всего лишь на 18%.

Следующая серия опытов была поставлена по той же схеме, с той только разницей, что расстояния между электродами были иные. Между *Б* и *В* было 5 мм, между *Б* и *Г*—15 мм, между *Г* и *Д*—35 мм.

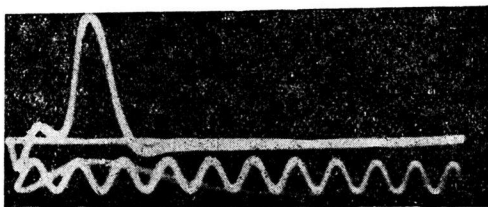
Всего было поставлено 18 опытов на 18 различных нервах. Результаты сведены в табл. 3. Здесь мы видим, что бегущий импульс, возникший под влиянием сильного раздражения (4 пороговых), на расстоянии 5 мм от места возникновения снижается до 139%, а на расстоянии 15 мм сделается практически равным постоянному пику.



а



б



в

Рис. 10. Три осциллограммы бегущего пика, снятые на разных расстояниях от места раздражения:

а—4 мм; *б*—11 мм; *в*—30 мм. Установка опыта соответствует схеме рис. 8. Волнистая линия—запись времени. Один период соответствует мсек.

В предыдущей серии мы нашли, что, пробежав 11 мм, импульс все же не достигает константных размеров. Он на 18% превосходит постоянный пик. Следовательно, в условиях наших опытов область декремента лежит где-то в промежутке между 11 и 15 мм.

Схема третьей серии экспериментов представлена на рис. 9. Здесь, у осциллографа, кроме регистрирующего (на убитом участке — заштри-

Таблица 2

№ опыта	Относительная величина бегущего по нерву потенциала на разных расстояниях от раздражающего электрода (от места возникновения)		
	4 мм	11 мм	30 мм
1	94	127	100
2	116	115	100
3	127	97	100
4	103	97	100
5	166	108	100
6	137	118	100
7	136	100	100
8	133	118	100
9	274	107	100
10	275	114	100
11	133	152	100
12	250	128	100
13	200	119	100
14	310	110	100
15	215	97	100
16	200	125	100
17	213	114	100
18	100	107	100
19	102	103	100
20	180	174	100
21	143	100	100
22	120	118	100
23	204	155	100
24	174	117	100
25	122	140	100
26	173	119	100
Среднее арифметическое.	171%±7.7	118%±2.3	100%

Таблица 3

№ опыта	Относительная величина бегущего по нерву потенциала на разных расстояниях от раздражающего электрода		
	5 мм	15 мм	35 мм
1	110	110	100
2	116	100	100
3	125	107	100
4	163	98	100
5	257	100	100
6	177	85	100
7	126	75	100
8	161	111	100
9	104	100	100
10	86	88	100
11	144	122	100
12	159	111	100
13	110	93	100
14	133	93	100
15	149	104	100
16	108	105	100
17	159	97	100
18	114	81	100
Среднее арифметическое.	139%±6.1	99%±1.99	100%

раздражающих электрода *Е* и *Ж*, из которых один (*Е*) помещается насколько возможно ближе к *Д*, а другой (*Ж*) как можно дальше, на самом конце нерва.

В этих опытах расстояния между электродами были таковы: от *Б* до *Е*—17 мм, от *В* до *Е*—11 мм и от *Г* до *Е*—6 мм. Расстояние между раздражающими электродами *Е* и *Ж* равнялось 44 мм.

Опыты производились следующим образом. После того как нерв располагался на электродах и кончик его под *А* убивался температурой, устанавливалась максимально допустимая сила раздражения, приблизительно в 4 раза превосходящая пороговую. Затем выключался регистрирующий электрод *Г*, к которому последовательно посылались импульсы сначала от *Е*, а потом от *Ж*. В первом случае импульс пролегал 6 мм, а во втором—50 мм. Обе картины фотографировались. Такая первая пара снимков представлена на рис. 11, *а* и *б*. Обе площади измерялись,

и величина пика a выражалась в процентах к установившемуся, пришедшему издалека пику b .

На приведенном рисунке большая разница в размерах площадей ближнего (a) и дальнего (b) пиков прекрасно видна и на глаз. Отметим, что в этой серии экспериментов петли раздражающего тока практически отсутствовали, как это видно на рис. 11.

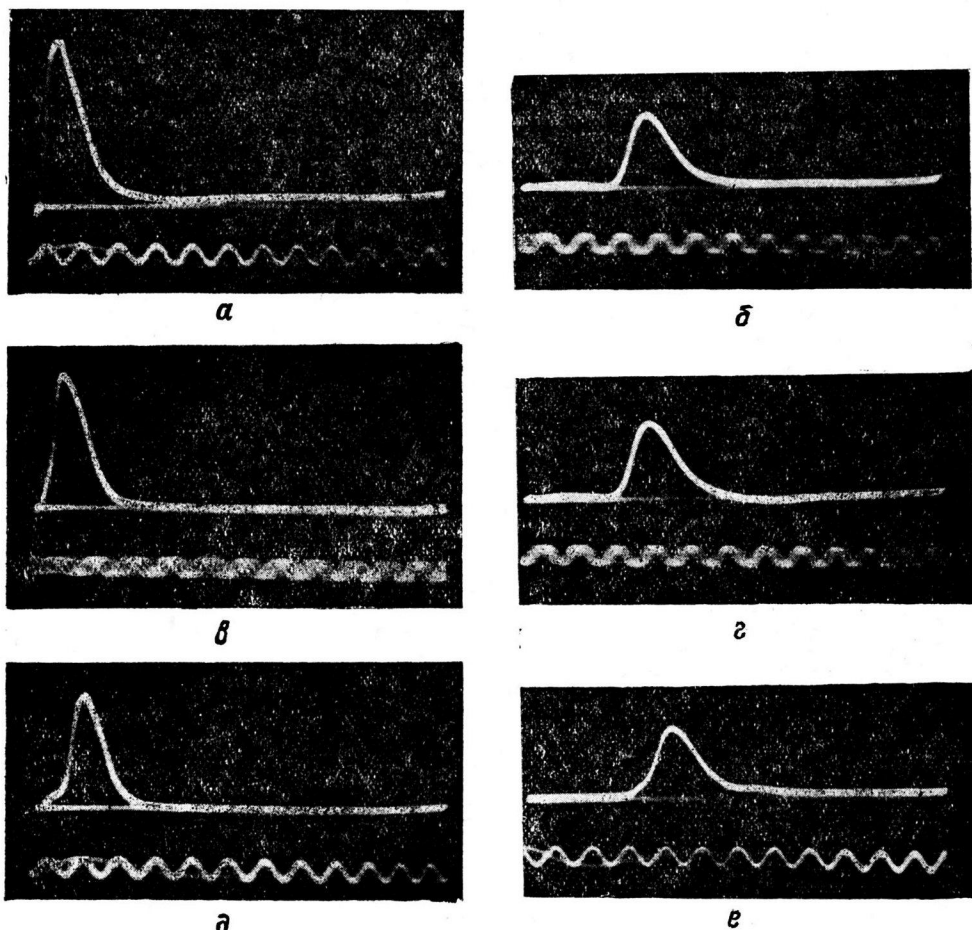


Рис. 11. Осциллограммы бегущего пика на различных расстояниях от места раздражения: a —6 мм; b —11 мм; c —17 мм; d —50 мм; e —55 мм; f —61 мм. Установка, соответствующая схеме рис. 9. Волнистая линия—масштаб времени. Один период—1 мсек.

Далее включался регистрирующий электрод B и к нему, так же как и в предыдущем случае, посылались импульсы от E (путь 11 мм) и от $Ж$ (путь 55 мм), которые тоже фотографировались (рис. 11, b и e), после чего производилось измерение площадей и площадь b выражалась в процентах к площади e .

Как видно на осциллограмме (рис. 11, b и e), разница в площадях в данном случае меньше, чем между a и b , хотя все же эта разница и здесь заметна на глаз.

Наконец включался электрод B , к которому также посылались импульсы от E (путь 17 мм) и $Ж$ (путь 61 мм). Осциллограммы обрабатывались так же, как и в предыдущих случаях. Образцы таких снимков приведены на рис. 11, d и f . Здесь уже заметной разницы в площадях

пиков нет, хотя пик *d* несколько выше пика *e*, но зато этот последний шире его. Здесь мы имеем дело только с дисперсией импульсов, бегущих с разными скоростями по разным волокнам (Эрлангер, Бишоп и Гассер). Следовательно, на расстоянии *B*, равном 17 мм, импульс уже приближается к постоянной величине.

Данные этой серии экспериментов приведены в табл. 4. Они говорят о том, что и в этой последней серии опытов при тех же сильных раз-

Таблица 4

№ опыта	Относительная величина бегущего по нерву потенциала на разных расстояниях от раздражающего электрода			
	6 мм	11 мм	17 мм	50—61 мм
1	147	107	95	100
2	213	—	75	100
3	173	185	100	100
4	118	126	100	100
5	144	136	88	100
6	107	101	93	100
7	113	96	95	100
8	122	110	115	100
9	97	110	94	100
10	185	134	97	100
11	107	94	90	100
12	125	120	120	100
13	131	—	—	100
Среднее арифметическое	137%±6.6	120%±5.2	97%±1.7	100%

дражениях (около 4 пороговых) мы имеем совершенно явственное декрементное проведение на протяжении 11—17 мм от места раздражения.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

В результате анализа данных четырех серий экспериментов, проделанного нами в предыдущих главах, мы имеем возможность проследить за величиной распространяющегося импульса, вызванного сверхпиковым раздражением, начиная от места его зарождения и до самого конца нерва. Мы получили величины для целого ряда точек, причем каждая цифра представляет собою среднее арифметическое из 13—26 экспериментов. Эти средние величины были подвергнуты статистической обработке и для каждой точки были вычислены вероятные ошибки среднего арифметического, которые доказывают статистическую достоверность полученных данных. Эти результаты сведены в табл. 5 и графически представлены в виде кривой на рис. 12.

Из рассмотрения этих цифр прежде всего видно, что данные разных серий хорошо подтверждают друг друга. Так, например, определение величины местного потенциала (193.3) было сделано совершенно иным методом, чем определения величины бегущего пика в ближайшей к нему точке (4 мм), а вместе с тем полученная цифра (171.0) дает лишь небольшое уменьшение (от 193 к 171), вполне понятное, поскольку речь идет о распространении с декрементом. В связи с этим следует отметить, что и дальнейшее последовательное продвижение импульса на каждом миллиметре дает постепенное снижение величины потенциала. В двух случаях, в которых применялась различная методика (табл. 2 и 4), была определена величина потенциала на одном и том же расстоянии от раз-

дражающего электрода (11 мм), причем были получены чрезвычайно близкие цифры (120 и 118). Все это, вместе взятое, дает нам основание считать полученные нами цифры достаточно достоверными.

Наши данные говорят в пользу того, что при достаточно сильном электрическом раздражении местная электрическая реакция нерва превышает величину установившегося пика и распространяется с декрементом до тех пор, пока не сделается ей равной. Только после этого начинается бездекрементное распространение.¹ В условиях наших опытов это превышение равнялось почти 100%, а область декремента простиралась до 1.5 см.

Таблица 5

Изменения величины бегущего по нерву импульса по мере удаления от раздражающего электрода при сверхпиковых стимулах

Номер серии (таблицы)	Расстояние от раздра- жающего электрода (в мм)	Величина бегущего потенциала (в процентах от постоян- ного)	Вероятная ошибка среднего арифмети- ческого	Количество опытов
1	0	193.3	± 7.4	21
2	4	171.0	± 7.7	26
3	5	139.0	± 6.1	18
4	6	137.0	± 6.6	13
4	11	120.0	± 5.2	13
2	11	118.0	± 2.3	26
3	15	99.0	± 1.9	18
4	17	97.0	± 1.7	13
2	30	100.0	—	26
3	35	100.0	—	18
4	50—61	100.0	—	13

Таким образом положение, постулированное на основании нашей теории, было полностью подтверждено экспериментально.

На основании этой теории (рис. 2) и данных эксперимента сейчас можно более или менее полно представить себе всю картину взаимоотношений величины стимула, местной реакции и бегущего импульса. При слабых подпороговых стимулах мы имеем местную градуальную реакцию, распространяющуюся с декрементом на очень маленький ареал.² При пороговых стимулах начинается распространение с инкрементным нарастанием до точки *Б* (рис. 2), откуда дальше импульс движется, не меняя своей величины, в силу своеобразного механизма саморегулирования, о котором мы говорили выше. По данным Ходжкина (Hodgkin, 1938), можно думать, что длина этого разбега с инкрементом равна около 0.5 см (пунктирная кривая на рис. 12).

Далее, как это следует из наших теоретических построений (рис. 2), если величина электрического стимула точно равна величине постоянного пика, то возникший местный потенциал будет бездекрементно распространяться от места своего возникновения до самого конца нерва благодаря тому же механизму саморегулирования.

¹ Наши данные несколько не противоречат известной работе Эрлангера, Бишоп и Гассера (1926), в которой эти авторы доказывают бездекрементное проведение импульса по нерву, ибо они начинают измерения площадей бегущих пиков с 14.5 мм от раздражающего электрода, т. е. как раз с того места, где, по нашим данным, кончается декремент.

² Экспериментально это было показано в опытах Каца (Katz, 1937), Ходжкина (Hodgkin, 1938) и Караева (1938).

И, наконец, при стимулах, превышающих по величине размеры установившегося пика, местная реакция будет больше этого пика (в наших опытах почти в 2 раза) и только по мере продвижения достигнет размеров постоянного пика (в точке *Б* на рис. 2). При дальнейшем распространении величина бегущего пика будет поддерживаться на одинаковом уровне благодаря все тому же механизму саморегулирования.¹

Отсюда следует, что величина установившегося пика является далеко не максимальной. Это отнюдь не „все“, как того требует известная форму-

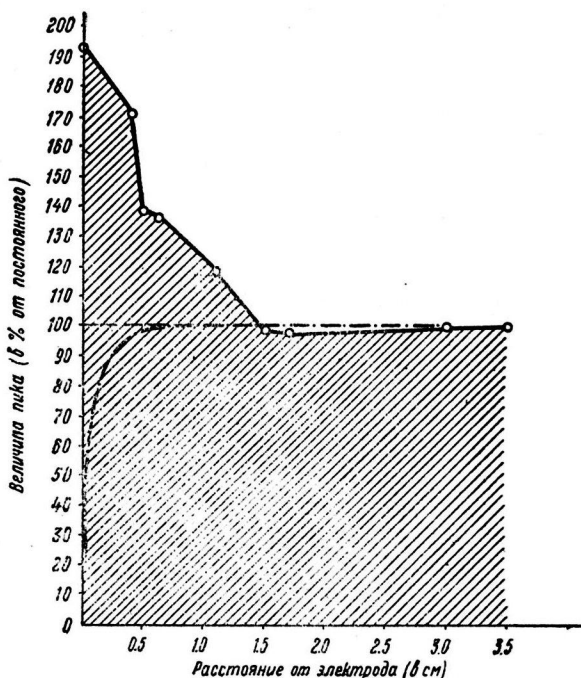


Рис. 12. Изменение площади (величины) бегущего по нерву потенциала по мере удаления от места возникновения.

Видно, что пик продвигается с декрементом на протяжении 1,5 см. Дальше устанавливается бездекрементное проведение.

совершенно ложных мембранных представлений, согласно которым разность электрических потенциалов, обнаруживаемая при возбуждении, предсуществует в покоящихся, не возбужденных волокнах.² Они полагают [Рэштон (Rushton, 1938) и др.], что электрический стимул пороговой силы вызывает в клеточной мембране лишь частичную, градуальную деполяризацию, в то время как, начиная с пороговой интенсивности, раздражитель внезапно деполяризует мембрану нацело и вся электрическая

лировка закона „все или ничего“. Напротив того, в действительности мы имеем в нерве механизм тонкой автоматической регуляции уровня бегущего импульса, по всей вероятности предохраняющего нерв от чрезмерного возбуждения, при котором могли бы произойти необратимые изменения и возбуждение перешло бы в повреждение. Существование именно такого механизма предполагал Ухтомский (1930) в своих чрезвычайно интересных работах, посвященных критике закона „все или ничего“, и мы рады, что смогли и экспериментально и теоретически подтвердить предположение этого замечательного русского физиолога.

Как известно, английские теоретики при попытках объяснить проведение импульса по закону „все или ничего“ исходили, с нашей точки зрения, из

¹ Как известно, так называемая „парадоксальная фаза“ парабноза Н. Е. Введенского характеризуется тем, что слабые импульсы проходят через область блока, а сильные задерживаются в ней. В последнее время эти явления вызвали у многих недоумение, так как с точки зрения закона „все или ничего“ нерв не может проводить слабые или сильные импульсы, ибо он всегда проводит одинаковые импульсы („все“). Однако, как было показано выше, в нерве на протяжении 15 мм от электродов мы имеем область декрементного распространения. Весьма вероятно, что в опытах с парадоксальной фазой область парабноза попадает в зону декремента и тогда действительно величина бегущих импульсов должна зависеть от силы раздражения.

² Критику мембранной теории биоэлектрических явлений см. в наших работах, посвященных этому вопросу (Насонов и Александров, 1943, 1944).

энергия, предсуществующая в волокне, взрывообразно освобождается. По их мнению, в мембране происходит нечто подобное электрическому пробое конденсатора.

Нужно ли говорить, что этой теории в корне противоречат наши фактические данные, ибо как объяснить с этой точки зрения то, что местный потенциал может почти-что в два раза превосходить распространяющийся? Никакие представления о „взрывах“ и „пробоях“ здесь, конечно, не помогут, так как фактически мы имеем дело с явлениями прямо противоположного характера (сильная местная реакция, которая подходит к постоянному уровню не нарастая, а затухая). В наших рассуждениях мы не прибегаем к гипотезам „взрывов“ и „пробоев“ и, как нам кажется, исчерпывающе объясняем все известные факты, исходя из предположения, что возбуждение имеет всегда градуальный характер.

В заключение нам хотелось бы отметить, что в свете изложенных в этой работе фактических данных само название закона „все или ничего“ не только теряет всякий смысл, но дает совершенно превратное представление о событиях, разыгрывающихся в нервных и мышечных волокнах при их стимуляции и при зарождении и распространении импульса. Поэтому нам кажется более точным и адекватным действительности говорить не о законе „все или ничего“, а о „законе саморегуляции распространяющегося возбуждения“.

РЕЗЮМЕ

1. Целью настоящей работы была экспериментальная проверка одного положения, вытекающего из теории проведения импульса, развиваемой Насоновым (1948).

2. Это положение состоит в следующем. Если электрическое раздражение нерва превосходит по величине бегущий импульс, то местный потенциал должен превосходить величину бегущего постоянного импульса. Этот местный потенциал должен распространяться с декрементом до тех пор, пока он не станет равным по величине потенциалу *ОВ*, изображенному на рис. 2. С этого момента импульс должен продвигаться дальше без декремента до самого конца нерва, автоматически регулируя свою постоянную величину.

3. Это требование теории Насонова было действительно подтверждено нами экспериментально. Оказалось, что при электрическом раздражении нерва, равном четырем пороговым, величина местного потенциала почти в два раза превосходит величину установившегося, бегущего пика. Длина пути импульса с декрементом равнялась 1.5 см.

Дальнейшее продвижение импульса до самого конца нерва, как этого и требует теория, происходит без декремента. Эти результаты наших экспериментов графически изображены на рис. 12.

ЛИТЕРАТУРА

- Введенский Н. Е. Возбуждение, торможение и наркоз. Изд. 3-е по текстам 1901 и 1903 гг.; Собр. соч., 4, изд. Ленингр. Гос. ун-в., Л., 1935.
Караев А., Бюлл. exper. биол. и мед., 6, 7, 1938.
Насонов Д. Н., Изв. АН СССР, серия биол., № 4, 381, 1948.
Насонов Д. Н. и В. Я. Александров, Усп. совр. биол., 16, 577, 1943: 17, 1, 1944.
Ухтомский А. А., Тр. Петергофск. ест.-научн. инст., № 7, 3, 1930.
Erlanger J., G. Bishop and H. Gasser, Amer. J. Physiol., 78, 537, 1926.
Hodgkin A., Proc. Roy. Soc., B, 126, 67, 1938.
Katz B., Proc. Roy. Soc., B, 124, 244, 1937.
Rushton W., Proc. Roy. Soc., B, 123, 414, 1937.

НЕЙРОГУМОРАЛЬНАЯ РЕГУЛЯЦИЯ В ЭНДОКРИНОЛОГИИ¹

С. В. Аничков

Кафедра фармакологии Ленинградского санитарно-гигиенического
медицинского института

Поступило 13 XII 1948

В настоящее время господствует представление, согласно которому в передаче нервных импульсов принимают неперенное участие химические вещества, медиаторы, вырабатывающиеся на нервных окончаниях и действующие на клетки иннервируемого органа.

Известна тесная взаимосвязь между нервной и эндокринной системами. Эндокринные железы посредством гормонов оказывают мощное влияние на всю нервную систему, а нервная система, универсальную значимость которой для регуляции химических процессов во всех тканях постулировал великий основоположник учения о нервной трофике Иван Петрович Павлов, иннервирует эндокринные железы, в основе деятельности которых лежит выработка химических веществ. Наличие такой иннервации подтверждается как морфологическими данными, так и прямыми физиологическими опытами.

По аналогии с другими органами, а также согласно немногочисленным экспериментальным данным, можно думать, что иннервация эндокринных желез не составляет исключения и что проведение импульсов с нервных окончаний на клетки этих желез также осуществляется химическими медиаторами.

Изучение механизма передачи нервных импульсов на эндокринные железы может явиться ключом для лекарственного, фармакологического воздействия на них. Имея в руках этот ключ, мы сможем научиться по желанию управлять деятельностью эндокринного аппарата. Вместе с тем это изучение может помочь разрешению общей проблемы о механизме действия медиаторов.

В то время как химическая природа основных медиаторов (ацетилхолина и весьма близких к адреналину симпатингов) не вызывает сомнения, вопрос о механизме воздействия медиаторов на клетки, которым они передают импульс, остается до сих пор открытым. Физиологи, подходя к этому вопросу, обычно пользуются теми „классическими“ объектами, на которых изучается медиация нервных импульсов: сердцем, мышечными волокнами, ганглионарными клетками. Нам же кажется, что как раз эндокринные железы, специфическая функция которых заключается в выработке и выделении биологически активных веществ, являются особенно благодарным объектом для изучения интимного механизма взаимодействия между медиатором и биохимическими системами тканей.

¹ Доложено на заседании Ленинградского отделения Эндокринологического общества 26 VI 1948.

Из числа эндокринных желез внимание экспериментатора привлекают с этой точки зрения два объекта: мозговой слой надпочечника и задняя доля гипофиза.

Некоторые экспериментальные данные об особенностях нейрогуморальной регуляции секреции мозгового слоя надпочечника и нейрогипофиза составляют предмет настоящей статьи.

Железы эти в отличие от других эндокринных желез могут быть названы „нейрогенными“ эндокринными железами. Действительно, нейрогипофиз является дериватом мозговой ткани, а хромафиновые клетки надпочечника имеют общее эмбриологическое происхождение с клетками симпатических ганглиев.

Между этими двумя нейрогенными железами имеются и общие функциональные черты: обе они осуществляют срочный контроль над некоторыми вегетативными функциями, участвуя в быстрой регуляции кровяного давления, тонуса гладкой мускулатуры, углеводного и водного обмена.

Мы знаем, что гормон мозгового слоя надпочечника — адреналин и суммарный гормон задней доли гипофиза — питуитрин относятся к наиболее быстро действующим гормонам.

Особенности иннервации и характер химической передачи импульсов мозгового слоя надпочечника хорошо изучены. Известно, что хромафиновые клетки мозгового слоя надпочечника, подобно симпатическим ганглионарным клеткам, иннервируются преганглионарными симпатическими холинэргическими волокнами, медиатором которых служит ацетилхолин.

Выполняя свою роль медиатора, ацетилхолин воздействует на холинорецепторы клеток, которые следует понимать не как особые морфологические образования, а как биохимические системы, реагирующие с медиатором.

Фармакологический анализ показывает, что холинорецепторы в различных областях ацетилхолиновой медиации не идентичны. В области окончаний постганглионарных парасимпатических нервов, как, например, в сердце, в гладких мышцах, в экскреторных железах, холинорецепторы блокируются атропином и реагируют на мускарин. Мы назвали подобные рецепторы „мускарино-чувствительными“, иначе „М-холинорецепторами“ (Аничков и Гребенкина, 1946). В области ганглионарных синапсов, т. е. в области окончаний преганглионарных нервов, холинорецепторы блокируются кураре и реагируют на малые дозы никотина. Мы назвали их „никотино-чувствительными“, или „Н-холинорецепторами“.

Согласно этому делению холинорецепторы хромафиновых клеток надпочечника относятся к Н-холинорецепторам. Этим объясняется избирательное действие на надпочечник никотина и ганглионарных ядов, столь убедительно доказанное на изолированном надпочечнике школой Н. П. Кравкова.

Моя сотрудница Белоус (1948; см. также: Аничков и Белоус, 1947) показала, что ацетилхолин и ганглионарные яды обладают таким же избирательным действием и на заднюю долю гипофиза, возбуждая секрецию ее антидиуретического гормона, так же как они возбуждают секрецию адреналина надпочечниками. В последнее время Белоус установила, что нейрогипофиз кошки весьма богат ацетилхолином, мало уступая в этом отношении верхнему шейному симпатическому ганглию (Белоус, 1949).

В среднем из 28 опытов в нейрогипофизе было определено 15.5 γ ацетилхолина на грамм веса ткани, а в шейном узле — 17.3 γ . Правда, количество ацетилхолина в задней доле гипофиза далеко не столь постоянно, как в шейном узле, и колеблется от опыта к опыту в широких пределах. Причина этих колебаний нам еще не ясна.

Все же избирательная чувствительность нейрогипофиза к ацетилхолину и высокое среднее его содержание говорят в пользу предположения, что задняя доля гипофиза, подобно мозговому слою надпочечника, имеет холинэргическую иннервацию, т. е. что медиатором импульса в ней является ацетилхолин и что холинорецепторы ее клеток относятся к N-холинорецепторам, т. е. к рецепторам, чувствительным к никотину.

Следует отметить некоторое сходство между нейрогипофизом и надпочечником по характеру их иннервации. Задняя доля гипофиза получает преимущественно иннервацию от гипоталамических ядер, причем нервные волокна идут, не прерываясь, до нейрогипофиза, т. е. соответствуют преганглионарным вегетативным нервам. Таким образом, и в этом отношении имеется сходство между нейрогипофизом и мозговым слоем надпочечника.

В то время как участие ацетилхолина в передаче возбуждения на надпочечник установлено прямыми опытами, а участие его в передаче импульсов в нейрогипофизе, судя по опытам Белоус, более чем вероятно, совершенно открытым остается вопрос о механизме, который лежит в основе воздействия ацетилхолина на клеточные рецепторы желез, т. е. на N-холинорецепторы, по нашей номенклатуре.

Для освещения этого вопроса нашей кафедрой были поставлены опыты на изолированном надпочечнике рогатого скота, по Кравкову — Шкавера — Кузнецову.

Успехи биохимии в области химии ферментов раскрыли механизм действия целого ряда физиологических и фармакологических агентов. Оказалось, что в биохимических системах, в цепи биохимических процессов наиболее лабильным, уязвимым звеном являются энзимы, точнее — ферментные белки.

Ввиду возможного участия ферментных белков в биохимических системах, играющих роль N-холинорецепторов, мы в опытах на изолированном надпочечнике исследовали влияние на них ферментных ядов.

Согласно опытам моей сотрудницы Мельниковой, цианиды не возбуждают и не понижают возбудимости N-холинорецепторов хромафиновой ткани надпочечника. Следовательно, окислительные геминные ферментные системы, которые, как известно, блокируются цианидами, не принимают участия в этих холинорецепторах. Винникова исследовала действие на возбудимость надпочечника фтористого натрия, ферментного яда, который тормозит углеводный обмен.

