

НАУКА О МОЗГЕ — НЕЙРОБИОЛОГИЯ

Д. А. Сахаров

Рождение нейробиологии. Изучение нервной деятельности и ее материального субстрата — нервной системы, мозга — издавна составляло одну из центральных проблем естествознания. Рождение физиологии, которой суждено было стать матерью всех экспериментальных наук медико-биологического цикла, обычно датируют 1628 годом — годом появления гениального труда Уильяма Гарвея (1578—1657), в котором была обоснована идея кругового движения крови; и уже вскоре, в 30-х годах того же столетия, великий французский мыслитель Рене Декарт (1596—1650) заложил основы физиологии нервной системы. Нейрофизиология прошла славный путь, обогатила науку многими представлениями о механизмах нервной деятельности. Казалось бы, ей и продолжать разработку этой проблемы. Но вот каких-нибудь полтора-два десятилетия назад в научный обиход стало властно вторгаться слово «нейробиология». Оно замелькало на обложках научных книг и журналов, дало название школам и симпозиумам, появились нейробиологические лаборатории, студенты слушают лекции по нейробиологии. Что это — необходимость или мода (ведь мода на новые слова, увы, встречается и в науке)? Родилась ли новая область естествознания или просто переименовали старую?

Пытаясь найти ответ на эти вопросы, нужно прежде всего отметить, что новые разделы естествознания рождаются весьма различными способами.

Известно, что науки склонны дробиться, и такой способ возникновения новых дисциплин, пожалуй, наиболее распространен. К примеру, была когда-то зоология; а попробуйте найти просто зоолога в наше время. Один орнитолог, другой энтомолог, есть ихтиологи, малакологи (специалисты по моллюскам) и представители множества других дочерних специальностей, возникающих по мере разрастания знаний о многообразии животного мира. Дробятся уже и сами дочерние дисциплины.

На примере той же зоологии можно убедиться в том, что новая дисциплина не обязательно возникает из того, что было частью старой: иногда в недрах старой появляется нечто существенно новое, о чем до того и не подозревали. Так, буквально

на глазах одного поколения из зоологии выделилась этология — наука о врожденных формах поведения животных. Конечно, и прежде знали, что какие-то элементы поведения носят унаследованный характер, но утверждение этологии как самостоятельной области знаний знаменовалось появлением собственной системы идей, особых методических подходов.

Нередко новые науки появляются в результате взаимодействия двух старых. Так, на стыке интересов зоологии и географии много десятилетий назад возникла зоогеография, на стыке биологии и физики — биофизика и т. д. Не возникла ли и нейробиология таким образом?

Нет, причины появления нейробиологии иные. Они выражают важнейшую общую тенденцию современной биологической науки — тенденцию к интеграции подходов и идей, разработанных разными специализированными дисциплинами. Нейробиология в этом смысле стоит в одном ряду с некоторыми другими новыми направлениями, занявшими важнейшее место в науке о жизни, — с биологией клетки, биологией развития. Скажем, биология клетки как особая область науки определяется исключительно интересом к специфическому биологическому объекту — живой клетке; этот интерес позволил объединить усилия тех, кто пришел к нему, работая в микроскопической анатомии, генетике, медицинской цитологии, микробиохимии и других специальных науках. Сходным образом интерес к особому предмету — процессу индивидуального развития — стал причиной рождения биологии развития, которая отнюдь не идентична эмбриологии или какой-то иной дисциплине (см. главу II). Такой подход к специфическому предмету исследования называют междисциплинарным. Нейробиология родилась из потребности преодолеть изоляцию и объединить усилия тех специальных дисциплин, которые занимались мозгом.

Исторически сложилось так, что нервная система изучалась специалистами разных медико-биологических наук независимо друг от друга. Нейрофизиология, как уже было сказано, появилась в рамках физиологии и давно приобрела полную самостоятельность. Любопытно, что классики нейрофизиологии — наш великий соотечественник И. П. Павлов и его знаменитый английский коллега Ч. С. Шеррингтон — начинали свою научную карьеру как физиологи широкого профиля и были в этом отношении похожи на своих предшественников, работавших в середине XIX в., но рубеж XX столетия и Павлов и Шеррингтон перешагнули, сосредоточив свои интересы на физиологии нервной системы, все более специализируясь на чистой нейрофизиологии. Примерно в те же годы из среды микроскопистов выделились нейростологи — специалисты по микроскопическому строению нервной ткани. Биохимия возникла намного позже, но и в ней не замедлил сказаться процесс дифференциации; появилась нейробиохимия. Можно вспомнить и другие дисциплины, предметом

которых стала нервная система: нейрофармакология, нейроэндокринология и т. д. Сформировавшись самостоятельно, каждое научное направление существовало обособленно. Узкий специалист, даже крупный, был ограничен традицией своей дисциплины: микроскопист никогда не садился за физиологический прибор, а физиолог за микроскоп. У каждого была своя ученая среда, свой круг идей и интересов; дело доходило до того, что одни и те же понятия называли по-разному. Так, еще совсем недавно русские нейрогистологи называли клетку невроном, тогда как у физиологов то же слово употреблялось в другой форме — нейрон, и этот разнобой никому не мешал, потому что гистологи читали свою литературу, а физиологи — свою.

Но упорное углубление разных нейродисциплин в свои внутренние задачи и дальнейшее разобщение не могли, в конце концов, не грозить полным тупиком. Примерно в конце 50-х — начале 60-х годов в разных научных центрах одновременно (и, следовательно, закономерно) стали преодолеваться узкодисциплинарные экспериментальные приемы, способы мышления, понятия, привычки и предрассудки. Условия сложились так, что разные дисциплины искали ответы на одни и те же вопросы и каждой из них было трудно найти их своими ограниченными средствами. В результате специалисты вынуждены были переосмыслить свою область знаний, переучиться, посмотреть на нервную систему с иных позиций. Никакие университеты нейробиологов не готовили, нейробиологами поначалу становились люди, уже имевшие ту или иную специальность.

Нейробиолог — это и нейрофизиолог, сидящий за электронным микроскопом, и нейроцитолог, анализирующий микрохимическими методами изолированный нейрон, и этолог, квалифицированно применяющий вещества из арсенала нейропсихофармакологии, — такие ситуаций стали повседневной реальностью. Оказывается, наряду с процессом дробления, дифференциации наук может идти и идет противоположный процесс — единения, интеграции. И он плодотворен.

Методы исследований. Мало того, что к решению нейробиологических задач привлекаются методы разных специальных дисциплин, — сами методы все чаще становятся такими, что применить их может только нейробиолог. Человеку, который не умеет или не желает выйти за рамки узкой классической специальности, такие методы просто не по плечу.

Рассмотрим в качестве примера одну из старых задач науки о нервной системе — задачу по выяснению формы нейрона. Известно, что нейроны очень различаются по размерам, числу отростков, их протяженности, характеру ветвления и т. д. Представить себе, как выглядит интересующий вас нейрон, очень трудно: его отростки перепутаны, переплетены с отростками множества других нейронов. Вместе с тем, не решив этой задачи, невозможно судить о том, как организованы системы нейро-

нов. Вот почему задача, о которой идет речь, не стареет. Она была актуальной век назад и останется актуальной век спустя. Как решали ее раньше? Простейшим приемом издавна служила *мацерация*: нервной ткани давали немного погнить, пока не разрыхлятся сцепления между составляющими ее клетками, а затем вытряхивали более или менее уцелевшие нейроны и рассматривали их в микроскоп. Понятно, что надежность этого метода не очень велика.

Существовал еще один старый способ, требующий виртуозного мастерства и доступный лишь единичным умельцам. Нужно было, пользуясь тонко заточенными иглами, вытащить одну клетку вместе со всеми ее отростками из ткани мозга. Только тот, кто имел дело со студнем, именуемым нервной тканью, может оценить невообразимую трудность такой работы. Нужно было распутывать под микроскопом студневидный войлок! Чемпионом в этом деле по сей день остался умерший еще в 1863 г. Дейтерс, блестящий немецкий исследователь, не доживший и до тридцатилетнего возраста. Рисунки изолированных нейронов, оставленные Дейтерсом, до сих пор поражают своей точностью, тонкостью деталей. Не случайно неоконченная рукопись Дейтерса стала классикой микроскопической анатомии, а предложенное им деление нервной клетки на части — тело клетки, дендриты, аксон — полностью сохранилось до наших дней. Но даже этот трудоемкий способ таил возможности серьезных ошибок, их не избежал и Дейтерс. Дело в том, что контакты между отростками разных нейронов иногда обладают большой прочностью. Дейтерс принимал за части одной клетки то, что в действительности принадлежало нескольким.

Кроме мацерации и *механической изоляции*, информацию о форме нейронов черпали из материалов микроскопического изучения срезов нервной ткани, окрашенных тем или иным способом. Особенно полезными оказались *импрегнационные методы*: при обработке нервной ткани солями некоторых металлов (в частности, серебра) металл как бы пропитывает отдельные клеточные элементы, что делает их видимыми на фоне других элементов, не связавших металл. Хотя химическая основа импрегнационных методов была совершенно неясной, они создали нейрогистологию. Картины в самом деле получались иногда очень красивыми: при определенных условиях обработки серебро почему-то выборочно выявляло немногие клетки, и тогда можно было проследить за ходом их отростков. На этом основан широко применявшийся в течение нескольких десятилетий метод Гольджи, автор которого, знаменитый итальянский микроскопист, был удостоен Нобелевской премии.

Но исследователь, применявший метод Гольджи, никогда не мог знать заранее, какая клетка и по какой причине будет импрегнирована. Великий испанский нейрогистолог Рамон-и-Кальхаль, разделивший с Гольджи Нобелевскую премию, пополнил

слепую химию импрегнационных методов кое-какими идеями, почерпнутыми из зарождавшейся в те годы фотографии, но был не в силах преодолеть принципиальную нелепость, когда клетки для окрашивания выбирает не исследователь, а случай.

Неуправляемость *нейрогистологических методов*, трудная воспроизводимость результатов, которые оказывались разными в руках разных исследователей,— все это было одной из главных причин бесконечного спора по одному из главных вопросов науки о нервной системе: являются ли нервные клетки независимыми структурными единицами мозга, нейронами или же они переходят одна в другую, образуя непрерывный материальный субстрат, на котором разыгрываются процессы нервной деятельности. Даже Гольджи и Кахаль, два самых знаменитых представителя классической нейрогистологии, разделив одну Нобелевскую премию, не смогли до конца своих дней договориться о единой точке зрения на этот предмет. Гольджи утверждал, что он видит на своих микроскопических препаратах доказательства непрерывности субстрата нервных процессов. Кахаль видел независимые нейроны. Прав в этом вопросе был Кахаль, но защищаться приходилось тем не менее ему,— сторонники «нейронной теории» были почти повсюду в меньшинстве.

