лаб. Дисциплин. Развития

Проф. А. Г. ГУРВИЧ

ТЕОРИЯ БИОЛОГИЧЕСКОГО ПОЛЯ

ИЗДАТЕЛЬСТВО СОВЕТСКАЯ НАУКА
МОСКВА
1944

Проф. А. Г. ГУРВИЧ

ТЕОРИЯ БИОЛОГИЧЕСКОГО ПОЛЯ

Государственное издательство
СОВЕТСКАЯ НАУКА
Москва — 1944

ЗФЦ
Г-950

В данной работе излагается совершенно оригинальная «теория биологического поля», которая, по мнению автора, имеет значение универсального биологического принципа. Основным в биологических явлениях является их направленность (векториальность). Отсюда следует уже практическая попытка выразить ее в форме поля—представления, заимствованного формально из физики.

В своих построениях автор исходит из представления о том, что поле клетки создает прежде всего упорядоченность движения молекул протоплазмы. Этим самым он одновременно дает новую теорию строения протоплазмы.

Теория биологического поля это прежде всего попытка дать объяснение явлениям развития и особенностей строения.

Созданная автором теория поля разрабатывается им более 30 лет; на русском языке она появляется впервые.

НАУЧНАЯ БИБЛИОТЕКА им. Горького 4
Б/N

ПРЕДИСЛОВИЕ

Я выпускаю в свет эту небольшую монографию не без некоторых колебаний. Разработка основных представлений о биологическом поле ведется мной, правда, с частыми и длительными многолетними перерывами, уже на протяжении 30 лет, тем не менее предлагаемая теперь редакция является в сущности лишь новым, возможно, и не решающим этапом эволюции основной идеи поля, правда, этапом, знаменующим собой резкий поворот моей первоначальной концепции.

В значительной степени речь идет скорее о программе для возможных новых и, как мне кажется, многообещающих направлений в биологии, чем об уже достигнутых результатах. Именно этот основной характер моей работы и оправдывает, как мне кажется, ее опубликование: моя цель будет вполне достигнута, если хотя бы немногие из моих будущих читателей заинтересуются реализацией той или иной из намеченных в монографии проблем.

Москва, 12 октября 1943 г.

ЧАСТЬ ПЕРВАЯ

ОБЩИЕ ПРИНЦИПЫ БИОЛОГИЧЕСКОГО ПОЛЯ И ПРОЦЕССЫ РАЗВИТИЯ

1. ВВЕДЕНИЕ

Вся книга посвящена развитию о д н о й гипотезы и почти не содержит новых, не изложенных уже в какой-либо иной связи фактов. Сама мысль развить гипотезу до размеров довольно большой монографии представляется настолько рискованной, что нуждается в оправдании или по крайней мере в достаточной мотивировке. Оправдание совпадает в данном случае с изложением тех мотивов, отчасти чисто психологического характера, которые обусловили ход наших мыслей.

Более или менее объемлющая гипотеза может возникнуть при двух обстоятельствах: или при неожиданном обогащении данной дисциплины новым, основной важности фактом, или при неудовлетворенности господствующими в ней теоретическими представлениями и построениями.

В нашем случае сыграли свою роль факторы и того и другого порядка. При этом следует, однако, подчеркнуть, что второй из них — неудовлетворенность многими основными концепциями в биологии — возник на много лет раньше первого. Разочарование в исключительном применении экспериментального метода в механике развития побудило меня пересмотреть основные положения каузальной эмбриологии и привело к попытке поставить ее на совершенно новую основу, применением чисто аналитического метода. Эта попытка вылилась в первый набросок теории «эмбрионального поля».

Как вытекает уже из руководивших мной мотивов, эта попытка не притязала на всеобщую применимость в различных областях биологии. Она ограничивалась лишь процессами морфогенеза, и по всей своей структуре теория эмбрионального поля не открывала особенных перспектив для широкой экстраполяции.

Однако, размышление над течением эмбриональных процессов вскоре показало, что их рациональная трактовка совершенно невозможна без одновременного углубления в самые разнообразные основные проблемы общей биологии, а критический обзор теоретических воззрений в этих областях мог лишь увеличить чувство

неудовлетворенности, т. е. побудить к созданию новых, возможно более широких, хотя бы и чисто гипотетических представлений.

Все такие попытки носили, однако, чисто спекулятивный характер и поэтому не давали удовлетворения. Твердая почва под ногами создалась лишь с открытием митогенетического излучения. Долголетняя работа над этим новым феноменом и привела нас к коренному пересмотру не только нашей первоначальной концепции поля, но и коренных представлений общей биологии, пересмотру, приведшему нас к расширенной теории поля, в которой, быть может, заложены основы будущей общей биологии.

Причины неудовлетворенности, возникающие при размышлении над проблемами биологии, очень разнообразны и к тому же субъективно окрашены, но они имеют, несомненно, общий корень. Он заключается в отсутствии того, что мы можем обозначить, как с и с т е м у дисциплины, т. е. с о в о к у п н о с т ь и е р а р х и ч е с к и с в я з а н н ы х д р у г с д р у г о м п о н я т и й.

Такое понимание системы проще всего уяснить на примере системы химии.

Основой и первой ступенью системы является, конечно, громадный эмпирический материал химии.

Для его рациональной классификации вводится ряд построений, составляющих вторую, специфическую для данной дисциплины, ступень системы. Эти построения применимы только в ней: понятия валентности, стереосоединений, двойных связей и т. п.

Все эти понятия могли, конечно, возникнуть лишь на достаточно обширной эмпирической базе и заключали вместе с тем в себе и произвольные элементы. Но после того, как они были, неоднократно приспособляясь и эволюционируя, в достаточной мере согласованы с наблюдениями, они превратились в прочное основание для дальнейшей эмпирии, включая и синтезы новых соединений.

Уже в такой совокупности фактов и теоретических построений мы видим систему, так как ими вносится, с одной стороны, возможность предсказаний еще неиспытанных комбинаций, а с другой стороны, мы можем предвидеть также и известные ограничения, что представляется не менее важным. Другими словами, некоторые мыслимые комбинации признаются невозможными. Если же такие несовместимые с теоретическими положениями факты всё же обнаруживаются, то возникает необходимость в пересмотре или дополнении удовлетворявших до тех пор положений. Так это было еще сравнительно недавно, когда возникли теоретические представления Вернера о добавочных валентностях (комплексных соединениях) и т. д. Однако, современная химическая система не ограничивается двухъярусностью.

Самые ее теоретические построения стали объектом дальнейшего анализа при помощи более элементарных понятий, уже неспецифических для химии, заимствованных от физики и применяемых

ею и для иных явлений и проблем. Так, например, специфическое химическое понятие валентности трактуется уже в свете не специфических для химии электронных представлений.

Проведенная нами на примере химии характеристика стройной системы определенной дисциплины дает нам возможность формулировки некоторых постулатов относительно системы биологических понятий.

Биология не знает покамест объемлющих специфических для нее построений, но ей не чужды многочисленные попытки «объяснения» наблюдаемых явлений, и так как «объяснить» можно лишь с определенной точки зрения, и это обозначает в сущности согласование данного явления с основоположениями системы, то мы можем легко убедиться, насколько малоудовлетворительны с развиваемой нами точки зрения такие попытки объяснения.

Если оставить в стороне чисто морфологические системы, заключающие в себе и элементы ограничений и возможности предсказаний, то едва ли можно привести хотя бы один принцип «объяснения» в биологии, обладающий этими двумя необходимыми критериями системы. Любой новый биологический факт является неожиданным, но не побуждает нас к отказу от какого-либо из установленных ранее положений.

Если использовать в виде своего рода стандарта разобранную только что систему химии, то мы можем сказать, что в теоретических представлениях биологии совершенно отсутствует именно вторая, специфическая для системы каждой дисциплины ступень. Попытка объяснения перескакивает, как правило, непосредственно на следующую, уже не специфическую для биологии ступень — на химические и физические представления. В глазах биологов каузального направления биология сводится поэтому, даже в своем идеале, на биохимию и биофизику.

Другими словами, мы утверждаем, что в настоящее время не создано специфических, т. е. ограниченных лишь живыми системами понятий совершенно обязательного для всех них характера.

Это утверждение встретит, конечно, резкие возражения, так как в доказательство его неправильности приведут понятия вроде «возбудимости», «ассимиляции» и т. п. Однако, легко убедиться, что эти и подобные им понятия представляют собою лишь более или менее удачные краткие обозначения для целых классов эмпирических данных и вовсе не заключают в себе выходящих за пределы эмпирии теоретических положений. Именно потому ни одно из них не вносит ни предсказаний, ни ограничений в ожидания.

Наши соображения приводят нас, таким образом, к выводу, что в настоящее время не существует системы специфических для биологии универсальных теоретических представлений.

Мы уже указывали, что система какой-либо дисциплины есть в сущности упорядоченная совокупность попыток объяснения входящих в ее состав фактов.

Не подлежит сомнению, что принципы объяснения в различных дисциплинах и нередко даже в отдельных проблемах одной и той же дисциплины различны. Поэтому не может быть полной уверенности, что поставленная нами цель — создание особых специфических для биологии понятий, как принципов объяснения — действительно осуществима. Решающим здесь может быть лишь успех. Мы полагаем, что сформулированный в нашем дальнейшем изложении принцип поля можно счесть хотя бы частичным выполнением поставленной нами задачи и что этим самым осуществлена хотя бы в самой скромной степени база для будущей системы общей биологии.

Принципы объяснения в применении к биологическим явлениям различаются в зависимости от следующих моментов.

Если наш интерес концентрируется на каком-либо достаточно обособленном и ограниченном новом «необъясненном» явлении, то объяснение заключается обыкновенно в его сопоставлении с более или менее обширным классом уже давно известных явлений. Так, например, механизм впячивания зародышевого листка объясняется различиями давления по обе его стороны или амебоидным движением клеток и т. п. Интересующий нас процесс считается объяснением, пока мы не заинтересуемся вопросом, почему именно возникает разность давлений, или каков механизм амебоидного процесса и т. д.

Но этот характер интереса и сама постановка вопроса становятся совершенно беспредметными в тех случаях, где проблемой является не какое-либо обособленное явление, а их длинная непрерывная последовательность, цепь. Допустим на мгновение, что относительно каждого из условно выделенных элементов такой последовательности *A*, *B*, *C* может быть дано отдельное объяснение их механизма, например, процесс *A* сведен на набухание, *B* — на химическую реакцию и т. д. Интерес этих объяснений отступает, однако, на задний план по сравнению с вопросом, почему существует вообще закономерная последовательность этих по всей видимости совершенно несходных процессов. К этому присоединяется еще и условность выделения отдельных дискретных процессов *A*, *B* из в действительности совершенно непрерывной последовательности событий.

В биологии приходится сталкиваться по преимуществу с проблемами подобного рода, и весь эмбриогенез и является по существу одной такой единой проблемой.

Здесь возникает необходимость в совершенно своеобразном принципе объяснения.

Непрерывная последовательность событий *A*, *B*... может стать нам понятной лишь в том случае, если окажутся реализованными некоторые постулаты, коренящиеся в самой природе нашего познания.

Сознательное восприятие событий внешнего мира возможно лишь при двух тесно связанных друг с другом предпосылках. Воспринятое нами должно оставить хотя бы некоторый короткий след в нашем сознании, т. е. хотя бы к р а т к о е в о с п о м и н а н и е. Лишь в этом случае оно может быть мысленно воспроизведено в своих основных чертах, что является, конечно, предпосылкой «понимания». Так, например, легко реализуема настолько пестрая цветная мозаика или настолько запутанный узор, что о воспроизведении виденного в памяти или в описании не может быть речи. В этом случае оптический образ не воспринят нами с о з н а т е л ь н о й, конечно, еще в меньшей степени «понят».

Если мы заменим чрезмерную сложность о д н о в р е м е н н ы х восприятий, как в приведенном только что примере, такой же по существу сложностью п о с л е д о в а т е л ь н ы х явлений, т. е. их чрезвычайно быстрой и пестрой сменой, то отрицательный в смысле восприятия и понимания результат будет в равной мере констатироваться и здесь.

Сложная, многочленная и быстро сменяющаяся цепь событий не может оставить в нашей памяти следов и не поддается описанию на словах. Поэтому *a fortiori* она недоступна нашему пониманию.

Из этого банального факта выводится и основной постулат, который должен руководить нами при желании «понять» любой процесс непрерывной эволюции, т. е. эмбриогенез.

Процесс может стать доступным нашему пониманию лишь в той мере, насколько удается заменить чисто феноменологическую многочленность и пеструю смену явлений менее многочленной и поэтому и менее пестрой, произвольно созданной, но правильно отражающей действительность картиной.

Реальная задача конструкции свелась бы при этом в общих чертах к следующему. Весь подлежащий анализу цикл событий должен допустить разложение на к о н е ч н о е, н е с л и ш к о м б о л ь ш о е число этапов, из которых каждый мог бы быть изображен в виде монотонной функции от определенных, заданных в начале условий с единственной переменной, которая мыслима как время, как пройденный путь и т. д.

Если такое предприятие невыполнимо, то данный цикл событий научно не досягаем, т. е. не может стать объектом научного анализа.

При хотя бы частичной выполнимости результат такого аналитического изображения процесса эволюции представляет несомненный шаг вперед.

Допустим теперь, что такая конструкция в достаточно широком объеме действительно выполнена. Неминуемо возникает вопрос, какое место она сможет занять в совокупности нашего положительного знания. Есть ли это только удобный способ описания, удачная «точка зрения» или проявление реального фактора эволюции разбираемых процессов?

В самой постановке такого вопроса кроется уже давно обнаруженная, но все же довольно распространенная в современном естествознании ошибка. Как может дать постулируемая «реальность» выведенного умозрительного фактора нечто большее сверх того, что он дает как средство описания? Таким образом, сам вопрос основан, по нашему мнению, на недоразумении.

Мы не можем поэтому никак согласиться с точкой зрения П. В е й с а, который, правда, впадая в противоречие сам с собой, утверждает, что понятие поля есть лишь сокращенная формулировка того, что мы наблюдаем, и что поэтому оно не имеет никакой ценности в смысле анализа и объяснения, но вместе с тем представляет большое значение, как удобное орудие описания.

Мы видели, что весь ход нашего предшествующего анализа был посвящен одной проблеме — попытке «понять» ход эмбрионального развития. Этой проблеме был посвящен нами ряд исследований, начиная с 1913 г., приведших ещё в 1921 г. к формулировке принципа эмбрионального поля.

Действительно, если искомая, определяющая ход развития данного этапа функция имеет единственной независимой переменной к о о р д и н а т ы участвующих в нем элементов (например, клеток), то она является выражением п о л я , в том смысле, как это понятие употребляется в физике. Но проблемы раннего эмбрионального формообразования и сводятся по существу к передвижениям и перегруппировкам клеток. Поэтому исчерпывающее описание многих основных процессов эмбриогенеза может быть дано именно путем установления закона векторального поля, в котором эти пространственные процессы протекают.

Задача установления и общей формулировки закона поля была в ряде случаев удовлетворительно выполнена. Возможность делать некоторые предсказания и предусматривать известные ограничения возможностей развития показывала при этом с особенной убедительностью, что мы стоим на верном пути.

Наша основная задача — формулировка с п е ц и ф и ч е с к о г о для биологии понятия широкой применимости — казалась поэтому выполненной хотя бы в самой скромной степени.

Однако, даже в случае законности экстраполяции принципа поля на весь ход эмбриогенеза, его неприменимость в качестве в с е о б ъ е м л ю щ е г о биологического принципа была несомненной. Первоначальная концепция поля исходила именно из специального постулата — изображения п р о г р е с с и в н о г о, необратимого и не периодического процесса.

Эти соображения, наряду с трудностями, возникшими при попытках последовательного применения принципа поля к последующим, более сложным процессам эмбриогенеза, привели к долголетнему застою в дальнейшей разработке идеи биологического поля.

Вся проблема была поставлена на совершенно новую почву введением понятия клеточного поля.

Мы затруднялись бы обосновать необходимость этой новой концепции с той же степенью последовательности, которая удалась нам при разработке нашего постулата надклеточных морфогенных полей.

Большая часть научных гипотез не является плодом чистой и строгой индукции и несомненно содержит некоторые элементы произвола, которые можно обозначить и несколько более почтенным термином интуиции. Поэтому обыкновенно очень трудно завоевать признание или по крайней мере интерес читателя изложением всех тех соображений, которые приводят к такого рода концепциям. Их единственное право на существование и признание заключается в их плодотворности, т. е. объяснительной силе. Единственной действительно обязательной предпосылкой для любой гипотезы является ее точная формулировка, чуждая тавтологии.

Хотя концепция клеточного поля возникла при обдумывании некоторых эмпирических данных, тем не менее мы склонны отнести ее к только что охарактеризованному классу по существу интуитивных гипотез.

В противоположность ограниченному процессами эволюции принципу надклеточных морфогенных полей, мы попытались с самого начала придать клеточным полям характер универсального биологического принципа, т. е. склонны рассматривать его как основу для будущей системы общей биологии.

Обоснованию этого предложения и попытке частичной и еще крайне несовершенной реализации посвящено все дальнейшее изложение.

2. ПЕРВОНАЧАЛЬНАЯ КОНЦЕПЦИЯ ПОЛЯ

Первоначальная формулировка понятия поля определила до некоторой степени и постановку вопроса в отдельных конкретных случаях его применения к процессам морфогенеза. При этом мы исходили из следующего общего принципа.

Участие каждой клетки в эмбриогенезе определяется не свойствами самой клетки и не взаимодействием с соседними клетками, а общим для большого клеточного комплекса (зачатка какой-нибудь системы или даже целого организма) и нераздельным фактором. Характер и степень его воздействия на отдельные клетки должны быть доступны в каждом данном случае ясному и не тавтологическому определению. Такая формулировка участия этого надклеточного фактора исчерпывает для нас всю его сущность и реальность.

При всем многообразии избранных нами объектов, анализу подвергались исключительно те процессы морфогенеза, которые

по существу исчерпываются либо передвижением клеток, либо изменением их конфигурации. В таких случаях исследуемый процесс морфогенеза всего комплекса может быть, по крайней мере принципиально, изображен как коллективный результат траекторий, прокладываемых в исследуемый промежуток времени развития всеми его элементами.

После выяснения в общих чертах формы траектории, дальнейшая задача формулировалась следующим образом. Надлежит найти для каждого данного случая п о с т о я н н ы е исходные условия, однозначно определяющие форму траекторий при единственной переменной — координатах каждой движущейся клетки относительно удачно выбранных осей комплекса.

Имея в виду характер переменной, эти исходные постоянные условия мы обозначили как закон данного поля.

В применении к различным объектам не удалось однако достигнуть во всех случаях равноценных результатов: если в одном случае закон поля удавалось даже облечь в строгую количественную форму, в других можно было добиться лишь общей, скорее качественной характеристики поля.

С другой стороны, в некоторых случаях удалось предсказывать определенные, еще не исследованные этапы развития, что, конечно, всегда является убедительным доводом в пользу правильности исходной точки зрения.

Мы последовательно рассмотрим все подвергшиеся анализу случаи и соответствующие им конструкции полей.

Изменения конфигурации эпителиальных зачатков, обозначаемые обычно как впячивания, выпячивания, образования желобков, вызывали живой интерес при их рассмотрении и были издавна излюбленным объектом описательной эмбриологии. Здесь с особенной убедительностью выступают те различия в принципах «объяснения», которые мы отмечали выше.

Попытки объяснения процессов формообразования на основании чисто механических соображений, давлением с боков или с одной стороны, пластическими свойствами эпителиальных пластинок и т. д., оказались не только фактически несостоятельными, но и принципиально неудовлетворительными. Ибо наиболее существенная проблема остается при этом совершенно незатронутой.

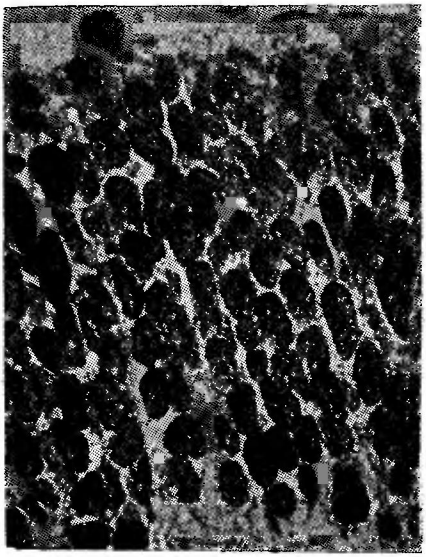
Мы имеем в виду с одной стороны одновременное и гармоничное распределение ряда отдельных актов впячивания и выпячивания в различных участках, а с другой стороны — их строгую последовательность.

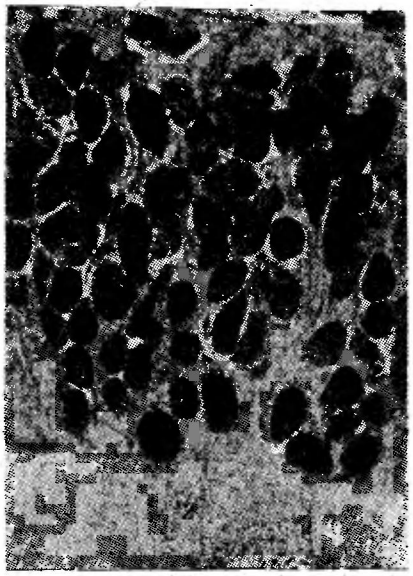
Поэтому мы попытались ввести совершенно новый принцип объяснения процессов морфогенеза.

Если сопоставить ряд последовательных стадий эволюции формы и роста какого-либо эпителиального зачатка, исходя при этом в качестве системы отсчета от плоскости симметрии (например, от

медиальной плоскости зародыша), то можно начертить, по крайней мере в общей форме, траекторию, прокладываемую каждой из клеток на протяжении всего процесса формообразования, от произвольно избранной исходной до возможно более отдаленной конечной стадии.

Задача анализа сводится после этого к тому, чтобы установить, какой общий закон связывает эти далеко не простые и неодинаковые траектории на всем протяжении зачатка.





1 *2*

Рис. 1. Два отрезка стенки мозгового пузыря зародыша акулы. Упорядоченность и общая скошенность ядерных осей в отрезке *1* и очень значительная степень дисперсии с нормальным направлением средней в участке *2*.

При внимательном рассмотрении ориентировки клеточных (или, точнее, ядерных) осей в различных участках эпителиальных пластов зачатка бросается в глаза наличие двух резко отличных друг от друга типов: 1) Довольно строгий параллелизм ядерных осей, связанных всегда с выраженной скошенностью по отношению к общему контуру пластинки в данном участке; 2) значительная степень дисперсии ядерных осей вокруг среднего, нормального к местному контуру пластинки расположения (рис. 1).

В результате этого наблюдения мы пришли к следующему предположению: на основании направления ядер по отношению к местному контуру пластинки, можно предсказать ближайший этап его эволюции, предполагая, что он будет соответствовать кривой, пересекающей ядерные оси нормально в различных участках пластинки.

Чрезвычайно далеко идущее совпадение контуров, вычерченных на основании этого предположения, с действительно наблюдаемыми контурами, не оставляет, как нам кажется, сомнений в правильности этого допущения.

Таким образом, мы приходим к эмпирически обоснованному заключению, что формообразование эпителиальных пластов совершается через посредство закономерно урегулированных сдвигов и поворотов клеточных осей, различных в разных участках зачатка.

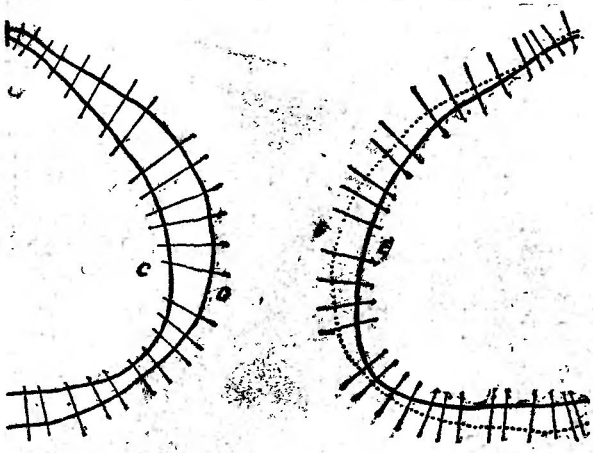


Рис. 2. Конструкция контуров последующих стадий (мозг акулы), на основании предшествующих (*C* и *E*). Пересекающие *C* и *E* линии соответствуют региональным средним расположения ядерных осей. Контурами последующих стадий (*D* и *F*) эти оси пересекаются нормально. Констатируется полное совпадение конструированных контуров с действительно осуществляющимися стадиями развития.

Остается основной вопрос: чем определяется однозначность этих сдвигов и поворотов?

Разработанные в свое время представления, формально вполне удовлетворительно отвечающие на этот вопрос, утратили в настоящее время свою актуальность. Мы коснемся их поэтому лишь в нескольких словах.

Мы исходили из представления, что конфигурация данного зачатка еще до ее материального осуществления, преформирована динамически (динамически преформированная морфа), выполняя роль источника поля, в котором разыгрываются описанные нами смещения и повороты клеточных осей. Роль этой динамической поверхности характеризуется следующим. Ось каждой клетки непрерывно стремится установиться нормально к б л и ж а й ш е й от нее точке динамической поверхности. Действительное же расположение оси в каждый данный момент будет представлять равнодействующую между данным вектором и ограничивающим поворот воздействием соседних клеток.

Такое представление роли динамической поверхности объясняет наблюдаемые в действительности явления: различную степень скошенности и дисперсии в пределах одной пластинки, изменения этих параметров в одной и той же области пластинки в зависимости от стадии развития.

Все дальнейшие выводы, сделанные на основании этой гипотезы, вполне оправдываются наблюдениями.

Изложенный нами выше метод трактовки процессов морфогенеза, оправдавший себя на ряде объектов, носит, однако, чисто формальный характер, и степень удовлетворения, которую он в состоянии дать, будет зависеть всецело от тех ожиданий, с которыми мы к нему подходим.

Если наше стремление направлено к тому, чтобы найти один общий принцип, объединяющий все морфогенные процессы значительного этапа развития, то поставленную задачу можно считать удовлетворительно разрешенной. Если же мы ищем конструкцию, основанную всецело на хорошо знакомых привычных и создающих поэтому чувство «понятности» и удовлетворенности физических представлениях, то наша попытка должна быть признана совершенно неудавшейся.

Неудовлетворенность, испытанная мной, вытекала из совершенно иных причин. С самого начала было ясно, что представление о динамически преформированной конфигурации, осуществляемой лишь в дальнейшем, не может найти широкого применения и поэтому притязать на всеобщность. Вторым, не менее важным обстоятельством было то, что выделение какого-либо зачатка из окружающей его среды является в сущности фикцией, и трудно отрицать взаимодействие хотя бы соседних зачатков, что, конечно, значительно затемняет картину.

Но при всем этом созданная нами картина имела важное принципиальное значение. Она вводила представление о надклеточном морфогенном факторе, которому приписываются вполне определенные, узко очерченные свойства, исключающие всякую мысль о злейшей опасности таких построений — тавтологии.

Принцип надклеточного морфогенного поля был применен нами и для анализа некоторых других формообразовательных

Рис. 3. Две стадии развития шляпки гриба гимнокарпного типа.

процессов. При этом выяснилось, что для различных объектов приходится прибегать к очень различным конструкциям надклеточного поля.

Ближе всего к концепции, развитой нами для формообразования эпителиальных пластов, подходит представление, которое

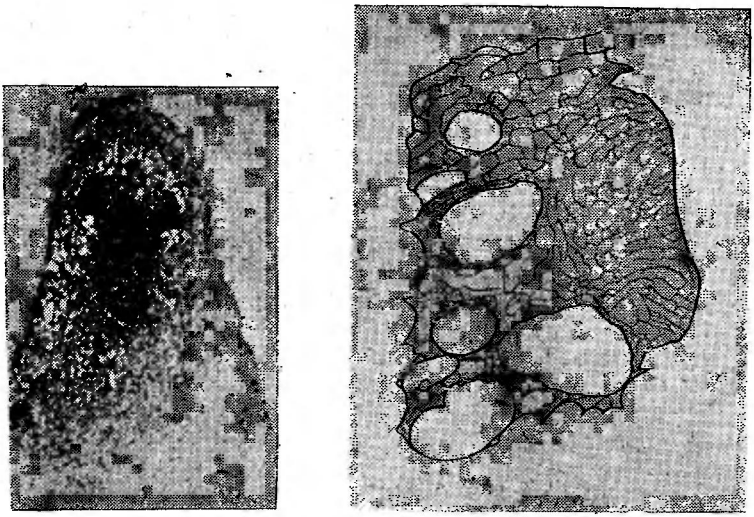


Рис. 4. Первый признак обособления тела будущего гриба среди комка гиф при развитии ангиокарпного типа; левый рисунок—край зачатка гриба при более сильном увеличении.

вводится при анализе развития шляпочных грибов. С самого начала не подлежало сомнению, что весь цикл развития каждой гифы подвергается лишь самой общей нормировке, т. е. не детерминирован во всех своих деталях. Всего проще поэтому сравнивать направление прорастания с тропизмом. Но где искать источник (неподвижную точку или систему), относительно которой наблюдается тропизм?

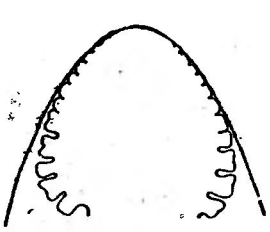


Рис. 5. Вертикальный срез через молодое соцветие, примыкающее лишь своей апикальной частью к контурам параболоида.

При попытке получить ответ на этот вопрос необходимо, конечно, объединить оба типа развития грибов: ангио- и гимнокарпный, значительно отличающиеся по внешнему виду.

Объединение этих двух типов возможно при следующем допущении. В гимнокарпном типе развития тропизм осуществляется свободными окончаниями гифов, в ангиокарпном — их боковыми отростками. Направление тропизма, т. е. «источник поля» предполагается при этом в виде кольца, совпадающего с осью так называемого кольце-

вого канала, являющегося первым по времени актом формообразования будущей шляпки. При этом приходится допустить непрерывное увеличение диаметра и, следовательно, передвижение источника поля.

Однако, в таком виде концепция поля дает мало. Тем не менее без добавочных допущений удается вывести элементарные процессы, приводящие к формированию общей конфигурации шляпки.

Коснемся вкратце второго объекта со своеобразной конструкцией поля —развития головки разновидности ромашки (Matricaria chamomilla). Соцветие этого вида имеет чрезвычайно правильную геометрическую форму — ротационного параболоида, с отношением вышины головки к диаметру ее основания равным $^3/_2$. Форма параболоида достигается соцветием лишь в процессе развития, причем базальная часть включается своей поверхностью в контур параболоида лишь очень постепенно. Поэтому реальные траектории каждого из цветков соцветия очень различны. Их можно, однако, подвести под общий закон, исходя из следующей формулировки поля.

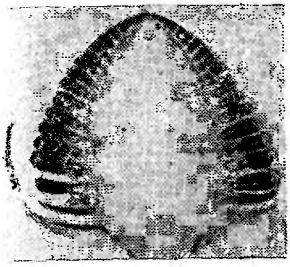


Рис. 6. Соцветие, достигшее своей окончательной конфигурации, совпадающей с параболоидом.

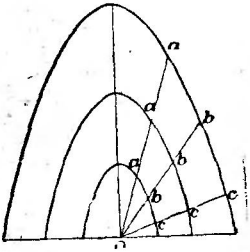


Рис. 7. Конструкция трех парабол, взятых в пропорциональных отрезках (отношение оснований к вертикальной оси, как 2:3). При этом условии продвижение любой точки внутреннего контура, при его переходах в последующие, совершаются по прямой, соединяющей эти точки с центром основания (O).

Векторы, берущие начало из центра основания цветоложа и расходящиеся по всем направлениям, определяют собой траекторию центра поверхности каждого цветка. Эта траектория упорно удерживается этой точкой цветка, независимо от передвижения его ножки, определяемого ростом цветоложа, вообще говоря, слабо координированным с ростом и с контурами поверхности соцветия. Поэтому при известных обстоятельствах происходят ненормальные искривления оси цветка, объяснимые из нашего основного положения.

Таким образом, и на этом объекте из основного предположения можно вывести некоторые специальные непредвиденные и трудно объяснимые без него факты.

Перейдем теперь к объекту, в котором применение принципа поля дало особенно убедительные и притом количественные резуль-

НАУЧНАЯ БИБЛИОТЕКА им. Горького МГУ 4

таты. Мы имеем в виду анализ развития хряща фаланги тритона, проведенный Аникиным (1).

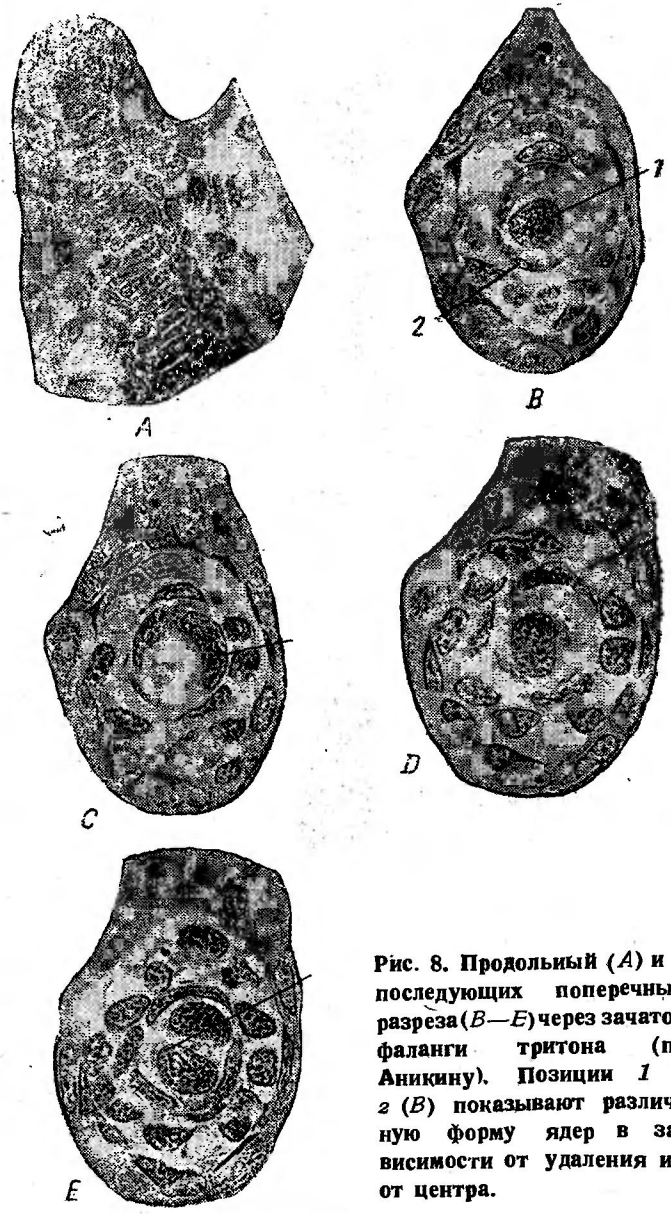


Рис. 8. Продольный (*A*) и 4 последующих поперечных разреза (*B—E*) через зачаток фаланги тритона (по Аникину). Позиции *1* и *2* (*B*) показывают различную форму ядер в зависимости от удаления их от центра.

Мы ограничимся изложением лишь некоторых, основных данных работы автора.

На поперечных срезах зачатка фаланги бросаются в глаза различные конфигурации ядер, которые можно классифицировать как округлую, бобовидную, серповидную, эллипсоидную, в последовательности их расстояния от оси зачатка.

Проблема заключается в следующем. При каком простейшем допущении могут быть выведены конфигурации ядер из их координат относительно произвольно выбранной системы отсчета?

Исходя из наиболее правдоподобного и простого предположения, что источник поля совпадает с осью зачатка, удалось установить чрезвычайно простую форму или закон поля.

Если клетка передвигается в поле зачатка*, то каждая точка ядра прокладывает в данный отрезок времени путь, обратно пропорциональный ее расстоянию от оси; направление пути определяется вектором, проходящим через данную точку.

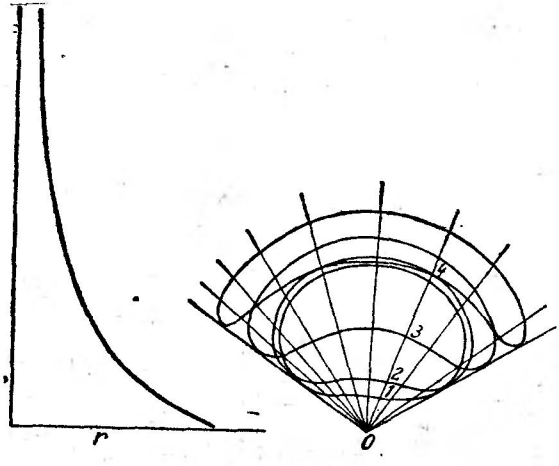


Рис. 9. Конструкция конфигураций ядер, как функция от пройденного от оси зачатка пути, в предположении, что скорость продвижения каждой точки пропорциональна пройденному пути. Закон поля изображается отрезком гиперболы второй степени (слева).

При этом предположении совпадение теоретически вычерченных контуров с действительно наблюдаемыми настолько полное, что вряд ли может возникнуть сомнение в его правильности. Эллипсоидная форма ядер, расположенных наиболее далеко от центра, также вытекает из основного предположения, если принять во внимание, что конфигурация ядра есть функция не от данного, моментального состояния, а от всего пройденного ядром пути.

Особенно убедительны случаи с ядрами, ось которых расположена косо к радиусам-векторам поля. Из закона поля вытекает необходимость их асимметричной деформации, в полной мере осуществляющаяся в действительности.

---

* Мы преднамеренно подчеркиваем, что в излагаемой здесь первоначальной концепции не предполагается, что поле вызывает продвижение клеток. Но если движение происходит, оно регулируется полем. Другими словами, само поле не совершает работы.

Принцип поля был применен с большим успехом на двух растительных объектах Е. С. Смирновым (44). Приведем главнейшие результаты его анализа.

Первым объектом являются краевые цветки соцветия зонтичного растения Coriandrum sativum, отличающиеся ясно выраженным полиморфизмом.

Опуская подробности строения цветков, ограничимся лишь указанием, что краевые цветки, послужившие предметом анализа, характеризуются двусторонней симметрией.

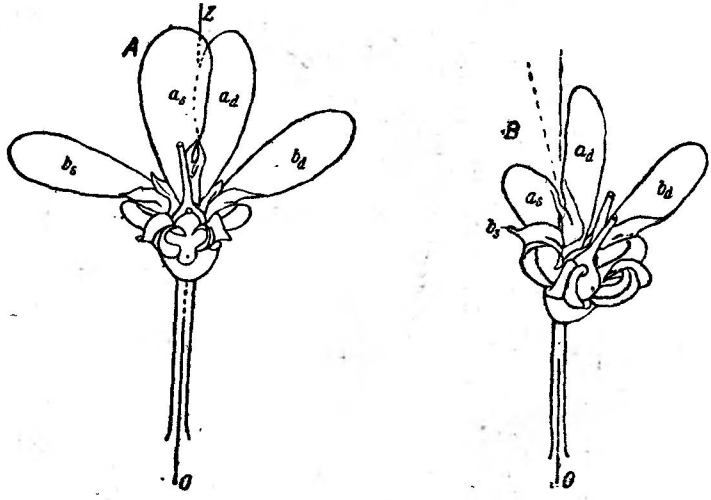


Рис. 10. Цветок, расположенный симметрично относительно своего стебля (левая фигура) и искривленный относительно оси (правая фигура). Обратить внимание на недоразвитие левых лепестков в последнем рисунке.

При совпадении оси цветка с осью стебля (рис. 10), абаксиальные лепестки равны и расположены симметрично. Однако нередко встречаются цветки с искривлением дистальной части стебля, влекущим за собой отклонение цветка от его первоначального направления и положения. В этих случаях ось стебля и ось цветка пересекаются под бо́льшим или меньшим углом. При этом всегда наблюдается асимметрия в величине соответственных лепестков, причем более благоприятны условия роста того лепестка ось которого образует наименьший угол с осью зонтика.

Связь величины лепестка с углом отклонения от оси была подтверждена статистическим исследованием корреляции. Эта зависимость указывает на то, что удлинение лепестка зависит от его радиального расположения. При слишком значительном отклонении рост лепестка вообще прекращается. Автор приходит к заключению, что существует морфогенное поле, в котором совершается все развитие лепестков. Поле вызывается незнакомым фактором

физической природы, источник которого находится в центре каждого зонтика, т. е. в точке схождения всех стеблей.

Из этой точки действие поля распространяется радиально по всем направлениям и способствует росту тех лепестков, которые возможно близко подходят к радиальному направлению.

Вторым объектом Смирнова (совместно с Желаховцевым) послужил листок Tropeolum majus при нормальном и экспериментально измененном ходе развития.

Первый зачаток листка состоит из трех лопастей, в дальнейшем проходится стадия пяти и, наконец, семи зубцов. По мере дальнейшего роста зубцы все больше сглаживаются и выросший лист обладает, как известно, почти округлой формой.

Авторам путем тщательного анализа удалось показать, что рост контуров листка можно очень удовлетворительно вывести из закона изменения формы семейства кривых, — так называемой «конхоиды».

Сам механизм роста поверхности листка, приводящий к закономерному изменению его контура, авторам удалось свести на поле, охарактеризованное определенным градиентом, представляющим истинную инварианту развития. Детали этого интересного исследования, к сожалению, не поддаются краткой сводке.

Совершенно особняком стоит до сих пор попытка анализа «поля диференцировки», проведенная на примере гистогенеза сетчатки лягушки (Л. Д. Гурвич).

Главная ценность и особенность этого исследования заключается в том, что само констатирование наличия поля не носит в данном случае характера тавтологии, так как удалось с полной очевидностью показать, что весь ход и ритм гистогенеза каждой палочки есть однозначная функция от ее координат относительно какой-то постоянной оси, которую проще всего совместить со зрительным нервом. Гистогенез зрительных клеток амфибий начинается чрезвычайно рано, когда число всех зрительных клеток не превышает нескольких сот, тогда как в окончательно сформированном глазу оно равно приблизительно миллиону. Увеличение площади сетчатки, поскольку идет речь о формировании новых палочек, носит чисто аппозиционный характер, т. е. на периферии глазного бокала, путем многочисленных митозов непрерывно возникают новые молодые палочки, приступающие к форсированному, по сравнению с темпами центральных участков, развитию. При сравнении

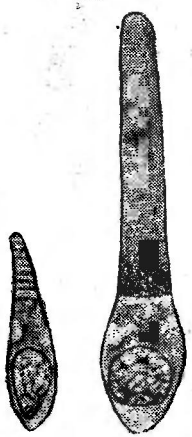


Рис. 11. Стадия развития палочек сетчатки из центрального и периферического зачатка сетчатки (головастик лягушки) общей протяженности около 1,5 *мм*. Совпадение стадий развития. Палочка центрального участка достигла своих окончательных размеров, хотя значительная часть гистогенеза еще впереди. (ср. рис. 12)

хода гистогенеза в центральных и периферических участках сетчатки, обнаруживается полная инверсия взаимоотношений двух основных факторов развития: дифференцировки (гистогенеза) и роста. Как видно из рисунков, в центральных участках будущие палочки достигают окончательных размеров, далеко не завершив своего гистогенеза, наоборот, в периферических участках гистогенез завершается при сохранении минимальных размеров клеток, после чего начинается лишь увеличение их объема (рост). Взаимоотношение обоих факторов является, таким образом, переменной величиной, представляющей однозначную функцию от координат данной клетки, чем и устанавливается наличие и решающее действие поля.

Теперь мы можем подвести итоги.

Все попытки применения принципа поля к проблемам морфогенеза имеют одну общую характеристику. Предполагается, что из определенного места (точки, кривой или поверхности) исходит конкретно определимое воздействие на эмбриональные клетки.

В разобранных нами полях это воздействие в каждой точке поля выражалось и исчерпывалось вектором, представляющим собой одно из слагаемых, определяющих продвижение данного элемента в поле. В объекте же Смирнова (Coriandrum sativum) речь идет о большем, а именно, о стимуляции роста.

Источники поля мыслятся в некоторых случаях внутри самого объекта воздействия (эмбрионального зачатка), в других случаях вне его (мозговые пузыри, шляпочные грибы гимнокарпного типа). Вопрос о носителе поля остается во всех случаях открытым, так как какая-либо часть зачатка или отдельная клетка, отличающаяся в качестве источника поля, от всех остальных не выделяется.

Формальный характер этой первоначальной концепции не может быть, по нашему мнению, поставлен в упрек. Главные недостатки концепции поля заключаются в гораздо более существенных моментах.

Во-первых, поле является во всех случаях инвариантой лишь на короткий промежуток времени и сравнительно быстро «изживает» себя. Иными словами, если данная конструкция поля применима для этапа развития от *A* до *B*, то она должна быть заменена другой для этапа от *B* до *C* и т. д.

Во-вторых, поле в развитом нами смысле по существу не допускает экстраполяции, т. е. не видно, как оно могло бы стать общебиологическим принципом и найти применение в исследовании различных более поздних процессов развития.

Наконец, в-третьих, отграничение зачатков, для которых создается поле, является, конечно, произвольным и искусственным. Лишь в двух из наших объектов — шляпочных грибах и соцветиях ромашки — поле относится к целому организму и его пределы не определяются искусственно.

Но наиболее существенным моментом, определявшим нашу неудовлетворенность, является следующее соображение.

Надклеточные поля, по крайней мере, в нашем понимании (невполне совпадающем с концепцией С м и р н о в а), вносят лишь сравнительно незначительную слагающую бесконечно сложного комплекса внутриклеточных процессов, остающихся при этом совершенно вне поля зрения. Этим обстоятельством и объясняется исключительно морфогенный характер наших надклеточных полей, т. е. их применимость к тем фазам эмбриогенеза, где нас интересуют исключительно передвижения клеток или изменения их формы.

Для нас стало поэтому ясным уже много лет назад, что единственная ценная мысль нашей первоначальной концепции — постулат инварианты (что позволит охватывать обширные этапы процессов развития, как проявления заданных вначале условий с единственной переменной — временем) должен быть использован в совершенно ином направлении, чем до сих пор и во всяком случае применен к клеточным процессам. Но конкретная разработка клеточных полей представлялась вначале совершенно невыполнимой и поэтому само представление не шло дальше простой тавтологии, выражающей мысль, что клеточные поля существуют и контролируют клеточные процессы.