Опыты проводились следующим образом. Через надпочечник пропускался ацетилхолин и путем тестирования на кровяном давлении устанавливалось, насколько усиливается под его влиянием выделение адреналина из надпочечника, т. е. устанавливалась реакция данного надпочечника на ацетилхолин в норме. Затем к перфузионной жидкости прибавлялся фтористый натрий и на этом фоне вновь испытывалось действие ацетилхолина.

Оказалось, что пропускание через изолированный надпочечник фтористого натрия в концентрации 1:10 000 не снимает возбудимости хромафиновых клеток к ацетилхолину. Следовательно, биохимическая система, представляющая собой N-холинорецепторы мозгового слоя надпочечника, не связана непосредственно с углеводным обменом его клеток.

Для выяснения состояния азотистого обмена при возбуждении N-холинорецепторов хромафиновых клеток мы обратились к микрохимическому анализу жидкости, оттекающей из вен изолированного надпочечника. Опыты были поставлены нами в сотрудничестве с Петропавловской (Аничков и Петропавловская, 1949).

В порциях надпочечниковой жидкости, оттекавшей из вен органа до воздействия на него никотином, определялась концентрация адреналина. Определение проводилось тестированием жидкости на кровяном давлении кошки или кролика, а также по методу Шоу. Параллельно в той же порции жидкости определялось общее количество азота, по Кисельдалю. Так как в протекающую жидкость, кроме адреналина, из ткани надпочечника поступают различные азотсодержащие вещества и „вымываются“, вследствие неполной изофизиологичности локковой жидкости, даже нативные белки, то общее количество азота в надпочечниковой жидкости обычно во много раз превышает количество азота, который содержится в находящемся в жидкости адреналине.

Затем такое же определение как адреналина, так и общего количества азота производилось в порциях жидкости, полученных при пропускании через надпочечник никотина в разведении 1:100 000. Еще со времени первых работ школы Кравкова с изолированным надпочечником известно, что никотин резко повышает выход из него адреналина.

Наши опыты показали, что в подавляющем большинстве случаев, при воздействии никотином, одновременно с повышением выхода адреналина повышается выход из ткани надпочечника и других азотсодержащих веществ. Только в шести опытах из 32 нарастание азота в перфузате во время пропускания яда шло лишь за счет адреналина, в остальных опытах одновременно общее количество азота повышалось больше, чем увеличивалось количество адреналинового азота, причем в половине случаев это превышение было больше, чем 0.1 мг%, т. е. выходило за пределы допустимых ошибок. В среднем из 25 опытов, поставленных при одинаковых условиях, мы получили следующие цифры: в норме за 20 мин. из надпочечника выделялось в среднем всего азота 769 γ, на долю же адреналина приходилось в среднем 23 γ азота; во время пропускания никотина за тот же промежуток времени в среднем выделялось 870 γ всего азота, а адреналинового азота 52 γ.

Таким образом, повышение общего количества азота при возбуждении холинорецепторов в среднем составило 101 γ, в то время как за счет увеличенной секреции адреналина азот повысился лишь на 29 γ. Следовательно, кроме адреналиновой секреции, при возбуждении мозгового слоя надпочечника повышается выделение из него и других азотсодержащих веществ.

Встает вопрос о природе азотсодержащих веществ, которые выделяются вместе с адреналином при действии на надпочечник никотина. Может явиться предположение, что количество азота в перфузате нарастает вследствие увеличения выхода нативных белков, вымываемых перфузионной жидкостью. Поставленные нами опыты с осаждением белков и с последующим определением азота говорят против такого предположения. Ничтожное количество выделяющихся веществ, которое выражается в десятых и сотых долях миллиграмма, делает очень трудным их определение. Для суждения о их структуре требуются более тонкие биохимические и физико-химические методы, чем те, которыми мы располагали до сих пор.

Однако уже самое повышение общего количества азотсодержащих веществ, помимо адреналина, говорит о том, что при действии никотина на ткань мозгового слоя надпочечника повышается ее общий азотистый обмен. Повидимому, N-холинорецепторы хромафиновых клеток связаны с их

азотистым обменом и возбуждение N-холинорецепторов сопровождается повышением азотистого обмена, одним из проявлений которого является выделение адреналина.

Интересно сопоставить данные, полученные нами в опытах с надпочечником, с данными, полученными Беленьким (1948) на каротидном клубочке.

Согласно его опытам, N-холинорецепторы каротидных клубочков находятся в прямой связи с углеводным обменом их ткани. Напротив того, N-холинорецепторы надпочечника, как выше было сказано, не имея прямого отношения к углеводному тканевому обмену, связаны, повидимому, с азотистым обменом.

Следовательно, медиатор ацетилхолин, действуя на холинорецепторы различных тканей, не определяет характера дальнейших событий в ткани.

Биохимические события, развертывающиеся в иннервируемой ткани при воздействии медиатора, определяются специфическими особенностями обмена данной ткани.

Для хромафиновых клеток надпочечника это своеобразие заключается, повидимому, в азотистом обмене с участием в нем образования и выделения адреналина; для клеток каротидного клубочка своеобразие лежит на пути углеводного обмена.

Таков общий вывод из наших опытов по вопросу о взаимодействии медиатора и фармакологически близких к нему ядов с биохимическими системами тканей.

ЛИТЕРАТУРА

- Аничков С. В. и А. А. Белоус, Физиолог. журн. СССР, 33, № 6, 1947.
Аничков С. В. и М. А. Гребенкина, Бюлл. экспер. биол. и мед., 22, № 3, 1946.
Аничков С. В. и А. А. Петропавловская, Фармакология и токсикология, 12, № 5, 1949.
Беленький М. Л., Бюлл. экспер. биол. и мед., 20, № 2, 1948.
Белоус А. А., Фармакология и токсикология, 11, № 3, 1948; Бюлл. экспер. биол. и мед., 27, № 3, 1949.
-

ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ОСОБЕННОСТИ РАСТУЩЕГО ВНЕ ОРГАНИЗМА СОМАТИЧЕСКОГО МЫШЕЧНОГО ВОЛОКНА

А. Г. Гинецинский, М. Г. Закс, Н. А. Итина и М. М. Соколова

Физиологический институт им. И. П. Павлова Академии Наук СССР. Отдел экспериментальной гистологии Института экспериментальной медицины Академии Медицинских Наук СССР

Поступило 5 V 1949

Интенсивно разрабатываемая отечественной наукой проблема эволюции мышечной функции представлена многочисленными исследованиями, характеризующими различные проявления жизнедеятельности мышечного волокна. При этом внимание исследователей в первую очередь, естественно, привлекали мышцы беспозвоночных и низших позвоночных, равно как и мышцы в эмбриональной стадии их развития.

Наряду со сравнительно-физиологическим и эмбриофизиологическим методами, широкое применение в эволюционной физиологии получило также исследование мышцы млекопитающих, находящейся в стадии изменений при дегенерации или регенерации двигательного нерва. Этот прием основан на принципе, согласно которому специализация соматической мышцы развивалась под влиянием нервной системы (Орбели, 1942, 1945). Именно поэтому денервированная мышца млекопитающих в короткий срок утрачивает многие черты своей высокой специализации, а реиннервированная — как бы вновь проходит свой эволюционный путь, предоставляя в распоряжение экспериментатора своеобразный конспект истории развития мышечной функции.

В недавнее время был предложен еще один прием исследования вопросов, связанных с проблемой эволюции мышечной ткани, основанный на принципе Орбели.

Адо, Гинецинский и Шамарина (1946) предположили, что аллергическая альтерация, дезорганизуя мышечную клетку, будет протекать, так же как и в случае денервации, по закономерностям, истоки которых лежат в истории развития. В условиях сенсibilизации организма к чужеродному белку они смогли продемонстрировать некоторые факты, имеющие значение для понимания путей эволюции хеморецептивных свойств соматического мышечного волокна.

В настоящем исследовании мы имели в виду вовлечь в орбиту физиологического эксперимента хорошо изученный с морфологической точки зрения, но почти не использованный эволюционной физиологией объект — соматическое мышечное волокно, растущее вне организма.

Отдельные физиологические наблюдения над тканевыми культурами соматической мышцы ограничиваются только констатированием возбудимости к электрическому току, ритмичной автоматической деятельности сократительных элементов и противоречивыми данными о реактивности их к некоторым вегетативным ядам.

Между тем объект этот представляет для рассматриваемой проблемы значительный интерес.

Соматические мышечные волокна в условиях тканевых культур подвергаются сложным изменениям, в результате которых они превращаются в мало дифференцированные протоплазматические ленты или тяжи с большим количеством ядер (миосимпласты). Последние обычно подвергаются вторичной дифференцировке, образуя вновь миофибриллярный аппарат (Хлопин, 1946).

Вместе с тем элементы эти развиваются в условиях, заведомо исключающих влияния не только нервной системы, но и организма как целого, со всеми его сложными корреляциями.

Все это дает основание предполагать, что миосимпласт может оказаться наиболее близким по своим свойствам к тому гипотетическому „тканевому предку“ соматической мускулатуры позвоночных, поиски которого являются конечной целью и сравнительно-физиологических и эмбриофизиологических исследований и экспериментов с денервацией и аллергической альтерацией мышечной ткани.

МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЯ

Исходным материалом в наших опытах явились *m. obliquus externus* и *m. rectus abdominis* новорожденного (от 1 до 8 дней) кролика, выделенные возможно более тонким слоем и разделенные на кусочки величиной 6—12 мм². Каждый кусочек помещался в каплю среды, расположенной на круглой пластинке слюды и состоявшей из плазмы кролика и экстракта из 3-дневного эмбриона цыпленка. Смесь эта быстро свертывается; мышечный эксплантат оказывается внутри желеобразной массы и по методу „висячей капли“ заключается в стеклянную камеру с соответствующим углублением на дне, которая герметически запаивается парафином. Камера помещается в термостат при температуре 36°C. Все манипуляции производятся в строго стерильных условиях, как это принято в опытах с тканевыми культурами. Для эксперимента слюда с приклеившейся к ней культурой извлекалась из камеры и переносилась на предметное стекло. Наблюдения производились под микроскопом либо в термостате, либо на нагревательном столике. Изучаемые эффекты констатировались путем визуального наблюдения, микрокиносъемкой и путем прямой регистрации сократительных актов специальным методом, описанным ниже.

Наши эксперименты проводились на культурах в период времени от 5 до 20 дней после посева.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Ввиду некоторой новизны для физиологии использованного нами объекта, мы считаем полезным дать его краткую морфологическую характеристику, основанную на данных Н. Г. Хлопина (1946).

Рост культуры осуществляется путем внедрения новообразованных элементов в желеобразную среду во всех направлениях. Этому предшествует ряд процессов в экспантированном кусочке, в котором непосредственно вслед за посевом происходит полная и необратимая гибель значительной части исходных фрагментов мышечных волокон (мионов). Оставшиеся живыми мионы обнаруживают ряд превращений.

Дифференцированные фибриллярные структуры, свойственные скелетной мышце, исчезают, саркоплазматические же, содержащие ядра части волокон гипертрофируются и становятся исходными для роста новых элементов в культуре. Новообразованные структуры вытягиваются в характерные ленты, миосимпласты, имеющие тенденцию направляться за пределы основного кусочка. Происходящее одновременно размножение соединительнотканых клеток образует вокруг эксплантата радиарную зону роста, первоначально маскирующую новообразованные мышечные элементы. Однако на 5—6-й день миосимпласты обычно вытягиваются за пределы

густой соединительнотканной зоны и делаются доступными наблюдению, достигая иногда длины в несколько миллиметров. В этот период в них легко обнаруживается и фибриллярная структура и поперечная исчерченность. В одной и той же культуре обычно можно наблюдать миосимпласты разной длины и с различной степенью дифференцировки.

Автоматизм сократительных элементов культуры

Спонтанная ритмическая деятельность растущих вне организма мышечных волокон была отмечена всеми исследователями, имевшими дело с тканевыми культурами [Хлопин, 1946; Льюис (Lewis, 1915); Фридхейм (Friedheim, 1931); Погожев и Мэррей (Pogogeff a. Murrey, 1946); Сцепсенвол (Szepsenwol, 1946, 1947) и др.].

Наши данные в этом отношении ничем не отличаются от опубликованных в литературе. Мы, так же как и упомянутые выше авторы, отметили, что спонтанная деятельность появляется далеко не во всех культурах, причем наличие или отсутствие ее нельзя сопоставить с морфологической характеристикой данного эксплантата. Начавшаяся ритмическая деятельность может внезапно прекратиться без каких-либо видимых причин и столь же внезапно возникнуть без какого-либо вмешательства экспериментатора.

Вместе с тем самые разнообразные раздражители могут пробудить к автоматической деятельности пребывающие в двигательном покое культуры. Нам удавалось вызывать ритмические сокращения легким согреванием культуры, охлаждением ее, обильным промыванием жидкостью Тироде, механическим раздражением и пропусканием электрического тока. В особенности же закономерно вызывают автоматическую деятельность некоторые химические раздражители.

В наших наблюдениях мы отмечали ритм сокращений от 60 до 150, а в отдельных случаях даже и до 300 в 1 мин.

О причинах непостоянства ритмической деятельности никакого определенного суждения в настоящее время высказать не представляется возможным.

При тщательном визуальном наблюдении и путем анализа данных киносъемки мы смогли отметить некоторые, не описанные ранее особенности в образовании автоматических ритмов, имеющие интерес при сравнении спонтанной деятельности миосимпластов с другими случаями миогенного автоматизма.

Спонтанная деятельность культуры протекает по трем типам:

- 1) хаотическая деятельность отдельных миосимпластов;
- 2) упорядоченный ритм отдельных групп элементов, сокращающихся в унисон; при этом в одной культуре удается наблюдать несколько самостоятельных ритмов;
- 3) координированный ритм, охватывающий все миосимпласты, сокращающиеся строго синхронно.

Механизм синхронизации можно было бы объяснить, предположив, что при определенной степени возбудимости сокращение одних элементов культуры начинает раздражать соседние элементы или путем механического контакта, или через токи действия. Такое объяснение кажется нам, однако, мало вероятным, так как нам приходилось неоднократно наблюдать полную независимость ритмов в группах контактирующих миосимпластов. В этом отношении особенно демонстративны данные, полученные в опытах, в которых в одну среду были эксплантированы два кусочка так, чтобы миосимпласты росли навстречу. Несмотря на тесное переплетение элементов растущих культур, ритмы их отнюдь не влияют друг на друга.

С другой стороны, относительно отдаленные участки культуры нередко сокращаются синхронно. Это обстоятельство делает более вероятным другое объяснение синхронизации. Очень возможно, что она происходит в результате развития сети анастомозов между отдельными элементами, превращающими культуру в синцитиальное образование. Морфологические исследования, правда, не дают достаточного материала для окончательного суждения о возможности синцитиального роста, но все же Хлопин отмечает явление „стекания“, а также и дихотомического ветвления отдельных миосимпластов. С физиологической же точки зрения такое представление наиболее хорошо объясняет случаи синхронной деятельности всех элементов культуры, сокращающейся с правильностью, свойственной ритмической деятельности сердца.

Наиболее элементарной формой миогенного автоматизма следует признавать фибрилляцию денервированной мышцы млекопитающих. Согласно Орбели, спонтанная деятельность в этом случае является выражением первичных свойств мышечного волокна, утраченных скелетной мышцей под влиянием нервной системы. Однако такой автоматизм никогда не превращается в синхронизированную деятельность всей мышцы в целом. Очевидно для этого нет необходимого условия — протоплазматической связи между волокнами. Автоматизм такого же типа, в виде хаотической деятельности элементов культуры, появляется в эксплантате раньше всего.

Однако спонтанная деятельность в культуре на протяжении нескольких дней приобретает вид, который надлежит сравнивать уже не с фибрилляцией денервированной мышцы, а с автоматизмом сердца. В отдельных случаях удается даже наблюдать „ведущий центр“, из которого возбуждение распространяется на все элементы культуры. Предпосылкой для этого являются, очевидно, специальные структурные преобразования (появление синцитиальных мостиков), которые и делают возможным осуществление более сложных форм миогенного автоматизма.

Регистрация сократительной деятельности миосимпластов

Визуальное наблюдение может дать только весьма ограниченный материал для суждения о физиологических свойствах элементов культуры. Поэтому перед нами возникла задача разработать метод объективной регистрации деятельности миосимпластов, который дал бы возможность измерять скорость сократительного акта, сравнивать величину сокращения в различных условиях, определять функциональную подвижность и т. д.

На первый взгляд разрешение такой задачи представляет известные затруднения. В самом деле, размеры всей культуры не превышают нескольких квадратных миллиметров, а толщина отдельных миосимпластов измеряется микронами. К тому же культура запаяна внутри желеобразной среды, и миосимпласты со свободной поверхностью нигде не соприкасаются. Тем не менее оказалось возможным разработать необходимую методику путем использования элементарно простого приема.

В момент посева культуры мы помещивали к эмбриональному экстракту мелко истолченный березовый уголь с частицами, имеющими размеры 10—20 μ в поперечнике. Кусочки угля распределялись в среде, и в процессе роста пучки миосимпластов оказывались или в непосредственном соседстве с ними, или кусочек располагался на самих миосимпластах. Общий вид культуры, выращенной на среде с примесью угля, изображен на рис. 1. При сокращении миосимпластов движение сообщалось соответствующему кусочку угля, и оставалось только зарегистрировать это движение.

Для этой цели культура помещалась на столике микроскопа и освещалась сильным источником света, который давал микропроекцию тени от кусочков угля.

Рассматривая всю картину на экране, мы выбирали наиболее подвижную и удобную для целей регистрации тень и размещали ее на щели фотокимографа, отстоящего на расстоянии примерно около 2 м. Правильная установка тени по отношению к фоторегистрирующей поверхности весьма облегчалась соответствующим приспособлением. Электронагревательный столик был связан с крестообразным столиком и был снабжен особым устройством, позволявшим свободно поворачивать культуру на 360° .

При помощи этой конструкции нетрудно поставить культуру в такое положение, чтобы регистрируемая тень ложилась точно поперек щели фотокимографа, как показано на рис. 2. Сокращения миосимпласта

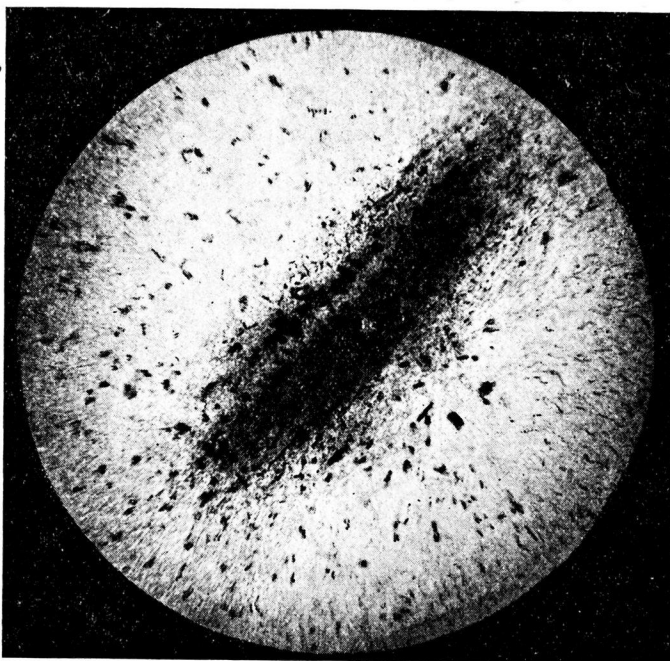


Рис. 1. Общий вид культуры с частицами угля при увеличении в 30 раз.

заставляют тень смещаться и записывать кривую по общим правилам оптической регистрации.

В условиях применявшейся нами оптической системы общее увеличение достигало 200 раз, что давало возможность регистрировать смещения порядка $5-10 \mu$, производимые отдельными немногочисленными группами миосимпластов.

Полученные по этому методу кривые характеризуются следующими особенностями. Общий вид записи зависит прежде всего от размеров кусочка, тень которого выбрана для регистрации. Этим и объясняется неоднородность приводимых ниже кривых: чем больше кусочек, тем шире линия, описывающая кривую при сокращении.

Наряду с основной тенью, на щель кимографа проецируется много добавочных теней, имеющих различное происхождение: тени самих элементов культуры, случайных пылинок, приставших к поверхности во время опыта, и т. д. Все эти образования смещаются при деятельности миосимпласта, благодаря чему кривая делается множественной; основная тень сопровождается синхронно с ней колеблющимися полутенями. Иногда мы

убирали эти полутени с отпечатка путем обработки фона красной кровяной солью, в других случаях оставляли их без изменения.

Миосимпласты спаяны с желеобразной средой и при сокращении должны преодолевать ее эластическое сопротивление. Таким образом, режим регистрируемой деятельности следует рассматривать как приближающийся к изометрическому. Следует отметить также, что миосимпласты находятся в культуре в растянутом состоянии. Об этом свидетель-

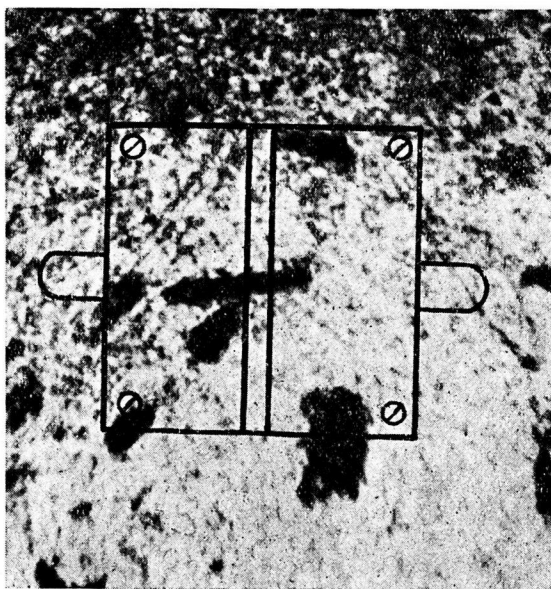


Рис. 2. Фрагмент культуры при том увеличении, при котором производилась регистрация (в 200 раз). На изображение культуры нанесена схема фотокимографа; регистрируемая тень от угла ложится перпендикулярно щели.

ствует тот факт, что при отрыве от субстрата питательной среды они сейчас же укорачиваются. Растяжение это возникает, повидимому, в результате роста в длину, который является одновременно и поступательным движением; так как ранее образованные части миосимпласта уже плотно спаяны со средой, то продвижение растущей зоны вперед вызывает в них некоторое растяжение.

Регистрация спонтанной деятельности

На рис. 3 приведен типичный пример спонтанной деятельности культуры, зарегистрированной по описанному выше способу. Как видно из этой записи, автоматизм миосимпластов, несмотря на свою неустойчивость, обнаруживает поразительную правильность по ритму и равномерность по силе сокращений на коротких отрезках времени, в которых производится регистрация.

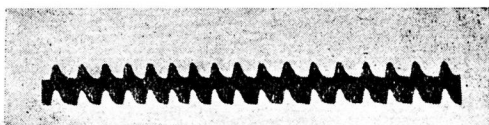


Рис. 3. Спонтанная деятельность культуры.

это показывают кривые рис. 4. В начале опыта ритм сокращений составлял 60 в 1 мин. Затем он начал самопроизвольно учащаться. На одной из стадий опыта ритм достиг 225, а на следующей—300 в 1 мин. При

Эта правильность сохраняется и в том случае, когда культура спонтанно меняет свой ритм, как

этом, однако, отмечается уменьшение амплитуды и, что в особенности примечательно, ускорение сократительного акта. Кривая сокращения, занимающая около 0.5 сек. при редком ритме, укорачивается примерно в 3 раза при максимальном учащении ритма.

В рассматриваемом случае форма кривой несколько маскируется вследствие большой величины регистрируемого кусочка. Поэтому еще более отчетливо это явление можно проследить на рис. 5, где движущаяся тень имела значительно меньшую ширину. При переходе ритма от 30 к 120 в 1 мин. кривая укоротилась на 30%.

Возможное объяснение механизма этого феномена будет дано в дальнейшем изложении.

Реакция на электрическое раздражение

Электрическое раздражение производилось при помощи неоновых генераторов, импульсами прямоугольной формы и длительностью 0.005 сек. Ток подводился к культуре через серебряные электроды, из которых один представлял собой пластинку длиной 8 мм и шириной 1.5 мм, а другой — серебряную проволоку сечением примерно 0.02 мм. Электроды устанавливались при помощи микроманипулятора таким образом, что индифферентный ложился на среду, за пределами культуры, а активный — в непосредственной близости от миосимпластов, деятельность которых регистрировалась.

Культура хорошо реагировала на электрическое раздражение и обнаруживала закономерную зависимость сокращений от частоты импульсов. Суперпозиция начинается уже при ритме 2 в 1 сек. (рис. 6) и приобретает характер неполного тетануса при частоте 6 в 1 сек. (рис. 7, б). Легкая зубчатость обнаруживается еще при ритме 11 в 1 сек., а при ритме 15 в 1 сек. обычно уже происходит образование полного тетануса (рис. 7, в). Оптимальный тип сокращения удерживается примерно до ритма 50 в 1 сек. При дальнейшем учащении высота тетануса уменьшается, и при раздражении с частотой 100 в 1 сек. нередко обнаруживается отчетливое явление пессимума (рис. 7, г).

Таким образом, функциональная подвижность миосимпластов довольно высока. Во всяком случае она значительно ближе к типу скелетных мышц, чем гладкомышечных образований. Это обстоятельство находится в полном соответствии с морфологическими данными, которые обнаруживают в элементах культуры поперечную исчерченность — структуру, свойственную мышцам со значительной скоростью сократительного акта.

Вместе с тем миосимпластам свойственно легко впадать в контрактуру при усилении раздражающего тока. Такая контрактура длится несколько минут, причем на нее нередко наслаивается спонтанная ритмическая

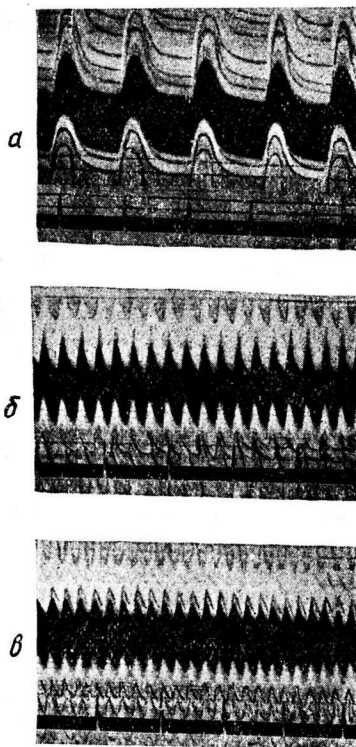


Рис. 4. Спонтанная деятельность культуры, постепенно учащающей свой ритм. Отметка времени — в секундах.

а — ритм 60 в 1 мин.; б — ритм 225 в 1 мин.; в — ритм 330 в 1 мин.

деятельность, наступающая вслед за прекращением действия раздражения. Пример такой реакции приводится на рис. 8. На этой же кривой можно видеть и зависимость между спонтанным ритмом, амплитудой сокращения и скоростью сократительного акта, о которой говорилось выше.

Зависимость эта позволяет расшифровать загадочное противоречие, которое существует между данными, характеризующими функциональную подвижность миосимпластов в условиях электрического раздражения и спонтанной деятельности. В самом деле, раздражение в ритме 2 в 1 сек. обнаруживает признаки суперпозиции (рис. 6), а в ритме 6 в 1 сек. дает уже почти полный тетанус (рис. 7). В то же время спонтанный ритм 6 в 1 сек. не обнаруживает и малейших следов суперпозиции (рис. 4). Мы считаем возможным следующим образом истолковать это явление.

Весьма вероятно, что функциональные свойства центральных и периферических частей культуры неоднородны.

Как показывают наблюдения, спонтанная деятельность возникает на 5—6-й день, причем можно предполагать, что спонтанный импульс

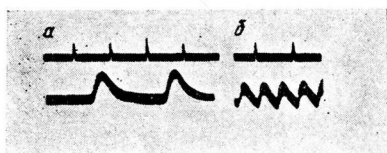


Рис. 5. Уменьшение длительности кривой сокращения при ускорении спонтанного ритма.

а — ритм 30 в 1 мин.; б — ритм 420 в 1 мин.

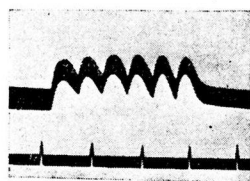


Рис. 6. Реакция на раздражение в ритме 2 в 1 сек.