Хотя и сейчас имеется немало исследователей, применяющих *серебряную импрегнацию*, окрашивание срезов нервной ткани метиленовым синим и другие методы классической нейрогистологии, радикальным способом решения задачи по выяснению формы нейрона стали новые, нейробиологические методы, основанные на сочетании микроскопической и электрофизиологической (микрорелектродной) техники.

Первый из таких методов появился в конце 60-х годов. Его появлению предшествовало исследование группы советских гистохимиков, посвященное так называемым *проционовым красителям*. Их разработали химики для текстильной промышленности. Эти красители заинтересовали биологов как вещества, образующие прочную ковалентную связь с белками. При исследовании красителей было обнаружено, что некоторые из них, в частности проционовый желтый, обладают сильной люминесценцией и, следовательно, могут быть использованы в *люминесцентно-микроскопической гистохимии белков*. Идея ввести проционовый желтый внутрь нейрона была предложена и проверена двумя американскими исследователями. Они воспользовались одним из стандартных методов клеточной нейрофизиологии — методом регистрации электрической активности нейрона с помощью внутриклеточного капиллярного микроэлектрода, заполненного раствором электролита. Заполнив такой стеклянный капилляр раствором проционового желтого, эти исследователи обьпшым образом ввели этот электрод внутрь нейронаш получили необходимые сведения о физиологических свойствах нейрона; вслед за этим, пропустив через капилляр электрический ток

нужного направления, они вывели краситель из капилляра в нейрон. Оказалось, что краситель расходуется по всему нейрону, затекает во все ветви его отростков, но не переходит клеточной границы. Если из нервной ткани, содержащей такой нейрон, приготовить микроскопические препараты и исследовать их в люминесцентный микроскоп, то люминесценцию будет проявлять только нейрон, инъецированный красителем.

Метод электрофоретического введения в нейрон проционового желтого стал родоначальником целой серии современных инъекционных методов избирательного выявления нужных нейронов. Сейчас чаще всего применяют для этой цели *пероксидазу* — фермент, добываемый из хрена. Пероксидаза тоже заполняет весь объем нейрона, ограниченный клеточной мембраной. Затем из исследуемого участка нервной ткани можно приготовить препараты для светооптической или электронной микроскопии. Чтобы сделать инъецированный нейрон видимым, нужно провести на срезе гистохимическую реакцию на пероксидазу.

Исследователь, пользующийся современным инъекционным методом изучения формы нейрона, должен владеть микрорелектродной техникой; он должен, далее, уметь провести гистохимическую реакцию; наконец, ему необходимо умение готовить и читать микроскопические препараты, т. е. свободно владеть светооптическим и электронным микроскопом. Он сам выбирает предмет исследования и получает наиболее достоверные сведения о нем.

Это только один пример нейробиологического способа решения задачи — способа, который не мог бы быть предложен ни одной из старых, специальных дисциплин, занимавшихся изучением мозга.

Миф о нервном процессе. Перечисленные причины создания нейробиологии не единственные. Разобщенность нейродисциплин стала тормозом дальнейшего развития науки о мозге и междисциплинарный нейробиологический подход открывает новые возможности. В наше время, как никогда прежде, становится ясным, что мозг человека и животных — объект биологический и понимание работы мозга должно прийти со стороны биологии. До сих пор в основном искали в мозге сходство с каким-нибудь из известных технических устройств. Такой подход к познанию мозга можно назвать аналоговым. Техника довольно быстро развивается, на смену одним аппаратам приходят другие, соответственно на смену одним аналоговым представлениям об устройстве мозга появлялись другие, не менялся лишь сам подход. «Представления о природе рабочих механизмов мозга,— справедливо отмечал в одной из своих работ советский физиолог А. Б. Коган, — всегда в какой-то степени отражали состояние техники своей эпохи. Если Декарт усматривал в нервном аппарате рефлекса черты механических и пневматических машин

своего времени, то современная нейрофизиология применяет для его изучения понятия о соединениях нейронных элементов в функциональные схемы, которыми пользуется электроника». Цитированные слова не содержат элемента иронии, их автор считает такой аналоговый подход естественным и, в свою очередь, ищет в современной ему электронике такие функциональные схемы, которые позволят, наконец, понять устройство мозга.

Между тем очевидно, что процесс эволюции техники не имеет ничего общего с биологическим процессом эволюции, благодаря которому образовался мозг. Со времен Декарта техника прошла бурный путь развития, но мозг человека и животных остался тем же самым. Крайне трудно представить, что этот неизменяющийся материальный объект был в один из отрезков этого исторического периода построен из трубок и клапанов, позже представлял собой ничем не прерываемое переплетение проводов, еще позже — подобие телефонной станции, где провода прерываются переключениями и реле, далее стал похож на компьютер, голографическое устройство и т. д., и т. п. Такую науку о мозге люди могут назвать посмешищем — и будут правы.

Чтобы разобраться в том, как это случилось, необходимо принять во внимание условия, в которых создавалась первая теория нервной системы, и личность ее создателя.

Декарт объяснил нервную деятельность движением некоей специфической физической сущности; позже ее называли «нервным процессом». Для того чтобы нервный процесс мог осуществляться, требуется, чтобы субстрат нервной деятельности был однородным. В этом смысле все аналоговые представления: хороши: они всегда конструируют нервную систему, из однородных элементов. Аналоговая традиция возникла не из любви к технике, а из веры в миф о нервном процессе.

В действительности субстрат нервной деятельности разнороден, и явление этим объясняется в первую очередь неизбежность отказа от аналоговых и поиска биологических подходов к пониманию мозга..

Что же собой представляет миф о нервном процессе и какая нейробиологическая реальность? Прежде чем говорить о содержании картезианской концепции нервной системы («Картезий» — это латинский перевод французского имени «Декарт»), следует напомнить, что исходной специальностью Рене Декарта была математика. Более того, он был выдающимся математиком, труды которого вошли в состав математической науки и используются ею по сей день. Этим многое объясняется. На самом деле, Декарт интересовался физиологией не более, чем какой-то другой наукой, например космогонией или метеорологией. В центре постоянных интересов великого мыслителя находилась разработка общей теории познания. Занимаясь этим, Декарт исходил из убеждения, что логические приемы, используемые при решении математических задач, пригодны для реше-

ния любых задач. Задача об устройстве «машины человеческого тела» интересовала Декарта только в этом смысле. Она, как и множество других задач естествознания и техники, рассматривалась Декартом всего лишь как возможность для демонстрации эффективности разработанных им гносеологических приемов.

Известно, что Декарт высоко оценивал идею кругового движения крови, обоснованную исследованиями Гарвея. Более того, Декарт связал с этой идеей свое представление о том, как функционирует мозг.

Поучительно сравнить на примере решения задачи о движении крови, как работали Гарвей и Декарт. Гарвей целиком полагался на наблюдения и эксперименты, но никогда не претендовал на то, что он полностью понимает механизмы наблюдаемых им явлений. Установив, что кровь движется по кругу и что ее гонит сердце, Гарвей не был озабочен тем, что не знает, отчего бьется сердце. Он интуитивно следовал такой теории познания, которая довольствуется относительной истиной. Для Декарта это было неприемлемо. Объяснение движения крови, которого придерживался он, претендовало на полное понимание механизма и, согласно разработанной им теории познания, последовательно выводилось из знаний, которые он, Декарт, считал достоверными. В данном случае за достоверные принимались физические знания о расширении нагреваемых тел: причиной движения крови Декарт считал разогревание ее в полости сердца.

Картезианское представление о нервном процессе основано на тех же позициях. Животный и человеческий механизм, считая Декарт, приводятся в действие движением особого фильтра крови по нервам, имеющим трубчатое строение. Иллюстрировать эту концепцию помогают несколько выдержек из работы «Страсти души» (1645 -- 1646) — одного из поздних сочинений Декарта, содержащего достаточно подробное изложение основ его идей.

«В нашем сердце, — писал Декарт, — постоянно присутствует теплота — вид пламени; ...это пламя и является материальным принципом движения наших членов...»

«Первым действием этой теплоты является разрежение крови, наполняющей полости сердца... Единственно это дает крови движение и вызывает непрерывное и оживленное ее течение по всем артериям и венам...»

«Но здесь особенно важно то, что все наиболее подвижные и тонкие частицы крови, разреженные в сердце, входят без сомнения в полости мозга... В силу крайней узости проходов только самые подвижные и тонкие частицы крови проникают туда, в то время как остальная масса их расходится по другим частям тела. Эти-то тончайшие частицы образуют собой «животные духи».

Здесь следует оговориться, что термин «животные духи» (esprits animaux) не был изобретен Декартом, он взял уже

существовавшее понятие и вложил в него конкретный материалистический смысл. «То, что я именую здесь «духами», — разъяснял он, — суть не что иное, как тела, не имеющие никаких особенных свойств, кроме незначительных размеров и крайней быстроты движения; ...таким образом, они не задерживаются на одном месте и по мере того как некоторые из них входят в полости мозга, другие выходят через поры мозгового вещества... в нервы, а оттуда в мускулы».

Но движение «духов» по нервам не могло бы обеспечить работу машины человеческого тела, не будь оно направленным. Декарт объяснил и направленность, выведя своими логическими методами достоверную истину (он именно так называл то, что сейчас назвали бы рабочей гипотезой) о существовании миниатюрных нитей, проходящих внутри каналов, по которым движутся «духи»; механическое воздействие на такую нить, оказанное на одном конце нерва, передается по ней на другой его конец («...подобно тому, — писал Декарт, — как движение одного конца веревки заставляет двигаться другой конец»), вследствие этого движутся заслонки, открывающие или закрывающие путь для движения «духов».