Совершенно новое положение вещей создалось лишь тогда, когда некоторые факты, связанные с митогенетическим излучением, привели, совершенно независимо от нашего основного хода мыслей, к постулату клеточных полей.

Мы видим, таким образом, что в противоположность чисто индуктивному характеру нашей первоначальной концепции надклеточных полей, введение представления о клеточных полях скорее результат дедукции.

Лишь из дальнейшего изложения выяснится соотношение наших прежних и теперешних представлений, причем мы сможем показать, что положительные завоевания первых легко укладываются в рамки вторых.

3. КЛЕТОЧНЫЕ ПОЛЯ

А. Общая формулировка

Принципы, руководившие нами при построении надклеточных морфогенных полей, совершенно неприменимы при создании представления о клеточных полях. В то время, как в первом случае нашей задачей являлось в каждом данном случае установление и н д и в и д у а л ь н о г о к о н к р е т н о г о поля, попытка конструирования клеточных полей носит существенно иной характер: мы вынуждены отказаться (или, по крайней мере, отложить на отдаленное будущее) от установления закона какого-либо конкретного поля, но взамен этого мы попытаемся установить принцип у н и в е р с а л ь н о г о значения.

О каких-либо д о к а з а т е л ь с т в а х правильности таких построений не может быть, конечно, и речи. Они могут оправдать себя лишь плодотворностью своего применения, и их значение за-

ключается лишь в том, что они, как мы надеемся, несколько приблизят нас к пониманию основных биологических проявлений.

Обоснование наших основных положений выяснится из дальнейшего, пока же попытаемся ограничиться минимумом допущений.

1) **Объектом клеточного поля являются молекулы.** Оно создает и поддерживает в живых системах специфическую для них молекулярную упорядоченность.

Понятие молекулярной упорядоченности означает в нашем смысле всякое пространственное распределение молекул, не вытекающее из их химической структуры, или состояний равновесия, т. е химических связей, ван-дер-Ваальсовых сил, и т. п. В силу этого молекулярная упорядоченность, вообще говоря, неравновесна.

Для их представления можно создать упрощенные физические модели, но они чужды классической биологии и поэтому нуждаются в разъяснении.

Анализ жизненных проявлений не может ограничиться сферой микроскопически видимого. Естественно поэтому, что биологи стремятся проникнуть в субмикроскопическую область и пытаются дойти до представлений, оперирующих непосредственно с молекулами. Но для классической биологии это стремление равнозначно следующему представлению.

В живых системах существуют своеобразные структуры молекулярного порядка (например, своеобразные комплексы белковых тел, неизвестные препаративной химии), обеспечивающие своей устойчивостью жизненное состояние, т. е. составляющие как бы «живую машину». Этому существенному остову в материальном субстрате живых систем противопоставляется ряд химических тел, обычно в состоянии растворов, утилизируемых «живой машиной».

Доказательством правильности нашей формулировки классических представлений является широкое использование современной биологией рентгеновского анализа, и тот факт, что появление электронного микроскопа было встречено как новая эпоха в исследовании живых систем. Совершенно очевидно, что таким путем могут быть обнаружены лишь более или менее устойчивые структуры молекулярного порядка.

Наша концепция молекулярной упорядоченности исходит из диаметрально противоположной точки зрения.

Если электронным микроскопом или рентгеновским анализом и обнаруживаются структуры молекулярного порядка, то не они представляют наиболее существенный интерес для понимания биологических процессов, или этими методами фиксируются лишь состояния равновесия.

Молекулярная упорядоченность, с которой связаны жизненные проявления, конечно, по существу не статического, а динамического порядка.

Даже сравнительно устойчивые молекулярные структуры более или менее текучи, так как непрерывный метаболизм касается и их. Это с особой наглядностью видно на примере клейдающих волокон*.

Можно смело утверждать, что в живых системах в молекулярной области понятие структуры нельзя противопоставлять понятию процесса. Единственно правильным было бы говорить о структурированных процессах, протекающих в молекулярных комплексах очень различной степени устойчивости.

Процессы, связанные с молекулярной упорядоченностью, объединяют в себе два замечательных свойства: чрезвычайное, во многих случаях безграничное многообразие и вместе с тем строгую консервативность, выражающуюся в специфичности каждого из многочисленных возможных состояний. Одновременно они характеризуются своей непрерывностью и направленностью, т. е. необратимостью.

Другими словами, все возникающие в живых системах существенные молекулярные комбинации чисто временны и непрерывно заменяются новыми.

Это специфическое для живых систем состояние Э. Бауэр очень удачно обозначил как «устойчивое неравновесие».

Устойчивое неравновесие он представлял себе обусловленным возбужденным состоянием белковых молекул, которое приводило их к преходящей и непрерывно возобновляющейся «деформации».

Старое и в сущности банальное представление о «неравновесности» жизненного состояния было, таким образом, в первый раз перенесено на конкретные молекулярные процессы. Оно перестало поэтому быть трюизмом и превратилось в научную гипотезу, для которой Бауэр искал эмпирических подтверждений, приводя в их числе, к сожалению, совершенно ошибочно и митогенетическое излучение.

Наше представление о молекулярной упорядоченности, которую мы также признаем «устойчиво неравновесной», всецело основано на эмпирических данных, и его специальная формулировка обусловлена поэтому исключительно ими. Обоснованное таким образом, оно легло в основу дальнейшего как эмпирического, так и умозрительного развития учения о поле.

В основе всех наших построений лежит совершенно универсальный для всех живых систем феномен «деградационного

* Клейдающие волокна и построенные из них системы, успешно подвергающиеся рентгеновскому анализу, известны нам и в состоянии некроза, наступающего при недостаточном притоке пищевых веществ. Следовательно, они затрагиваются метаболизмом.

Митогенетический анализ обнаружил в известных отношениях даже малую степень их устойчивости. На сухожилиях мышиного хвоста удалось показать, что при облучении их митогенетическими интенсивностями, обнаруживаемое вначале довольно интенсивное вторичное излучение сравнительно быстро исчезает (явление так называемого митогенетического истощения). Переживающая сухожильная ткань реагирует на облучение лишь в течение приблизительно одного часа, что также указывает на быстрые трупные изменения.

излучения» (20, 21). Он представляет собой вспышку митогенетического излучения, возникающую или в момент резкого торможения метаболизма (например, путем охлаждения) или при механическом нарушении пространственного распределения входящих в состав системы частиц. Оба метода воздействия эквивалентны друг другу, т. к. при предварительном охлаждении последующее механическое нарушение уже не вызывает излучения и, наоборот, после механического нарушения отсутствует излучение при последующем охлаждении.

Из сопоставления этих данных можно сделать следующий вывод. Так как при механическом воздействии, например, центрифугировании, могут нарушаться лишь пространственные взаимоотношения молекул*, которые можно обозначить в самой общей форме как «*констелляции*», то неравновесность мы должны приписать именно им, а не отдельным молекулам, как это полагал Б а у э р. И в случае прекращения притока энергии и при механическом воздействии неравновесные молекулярные констелляции распадаются, «деградируют», и их потенциальная энергия отдается в виде «деградационного» излучения.

К более подробному анализу неравновесных констелляций мы вернемся еще в дальнейшем.

Неравновесная констелляция не может, согласно самому определению, создаваться путем взаимодействия между молекулами, так как силы взаимного притяжения или отталкивания привели бы к равновесному состоянию системы. Ее возникновение и поддержание может быть обусловлено лишь воздействием *внешнего по отношению к ней фактора, который отождествляется нами с клеточным полем*.

Мы видим, что наше обоснование клеточного поля содержит, наряду с элементами чистой дедукции из непосредственных экспериментальных данных, и несколько рискованную индукцию, так как отождествление созидающего молекулярную упорядоченность фактора с тем, что принято рассматривать как «поле», конечно, в известной степени произвольно.

Но мы пытаемся, однако, итти в нашем построении и значительно дальше, на этот раз преимущественно спекулятивным путем, делая попытку использовать созданное нами понятие *клеточного поля, как основного общебиологического принципа*.

Правда, и для этого существуют некоторые объективные предпосылки. Мы располагаем богатым фактическим материалом, показывающим, что ряд важнейших реактивных процессов в различных системах протекает через посредство неравновесных молекулярных констелляций, а, следовательно, при содействии поля. В дальнейшем мы еще вернемся к этим фактам. Наши предположения идут, однако, значительно дальше в область чистой гипотезы.

---

* Под напором крупных, увлекаемых при центрифугировании частиц.

Мы предполагаем, что полем определяется не только специфичность жизненных проявлений сравнительно с процессами в неорганизованных системах, но и видовая специфичность каждого организма.

Этой гипотезе может удовлетворить следующее положение.

2) Клеточное поле анизотропно. Клеточное поле, вообще говоря, анизотропно, причем анизотропия его специфична для каждого вида. Характер анизотропии определяет специфичность поля, а, следовательно, и клеток данного вида.

Основное значение, придаваемое нами полю, влечет за собой и дальнейшее допущение.

3) Поле непрерывно и преемственно. Другими словами, нет состояний живых систем без поля, и подобно тому, как мы констатируем преемственность жизненного состояния из поколения в поколение, мы должны признать в той же мере и преемственность поля. Это значит, что при делении клетки делится и ее поле.

Наконец, из самого понятия поля, заимствованного из физики, вытекает с очень значительной степенью вероятности и последний вывод:

4) Клетка создает вокруг себя поле. Другими словами, область ощутимого действия поля выходит за пределы клетки, в межклеточное пространство.

Из этого тезиса вытекает ряд следствий принципиального значения. Во-первых, клетки оказывают влияние друг на друга своими полями. Следует поэтому различать собственное поле клетки, проявляющееся в чистом виде лишь в случае ее фактической изоляции, от ее «актуального» поля, существующего при реальных условиях близкого соседства между клетками и возникающего как результат синтеза из собственного и всех соседних полей не слишком отдаленных клеток.

Если собственное поле клетки представляет, согласно определению, ее инвариантy, то актуальное поле будет, наоборот, варьировать при каждом изменении пространственного распределения клеток.

Так как клеточное поле распространяется и на межклеточные пространства, в каждой точке любого клеточного комплекса (например, зачатка и т. п.), существует синтезированное из всех клеточных полей общее поле.

Свойства общего поля будут определяться не только количеством входящих в данный комплекс клеток и характером их полей, но не в меньшей степени и пространственными взаимоотношениями и распределением клеток. Из этого вытекает, что свойство общего поля данного комплекса будет зависеть и от конфигурации целого.

Мы видим, таким образом, что отказавшись от представления о самостоятельно существующих надклеточных полях, которое мы первоначально применяли к проблемам морфогенеза, мы воссозда-

ем, с другой стороны, их подобие в форме поля целого, представляющего собой результат векториального сложения клеточных полей, но обладающего параметрами, зависящими исключительно от конфигурации целого, не находящими выражения на чисто клеточном языке.

Б. Связь клеточного поля с материальным субстратом

Ответ на прямо поставленный вопрос о связи чисто динамического фактора, которым мы считаем клеточное поле, с материальным субстратом, может быть лишь формальным, т. е. должен ограничиться утверждением или отрицанием такой связи.

В первом случае мы вынуждены приписать определенным материальным частицам свойство создавать вокруг себя поле, при том поле, свойства которого тоже лишь формально заимствованы нами из физических представлений.

Не может быть, конечно, сомнений в том, что такое представление не может стать «понятным» или «ясным» в обычном смысле слова.

Едва ли нужно указывать на то, что с такой же по существу трансцедентной задачей мы сталкиваемся при любой формулировке основных биологических проблем, и было бы совершенно неправильным утверждать, что понятие поля труднее для понимания, чем идея зародышевой плазмы, гена, процессов ассимиляции и т. п.

Мы не можем поэтому избежать гипотетического, но неизбежного представления о том, что клеточное поле связано с какими-то о п р е д е л е н н ы м и материальными частицами клеточного тела и постраемся остановить свой выбор с полной объективностью на определенных элементах клетки.

Так как с делением клетки связано, согласно нашему основному допущению, и деление поля, то естественно предположить, что тот клеточный орган, который играет решающую роль при клеточном елении, непосредственно связан и с клеточным полем.

Мы полагаем, что по совокупности цитологических данных решающее значение при делении принадлежит хроматиновому аппарату. Если принять вместе с тем во внимание всю сумму данных, накопленных в пользу того, что именно с хроматином как-то связана зародышевая плазма и менделирующие признаки, то невольно напрашивается мысль, что и поле как-то связано с хроматином, следовательно, при делении хроматиновых элементов делится и поле.

Эта попытка материализации динамического фактора должна быть однако проведена с большой осторожностью и оговорками. Необходимо сразу же отмежеваться от представления, что свойство быть носителем поля присуще молекулам хроматина, о х а р а к т е р и з о в а н н ы м с ч и с т о х и м и ч е с к о й с т о р о н ы. От этой точки зрения было бы недалеко представление, что осуществление химического синтеза хроматина может создать и соответственное поле.

Самая мысль о связи между хроматином и полем приемлема лишь в силу того, что эта связь преемственна, т. е. не возникает заново и не исчезает, а представляет уникальный, непрерывно возобновляющийся процесс.

Постулируемая нами непрерывность этой связи вполне соответствует постулату о непрерывности существования какого-то эквивалента хромозом после их полного оптического растворения в интеркинезе. Правда, неизбежность этого допущения относится, строго говоря, лишь к тем случаям, где клетке предстоят еще дальнейшие митозы, если же клетка окончательно утратила способность к делению, то убедительность представления о существовании в ядре какого-то эквивалента хромозом отпадает.

Поэтому связать наше поле с эквивалентами хромозом можно лишь предположительно. Однако, не следует при этом упускать из виду, что «эквиваленты», о которых идет речь, не могут быть отождествлены оптическим путем и поэтому обозначаются нами как «постулаты».

Связав в нашем представлении поле с эквивалентом хромозомы, мы должны пойти и дальше.

Условно элементарным полем является поле эквивалента хромозомы. Во время митоза при превращении эквивалента в хромозому мы должны предположить процесс ассимиляции, т. е. обогащения активных хромозомальных элементов, приобретающих все свойства самого эквивалента. Часть из них явится эквивалентом хромозомы будущего поколения клетки.

Эти соображения оставляют пока совершенно невыясненным вопрос об источниках поля в клетках, окончательно вышедших из митоза. Здесь возможно необозримое количество предположений, в равной мере мало обоснованных. Поэтому мы коснемся лишь тех сторон проблемы, в которых мы можем ограничить себя известными представлениями, относящимися к использованию принципа клеточного поля.

Мы будем исходить из представления, что хроматин сохраняет свою «активность», т. е. является носителем поля, только в неравновесном состоянии. В каждый данный момент некоторая часть хроматина представляется в виде неравновесных констелляций, совокупность которых (или один общий обширный молекулярный комплекс) является носителем поля. В этом поле непрерывно создаются новые неравновесные хроматиновые констелляции взамен прежних, заканчивающих свое существование путем деградации (распада) или перехода в равновесные структуры. Преемственность и непрерывность поля представляется с этой точки зрения чисто статистическим постоянством, в результате непрерывного образования новых констелляций в поле наряду с существующими и распадающимися.

Но эти соображения оставляют пока совершенно невыясненным вопрос о локализации источников поля в клетках, окончательно вышедших из митоза. Здесь возможно необозримое количество предположений, в равной степени мало обоснованных. Мы коснемся по-

этому лишь тех сторон проблемы, в которых мы должны связать себя известными представлениями, вытекающими из самого принципа поля.

Мы примем, что хроматин сохраняет свою «активность», т. е. является носителем поля лишь в возбужденном состоянии. В каком конкретном смысле может быть при этом понят термин «возбуждение» должно остаться в настоящее время открытым. Предполагается лишь состояние с избыточной против среднего уровня энергией. Из этого, конечно, вытекает, что постоянство и непрерывность поля данной хромозомы или ядра представляет собой чисто статистическое состояние, т. е. свойство образовывать поле отнюдь не является имманентным свойством каких-либо специальных «меченных» молекул, но непрерывно возникает и исчезает в известном проценте всех наличных молекул хроматина, т. е. в его различных точках. Постулируемая нами преемственность поля может быть представлена на молекулярном языке следующим образом: если вблизи молекулы хроматина (*A*), являющейся в данный момент носителем поля, синтезируется вторая молекула хроматина (*B*), обладающая в момент синтеза избыточной энергией, то поле молекулы *A* индуцирует поле в молекуле *B*, превращаясь вслед за этим в обычную молекулу хроматина, т. е. утрачивая свое поле.

Вследствие этого активные неравновесные констелляции сохраняют нужную степень устойчивости в актуальных полях*.

Однако, при этом необходимо принять во внимание следующее. Уже в пределах самого ядра обнаруживается воздействие на него актуального клеточного поля, в котором ярко проявляются слагаемые соседних полей. Это вытекает непосредственно из деформации ядер мезенхимных клеток (А н и к и н). Мы вынуждены поэтому локализовать хроматиновый аппарат, являющийся носителем (источником) поля, приблизительно в центре ядра. При этом его периферическая, т. е. поверхностная зона, принципиально уже не отделима от остальных участков клеточного тела и подлежит воздействию актуального поля, интенсивность которого не многим уступает собственному полю.

В связи с этим выводом возникает мысль, которую приходится высказывать пока со всей осторожностью и чисто предположительно, что активные неравновесные констелляции, являющиеся носителем поля вне митоза, связаны не с хроматином, как он обычно понимается, но с ядрышком — образованием, остающимся до сих пор совершенно вне сферы интересов цитологов и генетиков.

---

* Наряду с этим развиваемые здесь соображения открывают некоторые возможности приблизить к нашему пониманию стойкие мутации. Если в силу тех или иных обстоятельств длительное воздействие актуальных полей прошло не совершенно бесследно для хроматиновых неравновесных констелляций половых клеток во все время их роста и созревания, то в силу принципа преемственности между последующими поколениями неравновесных констелляций, произойдет их наследственная модификация, а следовательно, и некоторая мутация поля.

В. Общая структура клеточных полей

Мы охарактеризовали клеточное поле его отношением к молекулам, считая, что оно создает и поддерживает неравновесные молекулярные констелляции. Нам предстоит теперь несколько детальнее и конкретнее развить это основное положение.

Неравновесные молекулярные констелляции состоят согласно самому определению из молекул, не связанных друг с другом силами взаимного притяжения. Их пребывание в течение конечного промежутка времени в более или менее закономерно конфигурированной констелляции в непосредственном соседстве друг с другом возможно поэтому лишь при непрерывной затрате энергии, совершающей работу против теплового движения.

Энергия поставляется в той или иной форме экзотермическими химическими процессами, протекающими в живых системах, и работа поля совершается за счет этой энергии.

Для конкретизации процессов, приводящих к формированию и поддержанию полем неравновесных молекулярных констелляций, мы прибегаем к следующим представлениям.

Пребывание молекулы в составе констелляции обусловлено ее продвижением в направлении, заданном вектором поля в данной точке, со скоростью, определяемой величиной вектора. Затрачиваемая при ее продвижении работа совершается за счет энергии, поглощенной данной молекулой. Поэтому продвижение в поле совершают лишь возбужденные поглощением энергии молекулы.

Из этого вытекает, что пройденный молекулой путь определяется в известной мере запасом ее энергии.

В наиболее общей и, так сказать, лапидарной форме сущность нашей концепции клеточного поля сводится поэтому к следующему.

Поле использует энергию, освобождающуюся при экзотермических химических реакциях в живых системах для сообщения молекулам субстрата (белкам, пептидам) упорядоченного направленного движения.

Данным только что определением воздействия поля на отдельную молекулу, однако, еще не определяется в достаточной мере формирование неравновесных молекулярных констелляций. Для этого необходимы определенные допущения относительно общей структуры клеточного поля.

Так как предположительно мы связываем источник поля с хроматином, то будем в дальнейшем исходить из упрощенного представления, что точечный источник клеточного поля совпадает с центром ядра, и следовательно, поле имеет в общем радиальное строение.

Само собой разумеется, что речь идет о грубо схематизированной, чисто гипотетической картине, которая может, однако, в дальнейшем оправдать себя своей плодотворностью.

Так как поле не гомогенно и обладает градиентом, то из его предполагаемой радиальности вытекает и следующее положение: геометрические места равновеликих векторов представляют замкнутые поверхности, конфигурация которых определяется законом анизотропии данного поля. В дальнейшем мы будем обозначать эти поверхности как «изодинамические».

Последний параметр поля, требующий определения, относится к направлению векторов.

Основываясь на анализе ряда явлений морфогенеза, о которых речь впереди, мы предполагаем, что направление векторов центробежно (т. е. векторы направлены от центра поля к периферии).

Эти допущения определяют в достаточной мере однозначно условия формирования полем неравновесных констелляций. Если представить себе N (достаточно большое число) молекул, оказавшихся в момент поглощения ими энергии (т. е. возбуждения) в любой общей изодинамической поверхности, то они должны будут продвигаться приблизительно с одинаковой скоростью и приблизительно параллельно друг к другу* в направлении векторов поля.

Совместное продвижение групп молекул создает из них неравновесную констелляцию, существование которой ограничивается длительностью их продвижения, другими словами, временем возбужденного состояния молекул. Конфигурация констелляций определяется, таким образом, конфигурацией изодинамических поверхностей.

Мы располагаем довольно элементарным модельным опытом, воспроизводящим до некоторой степени набросанную нами картину формирования неравновесных молекулярных констелляций.

Опытами А. А. Гурвич было установлено, что слабые растворы белка (серумальбумина) в капиллярных трубках с просветом около 1 *мм* обнаруживают вторичное излучение при облучении лишь при одном из двух условий — в электрическом поле (продольном), порядка 50 *V/cm* или при течении раствора в трубке со скоростью 1 *m/sec*.

Толкование этих результатов следующее. Вторичное излучение представляет цепной процесс, легко обрывающийся на стенках сосуда. При обычном статистическом распределении молекул в растворе, вероятность передачи энергии возбуждения с одной молекулы на другую мала по сравнению с вероятностью столкновения возбужденной молекулы со стенкой сосуда.

При обоих примененных нами экспериментальных условиях длинные пептидные молекулы (в случае наложения поля лишь в пристеночном слое) устанавливаются в общем параллельно друг другу. При этих условиях создаются благоприятные условия передачи энергии возбуждения от одной молекулы на соседнюю.

---

* Имеются в виду соседние молекулы.

Из этих данных мы можем сделать вывод основной важности для всего дальнейшего.

Та степень пространственной упорядоченности и близости молекул друг к другу, которая достигается экспериментальным путем в слабых растворах белка, достаточна для создания подобия общих энергетических уровней, т. е. молекулярных комплексов наподобие кристаллических решеток, по которым может некоторое время циркулировать энергия от одной молекулы (атома, иона) к другой без высвечивания или отдачи иным путем.

От неравновесных молекулярных констелляций в живых системах нет необходимости требовать большей степени связанности между соседними молекулами, чем в нашей модели.

Набросанная в общих чертах схема воздействия поля на субстрат требует однако некоторой конкретизации.

Так как поле обладает значительным градиентом, особенно крутым вблизи источника, то непосредственным последствием его воздействия на возбужденные молекулы должно было бы быть их значительное разрежение в центральной части клеточного тела, т. е. по соседству с ядром и скопление на периферии клетки. Но само собой разумеется, что необходимо принять соответственный и одновременный приток к центру новых частиц на место выбывших. Другими словами, наше представление о поле включает необходимость допущения непрерывной циркуляции частиц субстрата. При этом необходимо различать следующие составные части или элементы этого процесса. Продвижение по направлению векторов поля совершают, согласно нашему основному допущению, лишь возбужденные до определенного уровня молекулы и лишь за счет запаса энергии возбуждения, т. е. в течение короткого промежутка времени и на соответственно коротком расстоянии. Выбыв из строя неравновесных констелляций, т. е. прекратив направленное полем продвижение, данная молекула входит в состав обычной жидкой фазы субстрата и принимает этим самым участие в процессе циркуляций, который является, как мы видели, необходимым последствием оттока возбужденных частиц от центра к периферии.

Анизотропия поля выражается региональными различиями в скорости направленного движения возбужденных молекул. Легко себе представить, что эти местные различия должны привести к более энергичной циркуляции и замещению центральных участков клетки невозбужденными молекулами. Другими словами, в клетке должен существовать градиент скорости циркуляции невозбужденных молекул, или, что то же самое, при изменении актуального поля, усиленный приток в одном и соответственный отток в противоположном направлении. Эта направленность потока должна отразиться на конфигурации клетки.

Рассмотрим некоторые детали этого процесса. Мы остановимся сначала на вопросе о внутриядерном поле. Если дать здесь волю фантазии, то многие, трудно понимаемые до сих пор цитологические данные, могли бы, казалось, найти удовлетворительное толкование.

Но именно ввиду чрезмерной простоты объяснения необходимо отнестись к нему со всей осторожностью и не считать, что поднимаемый нами вопрос неразрывно связан с нашей основной концепцией.

Прежде всего обратимся к вопросу, не связано ли поле с ядрышком — образованием, биологический смысл которого совершенно темен. Не говоря уже о других соображениях, на какое-то участие его в этом процессе указывает самый факт бесследного его исчезновения во время митоза. Отмечавшаяся неоднократно в ранних профазах центрировка вокруг ядрышка зачатков хромозом может быть истолкована в этом же смысле. Поэтому гипотеза о связи ядрышка с полем во всяком случае заслуживает некоторого внимания.

Любопытно отметить при этом, насколько шатка и неопределенна аргументация в цитологии, понимаемой как чисто «микроскопическая» дисциплина. Один из новейших и авторитетных цитологов Белар высказывает, например, встречающее, повидимому, общее сочувствие, предположение, что «при делении ядра ядрышки играют совершенно второстепенную роль. У многоклеточных организмов они в большинстве случаев исчезают в поздней профазе или в метафазе и появляются вновь лишь в телофазе». Мы видим, таким образом, что в нашем толковании факта исчезновения ядрышка во время митоза мы находимся в резком противоречии с общепринятым у цитологов мнением. Причины этих как и многих других аналогичных разногласий, следует искать, конечно, не в нашем пристрастии к парадоксам, а в нашей основной установке, что цитология не есть чисто микроскопическая наука и что за пределами микроскопически видимого протекают не менее, а должно быть, гораздо более существенные процессы, чем в том крайне ограниченном диапазоне величин, которые открывает микроскоп. Однако было бы совершенно неправильным истолковывать нашу точку зрения как тенденцию придавать значение новейшим субмикроскопическим методам, особенно рентгеновскому или электронному анализу. За исключением некоторых совершенно специальных задач (например, изучение мышечных фибрилл), современные пути анализа уводят нас еще дальше, чем обычный микроскоп, от биологической реальности, которая может быть выражена, по нашему убеждению, лишь тезисом, что в предельной для биолога в настоящее время молекулярной области (а тем более в лежащей за ней атомарной, электронной) существуют лишь структурированные процессы, а не структуры. Из этого следует, что такое явление, как временное исчезновение ядрышка с его последующим появлением указывает на особенное оживление деятельности входящих в его состав субстратов, в то время, как для цитолога, ограничивающего свой кругозор микроскопом, оптическая «пустота» равнозначна как бы впадению в небытие.

Мы остановились на этом вопросе, так как в нем с наибольшей наглядностью отражается взаимоотношение между классической

цитологией и развиваемыми нами представлениями о клеточных полях и неравновесных констелляциях.

Второй, менее банальный факт заключается в замечательных наблюдениях Ж и в а г о (42) над непрерывным движением хроматиновых элементов ядра лимфоцитов. Характер движения, зафиксированный на кинопленке, может быть истолкован как постулируемая нами циркуляция субстрата.

Можно привести еще одно соображение. Если представление о циркуляции правильно, то к ядру должны непрерывно притекать невозбужденные молекулы и, наоборот, возбужденные отходить от него под влиянием поля. Это предполагает особенно интенсивный метаболизм преимущественно экзотермического характера (например, окислительные процессы) вблизи ядра. Можно было бы привести наблюдения старых авторов, свидетельствующие в пользу того, что ядро действительно есть такой «окислительный» центр клетки*. Однако более поздние исследования не подтверждают этих предположений и поэтому вопрос остается открытым.

Разработанная нами концепция формирования и поддержания неравновесных констелляций оставляет некоторые вопросы также не вполне разрешенными.

Так как в ее основе лежит неизбежное представление, что воздействию поля подвержены лишь возбужденные молекулы, составляющие при обычных условиях лишь небольшой процент их общего числа, и вместе с тем мы склонны придавать образованным возбужденными молекулами неравномерным констелляциям первенствующее значение в клетке, то необходимо внести ясность в содержание того, что мы понимаем в данном случае под возбуждением.

Речь идет, конечно, не об электронном возбуждении, возникающем при поглощении молекулой энергии фотона или соответственного эквивалента. Мы не располагаем однако при этом данными, которые позволили бы создать здесь представления, могущие по своей определенности итти в сравнение с картиной электронного возбуждения. В настоящей стадии вопроса решающим является лишь общий энергетический баланс, или, вернее, — соображения общеэнергетического характера.

Известная и значительная, по нашим представлениям, часть свободной энергии экзотермических процессов метаболизма затрачивается на продвижение молекул под влиянием поля, что осуществимо лишь в том случае, если молекулам сообщен известный запас или избыток энергии**. Неравновесная констелляция обладает, таким образом, известным потенциалом. Но ее деградационный распад сам по себе не может привести к освобождению энергии,

---

* В особенности Леб, Лилли, Унна (Loeb, Lillie, Unna).

** В связи с развитыми здесь представлениями мы приведем замечательные соображения Варбурга (Warburg, 1911 г.). Изучая соотношение между потреблением кислорода и внешне обнаруживаемой работой в яйцах морских ежей (причем ее проявлением считалась интенсивность дробления), Варбург приходит к следующему выводу:

хотя бы в отдаленной степени соответствующей высвечиванию ультрафиолетовых фотонов. Деградационное излучение есть не непосредственный, а лишь косвенный результат распада констелляций.

Для того, чтобы понять это соображение, мы должны вернуться к изложенному выше представлению об общих энергетических уровнях.

На ряду с основными экзотермическими, в значительной степени окислительными процессами, непрерывно протекающими в живых системах и составляющими их основной метаболизм, мы должны принять и для живых систем ту же энергетическую схему возникновения ультрафиолетовых фотонов, которая разработана нами для систем неорганизованных.

Необходимо, другими словами, допустить появление при ферментативных расщеплениях в живых системах, как и в растворах, некоторого количества свободных радикалов, рекомбинация которых и доставляет энергию, соответствующую ультрафиолетовым фотонам. В этом отношении нет и не может быть различий между неорганизованными и организованными системами. Тем значительнее, по нашему представлению, различие в использовании энергии рекомбинации радикалов в обоих случаях.

В случае поглощения энергии свободной молекулой в растворе, безразлично, будет ли она входить в состав неорганизованных или организованных систем, она немедленно (через 10^{-8} сек.) высвечивается в виде флоуресценции*. Но согласно нашим предположениям, энергия, поглощенная молекулой, входящей в состав неравновесных констелляций, представляющих общие энергетические уровни, не должна обязательно высвечиваться именно той молекулой, которой она была поглощена, но может переходить в пределах общего энергетического уровня, т. е. констелляции, от одной молекулы к другой, и момент ее отдачи в виде фотона затягивается на неопределенное время. Такая схема общепринята для твердых кристаллических тел.

Мы распространяем гипотетически этот принцип и на неравновесные констелляции, причем можем обосновать это следующим соображением.

«Связи между обнаруживаемой работой и скоростью окисления не наблюдается, или, выражаясь другими словами: лишь незначительная часть освобождающейся при дыхании энергии затрачивается на обнаруживаемую работу». Это соображение приводит автора к предположению, что нам известна лишь незначительная часть совершаемой дыханием работы, и далее к выводу, что «в пределах очень малых размеров клеток необходима затрата механической работы, чтобы поддерживалась структура клетки, пространственное распределение веществ, состав полупроницаемых пленок. Действительно, трудно себе представить, как при существующих в клетке условиях могло бы поддерживаться пространственное распределение различных веществ без соответственной затраты работы, без того, чтобы спонтанные процессы в роде диффузии были обращены вспять».

* Или отдается иным путем.

Рядом авторов принимается, что комплекс приблизительно из 2000 молекул хлорофилла представляет собой «единицу действия», поглощающую 4 фотона видимого света, которые затем циркулируют по системе до встречи в одном пункте, где их объединенная энергия совершает работу восстановления о д н о й молекулы CO_2. То обстоятельство, что комплекс молекул хлорофилла не представляет собой н е р а в н о в е с н о й констелляции, нисколько не меняет в данном случае сути дела.

Значительная задержка высвечивания при деградационном распаде неравновесных констелляций может, однако, зависеть и от иных обстоятельств, а именно, от состояния метастабильного возбуждения известной части входящих в состав констелляции молекул.

Все эти соображения приводят нас к дальнейшей характеристике неравновесных констелляций, а именно, к деформации их молекул.

Спектры деградационного излучения резко отличаются от физиологических спектров излучения для одних и тех же систем, если они вообще существуют. В тех же случаях, где система обнаруживает исключительно деградационное излучение, в его спектре обычно не представлены полосы, характерные для основных веществ протоплазмы — пептидов, углеводов, фосфатидов в свободном виде.

Резкий сдвиг спектральных полос этих же веществ в период участия их в неравновесных констелляциях можно свести исключительно к взаимной деформации, обусловленной их непосредственным соседством *. Можно предположить, что метастабильное состояние возбуждения, которое по нашим представлениям обусловливает длительность деградационного излучения, объясняется преимущественно тем, что в момент распада неравновесных констелляций, молекулы, входившие в их состав, находятся в состоянии деформации, т. е. обладают неестественными энергетическими уровнями.

Мы должны ограничиться в настоящее время этими общими энергетическими соображениями относительно неравновесных молекулярных констелляций, непрерывно возникающих в клеточном поле.

Из самого определения клеточного поля, существующего и вне клетки, т. е. в окружающем ее пространстве, вытекает, что неравновесные молекулярные констелляции формируются и вне клетки в окружающей среде, конечно, при непременном условии достаточно интенсивного местного метаболизма, связанного с освобождением энергии.

---

* Мы располагаем в настоящее время обширным и разнообразным экспериментальным материалом, указывающим на значительный сдвиг спектральных полос в сравнительно слабых электрических полях (порядка 50—100V/cm) в тех случаях, если молекулы находятся достаточно близко друг к другу (например, в пристеночных слоях поверхностно активных растворов). Наложенное поле изменяет их взаимную ориентировку и этим самым меняет характер их взаимной деформации, что и отражается на их спектре. Из этих данных вытекает экспериментальное обоснование положения, что сближение молекул в пристеночном слое достаточно для их взаимной деформации.

Вместе с тем, распространение поля за пределы клетки влечет за собой и вопрос о взаимодействии клеточных полей.

Г. Взаимоотношения клеточных полей

Так как согласно основному допущению поле существует и за пределами клеток, то при условии их достаточной близости они оказывают друг на друга взаимное действие. В то же время в межклеточном пространстве существует синтезированное из клеточных полей поле целого.

Выше было указано, что направление векторов мы определяем на основании анализа эмпирических данных, в частности процессов раннего формообразования, особенно формообразования мезенхимных клеток.

В ряде случаев между резко обособленными массивными эпителиальными зачатками сохраняется обширная область, населенная сравнительно редкими, свободноподвижными мезенхимными клетками. В дальнейшем из них формируется закладка хряща. Контуры закладки вначале совершенно расплывчаты, и лишь постепенно, по мере образования более плотного промежуточного вещества, удается наметить с известной степенью точности ее контуры.

В образовании таких зачатков, т. е. сгущения клеток, главная роль принадлежит свободному передвижению клеток; происходящее одновременно размножение их имеет лишь второстепенное значение.

Мы стоим здесь пред следующей альтернативой. Очаг сгущения является результатом или взаимного притяжения мезенхимных клеток, или выражением всестороннего отталкивания как со стороны периферически расположенных мезенхимных клеток, так и окружающих их со всех сторон эпителиальных зачатков. При выборе между этими возможными положениями мы связаны лишь одним постулатом: наше решение должно быть принципиальным. Другими словами, мы должны принять для всех категорий клеток одинаковое взаимодействие — или притяжение, или отталкивание. Вряд ли можно сомневаться в том, что наблюдаемое клеточное распределение совместимо лишь с отталкиванием. В противном случае, т. е. при взаимном притяжении клеток, наблюдалось бы прежде всего скопление свободноподвижных мезенхимных клеток в непосредственном соседстве с неподвижными мощными эпителиальными пластами. Вместе с тем должны были бы наблюдаться небольшие местные скопления из двух-четырех клеток, только что возникших путем деления, так как во всех участках мезенхимы продолжается клеточное размножение. Между тем для ранней мезенхимы типично и закономерно полное отсутствие подобных клеточных групп и всесторонняя изоляция каждой клетки.

Попытаемся составить некоторое представление о процессе отталкивания двух вплотную прилегающих друг к другу клеток немедленно после деления.

Мы будем исходить при этом из предположения, что находящиеся в поле возбужденные молекулы путем продвижения распределяются пропорционально величине вектора синтезированного поля в направлении, данном этим вектором.

В точке соприкосновения обеих клеток вектор будет равен нулю, т. е. вообще не будет направленного продвижения молекул. В точке, соответствующей противоположному концу соединяющей оба центра линии, вектор равен максимуму, т. е. сумме векторов собственного поля и поля прилегающей клетки. Вектор, приложенный к любой точке поверхности клетки, будет определяться геометрической суммой векторов обоих полей. Кривая, соединяющая окончания всех рассчитанных векторов, представит собой проекцию (в увеличенном виде) на плоскость контура клетки.

Если предположить, что ядро продвигается к центру клетки, контуры клетки при ее неизменном объеме примут примерно бобовидную форму.

Однако этот более сложный контур представляет в действительности лишь некоторое мгновенное состояние, так как клеточные поля, непрерывно ослабляясь, будут продолжать действовать друг на друга и действительно пройденный клетками путь будет значительно больше представленного моментального воздействия, причем конфигурация клеток также будет соответственно меняться.

Достаточный ряд наблюдений на благоприятных объектах мог бы привести к более или менее точному установлению всех параметров, взятых здесь чисто произвольно.

Рис. 12. Вполне сформировавшиеся палочки из центральной и периферической части сетчатки лягушки, немедленно после метаморфоза. Палочки периферической части глаза, достигшие своего окончательного развития, в дальнейшем вступают в период роста, достигая нормальной величины клетки. (Ср. рис. 11).

Если допустить взаимное отталкивание клеток, то истолкование наблюдаемых процессов формообразования не встречает особых затруднений.

Если данный комплекс подвижных клеток со всех сторон окружен неподвижными клеточными массами, то понятно, что отталкивающее действие, направленное от периферии к центру, будет превышать обратное действие—от центра к периферии всего участка. Поэтому в центральном участке достаточно обширного района будет наблюдаться сгущение клеток. Вместе с тем взаимное отталкивание ближайших соседних клеток будет препятствовать их непосредственному сближению, поэтому в действительности такие скопления всегда довольно рыхлы.

Мы видим, что представление о взаимном отталкивании клеток можно считать эмпирически достаточно обоснованным. Из этого следует, что если оно вообще основано на взаимодействии клеточных полей, векторам полей следует приписать центробежное направление.

Результат взаимодействия клеточных полей как в межклеточном пространстве, так и в пределах каждой клетки может быть в первом приближении выведен из свойств собственных клеточных полей на основании обычных правил геометрического сложения.

При дальнейшем продумывании развиваемых нами представлений о клеточных полях естественно возникает вопрос об их абсолютной интенсивности и о выражении ее в каких-либо единицах измерения. Однако едва ли это выполнимо в настоящее время. Но можно попытаться составить себе некоторое представление о радиусе действия клеточного поля на основании следующих простых соображений.

В различных участках зародыша существуют мезенхимные комплексы, в которых относительно некоторых групп можно пренебречь влиянием полей соседних зачатков и свести их продвижение исключительно на взаимное отталкивание между соседними клетками. В числе этих клеток будут всегда довольно многочисленные клетки-сестры, которые первоначально вплотную прилегали друг к другу. В этих случаях их максимальное расстояние друг от друга можно рассматривать как пройденный под влиянием взаимного отталкивания путь.

Мы могли бы поэтому среднее расстояние между соседними клетками таких комплексов принять за радиус ощутимого воздействия клеточных полей. При этом величины этих радиусов будут явно преуменьшены, так как поля соседних клеток, вообще говоря, противодействуют взаимному отталкиванию клеточных пар.

Если, исходя из этих соображений, обратиться к реальным объектам наблюдений, то на многих благоприятных объектах мы констатируем чрезвычайно редкое распределение мезенхимных клеток, причем наблюдение с полной достоверностью показывает, что речь идет об активном «расползании» клеток и весь вопрос сводится к тому, можно ли свести это продвижение к взаимному отталкиванию клеток.

Ответ на него может быть лишь чисто гипотетическим, подобно тому, как и все учение о поле — гипотеза.

В данном случае к рассуждению можно предъявить лишь два требования: во-первых, последовательности и отсутствия противоречий и, во-вторых, плодотворности предположений.

Второй вопрос мы будем разбирать в одной из следующих глав. Но вопрос о последовательности рассуждения должен быть рассмотрен теперь же.

Создавшееся положение можно определить следующим образом. Если вообще приписывать полям воздействие на продвижение клеток, то невозможно остановиться на полпути, т. е. сводить неко-

торые случаи продвижения на поля, другие на иные, оставшиеся совершенно неизвестными факторы, конечно, за исключением грубо механических факторов, как давление и т. п.

Поэтому плодотворность основного положения должна быть испытана не только на простых и незначительных, но и на более сложных примерах.

Мы займемся их анализом в последующих главах.

В понятие поля входит один, специфический для него параметр-анизотропия, который имеет решающее значение для оценки всего построения.

Если мы вернемся к нашему простейшему случаю — двух изолированных, достаточно близких друг к другу клеток, то, конечно, нет основания предполагать существование закономерной (например, параллельной) ориентировки осей анизотропии. Но если распределение осей произвольно, то воздействие клеток друг на друга будет несимметричным и возможны случаи, где при максимальном воздействии со стороны одной из них на вторую, обратным воздействием можно почти пренебречь (рис. 13).

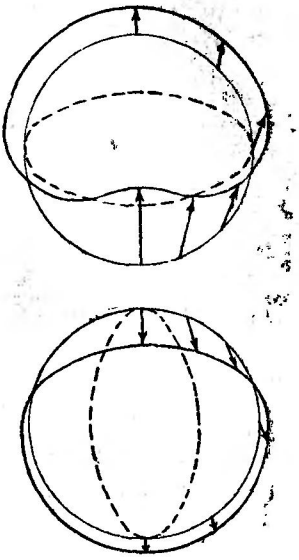


Рис. 13. Схема взаимодействия клеточных полей двух изолированных клеток. Принимается сферическая форма клеток. Анизотропия их полей намечена вписанным в клетку эллипсом, причем выбрано перпендикулярное друг к другу направление больших осей анизотропии.

Из этого простого соображения вытекают выводы капитального значения. Если представить себе комплекс эквипотенциальных клеток (например, эпителиальную пластинку), то в его пределах могут обнаружиться самые резкие вариации их актуальных полей, даже в непосредственно прилегающих друг к другу клетках. А так как актуальное поле определяет собой ближайший этап развития и, как видно будет из дальнейшего, само непрерывно эволюционирует, то, исходя из этих соображений, можно понять резкое различие в окончательных свойствах соседних клеток общего происхождения, наблюдаемых в различных системах. Мы полагаем, что эти соображения — одно из важнейших и наиболее плодотворных приложений теории клеточных полей. К более подробному анализу этой проблемы мы вернемся еще в дальнейшем.

4. АВЕСТИГИАЛЬНЫЕ И ВЕСТИГИАЛЬНЫЕ ПРОЦЕССЫ

Из данной нами общей картины вытекает, что вступающие в состав живых систем молекулы различных веществ, в особенности аминокислоты или пептиды, входя в состояние неравновесных моле-

кулярных констелляций, утрачивают, по крайней мере временно, свои степени свобод. Благодаря своеобразным пространственным взаимоотношениям, которые устанавливаются между ними, хотя бы мимолетно, возникают новые возможности их взаимодействий, в том числе, как будет более подробно проанализировано в дальнейшем, и возможность специфических для живых систем химических реакций.

Дальнейшая судьба каждой индивидуальной неравновесной констелляции может быть очень различна.

1) Возможно, что ее простой распад возвращает молекулы снова к свободному состоянию чисто статистического распределения, т. е. проходит совершенно бесследно для системы.

Такой процесс мы обозначаем как абсолютно а в е с т и г и а л ь н ы й.

В тех случаях, где в пределах констелляции протекают химические процессы, последствия их могут быть очень различны: если они в конечном счете приводят к полному распаду крупных молекул и к выделению продуктов расщепления, то система (клетка), взятая как целое, не претерпит заметных изменений, и поэтому по отношению к ней весь цикл можно обозначить как условно авестигиальный. Однако, если мы имеем дело с экзотермичными химическими процессами, то выделяющаяся энергия будет при этом использована самой системой. К этой категории относятся основные процессы специфического метаболизма, совершающиеся согласно нашему основному, экспериментально обоснованному положению, именно через посредство неравновесных молекулярных констелляций.

2) Но мы должны считаться и со следующей возможностью: входящие в состав неравновесных структур молекулы могут при известных условиях вступить в истинные связи друг с другом и образовать устойчивые комплексы, конечно, равновесного характера, которые мы в противоположность неравновесным констелляциям будем обозначать как молекулярные с т р у к т у р ы. В этих случаях мы имеем дело с в е с т и г и а л ь н ы м процессом. При достаточно частом повторении, как бы наслоении таких процессов, молекулярные структуры (которые можно в данном случае обозначать как «вестигии»*), будут переходить мало-помалу в область микроскопической видимости.

Остановимся несколько подробнее на этих важнейших процессах.

Неравновесные молекулярные констелляции следует представлять себе в общей форме, конечно, не как линейные агрегаты (цепи), а как двух- или трехмерные, подобные решеткам комплексы.