рождается в наиболее функционально полноценных центральных участках культуры, которые и играют роль ведущих центров автоматизма для более молодых частей, расположенных по периферии. Обладая более низкой лабильностью, эти зоны могут следовать за ведущим ритмом лишь при некоторой, не чрезмерной частоте импульсов. Когда частота превышает критическую, импульсы не проводятся, и периферическая зона из спонтанной деятельности выключается. В действительности мы видим, что по мере учащения ритма амплитуда уменьшается, свидетельствуя о том, что в этом случае регистрируется деятельность меньшего по длине участка. Одновременно происходит и ускорение сократительного акта, которое также может быть объяснено с изложенной точки зрения. При сокращении неоднородного образования длительность общей кривой одиночного акта будет определяться скоростью процесса в наиболее медленном компоненте комплекса. По мере выключения из спонтанной деятельности мало лабильных элементов кривая делается все более и более короткой, потому что ее длительность начинают лимитировать все более и более подвижные образования. При ритме 300 в 1 сек., очевидно, могут сокращаться только те элементы культуры, подвижность которых соизмерима с подвижностью нормальной мышцы млекопитающих. Свидетельством тому, что такие элементы в культуре имеются, служит рис. 4, в, а трехкратное уменьшение амплитуды сокращения свидетельствует, что элементы эти составляют не более $\frac{1}{3}$ длины образований, деятельность которых регистрировалась в данном опыте.

Иначе складываются отношения при электрическом раздражении культуры. В этом случае периферические части миосимпласта активируются не волнами возбуждения, которые могут подвергаться угашению при проведении через участки с низкой лабильностью, но током, который

проходит через всю культуру и непосредственно раздражает каждый ее участок. Поэтому и при частых и при редких импульсах сокращаться будут все элементы культуры. Однако мало дифференцированные ее части впадут в тетанус при меньшей частоте тока, по сравнению с частями, обладающими более высокой подвижностью. В этих условиях самый медленный компонент комплекса определит наименьший ритм, при кото-

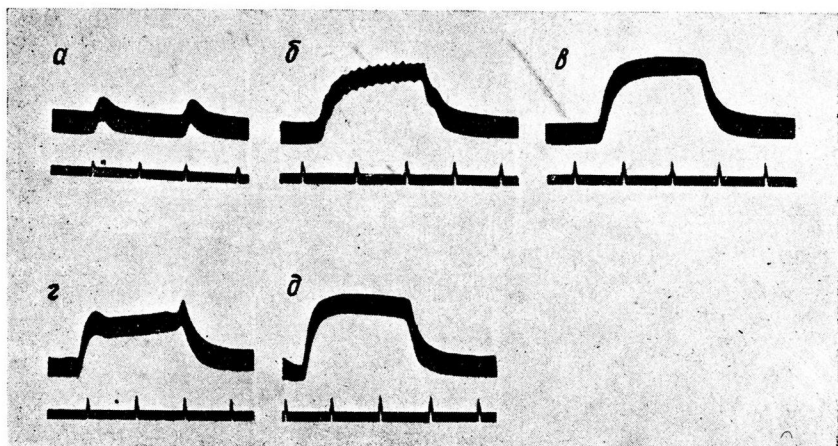


Рис. 7. Реакция на раздражения в различных ритмах.
а — 0.5 в 1 сек.; б — 6 в 1 сек.; в — 15 в 1 сек.; г — 100 в 1 сек.; д — 25 в 1 сек.

ром происходит суперпозиция, а самый быстрый — наименьшую частоту, необходимую для образования гладкого тетануса. Так, например, при раздражении 6 раз в 1 сек. большая часть регистрируемого образования

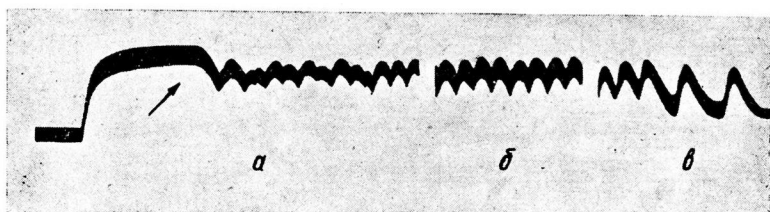


Рис. 8.
а — реакция на раздражение в ритме 50 в 1 сек.; стрелкой обозначен конец раздражения; б — через 15 сек. после окончания раздражения; в — через 40 сек. после окончания раздражения.

даст гладкий тетанус, который и определит общую высоту сокращения. Наиболее же лабильные его участки будут осциллировать в этом ритме, что и обусловит небольшую зубчатость кривой, синхронную ритму раздражения.

Возможность таких отношений очень демонстративно иллюстрируется кривой на рис. 8, где после прекращения раздражения большая часть миосимпаста остается в отчетливо выраженной контрактуре, а на ее фоне возникает спонтанная ритмическая деятельность, которая, очевидно, осуществляется элементами, сохранившими способность прodelьывать полные циклы возбуждения. Через некоторое время, когда контрактура проходит и спонтанная деятельность начинает совершаться с меньшей частотой, сокращения делаются выше и протекают медленнее, что, в полном согла-

сии с изложенным представлением, может быть объяснено как результат восстановления ритмической функции и менее лабильных элементов культуры.

Изложенная точка зрения оставляет открытым вопрос о том, следует ли предполагать различие неоднородных зон на протяжении одного миосимпласта, или же функционально неоднозначными элементами в культуре являются различные миосимпласты.

Хеморецептивные свойства миосимпластов

Мы неоднократно высказывали ту точку зрения, что эволюция мышечного волокна идет по пути специализации его хеморецептивных свойств. Первичное поливалентное отношение ко многим веществам сменяется в мышцах млекопитающих избирательной реактивностью к ацетилхолину, который и становится единственным „нейромиметическим“ веществом (Гинецинский, 1947). Мы показали далее, что путем определенного экспериментального

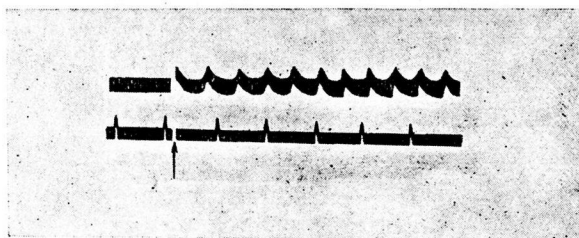


Рис. 9. Возникновение ритмической деятельности при воздействии раствором ацетилхолина 1 : 10 000 000. Стрелкой обозначен момент нанесения вещества.

воздействия (денервация мышцы + сенсibilизация белком) можно вызвать в мышечном волокне столь глубокие изменения, что его холинорецептивные свойства начинают напоминать свойства мышц низших беспозвоночных (Адо, Гинецинский и Шамарина, 1946). Для нас, естественно, представляло существенный интерес исследовать хеморецептивные свойства продуктов глубокого превращения мышечного волокна, возникающих в тканевой культуре. С этой целью была изучена реакция миосимпластов на ацетилхолин, прозерин, ареколин, пилокарпин, атропин, кураре и адреналин. Исследуемые вещества применялись путем нанесения капли соответствующего раствора на культуру, расположенную в поле зрения микроскопа.

Характер эффекта, вызываемого ацетилхолином, зависит от концентрации раствора. При концентрациях порядка 10^{-6} — 10^{-7} реакция проявляется в виде учащения спонтанной деятельности или возникновения ее, если культура была до применения вещества неактивна (рис. 9).

При концентрациях больших чем 10^{-6} эффект нередко проявляется в смешанной форме, как это видно из рис. 10. В данном опыте можно наблюдать и возникновение ритма, который, постепенно учащаясь, доходит до 300 в 1 мин., и развитие контрактуры.

Очевидно, что наиболее функционально подвижным элементам свойственна меньшая чувствительность к ацетилхолину. Они сохраняют способность к ритмической деятельности при такой концентрации этого вещества, которая уже обуславливает развитие стойкого процесса в менее лабильных образованиях. При достаточно высокой концентрации контрактура охватывает все элементы культуры и ее спонтанная деятельность прекращается.

Контрактура эта, однако, далеко не достигает стойкости, присущей волокнам нормальных тонических мышц и через несколько секунд сменяется расслаблением (рис. 11).

Адреналин не оказывает никакого влияния на элементы тканевой культуры. Все же остальные примененные вещества, включая сюда и кураре, подобно ацетилхолину вызывают усиление автоматизма и развитие контрактуры.

Особенности действия отдельных ядов выражаются в различии концентраций эффективных растворов и в длительности и силе возникающей реакции. Эффективные концентрации исследованных веществ представлены в табл. 1.

Наименьшей длительностью эффекта (учитываемого по усилению спонтанной деятельности) характеризуется действие ацетилхолина, который вызывает реакцию, длящуюся не более 2—4 мин. Наиболее стойким

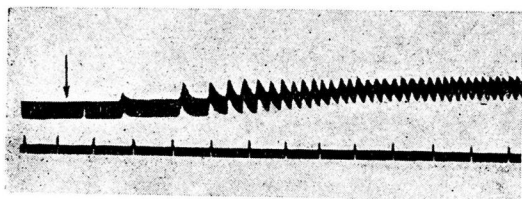


Рис. 10. Реакция на ацетилхолин в разведении 1:1 000 000. Стрелкой обозначен момент нанесения вещества.

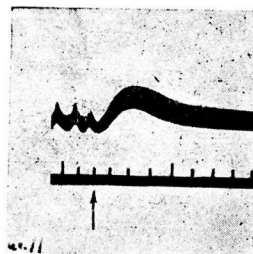


Рис. 11. Реакция на ацетилхолин в разведении 1:100 000. Стрелкой обозначен момент нанесения вещества.

оказывается эффект от кураре, продолжающийся 25—30 мин. Под влиянием кураре происходит и наибольшее учащение ритма сокращений. Действие прозерина длится 10—15 мин., причем этот яд сенсibilизирует культуру к ацетилхолину, эффективная концентрация которого снижается до 10^{-8} , при одновременном увеличении длительности эффекта.

Для того чтобы получить контрактурную реакцию, концентрации для всех ядов должны быть значительно повышены. Так, например, кураре, которое обуславливает интенсивное учащение ритма в концентрации 10^{-5} , вызывает контрактуру лишь при концентрации порядка 10^{-3} .

Хеморецептивные свойства мышечного волокна могут быть характеризованы не только по их отношению к различным возбуждающим ядам, но и путем сравнения эффекта, оказываемого двумя типичными парализаторами холинэргических структур — кураре и атропином. Хеморецепция миоимпластов к ацетилхолину также парализуется обоими этими ядами.

Это обстоятельство дает возможность установить коэффициент $\frac{\text{кураре}}{\text{атропин}}$ для волокон, растущих в организме, так же как это было сделано для низших позвоночных (Итина, 1941). Данные, полученные Итиной (табл. 2), свидетельствуют о том, что у примитивных типов мышц эффективные

¹ К — отношение пороговой концентрации кураре, парализующей холинорецепцию, к пороговой же концентрации атропина; например отношение $\frac{1}{10}$ показывает, что кураре в 10 раз эффективнее атропина.

Таблица 1

Наименование вещества	Пороговая концентрация, вызывающая учащение ритма
Ацетилхолин . .	10^{-7}
Прозерин	10^{-6}
Ареколин	10^{-5}
Кураре	10^{-5}
Атропин	10^{-5}
Пилокарпин . . .	10^{-3}

Таблица 2

Наименование объекта	$\frac{K}{A}$
Сердечная мышца миноги	1/10
Соматическая мышца миноги	1/10
Мышца лимфатического сердца лягушки . .	1/20
M. rectus abdominis лягушки	1/100
M. sartorius лягушки . .	1/150
Мышца сердца лягушки	1000/1

концентрации кураре и атропина близки между собой, а расхождение между ними связано со специализацией холинорецептивной субстанции.

При этом происходит своеобразная дивергенция хеморецептивных свойств; мышцы соматического типа утрачивают чувствительность к атропину и повышают ее к кураре; мышцы же висцеральные, контролируемые парасимпатическими нервами, напротив того, приобретают чрезвычайную чувствительность к атропину.

Заслуживает внимания, что коэффициент $\frac{K}{A}$ для миосимпласта оказался равным $\frac{1}{10}$, т. е. полностью совпал с данными, характеризующими примитивную, недифференцированную форму холинорецепции.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Подводя итоги нашему исследованию, мы можем следующим образом охарактеризовать функциональные свойства элементов в культуре из соматической мышечной ткани.

Сократительная функция новообразованных элементов может достигать значительного совершенства. Наиболее старые и подвергшиеся наиболее полной специализации миосимпласты, способные без суперпозиции сокращаться 6 раз в 1 сек., в сущности говоря, почти не отличаются от обычных мышц млекопитающих.

Однако количество таких элементов в культуре, повидимому, невелико, и основную массу ее составляют миосимпласты с функциональной характеристикой, примерно соответствующей мышцам лягушки. Ритм, необходимый для образования гладкого тетануса, обычно лежит около 15 в 1 сек. Самые молодые элементы имеют, повидимому, и наименьшую лабильность; они обнаруживают суперпозицию еще при 2 импульсах в 1 сек., а при частых ритмах проведение возбуждения в них блокируется. Именно с этой точки зрения мы сделали попытку истолковать тот феномен, что кривая сократительного акта при спонтанном ритме укорачивается вместе с частотой развиваемого ритма.

При раздражении 100 в 1 сек. значительная часть миосимпластов впадает в пессимальное торможение, так как амплитуда сокращения при этом уменьшается почти вдвое. Более детальный анализ этого явления невозможен пока не известно, какое число импульсов тока оказывается эффективным при ритме 100 в 1 сек., в связи с отсутствием сведений о рефрактерной фазе миосимпластов. Нужно думать однако, имея в виду относительно большую скорость сократительного акта, что она вряд ли окажется чрезмерно длительной.

Хеморецептивные свойства миосимпластов значительно отличаются от свойств исходного материала нормальной мышцы млекопитающих; они

имеют, однако, своих аналогов в мышцах низших позвоночных или в мышцах млекопитающих, подвергшихся определенным экспериментальным воздействиям. Мы сопоставляем соответствующие данные в табл. 3.

Таблица 3

Объект	Спонтанная деятельность	Реакция на ацетилхолин		Холиномиметическая реакция					К А
		усиление спонтанной деятельности	контрактура	прозерин	ареколин	пилокарпин	атропин	кураре	
Мышца млекопитающих	—	—	—	—	—	—	—	—	?
Нетоническая мышца лягушки	—	—	—	—	—	—	—	—	1/150
Тоническая мышца лягушки	—	—	+	+	+	—	—	—	1/100
Мышца лимфатического сердца лягушки	—	—	+	?	+	+	—	—	1/20
Денервированная мышца млекопитающих	+	+	+	—	+	—	—	—	?
Денервированная мышца лимфатического сердца	+	+	+	?	+	+	—	—	1/20
Мышца сердца миноги	+	+	+	—	+	+	—	—	1/10
Денервированная и сенситизированная к белку мышца млекопитающих	+	+	+	+	+	+	+	+	?
Миосимпласт	+	+	+	+	+	+	+	+	1/10

Как видно из этой таблицы, миосимпласт обладает наиболее примитивными хеморецептивными свойствами из всех перечисленных в ней объектов и ближе всего стоит к мышце, подвергнутой комбинированному воздействию денервации и аллергической альтерации.

Физиологическую характеристику тканевой культуры соматического мышечного волокна необходимо сопоставить с ее характеристикой морфологической. Как показали исследования Н. Г. Хлопина и его учеников, только соматическое волокно сохраняет в условиях культуры свою специфическую цитологическую дифференцировку и свой основной функциональный признак — сократимость. Все другие типы мышцы (сердечная, гладкая, внутренняя мышца глаза) в тканевых культурах не сохраняют свойственного им в организме морфо-физиологического типа. Они утрачивают приобретенные в эволюционном процессе свойства, теряют сократимость и, обнаруживая все свои скрытые гистобластические возможности, уподобляются в некоторых отношениях своим „тканевым предкам“ — мезотелию, мезенхимным и глиальным элементам.

Особое положение, занимаемое соматической мышцей, согласно Хлопину, есть следствие того, что она является прямым производным сократительной ткани, возникшей в глубокой филогенетической древности. Сократительные же свойства остальных типов мышц возникли в результате определенной морфо-физиологической конвергенции на менее далеких

стадиях филогенеза и не сохраняются в итоге тех глубоких изменений существования, которые претерпевает перенесенная из организма в культуру ткань.

Физиологические данные полностью подтверждают представление о „морфо-физиологической прочности“ соматической мышцы. Мы полагаем даже, что культура может производить некоторое количество особенно высоко дифференцированных образований, почти неотличимых от нормальной мышцы млекопитающих.

Вместе с тем основная масса миосимпластов утрачивает все те особенности хеморецепции, которые скелетная мышца приобрела в процессе эволюции на уровне типа позвоночных. Очень существенно, что характеристика наиболее примитивной соматической мышечной ткани, полученная сравнительно-физиологическим и экспериментальными методами, в отношении хеморецепции весьма сходна с той, которой обладают элементы культуры.

Можно думать, что эта характеристика в какой-то степени близка к исходной форме, давшей начало эволюции хеморецептивных свойств мышц позвоночных.

Авторы пользуются случаем принести благодарность проф. Н. Г. Хлопину, советами которого они неоднократно пользовались при выполнении настоящей работы.

ЛИТЕРАТУРА

- Адо А. Д., А. Г. Гинецинский и Н. М. Шамарина, Физиолог. журн. СССР, 32, № 1, 1946.
 Гинецинский А. Г., Физиолог. журн. СССР, 33, № 6, 1947.
 Итина Н. А., Бюлл. экспер. биол. и мед., 19, 517, 1941.
 Орбели Л. А., Усп. совр. биол., 15, 257, 1942; Тр. Физиолог. инст. им. Павлова, 1, 3, 1945.
 Хлопин Н. Г. Общебиологические и экспериментальные основы гистологии. Изд. АН СССР, 1946.
 Friedheim A. H., Arch. f. exper. Zellforsch., 11, 385, 1931.
 Lewis M. R., Amer. J. Physiol., 38, 153, 1915.
 Pogogeff J. A. a. M. K. Murray, Anat. Record, 95, 321, 1946.
 Szepsenwol J., Anat. Record, 95, 125, 1946; 98, 67, 1947.

О ДИНАМИКЕ НЕРВНЫХ ПРОЦЕССОВ В ПОСЛЕДОВАТЕЛЬНЫХ
ОЩУЩЕНИЯХ И ОБРАЗАХ¹

А. М. Зимкина и Н. В. Зимкин

Институт эволюционной физиологии и патологии высшей нервной деятельности
им. И. П. Павлова Академии Медицинских Наук СССР и Физиологический институт
им. И. П. Павлова Академии Наук СССР

Поступило 14 VI 1949

Динамика нервных процессов изучалась как отечественными, так и зарубежными исследователями. Особенно большой вклад в изучение этого вопроса был сделан И. П. Павловым и его школой при исследовании процессов взаимодействия между возбуждением и торможением в коре больших полушарий.

При трактовке динамики нервных процессов в коре больших полушарий И. П. Павлов использовал некоторые закономерности, впервые установленные в физиологии органов чувств (иррадиация, индукция). Однако в работах школы И. П. Павлова особенности деятельности нервной системы изучены так глубоко и разносторонне, что в настоящее время физиология органов чувств должна сама опираться на те закономерности, которые установлены И. П. Павловым и его учениками при исследовании условных рефлексов (взаимоотношения между процессами иррадиации и концентрации возбуждения и торможения, инертность, парадоксальные отношения и т. д.). Само представление об органах чувств в результате работ И. П. Павлова изменилось существеннейшим образом. Изучая тот или другой вид чувствительности, наряду с периферическими элементами органов чувств исследователи все большее и большее значение придают всему чувствительному прибору в целом, названному И. П. Павловым „анализатором“. О последнем он говорит: „К каждому данному анализатору должны быть отнесены как периферические приборы всевозможных афферентных нервов (трансформаторы, из которых каждый превращает в нервный процесс только определенную энергию), так и сами нервы и клеточные мозговые концы... Но высший тончайший анализ, на который способно данное животное, достигается только при помощи больших полушарий“ (Павлов, 1927).

Сочетание данных И. П. Павлова о деятельности коры больших полушарий с результатами исследований органов чувств открывает огромные перспективы как для физиологии высшей нервной деятельности, так и для самой физиологии органов чувств. „Через физиологию органов чувств, через точное, детальное сопоставление всех положений И. П. Пав-

¹ Под термином „последовательное ощущение“ понимается ощущение, продолжающееся без перерыва после прекращения раздражения; под термином „последовательный образ“ — ощущение, возникшее вслед за прекращением действия раздражителя после интервала, в течение которого ощущение отсутствовало.

лова с данными физиологии органов чувств, которые теперь специально придется под этим углом зрения проработать и частично переработать, можно найти подступ к подведению физиологической канвы под психологию человека" (Орбели, 1945).

Одной из важных сторон изучения высшей нервной деятельности является изучение следовых процессов, привлекавших внимание И. П. Павлова при изучении различных сторон условнорефлекторной деятельности. Значение следовых процессов было показано в школе Павлова как при образовании отставленных условных рефлексов, так и при выработке тормозов и условных рефлексов второго порядка, когда величина интервала времени между раздражителями определяет тормозный или возбуждательный характер образовавшейся связи. Значение следовых процессов выявлено также при угашении условных рефлексов, при исследовании явлений иррадиации и концентрации возбуждения и торможения, наблюдаемых после прекращения действия раздражителя, при явлениях последовательной индукции и т. д. Эти же следовые процессы явились объектом исследования и при изучении органов чувств, деятельность которых сопровождается наблюдаемыми после прекращения раздражения последовательными ощущениями и образами.

Акад. Орбели (1934, 1938, 1945) и его сотрудники детально исследовали течение последовательных ощущений и образов в самых различных анализаторах: зрительном (Нарикашвили, 1944; Волохов и Загорулько, 1944; Алексанин, 1945; Загорулько, 1948, и др.), слуховом (Арапова и Клаас, 1940, 1946; Загорулько, Клаас и Федоров, 1946; Загорулько и Клаас, 1949, и др.), тактильном (Белкин, Бронштейн и Бутomo, 1947; Бронштейн, 1948, и др.) и вестибулярном (Загорулько, Комендантов, Осипова и Энтина). Изучение последовательных образов проводилось и в ряде других лабораторий (Лазарев, 1918; Кравков, 1920, 1929; Попов, 1941, и др.). Наряду с исследованиями над испытуемыми со здоровой нервной системой, изучение последовательных ощущений в различных анализаторах проводилось и при нарушении нормальных функций центральной нервной системы в результате заболеваний (Зимкина, 1947; Зимкина, Зимкин, Каплан, Маренина и Михельсон, 1947, 1948, 1949; Зимкин, 1948).

Изучая в течение ряда лет последовательные ощущения и образы, протекание которых всегда теснейшим образом связано с деятельностью центральных элементов анализатора в коре больших полушарий, мы столкнулись с целым рядом явлений, имеющих непосредственное отношение к учению И. П. Павлова о высшей нервной деятельности. Наблюдавшиеся нами явления нуждаются для своего объяснения в использовании разработанных И. П. Павловым и его школой закономерностей высшей нервной деятельности. В то же время многие из полученных данных выявляют такие тонкие формы взаимодействия нервных процессов у человека, которые в настоящее время могут быть обнаружены только при использовании субъективных показаний испытуемого. Эти вопросы, ранее изучавшиеся Нарикашвили, Загорулько и другими на здоровых испытуемых, явились предметом и нашей работы.

Помимо собственных экспериментальных данных, в настоящей работе широко использованы результаты исследований Л. Я. Балонova, М. И. Гольданской, Г. П. Иоанисиани, А. Е. Каплан, А. И. Марениной, А. А. Михельсон и Ю. П. Петрова, совместно с нами разрабатывавших вопрос об особенностях протекания последовательных ощущений и образов при заболеваниях нервной системы. Последовательные ощущения и образы исследовались в зрительном, тактильном, температурном, болевом и вкусовом анализаторах. Наряду с исследованиями на людях, страдавших различными заболеваниями нервной системы (число таких лиц было

свыше 200), все исследования по тем же методикам проводились также на практически здоровых людях (свыше 50).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Явления иррадиации в последовательных ощущениях и образах

При действии на рецептивные зоны различного рода раздражителей (свет, тепло, холод, прикосновение, укол, вкусовые вещества) в момент самого раздражения здоровые испытуемые относительно точно определяют величину раздраженной поверхности. Например в зрительном анализаторе только при специально поставленных опытах удается обнаружить явления иррадиации (белый квадрат на черном фоне воспринимается несколько большим по своей величине, чем такой же величины черный квадрат на белом фоне). В последовательных ощущениях явления иррадиации проявляются резче, чем во время действия самого раздражителя. Например тактильные, болевые и температурные последовательные ощущения у многих лиц локализуются на значительно большей поверхности, чем ощущения в момент самого раздражения.

В коре больших полушарий иррадиация при слабой степени возбуждения выражена больше, чем при сильной степени возбуждения. „Опыты над нормальной деятельностью коры позволяют сделать вывод, что при слабом напряжении этих процессов (возбуждения и торможения) они с первого момента и с места их возникновения иррадируют, при достаточно сильном — концентрируются...“ (Павлов, 1938).

Такого рода отношения имеют место при действии раздражителя и его следов. Следы раздражений, характеризуемые слабым напряжением возбуждательного процесса, больше способствуют явлениям иррадиации, чем сам раздражитель, при наличии которого возбуждение концентрируется.

У лиц с нормально функционирующей нервной системой явления иррадиации в последовательных ощущениях имеют место, но выражены нерезко. При некоторых же формах расстройств деятельности нервной системы явления иррадиации могут претерпевать весьма значительные изменения. Формы изменений явлений иррадиации, наблюдаемые при нарушении у человека нормальных функций нервной системы, весьма разнообразны, и мы рассмотрим только некоторые из них.

Иррадиация на соседние пункты в том же виде чувствительности. Эта форма пространственной иррадиации, проявляющаяся особенно часто у лиц с функциональными расстройствами нервной системы (навязчивые состояния, психозы), выражается в том, что последовательное ощущение локализуется на поверхности, в несколько, иногда в десятки и сотни и даже тысячи раз превышающей площадь раздражения. Например прикосновение к коже тыльной стороны ладони кончиком волоса, локализуемое относительно точно в момент раздражения, вызывает у некоторых испытуемых последовательное ощущение, постепенно охватывающее не только всю кисть руки, но переходящее на предплечье и даже плечо. Аналогичные явления у ряда лиц наблюдаются при нанесении на кожу холодного или теплого раздражения (Иоанисиани). В зрительном анализаторе (Каплан, Балонов, Петров) величины последовательного ощущения могут также значительно превышать величину реального раздражителя, размеры которого в момент действия раздражителя воспринимаются адекватно. Во вкусовом анализаторе иррадиация выражалась в том, что последовательное вкусовое ощущение локализовалось не только на языке, но и на всей слизистой щек и носоглотки (Гольданская).

Иррадиация на симметричные пункты противоположной стороны тела. Особой формой иррадиации, наблюдавшейся у значительного числа больных, нужно считать возникновение последовательных ощущений на симметричном пункте противоположной стороны тела. Это явление наблюдалось как в тактильном, температурном, так и в зрительном анализаторах.

При исследовании кожной чувствительности уже давно описаны случаи так называемой „аллохирии“, при которой в момент раздражения ощущение локализуется на противоположной стороне. Но эти случаи, встречающиеся преимущественно при истерии и спинной сухотке, наблюдаются относительно редко. Аналогичные случаи значительно чаще наблюдаются при исследовании последовательных ощущений. Повидимому, явления иррадиации на симметричный пункт противоположной стороны при наличии слабого следового возбуждения протекают значительно легче, чем при более сильно выраженном процессе возбуждения в момент самого раздражения. Наблюдавшиеся нами явления представляют собою как бы легкие формы аллохирии, обнаруживаемые только после прекращения раздражения. При этом возникновение возбуждения на противоположной стороне, как правило, отмечается не сразу после прекращения раздражения, но спустя несколько десятков секунд, а в ряде случаев — даже нескольких минут. При этом у одного и того же лица такого рода иррадиация наблюдается всегда только на одну сторону — или справа налево, или наоборот.

