

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

СОЗНАНИЕ

и

РЕФЛЕКС



ИВАН МИХАЙЛОВИЧ
СЕЧЕНОВ

А К А Д Е М И Я Н А У К С О Ю З А С С Р
О Б Ъ Е Д И Н Е Н Н Ы Й Н А У Ч Н Ы Й С О В Е Т
«ФИЗИОЛОГИЯ ЧЕЛОВЕКА И ЖИВОТНЫХ»

ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОБЩЕСТВО ФИЗИОЛОГОВ, БИОХИМИКОВ
И ФАРМАКОЛОГОВ им. И. М. СЕЧЕНОВА

СОЗНАНИЕ *и* РЕФЛЕКС



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»

МОСКВА · 1966 · ЛЕНИНГРАД

CONSCIOUSNESS AND REFLEX

Articles dedicated to the centenary of the publication of I. M. Sechenov's «Brain Reflexes» (1863).

Сборник статей под редакцией

Э. Ш. Айрапетянца, Д. А. Бирюкова, В. Н. Черниговского

Сборник содержит доклады на заседании Ленинградского общества физиологов, биохимиков и фармакологов им. И. М. Сеченова совместно с Ленинградским государственным ордена Ленина университетом им. А. А. Жданова, Ленинградским историко-медицинским обществом и Военно-медицинской академией им. С. М. Кирова, посвященном 100-летию со дня опубликования труда И. М. Сеченова «Рефлексы головного мозга» (23 октября 1963 г.) и статей, опубликованных в «Журнале высшей нервной деятельности» (вып. 5, 1963) и в «Физиологическом журнале СССР» (№ 11, 1963).

Издание подготовлено Редакционно-издательским советом Ленинградского Общества физиологов, биохимиков и фармакологов им. И. М. Сеченова.

**«РЕФЛЕКСЫ ГОЛОВНОГО МОЗГА» И. М. СЕЧЕНОВА
И РУССКАЯ ФИЗИОЛОГИЧЕСКАЯ НАУКА XVIII
И ПЕРВОЙ ПОЛОВИНЫ XIX СТОЛЕТИЯ**

Д. Г. Квасов

«Ничто не рождается, а все продолжается». Эти слова, сказанные К. Бернаром, должны быть отнесены и к такому замечательному и самобытному произведению, как «Рефлексы головного мозга» И. М. Сеченова. Да, действительно, Сеченов продолжил материалистические традиции русского и западного естествознания, выдвинув обессмертившую его имя концепцию о рефлексах высших уровней центральной нервной системы (ц. н. с.), осложненных психическим элементом. Им был завершен важный этап труда ряда поколений ученых многих стран, посвященный исследованию основных неврологических факторов поведенческих реакций человека и животных.

Однако до сих пор остается малопонятным исключительно быстрое созревание взглядов, пониманий, интересов Сеченова в первые годы его творческой работы после окончания Московского университета, которые нашли выражение в «Рефлексах головного мозга».

Нам известна общественная и литературная среда, в которой жил студент Сеченов, мы знаем деятелей мощного освободительного движения 50—60-х годов России, с которыми он встречался, с произведениями которых знакомился, о самоотверженной борьбе которых с абсолютистским крепостническим режимом слышал. Нам в основном понятно, как эта среда, очень разная по своим философским, литературным взглядам и общественному положению, воспитала из верноподанного саперного офицера гражданина-демократа, сделав его ярким выразителем духа 60-х годов.

Но что сделала естественнонаучная мысль России в XVIII и первой половине XIX в., чтобы подготовить появление сеченовского трактата? Откуда Сеченов получил тяготение к физико-

химическим объяснениям, каким образом так рано сформулировал проблематику научных исканий, уяснил себе, не будучи биологом, ряд важнейших биологических принципов, определил правильные методологические подходы к решению труднейших нейрофизиологических задач? Кого можно отнести к научным «предкам» Сеченова? К сожалению, на поставленные вопросы в историко-физиологической литературе (Анохин, 1945; Коштойнц, 1945) достаточно обстоятельных ответов найти нельзя.

Рефлекторное учение везде, в том числе и в России, берет свои истоки в научном и философском творчестве Р. Декарта. И, говоря об источниках «Рефлексов головного мозга», мы естественно обращаемся к фигуре этого великого естествоиспытателя XVII в. Общеизвестно, что Декарт провозгласил концепцию о механической или — в современных терминах — физико-химической природе жизни, что сделало ненужным для его физиологических взглядов как физика (но не как морального философа) использование параметра психики применительно к животным. Поэтому он мог сказать, что в гипотезе чувства и сознания как непременных атрибутов животных он не нуждается. Отсюда вытекала созданная Декартом концепция животных-автоматов, т. е. «машин, которые движутся сами собою». В дополнение к этой концепции французским ученым было развито представление об «отражательных» актах в нервной системе, в которой нашла свое выражение поистине гениальная попытка объединить механической (физической) связью раздражение органов чувств с мышцами через мозг.

Эту связь в конце XVIII в. называли рефлексом. Если концепция о животных-автоматах получила широчайшую известность и картезианцем разрешалось именоваться только при условии признания ее, то понятие отраженного акта, в сущности, внимания, на себя не обратило. Для этого было немало причин. Машины, известные тогда (например, часы, очень часто привлекавшие для сравнения с животными), были явно неудачными моделями для демонстрации рефлексов. А понять механически (физически) отраженную природу реакций у животных и человека, не пользуясь моделями, было трудно и 100 лет спустя. Нужно учитывать к тому же, что в век Декарта ц. н. с. ограничивали только головным мозгом, не подозревая о существовании спинного мозга, который рассматривался как толстый пучок нервных нитей, т. е. как спинной нерв. Но хотя принципы рефлекторного учения и не получили резонанса в то время, в целом механическая доктрина и декартовская идея детерминизма (Павлов, 1932) в физиологической науке сделали то же, что магнитный компас в мореплавании. Под ее влиянием стали постепенно отмирать «тайные качества» схоластиков, и вся живая природа сделалась объектом физического исследования.

Если обратиться к «Рефлексам головного мозга», то разительное сходство многих сеченовских мыслей с положениями Декарта

сразу бросается в глаза. Достаточно напомнить известную фразу Сеченова: «Мысль о машинности мозга. . . для всякого натуралиста клад». Но удивительно, что в своем трактате он вовсе не упоминает Декарта ни прямо, ни косвенно. Значит ли это, что он не учитывал декартовских высказываний о рефлексах? Это не лишено вероятия. Так думает, в частности, философ В. Ф. Асмус (1956), считая, что до 80-х годов XIX в. в России эта сторона деятельности великого француза не была известна. Но из сказанного нельзя сделать вывод, что Сеченов не знал концепции о животных-автоматах, т. е. теоретического постулирования чисто физической природы животных, и что требование Декарта проводить физиологические исследования методами математики и физики было ему чуждо. Совсем нет. «Картезианская настроенность мысли» Сеченова (Ухтомский, 1940) не вызывает сомнений. Бесспорно, что в исследовании функций мозга Сеченов шел путями, намеченными физической наукой нового времени, и что «Рефлексы головного мозга» в XIX столетии дальше развивают принципиальные положения «Страстей души» Декарта (1649). Однако декартовские идеи влияли на Сеченова не прямо, а воспринимались им через естествознание и медицину России, проявивших к ним самый живой интерес уже с начала XVIII в. Материалистические тенденции ранней русской физиологии, идущие от физических исследований французского ученого, не могли не подготовить появление «Рефлексов головного мозга».

Широкое распространение идей Декарта в России началось после организации в 1725 г. в Петербурге Академии наук. В Академии картезианство сразу приобрело весьма большую поддержку (Моисеев, 1961). Русских ученых в Декарте привлекали смелость мысли, борьба с догмой, вера в силу разума. Это нашло выражение в словах М. В. Ломоносова (1746): «Славный и первый из новых философов Картезий осмелился Аристотелеву философию опровергнуть и учить по своему мнению и вымыслу. . . Тем открыл дорогу к вольному философствованию и к вьщему наук приращению». Но отношение к физиологическим взглядам «славного и первого» философа было далеко не одинаковым. Положительно оценивалась механическая концепция А. Кантемиром (1740), по словам которого Декарт «Аристотельскую философию столько исправил, что его. . . трудами стали мы ясно разуметь тварь всю», т. е. всех животных. Мнение Кантемира — симптом настроений того времени. А естественнаучная деятельность Ломоносова — яркое свидетельство плодотворности декартовских научных методов в области физиологии (Квасов, 1961). Картезианская направленность мысли Ломоносова сказалась, в частности, на понимании им строения и функций насекомых, обращение к которым в «Заметках по корпускулярной философии» (1743) может казаться случайным и немотивированным, если не учитывать, что именно в эти годы были опубликованы многотомные труды Р. Реомюра

по биологии насекомых, где последовательно и настойчиво развивались мысли о наличии у последних чувства, умственных способностей, мышления. Ломоносов же считал необходимым отметить, что и в биологическом мире исследователь при объяснении в качестве ариадниной нити должен обращаться к представлениям о механических корпускулах, ибо «все, что имеет протяжение и движется, подчинено механическим законам».

В середине XVIII в. в России значительную известность приобрели труды энциклопедистов, и в том числе книга Ж. Ламеттри «Человек-машина». Это дальнейшее развитие картезианской доктрины оказало влияние на А. Н. Радищева, взгляды которого на деятельность мозга представляют чрезвычайный интерес для истории русской нейрофизиологии. «Возможно, — писал знаменитый русский мыслитель, — что жизнь, чувствование и мысль суть действия единого вещества, разнообразного в разнообразных сложениях» (1792—1796). В своей основе это мысль энциклопедистов, являющаяся развитием исходных положений «физики» Декарта. Но Радищев идет дальше французских материалистов, отмечая, что чувствование, мысль есть функции структуры мозга, его «разнообразного сложения», его организации.

Иначе оценивал концепцию Декарта один из образованных и влиятельных членов «ученой дружины» императора Петра I Феофан Прокопович. С подворья на реке Карповке в «Санкт-Петербурге», где сейчас разместились здания медицинского института им. И. П. Павлова, раздался его предостерегающий голос. Он заявил, что мнение Картезия, «всякое чувство от животных всех отнимающего» и называющего их автоматами, «есть некрепкое, ибо явственно спорит против повседневных экспериментов». И прибавил: «Можно некоторый вид дебелого и весьма скудного помышления животным причесть, однако одного бессмертным назвать невозможно, а какое оно есть, неизвестно». Более определенно против концепции животных-автоматов, «придуманных картезианцами», и даже «против органических молекул», подобных «автоматическим органам», высказался первый русский протистолог М. Тереховский (1775). Это — отзыв биолога, которого физико-химический анализ животных функций не удовлетворяет. И совсем отрицательно к механическому пониманию жизни и факторов поведения отнесся из ученых России XVIII в. великий математик Л. Эйлер. В известных «Письмах» (Эйлер, 1768), этой, по словам С. И. Вавилова, «великолепной, популярной и полной оригинальных идей энциклопедии физики», 25 писем (с 80-го по 105-е) во 2-й части труда посвящены Эйлером вовсе не физике, а психофизиологии. Знакомясь с ними, невольно вспоминаешь К. Д. Кавелина (1871), оспаривавшего концепцию Сеченова 100 лет спустя. Но Кавелин все-таки признавал необходимость в мире психических явлений, тогда как Эйлер ратовал за неограниченную свободу воли, что мотивировал этическими соображениями. Он

писал, что если поступки человека обуславливаются его предыдущим состоянием, то душа будет «также подобна машине», в которой все действия «необходимо нужны». Когда поведение детерминировано, то человек не может морально отвечать за себя. Не странно ли «сердиться на куклу» или наказывать часы за неправильное время. И совсем против Декарта звучат его слова: «Машины суть ничего — в рассуждении наших тел и других животных» (Эйлер, 1768).

Нельзя не признать эти высказывания знаменитого математика малооригинальными.

Как видно из сделанного обзора, в русском естествознании к началу XIX в. ясно определились некоторые из вопросов, которые привлекли внимание Сеченова во время подготовки «Рефлексов головного мозга». Но прогресса в опытно-естественно-научном развитии идей Декарта применительно к животным и к их поведению достигнуто не было.

Зато первая половина XIX в. была ознаменована крупными достижениями. Исключительной важности шаг вперед сделал высокоталантливый Е. О. Мухин (Квасов, 1954; Микулинский, 1957). Ему принадлежит замечательный труд «О раздражителях, действующих на живое тело человека» (Мухин, 1804), многократно перенздававшийся. Мысли, высказанные в этом труде, явились «исторически первым выражением основных положений рефлекторной теории в русской физиологии», о чем писали мы раньше (Квасов, 1954). Мухин заявил, что «сила воли в животных частях зависит от мозговых нервов», так как «они нередко действуют и без ее власти». Это поразительное для того времени заявление уточняется в словах, что движения животных управляются «физическим действием на узловые нервы (т. е. на стволовые и спинномозговые проводящие пути, — Д. К.) или на внецентральные — в порядке центростремительного движения. . .». Мухин довольно ясно представлял структуру нервного пути, по которому движется нервный процесс в строгом соответствии с физическими законами. Даже ставший столь известным впоследствии факт слюноотделения на пищу правильно характеризуется им как процесс, рождающийся «через сочувствие», т. е. вследствие рефлекса. Таким образом, московский ученый, исходя из эмпирических данных современной ему клиники и физиологии, смог дать вполне декартовское освещение природы простых нервных реакций. В XVIII в. ни один из физиологов Европы (за исключением Г. Прохаски) не высказывался столь определенно о физической детерминированности рефлекторных («отраженных», или «сочувственных») актов в организме животных, как Мухин. Ведь Уитт, Галлер и другие все отмеченные ими рефлекторные феномены объясняли наличием в мозгу (как головном, так и спинном) особых «качеств», «принципов», «сил», имеющих нефизическую природу. Даже много позже профессор Дерптского университета в Рос-

син А. Фолькман пытался объяснить рефлексy спинномозговых животных участием «души». Кроме общей характеристики рефлекторного процесса, Мухин ясно и убедительно осветил роль стимулов в физиологической деятельности организма, сжато выразив это в следующих словах: «Начальное основание жизнедеятельности без раздражения действовать не может». Признание роли раздражителей в жизнедеятельности лежит в основе учения Мухина, названного им кентрологией (от «кентрон» — колоть, побуждать), тесно связанного с признанием неразрывной связи организмов с внешней средой (Шилинис, 1960).

По утверждению Мухина, организм невозможно даже определить без учета особенностей внешней среды, в какой он живет. Эта важная мысль в дальнейшем подверглась уточнению и развитию в 40-х годах прошлого века физиологом А. М. Филомафитским (1840) и особенно биологом К. Ф. Рулье. «Представить себе животное, как и все существующее, взятым отдельно от внешнего мира — есть величайший, даже невозможный парадокс», — писал Рулье (1850). Есть все основания думать, что от последних авторов это биологическое положение было воспринято Сеченовым. Следовательно, часто цитируемая мысль Сеченова: «Организм без внешней среды, поддерживающей его существование, невозможен», имеет длинный, полувековой генезис в русской науке. Х. С. Коштоянц (1945) не заметил этой преемственности отечественной мысли потому, что он не знал совершенно Мухина и недооценивал экологические работы Рулье. В первой трети XIX в. мысли Мухина были широко известны. О его кентрологии вспоминал Н. И. Пирогов. Мухин оказал влияние на И. Е. Дядьковского, тесно с ним связанного в молодые годы. Дядьковский, когда писал о «сочувствиях» в организме больных людей «рег reflexionem», развивал мухинское понимание реакций. У Дядьковского учился И. Т. Глебов, лекции которого по физиологии слушал Сеченов. Мухина близко знал А. О. Армфельд, перу которого принадлежит очерк жизни его, опубликованный в те годы, когда Сеченов учился в университете. Да и лекции Армфельда, на которых не мог не упоминаться Мухин, Сеченовым посещались. Из сказанного следует, что Сеченов воспитывался в Москве в атмосфере тех идей, которые в русскую физиологию внес Мухин.

Физиологическое влияние Мухина дополнялось влиянием А. М. Филомафитского (1840), который хотя экспериментально мало изучал ц. н. с., но в своем учебнике написал ценные главы о рефлексax и о влиянии головного мозга на спинной. Описание им подъема спинномозговой возбудимости после декапитации напоминает соответствующие места из сеченовских трудов. Замечательно, что Филомафитский даже задумывался над вопросом о возможности происхождения произвольных движений из рефлекторных, т. е. над кардинальным вопросом «Рефлексов голов-

ного мозга». Следует, однако, заметить, что Филомафитский (видимо, вследствие знакомства со знаменитым немецким физиологом И. Мюллером) не увлекался механическими схемами в физиологии.

Сложность физиологических толкований, идей, фактов, с которыми встречался Сеченов, будучи студентом Московского университета, была больше, чем мы обрисовали выше. С начала XIX в. довольно большой интерес в Петербурге и Москве стали проявлять к проблеме локализации психических отправлений человека в мозгу в той наивной форме, которую этой проблеме придал известный невролог Ф. Галль. У этого исследователя большие заслуги в изучении развития ц. н. с. Он рано пришел к новому для того времени убеждению, что кора больших полушарий является субстратом психики. Прогрессивный характер взглядов Галля, конечно в исторической перспективе, не вызывает сомнений (Каннабих, 1929; Лурия, 1962), но недостаток физиологических знаний и неудовлетворительность распространенных в те годы психологических представлений о способностях привели к тому, что в систему Галля, даже по мнению его последователей, неизбежно вкралось много произвольного, отрывочного и непрочного (Карус, 1844). И все-таки мозговая органология Галля явилась исторически первой теорией, провозгласившей тесную, неразрывную связь сложной структуры больших полушарий с психическими отправлениями и таким образом как бы говорившей, что последние суть не что иное, как высшие нервные отправления. Естественнаучные материалистические взгляды, скрыто распространенные в русском обществе, обусловили заметную положительную реакцию на учение Галля. О галлевой системе уже в 1812 г. упоминал художник А. Г. Венецианов в подписи к рисунку. В 20-х годах А. С. Пушкин рисует образ графа Нулина, который по «галлевой примете» имел «местной памяти орган». Фамилию Галля заносит в свои путевые заметки М. Ю. Лермонтов. И даже Т. Г. Шевченко глухо упоминает в одном из рассказов о краниоскопии (ошибочно связывая ее с Лафатером). В биологическом мире России приверженцем учения Галля и Каруса о локализации психических способностей в больших полушариях, кроме Д. М. Велланского, в особенности проявил себя М. Волков (1847, 1848), выступив вместе с тем как критик антилокализационистских взглядов П. Флуранса (1859). Волков, представления которого не свободны от крупных недостатков (на них справедливо указал гениальный юноша Н. А. Добролюбов), может быть охарактеризован как один из тех натуралистов России 40-х годов, которые внесли свою долю в подготовку трактата Сеченова. Возможно, что само название «Рефлексы головного мозга», краткое и блестящее по выразительности, возникло не без участия статей Волкова, называвшихся «Физиология человеческого мозга». В последних статьях читаем: «Мозг есть необходимое и главное

орудие умственных, чувственных и инстинктивных побуждений». В то время цитированная мысль оспаривалась Флурансом, который соединял талант физиолога-вивисекциониста с тенденциями антиэволюциониста-зоопсихолога, защитника первичных по природе и потому непознаваемых инстинктов. Даже Рулье не был абсолютно уверен, что психика связана с головным мозгом, заявляя, что «животное не есть. . . холодное чисто материальное создание» (1850) и что декапитированные животные могут обнаруживать акты поведения. К слову «душа» животных Волковым делается пояснение, что под этим им понимается «начало чисто материальное». А. Э. Пфлюгер в те же годы (Pflüger, 1853) допустил наличие нематериальной души даже у спинномозговых лягушек как организующего рефлексы начала. М. Волков развивает тезис о том, что «нравственная свобода человека зависит от материального состояния его мозга». Близкого мнения держался и Сеченов, только в другой форме и с учетом воздействия окружающей среды. «Допустив, что проявление какой-либо способности может произойти без материальных средств для этого проявления, — резонно пишет Волков, — мы допустили бы следствие без причины, механическое действие без сопротивления и т. п. нелепости». К сожалению, эти суждения носили декларативный характер. Как говорят очерки Волкова, наблюдение анатомической формы мозга, так сказать церебральная микроскопия, при произвольности психологического анализа, при недооценке роли внешних раздражений и при отсутствии правильных физиологических пониманий механизма нервных процессов не создает физиологии человеческого мозга.

Но тогда, когда уходила в прошлое краниоскопия, в России нарождалась микроскопия мозговых структур. Именно в середине 50-х годов появились работы Ф. В. Овсянникова о тонком строении ц. н. с., привлекая к себе внимание между прочим французских и английских ученых. Г. Г. Льюис — автор «Физиологии обывденной жизни» (1862), трижды публиковавшийся в России — весьма заинтересовался утверждениями Овсянникова о том, что нервные клетки как спинного, так и головного мозга имеют одинаковое строение. «А так как, — пишет Льюис, — узловое вещество спинного мозга имеет строение, сходное со строением. . . головного мозга, то оба эти вещества должны иметь и общее свойство» (Льюис, 1862). Но важнейшим свойством спинного мозга признавалось свойство рефлекторной возбудимости. Не позволяли ли факты Овсянникова прийти к заключению, что рефлекторная возбудимость необходимо свойственна и веществу головного мозга? А это совсем уже близко к мыслям Сеченова.

Все приведенное свидетельствует о том, что в первой половине прошлого века в России подверглись всестороннему обсуждению как исходные положения рефлекторного учения, так и положения примитивного психоморфологизма (краниоскопии). Физиче-

ская доктрина жизни и поведения в связи с этим получила дополнительное эмпирическое обоснование и приобрела новый вид. Но и в старой форме идея механистического естествознания продолжала волновать умы. Концепция животных-автоматов была известна декабристу И. Д. Якушкину. Французских энциклопедистов пропагандировал патолог и судебный медик Д. Е. Мин, как об этом пишет Сеченов в автобиографических записках. Славянофил А. С. Хомяков (1859), с которым мог видаться Сеченов (Коштоянц, 1945), в стиле классического картезианца отрицал всякий вид ощущений у животных, принимая одновременно «отражающую» вещественные перемены деятельность центров, другими словами, молча соглашаясь с существованием рефлексов у животных. Следует заметить, что философ Хомяков был более механистичен в своих биологических взглядах, чем сам Декарт. Именно Декарт в одном из писем заявил: «Я не отрицаю жизни ни у какого животного. . . Я даже не отрицаю у них ощущения, насколько это зависит от органов тела. Итак, мое мнение не слишком жестоко» (Descartes, 1649). Эти слова были опубликованы и в русском переводе. Знал ли о них Сеченов? Если и не знал, то всем ходом естественнонаучной и философской мысли России он ставился перед необходимостью как нейрофизиолог понять в единстве работу мозга человека и животных. В этом ему не могли не помочь идеи А. И. Герцена и демократов-публицистов, группировавшихся вокруг журнала «Современник» (Н. Г. Чернышевский, М. А. Антонович).

В 50-х годах в стенах Московского университета мысли Сеченова сосредоточивались на вопросах свободы поступков или их детерминированности, стабильности функций и форм или их изменчивости и эволюции, автономности живых организмов или их неразрывной связи с внешней средой, наконец, на самостоятельности организованного вещества мозга и психики или на их единстве. Но вышерассмотренных, во многом противоборствующих влияний было недостаточно, чтобы обеспечить «процесс резкого перехода» (Коштоянц, 1952) Сеченова на материалистический путь мышления в физиологии. Победа декартовских установок в «Рефлексах головного мозга» была подготовлена годами обучения Сеченова в Главном инженерном училище в Петербурге. Громадное значение этих лет для научной деятельности Сеченова выясняется только сейчас. Инженерное училище дало то, чего не мог дать медицинский факультет: знание математики, физики и химии, навыки количественных расчетов, стремление оценивать события «горнилом, весами и мерой».¹ Математика в этом училище излагалась группой отличных преподавателей, среди которых выделялся акад. А. В. Остроградский, крупнейший ученый, установивший

¹ Слова Е. А. Баратынского (1839).

важные закономерности движения механических систем. Химию читал превосходный специалист П. А. Ильенков, знаток вопросов технической химии, сотрудник журнала «Современник» по от-делу науки, человек разносторонних интересов (по свидетель-ству К. А. Тимирязева, он в 1867 г. изучал «Капитал» К. Маркса). В преподавании химии Ильенков опирался на Руководство петер-бургского академика Г. И. Гесса, прославившегося открытием основного закона термохимии. Последнее издание этого Руко-водства в 1849 г. вышло с дополнениями Ильенкова. В книге Гесса критиковалась «жизненная сила» и доказывалось, что «органи-ческие вещества соединяются по тем же законам, как и неоргани-ческие», и что «действие самих органических процессов относи-тельно превращений, которые они претерпевают, суть действия чисто химические». Громадное значение этого положения для фи-зиологической науки не требует разъяснений. Сеченов также ос-новательно изучал физику, вероятно, по учебнику Э. Х. Ленца — петербургского академика, известного работами по электриче-ству.

Наличие физико-математической и химической подготовки делает понятным недовольство Сеченова лекциями по физиоло-гии в университете в Москве, в которых, по его словам, «и помина не было о том, что физиология есть прикладная физико-химия» (1907). А в споре с С. П. Боткиным «о сути» жизненных явлений он считает «началом всех начал молекулы», в сущности повторяя усвоенные еще в ранней молодости представления о «чисто» хими-ческой природе всех органических процессов. Эта же мысль вво-дится им в тезисы докторской диссертации в формулировке: «единственный возможный принцип патологии есть молекуляр-ный». В приведенных суждениях получили выражение мысли не только врача, окончившего Московский университет, но и инже-нера, прошедшего ряд лет в стенах Инженерного замка в Петер-бурге, ученика блестящей плеяды петербургских физиков и хими-ков. Именно физико-технические знания и навыки явились той точкой опоры, на которой Сеченов укрепил рычаг логики при объяснении физиологических феноменов в стремлении «понять организм совершенно теми же приемами, как инженер и физик изучает и понимает любой предмет своих специальных изыска-ний. . .» (Ухтомский, 1940). Чтобы понять работу животного как своеобразно устроенной машины, Сеченов должен был пой-ти дальше Декарта в понимании машины. Для него обязатель-ной частью машины являются «автоматические регуляторы», которые приводятся в действие «измененными условиями в состоя-нии или ходе машины», а животное, говоря современными терми-нами, — самоорганизующаяся машина с запоминающим устрой-ством.

В этом понимании он близок к идеям кибернетики, значитель-но опередив свою эпоху. Известный английский исследователь

У. Байлисс (Bayliss, 1915), например, продолжал противопоставлять в физико-химическом плане животных и машины много десятилетий спустя. «Животные и растения, — писал Байлисс, — единства во времени в такой же мере, как и в пространстве, — их можно сравнить с мелодией в музыке, тогда как машины только единства в пространстве».

Экспериментальные достижения Сеченова создали все основания для расширенного и обогащенного понимания машин. Именно ему принадлежат открытия процессов торможения и суммации в ц. н. с., а также подчеркивание роли мышечной чувствительности в работе. Значение центрального торможения понятно само собой. Мышечная чувствительность выступила в качестве «обратной связи» исполнительных органов с мозгом. Открытие суммации возбуждений создало основания для физиологического понимания памяти (т. е. следов практически бесконечной длительности) как свойства центров и ввело категорию времени и изменчивости в механику нервной системы. То, что было не ясно В. Вундту, т. е. что в образование рефлексов органически входит запоминание следов, было очевидным для Сеченова. В этом признании высочайшей пластичности головного мозга Сеченов значительно опередил Э. Геринга (1873) с его оценкой памяти как функции органической материи. Само же признание суммации (а следовательно, памяти) свойством нервных центров устраняло возражения против распространения механизма рефлексов на высшие нервные акты, связанные с психическим компонентом. Этим не решался вопрос о психике как новом качестве особым образом организованной материи мозга, что ясно понимал А. И. Герцен (1846), который писал: «Категория количества — одно из существенных качеств всего сущего, однако она не исчерпывает всего качественного». Эту мысль он затем развил в «Письме сыну».

Сеченовские идеи получили широкое распространение в России. О них узнали в Германии (не упоминая Сеченова при этом). В Англии и Америке «Рефлексы» Сеченова не были замечены. И только в наши дни Дж. Фултон (Fulton, 1959), известный физиолог и историк, отдал должное Сеченову, выразив чувства уважения и восхищения его деятельностью невролога. Значительный интерес к идее рефлексов головного мозга был проявлен во Франции, где еще в 1882 г. Ш. Рише стал писать о «психорефлексах». В русской литературе термином «психический рефлекс» пользовались В. Я. Данилевский, И. А. Сикорский и некоторые другие. Его один раз употребил в 1903 г. в прениях И. П. Павлов («существовать рефлексу более сложному — психическому»), сразу же поняв его неудовлетворительность с физиологической точки зрения. Но французский ученый не отказывался от этого термина никогда. Через 40 лет он вспомнил его в статье, написанной в честь И. П. Павлова (Рише, 1925). Рише принадлежит первое за рубежом совершенно ясное признание заслуг Сеченова в выдвигании идеи

рефлексов с психическим компонентом. В 1886 г. на страницах «Славянского архива биологии» («Archives slaves de biologie»), издававшегося в Париже на французском языке им и приват-доцентом Петербургского университета М. Э. Мендельсоном, он печатает рецензию на парижское издание книги Сеченова «Психологические этюды» (1884 г.), в которой пишет: «Психорефлекс, что звучало раньше как бессмыслица, через 20 лет после работы русского физиолога сделался истиной почти банальной; и этим мы обязаны Сеченову».

