

原生质的局部反应及 扩布性兴奋

Д. Н. 納索諾夫 著

科学出版社

原生質的局部反应及扩布性兴奋

Д. Н. 納索諾夫 著

譚德培 程玠士 譯

科 学 出 版 社

1962

Д. Н. НАСОНОВ

МЕСТНАЯ РЕАКЦИЯ ПРОТОПЛАЗМЫ И РАСПРОСТРАНЯЮЩЕЕСЯ ВОЗБУЖДЕНИЕ

Изд. АН СССР, 1959

內 容 簡 介

本书作者根据苏联和其他国家学者的大量的实验工作,分析了细胞生命活动的基本规律;发展了细胞损伤和兴奋的蛋白质理论;批判性地探讨了薄膜说;阐明了细胞通透性及生物电现象的吸附理论。

作者创立的兴奋递变学说占本书的中心地位,它讨论了局部生物电位转变成扩布性电位的原因及条件,此外,并阐明了神经及肌肉纤维的兴奋性问题。本书可供细胞学、生理学、生物化学、病理生理学、毒物学及药理学工作者参考。

原生质的局部反应及扩布性兴奋

Д. Н. НАСОНОВ 著

譚德培 程玢士 譯

*

科学出版社出版 (北京朝阳门大街 117 号)

北京市书刊出版业营业登记证出字第 061 号

中国科学院印刷厂印刷 新华书店总经售

*

1962 年 11 月 第 一 版

书号: 2542 字数: 438,000

1962 年 11 月 第一次印刷

开本: 850 × 1168 1/32

(京) 0061—1,750

印张: 16 5/8 插页: 2

定价: 2.80 元

德米特里·尼科拉耶維奇·納桑諾夫

(簡短的傳記)

1895年7月10日 Д. Н. Насонов 誕生於華沙的一位動物學教授、即以後的 Н. В. Насонов 院士的家庭里。1912年他在彼得堡實用學校畢業並考入彼得堡大學的物理-數學系，而在1919年畢業於該校的博物學組。在大學時代 Д. Н. Насонов 已在著名的組織學家 А. С. Догель 指導下完成了第一篇研究工作“植物細胞的組織學研究”，榮獲金質獎章。

大學畢業後 Д. Н. Насонов 作助教工作，而從1929年起，為組織學教研組的副教授。在這期間他完成了一系列闡明高爾基體的結構與機能的工作。他證明，高爾基體在細胞的分泌活動中起重要的作用，並證明，在網狀裝置中濃集着由外界進入細胞的某些物質。在細胞器官的研究中這種形態生理學方向是一個新的非常進步的方向。Д. Н. Насонов 在高爾基體方面的工作成為經典的著作，而他的名字成為世界科學界中人所共知的了。

1926年 Д. Н. Насонов 獲得洛克菲勒獎金而到哥倫比亞大學(紐約)，他在有名的組織學家維爾松實驗室內工作了一年。

Д. Н. Насонов 從初開始研究活動時起已對細胞的生命活動的研究發生巨大興趣。在30年代初他轉為直接研究活細胞對外界刺激的反應。

1932年 Д. Н. Насонов 經 А. А. Заварзин 邀請擔任全蘇實驗醫學研究所普通形態學及比較形態學研究室細胞學實驗室主任的工作。稍後 А. А. Ухтомский 請他領導列寧格勒大學生理學研究所細胞生理實驗室。1935年 Насонов 獲得生物科學博士學位及教授的稱號。

Д. Н. Насонов 这一时期的科学活动是很有成效的。他领导的集体成功地探讨了细胞生理学的最重要的问题：创立了损伤和兴奋的蛋白质理论，这个理论证明蛋白质在细胞生命活动中的主导作用；并且确定了，当各种极为不同的刺激作用于细胞时，细胞原生质内即出现非特异性或很少特异性的变化，这称为“间死态”(паранекроз)。间死态反应是以细胞蛋白质的变化为基础，这些变化本质上与活蛋白质变性的初期近似。在此同时创立了定量法，可以根据活体染料与原生质的结合来确定各种组织的机能状态——此方法在生物学及医学中已广泛应用了。所有这些工作都概括在荣获斯大林奖金的 Д. Н. Насонов 和阿历克山特罗夫 (В. Я. Александров) 的专著“活质对外界刺激作用的反应”(1940)一书中。