Возникающие на противоположной стороне возбуждения проявляются в виде последовательных ощущений; последние большей частью локализуются на большей поверхности, чем площадь, подвергавшаяся раздражению.

Аналогичные явления в зрительном анализаторе проявлялись в виде перекрестных последовательных ощущений, которые почти не наблюдаются у здоровых лиц с нормальным зрением и нередко имеют место при наличии поражений нервной системы (неврозы, паркинсонизм и т. д.).

Заслуживает внимания то обстоятельство, что, по данным Каплан, при наличии косоглазия перекрестные последовательные образы часто (до 40%) наблюдаются и у лиц без субъективных и объективных признаков нервного заболевания. Следует считать, что, повидимому, нарушение у косоглазых бинокулярного зрения расстраивает в зрительном анализаторе целый ряд координационных процессов, вследствие чего при наблюдении каким-либо одним глазом последовательное ощущение перекрестно возникает и в другом.

Наряду с иррадиацией на симметричные пункты противоположной стороны наблюдаются случаи, когда последовательное ощущение возникает не точно на симметричном месте, а несколько в стороне от него.

Иррадиация в доминирующие пункты. Следующий вид иррадиации, также часто наблюдавшийся при исследовании последовательных ощущений, характеризуется тем, что возбуждение при раздражении любой рецептивной зоны того или другого анализатора, спустя некоторое время после прекращения действия раздражителя, адресуется всегда в одни и те же проекционные центры и сопровождается перемещением последовательных ощущений с пункта раздражения в какое-то доминирующее место. Например, у больной К. (синдром навязчивых состояний), независимо от места тактильного раздражения кожи, последовательное ощущение, возникшее на месте раздражения, спустя некоторое время всегда переходило в область затылка. У других больных были свои доминирующие пункты. У лиц с ампутированными конечностями последовательные ощущения при тактильном и температурном раздражении самых различных частей тела нередко переходили в фантомные боли.

При иррадиации как в симметричные, так и в доминирующие пункты после раздражения обычно последовательное ощущение сначала возникает только на месте раздражения. Спустя некоторое время оно появляется и в другом месте, сосуществуя одновременно с последовательным ощущением на месте раздражения. В дальнейшем последовательное ощущение на месте раздражения может исчезнуть, в симметричном же или доминантном пункте оно в ряде случаев продолжается еще некоторое время.

Иррадиация на другие афферентные системы. Иррадиация на другие афферентные системы наблюдается реже, чем иррадиация в пределах того же анализатора, но все же она наблюдалась неоднократно. В этих случаях последовательные ощущения возникали в нескольких анализаторах. Например, у больной Н., которая исследовалась с закрытыми глазами, через некоторое время после возникновения тактильных последовательных ощущений появлялось ощущение света с синево-фиолетовым оттенком. У больной М., страдавшей звуковыми галлюцинациями, тактильные раздражения, наносимые на кожу различных частей головы, вызывали тактильные последовательные ощущения, сопровождающиеся ощущением „голосов“. У других больных иррадиация на другие афферентные системы протекала также индивидуализированно, т. е. при различном для каждого человека сочетании афферентных систем. Такого рода явления иррадиации на другие анализаторы в последовательных ощущениях можно называть „синэстетическими последовательными ощущениями“ (Загоруйко, 1948).

Иррадиация по функциональным системам, сложившимся в процессе индивидуальной жизни. Явления иррадиации, связанные с последовательными ощущениями, могут вызвать образовавшиеся и закрепившиеся в течение индивидуального развития сложные функциональные комплексы. Такой характер иррадиации наблюдался, например, у больной Я. Холодовое раздражение неоднократно вызывало у нее температурный последовательный образ, сопровождавшийся, кроме того, целым комплексом других ощущений — неприятным запахом и вкусом тины и водорослей во рту, ощущением воды в ушах и тягостным состоянием в области сердца. Эта больная в детстве тонула, и у нее закрепившийся комплекс неприятных ощущений возникал каждый раз при раздражении кожи холодом.

Иррадиация на вегетативные нервные центры. Иррадиация процесса возбуждения, имеющего место при последовательных ощущениях, не ограничиваясь проекционными зонами афферентных систем, у ряда больных распространяется также и на вегетативные центры. При параллельной регистрации у них последовательных ощущений и вегетативных функций — кровяного давления (Михельсон) и потоотделения (Маренина) — можно было установить, что возникновение и увеличение интенсивности последовательных ощущений в тактильном анализаторе сопровождалось соответствующими изменениями величины кровяного давления и интенсивности потоотделения.

Взаимодействие процессов иррадиации и концентрации. Процесс иррадиации, как показали опыты школы И. П. Павлова, взаимодействует с процессом противоположного характера — концентрацией нервных процессов. Но в наших исследованиях следовых процессов явления иррадиации выступили более отчетливо, чем явления концентрации. Возможно, что это обуславливается тем, что, как уже указывалось ранее, слабый нервный процесс более склонен к иррадации, а не к концентрации. Однако у отдельных лиц выявились и явления концентрации. Например, при исследовании зрительных последовательных ощущений у некоторых испытуемых величина последовательного образа всегда была значительно меньше величины самого раздражителя.

У многих лиц можно было обнаружить попеременное проявление явлений иррадиации и концентрации. Это выражалось в том, что, при исследовании тактильных, температурных и зрительных последовательных ощущений, величина последовательного ощущения то увеличивалась, то уменьшалась. В некоторых опытах эта иррадиация так быстро сменялась концентрацией, последняя вновь иррадиацией и т. д., что испытуемые характеризовали многократно изменяющиеся последовательные ощущения как „пульсирующие“. В отдельных случаях явления концентрации были настолько выраженными, что последовательное ощущение на некоторое время исчезало совершенно, затем вновь появлялось, потом опять исчезало и т. д., повторяясь несколько раз.

Явления индукции в последовательных ощущениях и образах

Процессы иррадиации и концентрации и взаимоотношения между ними находятся в теснейшей связи с процессами индукции. „При концентрировании раздражительного процесса на протяжении всей центральной нервной системы мы встречаемся с явлением торможения как обнаружением закона индукции“ (Павлов, 1938).

Одновременная индукция ограничивает иррадиацию возбуждения. Последовательная индукция приводит или к исчезновению ощущения, или же вызывает последовательные ощущения противоположного характера, которые наиболее отчетливо выражены в зрительном анализаторе.

В норме зрительные последовательные образы, в частности так называемый „образ Пуркинье“, являются противоположными по светлоте и дополнительными по цвету к основному раздражителю. В других анализаторах (тактильном, температурном и вкусовом) последовательное ощущение у здоровых лиц в наших условиях исследования, как правило, носило тот же характер, как и ощущение в момент действия раздражителя: индукционный процесс содействовал прекращению ощущения.

При патологическом состоянии нервной системы можно было наблюдать значительные нарушения индукционных процессов. В зрительном анализаторе при неврозах (Каплан) и душевных заболеваниях (Балонов, Петров) в последовательных образах, в противоположность результатам исследований здоровых лиц, нередко ощущение было такого же характера, как и при действии наличного раздражителя. Черный объект (Балонов, Каплан) в последовательном образе продолжал восприниматься таким же, цветные же объекты (Петров) не сопровождались возникновением ощущения дополнительного цвета. Кроме того, нарушение индукционных процессов выражалось в изменении величины последовательных ощущений по сравнению с величиной раздражителя.

В тактильном и температурном анализаторах нарушение индукционных процессов проявлялось в изменении площади последовательного ощущения и в длительном его существовании. Характер самих последовательных ощущений, по сравнению с ощущениями в момент действия раздражителя, у ряда больных также претерпевал изменения. Но имеющиеся в нашем распоряжении данные еще недостаточны для установления зависимости этих изменений от индукционных процессов.

Нарушение нормальных индукционных соотношений выражалось в резкой форме и в том, что они приобретали характер как бы застывших, длительно зафиксировавшихся асимметричных взаимоотношений. Так, например, у ряда больных с опухолью или с травмой головного мозга наблюдалось на одной стороне отсутствие тактильных, болевых и темпе-

ратурных последовательных ощущений, на другой же — они имели исключительно большую длительность (до нескольких десятков минут).

Подвижность нервных процессов в последовательных ощущениях и образах

В норме последовательные ощущения в различных анализаторах характеризуются определенной длительностью, свойственной каждому анализатору при определенных условиях исследования. Например, в наших условиях исследования длительность тактильных, вкусовых и зрительных последовательных ощущений не превышала одной минуты, а тепловых и холодовых — двух минут.

При патологическом состоянии нервной системы, в связи с изменением подвижности процессов возбуждения и торможения, длительность последовательных ощущений претерпевала резкие изменения: с одной стороны, у ряда больных, в частности при травматических повреждениях головного мозга и заболеваниях мозжечка, часто наблюдалось полное двустороннее или одностороннее отсутствие последовательных ощущений и образов; с другой стороны, у некоторых больных, например, при наличии синдрома навязчивых состояний и при некоторых душевных заболеваниях, последовательные ощущения становились чрезмерно длительными, продолжая ощущаться иногда в течение десятков минут и даже часов.

Отсутствие последовательных ощущений и охранительное торможение. При наличии в нервной системе травмированного или пораженного патологическим процессом очага, в коре больших полушарий может возникнуть, по механизму отрицательной индукции, охранительное торможение (Лебединский, 1946). Трудность обнаружения последовательных ощущений и образов при такого рода повреждениях и заболеваниях головного мозга, повидимому, объясняется наличием индукционного охранительного торможения, сразу же подавляющего, после прекращения действия раздражителя, относительно слабый следовой возбудительный процесс.

Увеличение длительности последовательных ощущений и патологическая инертность. Резкое увеличение длительности последовательных ощущений следует связать с установленной И. П. Павловым патологической инертностью. Относительно слабый следовой процесс, при нарушении нормального функционального состояния нервной системы, обнаруживает склонность задерживаться на длительное время. При этом явления инертности часто наблюдаются не в одном, а в нескольких анализаторах. В некоторых же случаях инертность удается одновременно проследить как в последовательных ощущениях, так и в вегетативных реакциях, например в длительных рефлекторных изменениях величины кровяного давления (Михельсон) и потоотделения (Маренина).

Заслуживает внимания то обстоятельство, что инертность нервных процессов у многих больных проявляется наряду с одновременным усилением явлений иррадиации. Например, длительные тактильные, температурные и зрительные ощущения и образы протекают с одновременным резким увеличением размеров площади этих последовательных явлений или с иррадиацией на противоположную сторону. Это свидетельствует об ослаблении одновременных и последовательных индукционных процессов, в результате чего возникшее ощущение не прекращается, но продолжает длительно существовать. В то же время возбуждение, не сдерживаемое индукционным торможением, широко иррадирует, захватывая в нервной системе значительные области.

Парадоксальные отношения в последовательных ощущениях и образах

У здоровых испытуемых при увеличении интенсивности раздражения, в полном соответствии с установленным школой Павлова „законом силы“, обычно отмечается некоторое увеличение и удлинение продолжительности последовательных ощущений. Но такого рода отношения у некоторых лиц с заболеваниями нервной системы претерпевают существенные изменения. Например, у ряда лиц с синдромом навязчивых состояний наблюдаются парадоксальные отношения: слабые раздражители вызывают последовательные ощущения более длительные и более интенсивные, чем сильные. Чаще всего такого рода отношения наблюдаются при исследовании тактильной чувствительности. Но они имели место также и при исследовании температурного, зрительного и вкусового анализаторов.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Изучение последовательных ощущений и образов может выявить ряд сторон динамики процессов, протекающих в нервной системе. Как было показано при изложении фактического материала, динамика нервных процессов особенно демонстративно проявляется при исследовании лиц с заболеваниями нервной системы. Отдельные стороны нервных механизмов, мало заметные в норме, выступают у больных в гипертрофированной фазе. Вследствие этого изучение последовательных ощущений у лиц с заболеваниями нервной системы дает возможность судить о значении процессов иррадиации, концентрации и индукции в сенсорных актах, о роли патологической инертности и о характере парадоксальных соотношений между силой раздражителя и особенностями ощущения, и т. д.

Детальный физиологический анализ нервных процессов в деятельности органов чувств стал возможным только после гениальных работ И. П. Павлова, осветивших особенности функционирования центрального звена анализаторов — коры больших полушарий.

ВЫВОДЫ

1. Течение последовательных ощущений и образов при заболеваниях нервной системы претерпевает существенные изменения, позволяющие в особо демонстративной форме выявить динамику нервных процессов, проявляющихся в иррадации, концентрации, индукции, инертности и в парадоксальных соотношениях между интенсивностями раздражения и ощущения.

2. Явления иррадации, выражающиеся в последовательных ощущениях и образах у здоровых лиц в ограниченной степени, у многих лиц с заболеваниями нервной системы приводят к значительному увеличению проекции последовательных ощущений, к возникновению их на симметричных или доминирующих пунктах, к изменению характера вегетативных реакций.

3. Индукционные процессы в нервной системе, способствуя ограничению явлений иррадации и смене одних нервных процессов другими, тем самым нормализуют течение последовательных ощущений. У ряда лиц с заболеваниями нервной системы, при нарушении нормальных индукционных процессов, усиление последних может сопровождаться отсутствием последовательных ощущений, ослабление же — удлинением их.

4. Одним из проявлений нарушения нормального функционирования нервной системы при ее заболеваниях являются изменения течения после-

довательных ощущений, состоящие в резком удлинении их во времени (инертность) и в изменении обычных соотношений между силой раздражения и интенсивностью и длительностью последовательных ощущений (парадоксальные отношения).

ЛИТЕРАТУРА

- Алексанян А. М., Физиолог. журн. СССР, 37, 260, 1945.
 Арапова А. А. и Ю. А. Клаас, Бюлл. экспер. биол. и мед., 10, 58, 1940; Физиолог. журн. СССР, 32, 405, 1946.
 Белкин А. М., А. А. Бронштейн и Н. В. Бутомо, Изв. АН СССР, сер. биол., № 2, 1947.
 Бронштейн А. А., Тр. ВМА им. С. М. Кирова, 42, 23, 1948.
 Волохов А. А. и Л. Т. Загорулько, Военно-мед. сб., 7, 98, 1944.
 Загорулько Л. Т., Пробл. физиол. оптики, 6, 89, 1948а. Усп. соврем. биол., 25, 231, 1948б.
 Загорулько Л. Т. и Ю. А. Клаас, Пробл. физиол. акустики, 7, 21, 1949.
 Загорулько Л. Т., Ю. А. Клаас и Л. Н. Федоров, Физиолог. журн. СССР, 32, 567, 1946.
 Загорулько Л. Т., Ю. Л. Комендантов, М. М. Осипова и И. Д. Энтина. Цит. по: Загорулько, 1948б.
 Зимкин Н. В., Тезисы докладов 1-й научн. конфер. по пробл. психосоматики, 10, 1948. Проблемы кортико-висцеральной патологии. Сборник, 93—103, 1949.
 Зимкина А. М., Рефераты научных работ за 1946 г., АМН СССР, 1, 1947.
 Зимкина А. М., Н. В. Зимкин, А. Е. Каплан, А. И. Маренина, А. А. Михельсон, Тезисы докладов VII Всесоюзн. съезда физиологов, 266, 1947; тезисы 13-го совещ. по физиол. пробл., 44, 1948; Тр. Физиол. инст. им. И. П. Павлова АН СССР, 4, 1949.
 Кравков С. В., Изв. Физич. инст., № 3, 1920; Журн. прикл. физики, № 1—4, 1929.
 Лазарев П. П., Исследования по ионной теории возбуждения. 1918.
 Лебединский А. В., Военно-мед. сб., 3, 151, 1946.
 Нарикашвили С. Л., Изв. АН СССР, сер. биол., № 3, 1944.
 Орбели Л. А., Физиолог. журн. СССР, 17, 1105, 1934; Лекции по физиологии нервной системы. Изд. 3, 1938; Лекции по вопросам высшей нервной деятельности. 125, 1945.
 Павлов И. П., Двадцатилетний опыт изучения высшей нервной деятельности. 578, 579, 1938; Лекции о работе больших полушарий головного мозга. 100—101, 1927.
 Попов Е. А., Материалы к клинике и патогенезу галлюцинаций. 1941.

ЭНЗИМОХИМИЧЕСКАЯ ГИПОТЕЗА ВОЗБУЖДЕНИЯ

Х. С. Коштыяц

Институт морфологии животных им. акад. А. Н. Северцова Академии Наук СССР

Поступило 23 VI 1949

Трудами отечественных физиологов была подготовлена почва для наиболее всестороннего подхода к представлениям о химической основе нервной деятельности. Еще в одной из ранних работ И. М. Сеченова (1858) обсуждался вопрос о природе так называемого „трофического влияния нервной системы“. Эта мало известная работа И. М. Сеченова явилась не только продуктом обработки некоторых книжных источников, но и отражением влияния той напряженной экспериментальной разработки этого важного вопроса, которая велась учителями И. М. Сеченова в Московском университете — хирургом Ф. Иноземцевым и незадолго забытым физиологом А. Орловским (Иноземцев, 1856).

На основании собственных многочисленных исследований по физиологии нервной системы И. М. Сеченов уже в 1866 г. выдвинул положение глубоко философского значения о том, что „деятельность нерва, как и всякого другого органа в теле, без потребления материи не мыслима“. В этой же работе Сеченов приводит результаты экспериментальных исследований, проведенных им совместно со своими сотрудниками и дающих убедительные доказательства в пользу того, что изменение нормального процесса обмена веществ в нервах влечет за собой нарушение нормальной чувствительности (или, как говорил Сеченов, „нормальной раздражимости“) нервов. Эти доказательства были даны Сеченовым в опытах с нарушением притока крови к нервам.

Во взглядах Сеченова особенно привлекает наше внимание его понимание места энергетики нервной системы в общей системе энергетики жизни. Сеченов писал (1884): „В настоящее время на животное можно уже смело смотреть как на организм, превращающий через посредство растений энергию солнечных лучей в такие высокие формы как механическая работа и акты чувствования от элементарных ощущений до мышления включительно“. Устанавливая „родство психических явлений с так называемыми нервными процессами в теле“, И. М. Сеченов вместе с тем определяет нервный процесс как „недоступный нашим чувствам частичный (молекулярный) процесс в сфере нервов и нервных центров“ (Сеченов, 1935). В отличие от нервного процесса, под нервным явлением Сеченов понимал внешние проявления нервной деятельности.

„К несчастью, — говорил Сеченов, — сведения наши о нервных процессах, даже для случая наивысшей элементарнейшей рефлексии, почти равны нулю. Мы знаем лишь материальную форму, в сфере которой происходит явление, некоторые из условий его нормальной видоизменяемости, умеем воспроизводить явление искусственно с тем или другим характером, знаем, какую роль играет в целом явлении та или другая часть сна-

ряда, и т. д.; но природа тех движений, которые происходят в нерве и нервных центрах, остается для нас до сих пор загадкой. Поэтому разработка или, по крайней мере, выяснение этой стороны нервных и психических явлений принадлежит отдаленному будущему; мы же осуждены вращаться в свете проявлений. Тем не менее, *мысль о психическом акте как процессе, движении, имеющем определенное начало, течение и конец, должна быть удержана как основная*" (Сеченов, 1935).

Это положение И. М. Сеченова, имеющее первостепенное значение для материалистической теории природы нервно-психических явлений, представляет проблему научных исследований, реализация которых становится все более и более возможной именно в наше время, когда равные „нулю“ во времена Сеченова сведения о молекулярных химических процессах в нервах и нервных центрах становятся все более конкретными и ясными.

Это направление работ отца русской физиологии И. М. Сеченова получило широкий отклик в трудах многих выдающихся русских физиологов. Под непосредственным влиянием Сеченова один из выдающихся русских физиологов В. Ю. Чаговец создал свою теорию о происхождении биоэлектрической активности живых тканей. В основе этой теории лежит представление о том, что причиной возникновения биоэлектрических потенциалов являются те биохимические и физико-химические процессы, которые органически связаны с обменом веществ живых тканей.

Наиболее яркое выражение это направление отечественной физиологии получило в трудах И. П. Павлова и прежде всего в его замечательной теории о трофическом влиянии нервной системы. Самым существенным в этой теории является настойчивое утверждение, что нервная система в своем регуляторном влиянии на органы и ткани прежде всего базируется на питании этих органов и тканей, на их обмене веществ, или „химическом жизненном процессе“, по выражению И. П. Павлова. Эта важная для физиологии сторона взглядов И. П. Павлова получила свое блестящее завершение в теории адапционно-трофического действия вегетативной нервной системы, разработанной Л. А. Орбели и обобщенной К. М. Быкова о корковой регуляции вегетативных процессов. Подводя итоги своих работ в области изучения проявлений деятельности нервной системы, Павлов пришел к выводу, ясно указывающему на то большое значение, которое он придавал именно этому направлению отечественной физиологии. В речи, посвященной Тигершtedту (в 1925 г.), И. П. Павлов говорил: „Едва ли можно оспаривать, что настоящую теорию всех нервных явлений даст нам только изучение физико-химического процесса, происходящего в нервной ткани и фазы которого дадут нам полное объяснение всех внешних проявлений нервной деятельности, их последовательности и связи“ (Павлов, 1949).

Эти взгляды основоположников отечественной физиологии и то направление, которое они дали для дальнейшего развития интересующей нас проблемы, качественно отличаются от установок теории химической передачи нервного возбуждения в той форме, как эти установки были сформулированы Отто Леви и развивались и развиваются многими его последователями. Теория химической передачи нервного возбуждения в ее первоначальной форме и так, как ее развивают некоторые современные исследователи, исходит из того положения, что при нервном раздражении выделяются вещества, получившие название „нейрогуморов“ или „медиаторов“, которые вызывают эффекты действия раздражаемых нервов, причем в этой постановке вопроса на первый план выдвигается химическое вещество как единственный фактор осуществления сложного процесса ответа клетки на нервное раздражение. В этой постановке вопроса игнорируется или учитывается лишь частично то, что химическая сторона

нервной системы должна быть рассматриваема в самой непосредственной связи с специфическими особенностями обмена веществ как нервной системы, так и иннервируемых ею органов. Именно этот основной вывод вытекает из экспериментальных работ и теоретических выводов Сеченова и Павлова.

Согласно развиваемой нами энзимохимической гипотезе нервного возбуждения, такие вещества, как ацетилхолин, адреналин, гистамин и другие возможные так называемые „передатчики нервного возбуждения“, во-первых, сами являются продуктами специфического обмена веществ нервной системы или соответствующих промежуточных образований и, во-вторых, они оказываются активными постольку, поскольку включаются в цепь тех химидинамических процессов, которые лежат в основе функциональной активности иннервируемых органов. Например для случая иннервации скелетной мышцы ацетилхолиновый цикл должен быть связан с циклом превращений аденозин-полифосфорных соединений.

Подобный вывод обосновывался нами в течение последних 15 лет целой серией сравнительно-физиологических экспериментальных исследований, которые в различные периоды публиковались в нашей периодической печати (Коштоянц, 1938, 1947). Эти эксперименты показали, во-первых, что нарушением тех звеньев клеточного обмена веществ, которые ведут к образованию медиаторов, например ацетилхолина, можно вызвать нарушение передачи нервного возбуждения и, во-вторых, что выключение промежуточных звеньев обмена, которые связывают специфический обмен медиаторов с цепью химических превращений иннервируемого органа, ведет также к нарушениям передачи нервного возбуждения. К этому надо добавить, что эффект действия медиаторов возможно понять наиболее полно только при учете всей той биохимической системы, которая связана как с синтезом, так и с разрушением этих медиаторов. Например для случая ацетилхолина важно иметь в виду систему: ацетилхолин — холинэстераза; для случая гистамина систему: гистидиндекарбоксилаза — гистамин — гистаминаза.

Возможность активного вмешательства в ход нервного процесса в направлении выключения эффекта действия нервов, усиления или угнетения этого эффекта через вмешательство в ход специфического обмена веществ является ярким подтверждением правильности концепции Сеченова и Павлова о ведущем значении обмена веществ в деятельности нервной системы.

Обычное представление приписывает так называемым „химическим агентам нервного возбуждения“ значение факторов пускового порядка. Однако, как нам представляется, не меньшее значение имеют эти вещества, в частности ацетилхолин, также и в процессах восстановления.

Ацетилхолин, как известно, вызывает в отношении скелетной мышцы сократительный акт. Как показали наши опыты, кривые сокращения мышц под действием двух эфиров холина, а именно ацетилхолина и карбохолина, качественно отличаются друг от друга. В то время как кривая от действия ацетилхолина показывает наступление расслабления мышцы после сокращения, кривая от действия карбохолина показывает стойкий процесс сокращения, без тенденции к расслаблению. Поскольку ацетилхолин и карбохолин отличаются друг от друга тем, что ацетилхолин подвергается гидролизу под влиянием фермента холинэстеразы, а карбохолин этому гидролизу не подвергается, следует принять, что расслабление, наступающее вслед за сокращением мышцы под действием ацетилхолина, связано с гидролизом ацетилхолина под действием холинэстеразы.

Последнее предположение легко проверить экспериментально. Для этого нами исследовался тип кривой сокращения мышцы под действием ацетилхолина в нормальных условиях и в условиях задержки его гидролиза путем торможения фермента холинэстеразы соответствующими спе-

цифическими ингибиторами и в том числе эзерином. В этих условиях опыта кривая сокращения мышцы, вызванного ацетилхолином, гидролиз которого задержан эзерином, не имеет фазы расслабления; эта кривая перекрещивает кривую сокращения мышцы, вызванного ацетилхолином, испытывавшим нормальный процесс гидролиза (опыты совместно с Н. Булатовой).

Эти экспериментальные данные, с одной стороны, подтверждают высказанный нами ранее взгляд, что в сложных энзимохимических отношениях, возникающих под влиянием ацетилхолина, фаза гидролиза этого вещества играет весьма существенную физиологическую роль, и, с другой стороны, позволяют нам высказать предположение, что роль медиаторов сводится не только к пуску процесса возбуждения, но и к обеспечению условий восстановления нормального состояния клеток после приступа возбуждения.

На путях расшифровки химических отношений между химическими веществами, освобождающимися при нервном возбуждении, и химической системой клеток, воспринимающих нервное раздражение, удалось установить тонкие химические процессы специфического значения. Здесь, прежде всего, следует указать на результаты опытов, проведенных мною совместно с Т. М. Турпаевым (1946), которые указали на то большое значение, какое имеют в нормальном исходе процесса возбуждения сульфгидрильные группы. По современным представлениям, среди ряда реактивных или функциональных групп белковой молекулы именно сульфгидрильные группы занимают особенное положение. Казалось возможным сделать предположение, что связывание именно этих реактивных групп должно было повлечь за собою нарушение нормального процесса возбуждения клетки под влиянием химических агентов, высвобождающихся при нервном возбуждении. Эксперименты полностью подтвердили это предположение. Оказалось, что при связывании сульфгидрильных групп исчезает полностью эффект действия ацетилхолина на деятельность сердца и, что особенно важно, этот эффект действия восстанавливается полностью после привнесения извне сульфгидрильных групп в составе, например, аминокислоты цистеина.

Наши опыты с сульфгидрильными группами, как нам представляется, открывают некоторые перспективы для химической расшифровки раздражимости как свойства белковых тел, в структуре которых современная структурная химия белков уделяет большое внимание различного рода функциональным или реактивным группам. Благодаря наличию в структуре белка целого ряда аминокислот в виде свободных боковых цепей (лизина, аргинина, гистидина, серина, глютамина, аспарагина, триптофана, метионина, цистеина, цистина, тирозина, глютаминовой кислоты и др.) молекула белка располагает большой серией реактивных, или функциональных групп, среди которых сульфгидрильная группа цистеина хотя и представляется наиболее активной, однако реактивные группы и других аминокислот должны играть свою роль. Дальнейшие исследования должны показать возможную роль этих различных реактивных групп в ответе специфического субстрата клеток на те или иные раздражения, имеющие в конечном итоге свое химическое выражение.

В настоящее время мы располагаем достаточными данными, для того чтобы принять, что раздражимость, или чувствительность протоплазмы причинно связана с поверхностной химической структурой белковых тел. Об этом говорят не только приведенные нами выше данные из области химизма нервного возбуждения и зависимости действия медиаторов от целостности одной из функциональных групп (сульфгидрильной группы), но и данные из области чувствительности протоплазмы к различного рода сильнодействующим веществам, в частности, ядам.