В XIX в. публикуется и много возражений на концепцию Сеченова. Некоторые из них были критически рассмотрены Е. А. Будиловой (1960) в плане задач и интересов психологической науки. Имеются все основания сказать, что эти возражения не задевали нисколько концепцию рефлексов головного мозга как детерминированных интегральных актов ц. н. с. Она выдержала испытания времени, холод критических выступлений, как и жар похвал. Однако то, что ее создатель не предложил одновременно и экспериментального метода для ее разработки, превратило данную концепцию, употребляя слова Рише, в «истину почти банальную». И могучее обобщение, растворившись в неопределенных «психорефлексах», к концу XIX в. стало терять свою живительную силу для физиологической науки. Да и откуда ему было черпать энергию? Не из опытов ли на лягушках или опытов на собаках с экстирпацией коры?

В результате в объяснении сложных рефлекторных актов продолжал сохраняться психологический подход. Даже И. П. Павлов, захваченный общим движением мысли в 90-х годах, говорил о «психическом слюноотделении», о «страстном желании еды», о чувствах подопытных животных, т. е. применял выражения, правильно обозначавшие естественные явления, но физиологически непродуктивные. Потребовались годы напряженного думания, чтобы (в 1902 г.) И. П. Павлов пришел к заключению, что «физиолог должен идти своим путем» (1926), и в результате гениального взмаха мысли трансформировал понятие сеченовских рефлексов головного мозга в конкретную и могучую идею условных рефлексов, базирующихся на естественнонаучном эксперименте, доступных измерению и проверке.

ЛИТЕРАТУРА

- Анохин П. К. 1945. От Декарта до Павлова. М.
Асмус В. Ф. 1956. Декарт. М.
Баратынский Е. А. (1839). Полн. собр. соч., СПб., 1914, 1 : 156.
Будилова Е. А. 1960. Борьба материализма и идеализма в русской психологической науке. М.
Волков М. 1847. Физиология человеческого мозга. Отечеств. зап., 55 : 34.
Волков М. 1848. Физиология человеческого мозга. Отечеств. зап., 57 : 71.
Геринг Э. 1873. Память как общая функция органической материи. М.

- Герцен А. И. (1846). Письма об изучении природы. Избр. философ. произв., 1, М.—Л., 1946 : 259.
- Гесс Г. 1849. Основания чистой химии. СПб. : 603.
- Декарт Р. (1649). Страсти души. Избр. произв., М., 1950 : 595.
- Зубов В. П. 1956. История естественных наук в России (XVIII и первая половина XIX века). М.
- Кавелин К. Д. 1871. Задачи психологии. М.
- Каннабих Ю. В. 1929. Исторические пути френологии и судьба ее творца. Клинич. мед., 2 : 65.
- Кантемир А. (1740). Примечания к кн.: Фонтенелль. Разговоры о множестве миров. СПб., 1802.
- Карус К. Г. 1844. Основания краииоскопии. СПб.
- Квасов Д. Г. 1954. Физиологические идеи Е. О. Мухина. (К истокам концепции нервизма). Физиол. журн. СССР, 40, 1 : 115.
- Квасов Д. Г. 1961. Ломоносов и физиологическая наука. Физиол. журн. СССР, 47, 12 : 1457.
- Коштойац Х. С. 1945. И. М. Сеченов. М.—Л.
- Коштойац Х. С. 1952. Сеченов в борьбе за материалистическое изучение психических процессов. Приложение к кн.: И. М. Сеченов, Избр. произв., 1, М. : 623.
- Ломоносов М. В. (1743). Из заметок по корпускулярной философии. Избр. произв., М., 1950 : 95.
- Ломоносов М. В. (1746). Из вольфганской экспериментальной физики. Избр. произв., М., 1950 : 125.
- Лурья А. Р. 1962. Высшие корковые функции человека. М.
- Льюис Г. Г. 1862. Физиология обыденной жизни. М.
- Микულიнский С. Р. 1957. Из истории учений о деятельности нервной системы в первой половине XIX века в России. Тр. Инст. ист. естеств. и техн., 14 : 114.
- Моисеев Н. Д. 1961. Очерки развития механики. М.
- [Мухин Е. О.] Muchin E. O. 1804. De stimulis corpus humanum afficientibus. Gottingae.
- [Овсянников Ф. В.] Owsjannikow Ph. W. 1854. Disquisitiones microscopica de medullae spinalis textura. Dorpat.
- Павлов И. П. (1926). Лекции о работе больших полушарий головного мозга. Полн. собр. соч., 4, М.—Л., 1951 : 1.
- Павлов И. П. (1932). Ответ физиолога психологам. Полн. собр. соч., 3, 2, М.—Л., 1951 : 173.
- Радищев А. Н. (1792—1796). О человеке, о его смертности и бессмертии. Избр. соч., М.—Л., 1949.
- Райков Б. Е. 1955. Русские биологи-эволюционисты. М.—Л.
- Рише Ш. (1882). Опыт общей психологии. СПб., 1895.
- Рише Ш. 1925. Рефлексы психические. Рефлексы условные. Сб., посвящ. 75-летию Павлова, М.—Л. : 35.
- Рулье К. Ф. (1850). Избр. биолог. произв., М., 1954 : 200.
- Сеченов И. М. 1866. Рефлексы головного мозга. 2-е изд., СПб.
- [Сеченов И. М.] Setchenov I. 1884. Etudes psychologiques. Paris.
- Сеченов И. М. 1907. Автобиографические записки. М.
- Соболь С. Л. 1949. История микроскопа. (Приложение). М.—Л.
- Тереховский М. (1775). О наливочном хаосе Линнея. Цит. по: Соболь, 1949.
- Ухтомский А. А. (1940). И. М. Сеченов в Ленинградском университете. Собр. соч., 6, Л., 1962 : 131.
- Филомафитский А. М. 1840. Физиология, 2, М.
- Флуранс П. 1859. Об инстинкте и уме животных. СПб.
- Хомяков А. С. 1859. Русская беседа, 1.
- Чистович И. 1868. Феофан Прокопович и его время. СПб.
- Шиллинс Ю. А. 1960. Мухин и анатомо-физиологическое направление в медицине. М.

- Эйлер Л. (1768). Письма о физических и философских материях, 2. СПб., 1791.
- Bayliss W. M. 1915. Principles of general physiology, 3. London.
- Descartes R. (1649). Oeuvres, 10, Paris, 1825 : 208.
- Pflüger E. 1853. Ueber die sensorischen Funktionen des Rückenmarks. Berlin.
- Fulton J. F. 1959. Historical development of physiologic thought. New York.
- Richet Ch. 1886. Archives slaves de biologie, 1 : 212.

ОСНОВОПОЛАГАЮЩИЕ ИДЕИ МАТЕРИАЛИСТИЧЕСКОГО УЧЕНИЯ О ДЕЯТЕЛЬНОСТИ МОЗГА

Л. Г. Ворониц

Чем прогрессивнее человеческая мысль, тем она менее уязвима; ее нельзя сжечь на костре, заточить в темницу, изгнать из общества. История книги И. М. Сеченова «Рефлексы головного мозга», борьбы вокруг идей этой книги, хорошо известна. «Рефлексы головного мозга» сразу же стали достоянием прогрессивно мыслящих людей. В этом теоретическом исследовании сторонники русского революционно-демократического движения увидели небывалую до тех пор по новизне, ясности и логичности силу научной мысли, направленную против официальных философских, психологических и религиозных представлений о психике. В нем лучшие умы того времени нашли основу для развития естественно-научных взглядов на психическую деятельность человека, новой науки о мозге.

Не без основания многие считают, что именно И. М. Сеченов имел в виду В. И. Ленин, приводя в качестве примера научный путь мышления «научного психолога», который «отбросил философские теории о душе и прямо взялся за изучение материального субстрата психических явлений — нервных процессов» (Ленин, 1894).

Да, несомненно, Сеченов был научным психологом, а его труд «Рефлексы головного мозга» может быть назван введением в научную психологию, но прежде всего это — первый физиологический труд, по-новому рассматривающий функцию головного мозга.

Н. Е. Введенский, характеризуя этот труд своего учителя, пишет о нем в 1906 г., как о «сочинении, доставившем ему (автору, — Л. В.) обширную известность среди читателей образованного общества. Появление этого сочинения было в истинном смысле слова сенсационным явлением как по смелости и новизне

излагаемых идей, по увлекательному изложению трактуемых вопросов, так и по тем цензурным затруднениям, которые ставились появлению этого произведения в печати» (Введенский, 1906).

И. П. Павлов, последователь и преемник физиологических взглядов Сеченова, творчески их развивший, показавший их научную силу, назвал «Рефлексы головного мозга» «гениальным взмахом сеченовской мысли», «классическим произведением», «талантливой брошюрой», в которой была сделана «чрезвычайная попытка» «представить себе наш субъективный мир чисто физиологически». Павлов постоянно подчеркивал выдающуюся роль Сеченова как основоположника отечественной физиологии, называл его «отцом русской физиологии». В 1912 г., открывая посвященное его памяти заседание Общества русских врачей, Павлов говорил: «Такая крупная, яркая и ценная личность, как Иван Михайлович Сеченов, должна жить в памяти потомства, служа постоянным возбудителем сменяющихся поколений» (Павлов, 1907).

«Рефлексы головного мозга» получают блестящую оценку не только от учеников и последователей Сеченова, но и от лиц, принадлежащих к другим физиологическим школам, и от представителей других наук.

Об исключительном значении этой книги свидетельствует тот факт, что она до сих пор, несмотря на то что прошло 100 лет со дня ее выхода в свет, служит настольной книгой для физиологов, медиков, биологов, философов, педагогов и психологов.

В связи с юбилейной датой возникает желание еще раз подчеркнуть самое главное в содержании этого труда и попытаться показать, почему интерес к нему с годами не уменьшается, а возрастает. Времени написания книги «Рефлексы головного мозга» предшествует период научного творчества Сеченова, когда им были сделаны фундаментальные открытия в области физиологии. Среди них прежде всего следует назвать экспериментальное доказательство существования процессов торможения внутри центральной нервной системы. В «Рефлексах» Сеченов задался целью, как он пишет в начале книги, «пустить в общество несколько мыслей относительно психической деятельности головного мозга, мыслей, которые еще никогда не были высказаны в физиологической литературе по этому предмету» (Сеченов, 1863 : 146).

Он поставил задачу на основании знания некоторых «физиологических законов нервной деятельности», фактов из области физиологии органов чувств и научного анализа явлений поведения человека в повседневной обстановке показать «возможность приложения физиологических знаний к явлениям психической жизни». Будучи уверен в том, что всякий психический акт рождается под влиянием какой-либо внешней причины и что его внешним выражением служат движения организма, И. М. Сеченов построил детерминистическую схему работы головного мозга. К централь-

ному явлению этой схемы относится рефлекторный акт, состоящий из трех звеньев: возбуждения «чувствующего нерва», возбуждения мозгового центра и возбуждения мышцы. Все мышечные движения, как это и было принято в физиологии и психологии, он разделил на две группы: невольные и произвольные. Главнейшая задача его исследования — доказать вопреки обычным взглядам, что эти два рода движений имеют общий принцип работы — рефлекторный.

Прежде всего на примере спинномозговых рефлекторных актов рассматривается механизм невольных движений и выясняется, что в их рефлекторном механизме невозможно сомневаться: они машинообразны, их механизм и есть рефлекс. Затем он констатирует факт, что по нервам от головного мозга идет «влияние на отражательные движения, то усиливающее, то ослабляющее их». «Чувственное возбуждение» при этом может вызывать «сознаваемые ощущения», но может их и не быть. В случае «психического осложнения» рефлекса отношения между силой возбуждения и напряженностью движения бывают непостоянны, они подвержены колебаниям.

Подробное описание физиологического механизма невольных движений, к которым относятся рефлексы обезглавленных животных, движения спящего человека, невольные движения, заторможенные или усиленные под влиянием «психического момента», Сеченову потребовалось для того, чтобы разобраться в сложном и страшно запутанном мире «произвольных движений».

Сеченов, приступая к описанию и к теоретическому физиологическому анализу этих движений, предупреждает читателя, что из-за отсутствия экспериментальных данных ему часто придется «выходить из роли физиолога». В значительной степени это действительно так. Во второй и основной главе своего труда Сеченов часто делает психологические и философские обобщения, вытекающие из небольшого фактического материала и из последовательно материалистических взглядов на психику. Эти обобщения в нашей отечественной литературе многократно получали признание и подтверждение. Они имеют большое научное значение для материалистической философии и психологии. Сеченову эти общие взгляды помогали и как бы дополняли экспериментальные факты, на основе которых он строил глубокие по своему содержанию физиологические заключения, имевшие характер научного предвидения.

При описании интересующего его предмета и при изложении своих и критическом разборе чужих взглядов Сеченов пользуется двумя интересными приемами исследования. Во-первых, прежде чем начать критику чуждых ему взглядов, он объективно, тщательно, ясно, со всей добросовестностью излагает их. Описывая чуждые ему психологические взгляды на произвольные движения, он замечает: «... я скорее усиливал, чем ослаблял существующие

в обществе понятия о произвольности». Во-вторых, анализ любого явления он начинает с самых простых его форм. Поэтому выяснение механизмов произвольных движений взрослого человека он предваряет анализом процесса становления их у ребенка. В этом приеме Сеченова нельзя не видеть впервые вводимый им в физиологию мозга эволюционный принцип анализа сложных форм деятельности мозга.

Сеченов, прежде чем подробно рассмотреть это понятие в свете физиологических представлений, старается доказать, что не может быть произвольного движения без «чувственного возбуждения». Подробно прослеживая процесс проявления «ассоциаций ощущений» у ребенка, он отмечает, что благодаря совпадению во времени ощущений создаются зрительно-осязательные, мышечно-осязательные, зрительно-слуховые и другие связи и что «рефлексы со слуха на язык начинают у него (у ребенка, — Л. В.) под влиянием изучения принимать определенные формы». В конечном итоге «заученный последовательный ряд рефлексов ведет к очень полному представлению предмета, к знанию в элементарной форме» (Сеченов, 1863 : 175). За этим выводом следует логически обоснованное всем ходом анализа процесса образования ассоциаций заключение, что «элементарные конкретные знания», «представления о предметах» соответствуют «деятельности центрального элемента отражательного аппарата» (стр. 176).

Сеченов не видит в активных действиях ребенка «стремления его к внешнему миру» ничего такого, что нарушало бы стройность представления о рефлекторном характере и детерминированности явлений его поведения. Он показывает, что это активное стремление ребенка тоже рефлекторно. Следовательно, его наличие ничего не изменило, «к ряду рефлексов прибавился еще один рефлекс» (стр. 177). Также механизм восприятия сложных предметов может быть представлен как сложная система рефлексов, построенная на том, что конкретные «представления» «из всех чувств могут ассоциироваться между собой». Нужно заметить, что механизмом «представления» Сеченов считает рефлекс и по существу эти два понятия отождествляет. Даже в том случае, когда представления усилены, т. е. имеет место аффект, что осуществляется «совершенно так же (т. е. путем привычного рефлекса), . . . через это существование уже число психологических актов увеличивается во многие—многие тысячи раз». Наряду со сложными ассоциациями существует и процесс «дизассоциаций».

Далее, на основе представлений о рефлекторных механизмах работы головного мозга Сеченов впервые в истории науки предпринимает попытку рассмотреть физиологическую природу образов, речи, памяти, самосознания, мысли, ощущения, испуга, страстности и других понятий, эмпирически установленных людьми и используемых ими в обыденной жизни. Его могучий ум с предельной ясностью формулирует выводы из сопоставления

фактов и логических заключений о рефлексорной природе сложных ассоциаций представлений, т. е. центральных процессов отражения внешних воздействий. Согласно его взглядам, человек думает «образами, словами и другими ощущениями». При этом процесс артикулирования, перенимаемый в результате инстинктивного стремления ребенка подражать речи взрослых, основан на ассоциации ощущений, возникающих при сокращении «голосовых» и «разговорных» мышц со слуховыми ощущениями от собственных звуков. Осмысленность речи ребенка зависит преимущественно от различных ассоциаций — слуховых, зрительно-осязательных. Чем богаче комбинация этих ассоциаций, тем сильнее выражена осмысленность речи.

Мысль он считает укороченным рефлексом, не имеющим эффекторного звена, потому что оно заторможено, задержано. Аффекты — это тоже рефлексы, но проявляющиеся наоборот, в усиленном виде в результате широкого распространения возбуждения. Внимание, выражающееся в виде прислушивания, рассматривается И. М. Сеченовым как явление заученного невольного движения, а память — как сохранение следов ощущений. Благодаря памяти «спланивается, склеивается всякое предыдущее со всяким последующим». Память охватывает «все психические рефлексы, начиная от самых простых до ассоциированных в течении целого дня» (Сеченов, 1863 : 185). Зрительную и осязательную память Сеченов называет пространственной, а «слуховую и мышечную — памятью времени».

В понятие ассоциации ощущения Сеченов вкладывал представление о цепи рефлексов, в которой «конец каждого предыдущего сливается с началом последующего во времени» (стр. 189). Мышечным ощущениям, возникающим от движения мышц речевого аппарата он придавал особое значение. «Мне даже кажется, — писал Сеченов, — что я никогда не думаю прямо словом, а всегда мышечными ощущениями, сопровождающими мою мысль в форме разговора» (стр. 189).

Подробно рассмотрев возможные механизмы ряда психических явлений, неразрывно связанных с произвольными движениями, Сеченов приходит к выводу, что эти движения осуществляются по тому же рефлексорному принципу, что и невольные движения. Результаты обсуждения особенностей обоих видов движений как внешнего выражения работы головного мозга привели И. М. Сеченова к выводу, что представление о мысли без чувственного возбуждения есть «величайшая ложь».

«Первоначальная причина всякого поступка, — пишет он, — лежит всегда во внешнем чувственном возбуждении, потому что без него никакая мысль невозможна» (стр. 198). Затем следует другой важнейший вывод: «все акты сознательной и бессознательной жизни по способу происхождения — суть рефлексы». Вот почему заглавие книги вполне соответствует ее научному содержанию.

Первоначальное название книги «Попытки свести способ происхождения психических явлений на физиологические основы», испугавшее царского цензора, было лучше, оно выражало, кроме того, и весь научно-философский замысел автора.

«Рефлексы головного мозга» в наше время вызывают не меньший, а больший интерес, чем в годы своей первой публикации. Это, разумеется, не умаляет проницательности ума современников И. М. Сеченова, высоко оценивших его труд, а только показывает, что идеи, высказанные в нем, намного опередили существовавший тогда уровень науки. Огромный интерес, проявившийся к «Рефлексам головного мозга» при первом издании этой книги, объясняется революционной новизной идеи, сокрушавшей многовековые догмы о независимости духа от материи и организма от среды. Интерес к этому труду в наше время вызывается не только этим, но и тем, что научные идеи Сеченова, в значительной степени подтвержденные дальнейшим развитием физиологии головного мозга, содержат в себе источник новых экспериментальных замыслов и теоретических обобщений. Павлов, испытавший на себе сильное влияние идей Сеченова, создал учение о высшей нервной деятельности, знание которого позволяет по-настоящему оценить значение, как их нередко называют, физиолого-психологических и философских трудов Сеченова и, разумеется, прежде всего «Рефлексов головного мозга».

Только знание основных законов работы головного мозга, вскрытых Павловым и его школой, дает возможность понять гениальность сеченовских предвидений и таящуюся в них движущую силу научной мысли. Вот почему мы сейчас можем легко обнаружить в его сочинении общие представления о характере взаимодействия возбуждения и торможения, о замыкании временной связи, об иррадиации, концентрации, и взаимной индукции возбуждения и торможения, об анализе и синтезе раздражений и ответной деятельности организма, о законе силы, двух сигнальных системах, индивидуальных или типологических особенностях высшей нервной деятельности, о путях онтогенетического и филогенетического развития этой деятельности, о кинестетических раздражениях, действующих по принципу обратных связей и о ряде других явлений и закономерностей, причиняющих немалое беспокойство современным исследователям. Но не только в этом значение сеченовского труда.

Пожалуй, самое главное его значение для современного исследователя состоит в том, что знание его общей направленности, мысли по частным вопросам вселяют уверенность в необходимости при любом экспериментальном приеме сводить способ происхождения психических явлений на физиологические основы, или, как говорил Павлов, осуществлять наложение непространственных психологических понятий на пространственную физиологическую канву. Наибольший интерес вызывает центральный вопрос кон-

цепции Сеченова — механизм рефлексов головного мозга. Этот вопрос остался центральным и в учении Павлова о работе больших полушарий головного мозга, об условных рефlekсах, он остается главнейшим и в наше время.¹

Однако этот интерес к механизмам условного рефlekса теперь значительно расширился, он вышел за пределы сопредельных с физиологией наук, тех наук, предметом которых издавна считается структура и функция мозга. Эти механизмы стали привлекать внимание лингвистов, математиков, кибернетиков, техников и других специалистов, полагающих, что законы работы мозга могут быть использованы в самых различных технических и прикладных областях знания.

Интересно, что Сеченов, как бы предвидя плодотворность связи физиологии головного мозга и техники, считал, что «мысль о машинности мозга» для натуралиста — «клад». Подобно тому как натуралист, знакомый с принципами устройства машин, зная начало и конец деятельности новой машины, с закрытыми глазами может создать «приблизительно верное понятие об устройстве этой машины и об ее действии» (Сеченов, 1863 : 149), он может создавать представление и о работе мозга. Однако нужно иметь в виду, предупреждает Сеченов, что мозг — «самая причудливая машина в мире», поэтому следует быть осторожным в своих выводах.

Несмотря на широкий интерес в наше время к этим идеям, не все исследователи согласны со взглядом Сеченова, Павлова и их последователей об универсальности рефlekторного принципа в работе головного мозга, о рефlekторной природе психики.

Нет надобности распространяться по поводу тех, кто полностью отрицает значение этого принципа. Ошибочность и ненаучность такого отношения очевидна, но между этой точкой зрения и концепцией Сеченова—Павлова существуют такие взгляды, которые, не отрицая рефlekторных механизмов работы головного мозга, в разной степени стараются ограничить их значение в высшей нервной или психической деятельности. К сторонникам этой «промежуточной» точки зрения относятся все те исследователи, которые не решаются отрицать совершенно очевидное значение условного рефlekса как принципа обучения, приобретения индивидуального опыта, но находят возможным утверждать, что существуют еще, кроме того, механизмы более высокого уровня. Вместе с тем об этих механизмах они ничего конкретного сказать не могут за исключением того, что психическая деятельность сложнее, чем ее можно себе представить, исходя из рефlekторной теории. Очевидно, чтобы оправдать это заключение, рефlekторная

¹ Совершенно прав П. Рожер, научный консультант ЮНЕСКО, когда он в своем обзоре современного состояния науки, опубликованном в 1961 г., называет проблему «павловского феномена условного рефlekса» в числе семи важнейших проблем современной физиологии.

теория упрощается до взглядов первых ассоцианистов — английских врачей и философов Гартли и Пристли.

Кстати сказать, идеи этих мужественных для того времени естествоиспытателей, несмотря на их наивность, имели больше научных оснований, чем рассуждения некоторых современных физиологов и психологов о специфичности, особенности психики и о своеобразных отличиях психической деятельности от высшей нервной деятельности. Противопоставление этих деятельностей происходит в силу ложной уверенности, что условный рефлекс — это только физиологическое явление, но что, кроме того, существуют явления более высокого уровня мозговой деятельности. Такому взгляду способствуют различного рода «новые» концепции о структуре рефлекса, будто бы лучше рефлекторной теории объясняющие и рефлекс, и поведение в целом. В данном случае с целью дискредитации этой теории современное представление о рефлексе упрощается, и оно отождествляется с лекартовской схемой отражения организмом внешних воздействий.

В качестве примера таких «новых» схем можно привести схему замкнутого «на себя», «кольцевого» рефлекса. В ней некоторые детали так называемый дуги двигательного условного рефлекса, известные еще И. М. Сеченову как «ощущения», возникающие при движении мышц, выдаются за «замкнутую» дугу рефлекса, в которой будто бы вращается возбуждение. Конечно, такое представление о рефлексе выгодно тем, кто мечтает найти доказательство наличия внутренних, спонтанных процессов, независимых от условий, окружающих организм, и осуществляющихся не по рефлекторному принципу, а по какому-то иному, особому принципу вроде «физиологической активности» и тому подобных категорий, будто бы находящихся вне компетенции физиологии.

Однако при ближайшем рассмотрении этой схемы «кольцевого» рефлекса, замкнутого «на себя», оказывается, что включенный в нее компонент, или звено, основанное на кинестетической рецепции, не уничтожает принципа рефлекса. Аfferентная часть двигательного условного рефлекса, как известно, комплексная, в нее включаются нервные элементы, воспринимающие и объединяющие импульсы от внешних и кинестетических рецепторов. С познавательными целями можно мысленно разделить эти две аfferентации, и тогда из двигательного рефлекса как бы вычленился кинестетический рефлекс, но и он оказывается «не замкнутым», потому что в нем есть «начало» в рецепторах мышц, связок, сухожилий и «конец» в рабочих элементах мышцы. Конечно, схематически его можно представить как «кольцо»: мышца сокращается, возникающие при этом кинестетические импульсы, поступающие в двигательно-кинестетический анализатор, а оттуда снова в мышцу, и этот цикл повторяется снова и снова. Однако это только голая схема, изолирующая один из компонентов рефлекса от рефлекса и от всего организма. На самом деле это «кольцо»

включено в открытую систему двигательного условного рефлекса, через которую поступает внешняя энергия, трансформирующаяся в нервные импульсы, в свою очередь претерпевающие изменения при взаимодействии анализаторных систем. В силу этого очень трудно себе представить, что одно и то же возбуждение циркулирует в этом гипотетическом кольце.

Представление о некоторых особенностях структуры двигательного условного рефлекса по сравнению, например, с секреторным, обусловленных наличием в этой структуре кинестетического компонента, давно уже вошло в рефлекторную теорию. Оно основано на взглядах Сеченова и Павлова о роли кинестезии в формировании двигательного акта и цепи рефлекторных реакций, а также на результатах дальнейших работ их последователей. Больше того, Павлов считал, что этот принцип афферентации свойствен и другим органам и тканям. Отвечая в 1932 г. американскому психологу Эдвину Р. Газри на упрек в том, что физиологи, рассматривая некоторые явления в нервной деятельности, стремятся забыть о центrostремительных импульсах от двигательного аппарата, Павлов писал, что он имеет в виду не только эти импульсы, но считает «более чем вероятным существование их даже для всех тканей, не говоря об отдельных органах. По моему мнению, весь организм со всеми составными частями может давать себя знать большим полушариям» (Павлов, 1938 : 539).

Разумеется, с развитием физиологических исследований могут быть вскрыты такие детали внутренних механизмов временной связи, о которых мы сейчас и не подозреваем, но от этого рефлекторный принцип регуляции и саморегуляции головного мозга не перестает быть рефлекторным. Может быть, мы уже сейчас благодаря успехам биохимии и гистохимии на пороге открытия физико-химических превращений, лежащих в основе замыкания временной связи. Не исключена возможность, что навеянная веком электричества схема замыкания по принципу коммутации телефонной станции окажется наивной по сравнению с новыми представлениями, которые возникнут в связи с открытием физико-химических основ нервного процесса. Еще более наивным покажется наше теперешнее представление «среднего» звена рефлекторной дуги, которое мы уже давно без особого энтузиазма рисуем в виде линии, соединяющей «очаги» возбуждения. Это может случиться и обязательно случится, но разве от этого изменится рефлекторный принцип работы головного мозга? Конечно, нет. Представление о среднем звене рефлекторной дуги будет изменено и уточнено, а само понятие о рефлексе станет более полным.

В заключение своего выдающегося труда Сеченов отметил, что он разбирал только внешнюю сторону психических процессов. Однако он тут же подчеркивает, что «не зная, что делается в нервах, мышцах и мозговых центрах при их возбуждении, я, однако, не могу не видеть законов чистого рефлекса и не могу не считать

их истинными» (Сеченов, 1863 : 209). Эти слова имеют исключительное значение для современных исследователей, особенно для тех, которые стремятся в поисках ответа на вопрос, что делается в тканях, клетках мозга, заглядывать при помощи тонкой техники в его глубины, забывая при этом об общих принципах и законах его работы.

Исследователь сейчас подходит к познанию внутренних, молекулярных механизмов временной связи. Следует заметить, что идея исследований на молекулярном уровне деятельности организма у Сеченова возникла еще в период работы над докторской диссертацией и была выражена в 1860 г. в одном из тезисов к этой работе. Он писал: «При настоящем состоянии естественных наук единственный возможный принцип патологии есть молекулярный» (Сеченов, 1860 : 133). В этом же труде, кстати сказать, он отстаивал тезис, затем развитый в «Рефлексах головного мозга»: «Все движения, носящие в физиологии название произвольных, — суть, в строгом смысле, рефлективные» (стр. 133). Оба эти тезиса о молекулярном и рефлекторном принципах применительно к физиологии головного мозга приобретают в наше время особую жизненность, перспективность и не противоречат друг другу.