Для того, чтобы молекулы, оказавшись в сфере возможного химического взаимодействия, действительно вступили в химическую связь (например, для образования пептидной связи), необходимо наличие некоторой энергии активации. Мы можем представить себе

* Vestigium (лат.) — след.

в непосредственной близости от какой-нибудь пары молекул элементарный экзотермический химический акт между молекулами или радикалами, который поставляет энергию, необходимую для старта синтеза. При известных условиях, например, при пептидном синтезе этот процесс может приобрести и цепной характер, т. е. будет распространяться по неравновесной молекулярной констелляции. Возможно при этом, что из обширной решетки такой констелляции как бы выкраивается равновесная молекулярная структура любой степени пространственной, а отчасти и химической сложности.

Этот вывод представляет особенный интерес потому, что в новых устремлениях гистологии в сферу субмикроскопического, все внимание направлено на результаты, которые могут быть получены при помощи рентгеновского анализа (или электронного микроскопа). Другими словами, молекулярные комплексы в живых системах мыслятся лишь как правильные цепи или кристаллические решетки, не наделенные какой-нибудь видовой специфичностью, т. е. параметрами, допускающими неограниченное разнообразие.

При нашей концепции специфичность вестигий, лежащих в основе гистологических структур, будет определяться специфичностью неравновесных молекулярных констелляций, т.е. в последней инстанции — поля.

Накопление вестигий в процессе эмбриогенеза не останется, конечно, без влияния на непрерывно возникающие неравновесные молекулярные констелляции. Помимо того, что при этом может в известной степени эволюционировать и химический состав субстрата, следует ожидать и эволюции актуальных полей.

Действительно, накопление вестигий составляет сущность процессов гистогенеза, связанных с чрезвычайно значительным увеличением объема клеточного тела по сравнению с остающимся сравнительно постоянным объемом ядра. При достаточной длительности вестигиальных процессов пространственные взаимоотношения между клетками непрерывно видоизменяются, что влечет за собой в свою очередь и соответственные видоизменения их актуальных полей.

Это проявляется с особой ясностью на клеточных комплексах со скученным клеточным распределением, например, в первичных или вторичных эпителиальных или эпителиоподобных пластах эмбриональных тканей. До отчетливого проявления вестигиальных процессов клетки размещаются очень близко друг к другу. После того как они достигнут взаимного соприкосновения, дальнейшее увеличение их объемов, достигающее в ряде случаев очень значительной степени, приводит к непрерывному взаимному отдалению ядер, источников клеточных полей, и вследствие этого к ослаблению их взаимодействия. Наряду с этим, при повороте клеточных осей характер их взаимодействия (предполагая анизотропию их полей) также будет непрерывно эволюционировать.

В этих соображениях заключаются элементы понимания одного из основных фактов эмбриогенеза, а именно, его «неудержимости»

после даваемого оплодотворением старта. Этот факт в силу свое банальности вообще не является предметом нашего исследовани и обдумывания, но вместе с тем представляет непреодолимые труд ности для понимания с обычных, укоренившихся в биологии точе зрения.

Набросанная нами схема дает некоторый сдвиг в понимани общего хода кривой индивидуального жизненного цикла.

Актуальные поля и вестигиальные процессы в известной мер партнеры, взаимно влияющие друг на друга.

При исходном, очень малом объеме * эмбриональных клеток их густом распределении, их взаимодействие очень интенсивно в то же время, благодаря быстрому накоплению вестигий и быстро смене их пространственных взаимоотношений, результирующи актуальные поля так же быстро эволюционируют.

По мере увеличения объема эмбриональных клеток, т. е. п мере накопления вестигий, взаимодействие клеточных полей про грессивно ослабевает. Следствием этого является бо́льшая устой чивость их актуальных полей, что в свою очередь влечет за собо замедление ритма эволюции зародыша.

По мере дальнейшего нарастания объема клеток и накоплени промежуточных веществ, взаимное влияние полей сходит, повиди мому, за исключением некоторых специальных органов (ср. глав 2 части II), на нет, и клетки как бы замыкаются в самих себе. Эти самым организм вступает в квазистационарную фазу своего жизнен ного цикла, так называемое взрослое состояние.

При последовательном продумывании всех вытекающих из на шей концепции следствий, создается впечатление чрезмерно далек заходящего детерминизма, совершенно чуждого биологическим про цессам и скомпрометировавшего в свое время логически столь про думанное и стройное учение Вейсмана.

В частности, получается впечатление почти полного отказа о прежнего противопоставления понятий нормировки и детерминаци (8,9), которое, несомненно, имело значение и смысл.

Такую опасность таит в себе каждая попытка создать универсал ный, всеобъемлющий принцип для обширной дисциплины, есл во-время не очерчиваются для него разумные границы.

Характерной чертой нашей концепции можно считать то, чт малые причины вызывают большие последствия, так как возник новение незначительных различий в актуальных полях как б катализирует процессы, имеющие в свою очередь результатом на растание этих различий и т. д. Вместе с тем структура актуально поля является в значительной степени функцией от расстояни между соседними клетками, или, точнее, между центрами и полей.

---

* В то время как величина ядер по ходу эмбриогенеза нарастает сравнител но незначительно, объем большинства клеток эмбрионального организма оче мал по сравнению с клетками взрослого организма.

Мы располагаем поэтому для процессов развития двумя источниками «нарушения идентичности» актуальных полей, а следовательно, строгого детерминизма в ходе развития и вообще в поведении элементов целого. Этими факторами будут:

во-первых, даже самые незначительные колебания в средних расстояниях между элементами зачатка;

во-вторых, что, повидимому, еще более существенно, статистический по существу характер закономерности конфигураций неравновесных констелляций и акта их перехода к вестигиальным процессам.

Действительно, изодинамические поверхности как собственного, так и актуального клеточных полей представляют собой геометрические места, характеризующиеся равными по величине векторами, направление которых представляется радиальным. Другими словами, полем лишь на некоторый ближайший момент определяется траектория возбужденных молекул, принадлежащих топографически в момент перехода в состояние возбуждения к той или иной изодинамической поверхности. Но этим актом дальнейшая судьба молекулы определяется, конечно, далеко не однозначно, так как она зависит еще и от следующих моментов: во-первых, от ее ближайшего соседства, т.-е. от химического характера и состояния возбуждения ближайших к ней молекул, во-вторых, и само определение траектории не вполне однозначно, ибо сообщаемый полем вектор будет по существу лишь одной из слагающих, определяющей наряду с неупорядоченным тепловым движением молекулы, ее реальную траекторию.

Исходя из нашей концепции поля, есть все основания считать вектор поля решающей слагающей во внутренних участках актуального поля, но его влияние должно, конечно, ослабевать соответственно градиенту поля.

Обозначая эти соображения в нашей прежней терминологии, различающей нормировку и детерминацию процессов в элементах со стороны объемлющих единиц или факторов, мы приходим к выводу, что воздействие клеточных полей на субстрат носит характер нормировки и поэтому концепции поля чужда та степень детерминизма, которая могла бы придать ей явно антибиологический характер.

Действительно, если признать чисто статистический характер закономерностей конфигураций и количества неравновесных констелляций в пределах каждой клетки, то вполне естественно ожидать, что все поведение и развитие эквипотенциальных клеток будет в достаточной мере индивидуально, и если установить некий схематический стандарт для поведения клеток данной однородной группы и с нашей новой точки зрения, то весьма вероятно, что дисперсия отдельных единиц вокруг него будет носить нормальный характер, т. е. подходить под характеристику «нормировки».

Таким образом, мы видим, что понятие нормировки также сохраняется в полной мере и в свете наших представлений о клеточ-

ных полях. Но в то время как первоначально нормировка поведения элементов рассматривалась нами как результат воздействия вышестоящей инстанции (надклеточного поля целого) и клеткам приписывалась значительная степень автономности, теперь понятие «нормировки» относится к воздействию поля на молекулярные процессы.

Поведение клеток выводится, таким образом, именно, из элементарных процессов, по отношению к которым сама клетка является уже «целым».

Нам остается коснуться в самой общей форме вопроса о постулируемой анизотропии клеточных полей.

Вполне понятно, что при чистой гипотетичности этого представления мы должны ограничиться наиболее простыми из допустимых в данном случае предположений.

Как будет видно из дальнейшего, при попытках применения нашего принципа к конкретным проблемам, можно ограничиться следующим простейшим представлением:

Поле характеризуется эллипсоидными изодинамическими поверхностями (при этом, вообще говоря, не эллипсоидами вращения). Большая ось эллипсоида совпадает с большой осью эллипсоидного ядра, их центры также совпадают.

Источник поля представляется для упрощения конструкции точечным, совпадающим с центром ядра. Изодинамические поверхности представляют собой, как мы уже видели, геометрические места равновеликих векторов, направление которых задано прямой, связывающей данную точку поверхности с центром поля.

Так как числа, выражающие отношение длины трех осей эллипсоида, величины непрерывно варьирующие, то этим самым уже при этой простейшей форме анизотропии устанавливается неограниченное многообразие полей, более чем достаточное для того, чтобы признать закон поля выражением видовой специфичности.

С другой стороны, взаимодействие большого количества клеточных полей предполагаемого нами типа анизотропии приводит к неограниченной сложности и разнообразию структуры результирующих актуальных полей.

Мы ограничимся поэтому при наших дальнейших построениях исключительно полями, анизотропия которых соответствует эллипсоидам.

5. ПОЛЕ КЛЕТОЧНОГО ДЕЛЕНИЯ

Процесс клеточного деления занимает совершенно особое место среди всех жизненных проявлений, также и с точки зрения теории поля. Предполагается, что клеточное поле является, вообще говоря, инвариантой, регулирующей весь ход молекулярных процессов, а через их посредство и макроявления, но процесс клеточного деления является в то же время процессом эволюции и клеточного поля, приводя к его удвоению.

Уже из самого факта отсутствия инварианты вытекает вся трудность самой попытки создать хотя бы общее представление о всем механизме клеточного деления с точки зрения теории поля. Его четкая закономерность и строгая, доходящая до деталей видовая специфичность могут быть, однако, несколько приближены к нашему пониманию при некоторых предпосылках, вытекающих из теории поля или согласованных с ней.

Мы должны прежде всего принять во внимание, что митозы или вовсе не наступают в данной категории клеток, или повторяются несколько раз со сравнительно короткими промежутками времени в поколениях одной и той же клетки.

Как показали исследования Пономаревой (36), на переживающей ткани (эпителий роговицы лягушки) в течение приблизительно одного часа переживания не только возникают квазиспонтанные митозы, но удается и стимуляция деятельности размножения путем митогенетического облучения. Из этого факта можно заключить, что клетка может содержать в себе весь пластический материал и возможность энергетических процессов, достаточных по крайней мере для одного митоза.

Старые исследования Годлевского (7) над общим количеством ядерного вещества (хроматина) при дроблении яиц морских ежей, показали, что по сравнению с ядром оплодотворенного яйца количество хроматина в стадии бластулы (если сложить хроматин всех ядер) увеличено во много десятков раз за счет собственных ресурсов клетки, так как на этих стадиях личинка еще ничего не поглощает.

Дальнейшие исследования Мазинга (31) обнаружили, что это значительное накопление хроматина является по существу лишь его перегруппировкой и окончательным синтезом, так как уже до начала дробления основные элементы хроматина (пуриновые основания, нуклеины) представлены в нужном для дальнейших стадий дробления количестве.

Сопоставление этих данных приводит нас к следующему выводу.

Количество хроматина в интеркинезе между двумя делениями можно считать приблизительно постоянным. Чрезвычайно резкое оптическое обогащение хроматином ядра в профазе можно объяснить тем, что в интеркинезе хроматин находится в истинном растворе или во всяком случае в таком состоянии дисперсности, которое уже не дает оптических картин.

Хроматинизация ядра в ранних профазах являлась бы с этой точки зрения по существу укрупнением, характер которого остается определить хотя бы предположительно.

Ключ к пониманию нам дает здесь, повидимому, изучение механизма митогенетического действия ультрафиолетовых фотонов, так называемого основного митогенетического эффекта.

Ввиду важности вопроса мы остановимся на нем несколько подробнее.

Предшествующими исследованиями были обнаружены синтетические процессы в пептидах (пептоне) и определенных комбинациях аминокислот при их митогенетическом облучении.

При этом установлены следующие факты:

1) Эффективность определенной длины волны при облучении зависит не от величины фотона, а исключительно от степени его поглощения облучаемым субстратом.

2) Существует, однако, резкая длинноволновая граница эффективности, не совпадающая с границей поглощения ультрафиолетовых лучей субстратом и зависящая исключительно от предельной, пороговой величины могущего проявить свое действие фотона. Этот длинноволновый предел различен в полной темноте (2700 A=105 *ккал.*) и при подсвечивании видимым или инфракрасным светом (до15000 A). Таким образом, необходимая для процесса синтеза энергия может подаваться двумя порциями, общей суммой не меньше 105 *ккал.*,при этом, однако, ультрафиолетовый фотон не должен быть меньше 3260 A=87,4 *ккал.*

Эта точно очерченная энергетическая характеристика находит вполне удовлетворительное объяснение в том факте, что затрата энергии для отщепления атома H от аминогруппы (NH_2) равна 87 *ккал*, т. е. совпадает с длинноволновой границей эффективности фотонов.

Испытание энергетических предпосылок для митогенетического действия фотонов на двух столь различных объектах, как эпителий роговицы лягушки и дрожжевые культуры, обнаружило полнейшее совпадение со всеми только что перечисленными для синтетических процессов параметрами эффективности облучения.

Мы вправе сделать из этого вывод, что митогенетическое действие ультрафиолетовых фотонов исчерпывается стимуляцией процессов синтеза. А так как, с другой стороны, ряд экспериментальных данных с убедительностью показывает, что поглощение созревшей к делению клеткой нескольких ультрафиолетовых фотонов является необходимым и решающим фактором для ее деления, то, резюмируя, можно сказать, что стартом процесса деления является стимуляция пептидного синтеза.

Мы подходим этим утверждением к основной проблеме митоза.

Вряд ли может подлежать сомнению и, во всяком случае, должно постулироваться теорией поля, что интеркинез есть преемственный акт непрерывного процесса созревания к митозу. С этой точки зрения поглощение фотонов, являясь феноменологически как бы стартом процесса деления, представляет, в сущности, мощный стимул, значительно укорачивающий спонтанное течение процесса созревания. При полном отсутствии ультрафиолетовых фотонов процесс протекает настолько медленно; что можно говорить о его фактическом замирании. Поэтому в центре внимания при анализе процесса деления должен все же стоять вопрос о преемственн

ности, т. е. непрерывности цикла эволюции, приводящего к делению. Митогенетическому излучению принадлежит лишь определение фактора времени, практически, однако, решающего вопрос о том, быть или не быть митозу.

Преемственность митозов постулируется, конечно, и при классических представлениях цитологии, ввиду постоянства количества, а часто и специфических конфигураций хромозом в нескольких последующих клеточных поколениях (в особенности замечательны данные Бовери на бластомерах аскарид). Однако, представления об «эквивалентах» хромозом в интеркинезе обычно наталкиваются на большие, даже почти непреодолимые трудности благодаря излишней «материализации» постулируемых образований*. В этом трудном вопросе выясняется, быть может, в еще большей степени, чем обычно, вся недопустимость и односторонность конструкций в субмикроскопической сфере по образу и подобию микроскопически видимого. Действительно, представление об устойчивых «нитях от бус», сохраняющихся в интеркинезе в ядре, наталкивается на целый ряд затруднений, которые мы не будем разбирать здесь.

Но в существенно ином свете представляется та же, по существу, быть может, правильная мысль, если мы облечем ее в более динамическую форму.

Можно себе представить, что растворение хромозом при завершении митоза не доходит до конца и при их оптическом исчезновении сохраняется не «нитка от бус без бус», но комплекс пептидных (хроматиновых) цепей, обладающих теми же по существу свойствами, что и микроскопически видимые хромозомы, т. е. также и свойствами источников поля. Если это так, то та их взаимная ориентировка, которая в период митоза воспринимается как закономерная система хромозом, сохраняется, конечно лишь в принципе, но не в точном воспроизведении и в интеркинезе. Этим самым обеспечивается вся преемственность митозов в последующих поколениях, с классической ясностью выступающая, как показал Бовери, при дроблении яйца аскарид; это явление было обнаружено и во всех тех объектах, где на взаимную ориентировку хромозом было обращено должное внимание (например, в клетках корешков лука).

Локализация, а отчасти и дальнейшая судьба хроматина, вышедшего из состава хромозом, может быть, конечно, очень различна.

Можно себе представить и его полное растворение и частичный химический распад и, наконец, локализацию в значительной степени в возрождающемся ко времени телофазы ядрышке**.

Мы возвращаемся этим самым к высказанному уже раньше предположению, что источник поля в клетке вне митоза связан с

---

* Дискуссия Бовери и Фика относительно допустимости «нити бус без бус».

** Могущие возникнуть против последнего допущения возражения, что химизм ядрышек не совпадает с химизмом хромозом (так называемый окси- и базихроматин), не являются, конечно, существенными, так как можно допустить накопление в ядрышке не окончательного хроматина, а лишь некоторых, правда, основных его слагаемых.

ядрышком (или, при наличии нескольких, с каким-то определенным из них).

Это предположение вполне гармонирует с нашим основным тезисом, что микроскопическая хроматизация ядра в самых ранних стадиях митоза обусловлена не столько обогащением клетки составными частями хроматина, сколько превращением молекулярно дисперсных пептидов (в данном случае входящих в состав хроматина) путем установления пептидных связей, в чрезвычайно крупные и поэтому совершенно неустойчивые комплексы (констелляции), которые можно было бы обозначить как «квазинеравновесные».

Такое заключение напрашивается из явлений микроскопической деградации хроматиновой фигуры, которая вызывается как охлаждением клеток во время митоза (О. Гертвиг), так и наркозом (Немец) или при применении тушителя, полностью приостанавливающего течение митоза.

Микроскопически деградация выражается в склеивании всей хроматической фигуры в бесформенный комок. О нарушении молекулярных констелляций на основании этой картины, конечно, нельзя сделать никакого вывода, так как технически не выполнимо обнаружение могущего возникнуть при молекулярной деградации митоза излучения.

Приведенные нами данные достаточны однако для вывода следующего основного положения:

Для поддержания нормальной эволюции конфигурации хромозом затрачивается энергия, и их моментальная конфигурация определяется их полем, путем его воздействия на молекулярные процессы.

Из наших представлений об эквивалентах хромозом в интеркинезе вытекает, что их хроматинизация при возникновении митоза представляет собой ассимиляцию в точном смысле этого слова, что обозначает, что продукт ассимиляции ничем не отличается от самого ассимилирующего начала.

Если это так, то хромозома в любой момент своего формирования и развития является одновременно и продуктом деятельности и самым источником поля *.

Развивая представление о хроматинизации хромозомы, исходящей из ее сохраняющегося в интеркинезе эквивалента, мы, как будто впадаем в непреодолимое противоречие с нашими основными предпосылками: действительно, так как возбужденные молекулы хроматина являются источниками поля, то, согласно нашему основному положению, каждая такая молекула своим воздействием на другую

* Так как конфигурация, а быть может и интенсивность поля, несомненно зависят при прочих равных условиях от величины и формы источника, то можно предположить, что на всем протяжении митоза все основные параметры поля каждой хромозомы непрерывно эволюционируют. В еще большей степени это имеет место для синтезированного из всех хромозомальных полей общего клеточного поля.

должна была бы ее отталкивать. Вместе с тем действие поля распространяется, как мы принимаем, лишь на возбужденные молекулы. Другими словами, молекулы хроманизина, являющиеся в каждый данный момент носителями поля, должны взаимно отталкиваться, что на первый взгляд, конечно, противоречит процессу усиленно протекающей в это время хроматинизации, т. е. синтеза хроматина.

Противоречие здесь, однако, лишь кажущееся:

Согласно самому определению существование элементарного молекулярного поля связано с совершенно мимолетным состоянием возбуждения молекулы, источником которого могут быть, конечно, лишь элементарные (т. е. возникающие между двумя молекулами или атомами) химические экзотермические процессы. Из этого соображения с необходимостью вытекает, что возбужденные молекулы будут находиться в каждый данный момент в незначительном по сравнению с их общим числом меньшинстве и поэтому не могут служить заметным препятствием одновременно протекающим процессам поликонденсации хроматина.

Хроматинизацию хромозомальных элементов можно себе поэтому представить следующим образом:

Эквиваленты хромозом сохраняют свой динамический характер (в качестве источников поля) и в интеркинезе благодаря тому, что их отдельными молекулами непрерывно поглощается энергия, освобождающаяся при протекающих по соседству экзотермических процессах.

Известные затруднения для понимания представляет то обстоятельство, что несмотря на то, что направление векторов общего поля формирующейся хромозомы направлено о т н е е, в процессе ее хроматинизации происходит непрерывное присоединение новых молекул хроматина, посредством пептидных связей, к уже существующим комплексам.

Мы встречаемся здесь с одним из многочисленных случаев применения теории поля, где мы вынуждены прибегнуть к следующим представлениям.

Наблюдаемый результат является чисто статистической закономерностью взаимодействия двух антибатных (т. е. идущих в противоположном смысле) процессов. В интересующем нас случае можно остановиться на следующем положении:

Актуальный зачаток нарастающей хромозомы образует вокруг себя общее поле, слагающееся из большого числа элементарных полей, возникающих и непрерывно сменяющихся в ее пределах и исходящих от мимолетно возбужденных частиц (молекул) хроматина (ср. главу 3).

Нуклеопротеиды, т. е. составные части будущего хроматина (находящиеся в растворе в сфере действия хромозомального поля), вступают в неравновесные констелляции, принципиально не отличающиеся от обычных. Их возникновение и распад сами по себе не способствуют присоединению новых элементов к уже существующему остову хромозомы. Но в данном случае митогенетический ре-

жим является антибатным по отношению к полю фактором, так как он форсирует пептидный синтез: другими словами, значительная часть возникающих неравновесных молекулярных констелляций из нуклеопротеидов превращается, поглощая энергию фотонов, в пептидные комплексы (хроматин?), выходя этим самым (по аналогии с вестигиями) из сферы воздействия поля.

Присоединение этих новых пептидных комплексов к уже существующему представляет статистический процесс с определенной степенью вероятности.

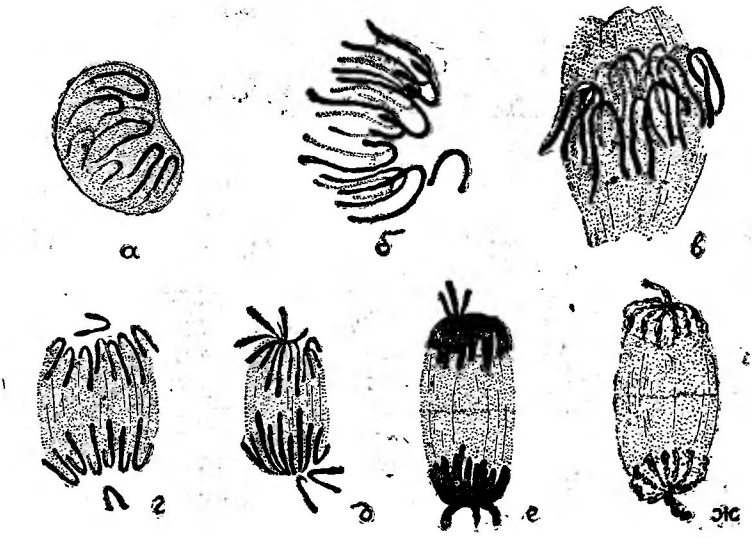


Рис. 14. Совместное перемещение всей хромозомальной системы из первоначальной ориентировки (*а*) к последующим (*б, в... ж*). Ориентировка аберрантных хромозом относительно дочерних звезд ясно указывает, что они не продукты расщепления одной хромозомы и ориентируются закономерно относительно набора хромозом.

Подробный анализ всего хода эволюции хроматической фигуры в корешках лука, произведенный еще в 1926 г. Л. Д. Гурвич (15), дал ей возможность привести ряд убедительных доказательств воздействия хромозом друг на друга, которое можно толковать только как взаимодействие их полей.

Изображенный на рис. 14 переход от поздних профаз (спиремы) к метафазе можно толковать исключительно как взаимное отталкивание хромозом, что хорошо гармонирует с нашим представлением направления векторов полей. Но особенно интересна вполне закономерная конфигурация всей хромозомальной системы, начиная со стадии дочерних звезд. Здесь всегда налицо две аберрантные по своему расположению хромозомы, которые, как легко убедиться из детального анализа многочисленных митозов, негомологичны, т. е. не являются продуктами расщепления одной хромо-

зомы. Их своеобразное расположение, изображенное без всяких комментариев и на рисунках Белара, можно объяснить исключительно условиями взаимодействия всей системы хромозом, ускользающими однако в силу чрезвычайной сложности и полного незнания законов отдельного хромозомального поля, от более детального анализа.

В силу тех же причин было бы, конечно, невыполнимо пытаться вывести из законов хромозомальных полей ряд деталей эволюции хромозомальных комплексов. Сведение основного процесса продольного расщепления хромозом и расхождения дочерних хромозом к взаимному отталкиванию их полей, можно принять лишь как предположение. Но само предположение о существовании сравнительно мощного поля вокруг каждой хромозомы и связанный с этим вывод, что не только каждая хромозома, но и хроматиновая фигура являются во все время своего существования системой, находящейся в состоянии подвижного динамического равновесия, значительно расширяет перспективы для понимания всех столь поражающих своей сложностью процессов кариокинеза.

Интерпретация всего цикла эволюции ахроматической фигуры в свете теории поля представляет еще более сложную задачу, чем анализ хроматической фигуры. Однако и здесь достигнуты некоторые результаты.

Наиболее трудным для понимания является необычайно пестрый ход развития конфигурации, строения и механических свойств ахроматической фигуры, включая сюда и центрозомы.

В особенности поражают резкие различия их механических свойств. Наряду с центральными веретенами, обладающими, несомненно, значительной степенью прочности и упругости и сохраняющимися даже в виде широких тяжей, соединяющих две дочерние клетки, мы встречаем и ахроматические фигуры, несомненно, неравновесного характера, распадающиеся (обратимо) при охлаждении в зернистую массу [яйца морских ежей, по О. Гертвигу (30), или растительные клетки при наркозе, по Немецу (34) и др.].

Переходя к центрозомам, мы должны отметить, что в ряде объектов их специфичность, имея в виду хотя бы только цикл их эволюции и сложность их конфигурации, не может быть подвергнута никакому сомнению. В то же время в ряде случаев наблюдалось, что сияния в протоплазме, напоминающие полярные, несомненно, возникают вокруг неспецифических зернистых включений тела клетки.

К этому разнообразию прибавляются еще различные типы ахроматических фигур у высших растений, в большинстве случаев первично биполярных; в некоторых из них вначале плазменные нити ориентированы совершенно неправильно или приблизительно радиально к ядру и лишь постепенно группируются в многополюсные

пучки, а потом в настоящее веретено. Наряду с этим у многих цветковых вся ахроматическая фигура сводится к нескольким слегка фибриллярным тяжам, отходящим от изгибов хромозом и теряющимся по направлению к полюсам клеток.

К этому разнообразию нормально протекающих митозов можно прибавить еще и пестроту реакций в различных случаях экспериментального воздействия на процесс деления. Так, например, при интенсивном центрифугировании яиц амфибий получаются чрезвычайно разнообразные типы их ахроматических фигур: при некоторых обстоятельствах наблюдается полярное сияние, несомненно фибриллярного строения, в других с такой же ясностью вырисовывается грубо альвеолярный характер как веретена, так и полярных сияний, т. е., в сущности говоря, мы должны сделать вывод об отсутствии истинной, материально обособленной ахроматической фигуры, и наблюдаемую в этих случаях картину рассматривать как результат деформации, возникающей при данном экспериментальном воздействии.

Бесконечное разнообразие, даже в самых существенных чертах, структуры ахроматических фигур создает огромные затруднения при попытке подведения их под один общий принцип. Образно выражаясь, можно сказать, что клетка пользуется самыми различными средствами для достижения намеченной цели. Но помимо грубого, недопустимого антропоморфизма такого высказывания и его бессодержательности, возникают серьезные сомнения в том, имеет ли ахроматический аппарат действительное функциональное значение как аппарат деления клетки. Мнения на этот счет резко расходятся, и еще несколько лет тому назад Белар (4) восстановил самым категорическим образом старое учение о роли центрального веретена в качестве органа «распора» при делении клеточного тела.

Самое меньшее, что можно возразить против такого представления, это указать на совершенно специальный, частный характер таких явлений и привести бесконечный ряд примеров, где подобный принцип не выдерживает критики.

По крайней мере, с одинаковым правом можно высказать и диаметрально противоположную точку зрения на ахроматический аппарат, которую мы попытаемся развить несколько подробнее.

Основной ахроматический аппарат (центральное веретено в его самых разнообразных модификациях) является коррелятом (в микроскопическом порядке величин) воздействия мощных хромозомальных полей на белковые субстраты. Микроскопическая нить является комплексом из большого числа пептидных цепей, ориентированных в первую очередь полем хромозом. Степень их устойчивости варьирует в очень широких пределах—от неравновесности, обнаруживаемой благодаря микроскопической деградации при охлаждении, до некоторой степени механической прочности, отдаленно напоминающей коллагенные фибриллии. Существенно при этом, что ахроматическая микроскопическая фигура представляет собою лишь часть того,

что одновременно совершается во всем клеточном теле, в пределах констелляций молекулярного характера, т. е. вне оптической видимости.

Мы предполагаем, таким образом, что значительная часть белковых молекул, входящих в состав клеточного тела, образует под влиянием хромозомальных полей неравновесные молекулярные констелляции, направление которых аналогично микроскопически видимой ахроматической фигуре.

Это предположение удалось подтвердить элементарными графическими конструкциями лишь для простой ахроматической фигуры цветковых растений. Там же, где в аппарат входят самостоятельно центрозомы, и ахроматическая фигура вступает в видимую связь с хроматином лишь вторично, затруднения пока не могли быть преодолены.

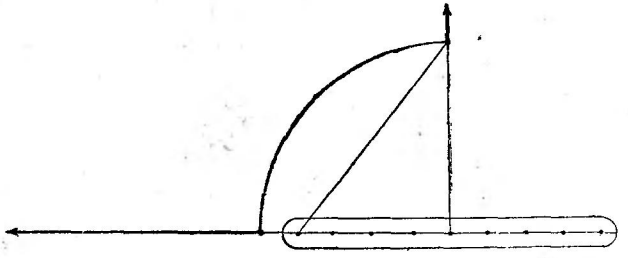


Рис. 15. Схематическое изображение поля одиой хромозомы. Произвольно намечены по длине хромозомы 9 точечных центров, вокруг которых следует описать эллипсоиды анизотропии с отношением длинной к короткой оси как 2:1. Вокруг центра хромозомы описан круг и нанесеиа величиия векторов поля в двух его точках, соответствующих продолжению оси и средины поперечника хромозомы.

Необходимы следующие, уже оправдавшие себя ранее допущения.

Каждая хромозома является носительницей поля, длинная ось которого совпадает с ее осью. Однако в виду того, что мы не локализуем источник поля в определенном участке хромозомы и предполагаем, что она является носителем поля, как целое, и процессы возникновения неравновесных констелляций протекают в любом ее участке, то и конфигурация хромозомального поля не может быть специально рассчитана.

Несколько упрощенная графическая конструкция поля показывает однако, что поле хромозомы воспроизводит в своей общей форме тот характер анизотропии, который мы принимаем для составляющих его хроматиновых элементов.

В основе формирования элементов ахроматической фигуры лежат те же процессы пептидного синтеза, которые мы принимаем и при формировании хроматинового клубка и хромозом. Так как решающее значение поглощения ультрафиолетовых фотонов обнару-

жено в равной мере для всех фаз митоза, то это допущение законно для обоих процессов.

Естественно предположить, что в непосредственном соседстве с хромозомой, по направлению большой оси анизотропии, создаются оптимальные условия для старта пептидных процессов. Поэтому первые звенья образующейся пептидной цепи будут ясно ориентированы по направлению вектора поля хромозомы у ее полюса.

Дальнейшее нарастание пептидной цепи будет происходить за счет молекул неравновесных констелляций, причем по мере отдаления от хромозомы все более вступает в права общее поле. Так как действие поля распространяется лишь на неравновесные констелляции, то в момент превращения отдельных их участков в пептидные цепи, последние сохраняют расположение и ориентировку, в основном соответствующую конфигурации констелляций, которые они заменили. На протяжении всего процесса непрерывно возникают новые констелляции, определяемые общим полем, частично снова заменяющиеся пептидными цепями, при накоплении которых появляются и микроскопические вестигии, т. е. ахроматическая фигура.

Из развитого нами представления о формировании ахроматической фигуры вытекают два существенных момента: во-первых, ее непрерывная эволюция и, во-вторых, с одной стороны, очень слабая устойчивость, с другой, — чрезвычайно большой диапазон возможных вариаций этой устойчивости, наблюдаемый на различных объектах.

Действительно, если развиваемые нами представления правильны, то равновесные молекулярные структуры (т. е. пептидные цепи) переходят без определенных границ в неравновесные констелляции, из которых они непрерывно вновь формируются. Поэтому микроскопические структуры, входящие в состав ахроматической фигуры, можно представить себе как комбинацию равновесных пептидных цепей и неравновесных констелляций с возможными резкими вариациями количественного отношения между ними. С этой точки зрения становится понятным как разнообразие механической устойчивости ахроматической фигуры в различных типах митоза, так и наблюдаемые во многих типах явления «макродеградации» (т. е. распада в области микроскопически видимого) ахроматиновых нитей при тех же условиях, при которых наблюдается молекулярная деградация, т. е. при охлаждении и наркозе.

Приведенные выше соображения достаточны для вывода в основных чертах типа ахроматической фигуры многих цветковых растений. Но тем большие трудности для толкования представляют центрозомальные типы митозов, в особенности в тех случаях, где центральное веретено развивается вне ядра. Некоторые соображения, вытекающие из основных принципов поля, возможны, правда, и здесь, но мы предпочитаем не входить в их обсуждение, считая это преждевременным.

Но тем успешнее можно вывести без дополнительных допущений процесс деления клеточного тела, исходя из возможно простого, не-

осложненного типа, например, первого дробления яйца морского ежа.

Для графической конструкции процесса можно исходить из приема, который уже применялся нами при анализе изменения формы ядер мезенхимных клеток.

В различных точках клеточного тела, особенно на его поверхности, строится вектор общего поля, являющийся результатом полей обоих ядер. Главная ось анизотропии соответствует при этом, как обычно, конфигурации ядер, т. е. пересекает перпендикулярно ось эллипсоидного тела клетки. Величина векторов выводится из произвольной, но постоянной для всего процесса константы, в предположении, однако, что осуществляется гиперболический декремент в направлении от источника поля (совпадающего с центром ядра).

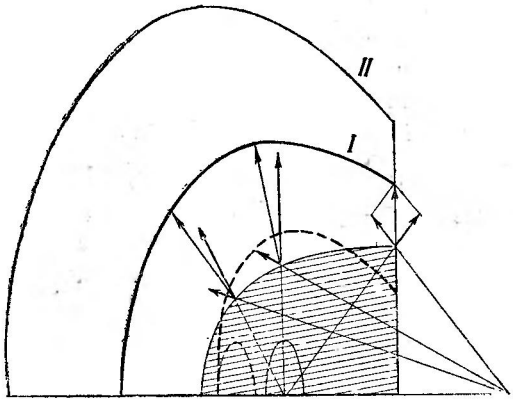


Рис. 16. Квадрант эллипсоидной клетки в стадии анафазы (заштрихован), соответствующий дроблению яйца морского ежа. Центр эллипсоида анизотропии совпадает с центром ядра. Отношение осей анизотропии как 3:1. При выполнении конструкции соответственно перемещается и расположение источника поля (для второго контура намечено пунктиром). Линией – – – – намечены контуры II, уменьшенные до размеров, соответствующих приблизительно сохранению постоянства объема клетки.

Кривая, соединяющая концы векторов, приложенных к различным точкам поверхности клетки, воспроизводит в произвольно увеличенном виде конфигурацию клетки, соответствующую какой-то переходной стадии, непрерывно сменяющейся следующей. Такой же прием применяется и в дальнейшем, конечно, с увеличением масштаба.

Исходя из постоянства объема клеточного тела, мы можем переносить последовательно вычерчиваемые нами контуры в соответственно уменьшенные масштабы и при этом убеждаемся, что соответственные изменения клеточной конфигурации, т. е. экваториальная перетяжка и некоторое выпячивание образующихся бластомер поразительно совпадает с действительно наблюдаемыми картинами.

При этом следует отметить, что столь близкие к действительности результаты получаются только при допущении анизотропии клеточного поля принимаемого нами характера.

Мы убедились, что наша концепция клеточных полей дает возможность без дополнительных допущений вывести ряд основных

процессов митоза, и во всяком случае можно рассчитывать на дальнейшие успехи в этом направлении. Однако, пока остается в тени главный вопрос о степени однозначности связи между поглощением ультрафиолетовых фотонов и стартом митоза.

Наши данные приводят лишь к одному, правда, как нам кажется, чрезвычайно важному выводу, а именно: поглощение ультрафиолетовых фотонов является совершенно о б я з а т е л ь н о й предпосылкой митоза, и роль каждого фотона исчерпывается стартом пептидного синтеза, причем безразлично, будет ли это формирование пептидных связей нуклеопротеидов или пептидов обычного типа.

Однако, из обязательности этой предпосылки еще нельзя заключить о ее достаточности. Наши экспериментальные данные никак не характеризуют состояния готовности клетки к делению, и наша проблема заключается в том, чтобы выяснить, вносит ли концепция поля некоторую степень ясности в это понятие «готовности»?

В ответ на этот вопрос мы можем сказать в настоящее время лишь немногое. Но все же некоторые сопоставления не лишены значения для дальнейшего анализа.

Прежде всего очевидно, что способная к делению клетка не должна быть обременена вестигиями, так как аппарат деления состоит по существу из неравновесных констелляций. Но необходимость этой предпосылки сохраняется при любой попытке составить представление о механизме клеточного деления.

Но можно поставить ребром вопрос: приводит ли накопление хроматина, а следовательно и его форсированный синтез неминуемо к делению, и ответ на этот вопрос отражал бы все своеобразие проблемы с точки зрения концепции поля, так как обогащение хроматином равнозначно эволюции клеточного поля в смысле усиления его интенсивности.

Однако, старые представления Р. Г е р т в и г а о «Kernplasmarelation», подкрепленные многочисленными экспериментальными наблюдениями самого различного рода, как будто, дают отрицательный ответ на этот вопрос: накопление хроматина влечет за собой соответственное увеличение клеточного объема, но никак не преждевременные или сверхпрограммные митозы. Однако, легко показать, что в действительности здесь вовсе нет противоречия.

В третьей главе мы уже подробно развивали представление, что носителем поля является не хроматин, взятый, как таковой, т. е. как химически определимое вещество, а лишь хроматиновые частицы в момент их возбуждения. Решающим фактором интенсивности поля является, таким образом, вовсе не общее количество хроматина в данной клетке, а р и т м и л и с к о р о с т ь е г о н а к о п л е н и я.

Только с этой точки зрения можно себе представить, что именно ф о р с и р о в а н и е ритма пептидного синтеза, который, конечно, в известной мере протекает в меристематозных клетках и без непосредственного воздействия фотонов (процесс поликонденсации термонейтрален, т. е. предполагает лишь некоторую энергию актива-

ции), является стартом митоза. С этой точки зрения нельзя, конечно, ожидать наступления митоза в ответ на поглощение нескольких фотонов с точностью хотя бы строго налаженного рефлекса. Если решающим фактором является нарастание интенсивности клеточного поля, то колебания в ходе этого процесса, обусловленные, конечно, не только поглощением ультрафиолета, но хотя бы и наличием достаточного количества составных частей нуклеопротеидов, станут очевидными.

6. ПОЛЕ ЦЕЛОГО

Существование клеточного поля вне (т. е. вокруг) клетки делает неизбежным представление о сложении клеточных полей. Результат синтеза всех клеточных полей определенного зачатка мы будем обозначать как п о л е ц е л о г о.

Нам предстоит составить себе хотя бы приблизительное представление об его общих свойствах.

Мы будем исходить из наиболее простого и правдоподобного представления о довольно крутом градиенте поля, гиперболического типа. Из этого вытекает, что более или менее значительная степень взаимодействия возможна лишь между соседними или во всяком случае близкими друг другу клетками. Однако, принимая во внимание комплексы со значительным количеством и густым расположением клеток, мы не в состоянии составить себе представления о свойствах поля без более детального анализа.

Попытки хотя бы приблизительной конструкции возможны однако лишь при упрощенной постановке вопроса: каков градиент поля целого в определенном, произвольно выбранном направлении, т. е. по той или иной оси зачатка?

Ответ на этот простой вопрос осложняется следующим обстоятельством. Результаты векториального сложения полей будут одни, если идет речь о чисто статическом, потенциальном поле, и другие, если считаться с последствиями уже совершившегося в предыдущий момент воздействия клеточных полей друг на друга для его дальнейшего состояния, другими словами, с непрерывной э в о л ю ц и е й поля целого. Это различие уясняется из следующего простого соображения.

Представим себе три клетки в какой-нибудь определенный момент, расположенные по одной прямой, на равных расстояниях друг от друга, причем клетка A неподвижна, клетки B и C подвижны. Предположим для простоты, что величина вектора клеточного поля в направлении: A—B—C обратно пропорциональна расстоянию K между клетками. При этих условиях воздействие полей клеток A и B на клетку C выразится величиной P.

$$P = \frac{H}{K} + \frac{H}{2K} \qquad (1)$$

(H — постоянная).

После того, как клетка B продвинулась под импульсом пол A на расстояние a, общее воздействие полей A и B на клетку C вы разится следующей величиной:

$$P_1 = \frac{H}{K-a} + \frac{H}{2K}, \text{ т. е. } P_1 > P \quad (1$$

Однако нарастание P имеет довольно близкий предел, т. к. уменьшением расстояния B—C повышается и воздействие пол C на B, т. е. повышается противодействие сближению клеток (нара станию a).

Разберем теперь другой случай.

Представим себе поля A, B, C анизотропными и оси анизотропи параллельными в клетках B и C и образующими угол для клето A и B. При отсутствии клетки A взаимодействие клеток B и C влияние клетки B на дальнюю, параллельно ориентированную ней клетку D соответствовало бы нашему уравнению (1).

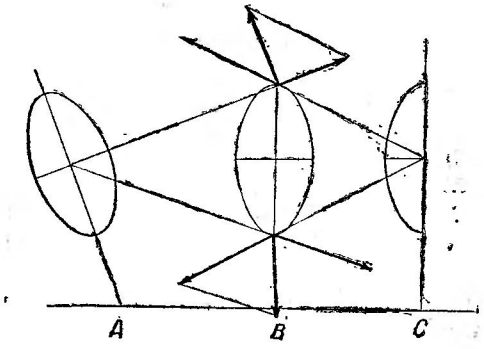


Рис. 17. Воздействие полей A и C на положение ядра B.

Но при наличии клетк A положение всей групп резко меняется.

Если клетка A попрежнем неподвижна, то воздействи ее поля на клетку B повлече за собой некоторый поворо последней и этим наруши параллельную ориентировк осей клеток B и C, что в сво очередь будет иметь послед ствием переориентировку и полей (рис. 17). Мы констати руем, таким образом, суще ственное отличие влияни клетки A на отдаленную от нее клетку B в случае параллельного или непараллельного распо ложения осей их анизотропных полей.

Однако фикция взаимодействия нескольких немногих клеток находящихся вне влияния остальной их массы, не дает нам должного представления о действительных, конкретных процессах. В боль шинстве случаев процессы морфогенеза совершаются на основ больших, густо расположенных (в особенности в эпителиальных зачатках) клеточных масс и результаты взаимодействия их полей не вытекают из предыдущих строк. Мы должны различать при этом вопрос об интенсивности общего поля в данной точке и о его гра диенте на протяжении зачатка.

Прежде всего необходимо избежать следующей ошибки: два противоположно направленных вектора складываются при построе нии поля и сводятся к нулю при равной величине лишь в том случае если они приложены к двум точкам, отстоящим друг от друга на расстоянии молекулярного взаимодействия, т. е. возможного влияния

на неравновесные молекулярные констелляции. Здесь, можно сказать, молекулярная констелляция, подвергающаяся с двух сторон воздействию двух равных и противоположных векторов, находится в нулевом поле.

Но в том случае, если при конструкции поля центр данной клетки совпадает с точкой приложения двух равных и противоположных векторов, величина вектора, внешнего по отношению к данной клетке поля, в поверхностном клеточном слое может быть уже очень значительной, и в случае, если к точкам A и B, расположенным в противолежащих поверхностях, приложены равновеликие, противоположно направленные векторы, клетка будет находиться не в нулевом, а в двухстороннем, при некоторых условиях довольно интенсивном, поле.

Произведем теперь схематический расчет поля целого большого клеточного комплекса (например, целого зачатка или его крупного участка) на точку, вне его лежащую.

Мы будем исходить для простоты из следующего примера: точка a находится в общем поле клеточного комплекса, состоящего из X клеток, образующих параллелепипед с поверхностью, обращенной к точке a равной N клеток, и вышиной в M клеток. Расстояние точки a от поверхности комплекса равняется 10 клеточным диаметрам.

Если на поверхности комплекса вектор поля одной из клеток по направлению к точке a равен p, то, предполагая, что центр клеточного поля совпадает с центром клетки и, следовательно, поверхность ее отстоит на полудиаметр от источника поля, в точке a он будет равен $p/20$. Поле каждой из остальных клеток комплекса будет складываться в направлении нормального к поверхности комплекса вектора из трех факторов: 1) расстояния клеточного центра от точки a; 2) косинуса угла между нормальным вектором и линией, связывающей центр данной клетки с точкой a; 3) оси анизотропии клеточного поля по направлению последней линии (рис. 18).

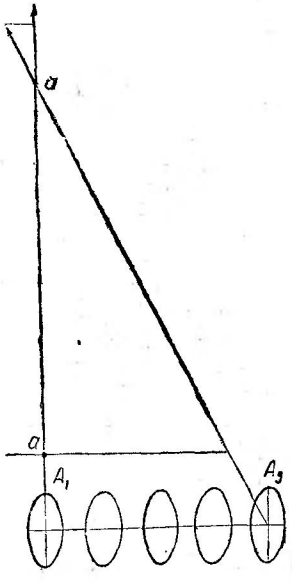


Рис. 18. Поле ядра A_1 и A_5 на точку a.