Эта умозрительная концепция удовлетворительно объясняет всю «простую» нервную деятельность (во всяком случае, всю нервную деятельность животных; для человека Декарт делал исключение, считая, что у него распределением потоков «животных духов» отчасти ведает и душа, располагающаяся в удобном для этой функции месте — шишковидной железе). В самом деле, трубки, нити и заслонки позволяют связать сенсорнику с управлением мышцами. Так, по словам Декарта, «все видимые вещи сообщаются с нами только путем местных движений: именно при посредстве прозрачных телец, находящихся между предметами и нами, маленьких нитей зрительных нервов в глубине наших глаз и, наконец, тех частей мозга, откуда идут эти нити». «Духи», идущие от мозга к мышце, по мысли Декарта, не только вздувают последнюю, но и «открывают все входы, по которым «духи» другого мускула могут перейти в этот», т. е. обеспечивают расслабление антагонистической мышцы.

Не вдаваясь в дальнейшие детали представлений Декарта, подведем главный итог. За исключением того, что касается души и ее седалища, это, несомненно, материалистические представления о механизме управления машиной человеческого тела. Такой подход к пониманию природы человека — великая историческая заслуга французского мыслителя. Но не менее очевидно, что это — абсолютно умозрительное представление, не обоснованное ничем, кроме рассуждений, которые самому Декарту казались достаточными для получения достоверной истины.

В целостной и, безусловно, остроумной теории, разработанной Декартом, центральное место занимает представление о специфическом материальном начале, способном стремительно и

направленно двигаться по специфическим каналам; потоки этого начала управляются внешними сигналами через органы чувств и сами управляют деятельностью мышц. Декарт считал это представление истинным; но оно было рабочей гипотезой, которую следовало бы так или иначе проверить. Но никакой другой гипотезы у физиологии не было, и умозрительное представление Декарта было воспринято последующими поколениями естествоиспытателей как представление о чем-то реально существующем, как несомненное знание. Так возник миф о нервном процессе.

Если мы перенесемся из первой половины XVII столетия в первую половину нашего, XX в., мы найдем этот миф хорошо сохранившимся; изменения коснулись только суждений о физической природе того материального начала, которое несется по специфическим каналам, связывая сенсорнику с моторикой. Вот короткий отрывок из книги В. М. Бехтерева «Общие основы рефлексологии человека», опубликованной в 1926 г.:

«Когда мы смотрим на предмет... или когда достигают нашего кортиева органа воздушные звуковые волны и т. п., то это означает, что внешние энергии, действуя на окончания воспринимающих органов нашего тела, трансформируются в молекулярную энергию, представляющую форму нервного тока, который, направляясь по центростремительным проводникам к мозгу, сам по себе является особым видом энергий... В дальнейшем же, возвращаясь при посредстве центробежных волокон в виде нервного тока на периферию к мышцам и железам, та же энергия переходит в молекулярную энергию мышц, с одной стороны, и молекулярную же энергию желез — с другой».

В такой трактовке механизма нервной деятельности выражалась не личная точка зрения Бехтерева, а общепринятая концепция. В ней нет решительно ничего такого, чего нельзя было бы найти в теории Декарта: то же представление о «нервном токе», особом физическом начале; такое же описание канализированного движения этого начала от мозга к эффекторам. Изменения, которые эта концепция претерпела за три столетия, невелики и второстепенны. Во-первых, изменился взгляд на место возникновения «нервного тока», он поступает в мозг не из артериальной крови, как считал Декарт, а из органов чувств, где образуется благодаря действию внешних энергий (у Декарта он возник благодаря действию сердечной теплоты). Во-вторых, изменился взгляд на физическую сущность «нервного тока», — это уже не фильтр крови. «Ныне не может подлежать сомнению, что основой нервного процесса является электрический ток», — писал в своей книге Бехтерев, выражая общепринятое мнение, упоминая славные имена Гальвани, Вольта и Гельмгольца и справедливо отмечая, что «учение о нервном процессе развивалось медленно и постепенно».

Таким образом, нейрофизиология нашего, XX в. Выражала

идею нервного процесса в том самом виде, в каком ее сформулировал Декарт. Уточнения, касавшиеся физической природы процесса, не затрагивали существа идеи. Сошли со сцены физиологи того поколения, к которому относился Бехтерев; исследованием физической сущности «нервного процесса» занялись новые люди, преимущественно биофизики, возникла и продолжает разрабатываться *теория нервного импульса*...

И вот что любопытно. Декарт полностью отдавал себе отчет в том, что его представление о нервном процессе — априорно. Более того, он считал, что только так и следует работать, — полагаясь более всего на разум. Но за последующие триста лет об априорности забыли, суждения о нервном процессе стали казаться выведенными не из логических умозаключений, а из результатов экспериментальных исследований. Возникла трагическая иллюзия, наложившая свой отпечаток на все развитие нейрофизиологии.

Конечно, Гальвани и Вольта, Гельмгольц и Нернст, как и многие другие, кто внес свой вклад в развитие «учения о нервном процессе», были экспериментаторами и знания об электрических явлениях в животном организме были знаниями, извлеченными из экспериментов, но сами эксперименты ставились и интерпретировались таким образом, что они обслуживали априорное представление.

Рассмотрим характерный пример — знаменитые эксперименты Гельмгольца. Как известно, благодаря изобретательному приему Гельмгольцу удалось в 1850 — 1852 гг. измерить время, в течение которого возбуждение пробегает расстояние между двумя точками нерва. Задачу и результаты этих экспериментов Гельмгольц и его современники понимали совершенно определенно: нерв рассматривался как удобный для экспериментирования участок картезианского канала; не было ни малейшего сомнения в том, что знания о скорости распространения возбуждения, полученные на этом участке, можно экстраполировать на весь канал, ибо это знание о скорости того самого нервного процесса. Эту интерпретацию экспериментов Гельмгольца унаследовала наука XX в. В своих примечаниях к русскому переводу этих работ известный биофизик П. П. Лазарев уже в 1923 г. ставил Гельмгольцу в заслугу то, что он определил «скорость нервного процесса», которую такие гиганты, как Ньютон, Ломоносов и учитель Гельмгольца Иоганнес Мюллер, считали неизмеримо большой.

В действительности Гельмгольц измерил характеристику, имеющую достаточно отдаленное отношение к механизмам нервной деятельности. Нерв — это пучок клеточных отростков, каждый из которых связывает отдаленные участки одного нейрона. Эксперименты Гельмгольца дали результат, позволяющий судить о скорости процесса, посредством которого в пределах одного нейрона обеспечивается соответствие между клеточной ре-

цепцией и клеточной секрецией, т. е. это характеристика внутринейронального механизма. Нервная деятельность — это совокупный результат межнейрональных взаимодействий. Ни классические эксперименты Гельмгольца, ни современные исследования, посвященные механизмам нервного импульса, не дают никакой информации о том, как организованы и как функционируют нейронные системы — никакой, проще говоря, информации о механизмах нервной деятельности.

Но этого никто не знал. Казалось, что знания о «нервном процессе» и есть знания о том, как функционирует мозг. Положительные знания, добытые экспериментальной физиологией, обладали мнимой ценностью, потому что они добывались и толковались в условиях доминирования умозрительной гипотезы, подминавшей факты под себя. Казалось, что наука оперирует фактами, в действительности она оперировала интерпретациями.

Теоретическое наследие Декарта претерпело разительную метаморфозу. В течение двух столетий оно оказывало мощное стимулирующее влияние на развитие физиологии, помогало упрочению материалистического взгляда на природу человека. Но по мере развития биологических знаний все явственней становились противоречия между ними и умозрительной теорией нервного процесса. Конфликт обнажился в связи с появлением клеточной теории. Это важнейшее обобщение было легко и быстро воспринято всеми науками медико-биологического цикла, кроме науки о нервной системе: картезианское представление о нервном процессе не могло примириться с представлением о дискретном, клеточном строении нервной ткани. То, что было ускорителем науки, стало ее тормозом: на утверждение нейронной теории потребовались долгие десятилетия.

Но и утвердившись, нейронная теория продолжала платить дань старому мифу. Признание клеточного строения нервной системы сопровождалось допущениями, которые сводили на нет все неудобства, созданные нейронами для нервного процесса.

Напомним еще раз, что практически вся нейрофизиология почти до середины нашего столетия была занята изобретением механизма, позволяющего увидеть в цепочке нейронов привычный картезианский канал, приспособленный для проведения специфического физического процесса. Центральную и периферическую нервную систему по-прежнему понимали как совокупность «проводящих путей», объясняя электрическими механизмами синаптической передачи непрерывное движение нервного тока.

Если биоэлектрический постулат сохранял идею единого нервного процесса, то постулат о гистогенетическом единстве нейронов был способом спасения идеи единства материального субстрата нервной деятельности. Биологическая реальность не давала серьезных поводов утверждать, что все нейроны развиваются из общей эмбриональной закладки; напротив, разнообразие закладок было достаточно очевидным. Если, тем не ме-

нее, во всех руководствах утверждалось противоположное, то только потому, что невозможно было представить, как построить «проводящий путь» (канал) для нервного тока из неодинаковых по происхождению, т. е. просто неодинаковых, клеток.

Данью мифу был еще один постулат классической нейронной теории — представление о функциональной поляризации нейрона, согласно которому у каждого нейрона четко различимы два конца — входной и выходной. Состыковав такие поляризованные нейроны в цепочку, можно в самом деле построить каналы, обеспечивающие направленное движение нервного тока.

Реальные нервные системы. У сегодняшней нейробиологии нет законченной теории нервной системы, которая, подобно теории Декарта, давала бы стройное, логичное и непротиворечивое представление о том, как функционирует мозг человека и животных. Но имеются весьма обширные фактические данные, достаточные для некоторых эмпирических обобщений. Такие обобщения хороши уже тем, что показывают, насколько далека нейробиологическая реальность от той нейромифологии, о которой шла речь в предыдущем разделе.

Рассмотренные ниже наиболее общие черты организации нервной системы, те, которые присущи любому организму от гидры до человека, в совокупности составляют специфику нервной системы, отличая ее от других систем животного организма.

1. Нейроны, из которых построены реальные нервные системы,— это железистые клетки, специализированные для синтеза и секреции физиологически активных веществ. Среди этих веществ принято различать *медиаторы* (их называют также *нейротрансммиттерами, синаптическими передатчиками*) и *нейрогормоны*. Медиатором вещество называют в том случае, когда оно действует контактно, т. е. выделяется нейроном в межклеточную щель и действует на клетку, лежащую по другую сторону щели, а нейрогормоны действуют дистантно, т. е. выделяются в кровь и ее потоком доносятся до отдаленных клеточных мишеней. Очевидно, что различие между медиатором и нейрогормоном достаточно условно, нередко в той и другой роли выступает одно и то же вещество и даже продукт секреции одного и того же нейрона.