Современным исследователям функций мозга хорошо известно, что многие факты, добытые при помощи развивающихся в последние годы тончайших приемов эксперимента на клеточном и субклеточном, молекулярном, уровнях его деятельности, не противоречат рефлекторной теории Сеченова—Павлова и в большинстве случаев «укладываются» в общие закономерности, вскрытые при ее помощи. Эти исследования, начатые совсем недавно, дали пока еще очень мало фактов, особенно поддающихся обобщению. Тем не менее можно назвать такие, например, явления, весьма сходные с закономерностями работы целостного мозга, как замыкание связи и ее угашение на нейронном уровне, наличие в анализаторах нейронов, воспринимающих раздражения других афферентаций, что подтверждает павловскую гипотезу «центра» и «рассеянных элементов» анализатора. К таким же интересным фактам относится наличие полисензорных нейронов, по-видимому, указывающих на тонкие морфологические основания единства анализа и синтеза.

Существуют и такие факты, которые не «укладываются» в общие представления, созданные рефлекторной теорией, но это только потому, что они «выхвачены» из необычайной сложности явлений. Кроме того, современная техника физиологического эксперимента находится все еще на таком уровне, который позволяет в нейронах любого отдела центральной нервной системы вскрывать главным образом только общие закономерности их деятельности.

Как известно, «Рефлексы головного мозга» оказали влияние не только на Павлова, но и на многих его учеников и последова-

телей. Достаточно в связи с этим упомянуть широко поставленные работы Л. А. Орбели, Х. О. Коштыянца и других по онтогенезу и филогенезу функций нервной системы, К. М. Быкова — по взаимодействию коры и внутренних органов, Н. И. Красногорского — по онтогенезу высшей нервной деятельности ребенка, Н. А. Рожанского — относительно взаимоотношений коры и подкорки. Этот труд оказал влияние на формирование научного мышления и на характер научных исследований И. Р. Тарханова, А. Ф. Самойлова, Н. Е. Введенского, а также его учеников, среди которых в первую очередь следует назвать А. А. Ухтомского, выдвинувшего концепцию доминанты.

Дело, за которое боролся Сеченов, успешно развивается в многочисленных институтах и лабораториях Советского Союза. Направления в работе многих научных коллективов, теперь уже возглавляемых представителями третьего, четвертого и даже пятого поколений физиологов, восходят к выдающемуся труду отца русской физиологии.

Распространение за рубежом новых взглядов на механизм мозговой деятельности также относится к заслугам И. М. Сеченова, впервые теоретически обосновавшего роль рефлекторного принципа в работе головного мозга.

Приведенные примеры показывают, как важно для развития отечественной физиологии головного мозга, чтобы и современные исследователи, используя новейшую технику, собирая как можно больше фактов, не пренебрегали ценнейшим научным наследием, к которому в первую очередь относится рефлекторная теория Сеченова—Павлова и все то, что на ее основе было сделано, а использовали бы это наследие для выяснения новых законов, для развития новых взглядов и теорий.

Гениальные «Рефлексы» Ивана Михайловича не потеряли своей актуальности и в настоящее время, время революционных преобразований в естествознании. Боевой революционный голос Сеченова звучит и сегодня как голос нашего современника, он призывает идти вперед, не бояться трудностей исследования, не трусить перед необходимостью заменить старые взгляды новыми, но он мудро предупреждает при этом, что наши научные традиции с их материалистическими основами должны быть удержаны, сохранены и развиты. И сегодня в «Рефлексах головного мозга», в этом неугасимом светоче творческих мыслей, мы найдем все еще новые идеи, которые зовут нас к новым исследованиям во имя прогресса науки и прогресса нашего общества.

ЛИТЕРАТУРА

Ленин В. И. (1894). Что такое «друзья народа» и как они воюют против социал-демократов? Полн. собр. соч., издание пятое, М., 1960, 1 : 142.

- Введенский Н. Е. (1906). Иван Михайлович Сеченов. В сб.: И. М. Сеченов, И. П. Павлов, Н. Е. Введенский. Физиология нервной системы, 1, М., 1952 : 61.
- Павлов И. П. (1907). Речь председателя общества русских врачей в С.-Петербурге в заседании 22 марта, посвященном памяти проф. И. М. Сеченова. В сб.: И. М. Сеченов, И. П. Павлов, Н. Е. Введенский. Физиология нервной системы, 1, М., 1952 : 49.
- Павлов И. П. 1938. Двадцатилетний опыт объективного изучения высшей нервной деятельности (поведения) животных. М.—Л.
- Сеченов И. М. (1860). Тезисы из диссертации «Материалы для будущей физиологии алкогольного опьянения». В сб.: И. М. Сеченов, И. П. Павлов, Е. Н. Введенский. Физиология нервной системы, 1, М., 1952 : 137.
- Сеченов И. М. (1863). Рефлексы головного мозга. В сб.: И. М. Сеченов, И. П. Павлов, Н. Е. Введенский. Физиология нервной системы, 1, М., 1952.

ЭВОЛЮЦИОННЫЕ ИДЕИ И. М. СЕЧЕНОВА И НЕКОТОРЫЕ ВОПРОСЫ ФИЗИОЛОГИИ НЕРВНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ

Д. А. Бирюков

И. П. Павлов, говоря о том, что крупная и яркая личность И. М. Сеченова должна жить в памяти потомства, подчеркнул в частности, что «одно только беспристрастие заставляет нас признать, что Иван Михайлович заложил поистине краеугольные камни в учении о механизме центральной нервной системы» (Павлов, 1907 : 266).

Изумительный поток открытий, сделанных Сеченовым при изучении физиологии ц. н. с., поражает и сейчас. Центральное торможение, суммация в нервных центрах, центральное последствие, периодичность деятельности нервных центров и, наконец, идея образования условных рефлексов — разве это не подлинные краеугольные камни современной физиологии центральной нервной системы?

Идейное наследие Сеченова так многообразно и содержательно, что, отмечая вместе с мировой научной общественностью столетнюю годовщину опубликования «Рефлексов головного мозга», мы теперь способны более глубоко, чем предыдущее поколение, оценить всю глубину значения этой книги. Следует иметь в виду также, что «Рефлексы головного мозга» не были эпизодом в творчестве Сеченова. Наоборот, правильно оценить его идейное наследие можно, лишь понимая, что «Рефлексы головного мозга» были подготовлены рядом предыдущих его работ. В равной степени многие выдающиеся работы Сеченова в последующем несли на себе глубокое влияние «Рефлексов головного мозга».

Приведенный выше перечень открытых Сеченовым закономерностей, неоднократно, кстати сказать, «переоткрывавшихся» после него за рубежом, не является законченным.

Достаточно сослаться на установленный Х. С. Коштоянцем (1954) факт, свидетельствующий, что приписываемое обычно Фритчу и Гитцигу открытие электрической возбудимости головного мозга, относительно которого В. Я. Данилевский (1915) писал, что оно составило эпоху в науке, было сделано А. И. Тышечким в лаборатории Сеченова. Это же относится к проблеме тонического состояния центров и др.

Исчерпать содержание идей Сеченова, даже пользуясь полным списком его работ, невозможно хотя бы уже потому, что он выступал не только как физиолог, но одновременно и как биолог-эволюционист, как выдающийся психолог и глубокий философ-материалист.

Мы остановимся в этой статье лишь на некоторых эволюционно-биологических идеях Сеченова. Многие отмечали как одну из его выдающихся заслуг формулирование им в физиологии проблемы «единства организма и среды». Однако не всегда подчеркивалось, что Сеченовым была не только выдвинута эта проблема, но и намечены основные линии ее развития — задача, сохраняющая полное значение и в наши дни. Мы уже имели повод раньше обратить на это внимание (Бирюков, 1956).

В связи с этим главным я бы назвал стремление Сеченова показать, что не монотонная однозначная среда окружает животное, а наоборот, последнее активно взаимодействует с конкретными, избирательно действующими на него факторами среды, «способными», как выражался Сеченов, поддерживать его существование.

Таким образом, конкретизация представлений о влиянии среды на организм является одной из важнейших проблем современной биологической физиологии. В ряде наших работ мы представили в свое время экспериментальные факты, способствующие, как мы надеемся, развитию этих идей Сеченова (Бирюков, 1960а, 1960б). Подавляющее большинство этих фактов касалось экологического значения раздражителей или эколого-биологических характеристик эффекторов и выяснения их роли в самой возможности образования рефлексов, особенностей их возникновения, прочности и пр. В меньшей степени тогда удалось уделить внимание экологической характеристике работы нервных центров.

Очень важны идеи Сеченова относительно тонизирования высших отделов головного мозга теми импульсами, толчками, как называл их он, которые поступают от органов чувств, или анализаторов (последний термин принадлежит Сеченову).

Под влиянием этих идей в лаборатории П. С. Купалова ведутся многолетние наблюдения тонических состояний высших отделов головного мозга. Исследования в этом же направлении проводились также в лаборатории Э. А. Асратяна. Однако срав-

нительно-физиологический анализ явлений тонизации высших отделов головного мозга, вызываемых путем воздействия на животных общей обстановки опытов или каких-либо отдельно взятых факторов среды, не производился.

Мы и поставили в нашей лаборатории эту задачу. В связи с этим были проведены опыты на голубях, кошках, лабораторных и диких крысах, у которых образовывались условные сердечные и дыхательные рефлексы; в опытах на кроликах учитывалась двигательная активность, а также производилась регистрация корковой и подкорковой электрической активности (Катинас и Попова, 1964); на ночных совах и курах, белых и серых мышах производилась регистрация биоэлектрической активности мышц (Лер, 1964).

Опыты проводились на свету и в темноте при обычном режиме, а также в условиях длительного пребывания животных до опыта в темноте. На кроликах велись круглосуточные наблюдения.

Не имея возможности касаться всех (даже главных) результатов этих исследований, приведем лишь факты, непосредственно относящиеся к поставленному выше вопросу. Так, выяснилось, что в протекании функций высших отделов ц. н. с. у кроликов и голубей в условиях освещенности или темноты каких-либо заметных различий установить не удалось. Очевидно, фактор освещенности не играет существенной роли в их жизни. Иными были результаты наблюдений на кошках.

После установления у всех животных стойкого уровня условнорефлекторной деятельности экспериментальная камера затемнялась. С изменением обстановки эксперимента, т. е. после перехода в затемненную экспериментальную камеру, условнорефлекторная деятельность подопытных животных, живущих в разных условиях освещения, изменялась различно. Если у кошек, постоянно живущих в светлой комнате, условные сердечные и дыхательные рефлексы в затемненной экспериментальной камере понижались с 80—100 до 50—70%, то у кошек, живших длительное время в темной комнате, при проведении опытов в затемненной экспериментальной камере эти рефлексы значительно повышались — с 60—80 до 80—100%. При обратном переходе к проведению опытов в освещенной камере условные сердечные и дыхательные рефлексы у кошек первой группы возрастали и достигали первоначального уровня, а у кошек, живущих в темноте, процент проявления условных сердечных и дыхательных рефлексов понижался.

Вышеуказанные различия условнорефлекторной деятельности у кошек, постоянно живущих в светлом или темном помещении, определяются, по-видимому, экологическими факторами, образом жизни кошки: ночное бодрствование, ночная охота и т. д. Длительная темновая адаптация является для них биологически адекватным условием, в связи с чем при постоянном пребывании их в темной комнате их условнорефлекторная деятельность в за-

темненной экспериментальной камере не снижается, а значительно возрастает. Известна высокая чувствительность, «настороженность» кошек к различным шорохам и шумам в темноте.

Аналогичные изменения в поведенческих реакциях, а также в условнорефлекторной деятельности наблюдались при проведении опытов в затемненной камере на крысах. Белые крысы про-

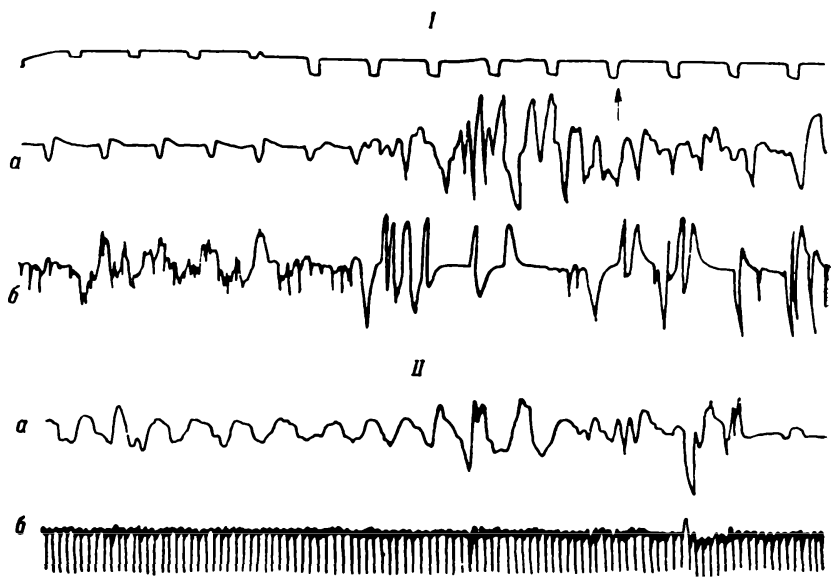


Рис. 1. Изменение дыхательной (а) и сердечной (б) реакций на тон звукогенератора 1000 гц 60 дб в затемненной камере у крысы серой (I) и у крысы белой (II).

Верхняя кривая — отметка времени условного и безусловного раздражителей (понижение линии — начало действия условного раздражителя, стрелкой указан момент применения безусловного раздражителя NH_4).

должали оставаться спокойными, хорошо реагирующими на условные сигналы. Изменение светового режима для серых крыс являлось сигналом изменения суточного ритма: изменения периода покоя и деятельности. Во время опытов в течение 7 дней крысы отличались повышенной двигательной активностью: вылезали из клетки, перегрызали провода к электродам, не реагировали на условные сигналы и т. д. Лишь при включении освещения экспериментальной камеры наступало уменьшение их двигательной активности. Не было возможности из-за чрезмерной двигательной активности производить регистрацию их сердечной деятельности (рис. 1, I).

Этим данным выразительно соответствуют результаты И. А. Лер. Она показала, что у серых диких мышей в отличие от

белых лабораторных биоэлектрическая реакция мышц в ночное время на световой раздражитель очень высока (рис. 2).

В последнее время группа сотрудников нашей лаборатории, работающая в зоопарке под руководством Э.Г. Вацура, получила возможность проводить наблюдения над золотоволосыми пингвинами — *Spheniscus mendiculus*. В интересующем нас плане существенны следующие результаты.

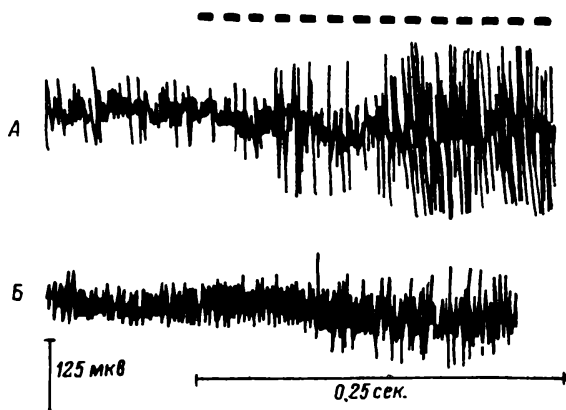


Рис. 2. Изменения биоэлектрической активности скелетных мышц бедра у дикой серой и белой лабораторной мышей в ночное время (2 часа ночи) под влиянием воздействия светового фактора.

А — реакция скелетных мышц бедра серой мыши ночью; Б — то же для белой мыши. Черная прерывистая линия — момент включения светового раздражителя.

При действии в вольтерных условиях внезапных раздражителей (звук метронома, появление новых предметов яркой окраски) пингвины проявляют резко выраженную ориентировочно-исследовательскую реакцию. Они приближаются к раздражителям, не проявляя каких-либо видимых оборонительных компонентов реакций.

В лаборатории, где пара пингвинов содержится в условиях имитации «суши» (площадка на уровне верхнего края бассейна) и «воды» (бассейн), при действии «устрашающих» раздражителей (замахивание сачком) пингвины чаще выходят на сушу (если в этот момент пингвины находились в воде), чем уходят в воду (если в это время они были на суше).

Это необычное своеобразие ориентировочной реакции пингвинов определяется, надо думать, экологическими условиями их жизни.

Действительно, в природных условиях существования пингвинов имеются два резко разграниченных биологически значимых момента. Во время пребывания в воде они добывают пищу и вместе с тем подвергаются нападению со стороны водных хищников. На суше пингвины не добывают пищу (молодых особей кормят взрослые), но и не имеют врагов. Последнее обстоятельство, по-видимому, обуславливает отсутствие в их ориентировочной реакции на суше оборонительного компонента. Выраженность же ориентировочного рефлекса в значительной степени обусловлена условиями гнездования и уходом за потомством. Возможно, что именно этим и объясняется разница в их реакциях на экстрараздражители в водной и воздушной средах (наличие оборонительного компонента в водной среде и отсутствие его в наземно-воздушной).

Таким образом, очень сложная по механизму ориентировочная реакция пингвинов оказалась сформированной под влиянием экологических факторов.

В свое время мы рассматривали относительно простые формы рефлекторной деятельности и показали, что рецепторная и эффекторная часть рефлекса обусловлены экологическими влияниями. Лишь частично удавалось коснуться центральных аппаратов. Сейчас мы представляем новый и существенный материал, касающийся таких сложных центральных состояний, как тонус у вышших отделов ц. н. с. или ориентировочная реакция животных.

Оригинальную теоретическую интерпретацию проблемы экологической адекватности раздражителей с позиций кибернетики дал и наш сотрудник Д. Н. Меницкий (1964). Исходя из полученных в наших совместных работах данных о флуктуации условных рефлексов, а также реакций нервных центров и отдельных нейронов в условиях микроэлектродных наблюдений (Вартанян и Василевский, 1963), он пришел к заключению, что именно эти изменчивые функции и являются существенной характеристикой нервной системы и ее элементов. Это дает основание рассматривать деятельность нервной системы на различных уровнях с точки зрения соотношения полезного сигнала и помех (или шумов), которые до сих пор преднамеренно снижались условиями лабораторных опытов (использованием систем раздражителей с минимальной энтропией, т. е. стереотипов) или рассматривались как артефакт эксперимента. В естественных условиях жизни нервная система подвергается воздействию множества безразличных индифферентных для организма раздражителей. Совокупность этих посторонних сигналов и их связей можно рассматривать как некоторый уровень помех (шума), на фоне которых организм различает, выделяет связи раздражителей с жизненно важными изменениями внешней среды. Теория информации предлагает ряд методов для решения подобной задачи, и в частности принцип «накопления полезного сигнала», который, очевидно, успешно используется при установлении временной связи повторением сочетаний условного

и безусловного раздражителей. Аналогичны принципы корреляции и экстраполяции с использованием статистических связей и ограничений возможных событий внешней среды, которые находятся, по-видимому, в основе физиологического механизма экологической адекватности раздражителей. Последняя с вероятностной точки зрения может быть объяснена как выработка вероятной реакции на наиболее вероятный фактор внешней среды. Животные как бы «предвычисляют» свое поведение. Сеченов говорил, что животное «предуведомляется» раздражителем.

Д. Н. Меницкий справедливо отмечает, что несмотря на полезность стереотипа в деятельности нервной системы, все же если эти стереотипы однообразны и жестки, — это ведет к снижению тонуса высших отделов головного мозга, что можно объяснить уменьшением количества «полезной» информации как меры разнообразия системы сигналов.

Здесь вполне уместно вспомнить наши выступления начиная с 1951 г., когда мы заявляли, что при изучении высшей нервной деятельности вся методика исследования на людях должна быть пересмотрена. Нужно отказаться от «камер для условных рефлексов», имея в виду чрезмерное увлечение «изоляцией», заглушением и пр. (Бирюков, 1951). Возникшие за последние годы космическая психология и физиология убедительно показали, что для нормального протекания нервной деятельности космонавтов адекватным фоном является возможность их общения с землей, между собой, различные зрительные и слуховые раздражители. Несомненно, что и в обычных условиях нормальным для человека является не изоляция, а некий уровень привычных раздражителей.

Одним из центральных открытий, принадлежащих Сеченову, бесспорно является центральное торможение. Наша лаборатория в течение ряда лет собрала большой материал по сравнительной физиологии тормозной функции высших отделов головного мозга. Результаты этих исследований неоднократно обобщались (Бирюков, 1960а, 1960б). В настоящее время в нашей лаборатории некоторые аспекты наблюдения перенесены в плоскость эмбриофизиологии. Исследования эмбриональной функции торможения, ввиду того что у эмбриона передний мозг еще не развит, представляют собой по существу наблюдения за «сеченовским торможением» на эмбрионах.

Т. П. Блинкова (1961, 1962) изучала образование двигательнo-оборонительных временных связей куриного эмбриона. Выяснилось, что они начинают возникать с 14-го дня эмбрионального развития. Было выяснено также, что на 17-й день эмбриогенеза наблюдается наивысший процент положительных ответов в опыте. Для изучения тормозной функции головного мозга эмбриона производились острые опыты. После вскрытия всех оболочек эмбриона обнажалась поверхность переднего мозга и проверялось наличие временных связей. Затем производилось удаление стри-

тума или на поверхность мозга накладывался кристалл поваренной соли. При чистом удалении стриатума или если действие поваренной соли ограничивалось этим отделом мозга, наблюдалось исчезновение временной связи. При отмывании поверхности мозга от поваренной соли временная связь восстанавливалась (рис. 3). В опытах, где наряду с удалением стриатума страдали передние

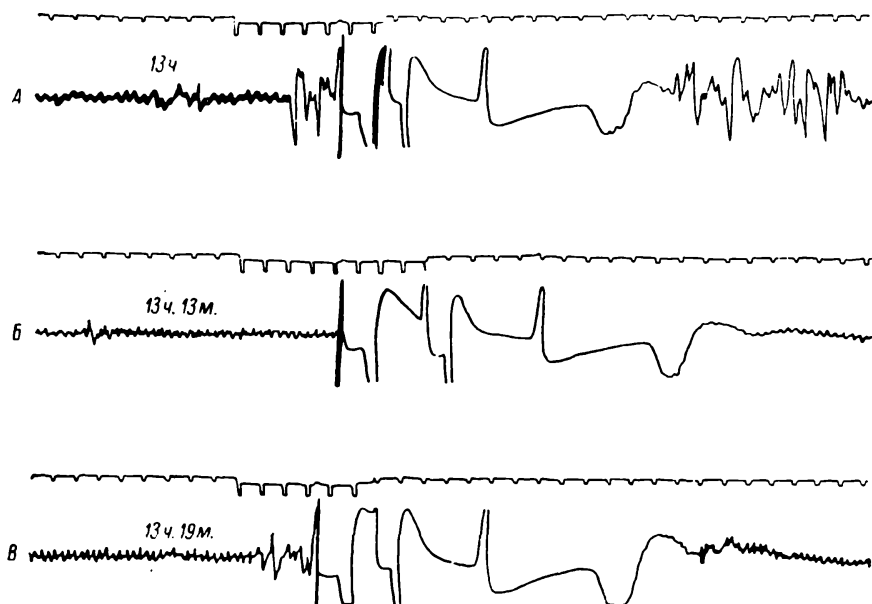


Рис. 3. Изменение условнорефлекторной деятельности куриного эмбриона при аппликации кристалла поваренной соли на поверхность стриатума.

А — условнорефлекторная деятельность эмбриона при вскрытых оболочках и обнаженном стриатуме; Б — при аппликации кристалла поваренной соли на поверхность стриатума; В — условнорефлекторная деятельность эмбриона после отмывания поверхности мозга от поваренной соли. Верхние линии — отметки времени (в сек.), понижение линии — раздражение; нижние кривые — записи оборотного двигательного рефлекса.

отделы таламуса или действие поваренной соли распространялось на эти же отделы, временная связь проявлялась.

По-видимому, в передних отделах таламуса имеются нервные образования, тормозящие деятельность нижележащих отделов ц. н. с.

Проводя под влиянием идей Сеченова наши исследования в эволюционном плане, мы считаем, что аналитические приемы изучения должны занять одно из видных мест. С этой точки зрения изучение некоторых сеченовских явлений на клеточном уровне (с тем чтобы заглянуть в это «дно жизни», как выражался

И. П. Павлов) представляется одним из наиболее существенных направлений современной физиологии.

В связи с вопросами, затрагиваемыми в статье, остановлюсь на двух фактах, полученных в нашей группе микроэлектродных исследований.

Первый относится к явлениям суммации в клетках коры головного мозга белых крыс. Наблюдения велись (Шляфер, 1963, 1964) за пиковыми потенциалами с одиночных нейронов коры. Был поставлен вопрос о том, как меняется корковая импульсация, вызываемая звуковым раздражителем (отведение с те-

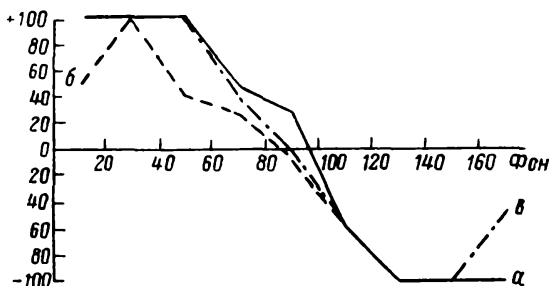


Рис. 4. Зависимость между первоначальным фоном и реакцией на звуковой раздражитель.

α — реакция на звуковой раздражитель, действующий в течение 5 сек., β — в течение 10 сек., γ — в течение 15 сек. По оси абсцисс — фон, выраженный в процентах от среднего фона; по оси ординат — относительная величина реакции на звуковой раздражитель.

менной или височной области), в зависимости от фона спонтанной импульсации в момент раздражения. О том, что реакция на звуковой раздражитель зависит от предшествующего фона, свидетельствует коэффициент корреляции, равный 0.97. В исследованиях Т. П. Шляфер учащение спайковой импульсации на звуковой раздражитель обычно отмечалось на редком фоне, а урежение импульсации наблюдалось, когда предшествующий фон был выше среднего. На рис. 4 представлена в виде графика зависимость между первоначальным фоном и реакцией на звуковые раздражители. Можно видеть, что чем чаще фон, тем слабее реакция на звуковой раздражитель, и, наконец, когда предшествующий фон приближается к средним величинам, на звуковой раздражитель появляется не учащение, а, наоборот, урежение импульсации. Увеличивая время действия звукового раздражения от 5 до 10 и 15 сек., мы отмечали на эти раздражители (тон 2000 гц, 80 дб) также урежение или учащение импульсации в зависимости от предшествующего фона.

Я полагаю, что независимо от теоретической интерпретации явления оно свидетельствует, что открытая в свое время Сечено-

вым суммация возбуждения в ц. н. с. в современных условиях может быть прослежена в отдельных корковых нейронах.

Выше упоминалось о наших исследованиях по эволюции торможения. Наблюдавшиеся многочисленные факты позволили в свое время сделать вывод, что торможение представляет функцию вторичную относительно возбудительного процесса. Мы считаем, что на разных этапах эволюционного развития возможно наблюдать возбуждение, которое сменяется отсутствием деятельности,

имеющим в основе различные состояния, но не торможение. Из числа таких состояний можно назвать «оперативный покой» по А. А. Ухтомскому, адаптацию, рефрактерность и др.

Где-то, уже на высоких ступенях эволюционной лестницы, торможение и возбуждение, как считал И. П. Павлов, постоянно сопутствуют друг другу.

Эта идея раздельности в эволюции возбуждения и торможения встречала нередко возражения, хотя в этом же плане высказывались И. П. Павлов, Л. А. Орбели, П. С. Купалов. Мы имели возмож-

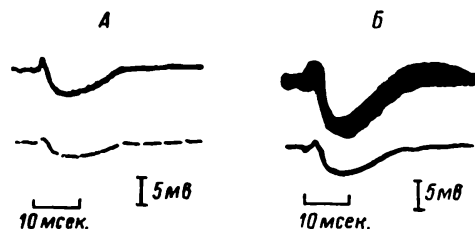


Рис. 5. Влияние бромистого натрия на комбинированный постсинаптический потенциал мотонейрона спинного мозга кошки (моносинаптический ВПСР и полисинаптический ТПСР).

А — до, Б — спустя 30 мин. после внутривенного введения 0.09 г/кг бромистого натрия. Каждая запись представляет собой 30 наложенных друг на друга ответов на раздражение заднего L_7 -корешка [верхний луч — по переменному току (калибровка 5 мВ), нижний луч — по постоянному току (калибровка 10 мВ)]. Нулевой потенциал соответствует верхней горизонтальной линии (мембранный потенциал равен 50 мВ).

ность в опытах Г. А. Вартаняна проверить нашу гипотезу на клеточном уровне.

Внутриклеточное отведение биопотенциалов от одиночных нервных клеток спинного мозга кошек позволило выявить механизм влияния бромистого натрия на процесс торможения. Оказалось, что при внутривенном введении этого вещества в дозе 0.05—0.12 г/кг тормозные постсинаптические потенциалы (ТПСП) значительно возрастают (в 1.5—2 раза). При этом мембранный потенциал нервной клетки остается неизменным. По-видимому, это увеличение ТПСР и проявляется в виде усиления процесса торможения. На рис. 5 приведен пример такого действия 0.09 г/кг бромистого натрия на комбинированный постсинаптический потенциал, состоящий из моносинаптического возбуждающего постсинаптического потенциала (ВПСР) и полисинаптического тормозного. В левой половине запись 30 наложенных друг на друга пробегов луча, проведенная до введения брома, в правой — аналогичная запись через 30 мин. после его введения. Интересно отметить, что ВПСР не претерпевает при этом заметных изменений,

в то время как ТПСР увеличивается в 2 раза. Это подтверждает, что бромистый натрий оказывает специализированное влияние именно на тормозный процесс, не затрагивая возбудительного, что еще раз подчеркивает различие интимных механизмов двух нервных процессов на клеточном уровне.