Для каждого клеточного слоя комплекса соотношения этих трех величин будут различны. Однако при этом градиент общего поля каждого слоя на точку a будет гораздо менее крутой, чем при расчете на один ряд клеток, расположенных по направлению нормального к поверхности вектора в глубь комплекса. Действительно, величина косинуса, т. е. слагающая по направлению нормального вектора $A—a$ любого другого, исходящего из соседних клеток вектора, будет нарастать по мере отдаления рассматриваемого клеточного слоя от точки A.

Исходя из этих совершенно элементарных соображений, легк убедиться, что интенсивность поля клеточного комплекса на точк *A* заметно нарастает по мере увеличени комплекса до значительных размеров. Так например, в пластинке мозгового пузыря вся толща слоя будет оказывать значи тельное влияние на любую клетку, рас положенную в толще пласта. По продольной оси пластинки на расстоянии десяти кратного клеточного диаметра это влияние еще будет заметно.

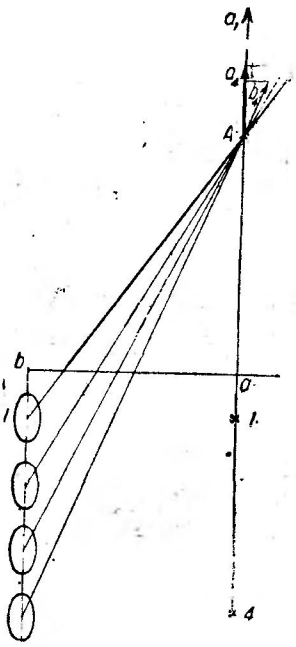


Рис. 19. Поле в точке *A*, исходящее от 1-го и 4-го ядер ряда *a* и от первого и четвертого ядер ряда *b*.

Мы приходим, таким образом, к выводу величайшей важности. В многоклеточных комплексах эпителиального характера общее поле, действующее на каждую точку комплекса, во много раз интенсивнее собственного поля на поверхности данной клетки. При этом, однако, в плоской пластинке градиент поля ничтожен, так как, в каждой точке противоположные векторы равны по величине, т. е. фактически их слагаемая равна нулю. Однако, совершенно иная картина получается даже при незначительном искривлении пластинки, влекущем за собой появление слагаемой всех приложенных к данной точке векторов, достигающей очень значительной величины даже при небольших отклонениях противоположных векторов от общей прямой. Эта слагаемая будет при прочих равных условиях функцией от регионального радиуса кривизны, нарастая при уменьшении этого радиуса, т. е. при увеличении кривизны. Градиент поля по длине пластинки может оказаться при этом весьма резко выраженным.

Аналогичные соображения сохраняют, конечно, свою силу и для общего поля мезенхимных зачатков, хотя при обычном рыхлом распределении клеток оно менее интенсивно, и, благодаря приблизительно статистическому распределению ядерных осей (следовательно, и осей анизотропии), расчеты конкретного поля даже при наиболее простых допущениях, как правило, невыполнимы. Однако, как мы увидим, в некоторых случаях (развитие фаланги тритона — объект Аникина) эта задача разрешима.

Приведенные нами соображения применимы и к представлению о внешнем поле зачатков. При этом предполагается, что ближайшие клеточные элементы другого зачатка настолько отдалены от свободной поверхности рассматриваемого, что предшествующие соображения относятся к полю целого на вне его лежащую точку свободного пространства. В этом случае для рассчитанного

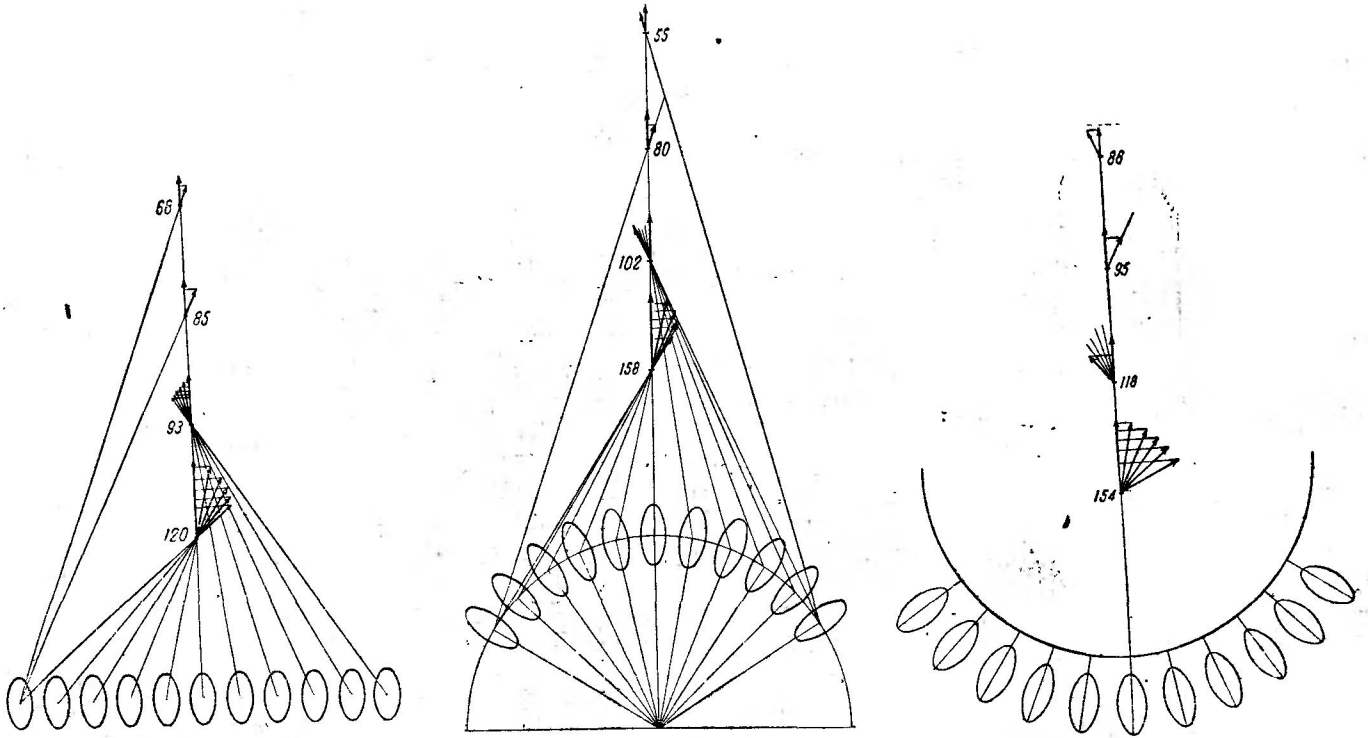


Рис. 20. Градиенты поля в четырех эквидистантных точках, исходящего от 11 ядер, расположенных по прямой, по выпуклому контуру и вогнутому контуру.

одностороннего поля отпадает противоположно направленное и равновеликое поле, и поэтому первое может проявиться в полной силе. Приблизительные расчеты, исходящие из правдоподобных допущений, показывают, что еще на пятидесятикратном по сравнению с клеточным диаметром растоянии точки от достаточно протяженной многослойной эпителиальной пластинки, общее поле на нее приблизительно одного порядка с полем клетки на собственную поверхность.

Особого внимания заслуживает вопрос о конфигурации внешнего поля целого. Составить себе более или менее конкретное представление об его отношении к конфигурации зачатка можно лишь для эпителиальных комплексов, где задача облегчается приблизительно параллельным расположением ядерных осей их клеток.

Легко показать, что изодинамические поверхности внешнего поля, вообще говоря, не будут воспроизводить конфигурации самого зачатка, а в более или менее значительной степени уклоняться от нее. Как видно из схемы (рис. 20), в точке, раположенной против плоского участка пластинки, изодинамические поверхности будут проходить на более далеком расстоянии, чем в точках, расположенных против выпуклых, и ближе, чем против вогнутых участков.

Мы видим, таким образом, что поле целого, исходящее от зачатков эпителиального характера, всецело зависит от их конфигурации, и что основное представление, руководившее нами прежде при формулировке надклеточных полей как выражений целого, сохраняет свою силу и теперь.

7. ПОЛЕ ЦЕЛОГО И ВНЕКЛЕТОЧНЫЕ ПРОЦЕССЫ

Мы исходили из представления о распространении клеточных полей и на межклеточную среду; в силу этого мы должны остановиться на этом понятии несколько подробнее.

На протяжении эмбрионального развития, особенно на сравнительно ранних стадиях эмбриогенеза, между зародышевыми листками и зачатками отдельных органов сохраняются довольно значительные, свободные от клеток пространства, заполненные аморфной средой, о состоянии которой довольно трудно составить себе представление по фиксированным препаратам. Наличие сгустков на препаратах доказывает довольно богатое содержание в ней белка; повидимому, мы имеем дело с нежными желями.

Этой окружающей клетку амфорной среде, совершенно игнорируемой классической эмбриологией, с точки зрения поля приписывается существенное значение в эмбриогенезе, а в некоторых случаях (специально в центральной нервной системе) и во взрослом состоянии особи.

При анализе микроскопической картины эмбриональных элементов бросаются в глаза два характерных для них свойства: их незначительная величина по сравнению с такими же элементами взрослого организма и расплывчатость их очертаний.

Малые размеры эмбриональных элементов обусловливаются исключительно самим клеточным телом, так как ядра уже на ранних стадиях развития по своим размерам мало отличаются от ядер во взрослом состоянии.

Это относится в первую очередь к мезенхимным клеткам, в которых едва отличим тонкий плазменный покров вокруг крупных, правильной формы ядер. Но и в эпителиальных зачатках чрезвычайно густое распределение ядер оставляет вокруг каждого из них лишь очень небольшую территорию, несколько условно обозначаемую обычно как клеточное тело. В действительности же зачатки большинства органов, например, центральной нервной системы, представляют скорее синцитальные образования без очерченных клеточных границ.

Отсутствие определенных четких контуров эмбриональных клеток бросается в глаза и в другом отношении. Различными авторами неоднократно описывались многочисленные протоплазматические мостики, соединяющие клеточные пласты и зачатки. Хотя и есть много оснований считать их в значительной части артефактами, на некоторых объектах аналогичные наблюдения сделаны в живом их состоянии (бластулы иглокожих).

Таким образом, все эти данные наводят на ряд соображений. Если говорить о внутриклеточных и межклеточных отрезках поля, то не следует упускать из виду некоторую условность такого разграничения в тех случаях, где не существует определенно отграниченной хотя бы мономолекулярным фильмом клеточной поверхности. Наоборот, можно с известной степенью вероятности предположить, что непрерывность градиента относится не только к самому полю, но и к образующимся под его влиянием молекулярным констелляциям. Другими словами, вполне законно предположение, что в окружающей клетку среде возникают молекулярные констелляции, совершенно аналогичные внутриклеточным.

Это предположение влечет за собой дальнейшие следствия. Отпадают вопросы, связанные с проницаемостью, осмотическим давлением в эмбриональной клетке и т. д., по крайней мере в том виде, как они обычно формулируются в применении к клеткам с диференцированной по своим свойствам поверхностью, например, со специфическим монофильмом. Мы хотим этим сказать, что обычная схема, лежащая в основе наших представлений о метаболизме, например, регуляция проницаемости свойствами клеточной поверхности, может оказаться неприменимой для эмбриональных клеток.

Наша концепция приводит к существенным изменениям представлений о росте эмбриональных клеток.

С нашей точки зрения, вполне естественно допустить, что увеличение объема клетки совершается в значительной мере путем аппозиционных процессов, т. е. что молекулярные констелляции, причисляемые на известных стадиях к внеклеточным, постепенно переходят в состав клеточного тела в общепринятом смысле этого слова. Мы убедимся в дальнейшем, какое значение могут приобрести эти представления в вопросе об установлении связи между элементами

нервной системы, с одной стороны, и рецепторными и эффекторными органами, с другой.

Выше мы уже указывали, что концепция клеточных полей, распространяющихся за пределы клеток, разрешает простым и естественным образом, без дальнейших вспомогательных построений и допущений, старую проблему возникновения в межклеточных пространствах клейдающих волокон и построенных на их основе сложных систем, например, у позвоночных — костной ткани, твердых тканей зубов и т. п.

Постулат классической гистологии, что все обнаруженные в не клеток морфологические элементы непременно побывали в самих клетках и как-то выделились вторично в межклеточное пространство, отпадает при этом сам собой.

Если же исходить из представления, что клеточное поле создает во всей сфере своего действия молекулярную упорядоченность, то внеклеточное возникновение морфологических элементов в виде коллагеновых волокон из наличных в межклеточной среде белковых молекул, не представляет особых трудностей для понимания и вовсе не является нарушением клеточного принципа, непреложного для классической гистологии. Повидимому, до сих пор лишь несколько гистологов — Максимов (32), Нажотт (33) и Румянцев (39) имели смелость встать на точку зрения внеклеточного возникновения коллагеновых фибрилл, правда, не вводя при этом представления о поле.

Прежде всего необходимо отдать себе отчет в следующем. Клейдающие волокна, несомненно, имеют обмен веществ и поэтому не могут быть исчерпывающим образом охарактеризованы своим химическим составом и структурами, обнаруживаемыми рентгеновским анализом на трупе. Метаболизм клейдающих волокон обнаруживается яснее всего благодаря тому, что нам известно состояние их некроза.

О значении их метаболизма и сравнительной лабильности молекулярных структур можно судить также на основании фактов митогенетического анализа.

Сухожилия из мышиного хвоста реагируют вторичным излучением при облучении в течение лишь ограниченного промежутка времени (около 20 минут), при дальнейшем непрерывном облучении наступает истощение. Переживающая ткань проявляет способность ко вторичному излучению лишь в течение первого часа переживания.

Все эти данные с несомненностью указывают на то, что наряду с пептидными цепями обычного типа, сохраняющимися по крайней мере некоторое время на трупе и обнаруживаемыми рентгеновским анализом, клейдающие волокна в живом состоянии в значительной мере охарактеризованы наличием неравновесных молекулярных констелляций (т. е. зависят от поля). Источником полей в сухожиль-

ных волокнах можно считать довольно многочисленные, так называемые крылатые клетки.

Имея в виду наше основное предположение, что устойчивые молекулярные структуры возникают, как правило, из неравновесных молекулярных констелляций, мы, при обсуждении процессов развития клейдающих фибрилл, будем считаться исключительно с последними.

Можно себе представить, что в клеточном поле изолированного фибробласта, в окружающей клетку среде, длинные, нитевидные молекулы пептидов будут устанавливаться преимущественно визодинамических поверхностях, образуя здесь констелляции, для более определенной конфигурации которых в самом поле не содержится каких-либо нормативов.

Положение будет существенно иным при наличии клеточных комплексов, образующих синтезированное внеклеточное о б щ е е поле. Попытаемся создать себе представление об образовании параллельных пучков фибрилл при параллельном расположении веретенообразных фибробластов.

Мы будем исходить из полей, изодинамические поверхности которых воспроизводят конфигурацию эллипсоидных ядер (источников полей). При достаточном отдалении от центра средние части изодинамических поверхностей можно рассматривать приближенно как цилиндры. Поэтому линии пересечения изодинамических поверхностей будут приближаться к прямым. Легко представить, что молекулы неравновесных констелляций будут при этом устанавливаться преимущественно по линиям пересечения э к в и д и с т а н т н ы х (от центров полей) изодинамических поверхностей, т. е. будут приближаться к прямолинейной форме и устанавливаться параллельными пучками, при достаточном накоплении переходящими в микроскопическую область *.

Превращение большей части неравновесных констелляций в длинные равновесные пептидные цепи следует при этом рассматривать как вторичный процесс (поликонденсацию). Весь вопрос чрезвычайно осложняется при развитии костных пластинок, построенных в виде цилиндрической спирали, и от анализа его приходится воздержаться из-за скудости фактических данных.

Развитый нами принцип может внести некоторую ясность в проблему развития роговицы, которая в начальных фазах совершенно бесклеточна и имеет чрезвычайно правильное строение в виде канвы, петли которой одного порядка с поперечным сечением клеток эпителия конъюнктивы и хрусталика, рассматриваемыми как источники общего поля формирования роговицы.

Для представления об общей структуре поля мы можем пренебречь клеточными контурами и исходить исключительно от распределения ядер. Если представить себе, как и в предыдущем примере,

* В неэквидистантных линиях пересечения молекулы будут увлекаться параллельно самим себе до тех пор, пока они не окажутся в линии пересечения эквидистантных поверхностей.

линии пересечения изодинамических поверхностей их полей, то, предполагая, конечно, несколько схематизированно, что ядра в совокупности располагаются в виде решетки, дуги, соответствующие пересечению эквидистантных от ядерных центров изодинамических поверхностей, будут также образовывать приблизительно ортогональную решетку, в которой и будут располагаться неравновесные молекулярные констелляции.

Мы видим, что не выходя из рамок наших основных предположений, мы можем набросать хотя бы в самых общих чертах картину возникновения некоторых правильно построенных и ориентированных внеклеточных образований.

Судить, насколько наш ход аргументации может оправдать себя без добавочных допущений и в более сложных случаях, в настоящее время мы еще не в состоянии.

Внеклеточные процессы, возникающие и развивающиеся в общем поле, можно однако рассмотреть и в более общей форме, чем было сделано нами до сих пор.

При достаточной концентрации в межклеточных пространствах веществ, молекулы которых могут подвергнуться воздействию поля, возникают и поддерживаются неравновесные молекулярные констелляции, которые могут иметь решающее значение для ряда процессов морфогенеза и для авестигиальных процессов, но лишь в некоторых случаях накапливаются до перехода в сферу микроскопически видимого и поэтому недоступны непосредственному обнаружению.

Особенный интерес в этом отношении представляют, на ряду с другими, сложные и чрезвычайно закономерные скелетные образования многих низших организмов — одноклеточных, губок, иглокожих.

Органическая, т. е. по существу белковая основа известковых скелетных образований во многих случаях скорее постулируется, чем может быть обнаружена непосредственно, так как количество ее ничтожно. Между тем, повидимому, именно она всецело обусловливает всю сложную геометрию таких скелетных образований, которые, конечно, совершенно несравнимы с теми формами кристаллизации, которые дают составляющие их кальциты, выкристаллизовывающиеся из чистых растворов.

Если же исходить из представлений об общем поле тех клеточных групп (например, так называемых секстетов в личинках иглокожих), в среде которых появляются и развиваются подобные скелетные образования, то весь ход процесса примет следующий вид.

В их общем поле возникают молекулярные констелляции, конфигурация которых всецело обусловлена его структурой. Боковые цепи этих конфигураций составляют основу, к которой непрерывно присоединяются новые молекулы и молекулярные группы, в особенности органические соединения с кальциевыми солями. По мере их накопления клетки секстета постепенно раздвигаются, и структура общего поля непрерывно эволюционирует. Следствием этого яв-

ляется непрерывная эволюция вестигиальных процессов и накопляющихся вестигий. Этим и объясняется сложная, не поддающаяся кристаллографическим понятиям конфигурация известковых в основном образований.

При этом наибольшее затруднение для толкования представляет ничтожное количество органической основы, т. е. молекул неравновесных констелляций, достаточных для привлечения таких количеств кальцитов.

Еще Р. Гейденгайн указывал в свое время, что количество кальциевых солей, содержащихся, например, в скелете одной радиолярии, предполагает прохождение через микроскопический организм очень больших количеств морской воды, из которой и извлекается кальций.

Мы затрагиваем в этом частном случае одну из капитальных проблем метаболизма — концентрацию селективного характера определенных веществ, вступающих в живые системы в ничтожных разведениях.

К этому вопросу мы вернемся еще в дальнейшем.

8. ОСНОВНЫЕ ПРОЦЕССЫ МОРФОГЕНЕЗА И ПОЛЕ

Применение развитых нами в общей форме принципов к конкретным процессам морфогенеза предполагает многолетнюю работу, конечные результаты которой не поддаются предсказанию.

Вряд ли можно рассчитывать на то, чтобы любой произвольно взятый процесс морфогенеза поддался исчерпывающему анализу на основании принципа поля. Однако, в том случае, если ряд основных процессов, повторяющихся при развитии различных систем, найдет удовлетворительное объяснение, признание за полем значения о б щ е г о принципа морфогенеза станет в достаточной мере обоснованным. Этим мы хотим сказать, что надеемся, что ряд удачных применений нашего основного принципа к истолкованию процессов морфогенеза должен вселить уверенность в том, что все процессы морфогенеза, в той мере, в какой они в ы р а ж а ю т с я п е р е д в и ж е н и я м и к л е т о к и и з м е н е н и я м и и х ф о р м ы, определяются клеточными полями. Если это убеждение укоренится, аналитическая эмбриология получит импульс к совершенно новому направлению исследований: конкретной задачей явится тогда конструирование хода развития избранного для анализа объекта, исходя из принципа поля.

До такого положения, конечно, еще далеко, и в настоящее время необходимо показать, что принцип клеточных полей оправдывает себя по крайней мере в той же мере, как и наша прежняя концепция надклеточных полей.

Однако при попытках его конкретного применения необходимо иметь в виду следующее обстоятельство.

Морфогенные процессы совершаются, вообще говоря, через посредство больших клеточных масс, представляющих на рассматриваемых стадиях более или менее однородный материал, с непрерывным

градиентом поля. Но на этом общем фоне выделяется второй фактор — клеточное размножение, имеющее, несомненно, первостепенное, но далеко не ясное значение для морфогенеза. Хотя в интенсивности клеточного деления несомненно проявляются региональные различия, однако, совершенно непонятна пока связь поля делящейся клетки с общим местным полем. Другими словами, клеточное размножение вклинивается в довольно простые, построенные на основании принципа клеточных полей конструкции морфогенных процессов, как более или менее автономный фактор, который тем не менее необходимо принимать во внимание.

Предварительно мы должны определить, каким образом можно рационально классифицировать процессы формообразования и вмешательство в них поля целого.

Вполне рационально будет ограничить рассмотрение процессов формообразования фазами до появления в и д и м ы х признаков гистогенеза, сознавая, конечно, при этом, что речь идет о чисто условном упрощении. Процессы формообразования из мезенхимы и из эпителиальных зачатков будут в значительной мере отличаться друг от друга, хотя возможны и переходы между обоими типами, в тех случаях, где мезенхимные комплексы превращаются вторично в упорядоченные клеточные пласты, заслуживающие обозначения «эпителиоидных» образований.

Относительно первичных эпителиальных зачатков, сохраняющих свою преемственность, начиная от процессов дробления, не возникает проблемы вторичного сближения разрозненных первоначальных элементов, как при образовании мезенхимных зачатков, специально в случае их вторичной эпителизации. Этот процесс представляется на первый взгляд трудно совместимым с нашим основным положением о взаимном отталкивании клеток.

Необходимо однако иметь в виду, что для местного очагового сгущения мезенхимных клеток всегда находятся мощные внешние поля, преодолевающие взаимное отталкивание клеток, и что непосредственное примыкание клеток друг к другу, связанное с эпителизацией, вовсе не означает дальнейшего сближения их ядер, так как основано всецело на значительном росте самих клеточных тел. Из наших основных положений легко сделать вывод, что в силу воздействия на данную ограниченную клеточную группу внешнего поля, фиксирующего их в определенном положении друг относительно друга, увеличение их объемов в результате вестигиальных процессов приведет к их взаимному уплощению.

Мы полагаем, таким образом, что общее формирование и обособление мезенхимных зачатков, обусловленное всегда внешними полями, не представляет особых затруднений для интерпретации в концепции поля. Однако совершенно не поддаются в настоящее время тому же принципу два родственных процесса основного значения — формирование метамерных и гомомерных образований. Разрешение этих вопросов мы должны предоставить будущим исследованиям, которые уже отчасти начаты.

Нашей ближайшей задачей является анализ одного, особенно благоприятного случая мезенхимного морфогенеза.

Вполне определенную формулировку закона поля целого удалось, как мы видели во 2-й главе, дать на сравнительно простом примере (зачаток фаланги тритона, А н и к и н). Объект этот особенно благоприятен в виду малого количества входящих в состав зачатка клеток, что позволяет провести достаточно детальный анализ их взаимодействия.

Мы будем исходить при нашей конструкции преимущественно из взаимодействия соседних ядер, принимая во внимание следующие предпосылки.

1) Эллипсоидная форма ядер мезенхимных клеток, в достаточной мере отдаленных друг от друга, передает, по крайней мере в общих чертах, характер и направление анизотропии ядерного (клеточного) поля, т. е. конфигурацию изодинамических поверхностей.

2) Ядра практически несжимаемы. Из этого положения, как увидим, вытекают следующие последствия и представления.

Вектор поля в каждой точке поверхности ядра является в известной степени мерилом интенсивности притока в его направлении молекул, входящих в состав неравновесных констелляций. Если к точке A поверхности с вектором собственного поля, равным a, приложен противоположный по направлению вектор c от поля соседней клетки, то результирующий вектор $(a—c)$ будет меньше, чем вектор на противолежащей поверхности ядра (точка B), где собственный вектор a будет усилен одинаковым по направлению, правда, более слабым вектором c_1. Мы представляем себе поэтому, что происходит более значительный приток молекул в последнем, чем в первом направлении, что найдет свое выражение во впячивании в точке A и в выпячивании в точке B ядра. Равновесие достигается тем, что вектор собственного поля будет при этом нарастать в точке A и падать в точке B, конечно, при сохранении центра поля несдвинутым.

Если предположить теперь, что к данному ядру приложены векторы двух или нескольких соседних клеточных полей в противоположных направлениях, а точка M свободна от воздействия посторонних векторов, то вследствие несжимаемости ядра, в направлении M будут притекать как бы оттиснутые в направлениях A и B частицы, так как собственный вектор в направлении M остается в своей первоначальной величине, т. е. больше, чем векторы в других направлениях.

Равновесие, т. е. окончание перемещений внутри ядра, будет достигнуто тогда, когда, вследствие соответственного отдаления различных точек поверхности от центра поля, величина приложенных к ним результирующих или собственных векторов сравняется с вектором н а и м е н ь ш е й величины, т. е. принадлежащим той точке, к которой был приложен вектор поля соседней клетки наибольшей величины и противоположного с собственным вектором направления.

Этими соображениями фиксируется, однако, лишь один моментальный акт процесса, который в действительности будет длительным, так как клетки подвижны, и при значительных перемещениях протоплазмы будет в большей или меньшей мере перемещаться и ядро, т. е. источник поля, а этим самым будет нарушаться мгновенное равновесие. Процесс будет, конечно, непрерывным, и действительное равновесие может быть обусловлено лишь привходящими факторами. При попытках конструкции этих процессов приходится

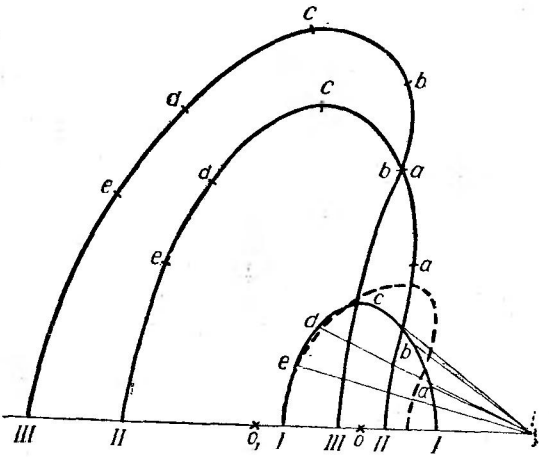


Рис. 21. Эволюция формы ядра эллипсоидной формы в поле, исходящей от центра *X*. При перемещении контуров ядра предполагается и соответственное перемещение центра его собственного поля, предположительно связаниого с его центром (0—0_1). Пунктиром—воспроизведеиие контура III в масштабе, приблизительно соответствующем постоянству ядерного объема (I).

произвольно ограничиваться определенными стадиями. Каждая последующая стадия будет передавать расположение клетки, сдвиги и конфигурацию в увеличенном размере по сравнению с предшествующей, и поэтому последним этапом конструкции явится доведение контуров до размеров, соответствующих приблизительно постоянству действительного объема ядра (что, конечно, отразится и на его топографии). Пример такой упрощенной конструкции приведен на рис. 21.

Если исходить из этих двух положений, то изученные Аникиным конфигурации ядер при нашей теперешней концепции изображаются с той же степенью точности, которая достигалась при прежней концепции поля.

Аналогичная конструкция для многоклеточных мезенхимных зачатков более или менее расплывчатой формы представляет почти непреодолимые трудности и вряд ли имеет достаточный принци-

циальный интерес, за исключением одной специальной задачи возникновения метамерии. Для подхода к этой проблеме мы не располагаем в настоящее время достаточными данными.

Зачатки эпителиального характера

Мы ограничим свой анализ двумя объектами — гаструляцией и примыкающими к ней процессами в личинках морских ежей и основными процессами ранней эволюции мозговых пузырей акулы, послужившими нам основным материалом и для первоначальной конструкции надклеточного поля (см. 1-ю глав).

Гаструляция яиц морских ежей. Бластулы иглокожих почти идеально симметричны относительно любых осей, но все же в области будущей энтодермы клетки несколько выше, чем в будущей эктодерме, и их ядра расположены соответственно несколько дальше от поверхности сферического пузыря, чем в клетках остальных частей бластулы.

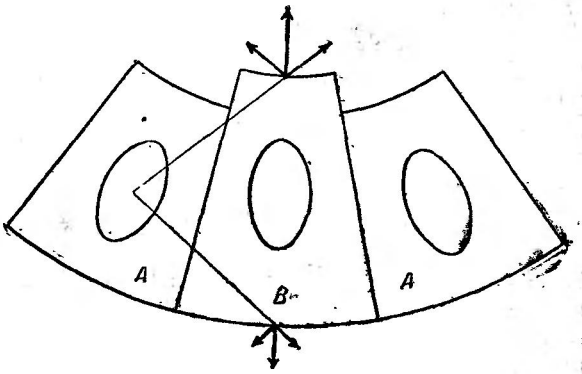


Рис. 22-а. Поле клеток *A* на клетку *B* несколько больших размеров и с бо́льшим отдалением ядра от основания клетки. Преобладание вектора, направленного в вогнутую сторону.

Эти различия вполне достаточны для местной инвагинации, быстро углубляющейся в виде пальцевидного отростка. Необходимость этих процессов при правильности наших предпосылок вытекает из схем (рис. 22 *а—в*). Легко показать, что незначительные видовые различия анизотропии полей приводят уже в этом простейшем случае к заметным морфологическим различиям процессов. При завершении собственно инвагинации, выступление мезенхимных клеток из вершины пальцевидной первичной кишки также является непосредственным

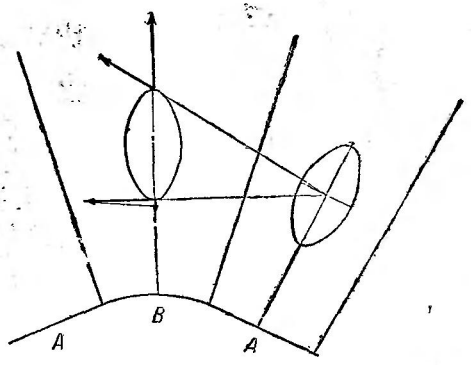


Рис. 22-b. Поле клеток *A* на клетку *B* после некоторого впячиваиия в результате процессов стадии 22-*а*.

следствием воздействия соседних полей (рис. 23). Далее нетруд
вывести и расположение мезенхимных клеток в форме колы
Вывод относительно появления клеточных секстетов являе

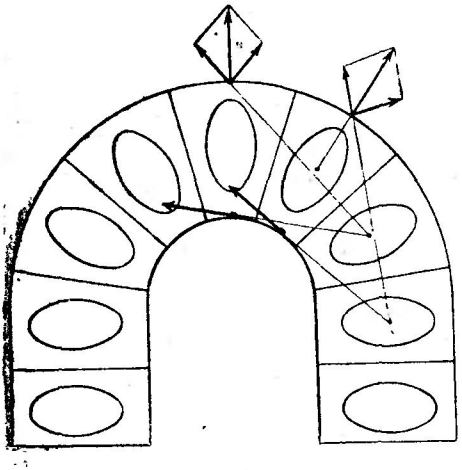


Рис. 23. Результирующее поле на вершине пальцевидного выпячивания (напр., гаструлы морского ежа). Векторы указывают вероятность выпячивания и вытал-кивания апикальных клеток.

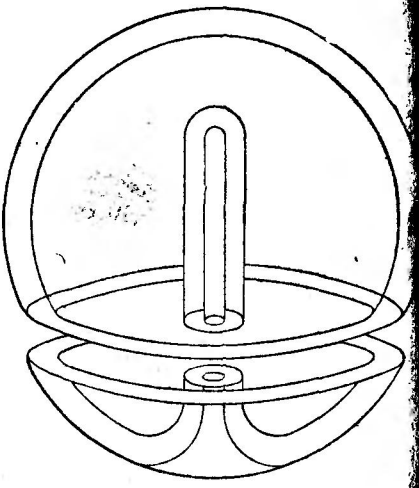


Рис. 24. Схема разреза через г рулу морского ежа на высоте зенхимного кольца. Предп гается, что разрез соответст нулевому уровню результирующ поля всех клеток экто- и энтодер

ся, быть может, тоже не непосильной задачей, однако он требу гораздо более детального изучения всех элементарных процессов формирования, чем это было выполнено до сих пор.

Принимая во внимание асимметричное наклонное расположен оси инвагинации, можно легко вывести и постепенный перех сферической формы гаструлы в конфигурацию усеченной пирами или конуса, т. е. переход к типичной форме плутеуса. Но в насто щее время здесь приходится ограничиться лишь намеками, так ка более детальные конструкции полей возможны лишь при само тщательном изучении всех реальных процессов.

Развитие мозговых пузырей. Обратимся далее к замкнуты эпителиальным образованиям, как, например, мозговые пузыр на которых и будем производить дальнейший анализ. Для любо участка стенки пузыря существует внешнее поле, создаваемое пр тиволежащими участками, особенно в сравнительно ранних стади развития, когда максимальный диаметр пузыря настолько невели что интенсивность внешнего поля, т. е. поля противолежаще участка, в каждой точке очень значительна и при некоторых о стоятельствах может превзойти интенсивность внутреннего поля данной точке.

Для правильной оценки значения внутреннего и внешнего поля пластинки необходимо исходить из твердо установленной нами выше связи между региональной скошенностью ядерных осей и ближайшим этапом формообразования в данном участке.

Для этого необходимо прежде всего выяснить те условия, которые приводят к довольно резким региональным отличиям в направлении ядер. Их удается, вообще говоря, свести на внутреннее поле пластинки, не прибегая к специальным добавочным допущениям.

Как известно из наших старых данных, существует однозначная зависимость между степенью скошенности ядерных осей и вариацией радиуса кривизны пластинки в данном участке, причем скошенность однозначно связана с последующим искривлением (рис. 25, *1* и *2*). Однако вопрос о связи между скошенностью ядер и направлением роста в соответственной области намного сложнее.

Представим себе участок, в котором клетка *1*, соответствующая наименьшему радиусу кривизы, расположена симметрично относительно соседних клеток *2* и *3*, расположенных в месте перехода к более плоскому участку пластинки.

Взаимоотношения клеток *1*, *2* и *3* выясняются из схемы (рис. 25). Клетка *2* претерпевает деформацию в направлении стрелки. Наша схема построена на примере очень больших клеток однослойного эпителия, в действительности же формообразовательные процессы протекают обычно в многослойных или многорядных эпителиальных пластах, где каждой клетке в отдельности не принадлежит столь большая роль, как на нашей схеме.

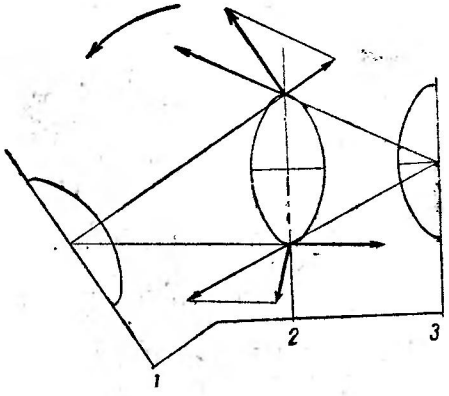


Рис. 25. Поле клеток *1* и *3* на клетку *2*. Скашивание ядра по направлению стрелки.

Вариации радиуса кривизны являются не единственным фактором, влияющим на взаимодействие клеточных полей.

Мы исходили в нашей схеме из фикции одного ряда клеток, расположенных в плоскости. Однако в действительности взаимодействие клеточных полей гораздо сложнее, так как эпителиальные пластинки представляют сложно конфигурированные поверхности с местными вариациями радиусов кривизны.

Особого рассмотрения требуют области зачатка с равномерным радиусом кривизны, к которым примыкают со всех сторон участки с меньшими радиусами кривизны (безразлично, одинаковыми или нет). Так как выше мы вывели, что клетки скашиваются по направлению увеличивающейся кривизны, то на краях рассматриваемого участка ядра окажутся направленными как бы веерообразно, в средней же ча-

сти воздействия с той и другой стороны будут уравновешивать друг друга.

Мы видим, таким образом, что скошенность ядер по отношению к контуру пластинки может обусловливаться двумя моментами, а именно: различиями ее кривизны и положением клетки относительно осей симметрии зачатка.

При проверке выведенных нами положений наблюдениями над ходом морфогенеза, мы можем легко убедиться, что все описанные нами региональные особенности в расположении ядер в различных эпителиальных зачатках выводятся без каких-либо дополнительных допущений.

Скошенность ядер наблюдается в местах перехода к большей искривленности (с меньшим радиусом кривизны) по направлению к последним. Различие дисперсии ядер в различных местах пластинки также находит удовлетворительное толкование. В участках, расположенных между двумя районами с меньшими радиусами кривизны, наблюдается максимальная дисперсия в направлениях ядерных осей. Объяснить это явление можно, исходя из следующих простых соображений.

Воздействия полей от участков с меньшим радиусом кривизны приблизительно уравновешивают друг друга в средних частях наблюдаемого участка. С другой стороны, как показали уже старые подсчеты, число митозов здесь очень велико, причем значительная часть возникающих новых клеток мигрирует из внутренней поверхности пластинки в ее толщу. Так как расположение ядерных осей в телофазах самое разнообразное, и регулирующее воздействие соседних полей здесь, как мы видели, фактически отсутствует, то значительная дисперсия их углового расположения становится понятной, если мы ее припишем главным образом клеткам, внедряющимся из зоны митозов в глубь пласта.

Нашими соображениями остается однако до сих пор незатронутой наиболее интересная проблема, оставшаяся невыясненной и с нашей первоначальной точки зрения, а именно, механизм связи между скошенностью ядерных осей и ближайшим этапом формообразования (искривления) пластинки.

Процесс искривления связан с одновременным увеличением площади пластинки, что происходит путем непрерывного вклинивания в глубь многоклеточного пласта размножающихся в герминативном слое клеток.

Наши прежние исследования обнаружили три факта основного значения:

1) Продвижение клеток в глубь пласта совершается не во всех, а лишь в определенных (активных) участках пластинки.

2) При продвижении клеток из герминативного слоя по направлению к противоположной поверхности пласта, часть клеток оседает в промежуточных пластах, причем число клеток, проходящих через данное сечение, обратно пропорционально пройденному пути.

3) Количество митозов регионально различно и достигает максимума в участках с постоянным радиусом кривизны.

Если оставить пока в стороне первое явление, то не видно, почему процесс интуссусцепционного роста, путем вклинивания новых клеток, даже при регионально неравномерном распределении митозов, не приводит к приблизительно-концентрическому увеличению размеров зачатка. Однако мы наблюдаем, что различные участки зачатка за одинаковые промежутки времени проходят пути очень различной длины, или, другими словами, при развитии зачатка непрерывно меняется его конфигурация. При этом, как было уже раньше показано, эволюция конфигурации может быть однозначно предсказана из совокупности региональных отклонений ядерных осей от нормали. Зависимость эволюции конфигурации от отклонений ядерных осей может быть сформулирована следующим образом.

Если считать полюсы симметрии зачатка* неподвижными точками, то процесс эволюции формы можно изобразить как скольжение клеток друг относительно друга, причем проложенная данной клеткой траектория нарастает как функция, во-первых, от ее расстояния от концов оси симметрии и, во-вторых, как функция от региональных значений уклонов клеточных осей от местных нормалей.

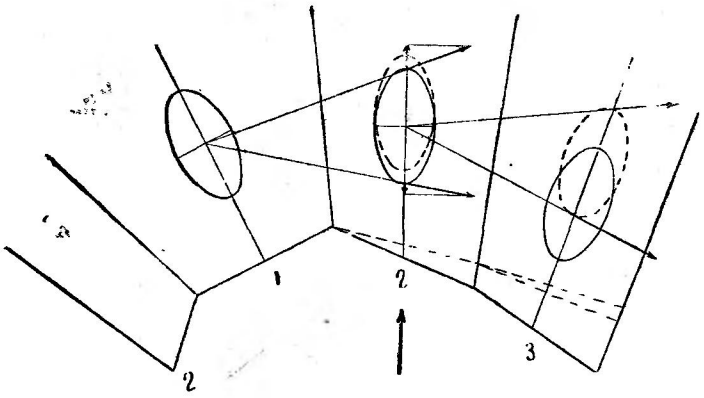


Рис. 26. «Скольжение» клеток *2* и *3* относительно неподвижной клетки *1*. Пунктиром намечен сдвиг клеток и соответственный сдвиг ядер.

Клетка 1 предполагается неподвижной, так как ее ось совпадает с осью симметрии, и поэтому воздействие на нее полей соседних клеток также симметрично. Клетки *2* и *3* скошены в силу уже раньше предположенного различия радиусов кривизны.

---

* Например, в зачатке мозгового пузыря его апикальный и каудальный полюсы.

Каждая из изображенных на схеме клеток является, конечно, представителем целого многоклеточного участка эпителиальной пластинки.

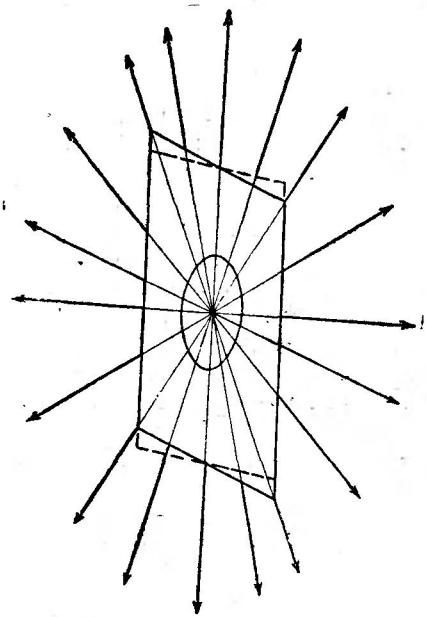


Рис. 27. Поле «скошенной» клетки. Кривая, соединяющая дистальные концы векторов, приложенных к различным точкам поверхности клетки, образует эллипс, оси которого совпадают с осями анизотропии. Боковые стенки скошенной клетки симметричны относительно поля, основание и вершина асимметричны и поэтому поле вызывает тенденцию к «выпрямлению», намеченную пунктиром.

Скольжение клеток *2* и *3* может быть вызвано различными факторами.

Во-первых, векторы поля клетки *1*, приложенные к обоим полюсам ядра, будут обусловливать продвижение ядра в направлении стрелки. Наряду с этим эпителиальные клетки со «скошенными» контурами имеют, в силу анизотропии своего поля, тенденцию к «выпрямлению» (в изображенном на схеме смысле, рис. 27). Если исходить из неподвижности клетки *1*, выпрямление клеток *2* и *3* должно повлечь за собой их угловое перемещение, намеченное на схеме пунктиром. Выпрямление скошенных контуров, т. е. перемещение частиц клеточного тела, повлечет за собой в свою очередь и некоторое смещение ядер в направлении к выпуклому контуру пластинки. При этом смещение в клетке *3* будет более значительно, чем в клетке *2*. Вместе с тем, как явствует из самой конструкции, ядро *2* будет снова скашиваться под влиянием поля клетки *1*, ее поле в свою очередь вызовет такое же скашивание клетки *3* и т. д., что повлечет за собой продолжение этого процесса.

Мы видим, таким образом, что выпрямление скошенных клеток и их скольжение друг относительно друга можно удовлетворительно объяснить нашими основными положениями.

Однако формообразование эпителиальных пластинок неразрывно связано с интенсивным клеточным размножением в герминативном слое и с внедрением части клеток из последнего в толщу многоклеточного пласта.

Для объяснения этого процесса с точки зрения теории поля мы можем исходить из следующих соображений. Мы знаем, что ядра в пласте расположены довольно неравномерно и в то же время довольно близко друг к другу. Следовательно, уже незначительные

различия в расстояниях между ними должны значительно влиять на степень их взаимодействия. Поэтому в известном числе случаев слагаемое от воздействий ядер, лежащих ближе к герминативному слою, всегда будет перевешивать над противоположным направлением и этим самым содействовать продвижению ядер в глубь пластинки.

Однако этот момент не имеет большого значения, так как он статистически вероятно компенсируется слагаемым в обратном направлении. Наиболее существенным является то обстоятельство, что клеточное размножение происходит только в герминативном слое, и на основании наших основных положений вполне естественно сделать вывод, что после каждого митоза создается местный очаг сгущения клеточных ядер, нарушающий существовавшее до тех пор равновесие, что и приводит к отталкиванию избытка ядер. Когда мы говорим об отталкивании или продвижении ядер, мы всегда предполагаем, что они увлекаются продвижением частиц протоплазмы. Существуют ли здесь клеточные границы или можно рассматривать весь пласт как синцитий, остается пока открытым.

Исходя из этого положения, мы должны принять во внимание еще один чрезвычайно важный фактор, способствующий продвижению ядер из герминативного слоя вглубь в участках с вогнутым контуром герминативного слоя.

Легко убедиться, что при веерообразном расположении ядер, всегда сопряженном с вогнутым внутренним контуром пластинки, векторы соседних полей дают слагаемые в направлении к наружной поверхности, превосходящие по величине симметричные и противоположные (рис. 28).