Контакты, в которых взаимодействие между двумя клетками осуществляется при посредстве продукта нейронной секреции — медиатора, обычно называют *химическими синапсами*. Известно, что, кроме химических синапсов в нервной системе существуют и так называемые *электрические синапсы* — контакты, в которых взаимодействие между клетками идет при посредстве электрического тока. Не следует ли из этого, что нейронные системы построены не только из секреторных клеток? По-видимому, нет. В хорошо исследованных случаях, как правило, оказывалось,

что нейроны, вступающие в электрическую связь, — это все-таки железистые клетки, но секреция происходит у них зачастую не там, где находятся электрические синапсы.

Так, нейроны, управляющие электрическими органами электрических рыб, должны секретировать ацетилхолин очень синхронно, поэтому их дендриты связаны электрическими синапсами; секрецию при этом ведут аксонные окончания, иннервирующие электроплаксы (электрические пластинки). Очень часто электрически связанными бывают изохимичные (т. е. имеющие общий секреторный химизм) нейроны: этим достигается одновременный выброс секрета, запасенного всеми связанными клетками, т. е., иначе говоря, достигается высокая концентрация нейрого르몬а в крови или медиаторов в нейропиле.

Другие примеры показывают, что железистая природа нейронов, связанных электрическими синапсами,— это, скорее всего, общее правило. Так, уже упомянутые электромоторные нейроны, управляющие электрическими органами рыб, сами управляются некоторыми вышестоящими нейронами, и управление осуществляется химическим, медиаторным способом, но эти вышестоящие секреторные нейроны иногда бывают связаны между собой электрическими синапсами.

Конечно, с полной уверенностью нельзя сказать, что нигде и никогда не встретятся нейроны, лишенные способности к секреции. Но если такие нейроны и существуют, то они, судя по всему, являются исключением из общего правила. А оно состоит в том, что нейронные системы, осуществляющие ту или иную функцию управления и координации, построены из секреторных клеток.

2. Реальная нервная система всегда представлена некоторым разнообразием типов нейронной секреции. Это свойство нервных систем удобно называть *гетерогенностью* (разнородностью) их клеточного состава. Ни у каких организмов, обладающих нервной системой, даже у наиболее примитивных, не удалось найти гомогенной (однородной) нейронной популяции: неизменно оказывалось, что нервные клетки, составляющие систему, специализированы для выработки и секреции разных физиологически активных веществ.

Современная нейробиология располагает достаточно богатым арсеналом средств определять принадлежность нейрона к тому или иному химическому типу. Это и *микрхимический анализ* индивидуальных нейронов, и *гистохимическое исследование срезов нервной ткани*, и *иммунологические приемы* распознавания клеток, обладающих определенными синтетическими способностями, и т. д.

Важно, что к заключению о гетерогенности нейронных систем приходят исследователи, пользующиеся любым из этих методов современной нейробиологии. Говорить об однородности материального субстрата нервной деятельности можно

было до тех пор, пока срезы нервной ткани импрегнировали серебром или красили метиленовым синим (или пока об одинаковости нейронов судили по одинаковости биоэлектрических явлений, разыгрывающихся на поверхности клеточной мембраны). Как только методы исследования стали адекватными вопросу, стало очевидным, что субстрат нервной деятельности разнороден. Реальные нервные системы обладают, следовательно, таким свойством, которого всегда были лишены все математические и аналоговые модели мозга.

3. Типы нейронной секреции дискретны и число этих типов конечно. Во всяком случае, такое впечатление можно вынести из доступных на сегодня знаний о клеточном составе нейронных популяций. Следует, однако, признать, что ни для одной реальной нервной системы эти знания не являются исчерпывающими или хотя бы удовлетворительными. Полная картина разнообразия нейронов все еще не известна, в нейробиологии не прекращаются открытия новых типов нейронной секреции, так что вывод, о котором идет речь, основан на знании части картины. Он подкрепляется также общебиологическими знаниями о том, что организму животного присуще некоторое конечное разнообразие дефинитивных клеточных типов. Так, в крови млекопитающего нам известны клетки нескольких типов и неизвестны промежуточные формы между, скажем, эритроцитом и лимфоцитом. Судя по всему, такой же клеточной дискретностью обладают нейронные системы.

4. Нейроны одинаковых типов входят в составы разных нейронных систем организма. Из доступных данных создается впечатление, что клеточная гетерогенность присуща не только нервной системе в целом, но и любой ее части, выполняющей различимую самостоятельную функцию, при этом разные части нервной системы строятся из одного и того же набора нейронов. Так, если познакомиться с нейронным составом сетчатки — нейронной системы, осуществляющей обработку зрительной информации, можно обнаружить большое разнообразие нейронов. В сетчатке известны несколько типов нейронов, синтезирующих физиологически активные пептиды (*пептидергические нейроны*), клетки, синтезирующие биогенные амины (*аминергические нейроны*, например *дофаминергические* и *серотонинергические*), *холинергические клетки*, которые секретируют ацетилхолин, и т. д. Клетки разных химических типов зачастую относятся в сетчатке к одной и той же морфологической категории нейронов, например к категории так называемых амакриновых нейронов. Но было бы ошибочным думать, что это разнообразие определяется функцией, которую выполняет сетчатка. Сходный набор нейронов имеется в энтеральной нервной системе, функция которой — управление органами желудочно-кишечного тракта, или в нейронных системах головного мозга, управляющих локомоцией. По-видимому, ка-

кое-то существенное значение имеет само разнообразие, а не то, какими химическими средствами оно достигнуто.

5. Нейроны одинаковых типов входят в составы нервных систем организмов, относящихся к разным зоологическим группам. Еще в 30-х годах, когда о химическом разнообразии нейронов почти ничего не знали, некоторые прозорливые исследователи высказывали убеждение в том, что медиаторные механизмы едины у всех организмов, обладающих нервной системой. В этом плане особенно велика заслуга советского физиолога Х. С. Коштыянца (1900—1961). Он и его сотрудники обнаружили у представителей разных типов беспозвоночных животных оба медиаторных механизма, известных в то время у позвоночных, — холинергический (секреция нервными окончаниями ацетилхолина) и адренергический (секреция катехоламина). Опыт, накопленный сравнительной физиологией и сравнительной фармакологией в последующие десятилетия, а также опыт современной нейробиологии свидетельствуют о том, что вывод, сделанный Коштыянцем из этих ранних исследований, был правильным.

Неоднократно случалось так, что какой-то нейрохимический механизм, обнаруженный у представителей некоторой зоологической группы, поначалу считали присущим только этой группе; позже, однако, неизменно оказывалось, что это не так и что тот же механизм представлен в нервных системах других животных. Так, медиаторная функция серотонина была впервые показана на моллюсках, где этот биогенный амин служит посредником ускоряющих влияний нервной системы на сердце. Некоторые авторы поспешили назвать серотонин медиатором моллюсков. Прошло немного лет, и оказалось, что нейроны, специализированные для синтеза и секреции серотонина, принимают важнейшее участие в деятельности головного мозга позвоночных животных, включая человека, участвуют в механизмах контроля за деятельностью спинного мозга, входят в состав периферической нервной системы позвоночных (особенно много нейронов этого типа в висцеральных органах примитивных позвоночных), неизменно составляют часть набора нервных клеток (нейронной популяции) у планарий, пиявок, насекомых и представителей других зоологических групп, изученных в этом отношении.

Вслед за этой историей с медиатором моллюсков произошла еще одна, похожая на серотониновую, как близнец. У моллюсков обнаружили и изучили еще один тип нейронов, стимулирующих сердце; физиологически активный продукт секреции этих нейронов удалось в 1977 г. химически идентифицировать. Им оказался небольшой, построенный всего из 4 аминокислот, пептид — *ФМРФ-амид* (фенилаланилметиониларгинилфенилаланинамид). И опять поспешили назвать ФМРФ-амид нейропептидом моллюсков. Но в 1982 г. обнаружилось, что антитела

к ФМРФ-амиду избирательно связываются с какими-то клетками нервной системы гидры и мозга млекопитающих, и этот факт, скорее всего, указывает на то, что у кишечнорастворимых и у млекопитающих имеются специфические нейроны, вырабатывающие ФМРФ-амид; и если это так, то такие нейроны, скорее всего, имеются и у представителей других зоологических групп.

Все те вещества, которые прежде назывались нейропептидами позвоночных, постепенно обнаруживаются в нервных системах других животных. То же самое можно сказать о непептидных, низкомолекулярных продуктах нейронной секреции: наборы этих продуктов проявляют несомненное сходство у всех животных, хорошо изученных в нейробиологическом отношении, будь это улитка или крыса, рак или пиявка.

6. Типы секреторного химизма специфических нейронов представлены и у не нервных клеток. Многим исследователям нервной системы казалось, что ей должна быть присуща некая биохимическая уникальность, т. е. что химические механизмы нервной деятельности выработались в процессе эволюции специально для этой цели и не представлены в других клеточных системах. Но тех, кто находил уникальные на первый взгляд механизмы, в конечном счете всегда ждало разочарование. Возможно, что уникальности просто нет, а если она и существует, то на каком-то другом уровне, а не на уровне продуктов нейронной секреции: те же самые продукты рано или поздно обнаруживаются у железистых клеток, не принадлежащих к нервной системе.

7. На выходах нервной системы продукты нейронной секреции управляют эффекторными клетками. Исполнительные органы, или эффекторы, животных построены из однородных или разнородных наборов клеток, специализированных для выполнения определенной функции. Сюда относятся, например, сократительные клеточные элементы, обеспечивающие движение организма или отдельных его частей: волокна, из которых построены наши скелетные мышцы; гладкомышечные клетки, входящие в состав желудочно-кишечного тракта и других внутренних органов, и т. д. Хорошо известны и другие формы эффекторных клеток: клетки различных железистых и ресничных эпителиев, хроматофоры, электроплаксы электрических органов и т. д. Чаще всего эффекторные клетки бывают иннервированными, в этих случаях их деятельность контролируется медиаторными веществами, которые выделяются иннервационным аппаратом. Для многих мышц позвоночных и беспозвоночных известно, посредством каких медиаторов вызывается их сокращение. В некоторых случаях, когда мышца обеспечена не только возбуждающей, но и тормозящей иннервацией, выяснена и химическая природа медиаторов; вызывающих расслабление. Так, на одной из мышц мидии (мор-

ской двустворчатый моллюск) показано, что сокращение здесь происходит вследствие нейронной секреции ацетилхолина, а расслабление — вследствие секреции серотонина. Локомоторные мышцы насекомых чаще всего сокращаются благодаря секреции глутаминовой кислоты, источником которой являются возбуждающие моторные нейроны; медиатором тормозящих моторных нейронов в этом случае служит гамма-аминомасляная кислота. Известно немало других медиаторных веществ, привлекаемых к управлению мышцами. Те же самые медиаторы могут управлять другими эффекторными клетками. Например, серотонин бывает посредником влияния иннервационного аппарата на биения ресничек, на секрецию слизи.