Мы пытались показать хотя бы на отдельных фактах, как научное наследие И. М. Сеченова являлось источником, питающим наши исследовательские интересы. Несомненно, что более глубокое изучение его трудов и мыслей будет и дальше обогащать наши знания, «служба, — как говорил И. П. Павлов, — постоянным возбудителем идей сменяющихся поколений» (Павлов, 1907 : 267).

Л И Т Е Р А Т У Р А

- Б и р ю к о в Д. А. 1951. К вопросу о методике исследования высшей нервной деятельности человека. XIV совещ. по пробл. высш. нервн. деят. Тез. докл., М.—Л. : 10—13.
- Б и р ю к о в Д. А. 1956. Эволюционные идеи в трудах И. М. Сеченова. Физиол. журн. СССР, 42, 1 : 19—26.
- Б и р ю к о в Д. А. 1960а. Экологическая физиология нервной деятельности. Л.
- Б и р ю к о в Д. А. 1960б. Современные проблемы сравнительной физиологии высшей нервной деятельности. В сб.: Проблемы физиологии и патологии высшей нервной деятельности, Л.
- Б л и н к о в а Т. П. 1961. Об особенностях безусловно- и условнорефлекторных реакций у куринных эмбрионов. III научн. совещ. по эвол. физиол. Тез. докл., Л. : 30.
- Б л и н к о в а Т. П. 1962. Об особенностях рефлекторных реакций у куринных эмбрионов. Физиол. журн. СССР, 48, 11 : 1415—1420.
- В а р т а н я н Г. А. и Н. Н. В а с и л е в с к и й. 1963. Нестабильность ответной реакции нейронов центральной нервной системы. Физиол. журн. СССР, 49, 3 : 398—404.
- Д а н и л е в с к и й В. Я. (1915). Физиология человека, 2. М., 1935.
- К а т и н а с В. Я. 1964. К сравнительной физиологии высших отделов головного мозга. Журн. высш. нервн. деят., 14, 2 : 318—325.
- К а т и н а с В. Я. и Л. А. П о п о в а. 1964. Роль экологических факторов в регуляции тонуса высших отделов головного мозга. В кн.: Очерки эволюции нервной деятельности. Л. : 169—178.
- К о ш т о я н ц Х. С. 1954. И. М. Сеченов и проблемы физиологии нервной системы. Природа, 11 : 3—13.
- Л е р И. А. 1964. Свет как экологический фактор и его влияние на функциональное состояние скелетной мускулатуры. В кн.: Очерки эволюции нервной деятельности. Л. : 178—188.
- М е н и ц к и й Д. Н. 1964. Вероятностный и экологический подходы в изучении деятельности нервной системы. В кн.: Очерки эволюции нервной деятельности. Л. : 145—155.
- П а в л о в И. П. (1907). Речь председателя русских врачей в Санкт-Петербурге в заседании, посвященном памяти проф. И. М. Сеченова. Полн. собр. соч., 6, М.—Л., 1952.
- Ш л я ф е р Т. П. 1963. Об электрической активности с одиночных нейронов коры. ДАН СССР, 150, 1 : 214—216.
- Ш л я ф е р Т. П. 1964. Сравнительная характеристика электрической активности нейронов коры больших полушарий белых крыс и морских свинок. Физиол. журн. СССР, 50, 8 : 1065—1070.

В. Г. Ананьев

Столетие «Рефлексов головного мозга» И. М. Сеченова — большое событие в жизни всей современной советской науки. Известно, что на многих, подчас весьма далеких друг от друга областях материалистической философии, естествознания и медицины, общественных наук и педагогики, публицистики, художественной литературы и искусства в нашей стране сказалась революционизирующая сила этого бессмертного произведения великого русского физиолога. Общеизвестно, что возникновение в России научной психологии связано именно с «Рефлексами головного мозга» И. М. Сеченова и с его мужественной борьбой против господствовавшего идеализма, с дальнейшим развитием рефлекторной теории в передовой русской науке.

История «Рефлексов головного мозга» составляет начало и фундамент русской научной психологии, возникшей в 60-е годы XIX в. и развивавшейся вплоть до Великой Октябрьской социалистической революции в тяжелой борьбе против господствующей субъективно-идеалистической психологии.

В советской историографии психологии заключение об основополагающей роли «Рефлексов головного мозга» Сеченова является итогом многолетних историко-критических исследований (Кекчеев, Ананьев, Драпкина, Рубинштейн, Ярошевский, Будилова и др.).

В тяжелых условиях реакции и разгрома революционно-демократических сил России Сеченов принял эстафету от русского философского материализма и перенес борьбу за его позиции в самое логовище врага, в его сокровенное темное царство богословско-идеалистических учений о душе.

Известно, что распространение учения о рефлексе на психическую деятельность головного мозга человека привело к замечательным открытиям и закрепило позицию философского материализма в наиболее сложной области научного познания.

В советской психологии тщательно изучена поучительная история идеологической борьбы в русском обществе, связанная с «Рефлексами головного мозга», полемикой между Сеченовым и Кавелиным и другими его противниками, расслоением в среде русской интеллигенции, охватившем по крайней мере три десятилетия. Теперь восстановлена историческая правда о том важном периоде развития русской науки в 70—90-х годах прошлого века, который был особенно искажен в официальных источниках по истории русской науки. В настоящее время мы знаем, если не все, то во всяком случае очень многое о том, как на средства самих ученых, вопреки всем препятствиям со стороны государства,

а подчас и прямой травле со стороны церковников и мракобесов, возникали экспериментально-психологические лаборатории и научные школы (Тарханова, Мержеевского, Бехтерева, Корсакова и Токарского, Ковалевского и др.). Большинство из этих школ стремилось применять сеченовскую рефлексорную теорию в экспериментальной практике и распространять ее в области медицины, педагогики, криминалогии и т. д.

Современная психология, конечно, далеко ушла вперед по сравнению с этим периодом, представляющим для нас преимущественно исторический интерес. Созданная И. П. Павловым в нашем веке новая область естествознания — физиология высшей нервной деятельности — явилась именно тем фундаментом, на котором могла успешно развиваться материалистическая психология нашего времени. Весьма важное значение имела и преемственная связь павловского учения с рефлексорной теорией Сеченова. Именно в физиологии высшей нервной деятельности эта теория превратилась в могучее орудие научного познания.

Однако все это ни в коем случае не означает, что труды Сеченова и особенно его «Рефлексы головного мозга» стали достоянием истории познания, превратились лишь в памятник, хотя и самый выдающийся, великому научному подвигу Сеченова. Труд Сеченова, как и его последующие психологические произведения, наоборот, все больше осуществляют именно ту функцию, которую старался придать им сам Сеченов — функцию программы познания законов психической деятельности, изучения того сложнейшего комплекса явлений, которые он называл нервно-психической организацией человека. Примечательны в этом отношении последние страницы «Рефлексов головного мозга». Эти страницы полны перечислениями всего гипотетического в его труде, откровенных признаний в том, что еще неизвестно науке, что невозможно пока доказать строгими фактами и т. д. После этого Сеченов писал: «Мне остается теперь указать читателю на страшный пробел в исследованиях и определить тем ничтожность значения сделанного мною в сравнении с тем, что будет когда-нибудь сделано в далеком будущем» (Сеченов, 1863 : 175).

Величие И. М. Сеченова не только в создании учения о том, что все психические явления по своему происхождению суть рефлексы головного мозга, и не только в этой поразительной скромности ученого, но и в том, что он ясно предвидел проблемы и пути развития науки будущего, т. е. научной психологии, которую призывал создать с помощью физиологов. Сопоставляя современную психологию 60-х годов XX в. с картиной, которая рисовалась столетие назад Сеченову, мы можем сказать, что развитие психологии по многим направлениям превзошло то, чего он мог ожидать от проникновения объективной науки в эту область познания.

Но вместе с тем поразительно совпадение путей развития современной психологии и ее находок с рядом важных частей сеченовского плана построения научной психологии. В этом плане прежде всего надо выделить генетический подход к изучению психической деятельности, необходимость которого так страстно доказывал Сеченов и который стал рабочим принципом современной науки. Этот принцип только еще входил в естествознание с эволюционной теорией Дарвина, а в физиологии, психологии, социологии генетический принцип еще раньше стал предметом оживленных дискуссий, связанных с идеями Г. Спенсера.

В современной историографической литературе недостаточно оценивается особая роль воззрений Спенсера в развитии науки во второй половине XIX в. Недостаточно оценивается и тот факт, что «Принципы психологии» Спенсера были опубликованы в 1855 г., т. е. за четыре года до публикации «Происхождения видов» Дарвина, а также то немаловажное обстоятельство, что именно в работах Спенсера была поставлена проблема происхождения и развития нервно-психической деятельности. Однако без учета этих обстоятельств нельзя понять той огромной поддержки, которую оказал Сеченов распространению спенсеровских идей в русском естествознании и психологии. Эта поддержка вытекала, конечно, из внутреннего хода воззрений самого Сеченова, особенно центральной идеи о том, что все психические явления по своему происхождению суть рефлексы головного мозга.

Эта идея исключала любые подходы, кроме генетического, который оказывался рабочим принципом рефлекторной теории. Вместе с тем в этой теории генетический подход к нервно-психической деятельности оказался значительно преобразованным. Плоский эволюционизм спенсеровской концепции в какой-то мере определялся ее психофизиологическим дуализмом. Материалистический монизм Сеченова трансформировал генетический принцип. Он объясняет происхождение самих рефлексов из воздействия внешнего мира на организм человека и взаимодействия человека с окружающим миром.

Все, конечно, помнят напечатанный курсивом один из резюмирующих пунктов «Рефлексов головного мозга»: «Первая причина всякого человеческого действия лежит вне его» (Сеченов, 1863 : 174). И, наконец, прямо гневные строки, обращенные к будущим критикам из среды идеалистов, которые не заставили себя долго ждать, три самые последние строки, венчающие «Рефлексы головного мозга»: «Пусть говорят теперь, что без внешнего чувственного раздражения возможна хотя на миг психическая деятельность и ее выражение — мышечное движение» (стр. 178).

Этот последовательный сенсуализм И. М. Сеченова является одним из выражений его детерминистических и монистических воззрений, резко отделяющих его от Спенсера и спенсеровского

использования генетического принципа. Особенно важно то, что Сеченов впервые в науке превратил проблему онтогенеза в главную проблему теории развития и главный объект для генетического метода. «Воспитание в обширном смысле слова» есть формирование человеческой индивидуальности окружающим миром, природой и обществом, в том числе и направляемым воздействием воспитания в узком смысле слова и обучения. Без этого формирования невозможно понять не только содержания психической деятельности, но и природы рефлексов, из которых они возникают. Не самому Сеченову принадлежит определение рефлексов головного мозга как усвоенных рефлексов. Это определение было дано спустя четыре года после опубликования «Рефлексов головного мозга» великим русским педагогом и психологом К. Д. Ушинским в знаменитой книге «Человек как предмет воспитания». Оно довольно точно отвечает сеченовскому замыслу и открытой затем условнорефлекторной природе этих актов.

В замечательной боевой статье «Кому и как разрабатывать психологию» Сеченов формулирует задачи будущей психологии следующим образом: «Психология должна изучать историю развития ощущений, представлений, мысли, чувства и пр.» (Сеченов, 1873 : 255). «История возникновения отдельных психических актов должна обнимать и начало их, и внешнее проявление, т. е. двигательную реакцию, куда относится, между прочим, и речь. В учении о сочетании элементов психической деятельности необходимо обращать внимание и на то, что делается с началами и концами отдельных актов. Наконец, в третьем ряду задач должны изучаться условия репродукции опять-таки цельных актов, а не одной середины их» (стр. 255). В «Элементах мысли» Сеченов подробно разбирает признаки прирожденной нервно-психической организации и включает в число задач психологии изучение развивающейся нервно-психической организации, изменения которой определяются постепенными встречами человека, начиная с первых дней его жизни. После всего сказанного ясно, что перенесение центра тяжести теории и метода развития из области филогенеза в область онтогенеза соответствовало всему духу рефлекторной теории Сеченова.

В «Рефлексах головного мозга» и в других произведениях Сеченов задолго до возникновения детской психологии и тем более возрастной физиологии высшей нервной деятельности прослеживал путь индивидуального развития человека от рождения до зрелости. И каждое поколение ученых в этих областях в какой-то мере осуществляло замечательную программу Сеченова и обобщало обоснованный им генетический принцип.

Современная детская психология и возрастная физиология обладают солидной системой знаний, на которых теперь строится практическая деятельность педагогов, педиатров, гигиенистов.

При помощи новейших средств научной техники возрастная физиология переходит и в область эмбриологии. Приобретают вполне реальные черты эксперимент и моделирование применительно к структуре наследственности в типологических и общих законах высшей нервной деятельности человека. Современная детская психология — именно в сеченовском духе «история развития психологических деятельностей», строит объективную картину каждой из фаз формирования человеческой индивидуальности, обращая особое внимание на переходы от фазы к фазе, на взаимосвязи между ними, определяющие целостность индивидуального развития и нервно-психическую организацию человека.

Но как физиология, расширяя сеченовскую проблему, спускается вглубь от раннего детства в эмбриогенез и наследственную структуру при помощи биохимии и биофизики, так и генетическая психология при помощи возрастной психологии, расширяя эту программу, изучая индивидуальное развитие, поднимается вверх, ко все более глубокому изучению отрочества и юности, а затем к дифференцированному исследованию стадий развития самой зрелости, которую еще четверть века назад Клапаред назвал психической окаменелостью. Эта еще недавно популярная концепция взламывается научными данными, свидетельствующими о том, что в процессе индивидуального развития происходит воспроизводство самих ресурсов развития.

Так психология вместе с физиологией и другими науками выходит за рубежи геронтологии в актуальных проблемах борьбы за долголетие и творческую бодрость человека. Сравнительное изучение всех возрастных периодов от младенчества до дряхлости осуществляется широким фронтом в современной мировой науке, и это явление, конечно, типично для середины XX в. Жизнь человека, целостность всего процесса его индивидуального развития — реальный предмет этой науки. Несомненно, однако, что путь к этому проложил И. М. Сеченов своим генетическим принципом и программой изучения индивидуального развития.

Современную психологию объединяет с сеченовской концепцией и ассоциативная теория, построенная им на новых рефлекторных основаниях. Ассоциативная теория в психологии имеет давнюю историю. Однако после английских материалистов XVIII в. — Гартли и Пристли — эта теория использовалась преимущественно идеалистической психологией в Англии, Франции, Германии и России. И. М. Сеченов не только возродил первоначальные материалистические традиции этого учения, но и открыл подлинный рефлекторный механизм этих связей. Не менее важно и то, что ассоциативная теория была распространена Сеченовым далеко за пределы так называемой ассоциации идей, т. е. связей между представлениями. Прежде всего стали изучаться связи «сензомоторных группировок», образующие сложные

виды деятельности: слушания, видения, ощупывания и т. д. Поскольку, по определению Сеченова, «научная психология по своему содержанию не может быть ничем, как рядом учений о происхождении психических деятельностей» (Сеченов, 1878 : 256), постольку ассоциирование сензомоторных элементов трактовалось им как исходный механизм образования психических деятельностей.

Перенос теории ассоциации в самые основы психического развития — ее сензомоторный фундамент — привело к важнейшим открытиям Сеченова, подлинное значение которых понято лишь в наше время.

Во-первых, физиологическая оптика, созданная Гельмгольцем, обогатилась сеченовской концепцией пространственного видения и рефлекторным объективным механизмом объектирования образов в пространстве внешнего мира. Особое место в этих воззрениях занял анализ процесса ассоциирования зрительных и двигательных (кинестетических) элементов. Почти столетие назад Сеченов предвидел, что перемещение линии взора является своеобразным моделированием воспринимаемого предмета и оптомоторное обведение по контуру составляет действие, превращающее зрительно-двигательную ассоциацию в замкнутую цепь. Сеченов настолько глубоко предвидел путь исследования таких цепей, что прямо говорил о зрительном слежении как о важнейшем акте познания и деятельности. Только в последнее десятилетие в советской и зарубежной психофизиологии найдены методы исследования микродвижения глаз и их корковой регуляции, только в наши дни стали изучать механизм слежения, без которого невозможно знание, например, практической работы оператора на производстве.

Приложение ассоциативной теории к сензомоторной сфере привело, во-вторых, к созданию Сеченовым учения о руке как особом органе восприятия, об ассоциативной структуре активного осязания, в котором соединены тактильные и кинестетические двигательные аппараты. Самым подробным образом Сеченов описал функции и ассоциативные ряды, образующие динамику активного осязания, хотя экспериментальные исследования этого вида восприятия лишь начинались.

Современная наука располагает фундаментальными трудами в этой области и самыми разнообразными средствами исследования. Тем более существенно, что выделившееся учение об активном осязании, или гаптике, пошло в основном по сеченовскому пути. Сеченов и в осязании видел деятельность, при помощи которой человек воспринимает предметы окружающего мира. Это деятельность ощупывания, представляющая своеобразную развертку изображения посредством пространственно-временной взаимосвязи пальцев руки и граней предмета.

И. М. Сеченов считал особо важным изучить последовательную цепь движений, каждому из которых соответствует кинестетическое ощущение — своего рода обратная связь, обеспечивающая контроль и коррекцию движений руки. Современная психология в учении о гаптике сосредоточила внимание не только на своеобразии осязательного образа, но и на анализе тех микродвижений пальцев руки, которые образуют процесс ощупывания. Теперь известно, что акт ощупывания составляет один из видов предметного действия, структура которого включает массы различных микродвижений рук, каждое из которых измеряется миллисекундами. Среди этих микродвижений имеются измерительные, гностические, моделирующие, рабочие-исполнительские и т. д.

Существуют основания для разделения всей этой массы микродвижений на две большие группы — информационную и энергетическую, взаимосвязь которых составляет замкнутый контур биологического регулирования в сенсомоторной структуре трудовых действий. Во времена Сеченова такой тонкий анализ с выделением микродвижений был еще невозможен. Тем более поразительно, что Сеченов предвидел открытие измерительной функции анализаторов, причем именно в отношении глаза и руки. Построенные им гипотетические модели глаза и руки как щупал с аналогичными функциями в общем совпадают с современными характеристиками сравнительного определения модусов движения глаза и руки.

Сопоставление функций зрения и осязания, как известно, имеет давнюю историю в философии и естествознании. Сеченовский опыт в этом отношении есть одновременно итог предшествующего и программа дальнейшего изучения этих видов рецепции, которые являются своеобразными дублерами пространственного и предметного ориентирования. Уместно вспомнить, что Сеченов назвал осязание «чувством, параллельным зрению» именно в этих отношениях. Однако, возможно, их общность не ограничивается сферой предметно-пространственных свойств.

Обнаруженные в последнее время явления кожно-оптического чувства, вероятно, позволят распространить параллельность и на область отражения природы света, особенно эффекта его давления. Подход к исследованию чувственных основ сознания с точки зрения измерительной функции анализаторов привел Сеченова к важнейшим идеям, созвучным науке нашего времени. Одна из этих идей состояла в том, что включенное в любую ассоциацию мышечное ощущение выполняет функцию дробного измерителя пространства и времени, что счетно-вычислительная работа составляет повседневную деятельность головного мозга, причем именно благодаря мышечным движениям и кинестезии как обратной связи.

Вторая из этих идей заключалась в принципиальной определенности объема сензомоторных масс путем количественного исследования этих масс, что нашло свое выражение в примерных расчетах количества ощущений, которое мы назвали бы также исследованием пропускной способности каналов информации и определением оптимального режима их работы. Основную трудность в таком количественном исследовании Сеченов видел не столько в природе сензомоторных элементов, сколько в чрезвычайной сложности ассоциативных процессов, в которых соединяются и разобщаются эти элементы.

По общим законам рефлекторной деятельности ассоциации соединяются в ассоциативные ряды со сложно разветвленными группами, а ассоциативные ряды, объединяясь по мере накопления жизненного опыта, образуют ассоциативные цепи. Эта закономерность возрастающей интеграции ассоциации, описанная Сеченовым, содержит в себе начало, известное ныне как системность корковой деятельности.

Но и в том виде, в каком это начало описано Сеченовым, оно давало возможность объяснить противоречивые сочетания непрерывности и прерывности психической деятельности, найти новый объективный путь к исследованию памяти и к ее динамическим преобразованиям. Что касается представлений как вторичных образов, возникающих путем ассоциативной интеграции, то сеченовская концепция может по праву считаться предвосхищением современного понимания.

В учении об ассоциациях Сеченов открыл новую главу, посвященную явлению разобщения или дизассоциации, которое имеет два противоположных эффекта: забывания или задержки воспроизведения, с одной стороны, творческого воображения и преодоления привычных шаблонов мышления — с другой. Эти эффекты, а особенно творческие новообразования посредством дизассоциаций, стали изучаться экспериментальной психологией сравнительно недавно. Однако раскрытие механизмов дизассоциации составляет задачу ближайшего будущего. Мы не можем считать решенной даже в самом общем виде эту сеченовскую проблему.

Важно обратить внимание еще на одну черту сеченовской ассоциативной теории: объединение в ассоциативных структурах знания о внешнем мире, накопления практического опыта и состояния самой жизнедеятельности человека. Ассоциация как связь между нервно-психическими элементами или образованиями есть знание об объективных связях между предметами внешнего мира. Вместе с тем ассоциация есть не только знание об этих объективных связях, но и частица практического опыта оперирования этими связями посредством движений. И именно поэтому такое исключительное место в теории Сеченова занимает мышеч-

ное чувство как регулятор движения и, говоря современным языком, постоянно действующая обратная связь в управляющей системе.

Наконец, ассоциация, по парадоксу Сеченова, есть своего рода «сплошное чувствование», вовлекающее все рецепторы и эффекторы, включая аппараты внутренней среды. Сеченов предсказывал, что в будущем наука обнаружит во всех психических образованиях обязательное соучастие темного «валового чувства», т. е. interoцепции. При таком подходе ассоциации оказываются неотъемлемыми от общего процесса жизнедеятельности и их можно трактовать как важное состояние этого процесса.

Известно, что с возникновением кибернетики как науки об общих законах управления и связи значительно усилился интерес к процессам регулирования в биологии. Развитие науки за самые последние годы показало, что наиболее продуктивный подход к исследованию этих процессов связан именно с рефлексаторной концепцией Сеченова—Павлова. Одним из основоположников современной теории биорегулирования несомненно является Сеченов. Ведь именно он впервые стал рассматривать образ как регулятор движения и ассоциацию как регуляторный процесс. Именно он первым уподобил некоторые механизмы мозговой работы контрольно-измерительным устройствам.

Вместе с выделением особых функций мышечного чувства и органических ощущений Сеченов подошел к «кольцевой регуляции» процессов поведения, предвосхитив современное учение об обратной связи. Как явление регуляции мышечной энергии Сеченов интерпретировал обнаруженный им удивительный феномен активного отдыха при поочередной работе рук. Взаимодействие нервных центров, определяющее этот феномен, трактовалось как одна из закономерностей регулирования. Многократная проверка и дополнения к этому эффекту Сеченова в современной науке уточнили механизм, но не изменили в принципе его толкования. Новейшие исследования позволяют проникнуть не только в энергетическую, но и в информационную сторону биорегулирования, а тем самым способствовать решению многих важных общих задач кибернетики, физиологии и психологии.

Среди многих психологических проблем И. М. Сеченов особо выделял произвольные действия и волю как саморегулирование, эмоции и мышление, относительно которых им сделаны замечательные находки и сформулированы важные гносеологические положения.

Особый интерес представляет судьба сеченовских идей о рефлексках с усиленными и ослабленными концами, тем более что сам Сеченов придавал большое значение этим явлениям. Вспомним, что в воображаемом диалоге с читателем на последних страницах

«Рефлексов головного мозга» Сеченов так охарактеризовал свое учение: «Чистейшая гипотеза, в смысле обособления у человека трех механизмов, управляющих явлениями сознательной и бессознательной психической жизни (чисто отражательного аппарата, механизма, задерживающего и усиливающего рефлексы)» (Сеченов, 1863 : 175). Известно, что эффектом механизма, усиливающего рефлексы, Сеченов считал не только эмоции, но и страсти как эмоционально-волевые обрастания, имеющие огромное значение для поведения и жизнедеятельности человека. Механизм усиления рефлексов связан, по предположению Сеченова, с общей зависимостью мозга от процессов жизнедеятельности и нервными влияниями на эти процессы.

Но во времена Сеченова все эти связи мозга и организма в целом были мало изучены. После классических работ Павлова эти связи стали постепенно раскрываться как кортикально-субкортикальные связи и различные виды нейрогуморальной регуляции. В настоящее время к этому толкованию добавляется важное представление о влияниях ретикулярной формации мозгового ствола и вообще об иерархической многоэтажной системе нейрогуморальной регуляции. Так или иначе, но идея Сеченова о существовании механизма, усиливающего рефлексы, может считаться великолепным научным предвидением современного учения о субстрате эмоционально-волевых процессов.

Спорным остается вопрос о том, в какой мере субъективность состояния страстности является специфическим эффектом этого усиления конца (мышечно-двигательного, сосудистого, секреторного) рефлекса. Однако многие экспериментальные данные и опыт в области воспитания, искусства (особенно театрального) и спорта говорят именно в пользу сеченовской гипотезы. С этой гипотезой связан и новый подход выразительных движений — экспрессии поведения — как явлений коммуникации и обратных связей. Все это, разумеется, подлежит опытной проверке и научной дискуссии, которые еще не раз будут возвращать нас к этим идеям Сеченова.

Более сложной оказалась судьба идей Сеченова о рефлексах с ослабленным двигательным концом. Спорность (а многим физиологам она казалась сомнительной и даже принципиально ошибочной) этой идеи заключалась, однако, вовсе не в утверждении существования механизма, ослабляющего рефлекс, поскольку сам Сеченов обогатил науку открытием центрального торможения. Благодаря исследованиям павловской школы всесторонне изучена природа коркового торможения и его роль в общей нейродинамике. Спорным оказалось толкование Сеченовым психологического эффекта этого механизма — связи мысли с ослаблением двигательного конца рефлекса. Спор этот имеет долгую историю и далеко не закончен.

Тем не менее в современной психологии все большее внимание приобретает процесс интериоризации, т. е. постепенного превращения внешнего во внутреннее, прослеженный в различных отношениях, но особенно продуктивно — в эволюции действий и операций умственной работы. Установлено, что во многих случаях решение задачи первоначально осуществляется серией физических действий и двигательных операций, но по мере развития оно переходит как бы во внутренний план и осуществляется операциями «в уме», «про себя». При этом развернутая цепь движений сменяется более обобщенными, но вместе с тем редуцированными движениями.

Это явление смены развернутых двигательных цепей редуцированными актами специфически проявляется в образовании внутренней речи. Показано, что грамматической и фонетической редукции строго соответствует редуцирование артикуляционных движений. Наряду с этим оказалось, что такое редуцирование означает усиление афферентных синтезов в области речевой кинестезии, которую Павлов считал базальным компонентом второй сигнальной системы.

Ясно также, что это редуцирование есть не разрушение рефлекторной дуги, а, напротив, через усиленную артикуляционную кинестезию — активное ее включение в более общую кольцевую регуляцию поведения.

Таким образом, современная психология эту идею Сеченова облекла в реальную систему фактов. Однако существует и противоположный процесс — разворачивание мысли в действия, переход от редуцированных актов к полной развертке структуры действия, соответствующего процессу экстериоризации. Вот почему еще нужно будет исследовать соотношение между редуцированием и разверткой, интериоризацией и экстериоризацией. Однако нельзя не признать, что Сеченовым была схвачена одна из самых капитальных сторон психического развития и тем самым проложен путь психическому познанию.

Особо следует отметить современное значение сеченовского детерминистического подхода к изучению нравственного сознания и самосознания. Как материалист и естествоиспытатель он подошел к этой сложнейшей проблеме генетически. Шаг за шагом он прослеживает у ребенка появление, а затем усложнение явлений самочувствия, ассоциирование их с конкретными событиями и обстоятельствами жизни, образование личных ассоциативных рядов, как их назвал Сеченов. Благодаря этим механизмам образуется комплекс представлений, относимых к себе.

В процессе общений самочувствие перерастает в самосознание. Сеченов объясняет причины, порождающие моральные дефекты: эгоизм, своекорыстие и т. д., и определяет условия, порождающие совесть, человеколюбие, гражданственность и т. д. В этой тончайшей и сложнейшей сфере самосознания действует тот же

закон, что и в отражении внешнего мира — переход от чувственного к логическому, причем этот закон действует по мере накопления опыта познания человеком явлений природы и общества.

В современной советской психологии личности эти идеи И. М. Сеченова получили свое дальнейшее развитие на марксистской основе и приложение к практике коммунистического воспитания подрастающего поколения.

ЛИТЕРАТУРА

Сеченов И. М. (1863). Рефлексы головного мозга. Избр. филос. и психол. произ., М., 1947.

Сеченов И. М. (1873). Кому и как разрабатывать психологию. Избр. филос. и психол. произ., М., 1947.