研究细胞对外界刺激作用的反应导致了对普通生理学中确定了一些原理，如通透性的薄膜说及生物电位的薄膜说作重新的估价。Д. Н. Насонов 及其集体有实验根据地对这些现象提出了新的看法，他们认为在这里不是半透膜，而是原生质蛋白质起着主导作用(通透性及生物电位的位相学说)。

Д. Н. Насонов 把紧张的实验工作与大量的教学活动结合起来。在 30 年代初他创设了细胞生理学课程，直到他在世的最后一年他还在列宁格勒大学讲授这门课程，该课程不但一直吸引了青年学生的兴趣，也吸引了专家们的兴趣。

1941 年 7 月，当德国军队迫近列宁格勒时，已经是著名学者的 Д. Н. Насонов 志愿参加了红军队伍。由于参加了列宁格勒保卫战他获得了“战斗功勋”奖章。1942 年夏 Д. Н. Насонов 负伤，痊愈后即退役。

1943—1944 年 Д. Н. Насонов 任莫斯科大学组织学教研组教授。1943 年他被选为苏联科学院通讯院士，1945 年——被选为苏联医学科学院院士。

1944 年 Д. Н. Насонов 回到列宁格勒后即领导列宁格勒大学普通及比较生理学教研组，并继续在实验医学研究所工作，为实

驗室主任,而自 1945 年 Заварзин 死后,他即領導普通形态学研究室。

Д. Н. Насонов 在战后时期的科学成果是特別丰富的。一方面他繼續研究不同刺激作用下原生質的本質的变化;他証明,神經、肌肉、腺体及其他組織的正常活动也伴随着間死态变化。另一方面他确定了,間死态与 Н. Е. Введенский 的間生态——这是活組織对外界刺激作用反应的两个方面:实質的和机能的。

Д. Н. Насонов 领导的集体所聚积的大量事实材料令人信服地証明了,細胞的应答反应与作用于細胞的刺激強度間有量上的依从关系。这些事实兴奋在兴奋的递变理論 (градуальная теория) 中得到了发展,这一理論是 Д. Н. Насонов 在世的最后十年中从事研究的。

递变理論确定了局部兴奋与扩布性兴奋的一致性。根据递变理論可以成功地解释神經活动的主要形式,以及传导組織机能状态变化时这些活动形式的进化。

除了兴奋的递变理論以外,近年来 Д. Н. Насонов 还探討了一系列普通生理学中的其他問題,如与电流刺激組織的規律、温度对兴奋性的影响有关的問題等。这本新的专著——Д. Н. Насонов 在 1957 年夏完成的“原生質的局部反应及扩布性兴奋”,是战后研究工作的总结。

Д. Н. Насонов 是苏联卓越的学者、細胞学及生理学中进步的新方向的創始者、培养了大批細胞生理学专家的天才的教育家。他永远是一位不知疲倦的劳动者。Д. Н. Насонов 从学生年代起,到他生存的最后几天止,每天化許多时间和精力来进行实验工作。

Д. Н. Насонов 是一位科学战士。他在各种辯論会上的多次发言都貫穿了高度的科学原則性及爱国主义思想。他在苏联生物学中一直坚持着进步的、唯物主义的方向。

Д. Н. Насонов 的科学及教学活动与大量的社会工作及組織工作結合在一起。从 1939 年至 1950 年 Д. Н. Насонов 是劳动

人民的瓦西里奥斯特罗夫斯基区苏維埃代表。他曾任列宁格勒大学生物系系主任(1940及1941年),苏联医学科学院实验医学研究所所长(1948—1950年)。

1957年苏联科学院主席团委託 Д. Н. Насонов 于列宁格勒在自1955年就由他领导的苏联科学院动物研究所細胞学实验室的基础上組織新的研究所——細胞学研究所。Д. Н. Насонов 完成了大量組織工作:提出了研究所的組織机构,选择了专家干部,制定了研究工作的远景规划。1957年3月細胞学研究所在 Д. Н. Насонов 的领导下开始了自己的工作。