До сих пор шла речь об участии продуктов нейронной секреции в управлении деятельностью таких эффекторных клеток, которые получают прямую иннервацию. Иногда иннервированной бывает только часть эффекторных клеток органа, но иннервированные клетки связываются с неиннервированными таким образом, что и последние попадают под нервный контроль. При полном отсутствии прямой иннервации эффекторного органа он может контролироваться теми продуктами нейронной секреции, которые попадают в кровь и функционируют в роли нейроморфонов. Так или иначе, нервная система выполняет свою интегративную функцию в организме и осуществляет контроль над его эффекторными системами, при посредстве физиологически активных продуктов секреции специфических выходных нейронов.

8. В пределах нервной системы продукты нейронной секреции управляют секреторной деятельностью нейронов. Иными словами, внутри мозга происходит, в цитофизиологическом смысле, то же самое, что и на выходах: нейрон, будучи железистой клеткой, выделяет секрет, под влиянием которого другие нейроны начинают секретировать сильнее или слабее.

Взаимодействие между нейронами посредством продуктов управляемого секреторного процесса представляет именно ту форму межклеточных отношений, которая лежит в основе нервной деятельности. Это не исключает возможности иных межклеточных отношений в нервной системе, например электрического взаимодействия или взаимодействия посредством метаболитов, не относящихся к продуктам управляемой секреции.

Впервые в истории науки к выводу о взаимодействии нейронов мозга посредством продуктов секреции пришел профессор Казанского университета А. Ф. Самойлов (1867—1930), который в 1924 г. писал: «Везде, где нет слияния между пограничными клетками и где процесс возбуждения должен перейти с одной клетки на другую, будь то синапс Шеррингтона в центральной нервной системе, будь то граница между эфферентными нервными волокнами и эфферентными органами, мы поймем особен-

ности передачи возбуждения, и потерю во времени, и односторонность передачи, и суммирование, и др., если примем, что из двух соприкасающихся клеток одна выработала в себе способность выделять раздражающее вещество, а другая — способность реагировать на это вещество». Это предвидение, которое Самойлов, обосновывая результаты своих экспериментальных электрофизиологических исследований, оказалось правильным, и мы вправе, хотя бы с опозданием, отнести Самойлова к числу великих физиологов, имена которых составляют гордость отечественной и мировой науки.

Правда, в приведенной цитате речь шла только о «передаче возбуждения». Еще речи не было о том, что клетка, отвечая на «раздражающее вещество», может реагировать торможением, угнетением своей специфической деятельности. Но уже вскоре Самойлов получил экспериментальные доказательства, подтверждающие тот факт, что тормозные явления в мозге обязаны посредничеству продуктов нейронной секреции. В этом вопросе он был пионером и пришел к правильному пониманию раньше, чем другие.

О механизме управления нейронной секрецией современной науке уже известно многое. Интенсивность секреции определяется непосредственно уровнем потенциала на секреторной мембране. Управление секрецией в конечном счете сводится к управлению этим потенциалом, а он сдвигается под влиянием сдвига потенциала хемочувствительной мембраны, расположенной, как и секреторная, на поверхности нейрона. Коротко об этом можно сказать так: клеточной секрецией управляет клеточная рецепция. Нередко хемочувствительная мембрана бывает расположена вблизи секреторной: такая ситуация представлена, например, в небольших короткоотростчатых нейронах, в случаях дендритной секреции, при регуляции аксонной секреции пресинаптическими окончаниями. Во всех этих случаях рецепция сопряжена с секрецией напрямую, сдвиг потенциала рецепторной, хемочувствительной мембраны при действии на нее медиатора непосредственно отражается на потенциале секреторной мембраны, и управление секреторным процессом со стороны клеточных рецепторов оказывается очень точным, градуальным. Значительно большие трудности для сопряжения рецепции с секрецией возникают в нейронах, имеющих большую протяженность, где хемочувствительная и секреторная мембраны оказываются на разных концах клетки. Эти трудности преодолеваются с помощью особого механизма — возбуждения, распространяющегося от одного участка клетки к другому с некоторой измеримой скоростью. Именно эту скорость измерил в свое время Гельгольц, увидевший в изучаемом явлении совсем иной физиологический смысл. При таком способе сопряжения рецепции с секрецией в той или иной степени теряется высокая точность управления секрецией. Это происходит потому, что распростра-

няющееся возбуждение (нервные импульсы), которое сообщает секреторному участку нейрона о состоянии рецепторного участка, генерируется согласно правилу «все — или ничего».

В этом пункте снова возник повод напомнить о том, что роль, механизма, называемого нервным импульсом, в течение долгого времени переоценивали, придавая этому, в сущности, вспомогательному механизму первостепенное значение. Для лучшего понимания ситуации, которая на протяжении долгого времени складывалась в науке о нервной системе, может быть полезной следующая аналогия. Представим экспертный совет, собравшийся, чтобы обсудить какой-то вопрос и принять решение. Некоторые члены совета глуховаты и пользуются слуховыми аппаратами. Было бы наивным придавать этим аппаратам чрезмерное значение и думать, что они существенно влияют на механизм принятия решения. Существенно повлиять может только поломка слухового аппарата. Для нейронных систем, элементы которых взаимодействуют посредством продуктов секреции, нервный импульс — тот же слуховой аппарат: в нем нет нужды, пока расстояния невелики и секреторная мембрана хорошо «слышит» то, что делается на рецепторной. Не будь больших расстояний, вся нервная деятельность могла бы осуществляться без нервных импульсов.

9. На входах нервной системы действуют медиаторные механизмы, подобные тем, которые осуществляют межнейронные взаимодействия и влияние нейронов на эффекторные клетки. Физиологией органов чувств накоплены знания о механизмах влияния сенсорных клеток на афферентные нейроны. Это все тот же механизм сопряжения рецепции с секрецией.

Свет, попадая на фоточувствительную молекулу рецепторной клетки глаза, в конечном счете оказывает влияние на интенсивность секреции медиатора этой клеткой; для достижения этой конечной цели в клетке имеется ряд механизмов, обеспечивающих соответствие между рецепцией света и секрецией медиатора. Механическое усилие, оказываемое на ресничку сенсорной клетки органа боковой линии, вызывает большее или меньшее отклонение реснички в ту или иную сторону и, соответственно, большее или меньшее усилие или торможение секреции медиатора. Действие тех или иных внешних факторов на свободные окончания тех или иных афферентных нейронов тоже эффективно постольку, поскольку оно сказывается на секреторном процессе. И так далее.

Знак влияния внешнего фактора на секрецию, по-видимому, может быть каким угодно. Известны животные, у которых при попадании света на фоторецепторную клетку глаза секреция медиатора этой клеткой усиливается; известны другие, у которых в аналогичной ситуации секреция уменьшается. Эти различия нейтральны по отношению к физиологии зрения, каждый из этих

вариантов обеспечивает адекватное введение зрительной информации в систему, служащую для ее обработки. Но как не похожа эта реальность на представление, согласно которому энергия внешнего раздражения трансформируется в органах чувств в «энергию нервного тока»!

10. Продукты нейронной секреции не специализированы для оказания специфических влияний на управляемые клетки. Выше уже приводились примеры того, что одно и то же медиаторное вещество может оказывать возбуждающее воздействие на одни клетки и тормозящее на другие. Говорилось, в частности, о сердечной мышце моллюска, на которую серотонин оказывает стимулирующее влияние, и о другой мышце, которая под воздействием серотонина расслабляется. Изучая, как действует серотонин на мембрану нервных клеток моллюска (например, виноградной улитки, которая удобна для таких экспериментов, так как у нее крупные индивидуально различимые нейроны), нейрофизиологи обнаружили, что разные нейроны отвечают на этот медиатор по-разному: одни деполяризуются и возбуждаются, другие гиперполяризуются и тормозятся, третьи проявляют периодические осцилляции (колебания мембранного потенциала). Более того, оказалось, что возбуждающие эффекты серотонина на разные нейроны могут иметь разную ионную природу, и то же касается тормозящих эффектов.

Создается впечатление, что это общее правило: медиаторы амбивалентны, каждое медиаторное вещество способно обеспечить эффекты, различающиеся как по знаку, так и по ионным механизмам. Во всяком случае, несомненные свидетельства амбивалентности имеются для тех медиаторов, которые изучаются довольно давно и о которых накоплено относительно много сравнительных данных.

Выводу об амбивалентности медиаторов противоречит мнение, согласно которому медиаторы следует делить на возбуждающие и тормозящие. Сторонники этого мнения о большинстве медиаторных веществ предпочитают не говорить, так как доступные факты трудно уложить в эту схему, но называют два возбуждающих (глутамат и аспартат) и два тормозящих (гамма-аминомасляная кислота и глицин) медиатора. В действительности, однако, названные аминокислотные медиаторы тоже амбивалентны: известны и хорошо изучены клеточные мишени, возбуждаемые медиатором, который называют тормозящим, и наоборот.

И все же заключение об амбивалентности медиаторов нуждается в оговорках. Когда говорят об отсутствии специфичности в действии медиаторного вещества, имеют в виду те эффекты, которые называют постсинаптическим возбуждением и торможением, т. е. эффекты, регистрируемые электрофизиологической аппаратурой. Думать, что этим ограничиваются все эффекты ме-

диатора, было бы наивным. Не исключено, что в каких-то других своих эффектах (о существовании которых нейробиология, скорее, догадывается, чем знает) медиаторные вещества проявляют специфичность.