ТОНИЧЕСКИЕ УСЛОВНЫЕ РЕФЛЕКСЫ КАК ФОРМА ЦЕЛОСТНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ МОЗГА

Э. А. Асратян

Вся многолетняя история развития материалистического учения о высшей нервной деятельности — это история непрерывной страстной борьбы создателя этого учения И. П. Павлова с многочисленными идейными противниками. И в этом отношении он с честью продолжал славные традиции своего великого предшественника — И. М. Сеченова, который на протяжении многих лет в жестокой борьбе отстаивал глубокие и смелые материалистические воззрения относительно принципов работы мозга и сущности психической деятельности. Многие из учеников и последователей И. П. Павлова в своей работе по дальнейшему развитию его учения также уделяют немало внимания научной полемике с противниками этого учения.

Даже при самой беглой оценке переживаемого нами этапа развития учения Павлова нельзя не обратить внимания на следующие характерные и до некоторой степени парадоксальные черты этого этапа. С одной стороны, великое учение Павлова уже вышло за пределы нашей страны, распространилось по всему свету, властно овладело умами широких кругов прогрессивных

ученых почти во всех странах мира и в настоящее время энергично разрабатывается ими при помощи совершенных и тончайших приемов современного физиологического эксперимента. При этом многие видные ученые этих стран из лагеря противников учения Павлова перешли и переходят в лагерь его убежденных сторонников. А с другой стороны, в среде ученых нашей страны явная и скрытая борьба против учения Павлова не только не прекращается, но, судя по некоторым признакам, за последние годы даже усиливается. Разумеется, антипавловские течения продолжают существовать и в зарубежном научном мире, хотя они, по-видимому, становятся слабее.

Необходимость энергичной борьбы против критиков учения Павлова в целом или против отдельных принципиальных его положений усиливается в наше время еще и следующим обстоятельством. Противники учения Павлова часто стараются создать видимость, что они будто бы являются новаторами и критикуют это учение с прогрессивных позиций, что они опираются на крупные научные и методические достижения современной нейрофизиологии и кибернетики, которые якобы несовместимы с методами и учением Павлова и призваны заменить их.

Задачей настоящего сообщения является не просто беспристрастное, «академическое» изложение некоторых старых и новых фактов и теоретических положений относительно явлений высшей нервной деятельности, известных под названием системности или динамического стереотипа, переключения, обстановочного рефлекса, цепных условных рефлексов и близких им форм целостной деятельности мозга, рассматриваемых нами как сложные тонические условные рефлексы. Мы намерены сделать это в научно-популярном плане, на фоне критического разбора некоторых обвинений, выдвигаемых отдельными нашими физиологами против современной рефлекторной теории и учения Павлова как высшего достижения этой теории, на фоне анализа развиваемых ими некоторых, якобы в принципе новых, теоретических положений, будто бы призванных заменить соответствующие положения рефлекторной теории, в том числе и учения Павлова, или существенно дополнить ее.

Среди критических замечаний в адрес современной рефлекторной теории и специально учения Павлова о высшей нервной деятельности советскими учеными Н. А. Бернштейном, П. К. Анохиным, Н. И. Грабцевым и другими за последние годы выдвигается на передний план упрек в том, что это учение будто бы атомистично, механистично, не учитывает и не объясняет синтетической деятельности центральной нервной системы. Они утверждают, что нельзя в свете этого учения понять активного характера деятельности центральной нервной системы, в частности способности мозга и центральной нервной системы в целом к предвидению будущего, к программированию, корригированию и саморе-

гулированию своей деятельности и многообразных функций организма. Существо дела представляется ими так, как будто бы до них никто не обращал внимания на эти стороны или особенности деятельности центральной нервной системы, как будто бы до них не существовали соответствующие идеи, факты, явления и закономерности, хотя бы и описанные в несколько ином плане или обозначенные другими терминами.

Исходя из этого, Бернштейн, Анохин и их единомышленники предполагают коренным образом преобразовать, переделать или реформировать современную или, как они называют, «декартову» рефлекторную теорию, которая будто бы дошла до нас с декартовых времен без перемен, в своем «первобытном» виде. Сделанные названными учеными в этом плане конкретные предложения, в частности развиваемые ими теоретические положения относительно активной природы деятельности центральной нервной системы, физиологических механизмов предвидения, программирования, корригирования, саморегуляции этой деятельности и т. п., хорошо известны заинтересованным научным кругам многочисленным публикациям этих авторов, самые последние из которых были сделаны совсем недавно, в 1962 г., в связи с Московским совещанием по философским вопросам физиологии высшей нервной деятельности и психологии. Это обстоятельство устраняет необходимость даже конспективного изложения взглядов названных авторов в настоящем коротком сообщении. Но хотелось бы сделать по ним несколько критических замечаний общего характера.

Во-первых, взгляды упомянутых исследователей по перечисленным вопросам практически идентичны, во всяком случае имеют много общего. Существо дела не меняется от того, что они употребляют разные термины, пользуются разными примерами и доводами или же от того, что существует некоторая разница в их мнениях по поводу частных вопросов или же отдельных деталей их. Так, например, как Н. А. Бернштейн и П. К. Анохин, так и их единомышленники предполагают заменить структурную схему трехчленной, или, как они называют, разомкнутой рефлекторной дуги схемой четырехчленного замкнутого нервного круга, или кольца. При этом под четвертым звеном или членом они подразумевают давно известный афферентный путь от эффекторного органа и в своих работах они всячески стараются создать видимость, что именно они впервые должным образом выявили и осмыслили важную роль афферентации через этот путь в оценке центральной нервной системой результатов деятельности рабочих органов, в контролировании и корригировании этой деятельности на ходу.

Далее Анохин, Бернштейн и их единомышленники весьма своеобразно обосновывают свою критику «классической» рефлекторной теории, в частности свое критическое замечание относи-

тельно якобы невозможности понимания и объяснения с позиций этой теории активной природы и структуры целостных поведенческих актов. Они обычно изображают элементарный безусловный или условный рефлекс и его трехчленную дугу в крайне упрощенном виде, представляя такой рефлекс как глобокое, машинообразное, графартное и пассивное явление в нервной деятельности, и вслед за тем с большой легкостью «доказывают», что сложные и вариабильные поведенческие реакции не могут быть сведены к таким рефлексам. При этом в качестве иллюстрации приводятся примеры таких «сложных» поведенческих реакций человека, как намерение взять карандаш со стола, попытка реализовать это намерение, исправление на ходу допущенной при этом ошибки и т. д.

Все это преподносится так, будто бы кто-либо из сторонников современной динамической рефлекторной теории и учения Павлова представляет себе рефлекс в таком карикатурном виде, считает возможным свести сложный поведенческий акт к элементарному рефлексу или же к механической сумме таких рефлексов, будто не существует фактов и понятий о цепных и других сложных формах прирожденных рефлексов, о поразительной приспособительной изменчивости всего этого обширного класса рефлексов, обусловленной влиянием разнообразных внешних и внутренних факторов, будто, наконец, вовсе не существует фактов и понятий об условных рефлексах в их огромном многообразии с их калейдоскопической изменчивостью и высочайшей приспособительной мощью, фактов и понятий, при помощи которых оказалось возможным понимание и объяснение куда более сложных целостных поведенческих актов, чем злополучные акты со взятием карандаша или стакана с водой и подобные им.

Наконец, нельзя не отметить и того обстоятельства, что развиваемые этими исследователями теоретические положения носят чисто умозрительный характер, крайне искусственны и запутанны. От ознакомления с ними складывается впечатление, что при их составлении авторы вместо адекватных достоверных фактов решили использовать силу напыщенного слова и эффект экстраординарной терминологии, вроде «модель потребного будущего», «мозаицизм», «санкционирующая афферентация», «аппарат сопоставления» или «акцептор действия» и т. д. Словесные ухищрения и терминология «ультрамодерн» призваны также придать взглядам этих авторов видимость оригинальности, новизны и прогрессивности. При этом они не очень любят правдивое и достоверное изложение фактов и взглядов своих предшественников по занимаемым их внимание вопросам, считая, по-видимому, такое занятие отжившей свой век, ненужной традицией в науке.

Ради краткости мы вынуждены были ограничиться лишь беглыми замечаниями по поводу отдельных характерных черт критики, развиваемой группой наших ученых в адрес современной

рефлекторной теории, а также по поводу выдвигаемых ими самими теоретических положений. В добавление к этим замечаниям и в их подкрепление можно было бы еще отметить, что современная рефлекторная теория благодаря классическим исследованиям корифеев нейрофизиологии, в особенности К. Бернара, Людвига, Сеченова, Павлова, Введенского, Шеррингтона, Магнуса, Самойлова и других, коренным образом отличается от того, что критики этой теории называют «первобытной» или декартовой рефлекторной теорией. В частности, факты и теоретические представления о круговом вращении возбуждения в центральной нервной системе, как и между центральной нервной системой и периферическими рабочими органами, существуют более ста лет. Такую же давность имеют факты и теоретические положения о непрерывной информации, получаемой центральной нервной системой от рабочих органов и служащей одним из мощных факторов высокой активности и изумительной приспособительной изменчивости рефлекторной деятельности, лежащей в основе тонкой динамической коррекции функций разных систем в точном соответствии с условиями среды и с текущими потребностями организма, и обуславливающей совершенную рефлекторную саморегуляцию этих функций.

Даже из этих беглых замечаний и справок явствует необоснованность критики Бернштейна, Анохина, Гращенкова и других в адрес современной рефлекторной теории и чрезвычайная их претенциозность в отношении собственных заслуг в деле якобы коренного преобразования этой теории. Оставляя для другого случая более обстоятельный критический разбор этих взглядов в их совокупности, мы намерены в настоящем сообщении путем использования нескольких конкретных примеров из области условнорефлекторной деятельности проиллюстрировать в более наглядной форме несостоятельность одного только положения этих авторов: их утверждения о том, что современная рефлекторная теория, учение Павлова в том числе, не располагает фактами и теоретическими положениями относительно способности нервной системы к «программированию» своей деятельности. При этом необходимые ссылки будут сделаны преимущественно на высказывания Анохина, так как они касаются главным образом условнорефлекторной деятельности.

На протяжении всего периода исследования условнорефлекторной деятельности Павлов и его сотрудники накапливали разнообразные факты, которые в терминологическом обозначении современной науки могут рассматриваться как проявление способности мозга к «программированию» своей деятельности или, как говорят многие, к «предвидению». Сюда могли быть отнесены давние и новые данные относительно образования условных рефлексов на время, на порядковое место применения раздражителей, на последовательный комплекс раздражителей, цепные услов-

ные рефлексы и т. д. В известном смысле даже каждый условный рефлекс может рассматриваться как проявление этой способности в деятельности мозга, ибо любой условный раздражитель сигнализирует о том, что именно должно произойти вслед за его действием тотчас же или некоторое время спустя. Особенно рельефно этот предваряющий характер сигнального раздражителя выступает при следовых и запаздывающих условных рефлексах. Нет необходимости приводить здесь соответствующие примеры или же излагать взгляды Павлова на структурные и функциональные основы этих явлений, на физиологический механизм образования и осуществления этого многообразия условных рефлексов. Они общеизвестны. Хотелось бы только отметить, что на данном этапе развития наших знаний о работе мозга эти взгляды Павлова являются бесспорно наиболее обоснованными и прогрессивными, и их пересказ с энергичным использованием экстраординарных терминов и выражений едва ли является шагом вперед по существу.

Еще более ярким и рельефным проявлением способности мозга к «предвидению», к «программированию» своей деятельности могут считаться установленные и изученные в лабораториях Павлова и его учеников явления в условнорефлекторной деятельности, известные под названиями динамического стереотипа или системности, переключения условных рефлексов, ситуационных или обстановочных условных рефлексов, представляющие собой целостные поведенческие акты. Имея в виду специальное отношение этих явлений к обсуждаемому здесь вопросу, я позволю себе остановиться на нескольких уже известных и некоторых относительно новых фактах этого рода.

Напомню вначале о том варианте динамического стереотипа, который сводится к способности мозга отстаивать и воспроизводить определенный ритмический порядок применения разных условных раздражителей в виде упорядоченной системы условных рефлексов, который применительно к звуковым раздражителям был изучен В. В. Сирятским, а к тактильным — П. С. Купаловым. Близким вариантом динамического стереотипа может считаться явление усвоения и воспроизведения определенного ритма временной последовательности применения одного и того же условного раздражителя в противоположных по знаку сигнальных значениях, т. е. в определенных порядковых местах как положительный условный раздражитель, в других же — как тормозной условный раздражитель (имеется в виду явление, изученное в лабораториях И. П. Павлова С. Н. Выржиковским, М. А. Усиевичем и др.). И в данном случае каждый условный рефлекс выступает как элемент определенным образом организованной и упорядоченной условнорефлекторной деятельности или целостного поведенческого акта. В обоих вариантах динамического стереотипа весьма четко проявляется способность мозга к составлению пол-

ной «программы» условнорефлекторной деятельности всего экспериментального сеанса в надлежащей обстановке, к «предвидению» всего, что должно произойти при этом.

Но наиболее четко и ярко проявляется эта особенность мозга в том варианте динамического стереотипа, который был изучен нами, а в дальнейшем и некоторыми другими сотрудниками И. П. Павлова: Л. О. Зевальдом, В. И. Павловой, Г. В. Скипиным и другими. Речь идет о варианте динамического стереотипа, названного нами «системностью» на том основании, что он формируется при регулярном применении системы разнообразных условных раздражителей в определенной стереотипной последовательности во времени с одинаковыми или с разными интервалами между ними. При этом вся примененная в опытном сеансе система условных рефлексов синтезируется в единое целое, в сложную и целостную форму условнорефлекторной деятельности в виде определенным образом организованного и упорядоченного поведенческого акта, в котором каждый индивидуальный условный рефлекс становится интегральной составной частью единого целого, в то же время занимаемая в нем свое совершенно определенное место и сохраняя некоторые свои специфические черты. Все это, как известно, проявляется в том, что при данном варианте сформировавшегося динамического стереотипа применение одного только условного раздражителя поочередно на порядковых местах всех входящих в систему раздражителей вызывает примерно характерный для каждого из этих раздражителей по знаку и по величине условный рефлекс. Этим путем воспроизводится в общих чертах вся стереотипная картина условнорефлекторной деятельности в течение опытного сеанса в данной обстановке. Примененный условный раздражитель играет роль пускового фактора, или индикатора, выявляющего составленную на основе прошлого опыта «программу» действия, превращающего готовность к действию в реальную деятельность. Примечательно, что таким индикатором может служить даже условный раздражитель, который не входит в систему раздражителей, примененную в целях образования данного динамического стереотипа.

Как известно, И. П. Павлов придавал большое значение принципу динамического стереотипа в высшей нервной деятельности животных и человека. Не касаясь других аспектов значения этого принципа в деятельности мозга, отметим еще раз тот его аспект, который имеет непосредственное отношение к обсуждаемому здесь вопросу. Бесспорно, что в динамическом стереотипе весьма ярко проявляется способность мозга к «программированию» своей деятельности, к «предвидению». Последующие исследования, посвященные динамическому стереотипу, представили новые доказательства крайней его важности в церебральной деятельности, а также его принадлежности к числу наиболее актуальных вопросов учения о высшей нервной деятельности. В этой

связи могут быть отмечены данные нашей сотрудницы М. Х. Хачатурян и данные лаборатории А. О. Долина о том, что образование динамического стереотипа сказывается и на безусловно-рефлекторной деятельности, а также данные И. А. Зачиняевой, подтверждающие, что в определенных условиях эксперимента динамический стереотип проявляется неодинаково в секреторном и двигательном компонентах пищевых условных рефлексов. Были проведены также весьма интересные исследования относительно форм проявления динамического стереотипа и его роли в высшей нервной деятельности ребенка и взрослого человека.

Исключительный интерес представляют новые весьма ценные факты М. М. Кольцовой и ее сотрудников относительно роли принципа динамического стереотипа в высшей нервной деятельности детей разного возраста и относительно важного значения этого принципа в развитии и формировании условнорефлекторной деятельности второй сигнальной системы. То же самое можно сказать в отношении данных многих советских исследователей, в первую очередь А. Н. Крестовникова, Н. В. Зимкина, М. И. Виноградова, М. А. Алексеева, Д. Г. Квасова, Я. А. Эголинского и других, о важной роли принципа динамического стереотипа в образовании различного рода профессиональных трудовых и спортивных сложных двигательных навыков. Результаты этих исследований имеют не только важное прикладное значение, но и представляют значительный научный интерес для учения о высшей нервной деятельности.

Весьма ценными, например, являются данные, характеризующие динамику и структурно-функциональные основы процесса выработки и автоматизации профессиональных двигательных навыков по принципу динамического стереотипа, а также данные о высокой степени функциональной специализации определенной массы рефлекторных дуг, составляющих структурную основу динамического стереотипа, о значительном повышении возбудимости, проводимости и лабильности этих структур. Сюда же относятся данные относительно появления профессиональных системных «чувств» («чувства лыж», «чувства ракетки» и т. п.), как своеобразное и красочное выражение «предвидения», когда выработанный динамический стереотип достигает высокого уровня совершенства и специализации.

Наконец, заслуживают упоминания также данные В. С. Русинова, П. К. Анохина и их сотрудников, изучавших динамический стереотип у взрослого человека по показателям электрической активности мозга и подтвердивших в условиях таких экспериментов правильность основных закономерностей его образования и проявления, установленных ранее в экспериментах на животных.

Из всего сказанного явствует, что речь идет не о каком-то второстепенном явлении в деятельности мозга, мимоходом отме-

ченном одним-двумя исследователями, а о важном и актуальном принципе в деятельности мозга, привлекавшем внимание многих исследователей, принципе, в котором в весьма яркой форме проявляется способность мозга к «программированию» своей деятельности, к «предвидению». Почему этот принцип выпал из поля зрения критиков современной рефлекторной теории и учения Павлова, претенциозно приписывающих себе заслугу выявления, изучения и осмысливания этой способности нервной системы, остается загадкой.

Как уже отмечалось, к обсуждаемому вопросу ближайшее отношение имеет также другая форма целостной деятельности мозга, известная под названием переключения в условнорефлекторной деятельности и также рассматриваемая нами как особый вид тонических условных рефлексов.

Явление переключения в условнорефлекторной деятельности в различных его вариациях также изучается давно многими советскими и зарубежными учениками и последователями И. П. Павлова. В этой связи могут быть упомянуты работы М. Н. Ерофеевой, С. С. Фридмана, Г. П. Конради, Э. Г. Вацууро, работы, выполненные научными коллективами, возглавляемыми Ю. М. Коворским, П. С. Купаловым, И. С. Беритапшвили, П. К. Анохиным, М. М. Кольцовой, А. С. Дмитриевым, нами совместно с сотрудниками и другими исследователями. Фактические результаты этих исследований и вытекающие из них теоретические положения хорошо известны заинтересованным научным кругам по многочисленным публикациям и докладам, и нет необходимости их излагать здесь.

Суть основного варианта явления, наиболее систематически и обстоятельно изученного нами совместно с многими нашими сотрудниками — Ф. М. Шитовым, В. В. Яковлевой, Я. М. Прессманом, В. А. Замятиной, М. И. Стручковым, Г. Т. Сахиулиной, В. П. Подачиным, Янь Уй-цзинь, Чжу Цзы-цяо, М. Х. Хачатурян, Дху и другими, сводится к тому, что одни и те же условные раздражители вызывают в одной обстановке или в одних условиях эксперимента пищевые условные рефлексы, в другой обстановке или в других условиях эксперимента — электрооборонительные условные рефлексы, один и тот же раздражитель в одних условиях вызывает положительный условный рефлекс, в других действует как тормозной раздражитель, в одних условиях вызывает слабый пищевой рефлекс, в других — сильный, в одних условиях — короткоотставленный условный рефлекс, в других — запаздывающий и т. п. Разные же условия или обстановка создаются таким образом, что опыты проводятся в разных камерах одним и тем же экспериментатором, или в одной и той же камере разными экспериментаторами или даже одним и тем же экспериментатором, но в разное время дня и т. д. Мы называем эти факторы переключателями и рассматриваем их как тонические условные

раздражители, которые своим действием путем тонического изменения функционального состояния соответствующих структур мозга создают в них тот или иной функциональный фон, ту или иную рабочую готовность и тем самым предопределяют характер протекающих на этом фоне фазных или обычных условных рефлексов. Другие исследователи придерживаются этой же или близкой к ней точки зрения. Несмотря на наличие некоторого расхождения у исследователей в трактовке явления переключения в условнорефлекторной деятельности, в подходе к его изучению, даже в терминологическом обозначении самого явления (его именуют ситуационным рефлексом, обстановочным рефлексом, рефлексом на состояние, вариантом комплексного условного рефлекса и т. п.), все они согласны с тем, что речь идет о весьма важном явлении и в условнорефлекторной деятельности. Судя по некоторым данным, принцип переключения играет еще более важную роль во второсигнальной условнорефлекторной деятельности человека. Можно, например, при помощи слова как весьма действенного тонического и условного раздражителя-«переключателя» коренным образом изменять функциональный знак и род фазных условных рефлексов, предопределять характер и ход условнорефлекторной деятельности в целом (данные лаборатории М. И. Кольцовой, П. С. Купалова, неопубликованные данные Я. М. Прессмана и М. А. Алексеева из нашей лаборатории). Но в данном случае нас интересует один аспект этого явления, а именно то, что он является ярким проявлением способности мозга к «программированию» своей деятельности, к «предвидению» грядущих событий, и что оно принципиально в этом духе трактуется большинством упомянутых выше исследователей.

Мы уже не говорим об обширном и разнообразном материале общей нейрофизиологии относительно переключения и близких им принципов в безусловнорефлекторной деятельности центральной нервной системы, придающих этой деятельности значительную гибкость и вариабильность, делающих ее высокоактивной. И опять-таки не понятно, почему все это выпало из поля зрения критиков современной рефлекторной теории и учения И. П. Павлова.

Из всего изложенного следует, что как при динамическом стереотипе, так и при переключении в условнорефлекторной деятельности исключительную роль играет поток разнообразных афферентных импульсов, поступающих в мозг через каналы разных анализаторов, что в основе формирования этих целостных поведенческих актов лежит образование сложных динамических функциональных систем, что деятельность этих систем находится под постоянным корректирующим влиянием информации о результатах работы эффекторов. Учениками и последователями И. П. Павлова эти факторы, изменения и обстоятельства выявлены, изучены, должным образом оценены и освещены в полном соответ-

ствии с основными принципами павловского учения. И нам кажется, что некоторая новая манера изложения всего этого с использованием особой терминологии далеко еще не означает открытия новых принципов или новых закономерностей в деятельности мозга, как стараются уверить нас в этом некоторые исследователи.

ЦЕНТРАЛЬНОЕ ТОРМОЖЕНИЕ, ТРОФИЧЕСКОЕ ДЕЙСТВИЕ НЕРВНЫХ ИМПУЛЬСОВ И МЕХАНИЗМЫ НЕРВНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ

Н. В. Голиков

Тонкая наблюдательность и характерный для И. М. Сеченова глубокий подход к изучаемым явлениям позволили ему открыть ряд важнейших нейрофизиологических закономерностей и заложить основы учения о механизмах нервной деятельности. С именем Сеченова связано не только создание рефлекторной теории психической деятельности, но и открытие трех основных форм центрального торможения, открытие трофического и регулирующего действия нервных импульсов, создание физиологической теории следовых процессов и выдвижение принципа системности в работе нервных центров.

Вместе с С. П. Боткиным И. М. Сеченов создал новое направление в биологии и медицине, обозначаемое как нейризм. Сущность этого учения заключается в признании того факта, что взаимодействие животного организма со средой опосредовано нервной системой. Обладающая наивысшей раздражимостью нервная ткань, нервная система первой отвечает на раздражающие влияния среды и активно воздействует на все ткани и органы организма. Кроме эпизодических рабочих влияний, она оказывает постоянное регулирующее влияние на все эти ткани и органы, обычно снижая их собственную раздражимость.

Тот факт, что нервная система не только первой отвечает на раздражающее воздействие среды, но и активно снижает собственную раздражимость тканей и органов, в сущности был открыт Сеченовым, показавшим наличие длительных регулирующих влияний из задерживающих и усиливающих механизмов головного мозга на спинномозговые рефлексы и деятельность кровяного и лимфатических сердец (1863, 1868). Так, удаление больших полушарий лягушки приводило к резкому подавлению ее двигательной активности. Дополнительная перерезка в верхней части мозгового

ствола приводила к резкому повышению двигательной активности животного. Регулирующие влияния обычно связаны с подавлением возбудимости регулируемого субстрата, но могут и повышать его возбудимость.

К настоящему времени накопилось немало данных о том, что обычное регулирующее или субординирующее действие нервных центров на скелетные мышцы связано со снижением собственной раздражимости последних. Примером этого может служить известный тономоторный феномен Вульпиана—Гейденгайна: денервированные мышцы языка начинают проявлять большую, чем в норме, чувствительность к различным воздействиям, в частности к ацетилхолину. На раздражения чувствительного нерва языка или на появление в крови ацетилхолина язык начинает отвечать тоническим сокращением. Имеются и другие многочисленные данные о повышении чувствительности денервированных мышц к ацетилхолину, как и вообще данные о повышении чувствительности денервированных органов (Кэннон и Розенблют, 1951).

При рассмотрении симптомов субординационных влияний Монье и Джаспер (Monnier et Jasper, 1932) аналогизировали характер субординирующих влияний нервных центров с влияниями анэлектротона. Так же как анэлектротонические изменения характеризуются снижением возбудимости тканей, субординирующие влияния обычно выражаются в снижении возбудимости регулируемого субстрата.

Факты, которые впервые были отмечены Сеченовым и позже неоднократно описывались как симптомы денервации, обусловлены устранением постоянных регулирующих или субординационных влияний со стороны центральной нервной системы. Не случайно французский физиолог Луи Лапик связывал субординацию с влиянием мезэнцефальной и диэнцефальной областей, в которых он усматривал наличие субординационных центров, так же как в свое время Сеченов полагал эти области местом нахождения специальных тормозных аппаратов центральной нервной системы.

Феномен, очень близкий к явлениям снижения собственной раздражимости регулируемого субстрата под влиянием центральных импульсов, поступающих на периферию, был описан Бубновым и Гейденгайном (Boubnoff und Heidenhein, 1881), показавшими, что электрическое раздражение коры головного мозга в качестве первого эффекта часто дает уничтожение тонического напряжения мышцы и лишь затем, за этим первым, как бы тормозным явлением устранения или уменьшения тонуса появляется классический эффект тетанического возбуждения, вновь сменяющегося торможением при дальнейшем устранении раздражения коры (Ухтомский, 1914).

И. С. Беритов (1916) наблюдал феномены резкого повышения возбудимости двигательных ядер черепномозговых и спинномозго-

вых нервов после децеребрации. Мышцы децеребрированного животного часто сокращались синхронно в такт каждому вдоху. Этот важный феномен, демонстрирующий снижающее возбуждающее действие субординирующих влияний переднего мозга на двигательные спинномозговые центры, можно назвать феноменом Беритова.

Многочисленные факты показывают, что и обычная афферентная импульсация — проприоцептивная, экстероцептивная и интероцептивная — может активно действовать в сторону первичного снижения возбудимости нервных центров. Так, в 1909 г. известный английский физиолог Ч. Шеррингтон показал, что деафферентация конечности ведет к значительному повышению возбудимости мотонейронов.

Несколько позже Л. А. Орбели совместно с К. Кунстман открыли замечательный факт, демонстрирующий не только резкое повышение возбудимости мотонейронов при устранении афферентной импульсации (деафферентации), но и легкий резонанс этих нейронов на импульсы, иррадиирующие из дыхательного центра. На деафферентированной конечности наступало увеличение тонуса мускулатуры при каждом вдохе; феномен Орбели—Кунстман демонстрировал, что афферентные импульсы, идущие с периферии, могут так же снижать возбудимость нервных центров, как центральные импульсы, в частности корковые и стволовые.

Примером первично снижающего возбуждающее действие афферентных импульсов могут служить явления сомато-кардиального блока, описанные Х. С. Коштоянцем. Частичная деафферентация продолговатого мозга ведет к резкому повышению возбудимости ядра блуждающего нерва и к облегчению возникновения вагусного эффекта. Если на нормальном животном раздражение кожи или раздражение экстероцептивного чувствительного нерва не вызывает остановки сердца, то на животных с частичной деафферентацией продолговатого мозга легко можно вызвать остановку сердца раздражением любого чувствующего нерва. В нашей лаборатории эти факты были подтверждены Т. А. Степушкиной (1962), изучившей влияние частичной деафферентации на нервные центры спинного и головного мозга. Эти факты показывают, что афферентные импульсы, поступающие в спинной и продолговатый мозг, могут снижать возбудимость спинномозговых и бульбарных центров, в частности возбудимость ядра блуждающего нерва. Повышение возбудимости при устранении или ослаблении регулирующей (субординирующей) импульсации давно известно в невропатологии. Так, явления повышения сухожильных рефлексов рассматриваются как симптом ослабления влияний головного мозга. В свое время учитель Шеррингтона Джексон показал, что повреждение головного мозга сопровождается усилением тонуса и повышением возбудимости сухожильных рефлекторных дуг. Эти явления, соответствующие ирритативной форме диаски-

зиса Монакова, достаточно хорошо известны. Нарушение соматокардиального блока, наступающее не только при частичной деафферентации, но и при деперебрации, также связано с повышением возбудимости ядра блуждающего нерва. Механизм сеченовского торможения кровяного сердца, наступающего одновременно с торможением спинномозговых рефлексов на лягушках, лишенных больших полушарий, связан с возбуждением ядра блуждающего нерва при солевом раздражении межуточного мозга.