1957年12月21日, Д. Н. Насонов 正在創造力旺盛的时期驟然与世长辞。

特罗申 (А. С. Трошин)

[譚德培譯]

前 言

本书内容为“活质对外界刺激作用的反应”(Д. Н. Насонов и Александров, 1940)一书中所叙述的論点的进一步发展。在那本专著中主要根据我們的同事們、其他学者及我們所进行的显微鏡观察作出了这样的結論:在各种外界刺激作用的影响下,在极其多种多样的細胞原生质內,在加刺激物的部位发生一系列相似的可逆性变化。这一系列变化称之为“間死态”。

对这一非特异性反应进行了詳細的研究后,我們得出如下的結論,这一反应的基础为原生质蛋白质的可逆性变化,其本质近似于試管中活蛋白质的变性。

那时我們倾向于认为,細胞的間死态变化主要是一种可逆性损伤,因此此书的小标题为“损伤和刺激的变性理論”。但在最后的章节中我們也提出了这样的推想:很可能,可逆性蛋白质反应不仅是原生质的可逆性损伤的基础,而且也是其生理性兴奋的基础。“我們現在不能足够令人信服地証明——我們写道(Насонов и Александров, 1940, 204 頁),在神經兴奋状态的发生和传导与細胞对外界刺激作用所起的原始的間死态反应的发生和扩散之間,在本质上是相同的。然而許多材料在过去和現在都告訴我們,这方面的进一步的工作会促使我們紧密地接近这些現象。”

在战后的年代中,我們集体的工作主要在于論証这一推測,而本书就是試图綜合这些探討的。

我工作中亲爱的同志們——В. Я. Александров、А. Д. Браун、Н. В. Головина、А. В. Жирмунский、И. Е. Камнев、М. Б. Киро、Д. Л. Розенталь、С. Н. Романов、И. П. Суздальская、А. С. Трошин、В. П. Трошина、Б. П. Уша-

ков、Е. А. Шапиро 等的劳动，组成了这本书的基础，在这里我向他們致以衷心的謝意。

納索諾夫 (Д. Насонов)

列宁格勒 1956 年 12 月

〔譚德培譯〕

目 录

第一部分 局部反应

第一章 活原生质对外界作用的反应.....	1
間死态	1
刺激的变性理論	6
第二章 当刺激物作用时細胞变质程度在量上的估計.....	11
在变性动因影响下活蛋白吸附特性的提高	11
当刺激物作用时測定活原生质变质深度的方法	21
可听见的声音是細胞原生质的直接刺激物	27
原生质对高静水压的感受	37
第三章 局部反应和兴奋.....	46
兴奋和损伤	46
骨骼肌的兴奋、损伤和麻醉	51
局部兴奋和結締組織細胞的收縮	75
局部兴奋时的新陈代謝	80
在細胞生理性兴奋状态時間死态的某些特征	91
腺細胞的間死态及兴奋	103
原生质活体染色度的減弱	110

第二部分 兴奋性和通透性

第一章 細胞通透性的薄膜說及对它的批判.....	115
研究細胞通透性对兴奋理論的意义	115
通透性薄膜說的发生与发展	116
假定的細胞薄膜及其假定的化学成分和結構	118
細胞的渗透特性	122
第二章 細胞通透性吸附理論的根据.....	137
从弥散及分布現象的观点来看非电解质的渗入細胞	137