Эти новые данные физиологии и физиологической химии убедительно иллюстрируют утверждение классиков марксизма-ленинизма о том, что все проявления жизнедеятельности, в том числе и раздражимость являются свойствами белковых тел. В. И. Ленин, в частности, указывал, что раздражимость и ее высшая форма — ощущение — являются свойством или функцией особым образом организованной материи.

В физиологии и фармакологии укоренилось понятие о так называемых „рецептивных субстанциях“, т. е. таких клеточных образованиях, которые имеют избирательную чувствительность к тем или другим сильнодействующим веществам, например ядам. Некоторые исследователи еще и до настоящего времени разделяют теорию английского физиолога Лэнгли, согласно которой клетки располагают особой микроскопической морфологической структурой, которую он и назвал „рецептивной субстанцией“. Однако Лэнгли не вкладывал в это понятие химического содержания.

На основании вышеприведенных данных, мы можем ставить вопрос о конкретизации понятия „рецептивной субстанции“ как определенной химической структуры или как определенной химической системы.

В недавнее время удалось наши теоретические подходы и методические приемы проверить и в анализе возможности метаболической зависимости ответа на раздражение целого организма. Совместно с М. Орловой-Кузнецовой мы исследовали эту зависимость у парameдий, наблюдая за исходом общеизвестной реакции отрицательного гальванотаксиса при различных состояниях метаболизма парameдий. Не останавливаясь на деталях этого исследования, которые должны быть рассмотрены отдельно, укажу на основное: при связывании сульфгидрильных групп (путем прибавления к капле с культурой парameдий раствора сулемы в количествах, совместимых с жизнью культуры) у парameдий исчезала реакция отрицательного гальванотаксиса на фоне инверсии направленных активных движений, а после прибавления в каплю культуры тех или иных носителей сульфгидрильных групп (цистеин, димеркаптопропан и дитиодигликоль) нормальная для парameдий реакция отрицательного гальванотаксиса восстанавливалась полностью вновь.

Дальнейшие работы в намечаемом нами направлении подчинены обоснованию сеченовского положения о ведущем значении развития субстрата нервно-психической деятельности в эволюции нервной системы, что должно быть связано с делом развития того материалистического направления отечественной физиологии, основы которого были заложены И. М. Сеченовым и которому посвятил всю свою научную деятельность Иван Петрович Павлов.

ЛИТЕРАТУРА

- Иноземцев Ф., Моск. врач. журн., 224, 1856.
 Коштоянц Х. С., ДАН, 19, 317, 1938; сборник, посвященный 30-летию Великой Октябрьской социалистической революции, изд. АН СССР, ч. 2, 437, 1947.
 Коштоянц Х. С. и Т. М. Турпaeв, ДАН, 54, 181, 1946.
 Павлов И. П., Полн. собр. трудов, 3, 346, 1949.
 Сеченов И. М., Моск. мед. газ., № 35, 281; № 36, 289, 1858; Физиология нервной системы, 21, 1866; Физиологические очерки, 12, 1884; Избранные труды, изд. ВИЭМ, 240, 254, 1935.

КАРБОАНГИДРАЗА В НЕРВНОЙ СИСТЕМЕ

Е. М. Крепс

Физиологический институт им. И. П. Павлова Академии Наук СССР и Институт
эволюционной физиологии и патологии высшей нервной деятельности им. И. П. Павлова
Академии Медицинских Наук СССР

Поступило 1 V 1949

Карбоангидраза в нервной системе представляет собой частный случай тканевой карбоангидразы. Когда мы имеем дело с секреторными органами, выполняющими функцию выработки определенных химических веществ, как, например, со слизистой оболочкой желудка, поджелудочной железой или корковым слоем почки, представить себе роль тканевой карбоангидразы этих органов является делом не столь трудным. Выработка специфических секретов (соляной кислоты желудочного сока, раствора бикарбонатов панкреатического сока, кислой мочи) может быть прямо или косвенно связана с обменом угольной кислоты, с освобождением или связыванием бикарбонатных ионов. Кроме того, всегда возможно попытаться проверить правильность создаваемых представлений о физиологической роли карбоангидразы экспериментальным путем, выводя из строя карбоангидразу специфическими ядами.

Совсем другие отношения мы имеем в нервной системе. В своей обзорной статье Роутон (Roughton, 1935) пишет об отсутствии карбоангидразы в нервной системе. Но это заключение Роутона ошибочно. Карбоангидраза содержится в центральной нервной системе в концентрациях, хотя и значительно меньших, чем в крови (в 10—20 раз), но все же в легко определяемых, а подчас и довольно значительных количествах [Крепс, 1944; Вержбинская, 1946; Пигарева, 1947, 1948; Эшби (Ashby, 1944a, 1944b)].

В настоящее время, когда наши представления о химических процессах в нервной системе и, в частности, о ферментах мозга быстро расширяются, в первую очередь трудами советских физиологов и главным образом — школы акад. А. В. Палладина, представляет интерес подытожить наши знания о карбоангидразе в нервной системе и о возможной физиологической роли этого фермента в мозгу (ср. Крепс, 1946, 1947).

Карбоангидраза содержится и в сером и в белом веществе мозга. Как правило, в сером веществе ее больше, чем в белом, но могут быть и обратные отношения. Так, у крыс Вержбинская нашла особенно высокую активность карбоангидразы в белом веществе подкорковых узлов, превосходящую все отделы мозга этого животного. Эшби (Ashby, 1944), отмечает в мозгу человека и приматов особенно высокую активность карбоангидразы в белом веществе больших полушарий, непосредственно под корой. С другой стороны, фермент этот может иногда почти полностью отсутствовать и в сером и в белом веществе, особенно в спинном мозгу.

Вопрос о физиологическом значении угольной ангидразы в центральной нервной системе и о месте этого фермента в цепи химических реак-

ций, протекающих в ней, является вопросом далеко не разрешенным и вызвавшим оживленную дискуссию. В связи с этим особенный интерес и ценность представляет эволюционный подход к решению этого вопроса, т. е. изучение мозговой карбоангидразы в фило- и онтогенезе. Эта работа проводится в нашей лаборатории, и результаты ее, несомненно, уже пролили некоторый добавочный свет на вопрос о значении карбоангидразы в нервной системе.

Первые шаги в систематическом изучении карбоангидразы в мозгу животных, принадлежащих к разным классам позвоночных, были сделаны Вержбинской (1946, 1949). Изучение карбоангидразы мозга в онтогенезе проводилось Пигаревой (1947, 1948).

В табл. 1 приведены некоторые данные работ нашей лаборатории по активности карбоангидразы в разных отделах мозга у разных животных. Карбоангидраза определялась по реакции гидратации CO_2 , по методу Бринкмана или методу Фильпот.

Данные этой таблицы показывают, что и величина активности и характер распределения карбоангидразы в мозгу для каждого вида животного своеобразны. Есть животные с более высокой активностью этого фермента в мозгу и животные с менее высокой активностью. Высокая активность карбоангидразы в мозгу, как правило, характерна для животных, у которых и кровь богата карбоангидразой (мыши, крысы, кошки — среди млекопитающих). Тут имеется далеко идущий параллелизм.

Далее, из таблицы видно, что содержание фермента (или активность его) в разных отделах мозга одного и того же животного может разниться в три, в четыре и даже в десять раз, и эта картина относительного распределения карбоангидразы является постоянной, характерной для вида.

Важно отметить, что карбоангидразная активность того или иного отдела мозга не стоит в связи с богатством этого отдела серым или белым веществом. Может быть высокая активность или низкая активность как при большом содержании серого вещества, так и при относительно малом содержании его.

Рассматривая данные по карбоангидразе мозга у разных представителей животного мира (табл. 1), мы можем заметить значительную пестроту картины. Для того чтобы разобраться в ней, надо сперва рассмотреть результаты по отдельным классам. Особенно это касается таких классов, как рыбы и млекопитающие, в пределах которых существует большое разнообразие групп, сильно различающихся по высоте эволюционного развития, по филогенетическому возрасту и по своей биологии.

Несколько определений, проделанных на круглоротых, показывают значительное содержание карбоангидразы в мозгу миноги (значительно большее, например, чем в мозгу собаки и примерно одного порядка с мозгом кошки). Особенно богат этим ферментом продолговатый мозг.

У двух представителей селяхий — акулы и ската — мозг содержит меньше карбоангидразы, чем мозг миноги, причем мозг акулы оказался заметно беднее, чем мозг ската. Для акулы и ската характерно наблюдаемое у многих рыб заметное преобладание угольной ангидразы в мозжечке по отношению к другим отделам мозга.

Исключительно богатство карбоангидразой обнаруживает мозг осетровых (осетр, севрюга). Такие высокие цифры карбоангидразной активности (6—8 условных единиц на 1 мг влажного веса), как у осетровых, не встречались ни у одного из обследованных нами животных, причем и тут на первое место становится мозжечок, за которым следует продолговатый мозг.

Различные костистые рыбы (морские и пресноводные) дают различные величины активности мозга. Из обследованных костистых рыб особенно выделяется богатством карбоангидразы мозга окунь (*P. fluviatilis*), у которого средний (*tecti optici*) и продолговатый мозг дают величины, приближающиеся к мозгу осетровых (6.3—6.4 условных единиц). Распределение карбоангидразы по отделам мозга у костистых рыб показывает превалирование либо мозжечка и продолговатого мозга (так же как и у осетра и селяхий), либо, наряду с продолговатым мозгом или мозжечком, выделяется и средний мозг. Передний мозг у рыб обычно беден карбоангидразой и часто оказывается на последнем месте, уступая даже спинному мозгу, например у ската и особенно у карпа.

Из амфибий нами пока обследована только лягушка (*R. temporaria*). Мозг лягушки очень беден карбоангидразой, и на общем очень низком фоне несколько выделяется только продолговатый мозг.

У черепах как болотной (*E. orbicularis*), так и сухопутной (*Testudo* sp.) активность карбоангидразы мозга уже значительно выше и на первом месте становятся мозжечок и передний мозг.

У птиц, как известно (Крепс, 1944; Пигарева, 1945), активность карбоангидразы по реакции гидратации в крови весьма не велика. Активность мозга тоже соответственно не высока, в несколько раз ниже, в общем, чем у рыб. Что касается распределения по отделам, то прежде всего бросается в глаза заметное преобладание мозжечка, за которым следует у птиц передний мозг (большие полушария). Это преобладание мозжечка особенно выражено у всех летающих птиц. Если брать для исследования большие полушария целиком, то даже у нелетающей курицы тоже весьма отчетливо выступает преобладание мозжечка над другими отделами, в том числе и над передним мозгом (опыты Вержбинской). Но если брать для исследования только наружный корковый слой больших полушарий, наиболее активный в отношении угольной ангидразы (кора у птиц выражена очень нерезко), тогда выступает разница между летающими и нелетающими птицами. Так, сопоставление особенно детально изученных курицы и грача (Пигарева, 1948), во-первых, позволяет увидеть значительно более высокую активность карбоангидразы в мозгу грача по сравнению с курицей; во-вторых, у курицы не удается увидеть преобладания карбоангидразы в мозжечке по сравнению с большими полушариями, тогда как у грача такое преобладание резко выражено. В спинном мозгу активность карбоангидразы у птиц весьма низка.

Карбоангидраза в мозгу млекопитающих дает тоже далеко не однородную картину. Животные с высокой активностью этого фермента в крови (мыши, крысы, кошки) обнаруживают и более высокую активность его в мозгу, а также и в других тканях организма. Что касается топографии количественного распределения карбоангидразы в мозгу разных млекопитающих, то можно указать, что у мелких грызунов (мыши, крысы) богаче карбоангидразой стволовая часть головного мозга: у крыс — средний и промежуточный мозг, у мышей — особенно продолговатый, затем средний и промежуточный мозг. У морских свинок наибольшее содержание карбоангидразы — в продолговатом мозгу и мозжечке.

У животных с более развитой центральной нервной системой стволовая часть мозга отступает на задний план. У кролика уже заметно большее содержание карбоангидразы в мозжечке и в коре больших полушарий. У собак и кошек на первое место отчетливо выступает кора больших полушарий, за которой идет мозжечок. У коз тоже доминируют мозжечок и кора. Ствол мозга значительно уступает по активности карбоангидразы этим филогенетически более молодым частям мозга.

Интересные особенности проявляет в отношении карбоангидразы мозг летучих мышей. У них, так же как и у летающих птиц, очень

и да 1

зга у позвоночных

на 1 мг влажного веса				Метод оценки карбоангидразы	Автор
мозжечка	продолгова- того мозга	спинного мозга			
—	2.5	0.9		Бринкман	Вержбинская
1.4	1.0	0.8		"	"
0.8	0.2	0.2		"	"
8.0	7.1	5.3		"	"
3.7	3.7	1.6		"	"
2.2		0.9		"	"
2.6	6.4	3.3		"	"
1.6	1.3	1.4		"	"

мозжечка	среднего мозга	продолгова- того мозга	спинного мозга	Метод оценки карбоангидразы	Автор
	0.26	0.48	0.2	Фильпот	Пигарева
1.1	1.0	0.9	0.6	Бринкман	Вержбинская
1.9	0.8	0.8	0.7	"	"
0.8	0.4	0.3	0.25	Фильпот	Пигарева
1.3	0.4	0.3	—	Бринкман	Вержбинская
2.1	1.2	1.2	0.3	Фильпот	Пигарева
2.4	1.8	1.4	0.6	Бринкман	Вержбинская
0.7	0.2	0.2	0.2	"	"
1.0	0.6	0.5	0.4	"	"
1.5	0.5	0.5	—	"	"
0.9	0.5	0.5	0.5	"	"
3.9	5.7	7.0	—	"	"
2.3	3.3	2.9	1.3	"	"
1.5	0.8	1.4	1.0	Фильпот	Пигарева
1.5	1.2	0.9	0.7	"	"
1.2	0.7	1.0	1.0	Бринкман	Вержбинская
0.9	0.6	—	0.5	"	"
1.9	1.0	1.3	1.4	"	"
2.0	1.9	1.6	1.4	"	"
1.5	1.1	1.3	0.8	Фильпот	Пигарева
0.7	0.7	0.5	0.3	"	"
1.2	0.5	0.6	0.3	"	"

об определенной корреляции между активностью фермента и уровнем функционального развития того или иного отдела мозга.

У низших позвоночных (рыб, амфибий) передний мозг не приобретает еще особого функционального значения, доминирует еще ствол мозга. Но особенно большое развитие мозжечка у рыб — „верховного и господствующего органа, регулирующего функциональную способность центральных

и периферических нервных образований" (Карамян, 1949), проявляется в высокой активности этого фермента. Большое функциональное развитие мозжечка, связанное, повидимому, с летательной функцией, сочетанное с высоким содержанием карбоангидразы в этом отделе, наблюдается и у птиц, наряду с возрастающим значением больших полушарий.

У млекопитающих при переходе от низших представителей к группам с более развитой нервной деятельностью и более развитыми большими полушариями, уже обладающими извилинами, как хищники (собаки, кошки), копытные (козы), выступает на смену ствола мозга преобладающее значение коры больших полушарий и мозжечка как основных органов нервной интеграции.

Все это позволяет выставить положение о корреляции между относительной активностью фермента и уровнем функционального развития того или иного отдела мозга. Эта корреляция не дает объяснения общему абсолютному уровню карбоангидразы в мозгу или вообще в организме данного животного. Тут надо искать иного объяснения, связанного с особенностями обмена веществ и своеобразием регуляторных механизмов той или другой группы животных (Крепс, 1944). Так, например, понять исключительно высокую активность карбоангидразы в мозгу осетровых нельзя без знания особенностей общего обмена веществ этой группы рыб и специально без знания особенностей обмена мозга.

Однако видимость корреляции между активностью карбоангидразы и уровнем функционального развития отдельных мозговых образований еще очень мало подвигает нас по пути уяснения физиологической роли этого фермента в нервной системе. Прежде всего мы не знаем еще точной локализации этого фермента в мозгу. Не знаем: где сосредоточена карбоангидраза — в телах ли нервных клеток, в отростках или в синапсах, а может быть в элементах нейроглии; связана ли карбоангидраза с любыми клеточными элементами серого вещества, или только с определенными родами клеток? Наличие карбоангидразы в белом веществе, и иногда в значительной концентрации, говорит о том, что она содержится, повидимому, и во внутримозговых нервных проводниках. Однако в периферических нервах ее обнаружить не удастся. Незнание точной клеточной локализации этого фермента препятствует созданию хорошо обоснованных представлений о его физиологической роли.

Тем не менее, самый факт характерного и крайне постоянного распределения карбоангидразы в мозгу и выступающая так отчетливо указанная выше корреляция заставляют предполагать определенную физиологическую роль этого фермента в нервной системе.

Об оценке этой физиологической роли пока приходится говорить предположительно. Так как объектом действия карбоангидразы является угольная кислота, один из основных продуктов метаболизма, то естественно искать связь между активностью этого фермента и уровнем обмена веществ. Эшби (Ashby, 1944) сопоставила некоторые из имеющихся в литературе данных о потреблении кислорода со своими данными по распределению карбоангидразы в разных отделах мозга. Данные Эшби очень малочисленны, но она их приводит в пользу параллелизма между потреблением кислорода и содержанием угольной ангидразы. Так, в мозгу быка дыхание, по данным Диксон и Мейер (Dixon a. Mayer, 1936), и карбоангидраза, по данным Эшби, располагаются в таком порядке: мозжечок > полосатое тело > большой мозг > таламус. Сопоставления, приводимые этим автором, разрознены и случайны. Но можно согласиться, в применении к высшим позвоночным, с общим положением, выдвигаемым Эшби, что и активность карбоангидразы и интенсивность дыхания мозга увеличиваются в ростральном направлении. Они ниже в спинном и продолго-

ватом мозгу и наиболее высоки в больших полушариях, за которыми обычно следует мозжечок.

Верджинская собрала значительный собственный экспериментальный материал, изучая дыхание, гликолиз и угольную ангидразу разных отделов мозга у представителей всех классов позвоночных. Изучение этого материала показывает, что даже это общее положение часто не находит себе подтверждения и что пока трудно вывести простые общие соотношения между основными процессами обмена веществ мозга и активностью карбоангидразы, которые носили бы характер закономерности для всех групп позвоночных.

Конечно, поиски связи между карбоангидразой и интенсивностью обмена веществ вполне законны, так как фермент этот играет, вероятно, существенную роль в этом обмене. Есть основания полагать, что основная функция карбоангидразы в общем метаболизме ткани — это ее участие в поддержании щелочно-кислотного равновесия. На примере высших позвоночных (собака, кошка) хорошо подтверждается, что те отделы мозга, которые наиболее чувствительны к недостатку кислорода, к накоплению CO_2 , к сдвигу pH, обладают и максимальной карбоангидразной активностью. Это как раз отделы мозга, стоящие на более высоком функциональном уровне (большие полушария, мозжечок) и часто обладающие и более интенсивным дыханием. Наименее чувствительны спинной, продолговатый и затем средний мозг [Петров, 1937 и другие работы Петрова и сотр.; Голодов, 1946; Вейнбергер, Джигсон и Джигсон (Weinberger, Gibson a. Gibson, 1940) и др.]. Значительно ниже и относительная активность карбоангидразы этих отделов мозга.

Там, где мы встречаемся с очень резкими градиентами интенсивности метаболизма мозга, как, например, на разных стадиях развивающегося организма, там корреляция между обменом веществ и карбоангидразой может выступить еще более ясно. Но как общая биологическая закономерность для всего животного мира, такая простая корреляция пока не находит фактического подтверждения.

Исходя из своих данных по распределению карбоангидразы в больших полушариях некоторых видов животных и человека, Эшби в многочисленных статьях пускается в рассуждения о физиологической роли карбоангидразы в нервной системе и высказывает целый ряд мало обоснованных предположений. Она выдвигает точку зрения (1944), согласно которой карбоангидраза влияет на скорость освобождения энергии, необходимой для распространения нервного импульса. В более поздних работах (1947) она даже пытается установить связь между карбоангидразой и умственной деятельностью (mental function). Эти ее предположения являются спекуляциями, пока еще беспочвенными, и мы не будем тратить времени на их анализ.

Дэвенпорт (Davenport, 1946a) в обзорной статье, посвященной тканевой карбоангидразе, ставит вопрос: существенна ли вообще карбоангидраза для функции мозга? Он попытался решить этот вопрос экспериментально (1946b), прибегнув к распространенному методу отравления карбоангидразы сульфонамидным препаратом с незамещенной амидной группой [Манн и Кейлин (Mann a. Keilin, 1940)], именно тиофен-2-сульфонамидом, мощным ингибитором этого фермента.

Влияние тиофен-2-сульфонамида изучалось на периферическом нерве, в спинном мозгу и в коре больших полушарий.

Для оценки функционального состояния изолированного п. *peroneus* кошки служили скорость проведения возбуждения, электрическая характеристика нерва и длительность рефрактерного периода после супрамаксимального раздражения. Вырезанные нервы 10 мин. вымачивались в растворе Рингера, содержащем 50 мг/100 тиофен-2-сульфонамида.

Спинальные рефлексы и редирующие отношения в спинном мозгу изучались на децеребрированных кошках до и после внутривенного введения раствора сульфонамида.

Корковая деятельность изучалась на кроликах энцефалографически. Регистрировались спонтанная деятельность коры и реакции на электрическое раздражение коры, на раздражения, наносимые на периферию (удары по лапе) и на введение стрихнина. Тиофен-2-сульфонамид вводился в количестве 200 мг или более на 1 кг веса в ушную вену кролика.

К концу опыта производилось определение содержания яда в веществе нерва и в кусочках спинного мозга и коры. Концентрация ингибитора определялась по проценту торможения раствора угольной ангидразы, вызываемому определенным количеством вскипяченного экстракта ткани.

Результат всех этих опытов может быть сформулирован кратко: никаких существенных изменений в функции разных частей нервной системы этот ингибитор не произвел. Так как это вещество в применявшейся концентрации должно затормозить 99.99% наличной угольной ангидразы [Davenport (Дэвенпорт, 1945)], то автор делает вывод, что фермент этот не имеет функционального значения для нервной системы.

Однако с этими выводами Дэвенпорта, несмотря на их кажущуюся убедительность, согласиться нельзя. В сущности, опыты Дэвенпорта только показали, что когда скорость гидратации CO_2 или дегидратации H_2CO_3 низводится до скорости некатализируемой реакции, то не исчезает возбудимость и проводимость в нервной системе и не изменяются токи действия головного мозга. Но нет же никаких оснований утверждать, что реакции, связанные с превращением угольной кислоты, нужны непосредственно для основных нервных процессов возбуждения и проведения.

Опыты Дэвенпорта на нервном стволе вообще не нуждаются в особых комментариях, так как нервный ствол практически лишен карбоангидразы. Спинной мозг также беден этим ферментом, — ожидать особой физиологической значимости его тут не приходится. Богаче карбоангидразой кора больших полушарий. Но физиологическую роль этого фермента в мозговой коре надо искать не в обслуживании нервного возбуждения или проведения, а в процессах восстановления работоспособности мозга, в поддержании нормальных условий в клетках. Выяснить роль карбоангидразы можно надеяться лишь в условиях максимальной интенсивности деятельности мозга, в трудных условиях ее. В этих условиях может выступить значение каталитического ускорения гидратации CO_2 или дегидратации H_2CO_3 , образующейся в процессе окисления глюкозы в мозгу, отщепляющейся в реакции окислительного декарбоксилирования α -кетокислот (например пировиноградной), — реакции, имеющей в химии мозга большое значение и активируемой карбоксилазой мозга, или в других подобных реакциях.

Мы еще недостаточно знаем весь ход мозгового метаболизма и концентрации реагирующих и возникающих веществ, чтобы точно указать: вот тут, в этом пункте метаболического процесса может оказаться необходимым катализ реакции гидратации CO_2 или дегидратации угольной кислоты. Но наивно ожидать, что если отравить карбоангидразу, то должен сразу измениться характер электроэнцефалограмм при раздражении коры или поколачивании лапы.

Нужно учесть возможность и того, что нервная ткань высших позвоночных, теплокровных, есть высокодифференцированное, высокоспециализированное образование. В нем достигла максимального выражения экономичность работы. Можно думать, что на более ранних стадиях эволюции работа нервной ткани требовала больших энергетических затрат, сопровождалась большим накоплением продуктов метаболизма, при менее совершенном кровоснабжении. Тут роль тканевой карбоангидразы могла

быть более необходимой. Вержбинская, изучая дыхание и анаэробный гликолиз в мозгу у представителей различных групп позвоночных, показала, что у низших позвоночных (круглоротые, рыбы, амфибии, рептилии) большего развития достигают анаэробные гликолитические процессы, тогда как у теплокровных (птицы, млекопитающие) дыхание преобладает над анаэробным гликолизом. Если сопоставить окислительный и анаэробный обмен в величинах энергетического выхода, в калориях на 100 мг ткани, то процент анаэробной энергии выразится для миноги величиной 55, для рыб 23—48, для амфибий 57, рептилий 42, для птиц 10—20, для млекопитающих 10—22%. Другими словами, у низших позвоночных, у холоднокровных, энергетически менее выгодный, менее экономичный анаэробный путь обмена веществ мозга выражен весьма сильно, тогда как у теплокровных анаэробный путь уступает место энергетически более выгодному окислительному пути. С усовершенствованием самого химизма мозговой деятельности и анатомо-физиологических отношений в мозгу, с усилением циркуляции богатой гемоглобином и карбоангидразой крови, потребность в собственной мозговой карбоангидразе могла уменьшиться. Можно было бы думать, что она осталась тут как своего рода „биохимический реликт“, в большей концентрации в тех отделах мозга, где требовательность к стабильности условий наибольшая и толерантность к недостатку O_2 , к накоплению CO_2 , к нарушению нормального pH наименьшая. Но особенное развитие карбоангидразы в филогенетически наиболее молодых отделах мозга (больших полушариях и мозжечке) говорит за физиологическую актуальность этого фермента в мозгу.

Представление о биохимическом реликте применимо, возможно, к карбоангидразе легочной ткани, концентрация которой у взрослых млекопитающих очень не велика, но которая без труда обнаруживается в эмбриональном легком. Быть может, на ранних стадиях филогенетического развития легочная карбоангидраза имела физиологическое значение в процессе внешнего газообмена, как, вероятно, имеет и сейчас карбоангидраза в жабрах рыб, а особенно в жабрах многих беспозвоночных (ракообразных, головоногих), не имеющих этого фермента в крови (Крепс, 1946б).

Все это, конечно, только рассуждения. Фактический же материал свидетельствует о том, что хотя нет данных о непосредственном участии карбоангидразы мозга в специальной функции нервной ткани (возбуждении и проведении), но она, по всей вероятности, выполняет в мозгу определенную физиологическую роль, связанную с обменом веществ мозга. Об этом говорит, прежде всего, закономерное и своеобразное распределение этого фермента в мозгу разных групп животных.

Если между жизнедеятельностью мозга и активностью карбоангидразы имеется связь, то естественно было проследить за развитием этого фермента в мозгу также и в онтогенезе животных, сопоставляя данные по карбоангидразе с развитием функциональных отношений.

Эмбриохимические исследования по угольной ангидразе мозга были впервые проведены Пигаревой (1947, 1948). Так как основной целью работы было проследить связь между развитием карбоангидразы и развитием функциональных отношений, то в качестве объектов исследования было выбрано несколько видов животных, весьма отличающихся по характеру своего эмбриогенеза и принадлежащих к двум классам позвоночных — млекопитающим и птицам.

Представителями видов, у которых детеныши рождаются на свет (или вылупляются из яйца) в еще очень недоразвитом виде, неспособными передвигаться и самостоятельно питаться, с недоразвитыми органами чувств и слабо развитой нервной системой, одним словом, „незрелорождающимися“, по терминологии Промптова (1948), были кролики и грачи. Представителями „зрелорождающихся“ животных служили морские свинки

и куры. К этим четырем видам можно добавить еще собак (незрелорождающиеся) и коз (крайне зрелорождающиеся), которые изучались только в постнатальном периоде.