В нашей лаборатории Р. М. Рейдлер (1960) показала, что после удаления больших полушарий сеченовская реакция остановки сердца лягушки при солевом раздражении межуточного мозга получается очень легко в подавляющем количестве опытов. Наоборот, на лягушках с сохранным передним мозгом при раздражении межуточного мозга кристалликом соли как снизу, через отверстие в основной кости, так и сверху, через отверстие в своде черепа, наступает обычно лишь положительный симпатический эффект и не наблюдается вагусной реакции торможения сердечной деятельности.

Можно думать о том, что разное влияние воздействия межуточного мозга на ядра блуждающего нерва у интактных лягушек и у лягушек с удаленными полушариями прежде всего зависит от того, что передний мозг оказывает субординирующее влияние на ядра блуждающего нерва, снижая их возбудимость и повышая лабильность. Солевое раздражение зрительных бугров на интактных лягушках не оказывает возбуждающего действия на эти ядра. Напротив, их возбудимость снижается, так же как снижается возбудимость двигательных спинномозговых центров. Устранение вышележащих этажей нервной системы повышает возбудимость и снижает лабильность ядер блуждающего нерва и обуславливает появление классического вагусного эффекта в ответ на раздражение верхних отделов мозгового ствола кристалликом соли. При сохранности переднего мозга то же раздражение вызывает лишь симпатический эффект. Смена задерживающего действия раздражения зрительных бугров на спинномозговые рефлексы усиливающим действием в зависимости от снижения лабильности нервных центров хорошо показана в нашей лаборатории С. Е. Рудашевским (1950, 1963) и С. В. Соколовой (1957 г.). Факты неодинакового влияния раздражения зрительных бугров на разные рефлексы описаны еще в выполненных под руководством Сеченова работах В. В. Пашутина и И. Г. Березина. В соответствии с правилом А. Ф. Самойлова, по которому клетка влияет на другую клетку не иначе, как раздражая ее, нужно рассматривать нервные импульсы как раздражители, действующие на клетки с общими закономерностями раздражения. Данные современных исследований показывают, что стимулирующее или угнетающее влияние нервных импульсов определяется не только особенностями специализированных синаптических аппаратов и субси-

наптических рецептивных структур, но и величиной импульсации, степенью ее синхронизации и уровнем функционального состояния иннервируемых клеток. На одну и ту же слабую афферентную или межцентральный импульсацию группы нейронов в зависимости от уровня их функционального состояния могут отвечать либо повышением возбудимости и возбуждением, либо снижением возбудимости и развитием первичного торможения или адаптации.

Установленные Н. Е. Введенским соотношения между раздражением и возбуждением (закон оптимума величины раздражения, необходимой для вызова возбуждения) и показанная им фазность действия любых раздражителей на любой физиологический субстрат общеизвестны (1886, 1901). Специфика синаптического раздражения и специализации субсинаптических структур подчеркивают, затягивают, выпячивают ту или иную фазу действия раздражителей, и в определенных условиях эффект раздражения может быть специфично однозначным. Но изменения условий раздражения и прежде всего изменение состояния раздражаемого субстрата может повести к реверсии типичного эффекта даже для специфического раздражения и при наличии специализированных структур. Так, обычное тормозящее действие раздражения блуждающего нерва на сердечную деятельность при ухудшении состояния сердца извращается в усиливающее (Введенский, 1908). При развитии парабриоза обычное снижающее возбудимость нерва действие анода постоянного тока сменяется повышающим возбудимость действием (Виноградов, 1914).

Показывая наличие специализированных задерживающих и усиливающих механизмов в головном мозге, Сеченов считал необходимым отметить, что возбуждающий или тормозящий эффект раздражений определяется не только наличием специализированных структур, но и уровнем функционального состояния реагирующих нервных центров. В зависимости от того, голоден или сыт человек, он может реагировать на пищу по-разному: положительно, отрицательно или равнодушно. Здесь не три разных механизма определяют реакцию на пищевое раздражение, а разное состояние центров. «Гораздо проще допустить, что характер ощущения видоизменяется с переменой физиологического состояния нервного центра» (Сеченов, 1863 : 31).

Сеченов показал факт трофического действия раздражений, поступающих из окружающей среды на организм, и подчеркнул трофическое действие проприоцептивной импульсации на нервную систему.

Наши данные (Голиков, 1930, 1933) и факты, полученные в школе Д. Н. Насонова (1959), подтвердили наличие неспецифического положительного трофического действия слабых раздражений, повышающих поляризацию, физиологическую лабильность и резистентность клеток и волокон. Эти данные и особенности фаз-

ных изменений поляризации, лабильности и возбудимости нервной ткани при длительном раздражении и развитии парабิโอ́за позволили нам выдвинуть поляризационно-деполяризационную теорию раздражения (Голиков, 1933), являющуюся дальнейшим развитием теории возбуждения и торможения Введенского, которая связана с установлением зависимости между поляризацией, лабильностью и возбудимостью нервных клеток и волокон. Начальное неспецифическое, повышающее лабильность и поляризацию клеток и волокон, действие привычных слабых раздражений сменяется при увеличении раздражения снижением поляризации и лабильности, связанным с возникновением возбуждения, появлением переходных от возбуждения к торможению стадий Введенского, а затем развитием запредельного торможения, парабิโอ́за. Для возникновения возбуждения оказались необходимыми определенные значения поляризации лабильности, благоприятные для повышения возбудимости. Как повышение, так и снижение поляризации и лабильности от оптимального уровня ведет к снижению возбудимости и к прекращению проведения (правило оптимальных значений поляризации и лабильности, необходимых для возникновения повышенной возбудимости, ритмической активности и проведения). При невысоком уровне поляризации и лабильности возбудимость и лабильность клеток и волокон под влиянием раздражения изменяются однозначно, а при высоком исходном уровне поляризации и лабильности возбудимость и лабильность этих клеток и волокон изменяются в диаметрально противоположных направлениях. В малолабильных структурах возбудимость меняется только двухфазно, так же как лабильность и поляризация, первичного снижения возбудимости не наблюдается. В высоколабильных структурах при двухфазных изменениях лабильности (повышение—снижение) возбудимость изменяется трехфазно [смена начального апэлектротонического синдрома катэлектротоническим и далее синдромом катодической депрессии (Голиков, 1941)]. Снижение лабильности и поляризации и развитие парабิโอ́за может быть вызвано не только чрезмерным раздражением, но и прекращением и ослаблением привычной стимуляции.

Уменьшение притока раздражений, прекращение положительного трофического их действия ведет к упадку поляризации и лабильности нейронов, к повышению возбудимости, выявлению переходных от возбуждения к торможению парабииотических стадий и последующей утрате возбудимости, к развитию симптомокомплекса парабิโอ́за, вызванного, однако, не чрезмерностью раздражения, а резким снижением или прекращением действия привычных, лабилизирующих раздражителей среды — парабииоз из-за недостаточного притока раздражений (Голиков, 1950, 1956). Выдвинутая нами теория раздражения и установленные нами соотношения между поляризацией, лабильностью, возбудимостью и реактивностью были неоднократно подтверждены рядом фактов,

полученных как в нашей, так и в других лабораториях, в частности в условиях непосредственного измерения внутриклеточного потенциала и вызванных ответов в различных нервных клетках и мышечных волокнах (Fenerick a. Gerard, 1953, Li Chou Luh et al., 1961; Сологуб, 1963; Костюк и Шаповалов, 1964). Оптимальный уровень поляризации и критический уровень деполяризации, гиперполяризационное и деполяризационное блокирование проведения в сущности впервые показаны университетской физиологической школой Ленинграда.

Отмеченные Сеченовым длительные регуляционные воздействия, так же как и эпизодические рабочие воздействия первичных центров, осуществляются нервными импульсами, которые в зависимости от своей количественной характеристики, степени синхронизации, а также в зависимости от особенностей медиаторов и субсинаптических структур могут оказывать как снижающее возбуждаемость тормозное действие, так и повышающее возбуждаемость возбуждающее действие на нервные клетки.

Открытые Сеченовым три формы центрального торможения связаны с различным действием первичных импульсов на первичные центры. Первичное (непосредственное) торможение спинномозговых центров, наступающее при раздражении зрительных бугров, связано с гиперполяризацией и повышением физиологической лабильности мотонейронов под влиянием симпатической и субординационной импульсации. Л. А. Орбели и А. В. Топких показали, что в осуществлении непосредственно тормозящего действия раздражений зрительных бугров на спинномозговые рефлексы ведущую роль играет возбуждение высших отделов симпатической нервной системы. С тем же механизмом гиперполяризации связаны нисходящие тормозные влияния адренэргических элементов ретикулярной формации мозгового ствола и промежуточного мозга (Moguzzi a. Magoun, 1949). Задерживающие и усиливающие влияния соответствующих центральных механизмов, открытых Сеченовым в верхних отделах мозгового ствола, адаптационно-трофические влияния высших отделов симпатической нервной системы, показанные Орбели, и тормозные и активирующие влияния ретикулярной формации мозгового ствола и промежуточного мозга, оказались идентичными в самых различных своих проявлениях. По своему механизму регулирующие или субординирующие влияния нервных центров, адаптационно-трофические влияния симпатической нервной системы, влияния ретикулярной формации и непосредственное торможение оказались связанными с повышением поляризации нервных клеток, повышением их лабильности и обычно снижением возбудимости, что соответствует начальному этапу действия раздражений на физиологический субстрат.

Первичное торможение, первичная адаптация, активно поддерживаемое состояние покоя, адаптационно-трофические влияния и обычные эффекты субординации — явления одного и того же

порядка. Эти явления могут быть подчеркнуты в результате специализации синаптических структур (специфическое действие), но в определенных условиях выступают при любых слабых раздражениях (неспецифическое действие раздражителей, анаэлектротоническая фаза развития парабיוза). При усилении раздражений, в частности при увеличении синхронизации импульсных разрядов, субординирующее, трофическое или первично тормозящее действие первых импульсов сменяется рабочим, возбуждающим, пусковым их действием.

Специализация и дифференциация синаптических аппаратов расширяет диапазон специфического иннервационного эффекта, в результате чего специфически тормозящее или специфически возбуждающее действие импульсов, активирующих определенные синаптические структуры, может устойчиво удерживаться в широком диапазоне изменений величины раздражений. Однако при сильном и длительном раздражении и в специализированных аппаратах наступает реверсия специфического эффекта, возникают феномены неспецифического эксцитотормозящего действия раздражений с выявлением переходных от возбуждения к торможению стадий Введенского.

Открытое Сеченовым эксцитотормозящее действие сильных раздражений на нервные центры, а также явления пессимума Введенского и описанные им феномены функционального парабюза оказались связанными со снижением поляризации и лабильности клеток, сочетанным с резким снижением и исчезновением возбудимости, что соответствует поздним этапам развития парабюза (катодической депрессии, запредельному торможению).

Развитие сонного торможения при уменьшении притока раздражений из рецепторов (специфическая импульсация) и из ретикулярной формации (неспецифическая активирующая импульсация) характеризуется прогрессирующим снижением поляризации и лабильности нервных клеток в результате прекращения трофического действия привычной специфической и неспецифической дисперсной стимуляции. Развитие сна связано с ослаблением и прекращением активирующих влияний (Moruzzi a. Magoun, 1949).

Различные формы центральных регулирующих влияний, явления субординации, феномены иррадиации и индукции в своей основе имеют один и тот же организм — закономерные изменения функционального состояния регулируемого субстрата под влиянием раздражающего действия нервных импульсов. Выступившее еще в работах Сеченова единство регуляционных и рабочих влияний нервных импульсов в настоящее время обосновано большим экспериментальным материалом, накопленным в результате электрофизиологических и эксцитометрических исследований. Данные акад. А. А. Ухтомского об усвоении ритма, феномены внутренней и внешней синхронизации местных возбуждений и импульсных разрядов нервных клеток и тот факт, что дисперсная, асин-

хронная и синхронизированная импульсация по-разному влияют на первичные центры и исполнительные органы, позволяют сближать различные эффекты действия нервных импульсов на иннервируемый субстрат и рассматривать их как этапы или фазы неспецифической реакции клеток на раздражения.

В зависимости от величины и степени синхронизации импульсации, от специализации синаптических аппаратов и состояния иннервируемых клеток эффект стимуляции может быть гиперполяризационным или деполяризационным и соответственно трофическим, тонизирующим, первично тормозящим, возбуждающим и вторично тормозящим.

Изменение характера стимуляции и состояния иннервируемых клеток и их рецептивных аппаратов даже при наличии специализированных синаптических структур может модифицировать и реверсировать обычный (специфический) эффект иннервационного влияния. Модификация и реверсирование обычного, специфического действия данного раздражителя наступает либо в результате смены поляризующего и повышающего лабильность действия раздражения деполяризующим и снижающим лабильность его действием (переход от первой фазы развития парабнотического процесса ко второй с соответствующей реверсией эффекта), либо в результате реверсии влияния того же специфического гиперполяризующего или деполяризующего раздражения на реактивность и возбудимость раздражаемых клеток в связи с изменением уровня их поляризации и лабильности (закон оптимальных величин поляризации и лабильности, необходимых для наличия возбудимости, проведения и ритмической активности). Так, в зависимости от частоты и длительности стимуляции в нервных волокнах могут развиваться явления посттетанического потенцирования, близкие к феномену позитивного нервного тока Верцара (Verzar, 1928) или явления пресинаптического деполяризационного блокирования, близкие к феномену деполяризационной волны Верцара.

Пресинаптическая гиперполяризация и пресинаптическая деполяризация, развивающиеся в результате суммации следовой субнормальности или следовой супернормальности после каждого импульса, закономерно изменяют состояние концевых разветвлений аксонов с переходом от явлений потенцирования к явлениям блокирования.

В условиях внутриклеточного отведения биоэлектрических потенциалов показано, что при значительной гиперполяризации мотонейрона специфически гиперполяризующее влияние активации тормозящих синапсов реверсируется в деполяризующее и возбуждающее их влияние. Ранее, при изучении развития парабноза в условиях внеклеточного отведения и эксцитометрики, было обнаружено, что и гиперполяризующие факторы при известной интенсивности и длительности своего действия вызывают

деполяризацию клеток и волокон с выявлением классических стадий парабиоза Введенского. При глубокой деполяризации клеток и волокон факторы, специфически гиперполяризующие мембраны, восстанавливают нормальный уровень поляризации и лабильности и повышают возбудимость деполяризованных клеток, а факторы, специфически деполяризующие мембраны, напротив, подавляют и уничтожают возбудимость, вызывают блокирование (Виноградов, 1914; Голиков, 1933; Гоффман и Крейнфилд, 1962).

Показанные Касперсом (Caspers, 1959) соотношения между постоянным потенциалом коры и характером отрицательных дендритных потенциалов свидетельствуют о применимости закона Германа и Боррутау к местным ответам, которые, так же как токи действия, увеличиваются под анодом и уменьшаются под катодом поляризующего ткань тока. Эти соотношения показывают также наличие оптимальных значений поляризации дендритов для возникновения вызванных потенциалов и возможность реверсирования знака внутриклеточного потенциала при альтерации. Последнее в нашей лаборатории в условиях внутриклеточного отведения было показано М. И. Сологубом (1963). Реверсирование отрицательных дендритных потенциалов в положительные при длительной тетанизации коры, при действии катода постоянного тока и при действии гамма-аминомасляной кислоты Касперс связывает не с условиями отведения потенциалов от объемного проводника, а с глубокой деполяризацией дендритов, вызываемой этими факторами. Старые данные, приведенные в работе М. И. Аставацатурова (1905), по которым на высоте развития парабиоза имеет место реверсия обычного направления колебаний тока покоя при раздражении парабиотического участка нерва, получают новое освещение. Регистрируемая внеклеточно позитивность не всегда является симптомом гиперполяризации волокон или клеток.

Изученные нами закономерности извращения законов Пфлюгера при развитии парабиоза (Голиков, 1933) и при перерождении (Голиков, 1950) показали, что возбуждающее действие катода через период неэффективности обоих полюсов сменяется возбуждающим действием анода и затем утратой реактивности. Эти данные совпадают с данными Касперса о влиянии анодной и катодной поляризации на дендритные потенциалы. Одни и те же закономерности имеют место при возникновении как распространяющихся, так и местных ответов.

Открыв явления суммации, Сеченов поднял вопрос о скрытом возбуждении и следах раздражений, особенно ярко выявляющихся в реакциях нервных клеток. Ученик Сеченова Б. Ф. Вериго, изучая явления электротона, оттенил важную роль «неявного возбуждения» в этих явлениях. Другой ученик Сеченова — Н. Е. Введенский, разрабатывая проблему торможения, развил учение о местном возбуждении (парабиозе) как филогенетически более древней форме возбуждения, способной в известных условиях

переходить в возбуждение распространяющееся — в нервный импульс. Возникновение торможения он связывал с замедлением физиологических процессов, с упадком лабильности, при котором местное стойкое возбуждение сочеталось с отсутствием возбудимости и проведения. Несмотря на ряд фактов, показывающих нормальное физиологическое значение деполяризационного торможения или функционального парабриоза Введенского, в течение многих лет большинство физиологов рассматривало это торможение как феномен, характерный лишь для патологии и экстремальных условий деятельности. Лишь в последние годы в связи с убедительной демонстрацией наличия и нормального, координационного значения пресинаптического деполяризационного торможения (Eccles et al., 1962) стало очевидным, что тормозные эффекты, связанные с возникновением функционального парабриоза Введенского, широко представлены в нормальной нервной деятельности, о чем ранее, кроме представителей физиологической школы Введенского, неоднократно говорил и писал академик Л. А. Орбели.

Данные эволюционной физиологии указывают на деполяризационную природу торможения типичного для ранних этапов филогенетического развития и на возникновение гиперполяризационного торможения на более поздних этапах эволюции в связи с возрастанием лабильности и поляризации клеток в процессе филогенеза.

Современная электрофизиология сделала очевидным и тот факт, что наличие местного возбуждения клеток может быть сочетано не только с повышением, но и с подавлением возбудимости и проведения. Это позволило различать системный и клеточный уровень процессов возбуждения и торможения и уточнить условия взаимопереходов местного и распространяющегося возбуждения.

Переход местного (клеточного) возбуждения в распространяющееся определяется величиной и градиентом местного потенциала и состоянием аксона, что соответствует классическим законам возникновения и проведения нервного импульса.

«Скрытое возбуждение» Сеченова и «местное возбуждение» Введенского оказались основной формой деятельности нервных клеток, само проведение пришлось рассматривать как последовательные вспышки стандартных местных возбуждений в соседних звеньях аксона. Соседние раздражения — электрические и химические — как в нервном волокне, так и в синаптической зоне в зависимости от особенностей раздражения и состояния и особенностей раздражаемых структур могут вызывать либо явления гиперполяризации, либо явления деполяризации с соответствующими функциональными эквивалентами.

Подчеркнутые Сеченовым особенности нервных клеток — высокая их раздражимость, способность к длительному сохранению следов раздражений и улучшение и уточнение деятельности в результате повторного реагирования обусловили быструю эволю-

цию нервной системы и нервной деятельности. Наиболее важной из этих особенностей является способность к длительному сохранению специфических следов раздражения. Следы предыдущих раздражений (явления памяти) обуславливают возможность обучения, выработку новых реакций на многообразные раздражения среды, образование новых все более сложных рефлекторных актов, обеспечивающих эффективное взаимодействие организма и среды. Другими словами, наличие длительно сохраняющихся следов раздражений является главным фактором эволюции.

Сеченов различал явные следы (последствия и следовые контрасты) и следы скрытые. Явные (простые, неспецифические) следы соответствуют основным формам непосредственной и задержанной последовательной индукции, в нормальных условиях непродолжительны и не имеют непосредственного отношения к механизму замыкания временной связи и к явлениям памяти. Можно различать 4 типа этих явных, простых или неспецифических следов: экзальтационное последствие, торможение вслед за возбуждением, экзальтация вслед за торможением и тормозное последствие (Голиков, 1927; Rosenblueth a. Reboul, 1939).

Скрытые (специфические) следы раздражений, по И. М. Сеченову, могут сохраняться весьма долго, у человека — всю жизнь.

Эти следы формируются, укрепляются, делаются более точными при повторных раздражениях, при упражнении и связаны со структурными изменениями в нейронах.

Ухтомский указывал на то, что специфика раздражений сказывается в различной частоте импульсных ансамблей, поступающих из рецепторов в центральную нервную систему, и полагал, что каждая сложная доминантная реакция осуществляется констелляцией нервных центров, работающих с единым определенным ритмом активности. Электрофизиологические исследования последних лет позволили связывать скрытые следы Сеченова, лежащие в основе механизма возникновения и репродукции временных связей, с длительным избирательным постепенно формирующимся повышением возбудимости нейронных групп к импульсации определенной частоты (к импульсации с определенной пространственно-временной характеристикой, к кодированной импульсации). Эти исследования еще далеки от завершения, но уже намечают пути выяснения механизма сложнейших нервных актов и их моделирования.

Формирующаяся в порядке усвоения ритма (принудительной синхронизации активности) избирательно высокая возбудимость к импульсации с определенной пространственно-временной характеристикой (кодом), вероятно, связано с субстанциональными изменениями белковых структур, обеспечивающими длительную сохранность следа и возможность репродукции всей системной реакции при активации одного из компонентов прежней доминирующей констелляции центров.

Представления Сеченова о различных группировках рефлекторных центров, регулируемых задерживающими и усиливающими механизмами головного мозга и осуществляющих те или иные рефлекторные акты, были существенно развиты академиком Ухтомским в его учении о функциональных конstellляциях доминирующих центров, определяющих поведение животных и человека в их натуральной среде.

Принцип доминанты в работе нервной системы выражает основную закономерность нервной деятельности — закономерность формирования и протекания системных реакций нервных центров. Каждый рефлекторный акт осуществляется группой нервных центров, расположенных в разных этажах нервной системы и обладающих единством действия. Доминирующая система нервных центров подкрепляется в своей работе текущими раздражениями, сопряженно тормозит другие центры, не вошедшие в состав доминирующей конstellляции, и характеризуется синхронной деятельностью центров — участников этой конstellляции.

Сеченовские представления о рефлекторном механизме психической деятельности, блестяще развитые и экспериментально обоснованные в учении И. П. Павлова о высшей нервной деятельности, получили новое подкрепление и дальнейшее развитие в учении А. А. Ухтомского об общих закономерностях нервной деятельности, вскрывающем глубинные механизмы динамики нервных процессов в рефлекторных актах возрастающей сложности.

Идеи И. М. Сеченова, вдохновлявшие И. П. Павлова, Н. Е. Введенского, А. А. Ухтомского и Л. А. Орбели, продолжают вдохновлять новые поколения исследователей и ставят перед ними новые задачи, направленные на все более глубокое раскрытие интимных механизмов нервной деятельности, облегчаемое достижениями современной техники, позволяющими изучить тончайшие физические и химические изменения при возбуждении и торможении нейронов и динамику сложнейших межнейронных взаимоотношений в целостном мозге животного и человека.

Л И Т Е Р А Т У Р А

- А ст в а ц а т у р о в М. 1905. О негативном и позитивном колебании первного тока. Тр. СПб., общ. естествоисп., 33, 1.
- Б е р и т о в И. С. 1916. Учение об основных элементах центральной координации скелетной мускулатуры. Пгр.
- В в е д е н с к и й Н. Е. (1886). О соотношениях между раздражением и возбуждением при тетанусе. Полн. собр. соч., 2, Л., 1951.
- В в е д е н с к и й Н. Е. (1901). Возбуждение, торможение и наркоз. Полн. собр. соч., 4, Л., 1953.
- В в е д е н с к и й Н. Е. (1908). Фаза рефрактерная и фаза экзальтационная. Полн. собр. соч., 4, Л., 1953.
- В и н о г р а д о в М. И. 1914. Извращенное влияние электротона на возбудимость и проводимость нерва, входящего в парализ. Работы физиол. лабор. СПб. унив., 9 : 145.

- Голиков Н. В. 1927. Следовые реакции первых центров в зависимости от величины предшествовавшего им раздражения. Тр. Лен. общ. естествоисп., 57 : 33.
- Голиков Н. В. 1930. Усвоение ритма раздражений первыми центрами. Работы физиол. лабор. ЛГУ, 2 : 133.
- Голиков Н. В. 1933. О функциональных изменениях нерва при локальном стрихнинном отравлении. Тр. Лен. общ. естествоисп., 62 : 33.
- Голиков Н. В. 1941. Функциональные изменения нерва при развитии электрона. Тр. Инст. мозга, 14 : 135.
- Голиков Н. В. 1950. Физиологическая лабильность и ее изменения при основных нервных процессах. Л.
- Голиков Н. В. 1956. О природе и механизме центрального торможения. Гагрские беседы, Тбилиси, 2 : 307.
- Голиков Н. В. 1960. Роль явлений синхронизации в образовании системных реакций первых центров. В сб.: Проблемы физиологии и патологии высшей нервной деятельности, Л.: 71.
- Гоффман Б. и П. Крейнфилд. 1962. Электрофизиология сердца. М.
- Костюк И. Г. и А. И. Шаповалов. 1964. Электрофизиология нейрона. В сб.: Современные проблемы электрофизиологических исследований нервной системы, М.: 31.
- Кунстман К. И. и Л. А. Орбели. 1924. О последствиях деафферентации задней конечности у собак. Изв. Инст. им. Лесгафта, 9, 2 : 187.
- Кэптон В. и А. Розенблют. 1951. Повышение чувствительности денервированных структур. М.
- Насонов Д. Н. 1959. Местная реакция протоплазмы и распространяющееся возбуждение. М.—Л.
- Рейдлер Р. М. 1960. Межцентральные и афферентные влияния на возбудимость ядра блуждающего нерва. В сб.: Нервная система, 1, Л.: 37.
- Рудашевский С. Е. 1950. О механизмах сеченовского торможения спинномозговых рефлексов. Вестн. ЛГУ, сер. биол., 15 : 83.
- Рудашевский С. Е. 1963. О влиянии тормозящих структур ретикулярной формации на спинномозговые рефлексы. В сб.: Нервная система, 4, Л.: 101.
- Сеченов И. М. (1863). Рефлексы головного мозга. Избр. произв., М.—Л., 1952.
- Сеченов И. М. (1868). Об электрическом и химическом раздражении чувствующих спинномозговых нервов лягушки. Избр. произв., 2, М.—Л., 1956 : 564.
- Степушкина Т. А. 1962. Влияние частичной деафферентации на функциональное состояние спинномозговых и бульбарных центров. Вестн. ЛГУ, 15 : 33.
- Солоуб М. И. 1963. Оптимум и пессимум биоэлектрических реакций чувствительной нервной клетки при внутриклеточном отведении ее потенциалов. В сб.: Нервная система, 4, Л.: 29.
- Ухтомский А. А. (1911). О зависимости кортикальных двигательных эффектов от побочных центральных влияний. Собр. труд., 1, Л., 1950.
- Bouhnoff N. u. R. Heidenhein. 1881. Über Erregungs und Hemmungs Vorgänge innerhalb der motorischen Hirnzentren. Pflüg. Arch., 26 : 137.
- Caspers H. 1959. Ueber die Beziehungen zwischen Dendritenpotential und Gleichschpannung an der Hirnrinde. Pflüg. Arch., 269, 2 : 157.
- Eccles J. C., P. G. Kostyuk a. R. F. Schmidt. 1962. The effect of electric polarisation of the spinal cord on central afferent fibres and their excitatory synaptic action. J. Physiol., 162, 1 : 138.
- Jenerick H. P. a. R. W. Gerard. 1953. Membrane potential and threshold of single muscle fibres. J. Cell. a. Compar. Physiol., 42 : 1.

- Li Choh Luh, N. Chou Shelly a. Y. Howard Saxton. 1961. Basic mechanisms of single cell discharge in the cerebral cortex. Epilepsie, 2, 1 : 13.
- Monnier A. M. et H. Jasper. 1932. Relations entre la vitesse de propagation de l'influx nerveux et de chronaxie de subordination. C. R. Soc. Biol., 119 : 286.
- Moruzzi G. a. H. W. Magoun. 1949. Brain stem reticular formation and activation of EEG. EEG a. Clin. Neurophysiol., 1, 4 : 455.
- Rosenblueth A. a. H. Reboul. 1939. The blocking and deblocking effect of alternating current on nerve. Amer. J. Physiol., 125 : 251.
- Sherrington C. S. 1909. On plastic tonus and proprioceptive reflexes. Quart. J. Exper. Physiol., 2 : 104.
- Verzar F. 1928. Untersuchungen über die Depolarisationswelle. Pflüg. Arch., 219 : 1.

СЕЧЕНОВСКИЕ ИДЕИ О РОЛИ МЫШЕЧНОГО ЧУВСТВА В АНАЛИЗЕ ПРОСТРАНСТВА И ИХ ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ РАЗРАБОТКА

Э. Ш. Айрапетьянц и А. С. Батусев

Великие деятели науки велики не только тем, что они сами сделали во время своей жизни, но и тем, что они завещали.