分布曲綫的分析。Трошин 用非電解質作的工作	143
氨基酸在細胞和介質間的分布	155
活體染料在細胞和介質間的分布	158
細胞與介質的電解質成分的“不對稱性”	164
紅血球對電解質的通透性	165
肌纖維對電解質的通透性	167
神經纖維對電解質的通透性	171
不興奮的細胞原生質內電解質的狀態	172
興奮時原生質內離子的狀態	182
礦物質在細胞和介質間分布的機制	184
第三章 原生質的位相特性	194
活原生質與周圍水的不混合性及企圖解釋這一現象	194
物質在團聚體與其均衡液體間的分布	197
第四章 討論與結論	201

第三部分 生物電位

第一章 生物電位的位相學說	209
問題的历史	209
鹽電位	210
損傷電位和動作電位	215
第二章 于位相說有利的証据	220
關於在原生質損傷時發生的爆發式電位的部位	220
重新切傷時已降低的電位的增加	222
在任氏液及濕槽內損傷電位降低的不同速度	227
切割後肌肉損傷電位的增長	229
損傷電位的大小之取決於切割方法	234
動作電位之超過損傷電位	235
第三章 生物電位及細胞新陳代謝	242
問題的提出	242
抑制各種型式的細胞代謝對生物電位的影響	242
生物電位與細胞阻滯能活性的關係	244
生物電現象的氧化-還原學說	247

• x •

生物電位的位相學說及細胞新陳代謝	249
------------------------	-----

第四部分 擴布性興奮及其與局部反應的關係

第一章 問題的历史	251
第二章 興奮擴布的遞變學說	257
關於興奮傳導的電機制	257
遞變學說的主要原則	261
超峯電位	267
擴布性興奮時的絕對及相對不應期	283
在停滯性興奮或麻醉時的絕對及相對不反應性	286
被麻醉神經中沖動的遞減傳導	293
傳導纖維的自發性節律活動	314
若干結論	330

第五部分 興奮性及其測定

第一章 興奮性的常數	333
按照閾度測定興奮性	333
閾電壓或刺激電流強度與其作用時間的依從關係	335
Hoorweg-Weiss 公式中常數 a 及 b 的生理意義	337
傾斜度的因素 (常數 n)	340
第二章 興奮性的測定	346
測定的方法	346
測定人肌肉興奮性的方法	351
不同組織興奮性的比較	352
第三章 時值	356
時值能否測定興奮發生的速度	356
時值測定法錯誤的例子	358
某些爭論的問題	365
時值是什麼	367
第四章 切斷神經時興奮性的測定	371
問題的历史	371
材料與方法	372

用蛙神經作的實驗	372
用大鼠神經作的實驗	375
第五章 溫度對神經和肌肉的興奮性的影響	381
用冷血動物(蛙、烏龜)神經作的實驗	381
用溫血動物(大鼠、鴿)神經作的實驗	393
以蛙及大鼠的骨骼肌作的實驗	400
第六章 結論	403

第六部分 傳導纖維內發生擴布性興奮的條件

第一章 發生興奮時電量及刺激電流能量的意義	405
電流生理作用的理論	405
電極間距離對興奮性閾的影響	412
神經纖維內發生興奮時刺激電流之電壓、強度及能量的意義	417
用單纖維做的實驗	424
討論	426
第二章 電緊張和適應	430
Pflüger 的電緊張	430
Вериго 對 Pflüger 電緊張的看法	432
Вериго 的理論及所謂的適應	435
證明 Вериго 理論的工作	439
關於擴布性興奮的發生	448
結論	451
後記	456
參考文獻	458
內容索引	489

第一部分 局部反应

第一章 活原生質对外界作用的反应

間 死 态

任何一个活細胞,不論它是多細胞机体的一部分,或是单細胞机体,都与外界环境不断地相互作用着。

如果环境中的某些因素(温度、輻射、化学成分、机械作用、气压等等)由于某种原因而在強度上发生迅速的变化,并且超出了該細胞的生理标准的限度,則在其原生質內即发生特有的可逆变化,根据各种生理或生化的指标,或用显微鏡观察活組織时,可以发现这些变化。