11. Спектры постсинаптических эффектов разных медиаторов сходны между собой. В рассказе об амбивалентности серотонина отмечалось, что его возбуждающие и тормозящие эффекты могут иметь разные ионные механизмы. Например, ведущая к возбуждению постсинаптической клетки деполяризация может быть достигнута как увеличением натриевой, так и уменьшением калиевой проводимости; противоположное изменение каждой из этих проводимостей может дать противоположный, тормозящий эффект. Короче, разнообразие эффектов серотонина на мембранный потенциал обеспечивается тем, что этот медиатор умеет открывать или закрывать некоторые ионные каналы. Но таким же набором ионных эффектов может обладать совсем другое медиаторное вещество, например ацетилхолин. Чем больше детализируются знания о медиаторах и их эффектах, чем на большем разнообразии клеток исследуются эти эффекты, тем больше обнаруживается сходства в способах действия разных медиаторов. Каждый медиатор способен создавать разнообразные эффекты, но сами разнообразия сходны, и в результате получается, что медиаторы как бы дублируют друг друга.

Перспективы теоретической нейробиологии. Такова нейробиологическая реальность, и она не может не возбуждать вопросов.

Предложенное выше видение реальности само по себе уже является попыткой ответа на вопрос — тот вопрос, на который следует отвечать в первую очередь: что собой представляет субстрат нервной деятельности? Эмпирические обобщения, рассмотренные в предыдущем разделе, дают первичное описание картины этого субстрата. Если эта картина рассмотрена правильно и соответствует реальности на самом деле, а не только в нашем воображении, она может стать основой для обобщений более высокого, теоретического уровня. Знания о гетерогенности нейронных систем должны быть концептуализированы.

Будущая нейробиологическая теория должна, по-видимому, ответить на вопрос о том, как функционируют гетерогенные нейронные системы. Тот факт, что организация нейронов в систему неизменно сочетается с разнообразием продуктов секреции, обладающих сходными свойствами, оказывается наиболее трудным для понимания. Американский нейробиолог Э. Кэндел, автор переведенной на русский язык монографии «Клеточные основы поведения» (1980), писал, что нервную систему в принципе можно было бы построить, используя только один медиатор, варьируя типы, комбинации и расположение рецепторов в постсинаптических клетках и последовательность их активации.

Если эти доводы, убедительные для нейробиолога, неприемлемы для реальных нервных систем, значит, нейробиолог не понимает чего-то важного в своем деле.

Концептуализация должна коснуться и сравнительно-нейробиологических знаний о том, что химическая гетерогенность нейронов столь консервативна. На основании знаний о длительном эволюционном пути хордовых представляется неправдоподобной мысль о том, что в примитивной нервной системе какой-нибудь червеподобной пескоройки (личинки миноги) или в единственном нервном узелке асцидии наблюдается, в общем, тот же самый набор нейронов, из которого построены нейронные системы нашего мозга. Факты, однако, показывают, что у самых разных организмов, обладающих нервной системой, имеются одни и те же типы секреторного химизма нейронов, одни и те же способы действия медиаторных веществ. Теория должна ответить на вопрос о происхождении разнообразия нейронов и о том, по каким правилам складываются гетерогенные нейронные популяции.

Короче, нейробиологическая теория, т. е. биологическая теория нервной системы, будет, по-видимому, формироваться как теория гетерогенных клеточных систем.

Хотя современная наука еще не располагает разработанной теорией гетерогенных нейронных систем, было бы неправильным считать, что в этом направлении совсем ничего не сделано. Разными авторами высказывались и продолжают высказываться разные по своему масштабу и значению соображения, некоторые из них могут оказаться элементами будущей теории. В качестве примера можно привести уже приведенную выше мысль Х. С. Коштыянца о существовании единстве химических механизмов нервной деятельности у всех организмов, обладающих нервной системой. Эту мысль, впервые высказанную еще в 30-х годах, Коштыянец теоретически оформил в 50-е годы, выдвинув положение о том, что нервная система унаследовала системы химической регуляции, которые существовали до ее возникновения.

Он писал в одной из своих последних работ о том, что ацетилхолиновая система уже в донервный этап имела отношение к таким физиологическим процессам, как регуляция активного транспорта ионов, электрическая возбудимость и ритмическая или периодическая электрическая активность, и, наконец, к таким процессам, как возникновение и распространение возбуждения и разные формы автоматических движений. С появлением в филогенезе животных нервной системы ацетилхолин и холинэстераза как агенты химической регуляции более древних форм включаются в сложную цепь биохимических процессов нервной системы, играя в этой цепи важную функциональную роль.

В научном коллективе, которым руководил Коштыянец, к началу 60-х годов сложилась концепция смены функций медиато-

ров. Особенно большой вклад в ее разработку внес видный советский эмбриолог Г. А. Бузников, чьи исследования, посвященные донервным функциям медиаторных веществ, привели к созданию новой области экспериментальной эмбриологии. Согласно этой концепции, детально обоснованной в монографии Г. А. Бузникова «Низкомолекулярные регуляторы зародышевого развития» (1967), ацетилхолин, серотонин и другие известные из нейрофизиологии медиаторные вещества, регулирующие процессы клеточного метаболизма и митоза в раннем онтогенезе, позже выступают в роли локальных гормонов и лишь вслед за тем становятся синаптическими передатчиками. Сходным образом функции медиаторных веществ могли меняться в филогенезе.

Эти идеи указывают путь к ответу на вопрос о том, как возникло разнообразие нейронов. Оно могло возникнуть на основе существовавшего разнообразия веществ-регуляторов, точнее, тех из них, которые на донервном этапе истории выделялись из железистых клеток с помощью секреторного механизма, управляемого мембранным потенциалом.

Имеются и другие теоретические разработки, облегчающие понимание того, как произошло присущее нервным системам разнообразие нервных клеток. Автором этого очерка было обнаружено и описано явление медиаторного изохимизма гомологичных нейронов. Существование явления состоит в следующем. Пользуясь приемами, разработанными классической сравнительной анатомией, можно установить гомологию отдельных клеточных групп, иногда даже гомологию индивидуальных уникальных нейронов, относящихся к разным, порой весьма далеким друг от друга нервным системам. При этом оказывается, что гомологичные нейроны обладают одинаковым секреторным химизмом. Это впервые было показано на материале гигантских нейронов моллюсков, а позже было подтверждено другими авторами на разных объектах.

Факты, свидетельствующие об изохимизме гомологичных нейронов, позволяют думать, что любые нейроны, имеющие сходный химизм, могут быть гомологичными, т. е. иметь общее филогистогенетическое происхождение. Это означало бы, что нейроны разных типов химизма имеют разную родословную — происходят от разных донервных предковых клеток. Возвращаясь к идее о существовавшем разнообразии, можно внести в нее существенное уточнение: возникновению нервной системы могло предшествовать разнообразие железистых клеток, специализированных для секреции веществ-регуляторов.

Важным аргументом в пользу этой гипотезы *полигении* (множественного происхождения) нейронов служат полученные недавно данные, свидетельствующие о наличии эпителиальных клеток, изохимичных специфическим нейронам, у древних, примитивных животных. Особенно интересно, что такие клетки об-

наруживаются в составе эпителия ресничных желобков и бороздок, — ведь нервная трубка позвоночных, дающая начало головному и спинному мозгу, развивается на месте ресничного желоба как его производное. Не ресничные ли желоба древних многоклеточных животных были тем местом, где создавалось разнообразие нейронов?

Наши недавние исследования в этом направлении проводились на организмах, близких к предкам позвоночных, — оболочниках (асцидии и их личинки), бесчерепных (ланцетник). Эти животные сохранили присущий предкам хордовых способ питания, они фильтраторы; отцеженные из морской воды частицы транспортируются к отверстию пищевода по эпителиальному желобу — эндостилу, в котором имеются клетки, выделяющие слизь, и клетки, которые гонят слизь и прилипают к ней частицы к пищеводу. Исследование показало, что по всей длине эндостилия в его составе имеются эпителиальные клетки, специализированные для секреции серотонина (и, по-видимому, физиологически активного пептида — кальцитонина). Выше уже говорилось о том, что во многих многоклеточных системах серотонин стимулирует и биения ресничек, и секрецию слизи. Функцию серотониновых клеток эндостилия легко себе представить: продукт их секреции, оказывая синергичное (согласованное) воздействие на ресничные и железистые эффекторные клетки желоба, может служить активатором всей системы. Какую-то иную регуляторную функцию могут иметь клетки, специализированные для секреции катехоламина, которые тоже найдены нами в составе эндостилия. В этом простейшем эпителиальном органе обнаруживается около десятка типов клеток, и некоторые из них (а именно клетки, продуцирующие серотонин и катехоламин) наглядно демонстрируют, какими могли бы быть анцестральные клетки соответствующих типов нейронов.

Очевидно, что вопрос о происхождении гетерогенности, присущей нейронным системам, относится к тем, которые не только поставлены, но и разрабатываются. Важно, что работа в этом направлении уже ведется, а насколько плодотворны предлагаемые подходы, покажет будущее.

Сказанное, хотя и в меньшей степени, относится к вопросу о том, как реализуется клеточная гетерогенность, какое место она занимает в механизмах функционирования нейронных систем. Здесь полезным может оказаться подход, подобный тому, который только что был применен при обсуждении вопроса о функции серотониновых секреторных клеток в эндостиле: серотонин может быть фактором, интегрирующим синергичное участие разных клеток системы в целостной реакции.

Сходным образом в гетерогенной нейронной системе специфический секрет может быть фактором, обеспечивающим согласованное участие клеточных мишеней в построении специфической, синергии.

Удобным материалом для иллюстрации могут служить некоторые результаты изучения клеточных механизмов поведения. Такие исследования чаще всего проводят на относительно просто устроенных нервных системах беспозвоночных, среди которых особенно популярны заднежаберные и легочные моллюски, имеющие крупные нейроны.

Пионером нейрофизиологического изучения отдельных, идентифицируемых нейронов моллюсков была работавшая во Франции Анжела Арванитаки, которая ввела в лабораторную практику два замечательных объекта: изолированный абдоминальный ганглий морского моллюска аплизии и изолированное кольцо ганглиев наземной (виноградной) улитки. В конце 50-х годов оба препарата уже использовались несколькими коллективами исследователей. В 1962 г. советскими нейробиологами был найден объект, обладающий еще более крупными нервными клетками, — морской голожаберный моллюск тритония. Советские ученые начали микроэлектродные исследования на нейронах тритония; в 1965 г. их продолжили в Англии и США; в 1967 г. американский физик Деннис Уиллоуз опубликовал интересную работу, в которой впервые успешно попытался проанализировать клеточные механизмы поведения.