А. Ф. Самойлов

I

Современная нам эпоха естествознания не слишком богата примерами, когда бы научное произведение вековой давности все еще продолжало служить свежим и неиссякаемым источником в развитии новых путей науки. Совсем недавно мы отмечали столетие со дня выхода в свет «Происхождения видов» (1859 г.) — гениального обобщения в биологии, сотворенного Чарльзом Дарвином. Таким же бессмертным и таким же актуальным для философии, биологии, медицины, физиологии, психологии является трактат «Рефлексы головного мозга», вековой юбилей которого мы отметили в 1963 г. Его автор, Иван Михайлович Сеченов, особенно дорог нашему Ленинградскому университету, славу которого он возвысил как профессор физиологии физико-математического факультета (1876—1888 гг.) и где создал один из наиболее знаменитых

очагов своей научной школы. Мы лишены возможности в объеме краткого очерка изложить это великое произведение — первое в истории естествознания истинно научное исследование физиологии мозга — трактат, освещающий сложнейшие психические процессы с позиций материализма и опирающийся в своих доказательствах на строго научные факты. «Рефлексы головного мозга» — труд новаторский во многих аспектах, и хотя немало превосходных общих и специальных статей посвящено его пониманию, однако чем большие успехи делает наша наука, тем значительнее становится энциклопедический диапазон его идей. Не случайно, что кибернетика черпает ряд доказательств для своих положений из этой и последующих работ И. М. Сеченова.

С полным основанием физиологи, психологи и философы полагают, что Владимир Ильич Ленин в своем труде «Что такое „друзья народа“ и как они воюют против социал-демократов?», разоблачая антинаучную сущность метафизиков и противопоставляя им новаторскую позицию «научного психолога», под новатором имел в виду именно И. М. Сеченова. В. И. Ленин писал: «Метафизик-биолог толковал о том, что такое жизнь и жизненная сила? Метафизик-психолог рассуждал о том, что такое душа? . . . Он, этот научный психолог, отбросил философские теории о душе и прямо взялся за изучение материального субстрата психических явлений — нервных процессов, и дал, скажем, анализ и объяснение такого-то или таких-то психических процессов» (Ленин, 1894 : 141—142). Нельзя не подчеркнуть поучительную и для всей современной физиологии и психологии ленинскую характеристику сеченовского подхода к расшифровке психического путем изучения собственно нервного процесса.

Философия И. М. Сеченова с необыкновенной доказательной силой выступила в унисон с материалистическими идеями русских революционных демократов 40—60-х годов XIX в. Можно сказать, что мировоззрение И. М. Сеченова (как и его научных наследников И. П. Павлова и Н. Е. Введенского) формировалось под непосредственным влиянием великих идеологов научно-общественной мысли России А. И. Герцена, Н. Г. Чернышевского, Н. А. Добролюбова, Д. И. Писарева. С этой философской школой был идейно связан И. М. Сеченов. Факт исключительно важный, он отражает самобытность зарождения путей отечественной физиологии и указывает на единственную во всей мировой истории естествознания революционную колыбель классического физиологического учения. Именно в этой связи следует вспомнить, что И. М. Сеченов свой трактат под названием «Попытка свести способ происхождения психических явлений на физиологические основы» первоначально сдал для опубликования в журнал «Современник». Статья уже была намечена редакцией к печатанию в № 10 за 1863 г. Царская цензура не только запретила опубликование труда физиолога в журнале революционных демократов, но и потребовала,

чтобы изменено было заглавие статьи, слишком ясно указывающее на конечные вытекающие из нее выводы. Автор готов был несколько видоизменить название. Вместо прежнего предлагалось: «Попытка ввести физиологические основы в психические процессы». Цензурные злонамерения не могли остановить идейную атаку воинствующего материалиста. В том же 1863 г. в журнале «Медицинский вестник» (№№ 47 и 48) осуществляется опубликование этого гениального произведения, но с иным названием — «Рефлексы головного мозга». Трудно сказать, какое из трех наименований более остро отражает материалистическое кредо автора или более императивно определяет суть нового в познании природы психического. Важно то, что это разные формулировки одной и той же теории, и И. М. Сеченов во всех вариантах проводит идею, принятую всем современным материалистическим естествознанием: все акты сознательной и бессознательной жизни по способу своего происхождения суть рефлексы. Книга же в целом раскрывает тождество механизмов произвольных и непроизвольных актов поведения. Впервые мозг как «орган души» был представлен сложнейшим аппаратом рефлекторной деятельности. Это было новое после Декарта и вместе с тем строго материалистическое в физиологии — сеченовская рефлекторная теория.

С неуклонным монизмом И. М. Сеченов расширяет и углубляет идеи, заложенные в «Рефлексах головного мозга», в последующих не менее выдающихся трудах: «Кому и как разрабатывать психологию» (1873), «Элементы мысли» (1878), «Впечатление и действительность» (1890) и др.

Мы не будем касаться знаменитых, столь же классических исследований И. М. Сеченова по собственно физиологическим проблемам, которые независимо от уже упомянутых работ создавали славу автора и незыблемый авторитет учителя физиологии. Это работы по физиологическим механизмам функций центральной нервной системы, о которых И. П. Павлов писал, что «одно только беспристрастие заставляет нас признать, что Иван Михайлович заложил поистине краеугольные камни в учение о механизме центральной нервной системы» (Павлов, 1907 : 48). Среди них открытие центрального торможения (1863), которое надо считать первой победой русской мысли в области физиологии.

Ссылаясь на экспериментальные исследования И. М. Сеченова, мы не уклоняемся от юбилейной темы — книги «Рефлексы головного мозга», ибо весь этот глубоко философский трактат является одновременно и обобщением работ 34-летнего физиолога, успешного лично накопить и богатый экспериментальный материал (причем только в опытах на лягушке) и ценнейшие наблюдения над поведением человека, в особенности ребенка. Такая же неотделимость методологии и эксперимента будет характерна и для самых последних статей И. М. Сеченова, его лекций, читавшихся и в преклонном возрасте, на закате жизни, которую в целом коротко

можно охарактеризовать как постоянный неугасимый научный подвиг.

«Отец русской физиологии» — так еще при его жизни, в 1893 г., назвал И. М. Сеченова, своего идейного учителя, И. П. Павлов. Таким с гордостью признала И. М. Сеченова вся отечественная физиология. И как отец, он является зачинателем и родоначальником многих разделов физиологии, зародившихся на русской почве. В первую очередь это относится к учению о высшей нервной деятельности. И. П. Павлов писал: «Главным толчком к моему решению, хотя и не осознаваемому тогда, было давнее, еще в юношеские годы испытанное влияние талантливой брошюры Ивана Михайловича Сеченова, отца русской физиологии, под заглавием „Рефлексы головного мозга“, . . . в ясной, точной и пленительной форме содержащая основную идею того, что мы разрабатываем в настоящее время» (Павлов, 1907 : 12—13). В этом признании И. П. Павлова не только необыкновенная глубина оценки творчества И. М. Сеченова, но и богатырская сила самого И. П. Павлова, действительного творца науки о высшей нервной деятельности, принявшего по идейной эстафете от И. М. Сеченова экспериментальную и теоретическую разработку рефлексов головного мозга.

II

Физиология пространственного анализа — одно из направлений, основные теоретические корни которых были заложены в «Рефлексах головного мозга». Освещая все взаимоотношения организма со средой с рефлекторных позиций, И. М. Сеченов учил, что поведение складывается из постоянного анализа пространственно-временных факторов среды. Орудиями же ориентировки животного в среде является головной мозг с его внешними рецепторными аппаратами. Особую роль в пространственном восприятии И. М. Сеченов придавал двигательному аппарату и создаваемому им в головном мозгу так называемому темному мышечному чувству. В непрерывной связи чувствования и движения И. М. Сеченов видел суть рефлекторного отражения пространства и времени. При этом обращалось внимание на то, что мышечный аппарат является одновременно и рабочим органом и периферическим отделом чувствующего снаряда. И. М. Сеченов писал: «Мышечное чувство. . . может называться ближайшим регулятором движений и в то же время чувством, которое помогает животному познавать в каждый данный момент положение животного в пространстве, притом как при покое его, так и при движении. Оно представляет, следовательно, одно из орудий ориентации животного в пространстве и времени!» (Сеченов, 1891 : 36). Другим орудием И. М. Сеченов считал те раздражения, которые поступают в головной мозг из внешней среды благодаря деятельности органов чувств. Во взаимосвязи со зрительными ощущениями мышечное чувство

отражает пространственные отношения, во взаимосвязи со слуховым — временные. Благодаря образованию мышечно-слуховых и мышечно-зрительных ассоциаций организм способен адекватно ориентироваться в среде.

Рассматривая вопрос о пространственно-зрительной ориентации, И. М. Сеченов указывал, что онтогенез пространственного видения предметов складывается из сочетания раздражения сетчатки с раздражением от мышц глаза и в сочетании этой комбинации с осязательными ощущениями. Мышца, по Сеченову, является тем исконным, первоначальным органом чувств, который воспитал в порядке своих свойств все другие органы чувств. Мышца в эволюционном аспекте рассматривалась как наиболее раннее звено рефлекторной дуги. Это первоначальное звено само вызвало дальнейшие усложнения в виде появления образований дистантных рецепторов, требующих более детальных ответов со стороны мышцы как работающего органа.

Будучи убежденным сторонником дарвиновского учения, И. М. Сеченов высказал ряд соображений о развитии и совершенствовании аппаратов пространственной ориентации. Он писал: «Чем выше чувственная организация, при посредстве которой животное ориентируется во времени и пространстве, тем шире сфера возможных жизненных встреч, тем разнообразнее сама среда, действующая на организацию, и способы ее возможных приспособлений» (Сеченов, 1878 : 290).

Итак, в процессе познания внешнего мира складывается взаимодействие органов чувств между собой; при этом мышечному чувству принадлежит ведущая роль в отражении пространственных отношений среды. Следовательно, физиологический механизм пространственного анализа, по Сеченову, можно определить как сочетанную и координированную деятельность специальных форм чувствования как между собой, так и с двигательными реакциями организма.

Эта принципиальная установка И. М. Сеченова подвергалась дальнейшей конкретизации в трудах других отечественных физиологов. Следует особо подчеркнуть высказывания выдающегося русского невролога В. М. Бехтерева (1884, 1896), который рассматривал механизм отражения пространственных отношений как взаимосвязанную деятельность органов равновесия с внешней рецепцией и двигательным аппаратом. В. М. Бехтерев придавал существенное значение кожно-мышечному чувству, утрата которого лишает нас возможности не только оценивать размеры предметов, но и расстояние до них и относительное положение по отношению к нам тех предметов, которых мы касаемся рукой. Он писал: «Таким образом, ощущения, получаемые нами от органов равновесия, кожно-мышечные ощущения, лежащие в основе чувства положения членов, и местные различия в ощущениях, получаемые при раздражении различных частей того или другого из

органов чувств, или так называемые местные знаки, суть главнейшие выповники нашего пространственного восприятия» (Бехтерев, 1896 : 51—52).

Теоретические положения И. М. Сеченова о темном мышечном чувстве как регуляторе мышечной деятельности нашли свою экспериментальную разработку в павловских лабораториях и позволили И. П. Павлову (1922) выдвинуть положение о наличии в коре наряду с внешними, также и в высшей степени тонкого внутреннего анализатора, сигнализирующего в центральную нервную систему каждый момент движения положения и напряжения всех мышц, участвующих в двигательном акте. Этот анализатор был назван двигательным, или мышечным, а его корковая проекция у животных определена в так называемой «двигательной», или «моторной» области больших полушарий. Существенное место в павловских лабораториях занимал вопрос о физиологических механизмах так называемых произвольных движений, т. е. двигательных актов, которые осуществляются организмом в процессе анализа пространственно-временных отношений внешней среды. И. П. Павлов считал, что кинестетические клетки коры могут быть связаны с любой областью, являющейся представителем как внешних, так и всевозможных внутренних процессов организма. В этом, по мнению И. П. Павлова, и состоит механизм произвольности движений, т. е. обусловленности их суммарной деятельности коры. А отсюда следует, что целостный двигательный акт, всегда и непременно связанный с анализом окружающего пространства, является результатом сложного взаимодействия внешних и внутренних анализаторов. Обсуждая на одной из «сред» вопрос о физиологических основах зрительного пространственного восприятия, И. П. Павлов (1952) указывал, что комбинация раздражений, идущих из сетчатки и из мышц глаза, совпадающая несколько раз с кожно-мышечным раздражением при ощупывании предмета известной величины, становится условным сигналом о действительной величине предмета.

Исключительно важные высказывания по этой проблеме принадлежат А. А. Ухтомскому (1954). Так, например, он писал, что конкретное пространственное восприятие предмета совершается физиологически всегда в пространстве и времени, нераздельно, в хронотопе. Поэтому выделение пространственного анализа окружающей среды независимо от временного является до некоторой степени искусственной, но неизбежной операцией для выяснения физиологических механизмов. А. А. Ухтомский отмечал, что определение формы, величины, местоположения предметов в пространстве осуществляется с помощью целого ряда рецепторных аппаратов. Наибольшее значение имеют зрительная, вестибулярная и кожно-мышечная рецепции. При зрительной оценке предмета человек руководствуется не только зрительными и проприоцептивными импульсами от мышц глаза, но и одновре-

менными рецепциями со слухового, вестибулярного и тактильно-проприоцептивного аппаратов. А. А. Ухтомский утверждал, что окончательный зрительный образ есть плод разнообразной практической корреляции и проверки. При отсутствии кожно-мышечной рецепции организм теряет основное орудие ориентации в пространстве. В целом же анализ пространства по А. А. Ухтомскому осуществляется «комплексным рецептором», направленным на метрическое воспроизведение форм в трех измерениях, и представляет собой координированное сочетание одновременных зрительных, вестибулярных и тактильно-проприоцептивных рецепций.

Теория И. М. Сеченова о механизмах восприятия пространства получила свое экспериментальное подтверждение и широкое творческое развитие в ряде лабораторий физиологов и психологов. Б. Г. Ананьев (1955, 1960, 1961а, 1961б), разрабатывающий проблему пространственного восприятия, также приходит к выводу, что анализ пространства в своей основе имеет взаимодействие всех анализаторов при специфической роли кинестетического анализатора. Автор высказывается против концепции об исключительности пространственно-различительной функции какой-либо одной сенсорной системы.

Аналогичного взгляда придерживаются и другие исследователи психологии и физиологии человека. Так, например, различные наблюдения на детях и взрослых, проведенные Н. Г. Хопреминовой (1953), Н. А. Тих (1956), О. И. Галкиной (1956), А. А. Люблинской (1956), А. Н. Знаменской (1959), М. М. Кольцовой (1961), Е. Н. Дегтярь (1963), В. И. Великжаниным (1963) и другими, показали, что сложные ассоциации с непременно участием кинестетического компонента являются основой для формирования пространственных представлений у детей.

Как известно, проблема пространственного анализа не успела подвергнуться экспериментальной разработке непосредственно в лаборатории И. П. Павлова. Можно было не сомневаться, что использование метода условных рефлексов и в этой слабо изученной области поведения животных и человека приблизит нас к истинному знанию механизмов и путей формирования функций пространственного анализа.

III

Основываясь на сеченовской концепции и под непосредственным влиянием идей А. А. Ухтомского, в лаборатории физиологии высшей нервной деятельности Ленинградского университета и в лаборатории сравнительной физиологии внутренних анализаторов Института физиологии им. И. П. Павлова АН СССР в течение ряда лет проводятся сравнительно-физиологические исследования анализаторов, осуществляющих пространственный анализ (Лобанова,

1954, 1957; Айрапетьянц, 1955, 1958, 1960, 1961а, 1961б; Батуев, 1958, 1960в; Кисляков, 1958, 1959, 1960; Батуев и Дымникова, 1959; Айрапетьянц и др., 1960; Бочаров, 1960; Моисеева, 1960; Лебентрау, 1960; Айрапетьянц и Батуев, 1961, 1963; Королев, 1964).

Мы выбрали два взаимоподкрепляющих аспекта изучения: динамическую структуру межанализаторной взаимосвязи и роль парной деятельности мозговых полушарий в пространственном анализе. Не ставя целью подробно останавливаться на результатах работ лаборатории по второму аспекту, ограничимся общим выводом о зависимости проявления принципа парности от совершенствования пространственного анализа. Иными словами, необходимость расширения масштаба вместе с уточнением и расчленением пространства определила ход развития парного строения. Таким образом, парное образование представляется прогрессивным фактором приспособительной эволюции (Бианки, 1956, 1961; Айрапетьянц и Бианки, 1959; Айрапетьянц, 1961б; Лобанова и Никулина, 1961).

Исходное наше положение содержало признание за всеми анализаторами участия в пространственном анализе. Из этого вытекает, что каждый анализатор своими средствами, т. е. типом рецепции, обеспечивает в поведении животных информацию о конкретных пространственных отношениях раздражителей. Уместно здесь вновь подчеркнуть, что организм отражает не пространство вообще, а лишь определенные отношения в пространстве между конечными величинами. Тем более очевидно, что диапазон реальности пространства, действительность тех или иных пространственных отношений у животных соответствует филогенетическим и экологическим особенностям строения анализаторов и отображается в сигнализации. В пространственном анализе в наиболее отчетливой форме выражается совокупная интегративная деятельность коры головного мозга, специальная форма динамической взаимосвязи внешних и внутренних анализаторов. Следовательно, роль отдельного анализатора, компонента в пространственном анализе и синтезе, характеризуется переменной величиной у каждого животного.

Было высказано утверждение, что формирование определенного синтеза мозговых центров, обеспечивающих акты пространственной ориентации, осуществляется по принципу функциональной конвергенции (Айрапетьянц, 1960, 1961а). При этом подчеркивается, что комплекс пространственных отношений отражается корковой полипроекцией в форме подвижной констелляции центральных ядер анализаторов.

Таким образом, изложенное представление о структуре анализаторов пространственной ориентации, исходя из учения о динамической локализации анализатора (Павлов) и общих законов межцентральных отношений (Ухтомский), отрицает локализацию

анализа пространственных факторов высшей нервной деятельности в каком-либо одном из известных анализаторов. Но окружающее организм пространство становится раздражителем только в процессе мышечной деятельности, связанной с преодолением этого пространства. Отсюда со всей очевидностью выступает специфическое значение мышечного анализатора среди прочих специализированных анализаторов.

Кратко сошлемся на наши экспериментальные доказательства. В качестве основного методического приема исследования пространственного анализа и выявления роли каждого анализатора мы избрали комбинированное включение как аппаратов дистантной рецепции, так и соответствующих участков коры головного мозга. Предметом изучения служили разнообразные двигательные акты пространственной ориентировки животных.

Еще в 1954 г. Л. В. Лобанова показала, что после поэтапного, с перерывом не менее одного месяца, выключения дистантных рецепторов у собак кора мозга продолжает свою интегративную деятельность, и организм в целом оказывается способным осуществлять сложные акты поведения в форме цепных двигательных условных рефлексов. В опытах В. А. Кислякова (1959) было специально доказано на примере стато-кинетических условных рефлексов при вращении животного, что после выключения дистантной рецепции и вестибулярного аппарата сохраняется функция уравнивания тела в пространстве и корковая регуляция этой функции. К. Лебентрау (1960) показал, что после поэтапного выключения у взрослых обезьян дистантных рецепторов и вестибулярного аппарата сохраняются цепные рефлекторные акты пространственно-двигательной ориентации при сигнализации с кожного анализатора.

Исследования в онтогенетическом аспекте (Моисеева, 1960; Королев, 1964) представили ценный материал для понимания специфики интегративной деятельности молодого мозга. У щенков, одномоментно лишенных четырех рецепторов в комбинации с экстирпацией сигмовидной извилины, наблюдалось быстрое восстановление пищевой и двигательной активности. Восстановление затягивалось на более длительный срок, если животных предварительно дерецептировали, а затем удаляли сигмовидные извилины. В этом случае более отчетливо проявлялась функция сигмовидной извилины как решающего фактора компенсации. Дерекцептированные детеныши обезьян после удаления коры прецентральной извилины обнаруживали двигательные нарушения, которые вскоре исчезали, условнорефлекторные механизмы ориентации в пространстве осуществлялись на дооперационном уровне. Сравнение вышеописанных результатов с последствиями подобных операций у взрослых животных (Айрапетьянц, 1961в) свидетельствует, во-первых, о высокой пластичности молодого мозга, обладающего мощными функциональными ресурсами, исполь-

зуемыми для динамического замещения выпавшей функции; во-вторых, нам представляется, что на ранних этапах онтогенеза в коре головного мозга еще не завершена специализация центральных концов анализаторов, ядерная локализация их еще не стабилизировалась в определенных зонах и в целом растущем организме морфологическая структура коры не приняла еще окончательной дифференциации.

Во всех этих разнообразных вариантах опытов совершенно отчетливо проявляется роль мышечного анализатора в совокупности с кожным, информация с которых оказывается достаточной для адекватного и весьма точного анализа пространственных факторов среды. На механизм замещения, замещения утраченной рецепции, указывал И. М. Сеченов (1884). В наших опытах обнаружился его универсальный механизм в высшей нервной деятельности и, в частности, в реинтеграции пространственного анализа. Параллельно с изложенными сериями опытов мы предприняли специальные исследования с задачей изучить функциональную роль мышечного анализатора в различных проявлениях высшей нервной деятельности.

Опыты показали, что двустороннее выключение коркового конца мышечного анализатора у кошек и собак вызывает в различной степени и на разные сроки нарушения в деятельности внешних и внутренних анализаторов, например зрительного, слухового, кожного, вестибулярного, ротового химического и висцеро-химического анализаторов (Василевская, 1960; Айрапетьянц, 1955, 1961в; Батуев, 1963в; Батуев и Самойлова, 1964).

В опытах на кошках на модели двигательных условных рефлексов изучалось участие сигмовидных извилин (4-го и 6-го полей) в деятельности зрительного анализатора (Батуев и др., 1964). Оказалось, что зрительный пространственный анализ (дифференцирование геометрических фигур) нарушается уже после односторонней экстирпации сигмовидных извилин и еще больше расстраивается после второй операции. У животных, прооперированных за 2—4 мес. до опытов, выработать такую форму анализа не представляется возможным. Наряду с этим дифференцирование световых сигналов по их интенсивности не нарушается после указанных операций.

Система слухового анализатора страдает в меньшей степени. Поэтапное удаление коркового конца мышечного анализатора ухудшает анализ звуковых раздражений по частоте. Однако эти нарушения со временем исчезают и дифференцирование звуковых сигналов можно выработать у предварительно оперированных животных. Анализ пространственного расположения источников звука расстраивается на больший срок. В других опытах на собаках исследовались особенности сложного пространственного анализа после выключения двигательной области коры (Айрапетьянц, 1961б). У животных вырабатывалась побежка на разные звуковые

раздражители (положительные и тормозные), источники которых располагались в одном и том же месте рядом с кормушкой («монопольный анализ») и на звуковые раздражения, расположенные в различных местах и сигнализационно по-разному связанные с правой и левой кормушками («гетеротропный анализ»). Если после односторонней экстирпации нарушения пространственного анализа были незначительными и непродолжительными, то удаление сигмовидной извилины в другом полушарии нарушило анализ звуковых сигналов как по месту их звучания, так и по частотной и силовой характеристикам.

Как выяснилось, функция корковой части мышечного анализатора не ограничивается ее участием в деятельности зрительного и слухового анализаторов. У кошек в первый период после удаления 4-го и 6-го полей на стороне, контралатеральной оперированному полушарию, отсутствует кожная рецепция. После второй операции полного восстановления ее не происходит, на длительный срок ухудшается анализ температурных раздражений. Значительные изменения в результате данной операции претерпевает и система вестибулярного анализатора; извращаются шейные и лабиринтные рефлексy, восстановления двигательных актов после лабиринтэктомии не происходит или оно осуществляется неполностью.

Дополнительный материал был получен при исследовании физиологического значения подобной конвергенции анализаторов на структурах гигантопирамидного поля коры. С этой целью на кошках были проведены опыты для определения значения 4-го и 6-го полей в механизмах корковой интеграции (Батуев, 1963б). Оказалось, что после экстирпации гигантопирамидного поля коры нарушается синтетическая деятельность мозга: интеграция разномодальных сигналов в единую функциональную систему представляет собой весьма трудную задачу. Факты свидетельствуют о том, что локализация «функционального комбинационного центра» (по терминологии И. П. Павлова) при взаимодействии зрительного и слухового анализаторов топографически совпадает с сигмовидными извилинами — корковой зоной мышечного анализатора (рис. 1). Есть основания предполагать, что некоторые высшие формы межанализаторной интеграции осуществляются при обязательном участии передних отделов коры, тогда как более простые формы взаимодействия анализаторов могут формироваться и в других относительно локальных центральных образованиях головного мозга.

В этой связи представляют интерес результаты исследований функциональной структуры произвольных двигательных актов как конечного выражения интегративной деятельности головного мозга (Батуев, 1960г). Суть опытов заключалась в следующем. У кошек вырабатывались биологически адекватные формы пространственно-двигательной ориентации, например: прицельный

прыжок, переход по перекладине, прямая побежка. Кора сигмовидных извилин удалялась после или до условнорефлекторного закрепления названных двигательных актов. Опыты показали, что если при условии дооперационной тренировки реализация прыжка и перехода по перекладине оказывается после операции возможной (хотя и в нарушенной форме), то предварительная

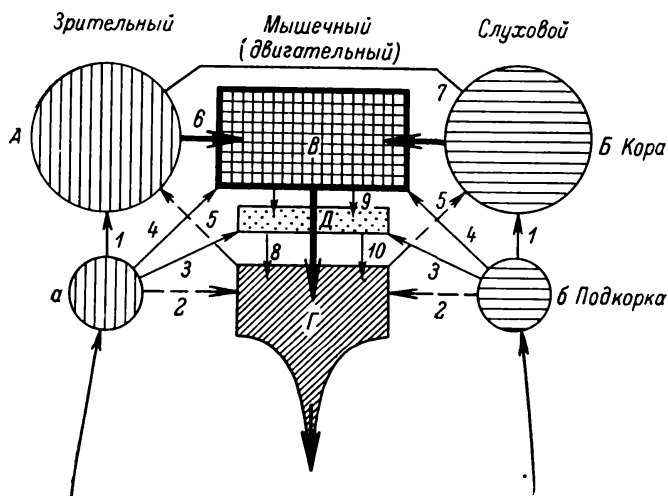


Рис. 1. Схематическое изображение возможных путей взаимодействия анализаторов при образовании условного рефлекса на одновременный комплексный раздражитель.

А и Б — корковые зоны соответствующих анализаторов (а и б — их подкорковые ядра); В — гигантопирамидное поле коры; Г — подкорковые эффекторные механизмы; Д — таламическая ретикулярная формация. 1 — таламо-кортикальные афферентные пути; 2 — субкортикальные связи с эффекторными аппаратами; 3 — с ретикулярной формацией; 4 — подкорково-корковые связи с гигантопирамидным полем; 5 — кортико-фугальные связи; 6 и 7 — кортико-кортикальные связи; 8, 9 и 10 — фугальные пути коры и ретикулярной формации.

экстирпация сигмовидных извилин либо исключает возможность выработки подобных двигательных актов, либо задерживает выработку до одного месяца. Вместе с тем побежка на условный сигнал сохраняется.

Иные результаты получены на молодых животных (Моисеева, 1960). У щенят в возрасте от 2 до 9 мес. двусторонняя экстирпация сигмовидных извилин обеспечивает быстрое восстановление условнорефлекторной деятельности и двигательной активности. Скорость и степень компенсации тем больше, чем моложе животное к моменту операции. В других опытах (Королев, 1964) у детенышей обезьян, павианов-гамадрилов, в возрасте 6—8 мес. экстирпировалась кора в области прецентральной извилины. Нарушения

произвольных движений исчезли на 2—5-й день, пространственная ориентация в форме условнорефлекторной побегки со зрительного, слухового и кожно-механического анализаторов восстановилась полностью. Как видно, удельное значение коркового конца мышечного анализатора в структуре двигательной реакции зависит от ее сложности и степени закрепления и возраста животного. Можно сказать, что творческая роль коры заключается в формировании новых сложных функциональных систем, обеспечивающих целостные двигательные акты. Изложенные факты указывают, что в подобном программировании двигательного поведения при ориентации животного в пространстве существенную функцию выполняет корковый конец мышечного анализатора.

Серии дальнейших исследований были направлены на изучение удельной роли других анализаторов в пространственной ориентировке животных. Здесь мы применяли уже описанный прием разрушения одного или нескольких рецепторов с одновременным прослеживанием динамики двигательных условных рефлексов (Батуев, 1959, 1960а, 1960б, 1963в). Факты таковы. Выключение зрительного аппарата путем одномоментной двусторонней энуклеации необратимо исключает прицельные прыжки, но сохраняет остальные двигательные акты. В динамике заместительных процессов отмечается фаза временного повышения и общедвигательной деятельности и электрической активности мышечного анализатора. Опыты с комбинированными экстирпациями зрительной рецепции и сигмовидных извилин подтвердили наш основной вывод. Иначе говоря, мышечный анализатор обеспечивает замещение другими анализаторами утраченной зрительной рецепции и приспособление животного к новым условиям существования.

При изучении роли вестибулярного анализатора использовался прием одновременной двусторонней лабиринтэктомии. Оказалось, что, сохранив прицельные пищевые прыжки, лабиринтэктомия исключила условные переходы по перекладине. Но в результате последующей экстирпации сигмовидных извилин прыжки также исчезли. Что же касается прямой побегки, то при ее осуществлении была резко нарушена координация движений без тенденции к восстановлению. Следовательно, после выключения вестибулярного аппарата существенную роль в заместительных процессах выполняет также корковый конец мышечного анализатора.