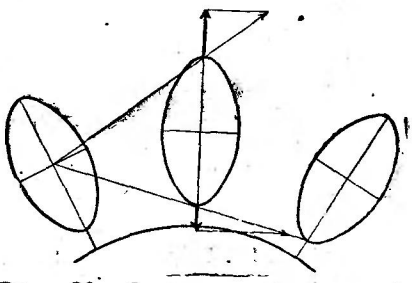


Рис. 28. Схема миграции ядер, близких к вогнутой поверхности пластинок вглубь.

Таким образом, мы видим, что та связь между региональной ориентировкой ядерных осей и искривлениями на ближайших этапах развития, которая так хорошо выводится из первоначальной концепции надклеточного поля, находит полное объяснение и в предлагаемой концепции взаимодействия клеточных полей. Однако до сих пор мы вынуждены были принимать уже существующие, определенные различия радиусов кривизны, как нечто данное. Эти региональные различия являются необходимыми предпосылками для соответственных переориентировок ядерных осей, в свою очередь влекущих дальнейшие искривления и т. д. Проблема эта становится особенно важной и трудной, если мы попытаемся ввести в наш кругозор более сложные, строго локализованные, местные процессы расчленения и выпячивания, наблюдаемые, например, на более поздних стадиях развития мозговых пузырей.

Мы анализировали до сих пор лишь результаты воздействия внутреннего поля данной эпителиальной пластинки, не принимая

во внимание наличия внешнего поля, подразумевая при этом пре имущественно противолежащую стенку мозгового пузыря.

При конструкции внешнего поля мы исходим из следующих упрощений (рис. 29): задачей является расчет вектора внешнего поля

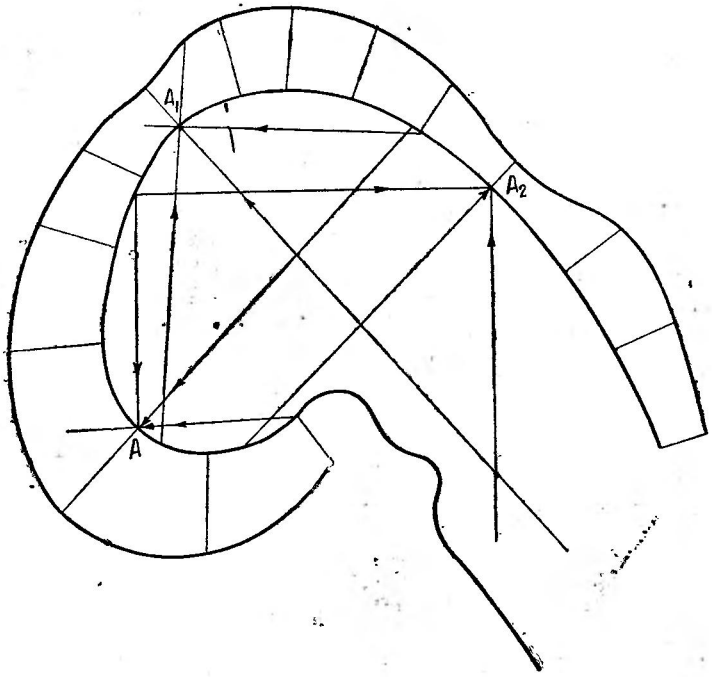


Рис. 29. Упрощенная конструкция поля мозговых пузырей. Внутренний контур воспроизводит медиальный разрез через мозг куриного зародыша 2 дней. Взаимодействие отдельных участков выражено условно тремя векторами: нормальным к рассматриваемой точке и двумя под углом в 45° к первому. В результате начинающееся расчленение первичного мозгового пузыря на передний, средний и задний мозг.

приложенного к данной точке стенки пузыря и нормального к искривлению в данной области. Величина вектора рассчитывается (на рисунке величины сильно преуменьшены) из сложения трех величин: величины вектора, исходящего из точки пересечения нормали к точке A с внутренней поверхностью противолежащей мозговой стенки, и проекции на нормаль двух векторов, исходящих от противолежащей стенки под углом 45° к нормали*. Расчет величины векторов

* В действительности общее воздействие участка пластинки, являющейся поперечным сечением конуса, описанного образующей под углом в 45° с нормалью, будет, конечно, складываться из нескольких сот или даже тысяч векторов, исходящих от всех, расположенных в этом участке ядер.

при этом совершенно произволен, но само собой разумеется, что произвольно выбранная шкала соблюдается для всех точек и что расчет делается из основного предположения о гиперболическом декременте.

Проведенная при этих крайне упрощенных предпосылках конструкция действия внешнего поля приводит в нашем примере к чрезвычайно наглядным результатам — намечающемуся расчленению первичного мозгового пузыря (контуры которого точно воспроизводят медиальный срез через мозг куриного зародыша) на стадию трех пузырей.

Сопоставляя участие внутреннего и внешнего поля в формообразовании, мы можем остановиться на следующей простой и, повидимому, правдоподобной схеме.

Внешним полем как бы намечается региональное расчленение зачатков (как и в нашем конкретном примере). Если создан хотя бы самый незначительный местный очаг неравномерности, т. е. градиента внешнего поля, то этим самым вызывается нарушение равновесия во взаимодействии внутренних полей, непрерывно прогрессирующее в намеченном первоначально направлении. При этом первым морфологическим следом, предшествующим искривлению контуров, являются уже хорошо знакомые нам региональные переориентировки ядерных осей, влекущие за собой процессы скольжения и связанные с формообразованием.

Высказанное нами только что положение о неудержимости прогрессирования даже незначительного инициального сдвига симметрии иллюстрируется схемой, приведенной на рис. 30. Предполагается, что средняя из трех совершенно одинаковых призматических клеток под влиянием направленного на рисунке вверх вектора внешнего поля получила импульс к продвижению вверх. Сложение полей всех трех клеток приводит к дальнейшему сдвигу средней клетки относительно крайних клеток. Вместе с тем, и это особенно важно, ядерные оси крайних полей получают от поля средней клетки импульсы к отклонению, неправленному от вектора внешнего поля, — этим самым создается основа для формирования «свода», направленного выпуклостью в том же направлении. Таким образом формируется зачаток выпячивания. Этот процесс в силу тех же пред-

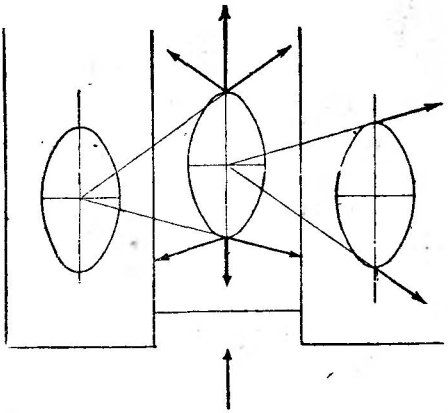


Рис. 30. Взаимодействие полей трех клеток, из которых средняя под воздействием вектора внешнего поля сдвинута по отношению к соседним.

посылок прогрессирует в результате непрерывной эволюции соб
ственного поля.

Действительное воздействие внешнего поля, в особенности его
диференциальная региональная интенсивность, выявились бы, ко
нечно, значительно более четко без введенных нами упрощений,
так как в действительности район пластинки, рассматриваемый под
углом в 45°, содержит много сот клеток, и градации векторов отдель
ных клеток в зависимости от их углового положения относительно
нормали могут быть чрезвычайно разнообразны.

Во всех приведенных выше примерах конструкций мы исходили
из предположения, что эллипсоидная конфигурация ядер по своим
осям соответствует осям анизотропии клеточного поля, изодинами
ческие поверхности которого также являются семейством эллипсо
идов. При этом на первый взгляд могут возникнуть сомнения, дей
ствительно ли имеющиеся в нашем распоряжении переменные па
раметры, т. е. соотношения длинной и короткой осей, если оставить
в стороне третий параметр и считаться
лишь с эллипсоидом вращения, опре
деляют видовую специфичность разви
тия, проявляющуюся при внимательном анализе уже на ранних стадиях
морфогенеза. Но даже простой расчет
показывает, что уже сравнительно не
значительные различия в отношении
осей эллипсоида, которые мы можем
обозначить как степень или индекс
анизотропии, будут иметь далеко иду
щие для структуры внешнего поля це
лого последствия. Если мы опишем
вокруг центра ядра (поля) шаровую
поверхность, то величина приложенного
к ее любой точке вектора будет пропор
циональна вектору, проведенному от
центра эллипсоида через данную точку
поверхности шара до пересечения с
произвольно выбранной, но, конечно,
общей для всех точек изодинамической
поверхностью.

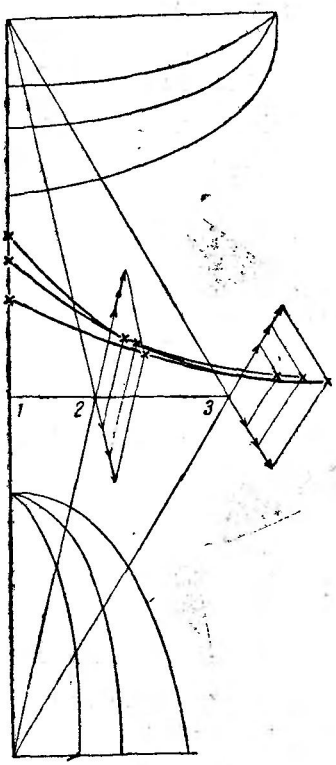


Рис. 31. Общее поле двух клеток на точки *1—3* при трех различных индексах анизотропии, намеченных в рисунке квадрантами эллипсов

Другими словами, для определения
величины вектора данного поля в дан
ной точке недостаточно знать ее рас
стояние от центра поля (ядра), не
важно знать также ее угловое положе
ние относительно осей анизотропии.
Таким образом, каждый вектор опре
деляется двумя величинами — рассто
янием точки его приложения от центра
поля и коэфициентом, пропорцио

ональным радиусу эллипсоида, проведённого к этой точке. Радиус, совпадающий с большой осью эллипсоида, принимается за единицу, остальные векторы соответственно этому выражаются дробью. При вычислении коэфициента для угла в 45° с осями эллипсоида, в зависимости от соотношения большой и малой оси, получаются, например, следующие величины:

Соотношения малой оси к большой: $\frac{2}{2,5}$. $\frac{2}{3}$. $\frac{2}{3,5}$. $\frac{2}{4}$. $\frac{2}{5}$.

Величина коэфициента: 0,8. 0,66. 0,57. 0,5. 0,4.

Представим себе теперь идентичные области или даже места в зачатках данного органа двух близких видов и предположим, что видовые различия на рассматриваемой стадии морфогенеза еще не проявились ощутимым образом. Совершенно ясно, что уже при нашей упрощенной конструкции, с расчетом телесного угла в 45°, синтезированный вектор внешнего поля будет зависеть от конфигурации эллипсоидных поверхностей, т. е. от взаимоотношения осей анизотропии. Поэтому, если даже на разбираемой стадии видовые различия в конфигурации для нас еще не ощутимы, то дальнейшая эволюция конфигурации неминуемо их обнаружит, так как к совпадающим районам двух зачатков различных видов будут приложены векторы различной величины. Вопрос о развитии многообразия полей должен быть рассмотрен во всей возможной полноте.

Если правильно предположение, что единственными переменными параметрами, характеризующими поле, являются взаимоотношения трех осей эллипсоидов (предполагаемых при этом не эллипсоидами вращения), и если считать эти взаимоотношения видовыми инвариантами, то мы располагаем бесконечным многообразием в видовом отношении. Однако совершенно независим от этого вопрос о том, насколько велико может быть многообразие а к т у а л ь н ы х полей в пределах элементов данного вида при инвариантности и идентичности для всех них собственного поля.

Переменными параметрами являются здесь, во-первых, густота (и колебания густоты) распределения ядер в пределах комплекса, во-вторых, их взаимная ориентировка. В последнем отношении вариации могут относиться не только к ориентировке больших, но и малых осей анизотропии. Действительно, при параллельном расположении больших осей могут тем не менее существовать всевозможные ориентировки малых осей друг относительно друга, или, выражаясь образно, независимое друг относительно друга вращение эллипсоидов.

При наличии очень большого числа расположенных близко друг к другу ядер, взаимодействие их коротких осей, если их длинные оси параллельны, конечно, невозможно определить; можно лишь предположить, что состояния равновесия будут чрезвычайно разнообразны и что на достаточно большом протяжении эпителиальных пластов определенные системы расположения ядер (опять-таки, предполагая параллельное расположение длинных осей) будут периодически повторяться.

Вместе с тем непрерывные изменения радиусов кривизны и соответственно этому переориентировки больших осей, а также клеточное размножение и увеличение клеточных объемов непрерывно вносят нарушающие равновесие моменты.

Эти соображения однако недостаточны для объяснения специфического разнообразия развития эпителиальных комплексов, мало отличающихся друг от друга по своему строению на ранних стадиях развития, например, сетчатки или мозговой коры.

В настоящее время было бы утопией пытаться дать хотя бы приблизительную картину диференциального развития процессов такой сложности. Мы ограничимся лишь указанием на те многочисленные факторы различий, которые выступают при сравнении даже ранних зачатков обеих названных нами систем.

Прежде всего остановимся на двух моментах: на общей конфигурации и различии в радиусах кривизны, так как эти факторы играют, как мы видели, решающую роль в двух отношениях — для внутреннего поля зачатка и для воздействия на него внешних полей. Для оценки этих факторов надо принять во внимание различные моменты.

Мы видели, какое значение имеет внедрение клеток из герминативного слоя в толщу эпителиального пласта,и убедились, что этот процесс определяется в значительной степени региональным радиусом кривизны, который в свою очередь является функцией от местного вектора внешнего поля. Процессы внедрения, разобранные нами до сих пор на многослойных пластах, играют решающую роль и для превращения однослойных эпителиальных пластинок в многослойные. Однако предпосылкой для этого служит внутреннее поле однослойных эпителиальных пластинок благодаря тому, что ядра расположены не в одной плоскости, и поэтому между ними почти всегда осуществляются очаги взаимодействия, иллюстрируемые схемой на рис. 22.

Степень многослойности эпителия отражается безусловно на их внутренних, а следовательно, и на актуальных клеточных полях. При этом условия для формирования актуальных полей будут варьировать в зависимости от глубины данного слоя.

Из этого, далеко не полного перечисления всех факторов, обусловливающих разнообразие конфигурации внутренних и внешних полей эпителиальных пластинок, все же следует, что предположение о чрезвычайном и при этом специфическом разнообразии актуальных полей вполне обосновано.

9. КОМПЛЕКСНАЯ И СПЕЦИФИЧЕСКАЯ ДЕТЕРМИНАЦИЯ

Обратимся теперь к двум труднейшим проблемам развития — резкому обособлению отдельных клеток или небольших клеточных групп среди больших комплексов, повидимому, эквипотенциальных с ними элементов и комплексному развитию зачатков, принадлежащих системам различного происхождения и закономерно и гармонично сочетающихся в одно целое.

Набросать хотя бы в общих чертах ход развития этих сложных взаимоотношений в концепции поля чрезвычайно трудно. Мы ограничимся попыткой выяснить общий ход развития элементов нервной системы как функцию от поля и установление их связи с периферическими рецепторами или эффекторными органами.

Эти процессы тесно связаны, как мы убедимся, с первой из только что намеченных проблем, а именно — с резким обособлением отдельных клеток и клеточных групп.

Остановимся прежде всего на общих принципах образования нервных элементов. Первой проблемой здесь является диференциальное развитие нейро- и спонгиобластов. К сожалению, в литературе нет указаний на закономерность топографического распределения нейробластов среди большинства других элементов и мы примем, частично на основании мимолетных наблюдений, частично гипотетически, что расстояния между отдельными нейробластами колеблются чисто статистически вокруг некоторой средней величины.

Перед нами возникает следующий вопрос: какие факторы, обусловливаемые концепцией поля, толкают клетку A на путь развития нейробласта, а любую соседнюю с ней клетку, в том числе и клетку-сестру A^1 направляют по пути развития спонгиобласта?

Вопрос этот по своей важности и обобщающему значению выходит, конечно, далеко за рамки разбираемого здесь специального случая.

Здесь нам представляется возможность особенно плодотворного сопоставления концепции поля с последствиями, вытекающими из классических представлений о реализации наследственных свойств.

Мы уже неоднократно подчеркивали следующее соображение: из концепции клеточного поля вытекает, что ничтожные различия актуальных полей двух эквипотенциальных клеток могут привести к самым резким расхождениям всего дальнейшего хода развития, так как каждое мгновенное состояние актуального поля ответственно лишь за ближайший этап развития данного элемента, вносящий в свою очередь видоизменение в актуальное поле, ответственное за ближайшую дальнейшую фазу развития и т. д.

Другими словами, концепция поля делает совершенно излишним представление о бесконечно сложной преформационной компоненте, заключающей в себе весь аппарат, руководящий дальнейшим, чрезвычайно сложным ходом развития.

Исходя из этих соображений, мы приходим без специальных добавочных допущений к следующим предположениям в интересующем нас вопросе.

Если исходить из допущения, что анизотропия клеточных полей выражается тремя, ортогонально пересекающимися осями неравной величины, т. е. изодинамические поверхности соответствуют уплощенным эллипсоидам, и если принять во внимание, что в эпителиальных пластинках большие оси эллипсоидов ориентированы, по крайней мере приблизительно, параллельно друг другу,

то нет, конечно, никаких оснований предполагать параллельное или иное закономерное взаимное расположение остальных двух осей. Другими словами, в плоскостях, параллельных поверхностям эпителиальных пластинок оси эллипсов будут расположены, по меньшей мере в момент возникновения новых клеток при размножении, чисто статистически по отношению друг к другу.

Поэтому, если представить себе воздействие полей определенного числа соседних клеток на любую, произвольно выбранную клетку, и сконструировать соответственное синтезированное актуальное поле, то структура этих полей, даже в близких друг к другу клетках, будет отличаться большим разнообразием. При этом легко представить, что определенный тип актуального поля будет время от времени повторяться, возможно, даже с известной периодичностью, и один из них определит собой вариант развития, соответствующий нейробласту.

От данного актуального поля будущего нейробласта требуется лишь одно — придание данной клетке грушевидной формы с острым концом, направленным внутрь эпителиального пласта. Конструкция такого поля однако чрезвычайно осложняется многочисленными митозами, возникающими и протекающими именно в зоне появления первых нейробластов.

Трудно сказать, превращаются ли в нейробласты только что вышедшие из митоза, еще округлые клетки, как, повидимому, предполагал Гис, или клетки, уже оформившиеся в типичные эпителиальные.

С появлением отростка нейробласта возникает основной процесс — рост отростка в длину. Как известно, прорастание таких нейритов обнаруживается и на небольших фрагментах медуллярной трубки в эксплантатах.

Свободное прорастание длинных нитевидных отростков — явление настолько общего характера, что рост нейрита можно рассматривать лишь как частный случай. Однако общность между нитевидными амёбоидными отростками различных ризопод, мерцательными волосками и прорастающими отростками нервных клеток распространяется почти исключительно на их конфигурацию и лишь в некоторой степени на их механические свойства. Принимая во внимание последние, мы должны во всяком случае признать в основе всех нитевидных отростков наличие, хотя бы в виде некоего скелета, пептидных цепей, или точнее, «пептидной решетки».

Но ассимиляционный рост должен, повидимому, приобрести различный характер в зависимости от того или иного объекта.

Действительно, наращивание нитевидных псевдоподий живущих в воде ризопод может происходить лишь из центра, т. е. они выталкиваются наружу благодаря непрерывному процессу образования пептидов у своего основания. Наоборот, представить себе такой же механизм при прорастании нервных отростков между различными зачатками крайне трудно, так как почти невозможно

отрешиться от мысли, что местом активного роста здесь являются именно концевые палицевидные утолщения.

В литературе, посвященной исследованию свободного прорастания нервных нитей, этот вопрос, повидимому, не дискутировался в интересующем нас смысле, и с классической точки зрения ассимиляционные процессы мыслимы лишь в самом клеточном теле. Однако мы подошли к этому вопросу без предвзятой мысли и в предыдущей главе уже заложено основание для совершенно иной его трактовки.

Классические преставления клеточной теории, исходящие из постулата, что все пластические вещества должны непременно проникнуть в клеточное тело и подвергнуться здесь переработке, раньше чем стать составной его частью, в данном случае совершенно беспомощны. Действительно, если принять, что этот процесс ассимиляции как бы монополизирован клеточным телом, то это равнозначно отрицанию локализации процесса роста отростка в его свободном, обычно утолщенном основании.

В нашей концепции процесс значительно упрощается благодаря тому, что не только в данном, но и в ряде других случаев понятие клеточного тела и ближайших прилегающих участков внеклеточной среды не противопоставляется резко, а наоборот, как бы постепенно переходят одно в другое. Решающим является, с одной стороны, район действия клеточного поля, с другой, — цепной характер присоединения новых мономер к уже существующим пептидным цепям или решеткам.

Мы остановимся сначала на последнем процессе. Ассимиляционный процесс, лежащий в основе прорастания нервного отростка, совершается в нашем представлении преимущественно аппозиционным путем. Окружающая нервный отросток богатая пластическими материалами среда находится в общем поле данного района зачатка и поэтому по существу организована в виде систем неравновесных молекулярных констелляций.

Цепной процесс, протекающий в прорастающем отростке — наращение пептидной решетки — переходит без резкой границы из микроскопически очерченного концевого утолщения в область этих внеклеточных неравновесных констелляций и продолжается за их счет. Другими словами, последние переходят, хотя бы отчасти, в состав равновесных молекулярных, а в дальнейшем субмикроскопических и микроскопических структур, которые могут быть зарегистрированы тонкими гистологическими методами.

Действительно, рядом авторов отмечено уже сравнительно давно [в частности А п а т и (Apathy) в его знаменитых исследованиях от 1897 года (2), Г е л ь д.о м (Held, 29) и в новейшее время Б у к е (Bucke)], что при тщательном исследовании концевых разветвлений телодендрий как в эмбриональных стадиях у позвоночных (Гельд), так и в готовых нейропилях беспозвоночных (Апати) и в двигательных мышечных пластинках (Буке) концевые петли или пуговки переходят в сеть тончайших, различимых лишь при

специальных окрасках нитей. Мы экстраполируем, таким образом, гистологические структуры в сферу молекулярного.

Толкование механизма концевого прорастания нервных нитей путем непрерывного включения все новых неравновесных констелляций, переходящих в молекулярные «структуры», не встречает, таким образом, особых затруднений. Однако этим затрагивается лишь одна и при том менее существенная сторона всей проблемы. Равновесные пептидные цепи могут, по нашему представлению, рассматриваться лишь как некоторый остов или основа для специфического аппарата нервного возбуждения, заложенного в нервном волокне. Совокупность всех, полученных в многолетней работе А. А. Гурвич (24, 25, 26), совершенно независимо от концепции поля, данных не оставляет для нас сомнения в том, что он (аппарат нервного возбуждения) связан по существу с неравновесными структурами, существующими лишь в поле и лишенными каких-либо механических свойств.

Согласовать это положение с развитыми только что соображениями о свободном прорастании нервных нитей удается лишь при следующем допущении. Нервная нить приобретает свои специфические свойства возбудимости лишь после *своего соединения с эффекторным органом или клеткой второго нейрона* и к этому времени как бы обрастает или пронизывается неравновесными констелляциями, возникающими благодаря появлению по соседству источников полей. Основания для этого на первый взгляд совершенно произвольного допущения различны.

Как увидим из дальнейшего, исследования А. А. Гурвич * с несомненностью доказывают решающее значение самих эффекторных органов (в том числе и мышц) для процесса возбуждения, идущего из центра. Большие затруднения представляет на первый взгляд необходимость привлечения поля для формирования и поддержания неравновесных молекулярных констелляций. Но этот вопрос возникает и относительно окончательно сформированных, функционирующих нервных волокон. Мы склонны видеть его разрешение в том, что ко времени соединения нервных волокон с эффекторными органами они снабжены уже содержащими ядра оболочками (Шванновские оболочки в нервах позвоночных, различные клеточные элементы в центральной нервной системе). Более подробно вопрос о поле нервных волокон будет дискутироваться в одной из следующих глав.

Прорастание свободных нервных окончаний приводит к их соединению с эффекторными системами или клетками других нейронов.

Первым возникает при этом вопрос о механизме *направленности* процесса прорастания.

Существование «нейротропизма» признается, повидимому, всеми

---

* Неопубликованные данные.

авторами, интересовавшимися этой проблемой. Вопрос однако в том, можно ли вложить в этот термин какое-либо конкретное содержание, или он обречен на пустую тавтологию?

Мы займемся сначала процессами внецеребрального прорастания и будем основываться главным образом на чрезвычайно ясных результатах, полученных А г а ф о н о в о й-С о р о к и н о й при исследовании метаморфоза нервной системы насекомых, оставшихся, к сожалению, почти совершенно неизвестными. Речь идет об иннервации конечностей при метаморфозе личинок мучного жука(Tenebrio molitor).

Поле прорастания представляет собой полый хитиновый мешок с гиподермой, заполненный белковой жидкостью, в которой плавают лишь одиночные клетки — будущие миобласты. Двигательный нервный ствол врастает в мешок свободными окончаниями и их вторичное сращение с миобластами может быть прослежено во всех подробностях. Сенсорная система представлена при этом небольшими группами биполярных клеток, соединенных нервными волокнами с общим чувствительным стволом и свободно взвешенных в белковой жидкости хитино-гиподермального мешка, вначале вдали от его стенок. По мере роста клетки приближаются к гиподерме и врастают в нее своими дистальными заострениями. Одновременно с этим процессом идет и образование на соответственных местах хитина тактильных хитиновых щетинок, образующих совместно с биполярной нервной клеткой элементарный сенсорный аппарат.

Нет никаких оснований для предположения, что любая данная клетка отыскивает вполне определенное заранее, т. е. специфическое для нее место гиподермы и хитина. Гораздо естественнее предположить, что чувствительный аппарат возникает именно на том месте, где внедрилась нервная клетка, под влиянием ее поля. Во всяком случае в дальнейшем мы будем исходить из этого предположения. По аналогии с данными Г а м б у р г е р а (27) мы можем предположить, что внедрение всего нервного ствола в зачаток конечности совершается под влиянием всего поля зачатка и что спецификация по клеткам или вообще отсутствует, или дает себя знать лишь вторично, по мере приближения клеток к гиподерме. Общее направление прорастания можно себе представить аналогичным так называемому «пеленгованию». Мы имеем в виду следующее.

Если нить из пептидных цепей прорастает в поле, уклоняясь от радиальной симметрии по отношению к нему, т. е. в одном направлении будет испытывать воздействие наибольшего, с противоположной — наименьшего вектора, то цепи будут выпячиваться в сторону последнего, и нить расположится вогнуто со стороны наибольшего воздействия. Если же поле радиально симметрично, то нить будет прорастать прямолинейно по оси поля, или будет следовать за искривлениями оси симметрии.

Этим простым соображением объясняется более или менее удовлетворительно направление прорастания общих нервных стволов в хитиновый мешок.

Значительно сложнее вопрос о соединении двигательных чувствительных свободных окончаний с зачатками соответственн сенсорных органов, в данном случае со свободно взвешенными мио бластами и с элементами гиподермального мешка. Задача заклю чается в том, чтобы несомненно положительный нейро тропизм вывести из нашего основного положения — центро бежного направления векторов поля, исходящих от миобласто и гиподермы. Мы должны рассмотреть эту проблему с более общей точки зрения, имея в виду все виды синапсов, причем приводимы нами микроскопические данные окажут нам услугу своей необыкно венной ясностью.

Мы уже высказали раньше предположение, что в отношени эмбриональных клеток отсутствуют всякие основания говорить о их резко очерченной, специфически построенной реальной поверх ности, регулирующей ряд их свойств (особенно проницаемость) и представляющей собой, например, монофильм определенной архи тектуры.

Есть все основания предположить то же самое и относительно нервных клеток и в более общей форме и относительно всех синапсов (например, в двигательных пластинках, сплетениях вокруг специфи ческих клеток рецепторов, некоторых железистых клетках и т. п.). Это положение особенно ясно обнаруживается на клетках специаль но мезенхимного характера в том числе и на миобластах в изу чаемом нами объекте. Вопрос об установлении связи между ними и свободными окончаниями нервных веточек мы рассмотрим специаль но на этом объекте, что поможет нам вывести дальнейшие положения более общего характера. Мы полагаем, что результаты проведенного анализа позволят сделать очень широкие обобщения.

Богатая белками аморфная среда, заполняющая хитиновый мешок, имеет, повидимому, подобно другим аналогичным средам заполняющим пространства между зародышевыми листками, кон систенцию желя. Миобласты, представляющие вначале одноядер ные, в дальнейшем многоядерные клетки, лишены резких, опреде ленных контуров и взвешены в желе, образуя однорядную цепочку расположенную невдалеке от оси полости, т. е. по соседству с общим двигательным нервным стволом, от которого отходят без видимой упорядоченности тонкие, свободно заканчивающиеся фибриллы.

Поле, в котором происходят дальнейшие процессы, приводящи к установлению связей между нервными окончаниями и миобласта ми, составляется из следующих слагаемых: во-первых, из радиаль ного общего поля, исходящего из клеток гиподермы и определяю щего, согласно нашему основному допущению, расположение ка нервного ствола, так, повидимому, и цепочки из миобластов; во вторых, из поля последних.

В ближайшем соседстве с каждым миобластом его поле формируе и поддерживает в среде неравновесные молекулярные констелляции которые мы представим себе для простоты (конечно, произвольно приблизительно в виде поверхностей, концентрических относител

но видимых контуров миобласта. Их густота и определенность будет постепенно убывать по мере отдаления от клетки. Вместе с тем в каком-то месте произойдет как бы стык между районом действия поля миобласта и областью, где под влиянием прорастающего нейрита происходят цепные процессы формирования пептидных цепей, являющихся непосредственным продолжением нейрита. В результате вся область между миобластом и «свободным» (микроскопически) нервным отростком представляет в действительности непрерывную сеть или решетку, в которой преобладают проксимально (считая от миобласта) неравновесные молекулярные констелляции и пептидные цепи — дистально, т. е. примыкая к нервному отростку; причем все это без сколько-нибудь резких границ, представляя одно непрерывное целое. В наших представлениях о дальнейшем развитии мы возвращаемся к предположению об аппозиционном росте миобластов и нервных клеток, как элементов без резких клеточных границ. Неравновесные молекулярные констелляции, локализованные вначале в н е клетки, сгущаясь, постепенно как бы включаются в состав клеточного тела, переходя, с другой стороны, также непрерывно в молекулярные образования, т. е. пептидные цепи, зависящие непосредственно от нервного отростка.

Если сопоставить размеры миобластов с калибром выросших мышечных волокон, исходя при этом из предположения, что рост в значительной мере обусловлен прогрессивным включением перицеллюлярных неравновесных молекулярных констелляций в состав клеточного тела, то естественно заключить, что выросшее мышечное волокно примыкает непосредственно к тому району, где происходит наращивание вначале неравновесных, а в дальнейшем равновесных молекулярных констелляций, входящих в состав нервных окончаний (так называемая двигательная пластинка).

Аналогичным образом мы можем представить себе и образование синапсов между отдельными нейронами или нейронов с рецепторами. Процесс увеличения объема нервных клеток протекал бы при этом совершенно аналогично тому, что происходит предположительно при росте миобластов.

Мы видим, что развитые нами положения совершенно естественно обусловливают почти необходимые представления о тесной молекулярной связи между нервными элементами и эффекторными органами в области синапса, которые высказывались многими авторами, но тормозились отчасти общими представлениями клеточной теории, отчасти специально теорией нейронов.

Мы убедимся в дальнейшем в плодотворности положения о непрерывном молекулярном переходе нервных элементов в мышечные *.

В тесной связи с дискутированными нами только что вопросами стоит также проблема индивидуальной специфической детерминации отдельных клеток в тех случаях, где они не представляют собой элементов густой «решетки», наподобие нейробластов. Речь идет

* Неопубликованные экспериментальные данные А. А. Гурвич.

специально о специфических клетках различных рецепторов, ра положенных или очень небольшими группами, как, например слуховые клетки кортиева органа, или образующих строго зак номерно и сложно построенный комплекс, в котором каждой клетк уделяется свое особое, строго специфическое место, как, например в омматидиях или хордотональных органах насекомых, и т. д. По видимому, такая строго специфическая целлюлярная детерминаци ограничивается именно только что названными клеточными кате гориями, непосредственно связанными с нервными элементами.

Этим самым поднимается вопрос основной важности: не являютс ли элементы нервной системы существенными и даже решающим факторами клеточной детерминации разбираемого нами характера

Решающее значение нервных элементов почти несомненно в упо мянутом уже нами случае образования хитиновых волосков и клетки гиподермы в местах присоединения к ней отростка биполяр ной сенсорной клетки. Но и во всех других случаях видимая детер минация отдельных клеток рецепторов совпадает по времени с при соединением или по крайней мере с непосредственной близостью нервных окончаний.

Представление о решающем значении для диференциации ил импульса к ней со стороны элементов нервной системы заслуживае поэтому внимания.

Для обоснования этого представления мы должны вспомнит наши предположения о механизме прорастания нервных волокон и об их свойствах до установления связи с периферическими орга нами. Мы принимаем, что речь идет о присоединении новых пептид ных цепей к образовавшимся уже раньше за счет неравновесны молекулярных констелляций, зависящих от окружающих соседни полей.

Как только процесс прорастания подходит вплотную к одно из клеток еще эквипотенциального комплекса, здесь разыгрыва ются сложные процессы взаимодействия двух факторов или систем С одной стороны, цепной процесс нарастания пептидных цепей с стороны нервного волокна происходит отчасти уже в пределах буду щего, т. е. еще не окончательно сформировавшегося клеточного тел рецептора. С другой стороны, влияние на эти процессы клеточног поля рецептора тем большее, чем глубже в пределы клетки, т. е ближе к источнику поля, подходят процессы, исходящие от про растающего нервного окончания.

Распространение цепных процессов с образованием сравнительн устойчивых пептидных цепей в глубь клетки может способствовать формированию той типичной и устойчивой конфигурации, котора свойственна всем специфическим клеткам рецепторов. Однако вс своеобразие строения и расчленения в пределах большинства рецеп торов сложного строения, например, в омматидиях насекомых и т. д далеко не укладывается в ту сильно упрощенную схему, котору мы только что развили. Правильнее будет рассматривать ее как им пульс к л о к а л и з а ц и и дальнейших чрезвычайно сложны

процессов, анализ которых с точки зрения концепции поля станет однако возможен лишь при гораздо более детальном знакомстве со всей феноменологией развития этих органов.

10. ОСУЩЕСТВЛЕНИЕ НАСЛЕДСТВЕННЫХ СВОЙСТВ И ТЕОРИЯ ПОЛЯ

Проблему наследственности можно понимать в различном смысле, к ней особенно удачно применимо изречение Аристотеля, что «удивление есть мать науки».

Действительно, еще сравнительно недавно один крупный биолог, кажется, Нолль (Noll), высказал как нечто само собой разумеющееся, что основной факт видового постоянства, а именно факт, что из яйца лягушки вырастает лягушка, а из яйца курицы — курица, вовсе не представляет собой ничего удивительного и, наоборот, удивительным был бы обратный факт. Эта точка зрения разделяется, повидимому, почти всеми биологами и вполне естественно поэтому, что вопрос о связи между огромным видовым разнообразием организма и соответственными разновидностями их наследственной массы, вообще говоря, остается совершенно вне рамок научной генетики.

В действительности, однако, именно здесь перед нами глубокая, собственно, даже центральная проблема генетики.

Создать определенное представление об источниках видового разнообразия наследственных масс по меньшей мере так же обязательно, как ставить себе этот вопрос относительно разнообразия комбинаций наследуемых (менделирующих) признаков в пределах одного вида. То обстоятельство, что последняя проблема дает возможность экспериментальных подходов, а для первой, повидимому, эти возможности закрыты, не означает, конечно, что ее вовсе не существует.

Некоторые, чисто эпизодические попытки в этом направлении сводятся, повидимому, к следующему.

Если исходить из того, что белки построены из аминокислот, разнообразие которых велико, то число их возможных рекомбинаций так огромно, что может с избытком покрыть существующее в природе видовое многообразие, которое, получив такое объяснение, перестает быть проблемой.

Мы не будем входить в критику этих представлений, потому что их внутреннее противоречие вскроется при анализе аналогичного учения о генах. Мы затрагиваем эту проблему здесь с целью предпослать дальнейшему изложению краткую формулировку отношения принципа поля к проблеме наследственности.

Наша основная гипотеза гласит следующее.

Единственной специфической видовой инвариантой является клеточное поле. При этом видовая специфичность поля проявляется в характере его анизотропии. Как мы видели из главы 3, многообразие результирующих актуальных полей *неограничено* даже при наиболее простой форме анизотропии (например форме уплощенного эллипсоида).

Это соображение имеет однако значение лишь необходимо предпосылки, при отсутствии которой самая идея об отождествлени наследственного начала с полем должна была бы быть отвергнут Связь концепции поля с проблемой наследственности не мене существенна и в другом отношении. Здесь мы переходим непосред ственно к анализу менделизма.

Теоретически проблему наследственности можно рассматривать в различном объеме. Классическая менделевская генетика созна тельно ограничивает свою задачу установлением законов передач дискретных, так называемых менделирующих признаков. Блестя щие результаты, полученные при детально разработанной методик скрещивания, как будто, вполне оправдывают это самоограничение Но мы думаем, что формулируемая классической генетикой теори наблюдаемых явлений приводит к совершенно неразрешимым глубоким логическим противоречиям, что объясняется самой по становкой проблемы.

Аппарат наследственности, локализованный в яйцеклетке (опло дотворенной), достаточен для прохождения яйцом сложного вполне закономерного пути развития, приводящего между прочим, как к наиболее бросающемуся в глаза феномену, и проявлению всех тех признаков, которые входят и могут вхо дить в очень ограниченный список менделевского метода скрещи ваний. Но о свойствах, которые мы должны приписать аппарату наследственности, мы можем судить не по данным скрещивания а лишь на основании детального анализа процесса их осу ществления.

Попытка такого анализа совершенно вне возможностей самог метода менделевской генетики. Поэтому стоящая на этой почв генетика должна, по нашему мнению, или вовсе отказаться от тео рии, или принять упрек в неразрешимых логических противоречия своих теоретических построений.

Попытаемся показать, что теория поля, примененная к проблем наследственности, не вовлекает нас в такие противоречия и поз воляет охватить проблему во всем ее объеме. Мы не скрываем о себя, что речь по существу идет в настоящее время скорее о про грамме, чем о достигнутых уже результатах, причем сама программа отягощается еще и тем, что новая теория должна быт совместима с теми положительными фактическими данными, которым так богата менделевская генетика.

Исходя из того, что каждая клетка образует поле, мы путем ре грессии доходим до поля яйцеклетки. Тотчас же возникает вопрос каковы взаимоотношения между ее полем и тем, что можно назват «наследственной массой или началом» яйцеклетки (оплодотворенной)

Как вытекает из всего предыдущего, мы гипотетически отожде ствляем оба эти понятия. Вместе с тем, так как и теория поля классическая генетика связывают свои представления с хроматином возникает необходимость выяснить взаимоотношения и этих дву концепций, т. е. теории генов и теории поля.

Связь наследственных факторов с хроматином понималась в разные эпохи развития учения о наследственности по разному. Отметим, что в более раннюю эпоху, до расцвета менделизма, когда проблема наследственности вообще еще не выходила за рамки общих соображений, и генетики, как строгой науки с блестящими положительными результатами, еще не существовало, представления о хроматине, как носителе наследственности, развитые в свое время Вейсманом, Бовери, О. Гертвигом, Ру и др., были более продуманы и более последовательно логичны, чем в новейшее время — время расцвета менделизма.

Квинтэссенция первоначального хода мыслей заключалась в двух основных положениях — в идее Вейсмана о непрерывности зародышевой плазмы, как носительнице всей наследственной массы, и в замечательном открытии Бовери о раннем обособлении зародышевого пути. Эти данные, обнаруженные с классической ясностью на яйцах аскарид, показали с полной убедительностью, что хромозомы оплодотворенной яйцеклетки сохраняются в своей морфологической неприкосновенности исключительно в будущих половых клетках. Будущие же соматические клетки утрачивают уже при втором шаге дробления яйца значительную часть своего хроматина и типичную конфигурацию хромозом.

Логический вывод из этих наблюдений и умозаключений в следующем: лишь оплодотворенная клетка является омнипотентной, потентность же всех остальных клеток (кроме зародышевого пути) ограничена. Правда, дальнейшие данные экспериментальной эмбриологии значительно расширили рамки омнипотенциальности бластомер, но тем не менее основное положение, что по крайней мере в дальнейшем развитии потенция клеток все более и более ограничивается, остается бесспорным.

Из этого факта с несомненностью вытекает следующее положение: если носителями наследственности в смысле классической генетики являются хромозомы, то они должны чем-то отличаться в яйцеклетке и зародышевом пути, с одной стороны, и соматических клетках, с другой.

Насколько можно судить на основании данных современной литературы по цитологической генетике, мысль о специальном зародышевом пути утратила всякий интерес, а указанный только что логически совершенно необходимый вывод современная генетика игнорирует.

Наоборот, из того факта, что центр тяжести изучения генов, при попытке отождествления этих основных для классической генетики факторов с микроскопическими образованиями, переносится почти исключительно на хроматиновые ленты слюнных желез дрозофил или других двукрылых, приходится сделать вывод, что генетика не видит никакого различия между хромозомами гамет и клеток, достигших предела своей диференцировки. Этот вывод, по нашему мнению, убийствен для классического учения о генах.

Если на всем протяжении эмбрионального развития при каж
дом митозе дочерним клеткам передается весь комплек
генов, и тем не менее развитие различных клеточных груп
идет дивергентным путем, то приходится остановиться на одном из
следуюших двух выводов: либо хромозомы (гены) вообще не имею
непосредственного отношения к путям детерминации и диференци
рования клеток или клеточных групп, либо в каждой клетке суще
ствует специфический для нее фактор «отбора» необходимых
генов, остальные же остаются неактивными.

Эти простые и, как нам кажется, неизбежные выводы совершенно
игнорируются в генетической литературе. Учение о генах и об их
линейном распределении в хромозомах настолько хорошо гармо
нирует с весьма значительным экспериментальным материалом,
что не удивительно, что логическая ошибка, лежащая в основе
всех представлений, остается совершенно в тени.

Объясняется это тем, что современная генетика построена исклю
чительно на анализе наследственной передачи тех признаков, кото
рые доступны экспериментальному изучению путем скрещивания
разновидностей, содержащих их различные варианты.

Законность такого самоограничения очевидна и оправдывает
себя блестящими результатами, сделавшими из современной генетики
одну из самых точных отраслей биологии.

Но это безусловное признание заслуженно исключительно
для эмпирических данных, сведенных в несколько основных зако
нов, но никак не может относиться к попыткам теоретических
построений.

Уже одно подчеркнутое нами противоречие в цитологическом
учении о генах должно поколебать доверие к цитологической гене
тике, лежащей в основе ее теорий. Но еще большие трудности воз
никают при дальнейшем продумывании всех ее построений.

Законы комбинации менделевских признаков изучаются и по
существу могут изучаться лишь на взрослых индивидуумах, и
генетики вправе поэтому ограничить свою задачу исключительно
формулированием полученных этим путем законов. Заключение,
что какие-то основы для этих законов заложены в гаметах,
вполне правомерно. Однако, вопрос остается в том, какие же именно
умозаключения о характере этих основ допустимы на основании
знания одних лишь результатов скрещивания.

Современная генетика пользуется для ответа единственным
методом, который можно обозначить как метод ретропроекции
выраженных в окончательной форме призн
наков взрослых организмов непосредствен
но на хромозомы гамет (или зигот).

Из этого приема вытекает следующее основное для всей концеп
ции умозаключение.

Если признаки *A* и *B* варьируют при различных комбинациях
скрещивания независимо друг от друга (т. е. возможны
комбинации A^1B..., AB^1... и т. д.), то они должны быть как-то

представлены в дискретных местах хромозом зигот (гамет), т. е. в дискретных генах, а так как таких признаков много и они располагаются по хромозоме в линейном порядке, то получается для каждой хромозомы специфическая «карта».

Такое представление об аппарате наследования, которое впервые высказал Вейсман, не имеет обязательной силы и основано на предпосылках, вращающихся в порочном кругу.

Построенный на этих представлениях и последовательно продуманный менделизм должен был бы неминуемо привести к своеобразной дуалистической концепции осуществления наследственности: менделевские факторы, с одной стороны, и какая-то «основа», на которой они себя проявляют, с другой. Действительно, к такому дуализму приводит любой последовательно разобранный пример. Разберем менделевский закон наследования зубчатости или гладкого контура листка крапивы.

Менделевский анализ касается и оправдывает себя лишь на вопросе о наследовании контура листка. Но ведь нельзя усумниться в том, что и вся ткань листка растет строго закономерно и специфично, правда, быть может, не в смысле менделевских разновидностей, но во всяком случае специфично для данного вида. Мы имеем, таким образом, как будто дело с наследственными факторами двух родов — менделевскими, определяющими разновидность и доступными анализу при помощи скрещивания, и основными, специфическими для данного вида и стоящими за пределами возможностей менделевского анализа.

Факторы первой категории нельзя, конечно, рассматривать как нечто вполне чуждое основным факторам, и вряд ли какой-нибудь генетик встанет на ту точку зрения, что до известной, по внешней видимости даже поздней, эмбриональной фазы развитие листка обеих разновидностей протекает совершенно одинаково и лишь в известный момент вмешиваются менделевские факторы, которые как бы придают последнюю отделку грубому наброску листка. С другой стороны, с точки зрения чистого менделизма возможно было бы развитие листка (в нашем примере) и без всякой конфигурации, так как раз возможны разновидности «зубчатый» и «гладкокрайний», мыслим, конечно, и такой случай, где отсутствуют и тот и другой менделевский фактор.

Цепь наших рассуждений можно было бы продолжить, но и без этого ясна вся несостоятельность такой дуалистической концепции, к которой однако неминуемо приводит классический менделизм, если на его основе строить общую теорию наследственности.

Единственным выходом из создавшегося положения может быть лишь унитарная теория. Не существует отдельных менделевских и основных (т. е. видовых) факторов наследственности. И если в окончательном виде проявляются два менделевских варианта, то это значит, что весь ход эмбрионального развития, приведший к их явлению, был несколько различен в том и другом случае.