В отличие от своих предшественников, Уиллоуз имел дело не с клетками нервного узла, вырезанного из моллюска, а с клетками целого, свободного движущегося животного. Понятно, что ввести микроэлектроды в определенные, идентифицированные под контролем микроскопа нейроны целого животного и регистрировать активность этих нейронов в условиях, когда моллюск проявляет различные поведенческие акты, было необычайно трудным делом, но Уиллоуз с помощью остроумных методических решений успешно преодолел эти трудности. Им были получены впечатляющие результаты о нейронных коррелятах поведения, был дан образец, которому старались следовать все, кто решался ставить аналогичные эксперименты на тритонии или на других моллюсках.

Рассмотрим в качестве примера специфическую поведенческую реакцию моллюска — так называемую «реакцию пробуждения». Виоградную улитку (речь пойдет именно о ней, потому что здесь больше собственного опыта, но рассматриваемая реакция представлена и у других форм), находящуюся в состоянии спячки или укрывшуюся в раковине вследствие защитного рефлекса, можно побудить к деятельности подходящим раздражением, например почесыванием поверхности мантии через окошечко, сделанное в раковине. При достаточной длительности и интенсивности такого раздражения возникает поведенческая реакция. В ней различаются отдельные компоненты: расслабляются ретракторные мышцы, которые до того втягивали ногу и щупальцы; включается генератор локомоции; по подошве начинают пробегать мышечные волны; начинает работать генера-

тор ритмических движений рта и глотки, обеспечивающих соскребывание пищи и поступление ее в пищевод; учащаются сердцебиения и т. д. Сушественно вот что: все названные компоненты поведенческого ответа обязаны посредничеству одного и того же медиаторного вещества — серотонина. Серотонин, секретируемый специфическими нейронами, управляет своими мишенями как контактно, так и дистантно. Строго говоря, его нельзя назвать ни нейротрансмиттером, ни нейрогормоном — он сочетает свойства гормона и синаптического передатчика. Хорошо изучены клеточные механизмы активирующего действия серотониновых нейронов на нейронный генератор движений рта и глотки. Это активирующее влияние описывается в понятиях синаптической передачи и регистрируется в виде постсинаптических потенциалов. Напротив, расслабляющее действие серотонина на ретракторы, может быть, реализуется гормональным путем, так как в ретракторах пока не удавалось наблюдать прямой серотониновой иннервации. Серотонин попадает в кровь скорее всего в сердце. Сердце богато снабжено секреторными окончаниями серотониновых нейронов. Выходящий из этих окончаний серотонин контактно (т. е. как синаптический передатчик) действует на клетки миокарда, стимулируя сердцебиения. Тут же он превращается в гормон и уносится кровью к отдаленным мишеням (серотонин-чувствительным клеткам).

Анализ элементарных механизмов «реакции пробуждения» показывает, что серотонин выступает здесь в роли фактора, интегрирующего эту поведенческую реакцию. Интегрирующее действие серотонина осуществляется не на каком-то определенном уровне иерархической структуры управления поведением, например на уровне эффекторов или на уровне командных нейронов: уровни различны. Сушественно, однако, что отдельные системы, участвующие в выполнении «реакции пробуждения», в том или ином своем звене обеспечены такими рецепторами серотонина, которые позволяют этим системам реагировать на серотонин согласованно. Одни нейроны возбуждаются, другие тормозятся; одни мышцы активируются, другие расслабляются; ветвь аксона той же серотониновой клетки, которая активирует генератор жевания, идет к слюнной железе, — очевидно, затем, чтобы одновременно активировалась секреция слюны; серотонин активирует секрецию подошвенной слизи и биения подошвенных ресничек, — очевидно, затем, чтобы способствовать продвижению улитки по субстрату. Разнообразие клеточных рецепторов серотонина, разнообразие ионных механизмов ответа разных клеток на это вещество приобретает глубокий смысл — они служат тому, чтобы клетки и органы участвовали в поведении, вызванном серотонином, согласованно.

Можно просто ввести серотонин в полость тела улитки, и при этом наблюдается хорошо скоординированная «реакция пробуждения» со всеми ее компонентами. Этот эксперимент грубо-

ват, в нем больше везения, чем смысла, — это станет понятным из дальнейшего; и все же он демонстративен, поскольку показывает, что разные типы рецепторов, реагирующих на серотонин, распределены не случайно и беспорядочно, а обеспечивают некое упорядоченное состояние системы при появлении медиаторного серотонина в окружающем клетки растворе.

Представляется весьма вероятным, что медиаторные вещества имеют не только ту «передаточную» функцию, с которой нейрофизиологи уже давно знакомы, но и другую функцию — интегративную. Этим бы легко объяснилась амбивалентность медиаторов и способность их дублировать друг друга, ведь каждое из них должно создавать свою синергию, т. е. обеспечивать весь набор синаптических эффектов.

Если так, то «поведенческий репертуар» гетерогенной нейронной системы можно представить как набор синергических состояний, каждое из которых интегрировано специфическим химическим агентом. К такой системе применима формула: один медиатор — одна синергия, и разнообразие типов нейронной секреции становится здесь мерой разнообразия «поведения». Слово «поведение» взято в кавычки по той причине, что речь шла о состояниях нейронной системы, а не о собственно поведении животного. Пример с «реакцией пробуждения» улитки был примером поведенческим, но на самом деле это скорее исключение, чем правило. Если продукты нейронной секреции и выполняют интегративную функцию, то, скорее, в локальных компартаментах нервной системы, чем на уровне всего организма.

Конечно, и на организменном уровне имеются синергии, управляемые физиологически активными веществами, но эти синергии строятся гормонами. Изучение механизмов гормонального управления эффекторами, взаимодействия между гормонами и т. д. может многое дать для понимания механизмов нервной деятельности, но это еще не нервная деятельность, — гормональные механизмы медленны и инерционны. Интеграция поведения улитки серотонином близка к гормональной, хотя здесь сушественную роль играет и быстрое, контактное управление мишенями. В собственно нервной деятельности определяющими становятся контактные химические взаимодействия между нейронами, т. е. взаимодействия через узкую межклеточную щель; если медиатор не выходит за пределы локальной нейронной системы, то одно и то же медиаторное вещество может выполнять разные интегративные функции в разных участках одной нервной системы.

Вот почему пример с «реакцией пробуждения» не очень хорош: здесь сфера действия вещества — весь организм. Это не типичный, а предельный случай. В реальных условиях сфера действия медиатора в большей или меньшей степени локализована. Даже в рассмотренном нами примере, в котором разбирались интегративная функция серотонина у улитки, можно найти

указания на необходимость такой локализации. Представим себе, что улитка ползет по субстрату, с которого нечего взять в пищу, и вдруг натывается на хорошую еду: генератор пищедобывательной моторики в этих условиях следует активировать, а генератор локомоции активировать ни к чему, его лучше притормозить. Прежняя серотониновая синергия становится бессмысленной: если ввести улитке серотонин или заставить возбуждаться и секретировать все серотониновые нейроны, улитка проползет мимо пищи.

И действительно, серотониновые нейроны улитки не представляют собой подобия нейросекреторного ядра, в котором все клетки электрически связаны и обязаны возбуждаться одновременно. Активацию пищедобывательной моторики обеспечивают две симметрично расположенные нервные клетки (гигантские метациеребральные нейроны). Эти серотониновые клетки могут возбуждаться и затормаживаться независимо от других (например, от клеток, обеспечивающих учащение сердцебиений). У некоторых видов моллюсков парные метациеребральные клетки бывают электрически связаны между собой, и это понятно — ведь они всегда делают общее дело. Секреторные окончания отростка каждой из метациеребральных клеток ветвятся в нейропиле (войлоковидном сплетении нервных волокон) каждого из двух буккальных ганглиев, которые совместно управляют пищедобывательной моторикой. Если при «реакции пробуждения» сферой действия серотонина становился чуть ли не весь организм улитки, то при отдельной активации метациеребральных клеток эта сфера ограничивается нейропилем буккальных ганглиев. Здесь, в буккальном ганглии, одни нейроны, как уже говорилось, возбуждаются, другие тормозятся серотонином, т. е. складывается своя, локальная серотониновая синергия (строго говоря, к компонентам этой синергии относятся и другие клеточные элементы, получающие прямую иннервацию от гигантских серотониновых метациеребральных клеток — некоторые мышцы, слюнные железы и др.).

Среди нейронных аппаратов, ведающих специфическим поведением; аппарат, расположенный в буккальных ганглиях и ведающий пищедобывательной моторикой моллюсков, наиболее исследован. В разных нейробиологических лабораториях мира проводятся детальные, поклеточные микроэлектродные исследования этого аппарата у нескольких видов брюхоногих моллюсков (у виноградной улитки, аплизии, большого прудовика, роговой катушки и некоторых других форм). Накопленные данные показывают, что периодически сменяющим одна другую фазам мышечных сокращений и расслаблений сложно устроенного моторного аппарата ротоглоточной области соответствуют меняющиеся нейронные синергии. Но способ их организации пока неизвестен. Дальнейшие исследования позволят ответить на важный вопрос: реализуется ли при этом химическая гетерогенность

системы, т. е. функционирует ли она по правилу «один медиатор — одна синергия». Серотонин, который активирует буккальную моторику в целом, действуя как бы «надфазово», вряд ли может быть медиатором, ответственным за какую-то из фазовых синергий этой моторики. Пока экспериментальные данные, полученные при изучении серотонина, не отвечают на этот вопрос, а только подсказывают возможный путь к получению ответа.

Итак, нейробиологии предстоит концептуализировать знания о химической гетерогенности нейронных систем и осознать, как реализуется эта гетерогенность в функционировании нервной системы. Развитие экспериментальных исследований, в особенности исследований, касающихся клеточных механизмов поведения, вплотную приблизило нейробиологию к получению ответа на этот вопрос.

Само собой разумеется, что правило «один медиатор — одна синергия» есть идеализация, позволяющая описывать функционирование нейронных систем, пренебрегая анатомическими связями между нейронами. В такой идеализованной нейронной системе необходимо и достаточно, чтобы каждая клетка контактировала с каждой (например, в волокнистом войлоке — нейропиле), а специфичность связей обеспечивается наличием у разных клеток определенных рецепторов к определенным медиаторным веществам. В реальных нервных системах медийнопиле в той или иной степени анатомически организован.