Карбоангидраза исследовалась в разных отделах головного мозга и в спинном мозгу. В результате проделанной работы получена вполне отчетливая картина развития карбоангидразы в нервной системе. Как уже было указано ранее, у взрослого кролика наибольшей активностью карбоангидразы обладает кора больших полушарий. Несколько ниже она в мозжечке. В промежуточном, среднем, продолговатом, а особенно в спинном мозгу активность карбоангидразы значительно ниже. У взрослой морской свинки соотношения несколько иные. Карбоангидраза выше всего в мозжечке и в продолговатом мозгу, несколько ниже в коре. У собаки преобладание карбоангидразы в коре и в мозжечке выражено еще более значительно, чем у кролика. Это преобладание возникает и за счет повышения активности в коре и в мозжечке, и за счет понижения в стволовой части мозга.

Интересно отметить следующий факт, имеющий отношение к нашему вопросу. Угловая ангидраза во время беременности крольчих претерпевает характерную эволюцию. Во вторую половину беременности активность карбоангидразы в мозгу крольчих постепенно снижается, что особенно резко выражено в больших полушариях, в мозжечке и в промежуточном мозгу. Это снижение активности карбоангидразы мозга может достигать до 50% от исходного уровня и служит выражением какого-то временного подавления активности мозга в период конца беременности. У самок морских свинок наблюдается аналогичный процесс, но он выражен менее резко.

Мозг эмбриона кролика удается исследовать по отделам, начиная с 17-го дня внутриутробного развития, т. е. с начала второй половины беременности. Немного ранее середины эмбриональной жизни удается исследовать карбоангидразу по отделам мозга и у морской свинки — с 27-х суток эмбрионального развития. В это время карбоангидраза мозга держится на очень низком уровне, который одинаков во всех отделах головного мозга и в спинном мозгу. Только этим и ограничивается сходство эмбриогенеза карбоангидразы мозга кроликов и морских свинок. Уже начиная со второй половины внутриутробной жизни и в течение первых недель постнатального развития, выступает отчетливая разница между обоими видами, точно соответствующая и разнице в сроках и разнице в характере развития функциональной деятельности.

У кролика в течение всего эмбрионального периода и у новорожденных крольчат сохраняется крайне низкое и однородное содержание карбоангидразы во всех отделах мозга. Новорожденный крольчонок слеп, беспомощен и беден реакциями на внешние раздражения.

Не то у морских свинок. В течение второй половины внутриутробной жизни угловая ангидраза во всех отделах мозга растет, и значительно раньше, уже со второй трети эмбриогенеза, начинается дифференцировка ее по отделам. Уже к концу эмбриональной жизни, на фоне общего нарастания угловой ангидразы, заметно выделяются по угловой ангидразе мозжечок, продолговатый и спинной мозг. С таким распределением угловой ангидразы рождается морская свинка, хорошо развитая, подвижная, зрячая. У новорожденного крольченка активность карбоангидразы по всем отделам мозга одинакова и составляет лишь 10—15% от активности мозга взрослого. У новорожденной морской свинки активность угловой ангидразы уже дифференцирована по отделам и составляет (смотря по отделу мозга) 50—80% от активности мозга взрослого животного.

Постнатальный период тоже сильно отличается у зрело- и у незрелорождающихся животных. У крольченка в течение первых 2—3 недель

после рождения, на фоне постепенного общего роста активности угольной ангидразы, относительный уровень ее по отделам остается поразительно постоянным. Лишь мозжечок с 8—10-х суток начинает обгонять остальные отделы мозга. Постепенное нарастание активности карбоангидразы и преобладание ее в филогенетически молодых надсегментарных отделах — больших полушариях и мозжечке — происходит лишь в течение 2-го месяца постнатальной жизни, одновременно с развитием самостоятельного поведения животного. Только к 3—4 месяцам жизни угольная ангидраза достигает уровня, свойственного взрослому кролику.

У морской свинки уже с самого рождения наблюдается неравномерное распределение карбоангидразы. Несколько позднее происходит нарастание этого фермента в коре мозга, но и то уже к концу второй недели постнатальной жизни кора занимает свойственное ей место в картине количественного распределения карбоангидразы в мозгу.

Сопоставление соответствующего материала по развитию собак (животных незрелорождающихся) и коз (в высшей степени зрелорождающихся) позволяет сделать те же выводы о хорошей корреляции между развитием карбоангидразы и общим функциональным развитием мозга.

Еще отчетливее выступает эта картина при изучении зрелорождающихся и незрелорождающихся птиц¹ (Пигарева, 1948).

Данные Пигаревой показывают, во-первых, что у взрослых грачей и кур максимальной активностью угольной ангидразы обладают мозжечок и затем кора больших полушарий, во-вторых, что у грачей, у дикоживущих птиц, во всех отделах головного мозга абсолютная активность угольной ангидразы значительно выше, чем у домашних кур. Особенно велика разница между мозжечком нелетающих кур и хорошо летающих грачей. Такое же преобладание мозжечка в отношении карбоангидразы найдено Вержбинской в мозгу голубей, синиц и других летающих птиц. В спинном мозгу разница между активностью угольной ангидразы у кур и грачей почти отсутствует.

Зрелорождающиеся птицы (цыплята) уже с первого дня после вылупления имеют характерное для данного вида распределение карбоангидразы по разным отделам мозга. Уровень активности, свойственный взрослой особи, достигается в генетически более старых, сегментарных, отделах мозга (спинном, продолговатом) в момент рождения; в генетически более молодых отделах — в раннем постэмбриональном периоде (раньше — в мозжечке, несколько позже — в коре больших полушарий).

У незрелорождающихся грачей активность карбоангидразы мозга долгое время после вылупления остается на уровне эмбрионального развития. Достижение новых, более высоких уровней совпадает по времени с подготовкой животного к новым, более сложным формам деятельности. Наиболее резкий скачок наблюдается в мозжечке. В период между 25-ми и 45-ми сутками активность угольной ангидразы в мозжечке вырастает в 4 раза, достигая, однако, только 50% от активности взрослого грача. Достижение уровня активности угольной ангидразы в больших полушариях взрослого грача происходит в еще более поздние сроки. Характерным в смысле подъема активности карбоангидразы в коре, в мозжечке, в промежуточном и среднем мозгу является приближение к 45-м суткам — обычному сроку первого слета грачонка с гнезда, важнейшему событию в жизни развивающейся птицы.

Эшби и Бутлер (Ashby a. Butler, 1948) исследовали развитие карбоангидразы в эмбриогенезе рогатого скота — животных в полной мере зрелорождающихся. Их работа подтвердила все основные выводы работы Пигаревой, именно: постепенное нарастание фермента в мозгу по мере

¹ „Выводковых“ и „птенцовых“ по старой терминологии.

созревания плода, развитие дифференцировки по отделам еще во время внутриутробной жизни, отставание в развитии карбоангидразы больших полушарий. У эмбриона человека, т. е. весьма незрелорождающегося организма, к моменту рождения распределение карбоангидразы в мозгу очень сильно отличается от взрослого, с особенным отставанием в отношении больших полушарий.

Таким образом, весь материал по изучению карбоангидразы в онтогенезе мозга показывает тесную связь между развитием этого фермента и общим ходом функционального развития нервной системы. Ход развития карбоангидразы характерен для каждого вида животных и для каждого отдела мозга. Все это является аргументом в пользу признания за этим ферментом определенной физиологической роли в мозгу.

Быть может, карбоангидраза просто отражает постепенное биохимическое созревание мозга, и развитие всех ферментных систем в мозгу происходит однообразно, повторяя друг друга.

В литературе имеются работы, посвященные исследованию некоторых ферментных систем в онтогенезе мозга: Гольденберг изучал индофенолоксидазу и дегидразные системы (1938); Флекснер и сотрудники (Flexner, Flexner a. Straus, 1941; Flexner a. Flexner, 1946) проследили развитие цитохромоксидазной и сукциноксидазной ферментных систем в коре больших полушарий развивающегося эмбриона свиньи; Поттер, Шнейдер и Либль (Potter, Schneider a. Liebl, 1945) исследовали изменения в цитохромоксидазной, сукциндегидразной и аденозинтрифосфатазной системах в мозгу развивающихся крыс; аденозинтрифосфатаза в онтогенезе мозга у цыплят изучалась Муг (Moog, 1947).

Из лаборатории акад. А. В. Палладина вышли работы, посвященные исследованию фосфоглюкомутазы и тексокиназы мозга в онтогенезе (Хайкина и Гончарова, 1947; Палладин и Хайкина, 1947).

Материал этот показывает, что для каждого фермента характерна своя кривая во время эмбриогенеза. Так, цитохромоксидаза в коре больших полушарий свиньи (зрелорождающегося животного) остается на постоянном уровне почти до конца эмбрионального периода, и рост ее начинается перед самым рождением. Наоборот, сукциноксидазная система практически лишена активности до середины эмбрионального периода (57 суток); с этого времени наблюдается ее быстрое развитие. Несколько позднее начинает нарастать активность сукциндегидразной системы (между 68-м и 75-м днями). По этому типу развивается и карбоангидраза в мозгу зрелорождающихся морских свинок.

Очень близко совпадают кривые развития сукциндегидразы и цитохромоксидазы в мозгу незрелорождающихся крыс. Эти кривые дают подъем уже далеко в постнатальном периоде. По иной кривой идет развитие у крыс аденозинтрифосфатазы. Кривые развития этих ферментов в общем напоминают кривые развития карбоангидразы в мозгу незрелорождающихся кроликов. Конечно, для точного установления сходства и различия между развитием карбоангидразы и развитием других ферментных систем необходимо провести параллельные исследования по разным системам в мозгу одних и тех же видов животных, что и проводится в настоящее время в нашей лаборатории.

В литературе имеются интересные наблюдения по развитию в мозгу, в эмбриональном и постэмбриональном периоде млекопитающих и птиц, холинэстеразы — фермента, непосредственно связанного с нервной деятельностью [Какушкина, 1941, 1946; Нахманзон (Nachmansohn, 1938, 1940)]. Приведенные авторы изучали холинэстеразу, в частности, в мозгу развивающихся кроликов. В табл. 2 сопоставлены данные Нахманзона (1938) по развитию холинэстеразы и данные Пигаревой (1947а) по развитию карбоангидразы в мозгу кроликов.

Т а б л и ц а 2
Карбоангидраза и холинэстераза в мозгу кроликов

Отдел мозга	Новорожденные		10 дней		20 дней	
	холин- эстераза	карбоан- гидраза	холин- эстераза	карбоан- гидраза	холин- эстераза	карбоан- гидраза
Передний мозг	4.2	0.1	5.4	0.20	8.9	0.20
Промежуточный мозг	9.1	0.1	10.2	0.15	15.5	0.18
Средний мозг	8.2	0.1	13.3	0.18	20.6	0.20
Мозжечок	3.4	0.1	6.8	0.25	9.0	0.27

Таблица показывает отсутствие какого бы то ни было параллелизма в распределении этих ферментов по отделам мозга в онтогенезе.

Таким образом, имеющиеся данные по развитию различных ферментных систем мозга хотя и не могут быть вполне точно сопоставлены, так как они получены на разных животных и на эмбриональном материале, по-разному использованном, но они говорят о собственном, характерном для каждого фермента пути его развития в онтогенезе.

Собственный путь развития карбоангидразы в онтогенезе есть лишний аргумент в пользу определенного функционального значения этого фермента в ткани мозга. Наконец к вопросу о функциональном значении угольной ангидразы в мозгу имеют прямое отношение опыты Пигаревой и опыты Вержбинской по влиянию пониженного содержания кислорода на угольную ангидразу мозга.

При помещении кроликов на длительный срок в камеру с пониженным (15—16%) содержанием кислорода, у них развивается, во-первых, наряду с нарастанием гемоглобина, эритроцитов и карбоангидразы в крови, также и некоторое повышение карбоангидразы в мозгу, в различных его отделах (Пигарева, 1947б). Во-вторых (и это выступает более отчетливо), характерное для беременных снижение активности карбоангидразы мозга, столь заметное у контрольных крольчих, очень слабо, а иногда и несколько не проявляется у крольчих, сидящих в гипоксических условиях. Активность угольной ангидразы мозга беременных крольчих, сидящих в камере, значительно выше, чем у беременных крольчих, оставленных в обычной атмосфере. Другими словами, гипоксические условия удерживают угольную ангидразу мозга беременных на нормально высоком уровне, предотвращают ее падение.

Эти опыты перекликаются с более старыми данными Вержбинской (1946), показавшей, что при кратковременной асфиксии мозга (на целом животном) активность угольной ангидразы мозга повышается. У белых крыс изменения в активности фермента наступают в первую очередь в промежуточном и среднем мозгу. Анализ механизма этих сдвигов позволил сделать вывод об участии симпатической иннервации головы в осуществлении сдвигов активности карбоангидразы мозга при асфиксии.

Факт изменения карбоангидразы мозга при воздействии длительной или кратковременной гипоксии, наличие специальных механизмов, ведущих к этим изменениям при изменении условий существования, говорят также в пользу функционального значения карбоангидразы в мозгу.

ВЫВОДЫ

1. Карбоангидраза мозга обнаруживает характерное для каждого вида животных распределение по центральной нервной системе.

2. У низших позвоночных богаче карбоангидразой стволовая часть мозга, тогда как у высших на первое место постепенно выдвигается кора больших полушарий.

3. У рыб и у птиц особенно богат карбоангидразой мозжечок, отличающийся сильным развитием в этих классах позвоночных. Высоким содержанием карбоангидразы отличается также очень развитый мозжечок летучих мышей.

4. У млекопитающих наблюдается постепенное увеличение активности карбоангидразы по направлению к переднему концу головного мозга; у более высокоорганизованных млекопитающих со сложноскладчатой корой мозга (хищники, копытные) максимальная активность фермента — в коре больших полушарий, с сохранением высокой активности и в мозжечке. Таким образом, во всех классах позвоночных максимальная активность карбоангидразы присуща тем отделам мозга, которые являются ведущими в функциональном отношении.

5. Развитие карбоангидразы мозга в онтогенезе является характерным для каждого вида животных, отражая особенности эмбриогенеза и хорошо коррелируя с ходом функционального развития нервной системы.

6. Помещение животного в условия хронического кислородного голодания или создание острой асфиксии мозга ведет к повышению активности карбоангидразы в мозгу.

7. Все приведенные факты свидетельствуют об определенном физиологическом значении этого фермента в мозгу, вероятнее всего связанного с поддержанием нормального щелочно-кислотного равновесия в ткани мозга. Отрицательные результаты опытов Дэвенпорта с отравлением тиофен-2-сульфонамидом не являются убедительными.

ЛИТЕРАТУРА

- Вержбинская Н. А., Изв. Акад. Наук СССР, серия биол., № 1, 135, 1946; № 5, 1949.
- Голодов И. И. Влияние высоких концентраций углекислоты на организм. Л., 1946.
- Какушкина Е. А. и А. Архипова, Бюлл. exper. биол. и мед., 17, 533, 1941.
- Какушкина Е. А., Бюлл. exper. биол. и мед., 22, 21, 1946.
- Карамян А. И., Физиол. журн. СССР, 35, 167, 1949.
- Курковский В. и И. Р. Петров, Тр. Военно-мед. Акад. им. С. М. Кирова, 21, 3, 1940.
- Крепс Е. М., Усп. сов. биол., 17, 125, 1944; Физиол. журн. СССР, 32, 589, 1946а; Тр. Юбил. научн. сессии ЛГУ, 161, 1946б; Тр. VII Всесоюз. съезда физиол., биохим. и фармакол., 565, 1947.
- Палладин А. В. и Б. И. Хайкина, Укр. биохим. журн., 19, 93, 1947.
- Петров И. Р., Арх. патол. анат. и патол. физиол., 3, 12, 1937.
- Пигарева З. Д., ДАН, 58, 1535, 1947а; 58, 1849, 1947б; 60, 185, 1948.
- Промптов А. Н., Журн. общ. биол., 9, 2, 1948.
- Хайкина Б. И. и Е. Е. Гончарова, Укр. биохим. журн., 19, 177, 1947.
- Ashby W., J. Biol. Chem., 156, 323, 1944а; 152, 237, 1944б; J. Ner. a. Ment. Diseases, 105, 107, 1947.
- Ashby W. and E. Butler, J. Biol. Chem., 172, 425, 1948.
- Davenport H. W., J. Biol. Chem., 158, 567, 1945; Physiol. Rev., 26, 560, 1946а; J. Neurophysiol., 9, 41, 1946б.
- Dixon T. F. a. Meyer, Bioch. J., 30, 1577, 1936.
- Flexner J. B., L. B. Flexner a. W. L. Straus, J. Cell. a. Comp. Phys., 18, 355, 1941.
- Flexner L. B. a. J. B. Flexner, J. Cell. a. Comp. Phys., 27, 35, 1946.
- Mann T. a. D. Kellin, Nature, 146, 164, 1940.
- Moog F., Exper. Zool., 105, 209, 1947.
- Nachmansohn D., J. Physiol., 93, 2 P, 1938; J. Neurophysiol., 3, 396, 1940.
- Potter R., B. S. Schneider a. G. J. Liebl, Cancer Res., 5, 21, 1945.
- Roughton F. J. W., Physiol. Rev., 15, 241, 1935.
- Weinberger L. M., M. H. Gibson a. J. H. Gibson, Arch. Neur. a. Psych., 43, 615, 1940.

РЕФЛЕКТОРНОЕ СУЖЕНИЕ ЗРАЧКА У КОШКИ ПРИ РАЗДРАЖЕНИИ ТРОЙНИЧНОГО НЕРВА

А. В. Лебединский и Н. Г. Саввин

Кафедра физиологии Военно-медицинской Академии им. С. М. Кирова

Поступило 17 XI 1947

В результате ряда работ, ставивших своей задачей изучение иннервационных механизмов радужной оболочки позвоночных животных и выполненных в последние годы в лаборатории акад. Л. А. Орбели, оказалось возможным использовать радужную оболочку как объект для решения общих вопросов происхождения иннервационных отношений.

Зимкина и Лебединский (1945) показали, что рефлексорные влияния по отношению к сфинктеру зрачка различных позвоночных животных могут осуществляться в результате действия раздражителей на две принципиально отличающиеся друг от друга рефлексогенные зоны: одна из них была обозначена ими как филогенетически более „древняя“; она представлена областью окончаний задних корешков верхних сегментов спинного мозга, вестибулярного и, в особенности, тройничного нервов; другая зона была названа „филогенетически новой“; она представлена светочувствительной поверхностью сетчатки, точнее — поверхностью *foveae centralis*.

Среди элементов, входящих в состав древней рефлексорной дуги, особенное внимание обращает на себя тройничный нерв. У рептилий (черепаха) и особенно птиц, сфинктер зрачка которых имеет отчетливо тонизированную функциональную иннервацию, обеспечиваемую глазодвигательным нервом, тройничный нерв представляет собою афферентную часть рефлексорной дуги, вызывая сужение зрачка при прикосновении к поверхности роговицы. При оценке конструкции этого иннервационного прибора необходимо учитывать, что двигательные волокна того же тройничного нерва у рептилий и птиц иннервируют поперечнополосатую мускулатуру, из которой построены сократительные образования радужной оболочки у представителей этих классов позвоночных. В иных отношениях с радужной оболочкой оказывается тройничный нерв у млекопитающих, у которых радужная оболочка имеет в качестве сократительных образований гладкомышечные элементы. Хорошо известно, что функциональным нервом таких структур являются парасимпатические волокна глазодвигательного нерва.

У кролика в качестве одного из вариантов иннервационных отношений нередко встречаются функциональные волокна в составе тройничного нерва. Наличие их впервые было доказано Клодом Бернаром (1866), который наблюдал сужение зрачка при световом раздражении сетчатки после перерезки тройничного нерва. Зимкин и Лебединский (1939, 1941) подтвердили существование этого механизма и указали на его вероятную парасимпатическую природу: тригеминальный световой рефлекс выклю-

чается после отравления атропином. Большое значение у кролика имеет другой способ участия тройничного нерва в механизмах движения зрачка, а именно — аксон-рефлекторные реакции, осуществляемые афферентными волокнами тройничного нерва (Зимкин и Лебединский, 1939). Авторами настоящей работы было показано (1947), что „активность“ этих волокон в отношении сфинктера радужной оболочки кролика не одинакова у разных кроликов: у животных с темно пигментированною радужною оболочкою влияния тройничного нерва на сфинктер очень отчетливы; они гораздо менее выражены у альбиносов. Это дало нам право рассматривать сфинктер зрачка темно пигментированного кролика как „переходную сократительную структуру“, по Орбели, а сфинктер радужной оболочки кролика-альбиноса — как некоторую переходную форму к структуре другого типа, характеризующуюся ограниченной способностью реагировать сокращением на раздражение афферентного нерва. Подтверждение этому положению мы склонны были видеть в том, что тонус парасимпатических нервов оказывается более значительным у альбиносов, по сравнению с темными индивидуумами. Создается впечатление, что наличие хорошо функционирующего парасимпатического иннервационного прибора как бы „вытесняет“ афферентную иннервацию. В связи с этим возникает важный вопрос об отношении тройничного нерва к сократительным образованиям радужной оболочки у других млекопитающих, которым свойственна высокая степень тонуса парасимпатических нервов и у которых такого рода „вытеснение“ имеет своим результатом полное выключение активности афферентных элементов тройничного нерва в отношении сфинктера.

Объектом настоящей серии опытов были кошки, у которых за 2—12 дней до внутричерепного раздражения г. *ophthalmici* удалялся цилиарный ганглий, т. е. производилась постганглионарная парасимпатическая денервация. Несмотря на предварительное удаление цилиарного ганглия, в наших опытах мы не получили сколько-нибудь отчетливого изменения диаметра зрачка на стороне раздражения, т. е. антидромное влияние афферентных волокон тройничного нерва оказалось неэффективным (табл. 1).

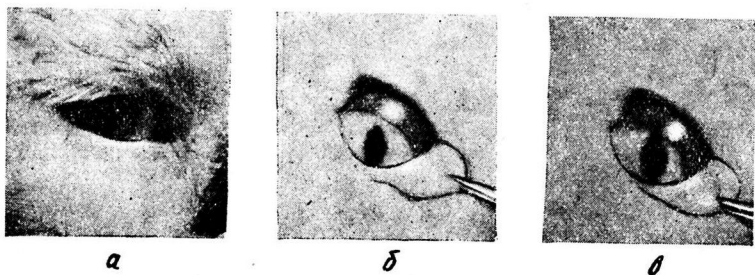
Таблица 1

Диаметры зрачка глаза на стороне механического раздражения глазной ветви тройничного нерва (слева) после предварительного удаления цилиарного ганглия (слева)

Дата опыта	Диаметр зрачка (мм)			Срок денервации (сутки до опыта)
	до раздражения	непосредственно после раздражения	через 30 мин. после раздражения	
20 XII 1946	10	11	11.5	3
3 I 1947	8	8	8	5
6 I 1947	9	10	9	2
9 I 1947	7	7	8	9
11 I 1947	8	8	8	12
12 XII 1946	13	13	—	6
3 I 1947	12	12	—	8
19 XII 1946	13	13	—	7
15 I 1947	12	12	—	5
11 XII 1946	11	12	—	12

Однако на основании этой серии опытов мы не смогли сделать вывода о невозможности антидромных влияний на сфинктер зрачка кошки; законно было думать, что волокна, активные в отношении зрачка, могут проходить через цилиарный ганглий и что они повреждаются нами при его иссечении.

Для проверки предположения на 10 кошках была произведена операция внутричерепной перерезки глазодвигательного нерва. И в этой серии опытов, варьируя способы раздражения и сроки его нанесения после предварительной операции перерезки глазодвигательного нерва, мы не получили отчетливых доказательств существования антидромных влияний (табл. 2).



Опыт 17 XII 1946. Фотоснимки зрачка правого глаза кошки до и через разные сроки после раздражения глазничной ветви тройничного нерва (слева).

а — диаметр зрачка правого глаза до раздражения тройничного нерва (6 мм); б — то же непосредственно после раздражения тройничного нерва (2 мм); в — то же через 20 мин. после раздражения тройничного нерва (3 мм).

Эти результаты не исключают полностью возможности антидромных влияний как варианта иннервационных отношений, тем более, что указания такого рода имеются в работе Бирна (Burne, 1942). Во всяком случае они представляют собою относительно редкий феномен у кошки. Гораздо более отчетливо оказывается другая роль, в которой выступает тройничный нерв, а именно, роль афферентной части рефлекторной дуги „три-

Таблица 2

Диаметры зрачка на стороне механического раздражения тройничного нерва (слева) после предварительной внутричерепной п. резекции глазодвигательного нерва (слева)

Дата опыта	Диаметр зрачка (в мм)			Срок денервации (сутки до опыта)
	до раздражения	непосредственно после раздражения	через 30 мин. после раздражения	
10 IV 1947	12	7	10	5
13 IV 1947	11	10	11	7
15 IV 1947	13	12	11	5
7 IV 1947	10	10.5	10	9
10 IV 1947	13	12.5	12	8
12 IV 1947	11	10.5	11.5	10

геминального“ зрачкового рефлекса. Явление выражается в том, что на стороне, противоположной операции, при механическом или электрическом раздражении глазничной ветви п. trigemini наблюдается отчетливое сужение зрачка (табл. 3 и рисунок).

При просмотре величин, характеризующих изменения диаметра зрачка правого глаза при раздражении левого тройничного нерва, обращают на себя внимание два факта. Наблюдаемое сужение, оказываясь максимальным (до 1 мм), после механического раздражения глазничной ветви пятой пары удерживается чрезвычайно длительно — около 20 мин. Далее,

Таблица 3

Влияние раздражения глазничной ветви тройничного нерва (слева) на диаметр зрачка противоположной стороны у кошки (опыт 7 IV 1947)

Время опыта (в мин.)	Диаметр зрачка (в мм)		Примечание
	правая сторона	левая сторона	
0	10	10.5	Исходный диаметр зрачка до операции
5	9.5	9.5	
10	1.0	10.5	Механическое раздражение глазничной ветви слева (уменьшение диаметра зрачка справа)
15	1.0	10.0	
20	1.5	10.0	
25	1.0	9.0	
30	8	9	
35	10	9.5	Перерезка глазничной ветви слева
40	1	11	
45	1	10	
50	2	10	Перерезка глазничной ветви справа
55	10.5	9	
60	11	9.5	
65	12	10.0	Механическое раздражение центрального отрезка глазничной ветви слева
70	13.5	9.0	
75	12.0	9.0	
90	12.5	8.0	Электрическое раздражение центрального отрезка глазничной ветви слева
95	12.0	8.0	
100	2.5	7.5	
110	12.0	7.0	

после перерезки глазодвигательного нерва справа зрачок расширяется до своего наибольшего диаметра, и последующее механическое раздражение тройничного нерва оказывается недействительным. Из этого последнего факта следует сделать вывод о том, что обнаруженное нами при раздражении тройничного нерва сужение зрачка представляет собою рефлекс, осуществляемый посредством глазодвигательного нерва. При этом следует думать о парасимпатических элементах этого иннервационного прибора, так как, аналогично случаю перерезки глазодвигательного нерва, исчезновение феномена может быть вызвано инстилляцией в конъюнктивальный мешок раствора атропина.

Все полученные нами данные, свидетельствующие о наличии у кошки рефлекторного сужения зрачка, вызываемого раздражением тройничного нерва, приведены в табл. 4.

Обсуждая полученные нами результаты, следует признать, что сфинктер глаза у кошки и его иннервационный прибор представляют собою весьма своеобразный объект. Его нельзя отнести к той „промежуточной стадии“, которую является сфинктер зрачка у кролика, так как изучавшаяся нами сократительная структура не реагирует на раздражение афферентного нерва. Но наш объект не обнаруживает и тех свойств, которые характерны, например, для гладкой мускулатуры мочевого пузыря собаки и кошки. Напомним, что один из нас (Саввин, 1947) обнаружил, что эта сократительная структура после перерезки иннервирующих ее передних корешков (S_{2-4}) приобретает способность реагировать сокращением на антидромные влияния задних корешков. Наряду с этим, как мы показали, сфинктер зрачка кошки не сокращается при раздражении афферентных нервов даже после предварительной пре- или постганглионарной парасимпатической денервации, осуществлявшейся нами в различные сроки до раздражения чувствительного нерва.