Непосредственная задача теоретизирующей генетики сводится, таким образом, помимо воли исследователя, не к выяснению локализации гипотетических обособленных факторов, обусловливающих тот или иной менделевский вариант, а к выяснению причин и характера разновидностей всего хода эмбрионального развития, приводящих к менделевским вариантам взрослого состояния.

Если отрешиться от дуализма и встать на унитарную точку зрения, теория дискретных генов свелась бы к следующему:

В хромозоме зиготы существует набор дискретных материальных частиц, из которых каждая определяет ход развития определенного зачатка или участка зародыша. Каждая такая частица может быть представлена в различных вариантах, обеспечивающих различный ход развития подчиненного ей участка. Грубая и совершенно недопустимая мозаичность такого представления, как нам кажется, очевидна, и едва ли нуждается в опровержении.

Таким образом, мы приходим к выводу, что и при дуалистической и при унитарной концепции классическое представление о генах приводит к неприемлемым теоретическим построениям, но тем не менее оно, вылившись, в своей самой резкой форме, в хромозомальные подробные карты, приводит к блестящим результатам. Или, пользуясь формулировкой Белара, мы можем сказать, что «на основании заранее известных особенностей хромозомального цикла предварительно предсказываются, а затем последовательно подтверждаются отступления в ходе наследования отдельных признаков. И наоборот, на основании отклонений в наследовании предполагаются некоторые вариации в хромозомном комплексе в цикле, в дальнейшем подтверждаемые цитологически».

Мы стоим здесь перед одним из случаев в науке, для которого трудно найти полную аналогию или прецедент. Правда, уже не раз отмечалось, что теории, дававшие ряд блестящих экспериментальных подтверждений и предсказаний, впоследствии отвергались и заменялись новыми. Но всегда в таких случаях решающим моментом для поворота являлось обнаружение новых фактов, не укладывающихся в прежнюю теорию. Хорошо известны также случаи, когда господствующая в данное время теория заведомо не может совладать с теми или иными фактами и тем не менее пользуется признанием. Но вряд ли можно привести другой аналогичный нашему случай, где критика теории основана не на ее недостаточности, не на логической несостоятельности и даже абсурдности выводов, с необходимостью вытекающих из основной предпосылки.

Мысль о дискретных, качественно различных материальных частицах, каждая из которых определяет или руководит всем ходом развития определенных зачатков, представляется нам неприемлемой.

Единственный тезис генетики, который должен лечь в основу любого ее теоретического построения, может быть сформулирован следующим образом. Аппарат, управляющий все

закономерным ходом эмбрионального развития, допускает большой ряд независимых друг от друга вариантов.

Этому требованию могут удовлетворить различные конструкции. Классическая же генетика утверждает, что единственно возможным является построение этого аппарата из отдельных стойких независимых материальных частиц.

Попытаемся подойти к основным проблемам генетики с точки зрения теории поля.

«Зародышевая плазма» в смысле Вейсмана отождествляется нами с хромозомальными полями. Поэтому, пока не поставлен вопрос о гетерогенной мозаике свойств в пределах одной хромозомы, мы можем исходить из общего предположения, что вся хромозома является носителем части наследственного аппарата в силу того, что она образует вокруг себя постоянное по своим свойствам и специфическое (для вида, разновидностей и индивидуальных вариаций) поле. С теорией поля, в полном согласии с классической генетикой, совместимо и допущение качественных различий полей каждой хромозомы.

Ценность этих представлений обнаружится из сопоставления их с истинным содержанием понятия гена, причем временно игнорируются все возражения против них, выставленные выше.

Для того, чтобы понятие гена не было пустой тавтологией, необходимо создать какие-либо представления относительно характера его проявлений в процессе реализации наследственных свойств.

Разработанная попытка такой теории была дана, насколько нам известно, лишь Гольдшмидтом и сводилась по существу к чисто химическому (ферментативному) толкованию воздействия генов на процессы развития.

Непреодолимая трудность для каждой такой теории заключается, по нашему мнению, в том, что от гена, т. е. по существу от материальной частицы, в представлении Гольдшмидта даже сравнимой с ферментом, требуется управление длинным и сложным ходом и последовательностью разнообразных процессов развития соматического зачатка, или физиологической конституции, вплоть до своеобразия умственных способностей и т. д. Иными словами, классическая генетика предъявляет к генам непомерно высокие требования. Следует отметить, что в самое определение понятия «гена» не входит указание способа, а лишь конечного результата его действия.

В противоположность этому, само определение понятия поля основано на характеристике его действия, а не конечного результата. Это и не могло быть иначе, так как вовсе не предполагается существование различных разновидностей клеточного поля, из которых одна заведует развитием пигмента, а другая летальности и т. д.

Относительно поля данной клетки в каждый данный момент составляется представление лишь об актуальной структуре, ответственной за своеобразие ближайшего этапа эволюции клетки, без всякой ссылки на конечный результат.

Но так как результат воздействия поля на субстрат за dt приводит в свою очередь к его собственному изменению dc, то при достаточной длительности этих, взаимно обусловливающих друг друга непрерывных процессов, получается длинный и сложный путь эволюции клетки соответственно и ее актуального поля.

Закономерная воспроизводимость всего хода развития, называемая наследственностью, определяется постоянством хромозомальных полей яйцеклетки, а следовательно, и всех клеток зародыша и вытекающей отсюда закономерностью эволюции актуальных полей.

Эти представления могут претендовать на внимание лишь при том условии, если ими будет указан хотя бы в общей форме путь к воспроизведению тех законов наследственности, которые так блестяще объясняются и предсказываются оспариваемой нами теорией гена.

Наша попытка в теперешнем ее состоянии должна ограничиться лишь указанием открывающихся возможностей для разрешения поставленных проблем. Прежде всего мы должны заняться вопросом о существовании ряда частичных, независимых друг от друга вариантов наследственного аппарата, или в нашей интерпретации — поля.

Вариации поля определяются вариациями его анизотропии, или конфигурации, и как и всякие вариации геометрического характера, они могут быть по существу непрерывны, т. е. бесконечно многообразны.

Так как речь идет о вариациях, которые обнаруживаются при скрещивании, причем варианты заимствуются у той и другой гаметы, то возникает вопрос об окончательном конструировании поля оплодотворенной яйцеклетки. В некоторых отношениях (а именно, в своих доминирующих признаках) поле остается при оплодотворении неизменным, в других (доминирующие признаки мужской гаметы) оно приобретает новые свойства. При этом однако поле, согласно нашей основной концепции, всегда выражается одним цельным законом анизотропии и чуждо мозаичности.

Таким образом, наблюдаемая при скрещивании вариация должна произойти в самом процессе формирования поля оплодотворенной яйцеклетки, т. е. еще до образования одного единого синкариона. Вероятнее всего, речь может итти о взаимодействии полей гомологических хромозом при процессах оплодотворения. Так как взаимодействие выливается, как правило, в доминирование одного партнера над другим, то мы можем сделать следующее, сравнительно простое допущение: хромозомальное поле с большей степенью анизотропии и с большей интенсивностью перекрывает собой поле с меньшей степенью анизотропии. При этом, однако, необходимо оговориться.

Если придерживаться нашего основного (простейшего из всех возможных) представления об анизотропии, —изодинамических поверхностей в виде уплощенного эллипсоида, то поле определяется тремя параметрами: отношениями большой оси к средней и малой* и абсолютной интенсивностью. Поэтому перекрытие одного поля другим может быть отнесено, конечно, за счет каждого из параметров.

Наибольшая трудность заключается в представлении о конструировании единого поля синкариона из отдельных хромозомальных полей.

Этот вопрос возникает, конечно, при каждом митозе, но особенно остро ставится здесь.

Общеизвестные цитологические данные с достаточной ясностью указывают на сохранение индивидуальности хромозом обеих гамет в ряде последующих клеточных поколений; вполне законно предположить то же самое и для дальнейших митозов. Поэтому является необходимость в допущении каких-то эквивалентов хромозом в интеркинезе, с которыми мы связали, как уже неоднократно указывалось в предыдущих главах, носителей поля.

Представление о взаимодействии полей хромозом выводится, как было показано выше, из микроскопических картин при митозе. Взаимодействие полей эквивалентов хромозом в интеркинезе может быть поэтому принято по аналогии, само собой разумеется, уже без всякого оптического коррелата. И в том и в другом случае предполагается, что е д и н о е поле проявляется лишь в окружающем систему (хромозом или их эквивалентов) пространстве, т. е. при формировании спокойного ядра — вне его.

При формировании общего поля в случае скрещивания двух разновидностей, т. е. при наличии различий хотя бы некоторых хромозомальных полей, может, конечно, возникнуть вопрос, исчерпывается ли анизотропия поля уплощенным эллипсоидом и нет ли оснований представить себе более сложный закон, т. е. ввести хотя бы еще одну добавочную, однозначно связанную с основными ось.

Против такой возможности нет, повидимому, принципиальных возражений. Однако было бы совершенно неправильно искать объяснения менделевских законов именно в сложности закона поля. Нам представляется более правильным принципиально иной путь, более соответствующий нашей основной концепции.

Строгая мозаичность менделевских признаков является, конечно, фикцией, которая не поддерживается даже классической генетикой, считающейся со связанностью целого ряда одновременно варьирующих признаков. Мы можем пойти несколько дальше и спросить себя: какие предпосылки должны быть осуществлены для обнаружения вариаций менделевских признаков в гетерозиготе по сравнению с гомозиготой?

Любой менделевский признак, при всей своей кажущейся элементарности, в действительности является результатом ряда длин-

* Этим определяется, конечно, и отношение средней к малой.

ных и сложных процессов эмбриогенеза, которые в подавляющем большинстве случаев остаются в тени. Действительно, если гетерозиготная вариация выражается, например, в форме или количестве щетинок или в величине крыла, то следует признать, что сам механизм возникновения данных образований данной формы или количества или величины на данном месте так мало известен и, должно быть, так сложен, что обнаруживаемый доступными для нас средствами наблюдений сдвиг гетерозиготы по сравнению с гомозиготой является результатом подпороговых для нас сдвигов ряда процессов A, B... в определенной комбинации. Но из этой «удачи», если можно так выразиться, т. е. перехода в макроявление, вовсе еще не следует, что сдвиги хода развития других процессов M, N... должны привести в свою очередь к комбинации с надпороговым эффектом, т. е. к менделевской вариации.

Действительно, «менделевская» оценка, как мы можем выразиться для краткости, возможна, или по крайней мере до сих пор выполняется, лишь при определенных условиях: или когда выявляется резко выраженный физиологический феномен, вроде летальности и т. п., или когда имеются морфологические признаки, обнаруживаемые самыми элементарными приемами наблюдения, в значительной степени даже невооруженным глазом. Вся бесконечная область химизма и даже более или менее тонких цитологических деталей остается неисследованной и, конечно, все еще сравнительно трудно доступной.

Мы имеем поэтому, как нам кажется, все основания встать на более биологическую точку зрения и предположить, что обнаруженные до сих пор менделевские признаки являются как бы «пиками» или «максимумами» на общем фоне сдвига всего хода развития гетерозигот, сдвига, в своей большей части недоступного средствам нашего анализа.

Мы сознаем, конечно, что эти соображения носят гипотетический характер, однако, они не противоречат, по нашему мнению, фактам, при условии их строгой критической оценки и вместе с тем позволяют построить сравнительно простую и лишенную внутренних противоречий схему, исходя из основных положений теории поля.

11. НЕСКОЛЬКО ОБЩИХ СООБРАЖЕНИЙ И ОПРЕДЕЛЕНИЙ

Не подлежит сомнению, что развитые нами в предыдущих главах соображения вызывают в первую минуту недоумение, которое во многих случаях в дальнейшем может перерасти в отрицательное к ним отношение.

Мы полагаем, что это отрицательное отношение потеряет со временем свою остроту и что оно вызвано частью предъявляемым нами требованием к чересчур радикальному сдвигу или даже отрешению от ряда отстоявшихся и, казалось бы, неприкосновенных представлений. Но вместе с тем необходимо более точное определение некоторых находящихся во всеобщем употреблении понятий, играющих существенную роль и в наших построениях. Мы имеем специально в виду

понятие «эквипотенциальности», введенное Дришем. Оно, несомненно, одно из основных понятий в биологии, но то содержание, которое вкладывается в него многими авторами, приводит часто к совершенно ошибочным выводам и нежелательным последствиям. Мы имеем в виду смешение понятия эквипотенциальности элементов с их идентичностью и считаем это грубым недоразумением. Слово «потенциальность» уже указывает само по себе на то, что «актуальные», т. е. относящиеся к «потенциальному» состоянию данного элемента свойства неопределены, так как их реализация в том или ином, всегда ограничительном направлении еще впереди. Но совершенно ясно, что неопределенные величины, элементы и т. д. не могут считаться равными (или неравными).

Из этого вытекает одно, что до тех пор, пока эквипотенциальные элементы еще не вступили на необратимый путь развития, связанный всегда с ограничением их потенций, их обратимые состояния могут быть совершенно различны.

Указание на неопределенность свойств сравниваемых систем не может однако считаться их удовлетворительной положительной характеристикой.

Мы видим ее в следующем определении:

Элементы (клетки) могут считаться эквипотенциальными, если возможна их замена друг другом без каких-либо последствий для той системы, в состав которой они входят.

При этом определении вполне возможно, что в момент замены они находились в различных жизненных условиях и поэтому и в различных обратимых состояниях, т. е. были, собственно говоря, вовсе не одинаковы.

Эти соображения относительно эквипотенциальности, которые соответствуют идеям Дриша, являются необходимой предпосылкой для концепции поля и противопоставляют ее всякой другой. Но они, повидимому, мало удовлетворяют привычный консерватизм научной мысли в области эмбриологии, невольно сбивающейся на представления, которые мы кратно и условно обозначим, как «мозаичные».

Если, например, в бластуле иглокожих одинаковые по виду клетки идут различными путями развития, т. е. определенная группа их инвагинирует и становится энтодермой, то для обычных представлений они существенно «другие», чем будущие эктодермальные клетки, т. е. отрицается эквипотенциальность тех и других. А так как вместе с тем опыты с меротомией с несомненностью обнаруживают их эквипотенциальность, то получается неразрешимое противоречие, которое, с нашей точки зрения, является мнимым. Действительно, на выбранном нами примере мы убеждаемся, что достаточно несколько отличного расположения ядер или несколько больших размеров в группе клеток бластулы, для ее едва заметного уплощения. Мы подчеркиваем, что речь идет именно о намеке, так как инвагинация является дальнейшим следствием едва заметного уплощения

контура шаровидной бластулы, а процесс инвагинации при св о
дальнейшем течении приводит в свою очередь к выступлению мезе
химы и т. д.

С этой точки зрения было бы поэтому грубейшей ошибкой и пря
мой нелепостью вкладывать в клетки будущей энтодермы специал
ные «потенции» к прохождению этого сложного цикла развития
В момент первого уплощения этой группы клеток они действительн
ничем не отличаются от своих соседних, будущих эктодермальны
клеток, кроме несколько иного расположения ядер, и это минимал
ное различие имеет и минимальные последствия — едва ощутимо
уплощение. Уплощение имеет в свою очередь сравнительно незна
чительные последствия — реальную инвагинацию и т. д. Вполн
естественно предположить, что то взаимодействие между полям
впячивающихся и остающихся на поверхности клеток, которо
приводит к впячиванию, вызывает одновременно и вестигиальны
процессы в обеих клеточных группах, приводящие к возникновени
уже необратимых различий. С этого момента утрачивается и экви
потенциальность.

Эти в высшей степени элементарные предпосылки и соображения
должны, как нам кажется, прояснить наш трудно приемлемый н
первый взгляд тезис, что поле является единственной инвариантой
организма, обусловливающей весь специфический ход его развития

В такой упрощенной, лапидарной форме это положение может
конечно, привести к крупным недоразумениям.

Было бы грубейшей ошибкой даже подумать о том, что, например
яйцеклетки двух близких или даже далеко отстоящих видов отли
чаются лишь характером анизотропии своих полей. Они, несомненно
различны в ряде самых основных свойств и параметров. Но необхо
димо уяснить себе, что все эти различия могут быть истолкованы, как
вестигии длинного процесса развития яйцеклетки (гамета) в составе
сомы предыдущего поколения и т. д. и такие же вестигиальны
процессы при развитии данной яйцеклетки приведут к специфиче
ским видовым свойствам гамет данного поколения. Но тем более
можно счесть, что поле останется во время развития единственной
инвариантой.

До тех пор, пока не дойдет до сознания, что простому по своей
идее клеточному полю приписываются и соответственно простые
свойства, наша концепция поля останется парадоксальной и не
приемлемой. Но, подобно тому, как из самого простого, нехитрого
контура — кружка, треугольника и т. п. можно путем комбинаций
создать бесконечное разнообразие самых сложных узоров, нако
пление вестигий, с одной стороны, и непрерывно меняющееся взаимо
действие простых по существу клеточных полей, с другой, могут
создать всю сложность и разнообразие результатов морфогенеза.

Развиваемые нами соображения открывают, как нам кажется
путь к устранению тех внутренних противоречий, которые неразрыв
но связаны со старыми и неизживаемыми понятиями «преформации
и «эпигенеза».

Не подлежит сомнению, что хотя строго и последовательно проведенный преформизм приводит к совершенно неприемлемым, т. е. не соответствующим эмпирическим данным последствиям, он по крайней мере не содержит в себе логических противоречий. Строго проведенный эпигенез, наоборот, лишен всякого смысла и мыслим лишь как некоторое ограничение крайностей преформизма. Но тем не менее сколько-нибудь удовлетворительный компромисс между обоими представлениями с классической точки зрения, повидимому, невозможен.

Во всяком случае современная генетика по существу строго преформистского характера и благодаря более точной, чем в предшествующие времена формулировке ее основных положений, с особенной выпуклостью выделяется основная черта их бесплодности.

Преформистский принцип (вкладываемый в коллектив генов) по существу не менее сложен, чем сам ход и результат онтогенетического развития.

Между тем сама идея преформации могла бы приобрести реальную ценность лишь в том случае, если бы удалось четкое выделение видовой константы, соединяющей в себе два свойства: основное влияние на весь специфический ход эмбрионального развития, а следовательно, и его конечного результата и вместе с тем п р о с т о т у, понимаемую, как о т с у т с т в и е э к с т е н с и в н о й с л о ж н о с т и.

Этому постулату удовлетворяет, как нам кажется, в известной степени наша концепция клеточного поля.

Данная нами, исчерпывающаяся несколькими предложениями и вместе с тем полная характеристика поля оказывается возможной благодаря тому; что приписываемое ему действие на субстрат развития очень «просто» (в указанном нами смысле). В его характеристику совершенно не входят какие-либо параметры, касающиеся хода развития и его результатов, в противоположность генам, характеризуемым именно в последнем смысле, т. е. ссылкой на достигаемые деятельностью гена результаты.

Последнее утверждение вытекает из основного положения теории поля — неизменности з а к о н а клеточного поля во всем ходе развития. Непрерывно э в о л ю ц и о н и р у е т л и ш ь а к т у а л ь н о е п о л е, к о т о р о е, о п р е д е л я я б е с к о н е ч н о м а л ы й б л и ж а й ш и й э т а п р а з в и т и я, я в л я е т с я в т о ж е в р е м я с а м о н е п р е р ы в н о й ф у н к ц и е й о т п р о й д е н н о г о с у б с т р а т о м е г о в о з д е й с т в и я п у т и.

В этой формулировке заключается здоровое ядро как идеи эпигенеза, так и преформации.

Действительно, утверждая, что любой этап пути развития (S_{n1}—S_n) является функцией от уже пройденного пути (S_n—S_o), мы стоим на точке зрения эпигенеза. Указывая на то, что актуальное, переменное поле, соответствующее (S_{n1}—S_n), зависит и от н е и з м е н н о г о з а к о н а п о л я, мы выдвигаем и характеризуем преформационный принцип развития.

Необходимы также некоторые разъяснения понятия «ц е л о г о» играющего значительную роль в современной биологии (так называемый «г о л и з м»).

Нам кажется, что совершенно правильный в своей основе постулат, что эмбриональное развитие контролируется «ц е л ы м», в значительной степени затемняется несколько расплывчатыми и порой не строго научными представлениями, часто связываемыми с этим понятием.

Что подразумевается, собственно говоря, под этим обозначением? Мы не припомним из литературы точной формулировки этого понятия, не отрицая, конечно, возможности ее существования, и поэтому попытаемся дать то определение, которое удовлетворяет нас и которым мы пользуемся. Мы охарактеризуем при этом не само «ц е л о е», как независимо существующее нечто. Нам представляется такое предприятие недостижимым и бесплодным. «Ц е л о е» — реальный фактор развития исключительно в силу того, что реальное, могущее сколько-нибудь удовлетворить нас о п и с а н и е м о р ф о г е н н ы х процессов возможно лишь в терминах или на языке ц е л о г о. Для научного анализа процессов морфогенеза эти рамки исчерпывающие и окончательные, и если утверждать или принимать, что «ц е л о е» существует как-то сверх этого, то, как нам кажется, можно впасть в ошибку, ясно о с о з н а н н у ю уже А р и с т о т е л е м *.

Наше определение «ц е л о г о» вполне конкретно хотя бы уже в силу того, что возможно конкретизировать и его отрицание. Оно совпадает с представлением о мозаичном ходе развития, другими словами, с утверждением, что процессы морфогенеза могут быть описаны и не прибегая к представлениям, заимствованным откуда-нибудь, кроме самих элементов. Безнадежность и логическая неправильность этого утверждения подчеркивалась нами уже неоднократно.

Весь ход нашего анализа морфогенеза исходит из того положения, что для описания свойств синтезированного поля ц е л о г о параметры клеточных полей являются, правда, необходимой, но совершенно недостаточной предпосылкой, и что они определяются по существу топографическим распределением элементов, которое может быть отнесено исключительно к конфигурации (осям) ц е л о г о.

«Целое» является, таким образом, в такой же мере решающим фактором развития, как и собственные клеточные поля. Однако основная, существенная разница между тем и другим ясна из всего предшествующего: «Целое» данного момента, т. е. мгновенной фазы развития, определяет ход дальнейшего развития до следующего, бесконечно близкого этапа, приводящего в свою очередь к новой конфигурации «целого», «Целое» на всем протяжении эмбрионального развития представляет, другими словами, н е п р е р ы в н о сменяющееся

* «Существование не является характеристикой чего бы то ни было».

переменное и единственной инвариантой развития остается специфическое в видовом отношении собственное клеточное поле.

Мы остановимся теперь на взаимоотношениях нашей первоначальной теперешней концепции «целого», а в связи с этим и понятия «поля».

Мы неоднократно подчеркивали в наших прежних работах чисто формальный характер нашего построения надклеточных полей*. Поле, в особенности в первоначальной его редакции «динамически преформированной морфы», было поэтому чисто геометрическим понятием, и мы преднамеренно воздерживались от его конкретизации, т. е. интерпретации на языке физики.

С этой точки зрения наша теперешняя концепция клеточных полей, охарактеризованных уже не только чисто геометрически, но и языком физики, может рассматриваться не как отказ от прежней, но как дальнейшее развитие первоначальной, преднамеренной концепции.

Вместе с тем совершился и капитальный сдвиг в наших представлениях: инвариантой было первоначально «поле целого», теперь же инвариантность перенесена на клеточные поля. После этого вполне понятно, что мы вынуждены отказаться от нашего прежнего умозаключения, что «объемлющее поле немыслимо, как синтез из объемлемых элементарных полей, так как само собой разумеется, что при каждом передвижении элемента (т. е. клетки) меняет место и его элементарное поле. Мы должны поэтому примириться с непостижимым представлением, что хотя определенный, допускающий трансплантацию зачаток является «носителем» собственного поля, любой из его элементов не является в свою очередь носителем частицы этого поля. Более глубокое понимание существующих здесь связей для нас пока недоступно» (стр. 305).

Причины сдвига ясны: он вытекает из сделанного нами допущения, что клеточные поля распространяются и за пределы самого клеточного тела и что поэтому синтез поля «целого», казавшийся прежде невозможным, представляется теперь логически необходимым.

Наиболее трудное испытание для теории поля в применении к морфогенезу представляет совокупность замечательных экспериментальных результатов последних двух десятилетий, связанных с учением об организаторах, созданным Шпеманом.

На ряду с тем, что большинство авторов вводит понятие поля именно в связи с проявлением организатора, ряд явлений предста-

* «Сохраняющаяся при всех превращениях субстрата инварианта обладает характером поля в нашем смысле слова и исключительно в этом заключается реальность поля» (Histologische Grundlagen der Biologie, S. 305). «Эпилог наших соображений, касающихся теории поля, следует рассматривать как предварительный экскурс в ту область, которая по выражению Шпемана содержит все то загадочное своеобразие, которое знакомо нам лишь в живых системах» (стр. 306). Как далеко и глубоко можно будет здесь проникнуть, нельзя предсказать».

вляет, несомненно, крупные затруднения при попытках после вательного проведения нашей концепции.

В то время, как поведение трансплантатов на ранних стади (согласно новому окружению) является наиболее яркой иллюстр цией решающего значения поля (в нашем смысле), развитие бол поздних «детерминированных» трансплантатов (согласно их пр исхождению) представляет, конечно, очень большие затруднени для понимания в свете теории поля.

Трансплантаты представляют собой довольно значительные кл точные комплексы. Понятно, что в их центральных участках и поле целого может значительно преобладать над воздействием д леко лежащих полей «хозяина» и поэтому развитие центральны участков трансплантата мыслимо без существенных изменений Однако его периферические части должны неминуемо подпасть по влияние нового окружения, претерпеть соответственные изменени и этим самым повлиять и на общий ход развития всего трансплан тата. Поэтому с точки зрения поля следовало бы ожидать, что стро гая «детерминация» трансплантатов вообще неосуществима.

По имеющимся в настоящее время в литературе данным трудн составить себе окончательное суждение о том, наблюдается ли в дей ствительности (хотя бы в намеках) некоторая «гибридность» веду щих себя согласно происхождению трансплантатов в их дальней шем развитии.

Не меньшие затруднения для концепции поля представляют на первый взгляд и все более накопляющиеся за последнее время дан ные, явно указывающие на чисто химический характер действи физиологических организаторов и на «организационное» воздействи некоторых чистых органических веществ (олеиновой кислоты нуклеиновой кислоты по Фишеру).

Если даже подтвердится, что в последних двух случаях осуще ствляется лишь индукция медуллярной пластинки, то это, конечно нисколько не умаляет важности и вместе трудности толкования этог факта с любой точки зрения. Это было осознано в полной мер Шпеманом, указывающим на трудность понимания того, ка ким образом структура может быть вызвана фактором, лишенным какой бы то ни было структуры в морфологическом смысле слова.

Однако именно в этом вопросе концепция поля включает прин цип, способный хотя бы в скромной мере приблизить к нашему пониманию феномен морфологической индукции чистыми химиче скими веществами. Мы уже неоднократно указывали, что каждому полю в каждый данный момент приписывается лишь чрезвычайно малый сдвиг в состоянии субстрата его воздействия. Но воздействие поля вместе с тем, если можно так выразиться, автокаталитично т. е. сдвиг субстрата в свою очередь влечет за собой и сдвиг актуаль ного поля, определяющего характер непосредственно следующего дальнейшего сдвига.

Другими словами, мы имеем дело с непрерывно меняющейся величиной.

Исходя из этого тезиса, мы можем, например, без особого затруднения вывести, что в случае, если химический «организатор» своим вмешательством в метаболизм повлек за собой некоторое увеличение объема в группе эпителиальных клеток и соответственные сдвиги их ядер, то это воздействие должно повлечь за собой превращение этого участка эктодермы в многослойную пластинку. Вместе с тем, при достаточно базальном расположении ядер, вслед за образованием многослойности должно последовать и впячивание пластинки.

В более общей форме концепция поля может упростить проблемы индукции организаторов благодаря тому, что из нее вытекает положение, которое чисто лапидарно может быть выражено следующим образом: «малые причины (т. е. воздействия) могут иметь чрезвычайно большие последствия». В разбираемом нами примере, вполне естественное воздействие органических кислот на метаболизм группы клеток, имеющее непосредственным последствием исключительно увеличение клеточных объемов, может повлечь за собой автокаталитически развивающийся и усложняющийся процесс морфогенеза.

ЧАСТЬ ВТОРАЯ

ОБРАТИМЫЕ ПРОЦЕССЫ И ПОЛЕ

1. ОСНОВНЫЕ ПРОЦЕССЫ МЕТАБОЛИЗМА

Строго обратимых процессов в живых системах не существует. Это с особенной яркостью проявляется на примере высшей нервной деятельности, оставляющей следы повторных актов; тем не менее различия между большинством процессов, протекающих во взрослых организмах и во время эмбрионального развития, настолько велики и резки, что разделение всех жизненных проявлений на необратимые и обратимые вполне обосновано. Этот тривиальный факт заслуживает однако особенного внимания в нашем анализе, так как он находит особенно резкое выражение в концепции поля.

Вся кривая индивидуального жизненного цикла, с крутым подъемом вначале и с асимптотическим приближением к горизонтали в средней своей части, является в концепции поля точным отображением прогрессивно убывающего по ходу эмбрионального развития и дальнейшего роста взаимодействия клеточных полей и результирующего поля целого. По мере развития, клетки все более замыкаются внутри себя, роль актуальных полей стушевывается, и все резче выступает значение собственного поля каждой клетки, точнее говоря, актуальные поля утрачивают свою изменчивость. Но так как согласно нашему основному положению, собственные поля всех клеток данного вида идентичны и вместе с тем инвариантны, то вполне понятно, что по мере ослабления влияния непрерывно сменяющихся актуальных полей, замирают постепенно и прогрессивные, необратимые процессы развития и уступают место стационарным процессам обратимого характера. Поле целого сохраняется в неумаленном значении лишь в центральной нервной системе, причем неудержимое соматическое прогрессивное развитие заменяется также непрерывной эволюцией проявлений.

Но если клетки рано или поздно замыкаются в самих себе в смысле своих полей, то тем резче выступают на первый план разнообразные воздействия на них гуморального характера и их подчинение нервным импульсам. Вопрос, исчерпываются ли последние химическими факторами (медиаторами), остается пока открытым, но во всяком случае очень значительная роль их несомненна. Таким

образом, в нашей концепции каждый элемент (клетка) организма находится под контролем собственного, инвариантного поля и гормональных воздействий, частью постоянного, частью переменного характера. К этому присоединяется и непрерывный приток извне пищевых тел. Если мы попытаемся набросать вполне объективную картину классических представлений о совокупности самых разнообразных стационарных процессов, то убедимся, что в них понятие регулирующего их, консервативного, или инвариантного фактора в некоторых случаях вообще отсутствует, в других отождествляется со «структурами» преимущественно микроскопического порядка величин.

Однако, быть может, за исключением случая мышечных волокон, такой постулат остается чисто формальным понятием, которое не пускается в ход при анализе того или иного жизненного проявления. Наоборот, в тех случаях, где за пределами микроскопически видимого работает чисто спекулятивная мысль, регулирующий процессы консервативный фактор является или пустым местом или отождествляется со структурами без определенных свойств, или, вернее говоря, ограничивается характеристикой, не выходящей за рамки чистой тавтологии.

Из всего этого следует, что концепция поля призвана заполнить, так сказать, пустое место, т. е. внести ясность в понимание общей картины координированных проявлений живых систем.

Поле является той специфической в видовом отношении инвариантой, благодаря которой сохраняется консервативный характер непрерывно текущих и сменяющих друг друга разнообразных процессов и жизненных проявлений. Это утверждение не является тавтологией, так как полю приписывается вполне определенная, ограниченная роль, и в самую формулировку его не входит определение достигаемого конечного результата.

Мы попытаемся поэтому дать следующую общую характеристику жизненных проявлений, вообще доступных объективному исследованию в свете концепции поля.

В основе наблюдаемых нами жизненных проявлений лежат передвижения, энергетические и химические изменения материальных частиц (молекул), в основном определяемые непосредственно или косвенно полем. Мы подчеркиваем последнее, так как непосредственное действие поля ограничивается, согласно нашему основному допущению, установлением и поддержанием неравновесных молекулярных констелляций, т. е. передвижением молекул. К этому мы присоединяем теперь второе независимое предположение, что пребывание молекул в составе неравновесных констелляций создает специфические условия для химических процессов, наблюдаемых исключительно в живых системах. Это предположение находит широкое экспериментальное подтверждение, в чем мы убедимся в дальнейшем.

Необходимо прежде всего указать, насколько различно применение концепции поля в прогрессивных процессах (морфогенезе) и в анализе обратимых жизненных проявлений.

Критерием применимости поля и его основных свойств служат при анализе морфогенеза исключительно чисто геометрические данные — специфические конфигурации зачатков. Вся аргументация основана, таким образом, на эмпирических подтверждениях плодотворности представления о поле.

В проблемах, связанных с анализом обратимых процессов, геометрическая формулировка поля совершенно отсутствует. Анализ сводится к доказательству наличия и выяснению свойств неравновесных молекулярных констелляций, существование которых выводится экспериментально из деградационного излучения. Наличие и действие поля следует из этого последнего факта как необходимость и вместе с тем как определение: действительно, существование и восстановление неравновесных констелляций возможно лишь при наличии фактора, стоящего вне самой констелляции. Этим соображением обосновывается необходимость инвариантного фактора. Отождествление такого фактора с полем является, конечно, произвольным определением, целесообразность которого должна быть еще оправдана.

Наша общая характеристика обратимых жизненных проявлений в свете концепции поля приобретает интерес и реальное значение лишь при ее сопоставлении с той формулировкой, которая возможна на основе классических представлений. Представление о поле здесь пришлось бы заменить представлением о структурах большей или меньшей степени устойчивости, которые противополагаются текучему, т. е. непрерывно сменяющемуся субстрату. При этом предполагается, хотя обычно и не высказывается с полной определенностью, что речь идет о микроскопических или аналогичных им субмикроскопических структурах.

Задача, стоящая перед нами, предъявляет ряд требований.

Жизненные проявления различных систем обнаруживают прежде всего видовую, системную и в некоторых случаях (как, например, в рецепторах высших органов чувств) индивидуальную специфичность. С другой стороны, в пределах одной клетки во многих системах проявляется строгая координация различных, не стоящих в непосредственной связи друг с другом, одновременно протекающих процессов. Вся специфика данной системы имеет также свою историю развития. Здесь мы ограничимся вопросом о химической специфике, с анализа которой и начнем. Онтогенетическое возникновение специфичности и ее проявлений в обратимых процессах сливается здесь в одну общую проблему, которую мы можем формулировать следующим образом.

Единственным фактором расхождения двух систем (например, зачатка печени и почки) предполагается различие эволюции их актуальных полей. Поэтому мы должны попытаться составить себе

представление о том, как две различные конфигурации поля при исходном равенстве субстратов их воздействия и совпадении вступающих в район действия поля пищевых веществ могут привести к специфическим различиям протекающих в них молекулярных процессов как авестигиального, так и вестигиального характера.

Попытка ответа на этот вопрос затрагивает важнейшие основы метаболизма и неразрешенную до сих пор проблему различия химических реакций в живых и в неорганизованных системах. Само собой разумеется, что речь идет о чистой гипотезе, и пока нет ясных перспектив для эмпирического ее подтверждения.

Характер ответа предрешен в некоторой степени развитыми нами в предшествующем изложении соображениями.

Входящие в состав неравновесных констелляций молекулы поставлены в особые во многих отношениях условия.

Во-первых, предполагаемая, лежащая в основе самого представления непосредственная близость молекул создает, как мы видели, из констелляций общие энергетические уровни. Квант энергии, поглощенный одной из молекул, передается со значительной степенью вероятности следующим молекулам констелляции (аналогично, но не идентично с процессами в кристаллических решетках), т. е. как бы циркулирует в ее пределах. Этим значительно повышается использование одного или даже нескольких квантов энергии в разнообразных, возможных между данными молекулами химических реакциях.

Во-вторых, лежащее в основе наших представлений разнообразие и специфичность актуальных полей, а следовательно, и конфигураций неравновесных констелляций, связаны с неисчерпаемым разнообразием (и вместе с тем специфичностью) топографических взаимоотношений соседних молекул и их распределения в пространстве. Эти факторы могут в свою очередь тормозить возможные сами по себе реакции, или, наоборот, благоприятствовать химическим процессам, менее вероятным с чисто химической точки зрения (в неорганизованных системах). Вместе с тем разнообразие топографических взаимоотношений одних и тех же молекул приведет к различиям их синтеза.

Другими словами, мимолетная упорядоченность и специфичность в распределении молекул обусловливает в нашем представлении положительную и отрицательную, а также видовую и системную специфичность реакций в живых системах, т. е., с одной стороны, равномерное течение многих реакций, фактически отсутствующих в однородных системах, с другой стороны, торможение реакций, спонтанно протекающих вне организованных систем.

На основе этого общего представления о возникновении химической специфичности и разнообразия, мы можем итти дальше в двух направлениях. Прежде всего в вопросе о возникновении вестигиальных процессов, приводящих к стойким химическим и микроморфологическим различиям отдельных систем. Мы исходим при этом из допущения, что характерные особенности равновесных мо-

лекулярных структур, возникающих из неравновесных констелляций, будут находиться в зависимости от свойств последних.

Гораздо сложнее вопрос, в какой степени наша схема может охватить все стороны или категории метаболизма живых систем. Необходимо прежде всего привести наши представления в связь с основным фактором метаболизма, который мы охарактеризовали как его «неудержимость». Понятие «устойчивое неравновесие», введенное Бауэром, применимо прежде всего именно к непрерывному метаболизму, т. е. к смене созидательных процессов и распаду в живых системах. Вся глубина и интенсивность этих процессов, которые, повидимому, не щадят ни одной составной части живых систем (конечно, кроме таких образований, как кератин, возможно, и скелетных образований беспозвоночных и т. д.), выясняются с достаточной полнотой из двух фактов — изменений в живых системах при голодании, уже давно изученных и тем не менее с теоретической стороны использованных лишь в очень слабой степени, и из результатов новейших исследований с меченым (тяжелым) азотом (N^{15}).

Начнем с рассмотрения последнего факта.

Шенгеймер (Schönheimer, 40) с сотрудниками синтезировал аминокислоты с тяжелым азотом и скармливал их крысам. Через очень короткие промежутки времени он выделял различные аминокислоты из различных тканей животного. При этом тяжелый азот был обнаружен в самых различных аминокислотах.

По данным этих опытов, как справедливо отмечает фан Слейк (46), можно заключить, что «авторы окончательно покончили с тем представлением, что тканевые белки, будучи раз отложены, остаются как неизменные структурные белки до тех пор, пока они случайно не будут разрушены при резких колебаниях метаболизма. Повидимому, каждая белковая молекула в живом организме сама живет в том смысле, что непрерывно меняет и обновляет свою структуру».

Если представить себе процесс внедрения тяжелого азота в аминогруппу какой-либо аминокислоты, то довольно вероятно при этом мимолетное появление свободных атомов или радикалов.

Представление о глубине распада белков мы получаем при наблюдении полного голодания у простейших (инфузорий) и у плоских червей.

Если противопоставлять, с классической точки зрения, специфические рабочие структуры (в своем роде «живую машину») подверженному их воздействию субстрату, то приходится констатировать, что эти организмы доживают до почти полного разрушения (самопереваривания) всех структур и в момент смерти представляют собой обычно заполненный крупными пузырями комок. Нелепость самого представления о полном самопереваривании бросается, конечно, в глаза, и поэтому тем большего внимания заслуживает факт почти полной сохранности ядра и его хроматина при смерти организма.

Аналогичные, хотя, быть может, несколько менее отчетливо выраженные явления далеко идущего распада всего клеточного тела наблюдаются и при совершенно иных условиях в специфических клетках рецепторов. Они выступают как при чрезмерно интенсивном или длительном воздействии специфических раздражений, так в некоторых случаях и при длительном полном устранении всякого функционального раздражения (например, многомесячного пребывания рыб в полной темноте; Огнев, 35).

Глубина и неудержимость нисходящего колена метаболизма может быть сведена с классической точки зрения лишь на деятельность внутриклеточных протеолитических ферментов, ведущих в живой системе как бы самостоятельное существование. Приходится представить себе, что при нормальном притоке пищевых веществ ферменты ограничиваются расщеплением неоформленных белков, но в чрезвычайных условиях, как, например, приведенные нами случаи, они не щадят и основные структуры.

Такое представление, по нашему мнению, не только опровергается приведенными нами фактами, но неудовлетворительно и по своей логической структуре.

Вопрос о возникновении и происхождении ферментов при этом даже не ставится, точно так же, как и вопрос об их собственном, конечно, неизбежном метаболизме, т. е. о самопереваривании, на этот раз уже в самом непосредственном, узком смысле слова.

Совершенно очевидно, что представление о внутриклеточных протеиназах должно быть в корне пересмотрено.

Значительным шагом в этом направлении являются, повидимому, представления Энгельгардта (5), считающего, что белки как таковые уже есть ферменты. Этим, как нам кажется, устраняется то особенное привилегированное положение ферментов внутри клетки, которое неминуемо приводит к логическим противоречиям*. Но вместе с тем существенно меняется и самое представление о внутриклеточных ферментах и их сопоставление или сравнение с их состоянием вне клетки, например, в искусственно приготовленных вытяжках.

Мы должны попытаться сформулировать новые представления с точки зрения наших основных положений о молекулярных констелляциях и молекулярной упорядоченности вообще.

Будем исходить из высказанной фан Слейком мысли, что «каждая белковая молекула в живой системе сама живет в том смысле, что она непрерывно изменяет и обновляет свою структу-

* Интересно в этой связи отметить, что уже свыше 40 лет тому назад Ферворн (Psychophysiologische Protistenstudien, 1889) представил очень убедительное эмпирическое доказательство этой мысли. Он наблюдал (и иллюстрировал) акт переваривания инфузории одной из многочисленных, непрерывно варьирующих по длине, нитевидных псевдоподией корненожки Liberkuhnia Wagneri. Прилипшая к окончанию такой псевдоподии инфузория была целиком, без остатка переварена тут же на месте, т. е. в совершенно случайном участке клеточного тела. Из этого вытекает, что протеиназа распределена совершенно диффузно.

ру». Это положение мы используем в ограничительном смысле и формулируем следующим образом.

Все клеточные структуры, за исключением заведомо скелетных образований, кератина и т. п., условно равновесны, т. е. наряду с более стойкими, действительно равновесными элементами содержат и неравновесные молекулярные констелляции. Мы могли убедиться в этом уже на примере клейдающих фибрилл и вернемся здесь к этому вопросу еще раз.

Сухожильные волокна в мышином хвосте на живом объекте обнаруживают вторичное излучение лишь в течение очень короткого времени и очень быстро утомляются. Отрезанная ткань сохраняет эту способность также лишь очень ограниченное время (приблизительно в течение первого часа). Из этого следует, что наряду с несомненно устойчивыми структурами даже такие по существу механические системы, как сухожилия, содержат и крайне лабильные слагаемые. Наличие деградационного излучения показывает, что речь идет не только о лабильных структурах, но и о неравновесных молекулярных констелляциях*.

Спектральный анализ вторичного излучения клейдающих волокон обнаруживает типичный «пептидный» спектр. Но так как из других данных нам известно, что спектр флуоресценции нативных белковых молекул состоит лишь из четырех линий, а полный «пептидный» спектр (из девяти полос) обнаруживается лишь при флуоресценции пептидов, то уже из этого одного обстоятельства можно заключить, что лабильные (неравновесные) констелляции не входят в состав длинных пептидных комплексов, обнаруживаемых рентгеновским анализом.

Эти данные, полученные на устойчивых тканях вроде клейдающих фибрилл, мы, конечно, в праве экстраполировать и на гораздо более нежные и активные внутриклеточные структуры.

Мы склонны поэтому отнести высказанное фан Слейком положение специально к молекулам, входящим в состав неравновесных молекулярных констелляций, значительно расширив при этом их распространение и значение для живых систем.

Однако при этом существенно меняется вопрос о внутриклеточных протеиназах, в также и о специальных синтезирующих внутриклеточных ферментах.

Сама мысль о них возникает с обычной точки зрения при обдумывании своеобразия химических процессов метаболизма, при этом своеобразия двоякого характера: усиленного расщепления высокомолекулярных соединений, с одной стороны, и синтеза белков из аминокислот и пептидов и высших углеводов из гексоз, с другой. Непрерывная перестройка и даже обновление молекул аминокислот,

* Рентгеновский анализ сухожильных волокон, предпринимаемый всегда на переживающих (или даже мертвых) сухожилиях, обнаруживает лишь устойчивый остов, как бы скелет волокна и не дает, как и следовало ожидать, никаких указаний на неравновесные констелляции.

о которых говорит ф а н С л е й к, и так далеко идущий распад всего клеточного тела при голодании и других указанных выше обстоятельствах, является с классической точки зрения особенно яркими проявлениями ферментативного расщепления.

Однако в концепции поля возможна и существенно иная интерпретация этих фактов.

Если правильна общераспространенная точка зрения, что ферменты являются по существу катализаторами, т. е. ускоряют теоретически возможные, но спонтанно бесконечно медленно протекающие реакции, то в некотором отношении заменой ферментов можно считать неравновесные констелляции, которые, как мы видели, с большой степенью вероятности могут обусловить благоприятствующие определенным реакциям условия. Это соображение относится специально к процессам синтеза.

Однако, с другой стороны, процессы внутриклеточного расщепления, приписываемые протеиназам, также получают хотя бы частично иное освещение в нашей концепции.

Сам факт деградационного излучения указывает на то, что очень значительная часть неравновесных констелляций распадается авестигиально, т. е. не приводя при этом к процессам синтеза пептидных цепей. Если исходить из вероятного предположения, что значительная часть поступающих в клетки пищевых тел — аминокислот, гексоз — немедленно включается в состав неравновесных молекулярных констелляций и также быстро (за исключением продуктов синтеза) выступает из них при непрерывном спонтанном распаде констелляций, то при определенном физиологическом режиме устанавливается некоторое равновесие между количеством молекул, входящих в состав констелляций и находящихся вне их. Это равновесие сказывается и на устойчивости гистологической картины при стационарном режиме.

Из этого вытекает однако следующее, чрезвычайно важное обстоятельство.