Но ведь и традиционные нейронные схемы, в которых специфичность связей обеспечивается только анатомическими средствами, есть не что иное, как идеализация. Пренебрегать разнообразием медиаторов и утверждать, что «всю нервную систему в принципе можно было бы построить, используя только один медиатор» (Кэндел, 1980), можно только потому, что сферу действия медиатора мыслят ограниченной до теоретического предела — одной синаптической щели. В рамках такой идеализации недопустимо, чтобы медиатор функционировал за пределами «своего» контакта. Как только это произойдет, система разрушится. Но существуют ли идеальные химические синапсы, обеспеченные абсолютными диффузионными барьерами, в природе?

Любопытно, что авторы, которые брались за описание строения синапсов у моллюсков и начинали с этой целью изучать их нейропиле в электронный микроскоп, неизменно выражали полное недоумение результатами своего исследования: синапсов не было! Или же их было чрезвычайно мало — настолько мало, что представлялось невозможным объяснить, как эти немногочисленные контакты могут обеспечить многочисленность связей между нейронами, регистрируемых электрофизиологическими методами. Чтобы разобраться в этой странности, группа английских исследователей предприняла следующий эксперимент. Был взят нейрон, про который заведомо было известно, что он образует мно-

жественные моносинаптические (т. е. прямые, не опосредованные другими нейронами) связи с клетками двух ганглиев окологлоточного нервного кольца пресноводной улитки катушки. В этот нейрон ввели метку, позволяющую находить ветви его отростка на ультратонких срезах нейропиля, и проследили за этими ветвями в электронный микроскоп. Синапсов не было! Наполненные секреторными пузырьками ветви меченого отростка переплетались с многочисленными ветвями отростков других нейронов, не образуя никаких картин, которые свидетельствовали бы о существовании индивидуальных изолированных контактов. Судя по электронно-микроскопическим результатам, возбуждение изученного нейрона должно приводить к появлению медиатора (в данном случае это дофамин) в межклеточной жидкости определенных, обширных зон нейропиля. Постсинаптические потенциалы при этом, очевидно, регистрируются в тех клетках, отростки которых погружены в этот матрикс и имеют дофаминовые рецепторы того или иного рода. Эти потенциалы могут ничем не отличаться от тех, которые приписываются существованию синапсов и специфических анатомических связей.

Здесь можно повторить то, что голословно утверждалось в начале этого раздела: при том реальном строении, которое имеет нейропилль моллюсков, их нервная система и не могла бы функционировать, не будь в ней разнообразия продуктов секреции.

В какой степени это относится к другим, менее изученным нервным системам?

В разных группах беспозвоночных, как правило, наблюдается такое же ганглионарное строение нервной системы и такая же организация нейропиля, как у моллюсков. Сходство настолько велико, что выводы, сделанные при изучении нейробиологии моллюсков, будет, по-видимому, несложно перенести на других беспозвоночных.

В мозге млекопитающих (и других позвоночных) светооптическая и электронная микроскопия выявляют многочисленные синаптические контакты, что указывает на необходимость специального анализа. Особенно важным представляется выяснить, насколько эти контакты изолированы. Известно, что при введении в ткань мозга экзогенных веществ, они без затруднений проникают в синаптическую щель. Известно также, что медиаторы, секретируемые в центральных синапсах, обнаруживаются и во внесинаптическом пространстве. Эти наблюдения свидетельствуют об отсутствии или по крайней мере о слабости диффузионных барьеров. Если синапсы действительно не изолированы, то ситуация немногим отличается от наблюдаемой в нейропиле моллюсков: сферой действия медиатора может быть больший или меньший участок нервной ткани, в котором теоретически мыслимо выполнение медиатором интегративной функции.

В связи с вышесказанным привлекает внимание разрабатываемое современной нейробиологией представление о надклеточных структурных единицах нервной системы. Их называют по-разному, чаще всего *модулями*. Это локальные упорядоченные структуры, построенные из нескольких сотен или тысяч нейронов, т. е. сравнимые по сложности с ганглием моллюска. В предисловии к переведенной на русский язык книге Дж. Эделмена и В. Маунткасла «Разумный мозг» (1981) известный американский нейробиолог Ф. Шмитт говорит об этих структурах следующее: «Они характеризуются широким дендро-дендритным синаптическим взаимодействием и градуальными электротоническими процессами, подобными тем, какие имеют место в сетчатке глаза». (Шмитт называет процессы электротоническими, подразумевая отсутствие нервных импульсов, без помощи которых, как известно, обходится сетчатка; размеры модуля таковы, что в нем возможно прямое, «электротоническое» сопряжение рецепции с секрецией.) Модули имеют гетерогенный нейронный состав, размеры их таковы, что здесь достаточно легко представить себе функционирование синергиями, управляемыми специфическими нейротрансмиттерами.

Но, как уже говорилось, теоретически допустимо, что сфера действия трансммиттера ограничивается синаптической щелью, и в этом случае функционирование системы должно описываться своей, особой теорией.

Думается, что перед будущей нейробиологией не встанет вопрос: какое из двух описаний правильное и какое ошибочное? Полезными окажутся оба, если они на самом деле выразят обе крайние ситуации. Зная теоретические пределы диапазона, нейробиология найдет на нем место для каждой реальной нейронной системы.

В переживаемый нами период развития естественнонаучных знаний о мозге впервые ясно осознано, что существуют два совершенно разных вопроса, которые до того смешивали в один: Как устроен мозг? Как могла бы быть устроена некая система, выполняющая функции управления, координации, счета и т. п.? Разделение этих вопросов повлекло за собой поляризацию интересов. Те, кому интересно строить машины, заменяющие мозг, соревнующиеся с мозгом, порой побеждающие в таком соревновании, строят эти машины. Успехи этой области техники хорошо известны. Те, кому интересен мозг сам по себе, занимаются его изучением.

Впервые изучение мозга стало синтетическим. Прежде оно проводилось в рамках разных биологических дисциплин. Нейробиология извлекла определенные выгоды из того, что она наддисциплинарна (слово «наддисциплинарный» выражает ситуацию точнее, чем принятое «междисциплинарный подход»).

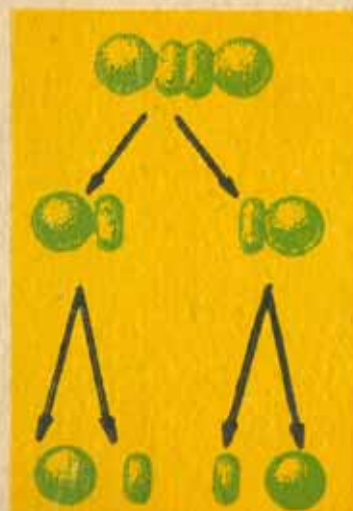
Впервые ясно осознана полезность для науки о мозге тех знаний, а также тех обобщений, которые накоплены биологией

при изучении других биологических объектов. Если прежде наука о мозге позволяла себе отворачиваться даже от такого фундаментального биологического обобщения, как клеточная теория, то теперь она находит для себя немало ценного даже в частных достижениях родственных биологических наук: в знаниях о механизме секреции гормонов и о составе секреторных органелл эндокринных клеток (эти знания оказались применимыми к механизму секреции медиатора нервными окончаниями); в знаниях о механизме действия токсинов, блокирующих клеточное деление, оказалось, что эти же токсины посредством тех же самых механизмов блокируют движение веществ по аксонам (аксонный транспорт); в знаниях об эволюции белковых молекул (это важно для понимания происхождения и способов образования нейропептидов — продуктов секреции специфических нейронов) и во многих других биологических знаниях, ставших нейробиологическими и вошедших в состав науки о нервной системе.

К сожалению, в кратком очерке нельзя было коснуться многого: нейробиологии развития, функциональной организации нейрона и т. д. Но вопросы, выбранные для обсуждения, — это не только сегодняшний день нейробиологии, но и тенденция ее развития. Вместе с тем они теснейшим образом связаны с историей науки о мозге. Идеи, унаследованные от науки прошлого, всегда накладывают отпечаток на работу современников и интерпретацию полученных результатов. В критические моменты возникает потребность понять: откуда все это? Почему ход мысли идет именно так, а не иначе? Вот почему полезно и необходимо работать, ориентируясь не только на будущее, но и на прошлое.



АКТУАЛЬНЫЕ ПРОБЛЕМЫ БИОЛОГИЧЕСКОЙ НАУКИ



**АКТУАЛЬНЫЕ
ПРОБЛЕМЫ
БИОЛОГИЧЕСКОЙ
НАУКИ**

ББК 74.264.5
А43

А. В. Яблоков, Д. А. Сахаров, Д. А. Криволицкий, С. Г. Инге-Вечтомов, А. А. Нейфах, С. В. Мейен, В. Л. Тихомирова.

Рецензенты: старший научный сотрудник НИИ биофизики Минздрава СССР, кандидат биологических наук В. М. Митюшин; учитель-методист 199-й школы г. Москвы Б. А. Меркулов; учитель 930-й школы г. Москвы Н. В. Статкевич.

А43

Актуальные проблемы биологической науки: Пособие для учителя /А. В. Яблоков, Д.А.Сахаров, Д.А. Криволицкий и др.; Под ред. А. В. Яблокова. — М.: Просвещение, 1984.—208 с, ил.— (Б-ка учителя биологии).

Книга посвящена важным направлениям современной биологии, среди которых проблемы эволюционного учения, физиологии животных, экологии, генетики, биологии развития. В книге нашли отражение последние открытия в области молекулярной биологии, генетики, ботаники и зоологии. Книга будет способствовать повышению научно-теоретической подготовки преподавателя биологии средней школы. Оригинальные иллюстрации и схемы помогают усвоению текста.

А 430601100—468
103(03) — 84 Свод. пл. подписных изд. 1984 г.

ББК 74.264.5
57(07)

© Издательство «Просвещение», 1984 г.

Оглавление

От редактора 3

Глава I. Эволюционная теория сегодня 6
А. В. Яблоков

Глава II. Биология развития 41
А. А. Нейфах

Глава III. Наука о мозге — нейробиология 86
Д. А. Сахаров

Глава IV. Гены, белки и эволюция 101
С. Г. Инге-Вечтомов, В. Л. Тихомирова


Глава V. Происхождение главных групп высших растений 128
С. В. Мейен

Глава VI. Современная экология 165
Д. А. Криволицкий

Словарь терминов 198

Литература 205

OCR:

 <http://www.asenic.front.ru>