这些为活系統感受到的环境变化我們議定称之为刺激物,而活組織对刺激作用以一定的綜合变化发生反应的能力則称之为应激性。

在加刺激的部位观察到的綜合的可逆变化,有时用“局部变化”或“局部反应”这种不确定的名詞来表示。H. E. Введенский 詳細地研究了这些变化,称它們为“局部的牢固的兴奋”或“間生态”。这些名詞常常引起爭論或誤解,所以在应用它們之前需要加以証明。因此在本书的开始我們应用不太一定的名詞:“局部反应”,而以后,在叙述了必須的事实材料之后,再来論証“局部兴奋”这个概念。

为了避免重复,我們在本书內仅叙述与此問題有关的基本原理,以及較詳細地叙述在我們的专著发表以后所完成的那些工作。

根据文献材料可以知道,大家曾研究及討論过下面几种因素

对活細胞的作用:高温(Насонов, 1932a; Браун и Иванов, 1933; Айзенберг, 1934; Мещерская, 1935)、机械作用(Раевская, 1948)、光能(Александров, 1934)、靜水压、电流的阴极和阳极(Камнев, 1941, 1948a, 1948б, 1948в, 1949)、表面活性物質——麻醉剂(Макаров, 1934, 1935, 1936a, 1936б, 1938; Насонов и Александров, 1937; Раевская и Трошин, 1937; Суздальская, 1948a)、酸(Насонов, 1932a; Браун и Иванов, 1933)、碱(Браун и Иванов, 1933; Насонов и Александров, 1934)、中性盐过多或过少——高渗和低渗(Браун и Иванов, 1933; Камнев, 1934a, 1934б, 1936; Мещерская, 1935; Насонов и Александров, 1937; Раевская и Трошин, 1937)、重金属盐、缺氧(Насонов, 1930; Александров, 1932; Браун и Иванов, 1933; Макаров, 1934; Мещерская, 1935, 1939; Трифонова, 1935, 等¹⁾)。

最近我們观察及研究了可听到的声音对活原生質的直接影响,而在 Гинецинский 实验室中完成了一项极为有趣的研究:即小白鼠的缺氧适应过程对其肌肉的活体染色的影响(Барбашева и Гинецинский, 1956)。曾研究了这些因素对脊椎动物的上皮細胞、神經細胞、肌肉細胞、結締組織細胞和性細胞的作用;对蠕虫、棘皮动物、腔腸动物、軟體动物、甲壳类、昆虫类及其他无脊椎动物的神經細胞和其他細胞的作用,以及对原生动物代表和某些植物細胞的作用。

首先我們注意到一个情况:即当加各种不同的物理的和化学的刺激物时,即使有时这些刺激的性質是完全不同的,却出現一系列相同的变化。显然,这些变化是由于任何动因作用于細胞而发生的同一反应的表现,因此可以把原生質应答性局部反应称之为非特异性反应。

“被刺激”的原生質內出現那些相同的变化呢?

1) Насонов и Александров (1940)——一书中有 1940 年以前关于这个问题的全部文章的目录。此处仅引用我們集体的最主要的工作。

从大量的工作中我們知道，这首先是細胞質和細胞核組成中的胶体的分散度減少。后者在暗視野中观察得特別清楚，此时原生质对刺激的应答为：首先整个原生质呈浅蓝色，以后原生质內出現光亮的白色結構，用普通的通透光显微镜来观察时，原生质胶体分散度的減少表现为出現混浊現象及在細胞內发生可見的結構。这些变化在細胞核內特別清楚，在正常細胞內大多数情况下核是很难看清楚的，只能看到細胞核的很淡的外形。細胞核的其余部分經常是无結構的，即所謂“光空白”。当任何刺激作用时在細胞核內甚至比細胞質內更早地出現以前所看不到的結構。出現了核的支柱和染色质小块，并且細胞核的形状好象我們在固定的标本上所看到的一样。