В клетке в каждый данный момент представлены в большом количестве низкомолекулярные тела (аминокислоты, гексозы), поступившие в систему в качестве пищевых тел. Частично они находятся в свободном состоянии (растворе до или после своего включения в неравновесные констелляции) и, должно быть, большей частью именно в составе последних. При этом нет необходимости в допущении, что они являются продуктами распада, т. е. ферментативной деятельности в пределах самой системы.

Но в случае прогрессирующего ослабления энергетических процессов в системе, вызванных теми или иными неблагоприятными условиями (к которым мы вернемся в дальнейшем), усиливается распад неравновесных констелляций и падает число вновь возникающих. Этим самым обусловливается нарастание количества свободных низкомолекулярных тел, создающее впечатление «ферментативного» распада. Если процесс деградации неравновесных констелляций заходит далеко, то он задевает косвенно и те цитологи-

ческие структуры, в которые входят как равновесные структуры так и неравновесные констелляции.

Резюмируя наши представления, мы можем остановиться, таким образом, на следующем. Классические представления о ступенях метаболизма белковых тел и углеводов предполагают антагонистическое, но вместе с тем при обычных условиях сбалансированное взаимодействие синтезирующих ферментов, создающих непрерывно высокомолекулярные тела (белки, гликоген) из аминокислот и гексоз, поступающих извне, и наряду с этим их расщепление соответственными протеиназами и ферментами, действующими на углеводы. При этом расщепляющие ферменты проявляют себя с особой энергией именно в случае дефицитного поступления пищевых тел в клетки (при голодании), доводя свою работу до крайних пределов.

Этим самым подчеркивается высокая степень автономности ферментов в клетках и их фактической независимости от состояния клеточного питания. Этот, необходимый с классической точки зрения вывод, вовлекает нас однако в логическое противоречие, так как ферменты сами являются продуктами синтезирующей жизнедеятельности клеток. Особенно резко выступает это противоречие, если встать на столь заманчивую во многих отношениях точку зрения, что сами белки играют в то же время и роль ферментов. Приходится при этом признать, что при голодании вместе с прогрессивно увеличивающимся распадом каких-то определенных белков, захватывающим постепенно всю систему, какие-то привилегированные белки сохраняются в полной мере и функционируют в качестве расщепляющих ферментов.

Развитые нами представления допускают существенно иную интерпретацию всего хода основного метаболизма. Процессы синтеза внутри клеток катализируются не специальными, автономными ферментами, а моментом пребывания низкомолекулярных тел в составе неравновесных констелляций.

Процессы распада в значительной мере стимулируются непрерывным выступлением низкомолекулярных соединений из неравновесных констелляций. Поэтому нет необходимости в искусственном и противоречивом представлении, что расщепляющие ферменты, оставаясь в полной сохранности, проявляют особенно усиленную деятельность именно в критические для живых систем моменты*.

Другими словами, мы ставим под вопрос непреложность основного положения классических представлений, а именно, представления о решающей внутриклеточной роли

* Для этой, несколько радикальной точки зрения возникают однако некоторые мнимые трудности в связи с поглощением и внутриклеточным перевариванием в амебоидных клетках. Однако и в приведенном нами выше описанном Ферворном случае переваривания инфузории филоподией и в других случаях уже внутриклеточного переваривания амебами, лейкоцитами и т. д. можно считать, что речь идет о выделении фермента на поверхность филоподии в первом случае и в пищеварительные вакуоли — в большинстве других случаев.

ферментов на основании возможности их выделения (искусственного извлечения) из живых систем, большей частью путем разрушения или по меньшей мере необратимого повреждения последних.

Неоднократно высказывавшееся предположение, что деятельность ферментов внутри живых систем в значительной мере усиливается благодаря тому, что они адсорбируются на внутренних структурных клеточных элементах, может быть перефразировано следующим образом.

Признание в составе неравновесных констелляций (которые можно сравнить с момилетно существующими структурными элементами) низкомолекулярных, способных вообще реагировать веществ заменяет необходимость представления о воздействии ферментов. Можно ли его распространить только на две до сих пор разобранные категории синтезирующих ферментов и их прямых антагонистов, или также и на катализаторы всех поставляющих энергию процессов, в частности и на дыхательные ферменты, остается пока сомнительным.

Пребывание способных реагировать молекул в составе неравновесных констелляций катализирует те энергетические процессы (например, дыхание), которые в свою очередь необходимы для поддержания самих неравновесных констелляций.

Если правильна наша точка зрения, то ухудшение жизненных условий живых систем ослабляет каталитическую деятельность неравновесных констелляций и, следовательно, новообразование тех белковых тел, которые, будучи извлечены из живых систем, приобретают свойства ферментов.

Вместе с тем в нашей картине намечаются и определенные границы процессов разрушения при голодании.

Если мы предполагаем, что при этом специальным протеиназам не уделяется какая-либо роль, а речь идет о далеко заходящей деградации неравновесных констелляций со всеми вытекающими последствиями, то процессы разрушения не должны были бы распространяться на равновесные, а тем более на устойчивые структуры. Однако анализ наблюдаемых картин процесса распада при голодании осложняется тем, что, как мы убедились на примере чрезвычайно устойчивых клейдающих фибрилл, и резко очерченные структурные элементы представляются сложными системами, комбинированными из равновесных и неравновесных элементов. В этом можно убедиться в некоторых случаях и чисто микроскопическим анализом.

Так, например, ахроматическая фигура при митозах дробления в яйцах морского ежа распадается при охлаждении на мелкие гранулы. Чрезвычайно резким изменениям формы подвергаются при этом и хромозомы, причем оба процесса в принципе обратимы. Мы можем говорить в этих случаях о макродеградации и допустить, что распад микроскопических структур при голодании или аналогичных процессах не заходит дальше этих пределов.

Развитые нами чисто умозрительные соображения имеют определенное эмпирическое обоснование.

На нескольких примерах удалось с полной убедительностью показать, что основные этапы метаболизма совершаются через посредство неравновесных молекулярных констелляций. Мы судим об этом по эволюции деградационных спекторов. При этом обнаружены следующие варианты: во-первых, влияние пищевого раздражения на характер секреции слизистой оболочки желудка; во-вторых, экскреторные процессы посторонних веществ (почка); в-третьих, процессы, ассимиляции глюкозы — образование гликогена в печени; в-четвертых, реакция печени на введенное токсическое вещество — кокаин.

Во всех этих случаях констатируется резкий и непрерывно эволюционирующий сдвиг спектрального состава деградационного излучения данного органа. При этом характер данного воздействия соответственно определяет и реакцию деградационного спектра. Так, например, деградационный спектр слизистой желудка мыши обнаруживает резкие различия в зависимости от того или иного состава введенной пищи. Эволюция деградационного спектра почки идет различными путями при введении трех различных тел — метиленовой сини, нейтральной красной и мочевины.

По времени наиболее полно изучена эволюция деградационного спектра печени при подкожном введении глюкозы. Результаты эти особенно ценны, так как получены на живом животном.

Деградационный спектр обнаженной печени кролика обнаруживает резкие изменения своего состава при повторных испытаниях с промежутками в пять минут при подкожном введении небольших количеств глюкозы или минимальных количеств кокаина. Приблизительно через 45 минут после инъекции глюкозы деградационное излучение исчезает и появлется снова часа через полтора в спектральном составе, соответствующем спектру до введения глюкозы. При одновременном введении глюкозы и кокаина эволюция спектра аддитивного характера, т. е. воспроизводит полосы, появляющиеся при отдельном введении того и другого вещества.

При всей осторожности в толковании этих результатов, вряд ли можно усумниться в том, что введенные в системы перечисленные нами частично физиологические (глюкоза, мочевина), частично посторонние вещества тем или иным образом влияют на неравновесные констелляции.

Относительно эволюции спектров слизистой оболочки желудка остается невыясненным, происходит ли здесь первичное действие химизма желудочной кашицы на специальные рецепторы и передача возбуждения от него на неравновесные констелляции, или имеет место непосредственное воздействие на последние. Чтобы составить себе более конкретное представление о связи неравновесных констелляций с метаболизмом, необходимо несколько ближе остановиться на механизме возникновения деградационного излучения того или иного спектрального состава.

В предыдущем изложении мы остановились на следующей основной схеме. Неравновесные молекулярные констелляции представляют собой общие энергетические уровни. Другими словами, квант энергии, освобождающейся при акте рекомбинации радикалов, поглощенный одной из входящих в состав констелляций молекул, может некоторое время циркулировать в констелляции и быть использован тем или иным образом любой другой входящей в состав констелляции молекулой.

При разрушении (деградации) констелляции известное количество молекул будет, таким образом, застигнуто в возбужденном состоянии, и их переход к нормальному энергетическому уровню будет сопровождаться эмиссией фотона.

Спектральный состав деградационного спектра будет при этом зависеть от следующих обстоятельств: во-первых, конечно, от строения излучающей молекулы; во-вторых, от состояния энергетических уровней данной молекулы в момент ее освобождения из неравновесной констелляции. В принципе следует ожидать, что входящие в состав неравновесных констелляций молекулы, благодаря своему взаимодействию, деформированы.

Последнее обстоятельство может обусловить при некоторых условиях метастабильное состояние таких молекул и этим значительно оттянуть момент высвечивания *.

На основании всех этих соображений изменения деградационных спектров в рассматриваемых нами случаях можно истолковать следующим образом: входящие в состав неравновесных констелляций молекулы претерпевают изменения или в своем химическом составе, или в степени своей деформации. Последняя возможна или в силу изменения химической природы молекул, или благодаря иным, не поддающимся точному определению воздействиям со стороны вступивших в состав клетки новых веществ. Едва ли может быть сомнение в том, что мы должны отдать предпочтение первой альтернативе, т. е. представить себе, что поступающие в живую систему химические тела или вступают непосредственно в состав неравновесных констелляций, или образуют связи того или иного порядка с молекулами неравновесных констелляций. Возможно, что в некоторых случаях речь идет об истинных связях, в других о молекулярных характера ван-дер-Ваальсовых и т. п.

Если посторонние молекулы, присоединяющиеся к основным молекулам неравновесных констелляций, образуют боковые цепи, то этот процесс отразится двояким образом на составе деградационных спектров: может измениться конфигурация констелляций и вследствие этого и характер деформации входящих в их состав молекул, но возможно также и решающее влияние на спектр измененного строения молекулы (присоединение к ней боковой группы). Однако ближайший анализ эволюции спектрального состава заставляет нас склониться к первой альтернативе.

* Мы могли бы говорить в этих случаях не о флуоресценции, как обычно рассматривается митогенетическое излучение, но о фосфоресценции.

Действительно, в большинстве наших наблюдений состав дегр дационных спектров прогрессивно эволюционирует, в то время к вызывающие эволюцию процессы развиваются лишь в чисто к личественном отношении. Речь идет о прогрессивном накоплен красок или мочевины, выделяющихся в результате в химичес неизмененном виде, или о синтезе гликогена, накапливающего в нарастающем количестве. Прогрессирование этих процессов н копления можно себе представить, повидимому, или в виде увел чения числа неравновесных констелляций, присоединивших к се посторонние молекулы, или как их прогрессирующее отягощени все нарастающим числом этих боковых групп.

Первая возможность однако отпадает в силу следующих с ображений. Если эволюция процесса исчерпывается нарастание количества молекул с новыми химическими связями, то эволюци спектрального состава деградационного излучения мыслима лиш в одном направлении: какой-то начальный сдвиг должен был б наметиться в известной фазе накопления и нарастать постепенн в своей яркости. Но нельзя себе представить оснований для ег непрерывного к а ч е с т в е н н о г о изменения, которое наблю дается в действительности.

Наоборот, если представить себе основные молекулы неравно весных констелляций в виде достаточно длинных (пептидных) це пей, то вполне возможно присоединение к одной молекуле в какой-нибудь рыхлой связи многих молекул постороннего вещества, при этом в прогрессивно нарастающем количестве. Легко себе предста вить, что это нарастающее отягощение молекул неравновесных констелляций повлечет за собой и прогрессирующие изменения состояния их возбуждения и как следствие этого эволюцию качест венного состава деградационных спектров.

Путем исключения различных возможностей мы приходим в результате к довольно однозначным представлениям об участии неравновесных констелляций в интересующих нас процессах.

Поведение почки и печени (за исключением неоднозначных са мих по себе данных эволюции деградационных спектров слизистой оболочки желудка) при введении столь различных веществ, как витальные краски, мочевина, глюкоза и кокаин, показывает при меры самых различных фаз и разновидностей метаболизма.

Тем не менее можно с большой степенью достоверности утверждать, что все эти вещества так или иначе кумулируются на неравновесных констелляциях и не будет большой натяжкой допущение, что их мимолетная, хотя бы косвенная принадлежность к неравновесным констелляциям приводит к укрупнению до микроскопических размеров гранул (в случаях чистой экскреции—витальные краски, быть может, мочевина), полимеризации или поликонденсации (глюкоза—гликоген) или токсическому действию (кокаин).

Следует отметить, как особенно веский аргумент в пользу представления об «отягощении» неравновесных констелляций при накоплении введенных веществ, следующий наблюдаемый во всех

разобранных случаях замечательный факт: на высоте процесса накопления деградационное излучение совершенно исчезает и возрождается вновь приблизительно к тому времени, когда можно предположить, что вызванные введением посторонних веществ процессы близки к завершению*.

Правда, самый факт отсутствия деградационного излучения сам по себе может получить различное толкование. Возможно, что отягощенные своими боковыми связями молекулы пептидов вообще утрачивают способность к формированию неравновесных констелляций. В равной степени возможно и другое предположение: отягощенные боковыми группами молекулы, входившие в состав неравновесных констелляций, утрачивают в силу тех или иных причин способность отдавать свою энергию возбуждения в виде фотонов.

Однако такая неопределенность толкования не умаляет значения самого факта, указывающего на тесную связь процессов восходящей ветви метаболизма с неравновесными констелляциями.

Но вместе с тем следует признать, что процессы нисходящей ветви всего цикла метаболизма — выделение из клеток продуктов обмена — в настоящее время еще не находят себе места в нашей основной схеме.

2. РЕАКТИВНЫЕ ПРОЦЕССЫ В ДЕТЕРМИНИРОВАННЫХ СИСТЕМАХ

Специфические реакции рецепторов на адэкватные для них раздражения отличаются совершенно ничтожной в энергетическом отношении пороговой величиной. Олигодинамический характер реакций всех живых систем на самые разнообразные химические (токсические) воздействия может быть поставлен в параллель со специфическими реакциями специальных рецепторов.

Хотя этому и трудно привести непосредственно экспериментальные доказательства, но можно считать очень вероятным, что на непрерывный, квазиспонтанный метаболизм клеток рецепторов затрачивается больше энергии за промежуток времени, достаточный для специфического для них раздражения, чем прилагается в форме самого раздражения.

Это положение иллюстрируется, например, следующим фактом. Согласно данным Р а н а (Rahn, 38), дрожжевая клетка расщепляет в течение одной секунды в среднем 5.10^7 молекул глюкозы. В то же время данные митогенетического анализа указывают на то, что о д и н фотон ультрафиолета, энергия которого достаточна для расщепления одной молекулы глюкозы, вызывает в дрожжевой культуре реактивный процесс несомненно цепного характера, приводящий в результате к делению клетки.

---

* При подкожном введении мыши больших доз мочевины деградационное излучение почек отсутствует примерно в течение 70—120 минут и появляется снова в прежней интенсивности через 150 минут.

Пороговое световое ощущение получается при поглощении колбочками центральной ямки нескольких десятков фотонов (Вавилов), по новейшим данным Гехта (Hecht, 28), даже нескольких фотонов. Таким образом, на долю одной колбочки приходится не больше одного фотона порядка 10^{-12} эрг. Пороговая энергия для кортиева органа также порядка 10^{-12} эрг. или даже ниже. Пороговые величины для кожных органов чувств несколько выше. Вполне естественно сделать попытку объединения под один общий принцип всех видов реактивности живых систем, исходя из чрезвычайно низких порогов, эквивалентных в энергетическом отношении одному «элементарному» акту, будь это поглощение клеткой одного фотона или химическая реакция между одной парой атомов (молекул). Вполне логично рассматривать при этом обычные надпороговые раздражения как сумму пороговых, которые являются при этом как бы «единицами» раздражения. Такими первичными единицами могут быть фотоны, квант химической энергии и т. п.

При этом важно отметить, что хотя количество энергии, выраженное в эргах, во всех случаях одного порядка, способы ее подачи резко различны; особенно это касается зрительного и акустического раздражения, где наибольшая концентрация энергии в случае воздействия фотона и наиболее диффузная ее форма — при механическом сотрясении величин приблизительно одного порядка.

Несомненно однако, что и в том и в другом случае первичный акт является стартом цепного процесса и лишь этим можно объяснить ничтожное количество энергии, достаточное для порогового возбуждения.

Возникает следующий вопрос. Какие элементы в клетках рецепторов являются отправными точками старта цепных процессов, возникающих при приложении к ним энергии раздражения?

Ответ на этот вопрос должен быть применим ко всем возможным видам раздражений при условии, что старт выльется в высокоэнергетический элементарный акт.

При возбуждении фотонами это очевидно без дальнейшего, так как сами фотоны видимого света соответствуют довольно высокой калорийности (около 50 *ккал./моль*).

При раздражителе чисто химического характера приходится допустить возникновение реакции достаточной теплотности, что также не представляет особого затруднения. Но совершенно иному обстоит дело при механических воздействиях. Представить себе возникновение энергетического процесса соответственной теплотности при приложении механической энергии порядка 10^{-12} эрг. возможно лишь при определенных допущениях.

Мы остановимся на гипотезе, обоснованной нашими прежними экспериментальными данными — возникновением деградационного излучения при применении к различным системам механического воздействия, будь то центрифугирование или наложение переменного тока ничтожных интенсивностей.

Это явление получает следующее истолкование: неравновесные констелляции разрушаются механически под напором крупных частиц (вплоть до микроскопических гранул), увлекаемых благодаря своему удельному весу или своим зарядам.

И так как в составе неравновесных констелляций всегда имеются возбужденные молекулы, то в момент разрушения констелляций их возвращение к нормальному энергетическому уровню сопровождается выделением значительного запаса энергии. Совершается ли этот акт в виде высвечивания или иным способом, не имеет существенного значения.

Если мы представим себе, что непосредственным рецептором приложенной механической энергии являются неравновесные молекулярные констелляции, и допустим, что при пороговом раздражении разрушается хотя бы одна из них (или точнее, нарушается неравновесный комплекс в каком-нибудь одном участке), то при этом может освободиться квант энергии, эквивалентный, например, фотону видимого света. Он может явиться стартом цепного процесса подобно энергии, выделяемой при экзотермической химической реакции.

Наша гипотеза имеет некоторые общие черты с высказанными уже неоднократно представлениями, что сотрясения слуховых клеток кортиева органа вызывают в них химические процессы «взрывчатого» характера. Такие представления лишены, конечно, всякой эмпирической базы и вводятся ad hoc, чем еще более умаляется их правдоподобие. Но они представляют некоторый интерес в том отношении, что выражают необходимость предположения какого-то инициального высокоэнергетического акта в качестве старта дальнейших процессов. Представление, что специфическим аппаратом рецепторов являются неравновесные молекулярные констелляции, должно быть, конечно, применимо и к рецепторам химической энергии, например, медиаторов, и к так называемым олигодинамическим воздействиям ряда химических веществ.

Штаудингер высказал интересную мысль, что действие минимальных количеств некоторых химических веществ можно объяснить тем фактом, что одна молекула, присоединяясь к концу нарастающей цепи высокомолекулярного вещества, может этим самым оборвать дальнейший ход полимеризации (поликонденсации).

Это представление быть может применимо в измененном виде и к нашей концепции. В настоящее время мы располагаем недостаточными данными в этом направлении, которые однако принципиально подтверждают это предположение. При введении подкожно минимальных доз кокаина в печень кролика почти немедленно обнаруживается сдвиг деградационного спектра, из чего можно во всяком случае заключить, что молекулы кокаина первично присоединяются к молекулам, входящим в состав неравновесных констелляций. При этом, по грубому расчету, на печеночную клетку приходится по нескольку молекул кокаина.

Первичный акт рецепции раздражений дает старт цепным процессам, распространяющимся по нервным волокнам до высших центров и обладающим в каждом рецепторе значительным (в волокнах зрительного нерва неограниченным) многообразием.

Качественное разнообразие цепных процессов в одном и том же субстрате представляет, несомненно, трудную для толкования проблему. Но самый факт не подлежит сомнению не только с точки зрения общих соображений (особенно убедительных при анализе процессов в сетчатке и зрительном нерве), но и на основании довольно разнообразных экспериментальных данных.

На зрительном нерве лягушки обнаружено значительное разнообразие спектров митогенетического излучения в зависимости от качественных различий содержания зрительного поля. Различие спектров обнаружено также на кожных нервах лягушки при различных раздражениях кожи (понимая под этим различные цвета монохроматического поля и различные рисунки).

Пределы разнообразия цепных процессов, протекающих по одним и тем же волокнам, остаются спорными для большинства рецепторов, за исключением сетчатки, где по крайней мере для цветовых ощущений чисто феноменологически констатируется непрерывность качественных вариаций ощущений (сплошной спектр белого цвета*), как однозначная функция от величины фотона. Аппарат распространения возбуждения способен, таким образом, проводить какой-то эквивалент кванта энергии, поглощенного рецептором при световом раздражении. Так как вариации величины кванта отражаются, как мы видели, на спектральном составе излучения, то можно с определенностью сказать, что цепной процесс во всяком случае включает передачу электронного возбуждения до определенного энергетического уровня от одной молекулы на соседнюю.

Этот процесс передачи совершается, повидимому, «вспышками», т. е. периодами, порядка сотен в секунду.**

---

* Принцип непрерывности многообразия содержится, правда, в несколько ограниченном и замаскированном виде и в классических теориях цветного ощущения, особенно Юнга-Гельмгольца, где различаются три качественно различных вида элементов, но каждому из них приписывается максимум чувствительности для одного из основных цветов и непрерывно убывающая до известного минимума — для всей гаммы остальных цветов.

** Это положение выводится косвенно из следующих данных.

а) Чрезвычайно низкий порог для эффекта излучения зрительного нерва лягушки (порядка нескольких секунд), что, принимая во внимание ничтожную излучающую поверхность, должно было бы уделить интенсивности излучения, при допущении его непрерывности, совершенно исключительное среди других биологических источников место.

б) Фракционирование излучения зрительного нерва при обычных ритмах порядка 200—300 в сек. почти нацело подавляет излучение зрительного нерва, но ритм в 2400 сек. оказывается очень эффективным. Легко вывести из этого правдоподобное допущение, что при применении сравнительно медленных ритмов фракционирования происходит интерференция с собственными ритмами. При применении уже очень высоких ритмов имеет место более или менее правильное фракционирование собственных ритмических вспышек.

При этом поток фотонов, поглощаемых каждым элементом сетчатки при достаточно ярком освещении, настолько велик, что раздражение можно считать приближенно непрерывным, и следовательно, ритм вспышек излучения автономным, т. е. имманентным самому аппарату проведения.

Аппарат, распадающийся и восстанавливающийся в непрерывном частом ритме, мы не можем представить иначе, как в виде неравновесных молекулярных констелляций, и следовательно, ритм как их непрерывное воссоздание.

Мы вынуждены, таким образом, приписать нервным волокнам собственные поля, поддерживающие и восстанавливающие их неравновесные констелляции. Если сохранить и здесь наши основные положения, то источниками поля мы можем признать лишь ш в а н новские ядра.

Хотя это допущение представляется на первый взгляд искусственным и мало мотивированным, однако известно, что ряд экспериментальных данных давно заставил рассматривать каждый сегмент Ранвье как некую физиологическую единицу, и поэтому вполне естественно приписать в ее пределах ядру то же значение, как и в любой клетке.

Если встать на ту точку зрения, что поле каждого сегмента Ранвье создается и поддерживается полем шванновского ядра, то при постоянстве топографических взаимоотношений ядер в соседних волокнах, поле каждого сегмента, а следовательно и нервного волокна, также постоянно, и следовательно, конфигурации неравновесных молекулярных констелляций, при отсутствии всяких внешних импульсов и раздражений, неизменны.

На эти констелляции как бы накладывается цепной процесс, берущий начало в клетках рецепторов, по нашему представлению, путем нарушения или видоизменения его неравновесных констелляций.

Если этот процесс в пределах поля рецептора был охарактеризован определенными пространственными или химическими параметрами, то вдали от него, попадая в сферу действия поля нервного волокна, он претерпевает изменения своих параметров. Точно так же следует ожидать изменений параметров цепного процесса при его вступлении в область центральной нервной системы. Перед нами возникает теперь вопрос: вносят ли развитые здесь положения новые моменты для понимания процессов восприятия?

Если ограничиться для ответа анализом зрительного акта, необходимо иметь в виду следующее. Цветное ощущение определяется величиной фотона, т. е. квантом энергии. Поэтому от проводящего аппарата требуется лишь один параметр разнообразия — способность передачи энергии электронного возбуждения без снижения уровня от одной молекулы на соседнюю в пределах очень значительного диапазона. Разнообразие спектров в зависимости от восприятия того или иного монохроматического цвета может быть истолковано как переход к нормальному различных в каждом

данном случае энергетических уровней возбуждения. Это укладывающееся в один ряд многообразие не дает оснований для каких-либо заключений о конфигурации или вообще о пространственных параметрах проводящего молекулярного аппарата.

Но совершенно иную проблему представляет процесс проведения, если мы примем во внимание, что на долю одной ганглионарной клетки, т. е. одного волокна зрительного нерва, в прилегающих к центральной ямке областях сетчатки приходится район по крайней мере в тысячу палочек и соответственно участок зрительного поля, равный на расстоянии 1 *м* приблизительно 10 *мм*^{2} и могущий быть заполненным самым различным содержанием.

Из этих простых расчетов вытекают чрезвычайно важные последствия. По одному волокну зрительного нерва протекает цепной процесс, совершенно не поддающийся чисто энергетической характеристике, но однозначно связанный с геометрическим содержанием зрительного поля, не определяемым ни количеством, ни величиной приходящихся на данный ареал сетчатки фотонов.

Действительно, легко создать два поля зрения, совершенно идентичных с энергетической точки зрения, но различных в геометрическом отношении. Так, например, были испытаны сплошные белые, одинаковой яркости поля зрения, с нанесенным на них черным рисунком одинаковой площади, но различной конфигурации. Если различия конфигурации воспринимаются, то цепные процессы в зрительном нерве должны быть соответственно различны. Митогенетическим анализом такие различия действительно были установлены* (А. А. Гурвич, 24).

Два различных рисунка (например, черные контуры на белом фоне), проецируемые на один и тот же участок сетчатки, равнозначны различному топографическому распределению состояний возбуждения отдельных палочек. Так как при этом предполагается, что возбуждение значительного числа их вливается в конце концов через посредство нескольких биполяров как бы в одну общую ганглионарную клетку, то относительно состояния возбуждения последней можно сказать, что при двух различных в упомянутом смысле полях зрения клетка получает одинаковое число сигналов «белого» и «черного», но в различном топографическом распределении. Другими словами, возбуждение ганглионарной клетки характеризуется и чисто пространственными параметрами. Этот вывод приходится конечно распространить и на цепной процесс, берущий в ней начало и распространяющийся по зрительному нерву до зрительных центров, или, иными словами, пространственные параметры характеризуют субстрат цепного процесса (неравновесные констелляции) и закономерность конфигураций, меняющихся при различных возбуждениях.

* Речь идет не о различии спектрального состава (который в данных опытах не был исследован), но о характерных чередованиях максимумов и минимумов излучения (так называемых периодов) по длине нерва.

Специфичность конфигурации, или, другими словами, полей, проявляется в этих процессах с особенной яркостью. Возбуждение каждой палочки обладает, повидимому, двумя степенями разнообразия, или вариациями величины и количества поглощаемых фотонов, которые определяют соответственные изменения конфигурации («деформации») неравновесных констелляций, контролируемых собственным полем палочки. При этом возможны два различных случая.

В том и другом случае N палочек поглощают «белые» M — «цветные» фотоны, но в различном топографическом распределении. Процессы деформации констелляций в каждой из палочек являются стартом цепных процессов, выходящих за пределы клетки и где-то * по пути к волокну зрительного нерва интерферирующих друг с другом и дающих в результате какую-то равнодействующую «конфигурацию возбуждения», распространяющуюся на волокно зрительного нерва. Здесь этот цепной процесс интерферирует с конфигурацией констелляций, определяемых собственным полем волокна, т. е. претерпевает изменение своих геометрических параметров. То же в еще большей степени происходит при переходе цепного процесса в сферу действия мозгового поля.

Довольно трудно сформулировать существенные различия нашей концепции зрительного возбуждения по сравнению с обычной трактовкой этой проблемы, так как до сих пор, повидимому, вообще не ставился вопрос, какие процессы хотя бы в волокнах зрительного нерва можно поставить в однозначную связь с чисто геометрическими параметрами зрительных восприятий.

Наша же формулировка для чисто геометрических параметров зрительного поля вводит геометрические же параметры субстрата возбуждения, что существенно отличается от четко еще не сформулированных, но, повидимому, подразумеваемых представлений чисто химического характера.

Все эти соображения применимы в общих чертах и к рецепторным процессам в эффекторных органах — мышцах и железах.

Однако задача осложняется тем, что вместо точно определимых и элементарных по своей природе факторов раздражения рецепторов старт процессов в эффекторных органах вызывается нервными импульсами, природа которых сама по себе представляет одну из труднейших проблем.

Поэтому мы ограничимся положениями, которые непосредственно относятся к нашей концепции неравновесных констелляций и опираются на ряд экспериментальных данных.

Исследованиями А. А. Гурвич (26) доказано, что мышцы являются далеко не пассивными акцепторами и эффекторами нерв-

* Мы преднамеренно выражаемся так неопределенно, так как из чисто гистологических соображений (Ср. след. главу) возникают серьезные сомнения относительно действительной возможности предложенной Рамоном схемы исключительного проведения возбуждения от палочек к ганглионарной клетке через биполяры.

ных импульсов. Наоборот, центростремительные импульсы распространяются от мышц не только по проприоцептивным, но и по двигательным волокнам, и состояние возбуждения нервного волокна является продуктом синтеза волн возбуждения, идущих от центра и от периферии. Представление об этих состояниях дают митогенетические спектры нервных волокон, состав которых, как выяснилось, определяется иннервируемой ими мышцей.

Действительно, после того, как были установлены значительные качественные различия эмиссионных спектров n. tibialis и n. peroneus лягушки, первый из них перерезывался у входа в икроножную мышцу и в нее имплантировался n. peroneus. После заживления нерва спектр его излучения оказался идентичным со спектром n. tibialis.

Эти замечательные процессы перестройки носителей процессов возбуждения — неравновесных констелляций — поднимают естественно вопрос о связи между нервным и мышечным волокнами.

Совершенно очевидно, что гистологические картины, полученные даже самыми утонченными методами исследования, обрываются, так сказать, на самом интересном месте. Истинный «стык» между последним звеном того, что еще можно назвать цепью нервных элементов и началом мышечного аппарата, можно себе представить лишь в величинах молекулярного порядка.

Развитые нами представления дают некоторый подход к этой проблеме, так как было обнаружено деградационное излучение мышцы, а следовательно, и наличие в мышечном волокне неравновесных констелляций.

Можно поэтому предположить, что переход неравновесных констелляций, причисляемых к внутримышечному нервному аппарату, в констелляции, обозначаемые как мышечные, совершается непрерывно, т. е. без возможности какого-либо ощутимого отграничения тех и других.*

Составить сколько-нибудь обоснованное представление о связи неравновесных мышечных констелляций с собственно сократительным аппаратом, построенным, повидимому, из длинных цепей молекул миозина, в настоящее время вряд ли возможно. Столь же мало можно сказать и о взаимоотношениях между медиаторами и неравновесными констелляциями.

Характер взаимоотношений нервных волокон и нервного возбуждения с эффекторными органами железистого характера мы оставим без рассмотрения.

3. ПОЛЕ МОЗГА И ВЫСШАЯ НЕРВНАЯ ДЕЯТЕЛЬНОСТЬ

Понятие поля мозга введено нами свыше двенадцати лет тому назад и уже тогда мы придали ему своеобразное представление — мозгового континуума. В дальнейшем оно получило развитие на

* Детальный, до сих пор еще не проведенный спектральный анализ деградационного излучения обеих категорий мог бы внести некоторую ясность в этот вопрос.

основе обширных исследований А. А. Гурвич* над митогенетическими феноменами при возбуждении мозговой и мозжечковой коры.

Это представление является однако лишь элементарной основой для дальнейшего развития принципа в новой концепции поля.

В первоначальной концепции континуум центральной нервной системы исчерпывался следующим положением.

В мозговой коре существует трехмерная молекулярная констелляция, в которую не только как бы погружены гистологические элементы центральной нервной системы, но и «пропитаны» ею. Своеобразие гистологических элементов, отдельные центры или узловые точки континуума, или градиенты поля не играют в этой концепции заметной роли.

На самодовлеющее непрерывное состояние континуума как бы накладываются состояния возбуждения, вызываемые афферентными импульсами, но окончательный результат, т. е. как психические, волевые акты, так и рефлекторные акты по своему содержанию в значительной степени обусловливаются состоянием самого континуума.

Понятие континуума, введенное для мозговой коры, по своему существу не допускало экстраполирования на другие системы и такие попытки нами не предпринимались.

Введение понятия клеточного поля, как универсального биологического принципа, ставит вопрос о континууме на совершенно новые основания в двояком смысле.

Во-первых, континуум ставится в непосредственную связь и зависимость от клеточных полей нервных клеток, вообще не фигурировавших в его первоначальной концепции.

Во-вторых, общность основного принципа сближает процессы в центральной нервной системе с любыми биологическими процессами и этим самым позволяет рассматривать мозговой континуум как специальный случай более общего порядка явлений в тесной аналогии с процессами эмбриогенеза.

Исходным пунктом нашей теперешней конструкции будет попытка воссоздания мозгового континуума как результата синтеза из клеточных полей. Если континуум представляет синтезированное общее поле, то его аналогия с эмбриональным полем чрезвычайно велика и может рассматриваться как общность по существу. Эта мысль проводилась нами уже много лет назад при анализе зрительного акта.

Своеобразие мозгового поля целого определяется самим распределением нервных элементов, не имеющим аналогий в других системах.

Если остановиться на сером веществе мозговой и мозжечковой коры, то закономерное пространственное распределение и ориен-

* Неопубликованные данные.

тировка нервных клеток сближает их до некоторой степени с эпителиальными комплексами, но в то же время значительные свободные промежутки между клетками создают и существенные различия между обеими системами.

Если исходить из основного положения, что поле связано с ядром, то создается полная аналогия между клеточными телами эпителиальных клеток и межклеточным пространством мозговой ткани.

В одной из предыдущих глав мы уже встали на точку зрения, что не существует определенных границ между телом нервной клетки и окружающей ее средой. Это соображение, основанное отчасти на эмбриологических, отчасти на гистологических данных, становится особенно актуальным при попытке формулировать законы общего мозгового поля.

Нервные клетки являются здесь лишь максимумами, как бы вкрапленными в непрерывное общее мозговое поле.

Синтезированное актуальное поле мозговой коры будет обладать при этом некоторым межклеточным градиентом. В непосредственной близости к ядру каждой клетки преобладает собственное ее поле, в промежутках между клетками актуальное поле будет как бы обезличено по отношению к каждой клетке.

Понятие континуума приобретает, таким образом, совершенно новую окраску. Теперь оно определяется тем, что динамический принцип — клеточное поле, выходящее за пределы клетки в межклеточное пространство, — создает непрерывную связь между клетками и результирующее общее поле является одним непрерывным и неразрывным целым с вкрапленными в него точками «сгущения» или максимумов, а именно внутриклеточными районами клеточных полей.

Всякие мозаичные представления о степени обособленности отдельных нейронов отпадают, если не в большей, то по крайней мере в той же степени, как и при первоначальном представлении о континууме.

Общее (актуальное) поле мозговых центров обладает чрезвычайно сложной и в принципе совершенно постоянной архитектурой, конечно, лишь в так называемом «взрослом» организме, т. е. при достижении окончательной величины и пространственного распределения нервных клеток.

Оно представляет, таким образом, как бы константу или инвариянту организма, определяющую общий характер его реакций, и, если иметь в виду проявления высшей нервной деятельности, и «характер» индивидуума в общепринятом психологическом смысле слова.

Так как кора полушарий и мозжечка представляет почти замкнутые в себе пласты чрезвычайно сложной формы, то практически

невозможно установить какие-либо оси или плоскости отсчета, по которым можно было бы высказать хотя бы предположение о градиентах общего поля, подобно тому, как это удается в некоторых, сравнительно простых случаях эмбриогенеза.

Вместе с тем, при громадном количестве и густом расположении нервных клеток можно считать, что координаты клеток, находящихся не на слишком дальних расстояниях друг от друга, вносят лишь ничтожные различия в их актуальные поля. Поэтому и все процессы, протекающие в неравновесных констелляциях (в предположении, что отсутствуют чисто местные воздействия на ту или иную группу клеток), будут представлять, вообще говоря, непрерывную и сравнительно медленно варьирующую функцию от координат данной точки.

Такова приблизительно картина общего мозгового поля, взятая в абстракции, т. е. мысленно вполне изолированная от внешнего мира и воздействия других систем организма.

При реальных обстоятельствах к центральной нервной системе непрерывно подводятся самые разнообразные импульсы, как разлитого, так и более локализованного характера. Вместе с тем здесь же непрерывно зарождаются новые импульсы.

Наша задача заключается в том, чтобы на основании развитых выше соображений составить себе представление о распространении и трансформации этих импульсов под влиянием мозгового поля.

Мы будем при этом исходить из развитых в предыдущей главе представлений о процессах возбуждения в рецепторах и афферентных нервных волокнах.

Цепные процессы возбуждения распространяются по нервным волокнам в сфере действия полей ш в а н н о в с к и х ядер. Новый и чрезвычайно сложный этап процесса возникает при вхождении афферентного волокна в сферу общего поля центральной нервной системы.

В то время, как до этого момента мы руководились гистологическими данными о связях между клетками рецепторов и афферентными волокнами, включая и клетку первого нейрона (конечно, за исключением сетчатки), наша конструкция в области центральной нервной системы должна в значительной степени освободиться от представлений характера микроскопических картин, так как здесь мы оперируем с молекулярными констелляциями, которые в нашем представлении вовсе не ограничены пределами нервных волокон, телодендрий, оплетающих нервные клетки, самих нервных клеток и даже нейропиля в гистологическом смысле этого слова.

Прежде всего определим те проявления в центральной нервной системе, которые могут получить новое освещение в нашей концепции.

Охарактеризуем их следующими положениями:

1) При физиологических состояниях организма доминирует однозначная связь между состояниями возбуждения рецепторов и вызываемыми ими ощущениями.

Вместе с тем эта однозначность далеко не безусловна, так как и в норме, а тем более при отклонениях от нее, дает себя знать, и иногда в очень заметной степени, интерференция нескольких одновременных ощущений.

2) В известной мере однозначна связь между рядом процессов возбуждения рецепторов и определенными эффекторными актами (так называемыми рефлексами). Однако, в значительно большей степени (в большинстве случаев) здесь констатируется одновременное вмешательство других импульсов, в том числе и волевых, нарушающих однозначное функционирование рефлекторной дуги.

3) Проявления высшей нервной деятельности непрерывно эволюционируют в течение индивидуальной жизни. Подобно тому, как соматическая сфера организма проходит цикл эмбрионального развития, центральная нервная система эволюционирует почти на всем протяжении жизненного цикла. Эволюция состоит из разнообразных процессов «запоминания», приобретения навыков и т. д.

4) В центральной нервной системе непрерывно возникают импульсы для эффекторных органов и субъективно окрашенные состояния (желания, страх и т. п.). Волевые акты отмечены всегда некоторой степенью «индетерминизма».

Каждое из перечисленных нами проявлений заключает в себе как бы внутреннее противоречие и их совокупность составляет труднейшую и неразрешимую задачу как для нейрональных теорий, так и для других попыток объяснения, базирующихся на обычных анатомических или физиологических представлениях.

Попытаемся приблизиться к этой проблеме с точки зрения развитой нами в общих чертах концепции.

Первая задача заключается в следующем:

Констатирование однозначных по существу, но легко нарушаемых связей между афферентными процессами и ощущениями или эфферентными импульсами (рефлексы) заставляет предположить существование, с одной стороны, постоянных, обособленных аппаратов или связей, так наглядно иллюстрируемых гистологическими картинами нейронов, с другой стороны, каких-то побочных связей этих систем, менее постоянных и более затрудненных. Через связи второго рода подводятся импульсы к доминирующим связям или аппаратам лишь при специальных обстоятельствах, которые мы воспринимаем большей частью как нарушение нормальных проявлений стандартного типа (например, типичных рефлексов).

Эта лабильность взаимоотношений связей первого и второго рода не может найти адэкватного отображения в стабильном анатомическом аппарате, безразлично, будут ли это нейроны или нейропиль и т. п.

Мы должны ввести представление о каком-то аппарате такой же степени лабильности, как и наблюдаемые эффекты, и вместе с тем не должны «перегибать палку» и лишать мозговой аппарат в его совокупности той степени устойчивости и даже консерватизма,

которыми он охарактеризован в первом приближении, т. е. при наиболее устойчивых общих условиях.

Очевидна необходимость некоторой дуалистической концепции, т. е. наличия, с одной стороны, инварианты, с другой стороны, как бы текучей системы, правда, подчиненной инварианте, но обладающей значительной степенью свобод и как-то связанной с устойчивой системой.

Более углубленное представление о значении этих «скрытых» связей мы можем получить на основании новых исследований А. А. Гурвич.*

После того, как было выяснено, на основании чисто митогенетических данных, существование центростремительных импульсов в двигательных волокнах, дальнейшие исследования показали, что эти импульсы как бы разливаются диффузно в обширной области спинного мозга и необходимы для правильного функционирования афферентных нейронов.

К этим выводам приводят следующие экспериментальные данные. Один из постоянных и хорошо изученных рефлексов лягушки (сокращение m. semitendinosus при механическом раздражении определенного участка кожи на внутренней поверхности верхней части бедра) или совершенно исчезает или становится крайне нерегулярным при перерезке n. tibialis у его входа в икроножную мышцу, или двигательных корешков другой конечности. Из этого следует, что со стороны двигательных волокон непрерывно поступают импульсы, необходимые для бесперебойного функционирования рефлекторной дуги, установленной между определенным участком кожи и определенной мышцей, причем сама дуга оперативным вмешательством нисколько не затрагивается.

Митогенетический анализ обнаруживает при этом, что объектом воздействия импульсов является именно афферентный нейрон, так как нарушение рефлекса сопровождается и резким нарушением митогенетических явлений в нерве.**

Хотя эти наблюдения относятся лишь к одному определенному рефлексу, однако их экстраполяция является вполне законной, так как абсолютно невероятно, чтобы изученная рефлекторная дуга, т. е. оба заинтересованные нейрона занимали какое-то особое место среди всех других систем. Таким образом, в обобщенном виде результаты опытов сводятся к следующим положениям.

В пределах по крайней мере того участка спинного мозга, который относится к нижней конечности, существуют «скрытые» связи совершенно диффузного характера между всеми моторными центрами (клетками) и всеми сенсорными нейронами. Тот факт, что выпадение нормальных импульсов со стороны двигательной сферы приводит к неупорядоченным, т. е. крайне разнообразным и капризным явлениям выпадения, указывает, что и импульсы, помимо диффузности, охарактеризованы своей лабильностью.

* Неопубликованные данные.

** Сохраняется излучение «покоя» и исчезает излучение при возбуждении.

Мы считаем поэтому, что поиски для них определенного, постоянного анатомического субстрата не могли бы прояснить в какой бы то ни было мере существа процесса.

Именно к этим «скрытым» диффузным связям приходится применить ту дуалистическую конструкцию, о которой выше была речь.

Мы принимаем, что «скрытые» диффузные связи осуществляются комплексом неравновесных молекулярных констелляций, представляющих трехмерную непрерывную систему, заполняющую и пронизывающую все мозговое вещество. Гистологические элементы нейропиля представляют, подобно нервным фибриллам, комбинацию равновесных структур и неравновесных констелляций, промежутки же между ними предположительно заполнены исключительно неравновесными констелляциями.

Состояние всей неравновесной системы контролируется консервативным фактором, инвариантным полем целого, определяющим общую устойчивость всех проявлений. Но наряду с этим неравновесные констелляции являются субстратом распространения бесчисленных цепных процессов, подводимых к центральной нервной системе разнообразными рецепторами.

Вступая в сферу действия общего мозгового поля, приходящие от периферии цепные процессы возбуждения претерпевают изменения. При этом вполне естественно представить себе, что результаты воздействия поля мозга проявляются постепенно, прогрессируя по мере распространения данного цепного процесса по молекулярному субстрату мозга. Таким образом, при прохождении определенного пути периферический процесс постепенно сглаживается. Этому представлению мы придаем большое значение, так как именно оно способно уяснить нам одновременное существование основной типовой однозначности восприятий и рефлекторных процессов и ту более или менее значительную степень индетерминизма, который их характеризует.

Действительно, если охарактеризовать периферический цепной процесс по степени его интенсивности (по количеству захваченных неравновесных констелляций), то из нашего предположения вытекает, что «слабые» процессы затухают в мозговом поле раньше, чем более «интенсивные». Другими словами, интенсивные периферические раздражения вызывают цепные процессы, вносящие бо́льшую пертурбацию в предшествующее состояние неравновесного комплекса мозга, чем более слабые, и какая-нибудь рефлекторная дуга, остающаяся незатронутой при слабых, п о с т о р о н н и х ей раздражениях, претерпевает нарушение нормального течения своих цепных процессов при большой их интенсивности.

Таким образом, консервативный, инвариантный характер мозгового поля целого как бы предохраняет основные аппараты реакций от вторжения слабых посторонних возбуждений и вместе с тем открывает путь для более интенсивных раздражений.

Существенно иной является проблема эволюции проявлений высшей деятельности центральной нервной системы на протяжении жизненного цикла.