Таблица 4

Изменения диаметра зрачка глаза на стороне, противоположной раздражению глазничного нерва

Дата опыта	Диаметр правого зрачка (в мм)				
	до раздражения	непосредственно после раздражения тройничного нерва (слева)	через 30 мин. после раздражения	после перерезки глазодвигательного нерва (справа)	после раздражения тройничного нерва (слева)
20 XI 1946	10	1.5	8	11.5	11
3 I 1947	8	3	9	10	9
6 I 1947	9	1	9	11	10
9 I 1947	7	1	7.5	9	10
11 I 1947	8	2	8	10	11
17 XII 1946	6	1			
20 XII 1946	10	7			
3 I 1947	6	1.5			
14 II 1947	8	1			
10 IV 1947	10	1			
13 IV 1947	9	2			
15 IV 1947	10	1.5			
19 XII 1946	9	10			
15 I 1947	10	10			
11 XI 1947	9	10			
7 IV 1947	10	10.5			
10 IV 1947	11	11			
12 IV 1947	10	10.5			

Мы не можем в настоящее время дать объяснение особому положению, которое занимает сфинктер зрачка кошки среди различных типов сократительных структур. Может быть, одною из причин такого положения является особенно высокое содержание холинэстеразы в радужной оболочке кошки по сравнению с рядом других млекопитающих, хотя холинэстеразная активность и убывает после денервации радужной оболочки, но все же остается и в этих условиях достаточно высокой. Однако такого рода соображение носит характер предположения, которое может быть принято с рядом оговорок. В связи с различными другими предположениями, которые могут быть сделаны, нельзя не упомянуть о той особой роли, которую выполняет глазничная ветвь тройничного нерва в отношении сфинктера зрачка кошки. Не обнаруживая антидромных влияний, этот иннервационный прибор выполняет функцию афферентного нерва, обуславливая чрезвычайно энергичное рефлекторное сокращение сфинктера.

Выше уже говорилось, что, изучая иннервационные отношения сфинктера зрачка у кролика, мы получили указания на своеобразное „вытеснение“ парасимпатической иннервацией афферентных влияний. Имеются все основания думать о высоком тоне глазодвигательного нерва у кошки. Хорошо известно, что у этого животного глазодвигательный нерв используется не только для осуществления рефлексов на изменения освещенности среды, но и в процессе осуществления аккомодационного акта, а также конвергенции. Это дает основания думать, что явление „вытеснения“ выражено у кошки достаточно хорошо и совершенно.

Все, вместе взятое, позволяет поставить два вопроса: 1) не является ли развитие функционального иннервационного прибора не только причиной ограничения антидромных влияний, но и поводом к формированию афферентной части рефлекторной дуги? и 2) не представляет ли собою функциониро-

вание данного чувствительного нерва в качестве афферентной части рефлекторной дуги условия, ограничивающего возможность осуществления им антидромных влияний?

Решение этих задач мы ставим целью наших дальнейших исследований.

ВЫВОДЫ

1. Авторы описывают возможность наблюдать у кошки весьма отчетливый рефлекс с тройничного нерва на парасимпатические элементы глазодвигательного нерва, проявляющийся в резком и длительном сужении зрачка на стороне, противоположной раздражению первой ветви тройничного нерва. Это рефлекторное сужение отсутствует после предварительной перерезки внутри черепа глазодвигательного нерва или удаления в глазнице цилиарного ганглия.

2. Анализируя происхождение рефлекса, авторы склонны видеть в нем функционирование „древней“ рефлекторной дуги, посредством которой у низших позвоночных осуществлялся рефлекс с окончаний тройничного нерва через посредство анимальных элементов глазодвигательного нерва только на внешние мышцы глаза. Этот рефлекс отчетливо выражен в отношении поперечнополосатого сфинктера глаза некоторых рептилий и птиц, иннервируемого анимальными волокнами глазодвигательного нерва.

Полученные на кошке данные заставляют признать, что „тригеминальная“ рефлексогенная зона привлекает к участию в рефлекторной реакции волокна глазодвигательного нерва, направляющиеся к сфинктеру и тогда, когда они представлены парасимпатическими элементами.

ЛИТЕРАТУРА

- Бернар К. Лекции по физиологии и патологии нервной системы. Русск. пер., 1866.
Зимкина А. М. и А. В. Лебединский, Журн. общ. биол., 6, № 5, 305, 1945.
Зимкин Н. В. и А. В. Лебединский, Физиолог. журн. СССР, 26, 11, 1939; Тр. ВМА им. С. М. Кирова, 37, 1941.
Лебединский А. В. и Н. Г. Саввин, Тр. ВМА им. С. М. Кирова, 42, 1947.
Саввин Н. Г., Тр. ВМА им. С. М. Кирова, 42, 1947.
Byrne J. G. Studies on the physiology of the eye. London, 1942.

О ЯВЛЕНИЯХ АДАПТАЦИИ ПРИ РАЗДРАЖЕНИИ ИНТЕРОЦЕПТОРОВ

А. М. Уголев, В. М. Хаятин и В. Н. Черниговский

Институт физиологии центральной нервной системы Академии Медицинских Наук СССР

Поступило 10 V 1949

Изучение физиологических механизмов интероцептивных рефлексов, ведущееся школой акад. К. М. Быкова, имеет большое значение для физиологии и клиники. Одно из возможных направлений — это изучение последствий продолжительных раздражений, являющихся наиболее адекватными для интероцепторов. Необходимо заметить, что вопрос об изменениях физиологических функций при действии длительных раздражений хорошо известен в физиологии органов чувств под названием „адаптации“.

Учитывая вероятную продолжительность действия раздражителей на интероцепторы, можно было полагать, что протекание интероцептивных рефлексов во времени также должно определяться адаптацией соответствующих рецепторов.

В настоящее время область, с которой впервые началось изучение явлений адаптации, т. е. адаптация в зрительном аппарате, изучена довольно подробно. Здесь немало труда было положено отечественными исследователями (школы П. П. Лазарева, Л. А. Орбели, С. В. Кравкова и др.). Однако, как указывает в недавнем обзоре по этому вопросу Лебединский (1948), общая физиология органов чувств считает за „адаптацию в собственном смысле этого термина“ процесс общий для всех рецепторов, а не только перенастройку зрения в связи с освещенностью.

Как известно, так называемая „адаптация в собственном смысле этого термина“ подробно изучалась Эдрианом и его сотрудниками (1931, 1935а, 1935б). По Эдриану, частота импульсов, возникающих в рецепторе, уменьшается по ходу действия раздражителя, и в конце-концов импульсация прекращается вовсе. Именно это элементарное явление и принято называть „адаптацией в собственном смысле“. В зависимости от скорости убывания частоты импульсов все рецепторы разделяются на медленно и быстро адаптирующиеся.

Концепция Эдриана, безусловно, очень удобна, когда речь идет только о рецепторах, но она встречается с серьезными трудностями, когда применяется к деятельности целой рефлекторной дуги.

Прежде всего уж в самом термине „адаптация“ заключено представление о реакции приспособительной. Кажется сомнительным, чтобы сложные реакции приспособления ограничивались только пределами рецептора. Для зрительного аппарата адаптация, почти беспредельно расширяя диапазон чувствительности глаза, оказывается результатом координированной деятельности периферии и центров. Тем самым адаптация зрения, происходящая при участии высших отделов центральной нервной системы, есть

истинная приспособительная реакция целого организма. В то же время так называемая „адаптация в собственном смысле“ подразумевает приспособительный механизм лишь в самом рецепторе. Подобное представление, целиком вытекающее из концепции Эдриана, выглядит особенно одиозно в свете учения И. П. Павлова об анализаторах. В целом организме адаптация не может ограничиваться рецептором, а происходит во всем анализаторе. И. П. Павлов многократно указывал на то, что клетки центральной нервной системы резко меняют свою реактивность под действием импульсов из органов чувств. Можно заключить, что при изучении приспособительных функций организма нельзя ограничиваться только подменой центров экранами осциллографов, а необходимо проследить за судьбой импульсов во всей рефлекторной дуге.

Так как работы, посвященные адаптации интероцепторов, очень немногочисленны [Бронк и Стелла (Bronk a. Stella, 1935); Эдриан, 1931, 1935a, 1935b; Анохин и Шумилина, 1947], нам казалось важным подвергнуть этот вопрос изучению, тем более, что еще в 1943 г. один из нас (В. Н. Черниговский) уже изучал „адаптацию“ во время раздражения химорецепторов.

Желая упростить постановку опытов, мы остановили в дальнейшем свой выбор на механорецепторах мочевого пузыря и кишечного канала.

МЕТОДИКА

Все опыты были поставлены на кошках. Животные наркотизировались эфирно-хлороформной смесью, а затем переводились на внутривенный наркоз (гексенал, уретан или хлоралоза). Часть опытов проведена на децеребрированных животных. Во всех опытах регистрировалось кровяное давление, дыхание, а в части опытов дополнительно записывались на кимографе сокращения мочевого пузыря или участков тонкого кишечника. Принципы регистрации не отличались от общепринятых. Для раздражения механорецепторов растягивались стенки полых органов. С этой целью применялось нагнетание воздуха или теплого физиологического раствора. В ряде опытов величина созданного давления отмечалась на кимографе с помощью ртутного манометра, в остальных она учитывалась по показаниям шкалы ртутного манометра. В опытах, где сравнивались рефлексы на кровяное давление и дыхание с механорецепторов и нервных стволов конечностей, производилась стимуляция последних током от индукционной катушки. Всего было поставлено около 100 острых опытов.

РЕЗУЛЬТАТЫ ОПЫТОВ И ОБСУЖДЕНИЕ

В первых же опытах было обнаружено, что при длительном и непрерывном раздражении интероцепторов реакция складывается из первоначального крутого подъема кровяного давления и учащения или замедления дыхания, которые, несмотря на продолжающееся раздражение, постепенно возвращаются к своим исходным величинам (рис. 1 и 2). Срок этого возвращения был условно назван нами „временем адаптации рефлекса“. Оказалось, что в разных опытах время, необходимое для возвращения кровяного давления или дыхания к исходной величине при продолжавшейся стимуляции механорецепторов, т. е. „время адаптации“, различно. Оно колеблется от нескольких десятков секунд до нескольких десятков минут. При этом в большей части опытов „время адаптации“ измерялось десятками минут. Иногда в результате длительного непрерывного раздражения механорецепторов, при постоянной силе раздражителя, нельзя было заметить полного возвращения кровяного давления к исходному уровню. Стоило, однако, в таких случаях прекратить раздражение, как кровяное давление немедленно возвращалось к своей прежней величине (рис. 3).

Описанные выше результаты вполне укладывались в представления, развитые Эдрианом. Можно было полагать, что постепенному возвращению кровяного давления и дыхания к исходным величинам соответствовала

в наших опытах адаптация интероцепторов. В специальной серии опытов мы попытались проследить зависимость между силой раздражения интероцепторов и „временем адаптации“. С увеличением силы раздражения растет не только величина рефлексов, но и „время адаптации“, т. е. время, необходимое для возвращения дыхания и кровяного давления к исходным величинам (рис. 4). Это вполне могло быть объяснено вовлечением в возбуждение большего количества рецепторов, а также, в соответствии с данными Эдриана, большей исходной частотой импульсации при больших силах раздражителя.

Следует отметить, что приведенные выше цифры, характеризующие „время адаптации“ рефлексов, относятся главным образом к длительности рефлекторных изменений кровяного давления. Реакция дыхания протекает во времени иначе, обычно отличаясь меньшей длительностью. В редких случаях можно было наблюдать соотношения, когда рефлекс на дыхание оказывался более затянутым, чем рефлекс на кровообращение.

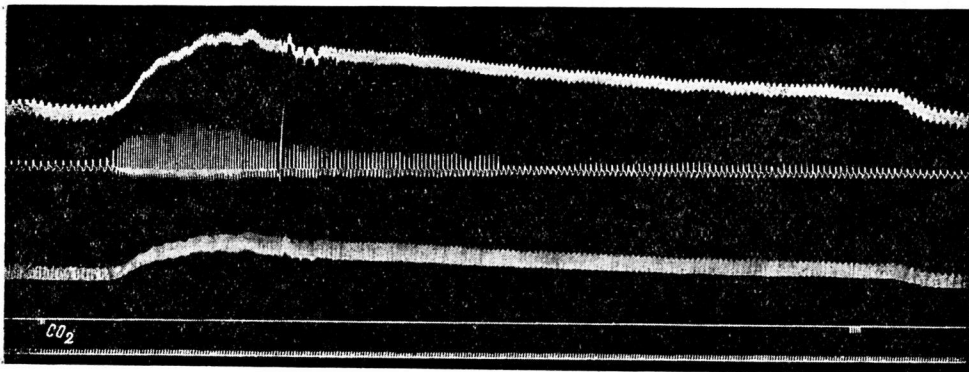


Рис. 1. Влияние длительного пропуска через сосуды кишечной петли раствора, насыщенного углекислотой.

Сверху вниз: кровяное давление в сонной артерии (запись ртутным манометром), дыхание, кровяное давление (запись мембранным манометром), отметка раздражения, отметка времени — 1 сек.

Расхождение „времени адаптации“ для различных эффекторов (диссоциация рефлексов во времени) заслуживает того, чтобы на нем остановиться подробнее, ибо оно плохо согласуется с представлениями Эдриана.

Из представления о том, что время адаптации рецепторов определяет время адаптации рефлексов, должно сделать следующий вывод: так как рефлекс на дыхание нивелируется сравнительно быстро (рис. 1), то и механорецепторы адаптируются довольно быстро. Но так как рефлекс на кровообращение „адаптируется“ медленно, то, следовательно, и механорецепторы адаптируются медленно. Из подобного противоречия есть только один выход. Необходимо признать, что в кишечном канале, мочевом пузыре и, видимо, во всех остальных внутренних органах заложены особые виды механорецепторов, которые связаны с сосудодвигательным и дыхательным центрами.

Иначе говоря, необходимо признать наличие „дыхательных“ и „сосудодвигательных“ механорецепторов, обладающих различными скоростями адаптации, в каждом из органов. В таком случае следует считать, что рецепторы „дыхания“ уже адаптировались, а рецепторы „кровяного давления“ еще далеки от этого состояния. Если расширить число эффекторов, как это мы делали в некоторых опытах, регистрируя движения полых органов, можно найти еще одно „время адаптации“, отличное от такового для рефлексов на кровообращение или дыхание и т. д. и т. п.

Следуя по этому пути, пришлось бы признать в конце-концов в каждом из внутренних органов наличие специальных рецепторов для каждого другого органа.

Абсурдность толкования „времени адаптации“ рефлекса только с точки зрения адаптации рецепторов становилась очевидной. Необходимо было признать, что „время адаптации“ каждого из рефлексов складывается не столько на периферии, т. е. в рецепторах, сколько во всей рефлекторной дуге и, повидимому, главным образом в соответствующих рефлекторных центрах,

Уже в начале работы выяснилось, что реакция кровяного давления не ограничивается описанными выше фазами быстрого первоначального

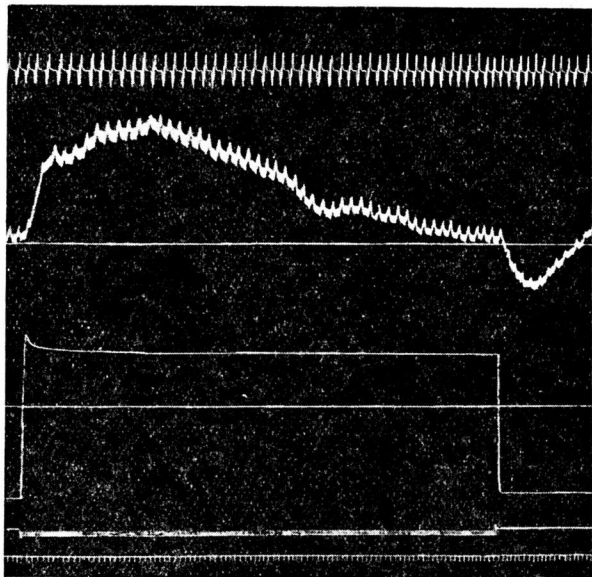


Рис. 2. Раздувание отрезка толстой кишки. Давление — 94—80 мм ртутного столба.

Сверху вниз: дыхание, кровяное давление в сонной артерии, линия его исходного уровня, нулевая линия ртутного манометра, запись давления в органе, отметка раздражения, отметка времени — 5 сек.

подъема и постепенного снижения. Оказалось, что имеется еще одна, третья фаза, связанная с моментом прекращения раздражения механорецепторов. Если дожидаться возвращения кровяного давления к исходному уровню на фоне продолжающегося раздражения рецепторов, а затем быстро прекратить раздражение механорецепторов, то кровяное давление стремительно упадет ниже своей первоначальной величины и через некоторое время вновь восстановится (рис. 5). Это явление наблюдалось в подавляющем большинстве наших опытов. Вторичное возвращение кровяного давления к исходному уровню (после его падения) обычно происходит довольно быстро.

Как понять это явление? Не являются ли причиной возникновения депрессорной фазы механические или гемодинамические факторы? В этом случае депрессия могла бы зависеть от сдавливания больших венозных сосудов в брюшной полости, перемещения крови, внезапного открытия большой капиллярной сети, дотеле сдавленной растянутыми стенками полого органа, и т. д. Однако с такими предположениями трудно согласовать ряд фактов. Выяснилось, что прекращение кратковременных раздражений механорецепторов не сопровождается депрессорной фазой (рис. 4 и 5). Но если в тех же опытах применялось более длительное раздражение механорецепторов и, в особенности, если оно соответствовало сроку, необходимому для полной „адаптации“ рефлекса на кровяное давление, то прекращение такого раздражения почти всегда вызовало депрессию. Кроме того, раздувание отрезка кишечника находящегося попеременно то в брюшной полости, то вне ее, не изменяло ни величины рефлексов на кровяное давление, ни их „времени адаптации“ и в равной степени сопровождалось депрессорной фазой после выключения раздражения. Наконец, после денервации кишечной петли исче-

быстрого первоначального подъема и постепенного снижения. Оказалось, что имеется еще одна, третья фаза, связанная с моментом прекращения раздражения механорецепторов. Если дожидаться возвращения кровяного давления к исходному уровню на фоне продолжающегося раздражения рецепторов, а затем быстро прекратить раздражение механорецепторов, то кровяное давление стремительно упадет ниже своей первоначальной величины и через некоторое время вновь восстановится (рис. 5). Это явление наблюдалось в подавляющем большинстве наших опытов. Вторичное возвращение кровяного давления к исходному уровню (после его падения) обычно происходит довольно быстро.

Как понять это явление? Не являются ли причиной возникновения

зал прессорный рефлекс на кровяное давление, а с ним и депрессорная фаза.

Можно отметить также, что прекращение раздражения механорецепторов в редких случаях приводило к новому замедлению или, напротив, учащению дыхания, которое успевало подчас давно „адаптироваться“

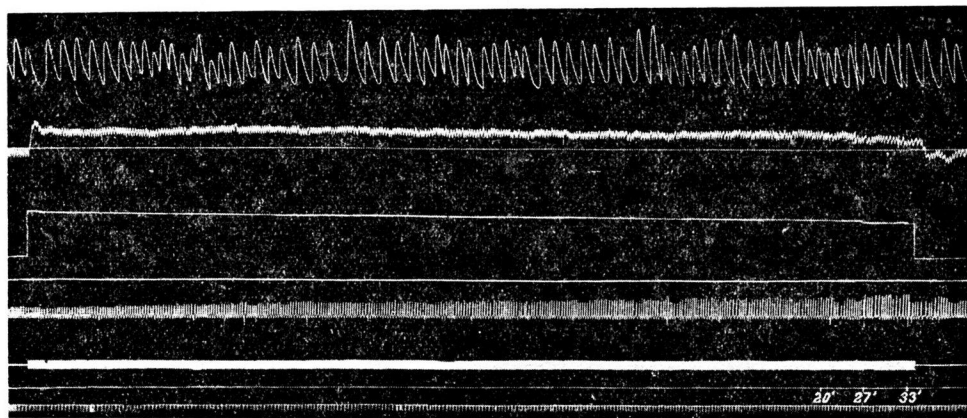


Рис. 3. Раздувание отрезка тонкой кишки. Давление — 36—30 мм ртутного столба. Сверху вниз: сокращения мочевого пузыря, кровяное давление в сонной артерии, линия его исходного уровня, запись давления в органе, нулевая линия ртутного манометра, дыхание, отметка раздражения, отметка остановки кимографа (на 20, 27 и 33 мин.), отметка времени — 5 сек.

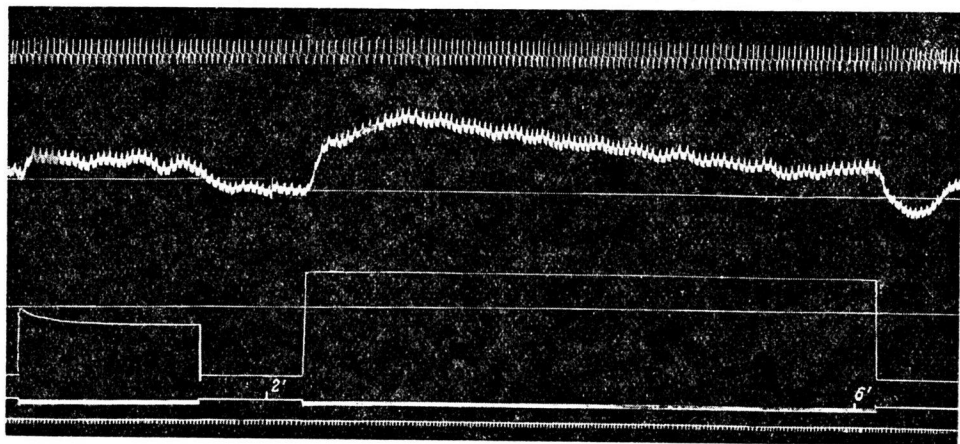


Рис. 4. Раздувание отрезка толстой кишки. Давление: в первом случае 50—38 мм, во втором — 80—76 мм ртутного столба. Сверху вниз: дыхание, кровяное давление в сонной артерии, линия его исходного уровня, нулевая линия ртутного манометра, запись давления в органе, отметка раздражения и остановки кимографа, отметка времени — 5 сек.

(рис. 5). Всем этим явлениям трудно найти объяснение, если оставаться на позициях адаптации рецепторов.

Известно, что к моменту полной адаптации рецепторов физиологическое действие раздражителя оказывается сведенным к нулю. Следовательно, прекращение физического действия раздражителя в этот момент ничего не должно изменять. На деле получается иное: возникает депрессорная фаза, связанная с прекращением раздражения. Таким образом,

если бы произошла адаптация рецепторов, то прекращение раздражения не должно было бы сказываться, а так как мы наблюдаем определенный эффект, то это говорит против адаптации рецепторов. Следовательно, в действительности момент прекращения рефлексов не совпадает с моментом адаптации рецепторов. Возвращение дыхания или кровяного давления к исходным величинам опережает по времени полную адаптацию рецепторов, и раздражитель уже не оказывает физиологического эффекта, по крайней мере наблюдаемого на кровяном давлении или дыхании еще ранее того момента, когда он становится неэффективным для рецепторов.

Надо полагать, что внешней картине возвращения кровяного давления к исходному уровню соответствует процесс изменения состояния

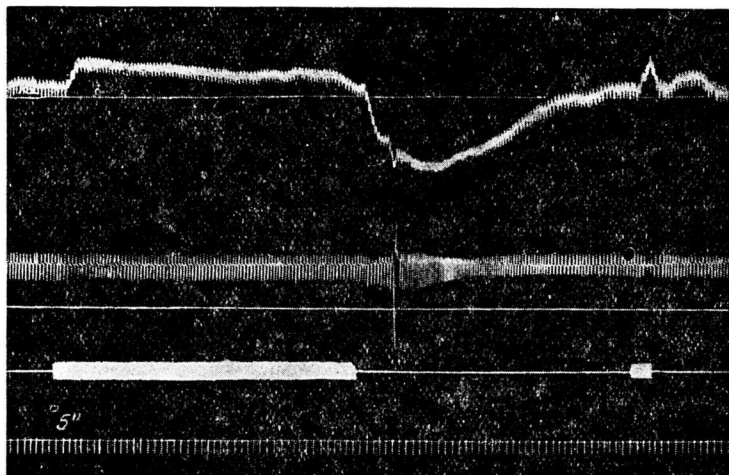


Рис. 5. Раздувание отрезка тонкой кишки. Давление — 110 мм ртутного столба.

Сверху вниз: кровяное давление в сонной артерии, линия его исходного уровня, дыхание, нулевая линия ртутного манометра, отметка раздражения, отметка времени — 5 сек.

возбуждения вазомоторного центра. Если степень начального повышения кровяного давления определяется создавшимся уровнем возбуждения сосудодвигательного центра, то дальнейшее возвращение кровяного давления к исходному уровню должно зависеть от снижения интенсивности возбудительного процесса. Последнее может определяться либо утомлением сосудодвигательного центра, либо торможением его.

Не говоря уже о том, что состояние утомления едва ли возможно для таких центров, как дыхательный или сосудодвигательный, можно привести ряд опытов, противоречащих подобному предположению. На рис. 4 можно видеть, что подобное „утомление“, если бы оно происходило, возникает значительно быстрее для слабого раздражения, чем для более сильного. С другой стороны, „утомленный“ центр не давал бы реакции в ответ на снятие раздражения, тем более в сторону усиления его деятельности, что отмечалось в ряде опытов в отношении дыхания. Кроме того, углубление наркоза часто вызывает увеличение „времени адаптации“, что не могло бы иметь места в случае утомления центров, которые в этих случаях поставлены в заведомо неблагоприятные условия. Наконец, если бы снижение эффективности рефлекторного возбуждения происходило вследствие утомления вегетативных центров, то, дождавшись „адаптации“ рефлексов с одного участка кишечника, можно было бы, как

правило, ожидать уменьшения эффекта с соседнего участка. Однако в ряде опытов мы не отметили изменений контрольного рефлекса.

Таким образом, постепенное падение возбуждения в вазомоторном или дыхательном центре не зависит от их утомления.

Если взгляд на адаптацию рецепторов и эффекторов (Зубков, 1938) как на процесс активный имеет большую ценность, то он становится необходимым для всей рефлекторной дуги. Вероятнее всего, что именно активная адаптация центров, а не простое утомление лежит в основе наблюдавшихся явлений. Но ведь активное понижение возбудимости центров и есть процесс торможения.

Повышение кровяного давления в начале раздражения определяется возбуждением сосудодвигательного центра. Постепенно усиливающийся процесс торможения способствует возвращению кровяного давления к исходной величине. В этот момент процессы возбуждения и торможения, повидимому, устанавливаются на новом уровне. Если теперь быстро прекратить раздражение, то торможение проявится в полной мере в виде депрессорной реакции. Уже указывалось, что эта фаза слабее, а часто и вовсе не выражена при кратковременных раздражениях. Можно думать, что в этих условиях торможение не успевает развиться в достаточной степени, тем более, что длительные раздражения в тех же опытах сопровождаются понижением кровяного давления.

Раздражения механорецепторов на фоне депрессорной фазы оказываются менее эффективными в сравнении с обычными. В большинстве случаев они вызывают лишь укорочение депрессорной фазы, иначе говоря — способствуют возвращению кровяного давления к исходному уровню.

Каково же по своей природе торможение, возникающее в вегетативных центрах при раздражении механорецепторов, обеспечивающее адаптацию рефлексов и обуславливающее депрессорную фазу? В подавляющем большинстве наших опытов раздражение механорецепторов вызывало повышение кровяного давления. И можно было думать, что мощные регуляторы кровяного давления — аортальные и синокаротидные рецепторные зоны — и являются тем механизмом, который обеспечивает адаптацию прессорных рефлексов. Возникающее в рецепторах этих зон возбуждение, вызванное рефлекторным повышением кровяного давления, адресуясь в свою очередь в сосудодвигательный центр, должно вызывать в нем состояние рефлекторного торможения.

Можно было ожидать, что в опытах, где были устранены влияния с этих зон, кровяное давление к исходному уровню не возвращалось бы или его возвращение точно совпадало бы с моментом полной адаптации механорецепторов. Однако после исключения этих зон возвращение кровяного давления к исходному уровню происходит, как и обычно, но лишь (и то не всегда) в несколько большие сроки. При этом сохраняется и депрессорная фаза.