“被刺激的”原生质所特有的另一个共同的变化是粘滯性增加，后者在各种各样动因的影响下可以无限的升高。粘滯性的变化常常是呈双相的：在开始，当以小剂量的刺激物作用时，粘滯性可以下降，只是在以后当剂量增加时，粘滯性才开始增高。

刺激物的作用在原生质內引起的第三个十分特有的非特异性变化为原生质与活体染料結合的能力增強，这是被我們詳細研究过的。大家知道，活細胞質和細胞核在正常条件下是不被酸性或碱性染料的溶液所染色的，渗入細胞的染料浓集在細胞中成为与細胞質分开的重新形成的顆粒或空泡。正常細胞的細胞核照例是不会在生存时被染色的¹⁾。但是只要当細胞受到相当大量的某种刺激物作用时，这一情况即大大改变了。細胞使染料聚成顆粒的能力开始降低，最后完全丧失了这种能力²⁾。同时可以看到，細胞質，特別是細胞核，它們在正常时是无色的，受刺激时就开始加強吸附染料。并且特有的是：細胞核內重新出現的結構着色最深，首

1) 寄生于某些有机体消化道內的草履虫的細胞核(大細胞核)則例外(Насонов, 19326)。

2) 曾經指出，刺激物作用时細胞使染料聚合成顆粒的能力的变化可能是双相的。小剂量的刺激物有时可加強顆粒的形成，但当进一步增加剂量时，顆粒形成过程必定会中止(Насонов и Александров, 1940)。

先是染色質顆粒,以及核膜和核仁。在顯微鏡下看到的情況開始與組織學固定及染色的標本非常相似(圖1)。

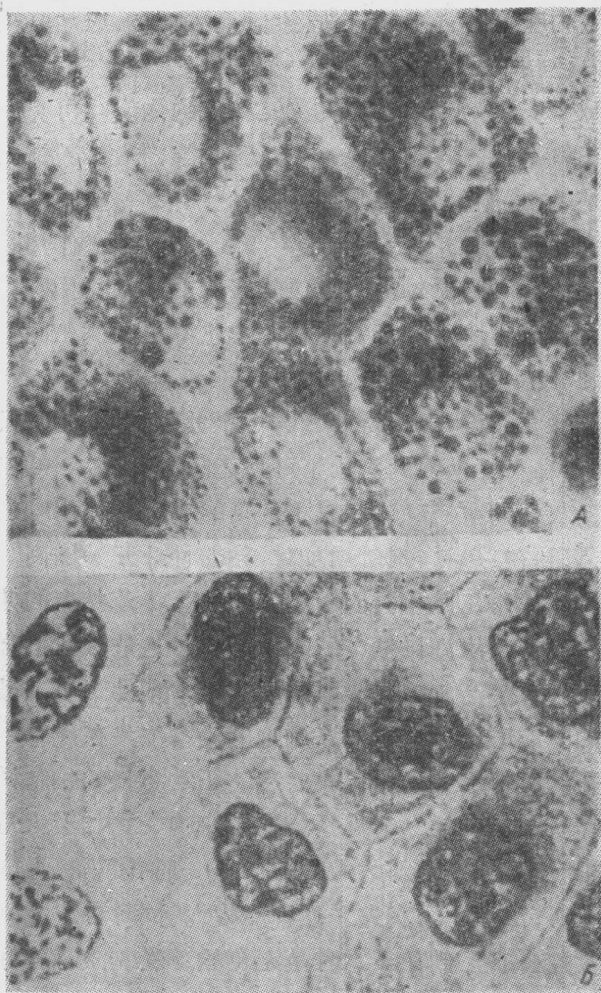


圖1 蛙角膜的上皮細胞。用中性紅染色。 $\times 1260$ (Камнев 的顯微照相)

A——正常,可看到中性紅顆粒,細胞核看不到也不着色;

B——稀釋的任氏液的作用;可見到染色的細胞核。

在刺激物作用的開始的時相內,這一現象是很容易可逆的。如果刺激物作用得太久,這些變化就成為不可逆的了,並可以得到真