Своеобразие центральной нервной системы проявляется с особенной яркостью в ее непрерывно прогрессирующем функциональном развитии, по крайней мере в первой половине жизненного цикла. Вся совокупность психических проявлений, т. е. понимания, запасов знания и связанных с ними физиологических актов в моторной сфере (навыки, т. е. полуавтоматическое выполнение сложных комбинированных движений) является постепенным, медленно совершающимся приобретением в жизни растущего и взрослого организма. Мы можем выразить все это на языке физиологии, сказав, что функционирование оставляет на центральной нервной системе гораздо резче выраженные следы, чем на любой другой системе организма. Земон (41) уже много лет тому назад ввел для выражения этого значительного факта очень удачный термин «энграмма».

Говорить об этих общеизвестных элементарных фактах имеет конечно смысл лишь в том случае, если наша концепция протекающих в центральной нервной системе материальных процессов может внести нечто новое в наши представления. Мы полагаем, что это действительно имеет место.

Энграммы Земона по существу идентичны с нашим понятием вестигиальных процессов. Но разработанные нами представления об этих процессах, как об общебиологических факторах, позволяют влить конкретное содержание в очень картинное, но в сущности мало содержательное обозначение Земона.

Попытки составить себе хотя бы отдаленное представление о материальных процессах, лежащих в основе энграмм, т. е. в основе запоминания переживаний со всеми вытекающими из них последствиями, оставляют наибольшую степень неудовлетворенности среди всех проблем, охватываемых психо-физиологией. Поэтому даже скромный шаг вперед по этому пути мог бы считаться уже крупным завоеванием. Среди всех попыток сформулировать эту проблему наибольшего внимания заслуживает высказанная Герингом (Hering) мысль, что «память» является общим достоянием всех живых систем.

Мы близки к той же мысли, утверждая, что во всех случаях некоторая большая или меньшая часть неравновесных молекулярных констелляций, непрерывно возникающих и исчезающих, переходит в более или менее устойчивые молекулярные структуры, постепенно накопляющиеся в течение жизненного цикла и приводящие к необратимым изменениям живых систем.

Это представление означает действительный шаг вперед в силу того, что из наших основных положений естественно вытекает следующее важное положение.

Накопление резидуумов вестигиальных процессов влечет за собой постепенное изменение результатов воздействия клеточного

поля, а следовательно, и непрерывно возникающих в системе неравновесных молекулярных констелляций. Совокупность процессов, непосредственно связанных с последними, мы обозначаем как «функционирование» данной клетки.

Восстановим мысленно всю последовательность событий. Материальной базой, определяющей все своеобразие жизненных проявлений сравнительно молодой клетки, является конфигурация неравновесных молекулярных констелляций, в которые вступает существенная часть проникающих в клетку пищевых тел. Характеристика констелляций определяется всецело своеобразием актуального поля клетки. Возникающие из неравновесных констелляций равновесные молекулярные структуры (резидуумы вестигиальных процессов) отражают своеобразие неравновесных констелляций, из которых они создались. Но вполне понятно, что их накопление в районе действия клеточного поля видоизменяет в свою очередь характер реализации дальнейших неравновесных констелляций как в силу изменения химизма субстрата, так и в силу пространственного распределения материальных частиц (молекул). При этом необходимо, конечно, принять во внимание, что вестигиальные структуры вряд ли когда-нибудь вполне обособлены от неравновесных констелляций. Это было бы равнозначно их выключению из метаболизма, т. е. фактическому выключению из жизненных процессов, что, конечно, допустимо только в отношении к таким образованиям, как кератин и т. п.

Причины и сам ход эволюции проявлений клеточного поля нервных клеток делают вполне вероятным следующий вывод.

Между содержанием (характером) цепного процесса, возникающего в рецепторе и достигающего через афферентное волокно нервной клетки, изменениями, вносимыми этим процессом в ее неравновесные констелляции, характером возникающих из последних равновесных молекулярных структур и эволюцией проявлений клеточного поля существует однозначная связь.

Из этого следует, что в том случае, если воздействие на какой-нибудь рецептор является монотонным и повторяющимся неограниченное число раз, вестигиальные процессы, конституция (а следовательно, и проявление поля) той нервной клетки, в которой развивается только что описанная последовательность процессов, изменяются как-то одностороннее, в какой-то корреляции с возбуждением рецептора. Нетрудно поэтому представить себе, что если со стороны нервной клетки последует какая-либо дальнейшая реакция на вливающийся в нее цепной процесс (о чем будет речь впереди), она будет чем-нибудь отлична в том случае, если клетка получит уже привычное для нее возбуждение, по сравнению с ее же реакциями в ответ на пестро сменяющиеся возбуждения. Это явление известно в физиологии под названием «протворения» и лежит в основе всей функциональной эволюции центральной нервной системы, о которой мы говорили выше.

Однако этот процесс проторения является лишь элементом тех

сложных психических и физиологических актов, из совокупности которых складывается эволюция центральной нервной системы в смысле запоминания, понимания, приобретения навыков и т. п. Это легче всего уяснить себе при анализе акта развития понимания, например, при заучивании иностранных слов. Различие между чисто акустическим восприятием слова без его понимания и с пониманием заключается в том, что в первом случае отсутствует его ассоциация с уже понятым представлением, во втором такая ассоциация есть. Обучение есть, таким образом, процесс выработки такой ассоциации. Предположим, что оно ведется, так, что показывается одновременно предмет и называется на незнакомом языке. Многократная комбинация таких одновременных зрительных и акустических восприятий создает совершенно прочную ассоциацию. Соответственно частое повторение только слухового восприятия приведет не к пониманию, но к запоминанию.

Однако путем самонаблюдения легко установить, что за тот короткий промежуток времени, который необходим для понимания или запоминания какого-нибудь слова, сами рецепторы не меняют сколько-нибудь ощутимо своей восприимчивости к всевозможным иным зрительным или слуховым восприятиям. Мало того, на протяжении многих лет всесторонняя восприимчивость самых разнообразных рецепторов остается постоянной: если человек обладает тонким слухом или различением красочных оттенков, то это качество сохраняется за ним в течение большей части его жизни.

Из этого банального факта вытекает однако важный физиологический вывод. Вестигиальные процессы, лежащие в основе возникновения понимания или запоминания, локализуются не в рецепторе и не в тех нейронах, с возбуждением которых связано восприятие звука, цвета и т. д.

Если вернуться теперь к нашей схеме возникновения ассоциации зрительного и слухового восприятия, то к представлению о возбуждении соответственных центров в мозговой коре необходимо прибавить еще что-то.

Где-то, но не непосредственно в тех клетках обоих психических центров, которые обусловливают зрительное и слуховое восприятие, должны возникнуть вестигиальные процессы, содержание которых обусловлено одновременным возбуждением двух различных рецепторов. Если те же возбуждения будут повторены то же количество раз разновременно (без закономерной, запоминаемой последовательности по времени), то получится не ассоциация, т. е. не акт понимания, а два дискретных, не связанных друг с другом акта запоминания. Другими словами, вестигиальные процессы, получающиеся от комбинации двух одновременных возбуждений, будут самым существенным образом отличаться от тех, которые возникают от тех же, но разновременных возбуждений.

Из этого следует, что какие-то процессы возбуждения, возникающие и исходящие от тех клеток психических центров, которые связаны с рецепторами, г д е-т о интерферируют или комбинируются друг с другом, оставляя з д е с ь специфический след. Это происходит лишь при о д н о в р е м е н н о м их возникновении. В противном случае каждый из первичных процессов оставит г д е-т о след (запоминание) совершенно иного характера, и тот из них, который возникает позже, уже не окажет влияние на уже сформированный след.

Эти соображения, вытекающие из любой точки зрения и в достаточной мере тривиальные, могут приобрести интерес лишь в том случае, если теория поля может внести новые моменты для понимания.

Специальные ассоциационные центры в мозговой коре принимаются как необходимый вывод классической теорией мозговой локализации уже со времен Ф л е к с и г а. Необходимо допустить с этой точки зрения специальные проводящие пути, связывающие клетки психических мозговых с клетками ассоциационных центров. На этих представлениях классические теории обычно останавливаются, и если и высказываются какие-либо соображения относительно соматических коррелятов процессов запоминания и т. п., то лишь самого неопределенного характера.

Нащи же основанные на теории поля соображения сводятся к следующему. То, что комбинируется, синтезируется или интерферирует — представляется в виде цепных процессов, распространяющихся в неравновесном молекулярном континууме мозгового вещества, узловыми точками (максимумами) которого являются нервные клетки. Как все цепные процессы, протекающие в неравновесных констелляциях и вызывающие в них видоизменения (отклонения), они сохраняют в некотором количестве вестигии, видоизменяющие тот субстрат, в котором будут протекать последующие цепные процессы.

Существенным в этом представлении является следующий момент. Цепные процессы, а следовательно и отклонения неравновесных констелляций, характеризуются п р о с т р а н с т в е н н ы м и параметрами (конфигурацией констелляций), отражающимися в известной мере и на вестигиях. Поэтому вполне понятно, что не безразлично, образуются ли вестигии как результат разновременных цепных процессов A и B или синтезированного из двух о д н о в р е м е н н ы х процессов — процесса AB.

Согласно самому определению вестигий, они обладают известной степенью устойчивости и не проявляют воздействия друг на друга. Поэтому, раз сформировавшись, процессы A и B сохраняют свою индивидуальность, и наличие в одной и той же системе вестигий A и B не имеет ничего общего с существованием вестигии AB.

Создавая предположения о топографии отложения вестигий AB, мы не имеем, конечно, никаких оснований отдавать предпочтение клеткам перед межклеточным пространством, т. е. нейропилем (употреб-

ляя это понятие в самом общем смысле). Основным вопросом является теперь освещение с нашей точки зрения связи между вестигиями, накопленными в субстрате от предыдущих восприятий, и дальнейшими цепными процессами в том же субстрате.

Вопрос этот выходит за пределы рассматриваемого специального объекта, так как он является основной проблемой гистогенеза. Глубокая аналогия между ним и процессами функциональной эволюции центральной нервной системы выступает здесь с особенной яркостью.

Мы уже подчеркивали, что необходимо допустить теснейшую связь между равновесными молекулярными структурами и неравновесными констелляциями в том смысле, что любая из первых до известной степени пронизана вторыми, или, другими словами, равновесные молекулярные структуры состоят из равновесных и неравновесных участков.

Если это представление правильно, то равновесным констелляциям (или участкам) должна принадлежать существенная роль в топографическом распределении и в известной степени и ориентировке цепных процессов в неравновесных констелляциях (участках). Поэтому архитектура нейропиля и в его равновесных элементах не безразлична, а, наоборот, имеет значение для характера цепных процессов в неравновесных констелляциях, протекающих в поле целого.

Этими последними соображениями открываются, как нам кажется, совершенно новые перспективы для оценки и понимания архитектуры нейропиля, проблемы, которую не видел никто за исключением Э. Радля (37), который еще в 1911 году в своей замечательной, но оставшейся незамеченной книге, со всей ясностью высказал мысль и привел яркие морфологические доводы относительно того, что сведение понятия нейропиля на аппарат «проведения» возбуждений, изображает в совершенно ложном свете его значение. Действительно, на зрительных ганглиях некоторых членистоногих, Радль обнаружил поразительную сложность и закономерность архитектуры нейропиля, совершенно несовместимой с понятием о густом, неупорядоченном «войлоке», как он обычно изображается. С точки зрения проблемы простого «проведения» эти структуры являются совершенно непонятной «игрой природы». Но если рассматривать нейропиль и нервные клетки как единую систему, в которой протекают те, охарактеризованные векториальными параметрами процессы, которыми формируется окончательное состояние «возбуждения», то определенная архитектура, т. е. пространственная характеристика нейропиля, становится необходимым постулатом.

Этот постулат не ограничивается, конечно, нейропилем в тесном смысле слова. Помимо того, что понятие архитектурности распространяется, конечно, и на молекулярные структуры не микроскопического порядка, оно в такой же степени захватывает и распределение, ориентировку и самую конфигурацию нервных клеток.

В современных представлениях о функциональных проявлениях мозговой и мозжечковой коры совершенно не уделяется места тому замечательному факту, что строгая пространственная упорядоченность и ориентировка клеток и их типичная конфигурация свойственны и с к л ю ч и т е л ь н о этим высшим центрам, в которых, повидимому, окончательно формируются те наиболее сложные и высшие проявления возбуждения, которые доходят до нашего сознания.

Вся наша аргументация сводится, таким образом, к следующему положению. Единственно адэкватным, хотя, конечно, чрезвычайно грубым и примитивным отображением соматических процессов, лежащих в основе проявлений высшей нервной деятельности, являются цепные молекулярные процессы, протекающие на основе неравновесных молекулярных констелляций, образующих сплошной континуум в сером веществе. Так как констелляции определяются векториальными, т. е. пространственными параметрами, то и сами процессы охарактеризованы ими.

Реальные, так сказать, «актуальные» конфигурации констелляций, а следовательно и характер (содержание) цепных процессов определяется в каждый данный момент следующими факторами:

1) Совокупностью вливающихся по различным афферентным системам цепных процессов, интерферирующих с наличными процессами в аутохтонных констелляциях, — по совокупности непрерывно сменяющаяся слагаемая общего состояния мозговой коры.

2) Архитектурой нейропиля и нервных клеток, определяемой всей предшествующей эволюцией организма, т. е. накоплением вестигий, оказывающих заметное влияние на конфигурацию неравновесных констелляций, а следовательно, и на цепные процессы в них. Эта слагаемая определяет собой медленную эволюцию проявлений центральной нервной системы, обозначаемую как приобретение навыков, знаний и т. п.

3) Общим полем мозга, по своему существу основной и н в а р и а н т о й организма, определяющей характер неравновесных молекулярных констелляций мозгового континуума и соотвественно этому налагающей свой отпечаток и на цепные процессы, подводимые афферентными путями.

Мы попытаемся коснуться в нескольких словах вопроса о так называемом психическом индетерминизме, исходя при этом и здесь из нашей обычной постановки вопроса — связи проблемы с нашей концепцией поля.

Если отдать себе отчет в том, что еще совсем недавно такой выдающийся ум, как Н и л ь с Б о р, сделал попытку установить некоторую связь между психическим индетерминизмом и индетерминизмом атомарных процессов, признаваемым современной физикой, то наша полная беспомощность в этом вопросе становится особенно ясной и оправдывает всякую попытку внести хотя бы некоторую ясность в эту проблему.

С чисто физиологической точки зрения вопрос может быть поставлен следующим образом:

Возможны ли вообще импульсы со стороны центральной нервной системы на эффекторные органы в том, конечно, лишь воображаемом случае, если бы были нацело выключены все рецепторы организма?

Такой опыт явно не осуществим, поэтому прямой обоснованный ответ на поставленный в такой форме вопрос, конечно, не возможен. Но тем не менее ясно чувствуется, что предположительный утвердительный ответ не содержит элемента невозможности или нелепости.

Можно однако подойти к вопросу и с несколько иной стороны. Предположим, что мы наблюдаем за очень большим числом реакций данного индивидуума на совершенно монотонный афферентный импульс при строго идентичных прочих условиях. Можно дать при этом следующее определение индетерминизма:

Утверждать действительный индетерминизм реакций, т. е. поступков при этих постоянных обстоятельствах, это значит предполагать, что поступки по своему содержанию будут располагаться чисто статистически, без явного преобладания какого-нибудь одного определенного по своему содержанию.

Отрицание индетерминизма было бы равнозначно ожиданию, что какой-то определенный по своему содержанию тип поступка будет встречаться максимально часто, и уклонения от этого характерного для данного индивидуума типа будут распределяться по кривой, аналогичной гауссовской.

Хотя такой опыт реально невыполним в чистом виде, однако вряд ли кто-нибудь усумнится в том, что, предполагая нормальность субъекта обследования, необходимо высказаться в пользу второй альтернативы. Другими словами, действительный индетерминизм поступков (как он здесь сформулирован) следует отбросить, и его видимость объясняется известной степенью вероятности того или иного варианта, т. е. отсутствием обязательности для наиболее вероятного из них.

Наши представления о процессах в материальных коррелятах психических актов должны быть приспособлены к только что данной нами формулировке.

При реальной обстановке понятие индетерминизма следует понимать, конечно, лишь в том смысле, что под вопросом оказывается однозначная связь между приходящим от какого-нибудь рецептора импульсом и последующим эффекторным актом.

С обычной точки зрения на высшую нервную деятельность, отсутствие действительно однозначной связи между афферентными и эфферентными импульсами приходится толковать как результат чрезвычайной сложности процессов в центральной нервной системе, т. е. в сущности уклониться от всякой расшифровки. Между тем единственное не тавтологическое классическое учение — теория нейронов — явно не приспособлена к уяснению далеко идущего и колеблющегося в своем диапозоне индетерминизма.

В концепции мозгового поля проблема приобретает существенно иное освещение.

«Чрезвычайную сложность» процессов в центральной нервной системе, затемняющую или искажающую однозначную связь между афферентным и эффекторным процессами, можно рассматривать как проявление одновременного или непосредственно предшествующего воздействия чревычайно многочисленных афферентных импульсов, в значительной части даже не доходящих до нашего сознания (например, от энтерорецепторов). Но с классической точки зрения, особенно в представлениях нейронной теории, должен быть в значительной мере оставлен без ответа вопрос, на какой аппарат или субстрат оказывают общее воздействие эти афферентные импульсы, мешающие полному проявлению доминирующего, ведущего в данный момент импульса.

При их многочисленности и непрерывно сменяющемся разнообразии эти, так сказать, «добавочные» импульсы не могут быть отнесены к определенным анатомическим связям с самыми различными эффекторными аппаратами. Единственная возможность, осуществленная с классической точки зрения в микроскопической картине нейропиля многих беспозвоночных, — представление об общем, нерасчлененном субстрате, в который изливаются как бы без разбора все афферентные пути и из которого выступают так же и все эффекторные, явно неудовлетворительна, так как не оставляет места для ведущих, явно преобладающих связей, характеризуемых «типичными» реакциями, т. е. поступками.

Но связанное с нейропилем представление можно приспособить к действительности, если внести новые допущения, естественно вытекающие из наших основных положений. Можно попытаться установить известную иерархию протекания цепных процессов как афферентного, так и эффекторного характера, исходя из следующих данных и соображений.

Доминирующими являются естественно анатомические пути, обнаруживаемые нейрональными картинами. В пределах центральной нервной системы они однако не вполне изолированы, так как в них вливаются цепные процессы, распространяющиеся как вдоль элементов нейропиля (взятых в смысле микроскопической картины), так и по молекулярным констелляциям внемикроскопического порядка. Возможность и вероятность выработки преимущественных путей, гарантирующих более медленное затухание цепных процессов путем постепенного накопления вестигий, обсуждалась нами уже раньше. Но процесс затухания зависит и от иных моментов, к рассмотрению которых мы теперь и обратимся.

Составить себе представление об истинной архитектуре мозгового поля целого, конечно, совершенно немыслимо, благодаря его бесконечной сложности. Но вполне законно допущение, что оно выражено анизотропно и в региональном и в общем смысле, т. е. уже в пределах незначительных участков и взятое как целое. Из этого представления вытекает, что сла-

гаемая мозгового поля, накладывающаяся на цепные процессы афферентного и эфферентного характера будет различна в различных направлениях.

Слагаемая поля приводит, как мы предположили выше, к сглаживанию своеобразия вступающих в центральную нервную систему цепных процессов и этим самым к их затуханию. Исходя из этих соображений, мы приходим к результату, что существуют благоприятствующие и тормозящие протекание цепных процессов направления в континууме *. Для преодоления неблагоприятных направлений необходимы добавочные специальные параметры, которые стоят, повидимому, в связи с интенсивностью данного цепного процесса.

В нашем представлении интенсивность выражается количеством затронутых процессом возбуждения неравновесных молекулярных цепей. Вполне естественно предположить, что, влившись в общее русло молекулярного континуума мозгового поля, отдельные цепные процессы сохраняют общую направленность, но, конечно, далеки от параллелизма и во всяком случае протекают не по идентичным участкам поля. Поэтому при значительном количестве первично затронутых цепными процессами молекулярных констелляций вероятность неполного затухания даже не благоприятствуемых структурой мозгового поля процессов будет повышаться. Благодаря этому будет нарастать и возможность их вмешательства в гладкое течение доминирующих процессов.

Мы вынуждены ограничиться этими немногими соображениями. о, как нам кажется, даже в этом случае проблема так называемого «индетерминизма» утрачивает в некоторой, хотя бы и незначительной, степени характер полной недоступности для биологического анализа.

---

* «Одним из проявлений самодовлеющего характера мозгового общего поля, т. е. его известной автономности по отношению к «навязываемым» ему афферентным импульсам, нам представляются так называемые обязательные оптические обманы, например, кажущееся расхождение параллельных линий при их пересечении системой прямых, скошенных в различных направлениях по отношению к каждой из параллельных, и многие другие. Неоднократные попытки их объяснения не привели к выводам, выражаемым физиологическим языком, и сводятся большей частью к простым тавтологиям, заключавшимся в ссылках на психологические моменты. Мы думаем, что на языке наших представлений мы можем сказать, что вызывающие оптический обман пространственные образы не адэкватны архитектуре мозгового поля и поэтому искажаются или несколько перестраиваются им. Конечно при этом предполагается, что это «неподчинение» поля навязываемым ему импульсам является совершенно общим, т. е. широко распространенным фактом, обычно не доходящим до нашего сознания, потому что только в избранных случаях возможна достаточно строгая оценка способов конструкции искажаемых образов, например, в нашем случае, точное знание, что в действительности линии строго параллельны и т. д.

ПОСЛЕСЛОВИЕ

Попытаемся подвести итоги развитых нами представлений.

Нашей основной задачей было создание специфического и при этом универсального принципа понимания жизненных проявлений. Термин «специфичность» ясен без комментариев, но понятие «универсальности» нуждается в пояснении.

Если мы высказываем положение, что понятие клеточного поля «универсально», то этим мы хотим сказать, что нет живых систем без поля, но не делаем еще никаких предположений относительно степени участия или даже контроля поля во всех жизненных проявлениях.

Наше утверждение универсальности в только что изложенном смысле основано по существу на эмпирических данных, так как наличие деградационного излучения означает существование неравновесных молекулярных констелляций, а последние являются, согласно нашему основному положению, проявлениями того, что мы обозначаем как поле.

Существенно иным путем складываются наши представления об объеме и значении руководящей роли поля в жизненных проявлениях. Здесь невозможно спрашивать, проявляет себя в данном случае поле или нет, вопрос заключается лишь в том, становится ли данное жизненное проявление более понятным с точки зрения клеточного поля, чем в свете классических представлений?

Если допустить, что в некоторых или даже в ряде случаев положительный ответ на этот вопрос возможен уже теперь, то во всяком случае ясно, что мы стоим в самом начале трудного и долгого пути, и что самая идея поля должна еще завоевать себе признание.

«Понять» какое-нибудь жизненное проявление — это значит объединить в возможно простой формуле возможно большую совокупность отдельных фактов, из которых оно складывается, — последовательных, если речь идет о прогрессивных процессах эмбриогенеза, одновременных, если анализируется жизненное проявление как единый по времени акт.

Достигнутые в этом направлении результаты должны быть оценены главным образом в смысле открывающихся перспектив, которые выражают в свою очередь лишь известные вероятности.

Однако, некоторые основные положения должны подвергнуться анализу и в смысле своего непосредственного правдоподобия. Существуют научные высказывания, трудно приемлемые в силу какого-то особого внутреннего чувства или инстинкта, почти всегда присущего исследователю.

Эти положения следующие:

Центральное место в нашем изложении занимают: во-первых, гипотеза, что известное состояние (или процесс) хроматина связано с своеобразным свойством создавать вокруг себя анизотропное поле, во-вторых, предположение, что клеточное поле является единственной преформационной компонентой, т. е. единственным реальным наследственным началом.

Непосредственное, так сказать, эмоциональное отношение к обоим тезисам, как нам кажется, несколько различно.

Своеобразные динамические свойства, приписываемые определенным состояниям хроматина, могут быть признаны неприемлемыми из-за отсутствия аналогий, на которые можно было бы сослаться, так как они выходят за пределы физики и химии. Отождествление наследственного начала с полем трудно приемлемо по другим причинам: оно представляется, как нам кажется, слишком смелым, т. е. возникает сомнение, окажется ли такой простой принцип достаточным как основа громадного, постулируемого для наследственного начала разнообразия.

Займемся прежде всего анализом первого положения.

Процесс «ассимиляции», т. е. перехода определяемых чисто химическими параметрами веществ в состав живых систем, есть факт, совершенно независимый от тех или иных попыток его теоретического истолкования, вместе с тем он представляется нам «загадочным», «непонятным»; в эти термины мы вкладываем совершенно неопределенное или даже неопределимое содержание, так как обозначения вроде «живое вещество», «живой белок», конечно, лишены всякого содержания и смысла.

Усугубляется ли «непонятность» ассимиляции специально хроматина тем, что мы уделяем одному из звеньев этого, несомненно, многочленного процесса специальные, точно определимые в физических терминах и, строго говоря, простые динамические свойства? Нам кажется, что отрицательный ответ на этот вопрос несомненен, и поэтому, если представление о поле полезно, оно вполне законно. Мы видим другие трудности, связанные с нашей концепцией, а именно, поддержание постоянства анизотропии клеточного поля, которое, согласно нашим представлениям, является, собственно говоря, не элементарным, а синтезированным из отдельных полей хромозом или их эквивалентов, независимо от того, где последние локализованы. Это относится особенно к клеткам, вышедшим окончательно из меристемного состояния*.

* Эта трудность, конечно, не устраняется и при допущении, что источником поля в этой категории клеток является ядрышко.

Можно, конечно, всегда ввести некоторые добавочные допущения, облегчающие решение этого вопроса, но в настоящее время они не принесут существенной пользы.

Скептицизм относительно адэкватности представления о клеточном поле как носителе наследственности вполне естественен.

Мы уже указывали, что эта гипотеза содержит два положения.

Во-первых, бесспорное само по себе утверждение, что даже при допущении наиболее простой формы анизотропии (уплощенного эллипсоида) возможное разнообразие полей с избытком покрывает те требования, которые могут быть предъявлены с точки зрения обоснования видовой специфичности организма.

Во-вторых, гораздо более смелое допущение, что клеточное поле является единственной преформационной компонентой живых систем. Необычайность этого предположения не может, конечно, не вызвать значительного скептицизма. Нам кажется, что оно возбуждает недоверие главным образом тем, что в обычных представлениях о наследственном начале мы привыкли исходить из сложного, составленного из многочисленных частей материального комплекса, что находит особенно яркое выражение в современных представлениях о генах, хромозомальных картах и т. п. Выражаясь упрощенно, можно сказать, что нам представляется почти аксиоматичным положение, что бесконечно сложное, называемое организмом, заложено уже в гаметах в виде также не единого, хотя и гораздо менее сложного аппарата. Преформационная компонента современной генетики во всяком случае очень велика по своему удельному весу и соответственно сложна. Естественно поэтому, что предложенное нами наследственное начало, цельное и чрезвычайно простое, вызывает скептицизм и недоумение.

Однако в самой его формулировке, несмотря на ее элементарность и простоту, заключается один момент, дающий ей, как нам кажется, неизмеримое преимущество перед любой иной концепцией.

В самом определении клеточного поля уже содержится необходимость эволюции, правда не собственного, инвариантного, но результирующего актуального поля, а следовательно, и объекта его воздействия. Для того чтобы правильно оценить смысл этого положения, необходимо некоторое умственное усилие, т. е. отрешение от обычных представлений генетики.

Все теории наследственности строятся, собственно говоря, по одному образцу: представление о наследственном начале составляется на основании уже достигнутого, т. е. окончательного результата развития, причем наследственное начало описывается терминами, заимствованными из конечного результата.

Мы воспитаны в этом преформистском ходе мыслей и поэтому нам так трудно от него отрешиться. Но если такая ретропроекция от результата к исходному пункту развития действительно выполнима, то должна быть, конечно, возможна и обратная операция — проспективная проекция, исходящая от исходного пункта, т. е.

наследственного начала. Она фактически и выполняется классической генетикой, например, в момент локализации в определенном месте хромозомы, того или иного фактора, охарактеризованного конечным результатом. Полная характеристика такого фактора должна гласить следующее.

Фактор *X* развивается сам или контролирует развитие определенного участка зародыша или влияет на общий ход его развития таким образом, что получается такой-то конечный результат.

Если даже отрешиться под давлением убедительных фактов от строгой, заключенной в этой формулировке мозаичности, то несколько видоизмененная и расширенная характеристика будет приблизительно следующая.

Фактор *X*, следуя предначертанным его природой путем эволюции, может претерпеть под влиянием тех или иных привходящих факторов те или иные отклонения от своего нормального пути.

Наша концепция поля принуждает нас порвать радикальным образом с этими укоренившимися и ощущаемыми нами как бесспорные представлениями. Операция ретропроекции от конечного результата к наследственному началу теряет в нашей концепции всякий смысл и фактически невозможна, так как приводит к простой тавтологии в виду того, что наследственное начало вовсе не расчленимо. Так же невозможна поэтому и проспективная проекция хода, т. е. включение определенного пути развития в характеристику наследственного начала. Характеристика эволюции поля выражается в совершенно иных понятиях, так как актуальные поля зародыша являются в каждый данный момент исключительно функцией от двух переменных: пространственного распределения клеток и вестигиальных процессов, которые в свою очередь представляют функцию от актуальных полей предшествующего момента и т. д. Основным параметром этой функциональной зависимости является инвариантное специфическое для данного вида поле.

Таким образом, ни в одном моменте развития и ни в одном из привлекаемых для описания его хода факторе не встречается упоминание о конечном результате.

В лапидарной форме взаимоотношение классической и нашей концепции наследственности может быть выражено следующими словами. Для того чтобы представить себе закономерное, специфическое в видовом отношении возникновение организма *X*, мы должны связать себя определенными допущениями относительно строения наследственного начала в зиготе. Такова формулировка классических представлений в самой общей форме.

Концепция поля приводит к следующей формулировке. Закономерный ход развития и закономерность его конечного результата обусловливается взаимоотношениями актуальных полей зародыша. Видовая специфичность этих взаимоотношений определяется исключительно параметрами анизотропии клеточного инвариант-

ного поля и невозможно составить определенного представления об этой видовой специфичности, исходя из характеристики конечного результата развития.

Таким образом, мы высказываем о наследственном начале гораздо меньше, чем классическая генетика.

С обычной точки зрения это является, конечно, минусом, нам же это представляется, наоборот, большим преимуществом. Основным недостатком классической генетики является, по нашему мнению, почти полное отсутствие связи ее с процессами реализации наследственных свойств, т. е. ее чисто статический характер. Наоборот, концепция поля совершенно лишена смысла, если ее рассматривать со статической точки зрения, так как она представляет собой чисто динамический принцип.

Наш критический анализ двух основных положений теории поля приводит, как нам кажется, к положительным результатам. Оба тезиса, приводя к резкому сдвигу в основных биологических концепциях, тем не менее не содержат в себе каких-либо неприемлемых в научном отношении, туманных, неопределенных или противоречивых элементов.

Мы полагаем поэтому, что наша концепция поля покоится на здоровой основе. Но это, конечно, еще не предрешает вопроса о ее применимости и плодотворности. И действительно, в этом отношении могут возникнуть самые серьезные сомнения. Достигнутые ею до сих пор в различных проблемах биологии успехи могут притязать на ценность главным образом в тех случаях, где открываются хотя бы отдаленные перспективы для их экстраполирования. Нас интересует поэтому здесь исключительно этот вопрос, и он, по нашему мнению, совпадает по существу с вопросом, возможна ли вообще дальнейшая эмпирическая работа в указанном направлении.

В области морфогенеза положительный ответ нам кажется несомненным. Действительно, уже немногие, проанализированные нами примеры делают очень вероятной аналогичную трактовку ряда других, более сложных процессов морфогенеза. Другими словами, перед нами открываются некоторые перспективы чисто аналитической эмбриологии наряду с экспериментальной. Но и экспериментальный метод и в особенности анализ достигнутых им результатов может, повидимому, значительно выиграть при новой точке зрения. Однако чрезмерный оптимизм был бы здесь неуместен, так как есть основания для опасения, что сложность проблемы при дальнейшем углублении исследования сделает нереальной возможность конструкции процесса. Вместе с тем, если исследование вынуждено будет приостановиться после заметных успехов, т. е. будет создана солидная эмпирическая база, отношение к концепции поля должно будет вступить в новую фазу: понятие «поля» вошло бы, так сказать, в натурфилософию биологии. Мы попытаемся пояснить смысл этого утверждения.

Каждая дисциплина располагает некоторым количеством основных положений, считающихся неопровержимыми, несмотря на свое

чисто эмпирическое происхождение. Так обстоит, например, дело с законом сохранения энергии, относительно которого Пуанкарэ справедливо замечает, что мы истолковываем в настоящее время отдельные процессы так, что этот закон *должен* оправдаться. Систему таких положений мы и называем натурфилософией данной науки.

Такое положение в системе научных понятий для клеточных полей явилось бы, конечно, лишь отдаленным и, быть может, неосуществимым идеалом, но приблизиться к нему нам кажется небезнадежным.

Мы предполагаем, другими словами, что настанет момент, когда любую из стоящих на очереди специальных проблем биологии можно будет пытаться истолковать в свете концепции поля, и если мы потерпим при этом неудачу, то все же сохраним убеждение, что хотя задача оказалась и непосильной, но тем не менее поле проявляется и здесь, но в недоступной для анализа форме. В этом убеждении и заключается «натурфилософский» характер всей концепции.

По нашему убеждению, эта фаза еще далека для области морфогенеза, так как здесь возможна почти необозримая дальнейшая эмпирическая работа. Но положение относительно обратимых, не прогрессивных процессов существенно иное. И здесь предел еще не достигнут, но сравнительно близок: единственной эмпирической базой является деградационное излучение, как симптом наличия неравновесных констелляций, являющихся в свою очередь функцией от полей. Решающее участие неравновесных констелляций при самых разнообразных обратимых процессах частью уже доказано, частью по крайней мере вероятно, т. е. допускает вполне законную экстраполяцию. Мы можем поэтому нарисовать себе уже теперь хотя бы приблизительную картину будущего и должны, повидимому, примириться с тем, что сможем констатировать при самых разнообразных жизненных проявлениях наличие, т. е. участие поля и будем почти бессильны в проведении какой-либо конкретной конструкции поля подобно тому, как это принципиально возможно относительно морфогенных полей.

«Натурфилософская» фаза учения о поле, которую мы предвидим в будущем и которая выльется в утверждение, что поле есть *единственная инвариантa* живых систем, конечно, по существу близка к тавтологии. Однако тавтология такого характера не лишена значения и ценности, так как мы не должны забывать, что инвариантность является не единственной характеристикой поля и в его определении содержатся ограничительные параметры, наделяющие его совершенно определенными свойствами.

Нам остается добавить в нашем ретроспективном обзоре лишь одно. Все наше изложение показало, как нам кажется, с полной ясностью, насколько нами сознаются все трудности применения и разработки принципа поля. Но заслуживающие внимания и *несовместимые* с нашей концепцией факты нам в настоящее время не известны.

ПРИЛОЖЕНИЕ

При конкретной конструкции морфогенных полей мы пользуемся следующими основными положениями и техническими приемами.

Характер анизотропии собственного поля клетки произвольно принимается во всех проведенных до сих пор построениях эллипсоидом вращения с отношением длинной и короткой осей как 2 : 1, причем центр эллипсоида и его длинная ось совпадают с центром и длинной осью ядра.

Интенсивность поля в каждой данной точке выражается формулой $I = \frac{aK}{r}$ где K — константа, выбираемая произвольно для каждой данной конструкции; a — переменная, пропорциональная радиусу эллипсоида, проведенному из его центра в направлении к данной точке; r — расстояние от центра эллипсоида до данной точки.

Направление вектора совпадает с r, условная его величина пропорциональна I, причем a равна единице в направлении малых осей эллипсоида и достигает двух по продолжению большой оси. Для точек, расположенных на поверхности эллипсоида, фактор a равен единице, т. е. векторы, приложенные к любой из них, одинаковы по величине, что и является наглядным выражением анизотропии поля.

Актуальные поля, результирующие от взаимодействия клеточных полей, конструируются по обычным правилам геометрического (векториального) сложения.

Основное определение клеточного поля гласит, что вектор поля, приложенный к данной молекуле с избыточной энергией E, дает слагающую ее продвижения, которая определяется величиной и направлением вектора в данной точке. Работа поля совершается за счет энергии E и поэтому пройденный молекулой в его направлении эффективный путь пропорционален запасу этой энергии, скорость продвижения также определяется вектором.

Из этих основных допущений вытекает следующее. Если актуальное поле клетки несимметрично относительно ее геометрической конфигурации, т. е. величина векторов в каком-либо одном направлении преобладает над остальными, то приток молекул в направлении максимума будет преобладать по сравнению с остальными направлениями и соответственно будет деформироваться и клеточ-

ная конфигурация до тех пор, пока не будет достигнуто известное равновесие благодаря градиенту поля, т. е. уменьшению векторов по мере удаления от его центра.

При графическом изображении расчета актуальных полей и соответственной деформации клетки результаты конструкции передают ее конфигурацию в увеличенном размере, зависящем от произвольно выбранной величины K. Предположив, что клетки сохраняют постоянный объем, конструкцию приходится завершить редукцией полученных контуров, размеры которых могут быть определены лишь приблизительно, так как в действительности речь идет не об изображении нередуцированных контуров в плоскости, а соответственного объема.

Проще всего производить такую редукцию деформации, нанося первоначальные контуры клетки на миллиметровую бумагу и производя на ней же графическое построение. После этого приходится воспроизводить новый, деформированный контур с расчетом на одинаковую площадь с первоначальным.

Каждая такая конструкция представляет, конечно, лишь определенный, произвольно выхваченный этап непрерывного в действительности процесса эволюции конфигурации клетки или клеточного комплекса, например, эпителиальной пластинки. В большинстве случаев она выполняет свою задачу, например, указывает на расчленение первичного мозгового пузыря на три отрезка. Лишь в тех случаях, когда представляет интерес весь ход деформации, например, в проблеме деления клеточного тела, необходимо выполнение двух и даже трех последовательных конструкций. Для того, чтобы избежать редукции на действительные размеры после каждого этапа, можно применить следующий прием.

Если в первоначальной конфигурации клетки ядро (т. е. источник поля) занимало центральное положение, то можно допустить, что при односторонней деформации контуров клетки, вызванной передвижением протоплазменных масс, соответственно переместится по направлению к новому центру и ядро. Вместе с тем рационально для конструкции каждого нового этапа выбирать новую константу K, хотя бы приблизительно пропорциональную увеличению площади, занимаемой сконструированным контуром по сравнению с исходной.

Повторив конструкцию, исходя из результатов первой и используя новую константу, мы получаем новый контур и можем, конечно, повторить ту же процедуру желаемое число раз. Редукцию сильно увеличенного изображения на реальную величину лучше всего провести с последней конструкцией.

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

1. Anikin A. W., Das morphogene Feld der Knorpelbildung. «Roux' Arch.», Bd. 114, 1929.
2. Apathy S., Das leitende Element des Nervensystems und seine topographischen Beziehungen zu den Zellen. «Mitt. zool. Station zu Neapel», V. 12, 1897.
3. Бауэр Э. С., Теоретическая биология. Изд. ВИЭМ. 1935.
4. Белар К., Цитологические основы наследственности. Пер. под ред. Живаго и Хрущева. Биомедгиз. 1934.
5. Энгельгард В. А., Ферментативные и механические свойства мышц. «Усп. совр. биологии», т. 14, 1941.
6. Felicine-Gurwitsch L., Die Verwertung des Feldbegriffes zur Analyse embryonaler Entwicklungsvorgänge. «Arch. f. mikr. Anat. u. Entw.-mech», Bd. 101, 1924.
7. Godlewski E. jun., Plasma unon Kernsubstanz in der normalen und durch aüssere Faktoren veränderten Entwicklung der Echiniden. «Arch. f. Entw.-mech.», Bd. 26, 1908.
8. Gurwitsch A., Über Determination, Normierung und Zufall in der Ontogenese. «Arch. f. Entw.-mech.», Bd. 30, 1910.
9. Гурвич А. Г., О понятиях нормировки и детерминации в биологии. «Вопросы философии и психологии», т. 107, 1911.
10. Gurwitsch A., Vererbung als Verwirklichungsvorgang. «Biol. Ztbl.» Bd. 32, 1912.
11. Gurwitsch A., Der Vererbungsmechanismus der Form. «Arch. f. Entw.-mech.», Bd. 39, 1914.
12. Гурвич А. Проблема наследственности. «Природа», 1917.
13. Gurwitsch A., Über den Begriff des embryonalen Feldes. «Arch. f. Entw.-mech.», Bd. 51, 1922.
14. Gurwitsch A. Versuch einer synthetischen Biologie. «Schaxels Abh. z. theor. Biol», H. 17, 1923.
15. Gurwitsch A., Das Problem der Zellteilung physiologisch betrachtet. «J. Springer», Berlin, VII+221, 1926.
16. Gurwitsch A., Weiterbildung und Verallgemeinerung des Feldberiffs. «Roux'Arch.», Bd. 112, 1927.
17. Gurwitsch A., Der Begriff der Aequipotentialität in seiner Anwendung auf physiologische Probleme. «Roux'Arch.», Bd. 116, 1929.
18. Gurwitsch A., Die histologischen Grundlagen der Biologie. «G. Fischer», Jena. 1930.
19. Gurwitsch A., und L. Gurwitsch, Der Feldbegriff in seiner Anwendung auf das Problem der Zellteilung. «Acta biotheoretica», Bd. 2, 1936.
20. Гурвич А., О деградационном митогенетическом излучении центральной нервной системы. «Арх. биол. наук», т. 45, 1937.
21. Гурвич А. и Л., Деградационное митогенетическое излучение. «Бюлл. эксперт. биол. и мед.», 1937.
22. Гурвич А. Г. и Л. Д., Митогенетический анализ биологии раковой клетки. Изд. ВИЭМ, 1937.

23. Гурвич А. Г. и Л. Д., Митогенетическое излучение. Теоретические основы и применение. Медгиз (в печати).
24. Gurwitsch Anna, L'excitation mitogénétique du système nerveux central. «Ann. physiol.», Vol. 10, 1934.
25. Gurwitsch Anna, Analyse mitogénétique de l'excitation de l'ecorce cérébrale. «Ann. physiol.», Vol. 14. 1938.
26. Gurwitsch Anna, Modulation du nerf par le muscle. Analyse mitogénétique du principe de modulation de P. Weiss. «Ann. physiol.», Vol. 15, 1939.
27. Hamburger, V. Die Entwicklung experimentell erzeugter nervenloser und schwach innervierter Extremitäten von Anuren. «Arch. f. Entw.-mech». Bd. 114, 1928.
28. Hecht S., Shlaer and Pirenne, Energy, Quanta and Vision. «Journ. of gen. Physiol.», vol. 25, 1942.
29. Held H., Die Entwicklung des Nervengewebes bei Wirbeltieren. «Barth», Leipzig. 1909.
30. Гертвиг О., Клетка и ткани. Основы общей анатомии и физиологии. Изд. Риккера. СПБ. 1911.
31. Masing E., über das Verhalten der Nucleinsäure bei der Furchung des Seeigeleies. «Arch. f. Entw.-mech.», Bd. 31, 1910.
32. Maximow, A.
33. Nageotte.
34. Nemec B., Das Problem der Befruchtungsvorgänge. Berlin, 1910.
35. Ogneff I. F., über die Veränderungen in den Chromatophoren bei Axolotln und Goldfischen bei dauernder Lichtentbehrung und Hungern. «Anat. Anz.», Bd. 32, 1908.
36. Пономарёва Ю. Н., Стимуляция митозов в переживающих тканях физическими факторами. «Арх. биол. наук», т. 55, 1939.
37. Radl E., Neue Lehre vom Zentralnevensystem. Leipzig, 1911.
38. Rahn, O., Microorganisms as detectors of mitogenetic rays. 1 Congr. internat. Elettroradiobiologia. Venezia, Vol. 2, 1934.
39. Rumjanzew A.
40. Schoenheimer R., «Physiol. Reviews», Vol. 20, 1940. (Цит. по van Slyke).
41. Semon R., Die Mneme als erhaltendes Prinzip im Wechsel des organischen Geschehens. Leipzig. 1904.
42. Shiwago P., über die Beweglichkeit der Fadenstrukturen im lebenden «Ruhekerne» der Froschleukozyten. «Biol. Ztbl.», Bd. 46. 1926.
43. Smirnow, E. und. A. Zhelochovtsev. Das Gesetz der Altersveränderungen der Blattform bei Tropeolum majus L. Planta, Bd. 15, 1931.
44. Смирнов Е. С., Регуляция формы соцветия Coriandrum sativum L. (К вопросу о теории поля). «Ученые записки МГУ» т. 13, 1937.
45. Spemann H., Embryonic development and induction. New Haven. Yale University Press, 1938.
46. Van Slyke D. D., Physiology of the aminoacids. «Science», Vol. 95, 1942.
47. Warburg O., «Biochem. Zeitschr», 1911.
48. Weiss P., Principles of development, 1939.

СОДЕРЖАНИЕ

Стр.

Предисловие 3

Часть первая

Общие принципы огического поля и процессы развития

1 Введение 5
2. Первоначальная концепция поля 11
3. Клеточные поля 23
   А. Общая формулировка. . . . . —
   Б. Связь клеточного поля с материальным субстратом. 28
   В. Общая структура клеточных полей 31
   Г. Взаимоотношения клеточных полей. 38
4. Авестигиальные и вестигиальные процессы 41
5. Поле клеточного деления. 46
6. Поле целого. 59
7. Поле целого и внеклеточные процессы 64
8. Основные процессы морфогенеза и поле. 69
9. Комплексная и специфическая детерминация 84
10. Осуществление наследственных свойств и теория поля 93
11. Несколько общих соображений и определений. 102

Часть вторая.

Обратимые процессы и поле

1. Основные процессы метаболизма 110
2. Реактивные процессы в детерминированных системах. 123
3. Поле мозга и высшая нервная деятельность 130

Послесловие. 146
Приложение 152
Цитированная литература. 154

Отв. редактор *Е. М. Вермель*

ЕО13257 Подписано к печати 16/VIII 1944 г. 9 3/4 п. л. 11,90 авт. л. 55000 зн. в 1 п. л. Тираж 5000. Цена 11 руб.

Тип. им. Мяги треста «Полиграфкнига» Огиза РСФСР, г. Куйбышев, ул. Венцека, 60. Заказ № 69.