Кроме того, мы убедились, что рефлекторное торможение не в состоянии целиком обеспечить регуляцию уровня кровяного давления при сколько-нибудь длительном его повышении. Не приводя всех доказательств этого положения, рассмотрим одно из возможных. Нормальному уровню кровяного давления соответствует определенная интенсивность импульсации рецепторов депрессорных зон. Рефлекторное повышение кровяного давления должно вызывать увеличение тормозящей импульсации депрессорецепторов и, соответственно, депрессорный рефлекс, постепенно возвращающий кровяное давление к исходному уровню. Ясно, что к моменту полной „адаптации“ прессорного рефлекса импульсация с синусной и аортальной зон становится прежней. Однако что же теперь подавляет рефлексы с механорецепторов, которые, как об этом говорилось выше,

все еще не адаптированы? Оставалось заключить, что в „адаптацию“ прессорных рефлексов с механорецепторов вмешиваются еще какие-то подавляющие механизмы, кроме тормозящих влияний депрессорецепторов.

Мы полагаем, что возбужденные вегетативные центры способны индуцировать торможение, которое является, таким образом, внутренним, а не рефлекторным. И, повидимому, внутреннему торможению принадлежит главенствующая роль в осуществлении „адаптации“ рефлексов и в возникновении депрессорной фазы после прекращения раздражения. Последнее обстоятельство позволяет сблизить депрессорную фазу с феноменом „отдачи“. В физиологии центральной нервной системы феномен „отдачи“ описывается как нормально присущий ей рабочий акт.

С наибольшей легкостью, однако, „отдача“ проявляется в области вегетативных функций лишь при достаточно длительных раздражениях. „Отдача“, как и сама „адаптация“ рефлексов, не является единственным случаем проявления основных законов центральных координаций в вегетативных центрах. Как показали недавние исследования Лапшина (1948), в сосудодвигательном центре имеют место и явления перекрытия — „окклюзии“. О том же свидетельствуют и наблюдения Альварес-Буйя (1948).

Ходом исследования мы были приведены к выводу о том, что механизмы, столь активно вмешивающиеся в развитие рефлексов во времени, связаны с центрами этих рефлексов. В явлениях регуляции рефлексов лишь частичная роль принадлежит адаптации рецепторов, и „адаптация“ рефлексов происходит еще до полной адаптации рецепторов. Регуляции, происходящие в целой рефлекторной дуге, определяются не отдельными ее элементами, а анализатором в целом.

Таким образом „адаптация“ рефлексов есть тот процесс, который Ухтомский (1945) характеризовал как установление нового „нулевого уровня отсчета“. Очевидно, что в интероцептивном анализаторе новый нулевой уровень отсчета устанавливается в рефлекторных центрах значительно быстрее, чем в самих рецепторах. При этом в различных центрах скорость установления нового нулевого уровня различна, что можно продемонстрировать на примере диссоциации рефлексов на кровообращение и дыхание во времени. Таким образом, в различных вегетативных центрах торможение формируется с различной скоростью.

Впрочем, и в одном и том же центре, например сосудодвигательном, в пределах одного опыта скорость формирования тормозного процесса оказывается подчас различной. Последнее сказывается в различной продолжительности рефлексов, которые от раздражения к раздражению могут „адаптироваться“ то более быстро, то медленнее. В этой работе мы не касаемся причин подобных различий, а обсудим варианты реакций, наблюдающиеся от опыта к опыту.

Реакции сосудодвигательного и дыхательного центров у различных животных крайне многообразны. Меняется скорость нарастания кровяного давления в ответ на раздражения одинаковой силы. Этот подъем может быть крутым, почти мгновенным или, напротив, — затянутым, пологим. Даже если абсолютная величина рефлексов одинакова, то достижение этой величины у разных животных происходит с разной скоростью. Выше уже приводились разнообразные варианты „времени адаптации“ рефлексов. „Отдача“ в свою очередь варьирует от глубокой депрессии до полного отсутствия ее.

Поскольку мы пытаемся истолковать „адаптацию“ рефлексов как проявление центрального торможения, то и различные варианты наблю-

данных реакций также должны быть отнесены к различиям в скорости формирования и в силе тормозного процесса. Но если такие отличия в торможении существуют, то они необходимо должны существовать и в процессе возбуждения. Можно думать, что в вегетативных центрах проявляются те же особенности возбуждательного и тормозного процессов, существование и роль которых были вскрыты И. П. Павловым при изучении коры больших полушарий. Как известно, Павлов указал, что характер реакции и ее тип определяют сила и слабость, застойность и подвижность, уравновешенность или неуравновешенность основных нервных процессов возбуждения и торможения.

С этой точки зрения подвижность возбуждения определяет скорость возрастания кровяного давления, а интенсивность его — величину реакции. Сроки „адаптации“ рефлексов зависят от скорости формирования торможения и его силы. Очевидно также, что полная „адаптация“ рефлекса возможна лишь тогда, когда тормозный процесс уравновесит возбуждательный. В тех случаях, когда торможение оказывается слабым в сравнении с возбуждением, наблюдать адаптацию рефлекса не удастся весьма длительное время.

Хотя острый опыт значительно осложняет выявление истинной характеристики основных нервных процессов у данного животного, тем не менее все возможные случаи сочетания различных типов возбуждательного и тормозного процессов кажутся достаточно уловимыми. Учение И. П. Павлова позволяет подойти к тому хаосу разнообразных реакций, которые наблюдаются от опыта к опыту и в особенном изобилии всплывают при длительных раздражениях.

Изучая взаимоотношения силы интероцептивного раздражения и скорости „адаптации“ рефлексов на кровяное давление, мы могли отметить, что в ряде опытов последнее при достаточно сильных раздражениях держалось на высоких цифрах и не возвращалось к исходному уровню в течение всего периода раздражения (более часа). Характерно, что некомпенсированный подъем кровяного давления возникал лишь при определенной силе раздражителя. Рефлексы же, вызванные более слабым раздражением, быстро адаптировались. В различных опытах, а следовательно у различных животных, эта „критическая“ величина раздражения оказывалась очень непостоянной. Некомпенсируемый подъем кровяного давления, казавшийся в начале работы помехой для исследования, представляется сейчас чрезвычайно интересной формой реакции. Здесь имеет место как бы кратковременная рефлекторная гипертония, и мы позволим себе остановиться на обсуждении этого явления более подробно.

Согласно концепции, развиваемой П. К. Анохиным (1948), повышение кровяного давления, вызванное каким-либо внешним вмешательством, оказывается стойким, если оно будет поддерживаться определенный срок (от 12 до 30 мин.). За это время успевает произойти, по его представлению, адаптация депрессорецепторов. И тогда уже присутствие или отсутствие внешнего фактора оказывается безразличным, ибо кровяное давление не может теперь вернуться к исходному уровню вследствие „демобилизация“ депрессорных механизмов. В адаптации депрессорецепторов заложены основы патогенетического механизма гипертонии (П. К. Анохин).

Перенесем эти представления на наши опыты. Повышение кровяного давления, вызванное рефлексом с механорецепторов и удержавшееся по каким-то причинам на высоких цифрах в течение более чем получаса, не возвращается к исходному уровню также, очевидно, в силу адаптации депрессорецепторов. Наблюдавшаяся картина в этом смысле вполне согласуется с концепцией Анохина, так как рефлекторное повышение кровяного давления продолжает стойко удерживаться, перейдя критический срок в 30 мин.

Однако прекращение раздражения механорецепторов сопровождалось немедленным снижением кровяного давления до исходного уровня. Следовательно, кровяное давление поддерживалось на высоком уровне вовсе не вследствие адаптации депрессорецепторов, а вследствие продолжающегося раздражения. Именно поэтому конец раздражения обозначал и конец повышения кровяного давления.

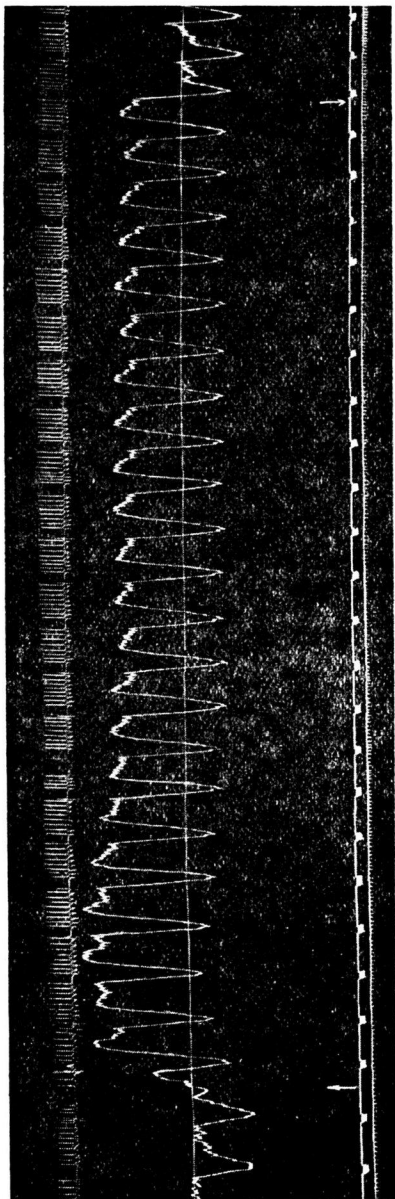
Возникает вопрос: почему же, в отличие от большинства опытов, в этих случаях не происходило возвращения кровяного давления к исходному уровню в течение столь длительного срока?

Так как „адаптация“ рефлексов связывается нами с возникновением центрального торможения, а момент возвращения кровяного давления к исходной величине — с уравниванием обоих, т. е. возбуждательного и тормозного процессов, то очевидно, что если возбуждение окажется достаточно сильным, то оно может и не быть уравновешено тормозным процессом. В результате этого кровяное давление остается повышенным. Следовательно, при достаточной силе возбуждения возникающее торможение может оказаться несостоятельным.

Если Анохин кладет в основу патогенеза гипертонии ослабление рефлекторного торможения в силу адаптации депрессорецепторов, то на основании наших наблюдений можно думать, что возможной причиной гипертонии является и чрезмерное, некомпенсируемое возбуждение сосудодвигательного центра, создающееся при некоторых особых условиях. Таким образом, Анохин переносит центр

тяжести на патологически ослабленное торможение; мы же склонны видеть источник повышения давления и в патологическом перевозбуждении вазомоторных центров. На первый взгляд эти различия кажутся чисто словесными, ибо и в том и другом случае уровень возбуждения преобладает над уровнем торможения, что сказывается одинаково — в повышении кровяного давления. Имеются, однако, существенные различия между повышением кровяного давления вследствие ослабления рефлектор-

Рис. 6. Раздражение центрального конца правого блуждающего нерва. Расстояние катушек индукционного аппарата 70 мм. На кимограмме стрелками обозначено время зажатия левой сонной артерии. Сверху вниз: дыхание, кровяное давление в сонной артерии, линия его исходного уровня, отметка раздражения блуждающего нерва (отметчик раздражения установлен на линии нулевого уровня ртутного манометра) — 5 сек.



ного торможения и вследствие усиления рефлекторного возбуждения. Они выявились в ряде наших опытов.

Для того чтобы сравнить состояние реактивности сосудодвигательного центра в обоих случаях, мы проследили за эффектами раздражения центрального конца блуждающего нерва, перерезанного на шее. Как видно из рис. 6, на фоне возбуждения сосудодвигательного центра, вызванного зажатием сонной артерии ниже каротидного синуса (рефлекторное ослабление торможения), эффект от раздражения блуждающего нерва значительно усиливается. Напротив, на рис. 7 видно, что раздражение блуждающего нерва оказывается значительно менее действенным на фоне возбуждения сосудодвигательного центра, вызванного раздражением механорецепторов (рефлекторное усиление возбуждения).

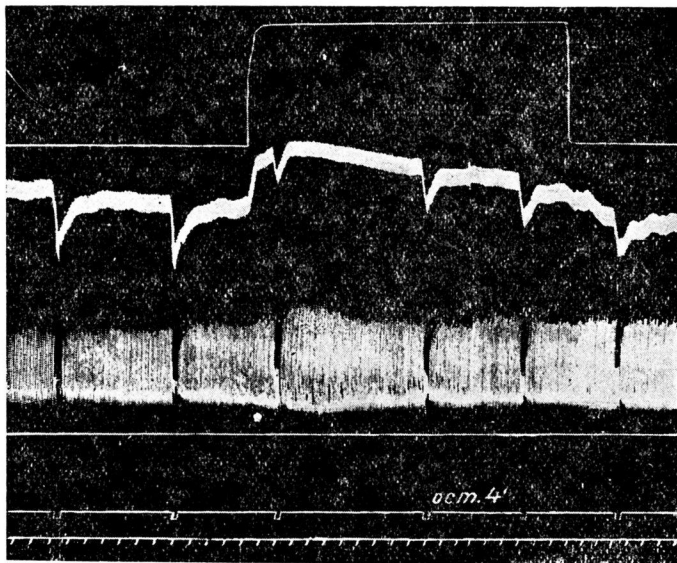


Рис. 7. Раздражение центрального конца правого блуждающего нерва (расстояние катушек индукционного аппарата 120 мм). Раздувание мочевого пузыря. Давление — 70 мм ртутного столба.

Сверху вниз: запись давления в органе, кровяное давление в сонной артерии, дыхание, нулевая линия ртутного манометра, отметчик раздражения блуждающего нерва, отметка времени — 30 сек.

Таким образом, несмотря на то, что возбуждение сосудодвигательного центра обуславливает в обоих случаях внешне одинаковую картину (повышение кровяного давления), состояние реактивности сосудодвигательного центра оказывается измененным в противоположных направлениях. Поскольку в эксперименте имеет место и тот и другой виды повышения кровяного давления, необходимо рассмотреть, какой из них мог бы быть в дальнейшем привлечен для понимания патогенеза гипертонии.

Как известно, в начальной фазе гипертонической болезни кровяное давление крайне неустойчиво. Оно может быстро подниматься до высоких цифр и не менее быстро возвращаться к норме. В частности, подобные подъемы могут вызываться психическими факторами, снижаясь при устранении последних. Так как эти подъемы могут продолжаться в течение нескольких суток, то непонятно, почему, несмотря на адаптацию депрессорецепторов, кровяное давление снижается. Такие подъемы объясняются фазами нарушения равновесия двух основных нервных про-

цессов. Если причина, вызвавшая подобные нарушения, исчезает, то исчезает и подъем кровяного давления. Далее известно, что и при стойком повышении давления даже кратковременный отдых способствует его снижению. Этот твердо установленный клинический факт трудно объяснить теорией адаптации депрессорецепторов. Ясно, что отдых есть повод для понижения уровня патологического возбуждения, и тем самым отношение между уровнем тормозного и возбуждательного процессов приближается к нормальному. Следовательно, можно думать, что длительное и стойкое повышение кровяного давления наступает потому, что нарушается нормальное соотношение между возбуждательными и тормозными процессами в центральных аппаратах регуляции кровяного давления вследствие их перевозбуждения.

В своем докладе Г. Ф. Ланг (1948), задавая вопрос: „имеем ли мы право предполагать возможность таких особых функциональных патологических состояний нервных центров, когда в последних длительно преобладают процессы раздражения над процессами торможения?“, — указывал, что: „на этот вопрос мы находим утвердительный ответ в учении Павлова“.

Мы надеемся, что дальнейшее изучение явлений „адаптации“ интероцепторов, и, в частности, сосудистых, с тех позиций, которые были изложены выше, позволит подойти к изучению и пониманию гипертонии.

ЛИТЕРАТУРА

- Анохин П. К., Тр. IV сессии АМН СССР, 1948.
Анохин П. К. и А. И. Шумилина, Физиол. журнал СССР, 33, № 5, 275, 1947.
Альварец-Буйя Р., Физиолог. журн. СССР, 34, № 5, 1943.
Зубков А. А., Бюлл. exper. биол. и мед., 6, № 5, 595, 1938.
Ланг Г. Ф., Тр. IV сессии АМН СССР, 1948.
Лебединский А. В., Усп. совр. биол., 26, № 3, 893, 1948.
Ухтомский А. А., Собр. соч., 4, 1945.
Черниговский В. Н. Аfferентные системы внутренних органов. 1943.
Эдриан Э. Основы ощущений. Медгиз, 1931; Механизм нервной деятельности. Биомедгиз, 1935а; Физиолог. журн. СССР, 19, № 1, 405, 1935б.
Brook D. a. E. Stella, Amer. J. Physiol., 110, 703. 1935.
-

МОРФО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ МЫШЕЧНОЙ ТКАНИ АНИМАЛЬНОГО ТИПА В УСЛОВИЯХ ЭКСПЛАНТАЦИИ

Н. Г. Хлопин

Отдел экспериментальной гистологии Института экспериментальной медицины
Академии Медицинских Наук СССР

Поступило 22 VII 1949

Сократимость представляет собой одно из элементарных свойств живой протоплазмы и во многих случаях она не отражается в различной под микроскопом структуре. Однако интенсификация и специализация этой функции бывает неразрывно связана с определенными морфологическими особенностями известных участков протоплазмы (мионемы простейших), всего тела клетки, синцития или симпласта (мышечные клетки и мышечные волокна многоклеточных животных и человека).

В состав тела позвоночных животных и человека входит пять типов мышечных тканей, имеющих весьма не одинаковый филогенетический возраст, разные источники и пути развития (Хлопин, 1936, 1946), — поперечнополосатая мускулатура анимального, или соматического (скелетные мышцы), и целомического (миокард) типов; гладкая мускулатура мезенхимного типа (миодесмальная ткань) большей части внутренних органов и мускулатура эпидермального типа (миоэпидермальная ткань) некоторых желез; гладкая (у рыб, амфибий, млекопитающих) или поперечнополосатая (у рептилий и птиц) мускулатура нейрального типа (мионейральная ткань) радужки и, возможно, цилиарного тела глаза.

Мышечные ткани разных типов реагируют на условия эксплантации неодинаковым образом.

Только филогенетически древнейшая мышечная ткань анимального типа обнаруживает в тканевых культурах совокупность изменений, имеющих совершенно специфический, только ей присущий характер. Прочие, филогенетически более молодые мышечные ткани, переходя в эксплантатах в состояние активного роста и пролиферации, утрачивают свою специальную мышечную дифференцировку и приобретают сходство с родственными по истории развития другими тканями, которые, имея при обычных условиях совершенно иное строение и функциональное значение, претерпели соответствующие изменения в таких же условиях роста вне организма.

В течение немногих первых дней после эксплантации в висячую каплю материала, взятого от новорожденных животных (Хлопин, 1940; Закс, 1948; Хлопин и Теодорович, 1949), частицы мышц обнаруживают лишь рост интерстициальной соединительной ткани. Ее оседлые клетки типа фибробластов образуют вокруг посеянного (центрального) кусочка постепенно расширяющийся венец новообразованной ткани, или зону роста. Последняя состоит в основном из клеток, образующих в совокупности сеть, более густую в центральных участках и разрыхленную

на периферии. Часть мышечных волокон подвергается дегенерации и в дальнейшем исчезает без остатка в результате ферментативного разрушения и растворения. Другие мионы начинают утрачивать свои дифференцированные части — поперечную исчерченность и миобрилли, превращаясь с течением времени в многоядерные саркоплазматические тяжи, миосимпласты. Некоторая часть мышечных волокон сохраняет более длительное время свой первоначальный вид.

Благодаря увеличению своей массы, саркоплазма, скопываясь по концам отрезков жизнеспособных мышечных волокон, начинает вырастать за их пределы, образуя постепенно удлиняющиеся, мало дифференцированные миосимпластические отпрыски. Количество ядер в саркоплазме мышечных волокон увеличивается преимущественно в результате амитотического деления. Их относительно небольшая часть в течение немногих первых дней эксплантации делится митозами, которые затем совершенно исчезают. Часть ядер смещается в цитоплазматические отпрыски, продолжая размножаться в них амитотическим путем.

Часто уже по истечении 4—5 дней миосимпласты, вырастая в длину, продвигаются в прозрачную соединительнотканную зону роста. Количество и длина вырастающих за пределы центрального кусочка миосимпластов постепенно увеличиваются. При регулярных пассажах их рост поддерживался до месяца и более.

Миосимпласты зоны роста, являющиеся непосредственным продолжением измененных, утративших свою первоначальную дифференцировку мышечных волокон центрального кусочка, если таковые сохранились, или отделившиеся от них, отличаются разнообразной формой и калибром. Часто они имеют характер более или менее широких, уплощенных лент, которые могут образовать вздутия по своему ходу или около растущего конца. Свободные концы миосимпластов бывают закругленными или, наоборот, вытянутыми в заостряющийся отросток. Местами миосимпласты растягиваются по своему ходу в тонкие нити неодинаковой длины, которые могут разрываться. Растущие миосимпласты нередко разветвляются или сливаются вместе, образуя массивные натеки. Количество и расположение ядер в разных участках миосимпластов центрального кусочка и зоны роста отличаются значительным разнообразием.

Разные миосимпласты центрального кусочка и зоны роста и даже разные части одного и того же симпласта в жизнеспособных и хорошо растущих культурах, как правило, не имеют одинакового уровня дифференцировки. Это зависит, с одной стороны, от того, что процесс морфологического упрощения, или дедифференцировки, мышечных волокон в разных местах центрального кусочка протекает с очень неодинаковой скоростью и в части мышечных волокон бывает выражен в слабой степени. С другой стороны, прорастающие, мало дифференцированные миосимпласты вскоре (через 4—5 дней после эксплантации) начинают вновь дифференцироваться в своих более старых проксимальных участках. Как правило, вторичная дифференцировка постепенно распространяется в сторону их дистально растущего конца, который и на более поздних стадиях культивирования сохраняет мало дифференцированный характер.

В более или менее гомогенной цитоплазме миосимпластов сначала появляется нежная, слабо заметная продольная фибриллярность, постепенно превращающаяся в довольно толстые миофибриллы, хорошо различимые после соответствующей гистологической обработки. На поверхности саркоплазмы образуется уплотненная, темно красящаяся каемка, соответствующая мышечной части сарколеммы. Уже к концу первой или в течение второй недели культивирования в более или менее значительном количестве проросших миосимпластов часть гладких миофи-

бриллей приобретает на том или ином протяжении поперечную исчерченность с анизотропными дисками *A* и изотропными дисками *I*; по середине последних нередко образуются также отчетливые, тонкие поперечные полосы телофрагм, или диски *T*. По истечении 2—3 недель многие миосимпласты могут приобрести на значительном протяжении вид нескольких атипичных, высокодифференцированных поперечнополосатых мышечных волокон или мионов.

Интересно отметить, что вторичной дифференцировки элементов филогенетически более молодых мышечных тканей в мышечном же направлении до настоящего времени не удалось получить в тех же условиях культивирования вне организма.

Морфологические изменения мышечных волокон и миосимпластов на разных стадиях культивирования неразрывно связаны с изменениями их физиологических свойств. В наших исследованиях мускулатуры анимального типа методом тканевых культур было установлено, что эксплантаты, никогда не обнаруживающие самопроизвольных сокращений в первые дни, начинают, по истечении 5—7 или более дней, проявлять специфическую физиологическую активность — автоматические подергивания и ритмические сокращения отдельных миосимпластов или их групп и нередко даже всей культуры в целом. Самопроизвольные сокращения удавалось наблюдать до 3—4-недельных сроков культивирования, т. е. на таких стадиях, когда все нервные приборы уже давно успели дегенерировать и исчезнуть. Ритмическая мышечная деятельность культур нередко отличалась значительной правильностью на протяжении довольно больших промежутков времени и высокой частотой сокращений. Простым визуальным наблюдением были зарегистрированы частоты пульсации до 180 сокращений в минуту. Совпадение во времени начала мышечных сокращений в эксплантатах и вторичной дифференцировки растущих миосимпластов не могло не обратить на себя внимание.

Еще до Великой Отечественной войны возникла мысль о комплексном морфо-физиологическом изучении скелетной мускулатуры, являющейся для этого исключительно благодарным объектом. В результате этого и возник тот союз лабораториями проф. А. Г. Гинецинского в Физиологическом институте им. И. П. Павлова АН СССР и моей в Институте экспериментальной медицины. Первые результаты этой комплексной работы в настоящее время публикуются в статье Гинецинского, Закса, Итиной и Соколовой. Эта работа, выполненная чрезвычайно совершенной, оригинальной и точной физиологической методикой, подтверждает справедливость общего, установленного Л. А. Орбели и его школой, положения эволюционной физиологии, согласно которому в экспериментальных и патологических условиях проявляются более древние и примитивные физиологические механизмы, которые при обычных условиях скрыты более новыми и совершенными. Хорошо известное проявление фибрилляции у денервированных мышц и изменение их хеморецептивных свойств, очень резкие изменения последних в условиях аллергии (Адо, Гинецинский и Шамарина, 1946) прекрасно иллюстрируют это же общее положение. С другой стороны, наши данные, полученные при экспериментально-гистологическом анализе самых разнообразных тканей, показали, что их морфологические изменения, вызванные экспериментально (в частности, в условиях эксплантации), а также патологическими процессами, позволяют во многих случаях обнаружить в них многие филогенетически более древние черты, которые при обычных условиях изменены и скрыты новейшей морфо-физиологической дифференцировкой. Весьма знаменательно, что физиологи и гистологи пришли, исходя из общих эволюционных предпосылок, несомненно совершенно независимо друг от друга путями, к одинаковому общему выводу. Учиты-

вая общеизвестное положение о неразрывной связи и взаимообусловленности формы и функции, следует признать, что эти положения эволюционной физиологии и эволюционной гистологии полностью подтверждают друг друга и имеют все основания считаться прочно обоснованной объективной истиной.

Вместе с тем необходимо подчеркнуть, что в этом направлении пока еще сделаны только первые шаги, показывающие общую сопоставляемость и согласованность физиологических и морфологических данных. Тот факт, что разные миосимпласты в одной и той же культуре и даже разные части одного и того же миосимпласта находятся на разных уровнях дифференцировки, делает необходимым тщательное параллельное изучение одних и тех же эксплантатов, одних и тех же миосимпластов в их разных участках как физиологическими, так и морфологическими методами на разных стадиях культивирования вне организма. Кроме того, настоятельно необходимым является в дальнейшем распространение комплексного морфо-физиологического анализа не только на прочие мышечные ткани, но и на ткани с иной морфо-физиологической спецификой. В этой области имеется весьма широкое поле для дальнейших исследований.

ЛИТЕРАТУРА

- Адо А. Д., А. Г. Гинецинский и Н. М. Шамарина, Физиолог. журн. СССР, 32, 78, 1946.
Закс М. Г. Сократимость и хеморецептивные свойства растущих вне организма скелетных мышечных волокон. Докл. на научн. конфер. Отд. экспер. гистолог. ИЭМ АМН СССР, 1948.
Хлопин Н. Г., Арх. анат., гистолог. и эмбриолог., 15, 1936; 23, 1940; Общебиологические и экспериментальные основы гистологии. Изд. АН СССР, 1946.

СОДЕРЖАНИЕ

	Стр
Приветствие товарищу И. В. Сталину от Академии Наук СССР	3
Л. А. Орбели. Дialectический метод в физиологии нервной системы	5
И. Г. Ерошкин. И. В. Сталин о партийности науки	19
А. И. Карамян. Русская материалистическая физиология в борьбе с идеализмом	32
М. С. Авербах и Д. Н. Насонов. Закон саморегуляции распространяющегося возбуждения („все или ничего“)	46
С. В. Аничков. Нейрогуморальная регуляция в эндокринологии	64
А. Г. Гинецинский, М. Г. Закс, Н. А. Итина и М. М. Соколова. Функциональные особенности растущего вне организма соматического мышечного волокна	69
А. М. Зимкина и Н. В. Зимкин. О динамике нервных процессов в последовательных ощущениях и образах	83
Х. С. Коштоянц. Энзимохимическая гипотеза возбуждения	92
Е. М. Крепс. Карбоангидраза в нервной системе	97
А. В. Лебединский и Н. Г. Саввин. Рефлекторное сужение зрачка у кошки при раздражении тройничного нерва	111
А. М. Уголев, В. М. Хаятун и В. Н. Черниговский. О явлениях адаптации при раздражении интероцепторов	117
Н. Г. Хлопин. Морфо-физиологический анализ мышечной ткани анимального типа в условиях эксплантации	129