Оставалось выяснить еще последствия поэтапного разрушения зрительного и слухового с вестибулярным рецепторов. После указанных операций условная побегка на кожное раздражение восстановилась. Весьма характерно, что частичное нарушение кожной рецепции путем анестезии подушек лап вызвало хаотическую двигательную активность и привело к временному отсутствию условных двигательных актов. Вслед же за последующей экстирпацией сигмовидных извилин обнаружилась не только полная

дискоординация движений, но и полное выпадение пространственной ориентации даже в форме прямой побегки. Таким образом, опыты описанного варианта показали, что ориентация в пространстве после выключения дистантных рецепторов и вестибулярного аппарата осуществляется взаимосвязанной деятельностью кожного и мышечного анализаторов. На основании результатов разнo-вариантных опытов можно не сомневаться в том, что в осуществлении анализа и синтеза пространственных факторов среды участвует определенный комплекс анализаторов. В наших опытах этот комплекс представляет собой подвижную кооперирующую систему

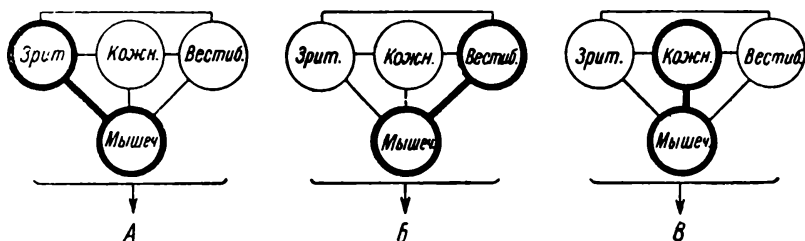


Рис. 2. Схематическое изображение комплексной анализаторной структуры некоторых двигательных актов пространственной ориентации животных.

А — прицельный прыжок; Б — переход к перекладине; В — прямая побегка. Кругами обозначены анализаторы, прямыми линиями — функциональные межа анализаторные связи. Выделены основные анализаторы и межа анализаторные связи; мышечный анализатор является аппаратом конвергенции анализаторов и основным связующим звеном комплекса.

(конstellляцию) анализаторов, среди которых выделяются зрительный, вестибулярный, кожный и мышечный (рис. 2). Весьма важно, что степень и объем участия каждого анализатора в комплексе зависит, помимо филогенетического, экологического и онтогенетического критериев, и от ближайших задач организма в конкретной обстановке. Отсюда и естественный вывод о непрременной роли каждого из анализаторов в структуре двигательных реакций.

Общеизвестны систематические и ценные исследования И. С. Беритова (1959, 1961) по вопросам пространственной ориентации. Однако нельзя в связи с изложенным нами представлением согласиться с концепцией, сводящей пространственный анализ к функции главным образом вестибулярного анализатора. Во всяком случае сторонники этой концепции находятся в явном противоречии с фактами, полученными в нашей лаборатории. Наши данные также не позволяют согласиться с мнением И. С. Беритова о незначительной роли проприоцептивного компонента в пространственной ориентации. Наоборот, мышечный анализатор на всех его уровнях принимает непрременное участие в структуре центральной интеграции любого двигательного акта независимо от ее формы.

Вместе с тем разнообразна и динамична конструкция нервных аппаратов, определенная система которых становится необходимой и достаточной для обеспечения закрепленной или формирующейся физиологической функции. Так, анализаторы, которые являются необходимыми и достаточными для осуществления конкретного двигательного акта, выступают как основные, в то же время остальные — как вспомогательные анализаторы (рис. 2).

Мультифункциональная роль корковой зоны мышечного анализатора особенно четко проявляется в самые первые этапы формирования новых и разнообразных конструкций сложных актов высшей нервной деятельности в пространственной ориентировке животных. Именно поэтому мышечный анализатор принимает самое деятельное участие в замещающих процессах, обеспечивающих надежность мозга в целом, в осуществлении приспособительных функций при порче, ломке или полном разрушении дистантных рецепторов и лабиринта. Мы это продемонстрировали закономерностями, относящимися к пространственному анализу, неотъемлемой форме высшей нервной деятельности.

Вместе с признанием принципа формирующегося подвижного конвергирования анализаторов допускается также существование и такого структурного типа системы анализаторов, когда только комплексное совокупное их функционирование обеспечивает определенные формы высшей нервной деятельности. До сих пор речь шла специально об анализе фактора пространства. Однако это не единственная категория анализа событий, которые протекают вне и внутри организма и для которых требуется также интегративная деятельность анализаторных систем. Однажды мы (Айрапетьянц, 1960) уже обращали внимание (а здесь уместно вновь это сделать) на то, что динамическая взаимосвязанность анализаторов, как внешних, так и внутренних, обеспечивает информацию, сигнализацию той категории раздражителей, которые определяют фактор времени во всех его разнообразных выражениях.

Таковы в кратком изложении наши исследования, посвященные дальнейшей разработке физиологии пространственного анализа и универсальной роли мышечного чувства, теоретические основы которых были заложены в трудах И. М. Сеченова.

Л И Т Е Р А Т У Р А

- Л е н и н В. И. (1894). Что такое «друзья народа» и как они воюют против социал-демократов? Полн. собр. соч., издание пятое, М., 1960, 1: 142.
- А й р а п е т ь я н ц Э. Ш. 1955. Новые данные по физиологии внешних и внутренних анализаторов. Журн. выпш. нервн. деят., 5, 5: 644.
- А й р а п е т ь я н ц Э. Ш. 1958. Об участии проприоцептивной сигнализации в пространственном анализе. Тез. докл. XVIII совещ. по пробл. выпш. нервн. деят., 2, М.—Л.: 7.
- А й р а п е т ь я н ц Э. Ш. 1960. Опыт сравнительного изучения принципа замещаемости в межа анализаторной интеграции. В сб.: Вопросы сравнительной физиологии анализаторов, 1, Л.: 9.

- Айрапетьянц Э. Ш. 1961а. К вопросу о функциональной структуре пространственного анализа. В сб.: Проблемы восприятия пространства и пространственные представления, М.
- Айрапетьянц Э. Ш. 1961б. Целостность мозга и физиология пространственного анализа. В сб.: Проблемы восприятия пространства и времени, Л. : 17.
- Айрапетьянц Э. Ш. 1961в. О свойстве викаривания двигательного анализатора в онтогенезе. В сб.: Структура и функции анализаторов человека в онтогенезе, М. : 168.
- Айрапетьянц Э. Ш. и А. С. Батуев. 1961. Пространственный анализ — функция динамического комплекса анализаторов. В сб.: Проблемы восприятия пространства и времени, Л. : 19.
- Айрапетьянц Э. Ш. и А. С. Батуев. 1963. Сеченовская теория о рефлекторном отражении пространства и некоторые пути ее современного развития. Журн. высш. нервн. деят., 13, 5 : 831.
- Айрапетьянц Э. Ш., А. С. Батуев, В. А. Кисляков и К. Лебентрау. 1960. О физиологических механизмах пространственного анализа. Физиол. журн. СССР, 48, 8 : 908.
- Айрапетьянц Э. Ш. и В. Л. Бианки. 1959. Материалы к эволюции парной деятельности головного мозга. Матер. научн. совещ. по пробл. восприятия пространства и пространственных представлений, М.—Л. : 22.
- Ананьев Б. Г. 1955. Пространственное различение. Л.
- Ананьев Б. Г. 1960. Новое в учении о восприятии пространства. Вопр. психол., 1 : 4.
- Ананьев Б. Г. 1961а. Восприятие пространства и сенсорная организация человека. В сб.: Проблемы восприятия пространства и времени, Л. : 11.
- Ананьев Б. Г. 1961б. Теория ощущений.
- Батуев А. С. 1958. Влияние энуклеации на двигательные акты белок. Уч. зап. ЛГУ, сер. биол., 239, 45 : 69.
- Батуев А. С. 1959. Влияние выключения зрительной и вестибулярной рецепции на двигательные акты у кошек. Научн. сообщ. Инст. физиол. им. И. П. Павлова АН СССР, 2, М.—Л. : 23.
- Батуев А. С. 1960а. К вопросу о взаимодействии зрительного, вестибулярного и двигательного анализаторов при осуществлении прицельного прыжка у кошек. Вестн. ЛГУ, сер. биол., 3, 1 : 164.
- Батуев А. С. 1960б. О компенсаторной функции двигательного анализатора после выключения зрительной рецепции. Научн. докл. высш. школы, биол. науки, 2 : 63.
- Батуев А. С. 1960в. О функциональной структуре двигательных актов в пространственной ориентировке животных. Автореф. канд. дисс., Л.
- Батуев А. С. 1960г. К оценке роли коркового конца двигательного анализатора в формировании и осуществлении двигательных актов. Вестн. ЛГУ, сер. биол., 15, 3 : 120.
- Батуев А. С. 1963а. Роль двигательного анализатора в компенсаторно-заместительных процессах после утраты зрительной рецепции. Тез. докл. на II Всес. съезде общ. психологов, 1, М. : 14.
- Батуев А. С. 1963б. К оценке роли двигательного анализатора в корковой интеграции. Тез. докл. XX совещ. по пробл. высш. нервн. деятельности, М.—Л. : 23.
- Батуев А. С. 1963в. К проблеме функциональной структуры двигательных актов. Матер. научн. конфер. по физиол. труда, посвящ. А. А. Ухтомскому, Л. : 30.
- Батуев А. С., М. М. Богословский, М. П. Егорова и А. М. Котеленко. 1964. О некоторых центральных механизмах зрительной функции. Тез. докл. X Всес. съезда физиологов, 2, 1, М.—Л. : 83.

- Б а т у е в А. С. и Л. П. Д ы м н и к о в а. 1959. Влияние энуклеации на условнорефлекторный прыжок у кошек и кроликов. Тез. докл. совещ. по экологич. физиол., 2 : 12.
- Б а т у е в А. С. и Л. А. С а м о й л о в а. 1964. Вкусовой анализ кошек после экстирпации сигмовидных извилин. Научн. докл. выпш. школы, биол. науки, 3 : 68.
- Б е р и т о в И. С. 1959. О нервных механизмах пространственной ориентации высших позвоночных животных. Тбилиси.
- Б е р и т о в И. С. 1961. Нервные механизмы поведения высших позвоночных животных. М.—Л.
- Б е х т е р е в В. М. 1884. Теория образования наших представлений о пространстве. СПб.
- Б е х т е р е в В. М. 1896. Значение органов равновесия в образовании представлений о пространстве. СПб.
- Б и а н к и В. Л. 1956. К сравнительной физиологии парной работы больших полушарий головного мозга. Автореф. канд. дисс., Л.
- Б и а н к и В. Л. 1961. Материалы по физиологии парных и непарных отделов головного мозга. В сб.: Проблемы восприятия пространства и времени, Л. : 45.
- Б о ч а р о в Г. Д. 1960. Влияние денервации плавательного пузыря и энуклеации на анализ глубины у карпов. В сб.: Вопросы сравнительной физиологии анализаторов, 1, Л. : 115.
- В а с и л е в с к а я Н. Е. 1960. Влияние экстирпации двигательной области коры головного мозга на химические интероцептивные условные рефлексы. В сб.: Нервная система, 2, Л. : 122.
- В е л и к ж а н и н В. И. 1963. Функциональная роль зрительного и двигательного анализаторов в формировании систем временных связей у детей. Матер. к III Поволжск. конфер. физиол., биохим., фармакол., Горький : 36.
- Г а л к и н а О. И. 1956 Развитие представлений о пространстве у детей на уроках рисования. Изв. АПН РСФСР, 85 : 36.
- Д е г т я р ь Е. Н. 1963. Условия, необходимые для формирования системности при различных функциональных состояниях нервной системы ребенка. Журн. выпш. нервн. деят., 13, 4.
- З н а м е н с к а я А. Н. 1959. Роль анализаторных систем при выработке условных рефлексов на пространственное расположение предметов у детей первого года жизни. Матер. научн. конфер. по пробл. восприятия пространства и пространственных представлений, М.—Л.
- К и с л я к о в В. А. 1958. Изменения статико-кинетических условных рефлексов у собак, лишенных вестибулярной, слуховой и зрительной рецепции после повреждения коры головного мозга. Журн. выпш. нервн. деят., 8, 5.
- К и с л я к о в В. А. 1959. К вопросу о взаимодействии вестибулярной рецепции и проприорецепции на кортикальном уровне головного мозга. Тез. IX съезда Всес. общ. физиол., биохим. и фармакол., М.—Л. : 236.
- К и с л я к о в В. А. 1960. К вопросу о взаимодействии вестибулярного и двигательного анализаторов в функции равновесия. В сб.: Вопросы сравнительной физиологии анализаторов, Л. : 137.
- К о л ь ц о в а М. М. 1961. Сравнительная роль различных анализаторных систем в формировании высшей нервной деятельности ребенка. В сб.: Структура и функция анализаторов человека в онтогенезе, М : 223.
- К о р о л е в В. И. 1964. О межанализаторных взаимоотношениях в пространственном анализе у детенышей обезьян. Автореф. канд. дисс., Л.
- Л е б е н т р а у К. 1960. О заместительной функции анализаторов у обезьян. Автореф. канд. дисс., Л.
- Л о б а н о в а Л. В. 1954. Условные рефлексы при последовательном выключении периферических концов дистантных анализаторов у собак. Автореф. канд. дисс., М.—Л.

- Лобанова Л. В. 1957. Двигательно-оборонительные условные рефлексы при последовательном выключении трех дистантных анализаторов. ДАН СССР, 115, 4.
- Лобанова Л. В. и А. Н. Никulina. 1961. Двигательно-пищевые условные рефлексы после удаления коры одного полушария у собак. В сб.: Проблемы восприятия пространства и времени, Л.: 49.
- Люблинская А. А. 1956. Особенности освоения пространства детьми дошкольного возраста. Изв. Акад. наук РСФСР, 86.
- Моисеева Н. А. 1960. Условные и безусловные рефлексы после выключения дистантной рецепции или экстирпации сигмовидных извилин в раннем онтогенезе у животных. В сб.: Вопросы сравнительной физиологии анализаторов, Л., 1: 164.
- Павлов И. П. (1922). Лекции о работе больших полушарий головного мозга. Двадцатилетний опыт. В сб.: И. М. Сеченов, И. П. Павлов, Н. Е. Введенский. Физиология нервной системы, 4, М., 1952.
- Павлов И. П. 1952. Павловские клинические среды, 2, М.
- Павлов И. П. 1951, Полн. собр. соч., 3, 1: 14, 196, 249; 6: 26, 266. М.—Л.
- Павлов И. П. (1907). Речь председателя общества русских врачей в С.-Петербурге в заседании 20 марта, посвященном памяти проф. И. М. Сеченова. В сб.: И. М. Сеченов, И. П. Павлов, Е. Н. Введенский. Физиология нервной системы, 1952.
- Сеченов И. М. (1863). Рефлексы головного мозга; (1878). Элементы мысли; (1900). Участие органов чувств в работе рук у зрячего и слепого; (1900). Участие нервной системы в рабочих движениях у человека. Избр. произв., М.—Л., 1952.
- Сеченов И. М. (1866). Деятельность нервных аппаратов, связывающих кожу с мышцами костного скелета; (1867). Физиология органов чувств. Общая характеристика органов чувств; (1873). Кому и как разрабатывать психологию; (1884). Осознание как чувство, соответствующее зрению; (1890). Впечатление и действительность. В сб.: И. М. Сеченов, И. П. Павлов, Н. Е. Введенский. Физиология нервной системы, 3, М.—Л., 1952.
- Сеченов И. М. (1891). Начало согласования движения с чувствованием. В сб.: Физиология нервных центров, М., 1952.
- Тих Н. А. 1956. О генезисе восприятия пространства. Изв. АПН РСФСР, 86.
- Ухтомский А. А. 1954. Очерк физиологии нервной системы. Собр. соч., 4, Л.
- Хопренинова Н. Г. 1953. Исследование пространственных представлений слепых. Автореф. канд. дисс., М.

РАЗВИТИЕ ИДЕЙ И. М. СЕЧЕНОВА О ФОРМИРОВАНИИ ОБРАЗА ПРЕДМЕТА У РЕБЕНКА

М. М. Кольцова

Изучение деятельности мозга человека не может быть ограничено анализом совершающихся в нем физиологических процессов. Исследователь неизбежно встает перед вопросом: какая форма отражения действительности соответствует наблюдаемым нервным явлениям? Павловская гипотеза о наличии двух функциональных

уровней в деятельности коры головного мозга исходит из того, что животному свойственно отражение действительности лишь в форме чувственных образов, получаемых через непосредственные ощущения, для человека же, кроме того, получила значение обобщенная форма отражения через слово.

И. М. Сеченов в своем труде «Рефлексы головного мозга» 100 лет тому назад высказал идею о том, что именно функциональный субстрат (особенности протекания нервных процессов, их взаимодействие) определяет возникновение той или иной формы отражения (т. е. конкретного, чувственного образа предмета или обобщенного, внечувственного сигнала, суммирующего свойства многих предметов).

Вопрос этот имеет не только теоретический интерес, но и важное практическое значение так как связан с проблемой познания. Поэтому за последние годы физиология анализаторов стала уделять много внимания вопросам опознавания образов.

С нашей точки зрения, наиболее обещающим подходом является изучение процесса формирования образа и прежде всего формирование чувственного образа предмета.

До настоящего времени очень многое остается неясным в том, как различные свойства предмета — его форма, окраска, особенности поверхности, издаваемые им звуки и т. д. — объединяются в целостный образ предмета. Какие механизмы обеспечивают то, что яблоко или апельсин воспринимаются нервной системой не как сумма разрозненных ощущений, а как определенный предмет?

Развитие чувственного образа И. М. Сеченов рассматривал как процесс слияния нескольких отдельных рефлексов в единое целое — процесс, который теперь мы определили бы как образование системности.

Возьмем известный пример И. М. Сеченова (1863 : 59) о том, как развивается у ребенка представление о предмете (его образ):

«Световое впечатление. Неясное световое ощущение. Движение мышц, управляющих глазом и приспособлением его к расстояниям.	} 1-й рефлекс.
Действие света продолжается. Ясное ощущение. Движение в руках и ногах. При этом рука встречается с видимым предметом.	
	} 2-й рефлекс.
Отсюда	
Осязательное впечатление и осязательное ощущение, вследствие которого движение в руке, схватывание тела.	} 3-й рефлекс».

Далее, говорил И. М. Сеченов, путем последовательного слияния такого ряда рефлексов и многократного их повторения ребенок выделяет эту сумму рефлексов.

Объединение этих рефлексов в комплекс и выявление его из потока других рефлексов совершается, по мнению И. М. Сеченова, именно благодаря тому, что они часто повторяются в определенной связи. Такое объяснение помогает нам понять ход процесса в самой общей форме. Но встает целый ряд вопросов, которые требуют более детального анализа.

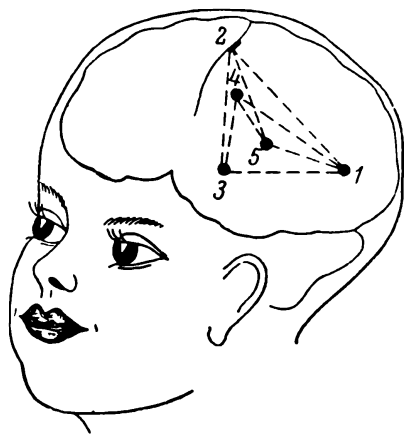


Рис. 1. Схема образования образа предмета у ребенка.
(По: И. М. Сеченов, 1863).

Цифрами обозначены возбуждаемые сенсорные пункты коры, прерывистой линией — связи, образующиеся между сенсорными пунктами.

Так, прежде всего не ясно, что именно синтезируется в процессе формирования образа предмета?

На первый взгляд, ответ кажется очень простым: происходит функциональное объединение тех пунктов коры, куда приходят афферентные импульсы из разных анализаторов (зрительного, слухового, тактильного и т. д.), — иначе говоря, здесь предполагается слияние в единый комплекс раздражителей разных модальностей (рис. 1).

Насколько такая гипотеза соответствует фактам, которые имеются сейчас в нашем распоряжении?

Уже со времени сеченовских исследований известно, что все раздражения имеют смешанную природу. Ко всякому раздражению, адекватному для глаза, уха, кожи и т. д., обязательно при-

мешивается кинестетический компонент. Сам И. М. Сеченов постоянно подчеркивал этот факт участия кинестетических импульсов в развитии всех других ощущений. Так, глаз устанавливается в направлении источника раздражения, обегает контуры предмета, происходит настройка аккомодации и конвергенции и т. д., т. е. к каждому адекватному зрительному раздражению присоединяется поток импульсов от глазодвигательных мышц, цилиарного тела и т. д.

Звуки, даже так называемые «индифферентные»: звонок, стук метронома, чистый тон и т. д. — тоже не являются чисто акустическими раздражителями. Хорошо известно, что всякий звук вызывает установочную реакцию по направлению к источнику звука аналогично этой реакции при действии зрительных стимулов. При действии звука возникают импульсы в соответствующих мышцах шеи. Имеются также все основания считать, что мышцы гортани настраиваются на тональность и интенсивность действующих звуковых раздражений.

Особый интерес представляет вопрос о природе звуков речи как физиологических раздражителей. Проведенные в нашей лаборатории аспирантом И. Томка исследования (1958) показали, что и звуки речи не могут расцениваться как чисто акустические раздражители. В этой работе выяснилось, что дети начиная с трехмесячного возраста и до четырех лет с большим трудом дифференцируют гласные звуки речи и совершенно не имеют затруднений в различении согласных звуков.

Между тем различие акустических спектров гласных звуков очень велико, акустические же спектры согласных звуков отличаются очень мало. Оказалось, что легкость различения согласных звуков по сравнению с гласными объясняется тем, что в артикуляции их принимает участие гораздо большее число мышечных групп. Этот факт особенно ярко иллюстрируется тем, что для неговорящих детей дифференцирование согласных звуков труднее, чем для говорящих. В тех же случаях, когда в условиях эксперимента гласные звуки давались одновременно с движением руки, большим или меньшим по объему, дифференцирование этих звуков облегчалось в прямой зависимости от величины присоединяемого кинестетического раздражения. Это дает основание считать, что и звуки речи являются не чисто акустическими, а комплексными раздражителями, в которые входит кинестетический компонент. Этот последний, как показывают наблюдения, играет доминирующую роль.

Значение кинестетических импульсов с речевого аппарата изучалось Эд. Джекобсом (1932 г.), Л. А. Новиковой (1955) и др. А. Е. Соколов (1957) показал организующую и интегрирующую роль импульсов с речевой мускулатуры.

Таким образом, экспериментальные данные показывают, что кинестетические импульсы не только обязательно входят в состав всякого другого раздражения, но и являются в нем сильным компонентом. Если это так, то можем ли мы принять гипотезу, согласно которой формирование образа предмета детерминировано слиянием, обобщением более слабых компонентов (зрительного, слухового, тактильного)?

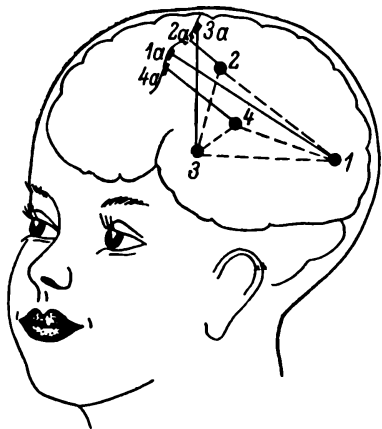


Рис. 2. Предлагаемая новая схема образования образа предмета у ребенка.

1, 2, 3, 4 — возбуждаемые сенсорные зоны, 1а, 2а, 3а, 4а — возбуждаемые зоны в области кинестетических проекций; сплошные линии — связи сенсорных пунктов с соответствующими кинестетическими проекциями; прерывистая линия — связи, образующиеся между сенсорными пунктами.

По-видимому, процесс формирования образа у ребенка нужно представлять себе несколько иначе (рис. 2). При действии зрительного раздражения возникает возбуждение не только в оптической зоне коры, но и в зоне проекции глазодвигательных мышц. Прикосновение к предмету вызывает одновременно возбуждение как в тактильной зоне, так и в проекционной двигательной зоне пальцев руки; звук также не ограничивается воздействием на слуховую зону, но дает развитие возбуждения и в зоне проекции мышцы шеи и т. д. Аналогичный процесс отмечается и при действии слова, обозначающего этот предмет: возбуждение развивается одновременно в речевых центрах и в зонах проекции артикуляционных мышц.

В этой мозаике возбужденных очагов, по-видимому, доминирующими по силе возбуждения будут двигательные проекции глаза, руки, пальцев, шеи, артикуляционного аппарата. Поэтому процесс синтеза захватит прежде всего именно зону кинестетических проекций, а не сенсорные зоны. Функциональное объединение сенсорных зон происходит вторично и имеет, конечно, существенное, но не решающее значение. С нашей точки зрения, это и составляет основу формирования образа предмета как целого.

Второй важный вопрос заключается в том, каков механизм объединения единичных рефлексов в систему (образ). По-видимому, основное значение здесь принадлежит формированию систем «сенсорных» временных связей.

Работами нашей лаборатории за последние 5 лет получен систематический материал, показывающий, что в основе любой формы обобщения лежит формирование систем условных связей. Связи эти бывают двух родов: получаемые при сочетании действия условного и безусловного раздражителей (т. е. при наличии безусловного подкрепления) и при сочетании в постоянной последовательности двух условных или двух «индифферентных» раздражителей, или «индифферентного» и условного раздражителей без прямого их безусловного подкрепления (Дегтярь и др., 1959; Кольцова, 1960, 1961). Сочетание в определенной последовательности возбуждения двух сенсорных очагов приводит к образованию временной связи. Если оба сочетаемые раздражителя (например, звук и свет) индифферентные, то замыкание временной связи выявляется в форме ориентировочной реакции в сторону второго ожидаемого раздражителя. Если один из раздражителей имеет сигнальное значение, то замыкание временной связи проявляется в том, что и на второй раздражитель появляется эта же условная реакция.

Этот вид временных связей был описан в лаборатории Н. И. Красногорского на детях Ю. К. Панферовым (1926), а позднее изучался на животных Н. А. Подкопаевым (1934) и И. О. Нар-

бутовичем и Н. А. Подкопаевым (1936). Так как специального термина для обозначения этих связей в литературе нет, то мы обозначаем их как «сенсорные», поскольку они замыкаются между двумя сенсорными пунктами коры.

Сейчас можно считать доказанным, что самый процесс формирования системности стоит в прямой зависимости от развития именно «сенсорных» временных связей (Кольцова, 1961). Если порядок применяемых раздражителей меняется, т. е. создаются условия, препятствующие выработке «сенсорных» связей, то системность не может быть получена.

В работах А. Н. Знаменской (1962), Е. Н. Дегтярь (1962) и В. Н. Закляковой (1963) по изучению особенностей «сенсорных» временных связей (на моделях выработки переключения условно-рефлекторной деятельности и выработки стереотипа) очень ярко выступил факт, имеющий большой интерес для рассматриваемого нами вопроса.

Оказалось, что если ассоциируются «индифферентные» раздражители, адресуемые к зрительному и звуковому анализаторам (при возможно большем ограничении участия двигательного), например, если звук и вспышка света возникают прямо перед ребенком и ориентировочная реакция выражается лишь в небольшом движении глаз, то для замыкания «сенсорной» связи требуется 16—20 сочетаний и она проявляется не в каждой пробе, а после 30—35 сочетаний спонтанно угасает. Если же включается двигательный анализатор, т. е. «индифферентные» раздражители подаются таким образом, что ориентировочная реакция на них связана с поворотом головы, то сенсорная связь образуется уже со 2—3-го сочетания и прочность ее в таком случае оказывается намного большей.

Данные, полученные в упомянутых исследованиях, позволяют говорить о следующих вариантах соотношения силы адекватных (зрительных, слуховых и др.) компонентов и силы кинестетического компонента (см. таблицу).

Соотношение силы адекватных
и кинестетических компонентов сложных
раздражителей

№ варианта опыта	Сила адекватного компонента раздражения	Сила кинестетического компонента
I	Средняя.	Средняя.
IIa	»	Увеличена.
IIб	»	Уменьшена.
IIIa	Увеличена.	Средняя.
IIIб	Уменьшена.	»

Наблюдения показали, что наиболее быстрое замыкание «сензорных» условных связей и наиболее стойкий рефлекторный эффект дает вариант IIа, где был усилен кинестетический компонент раздражителя. Самым неблагоприятным был вариант IIб. Интересно отметить, что различия в скорости выработки условных связей, их упрочения, наконец, в получении дифференцирования, наблюдавшиеся в вариантах IIIа и IIIб, оказались недостоверными.

Эти факты являются прямым доказательством того предположения, что при формировании образа предмета прежде всего происходит обобщение в зоне кинестетических проекций, а затем уже в систему включаются и очаги возбуждения в корковых проекциях других анализаторов.

В пользу этого предположения говорят и данные Я. Грбека (1962) относительно взаимодействия специфических анализаторов и специфических моторных зон.

Физиологическое изучение процесса формирования образа предмета, как нам кажется, позволит сделать новый шаг в изучении предметного, образного мышления, как у животных, так и у человека.

Знание нервных механизмов этого процесса даст нам возможность ближе подойти и к пониманию того, как формируется обобщенный внечувственный образ, получаемый через слово.

ЛИТЕРАТУРА

- Грбек Я. 1962. В кн.: Электроэнцефалографическое исследование высшей нервной деятельности. М.: 40.
- Дегтярь Е. Н. 1962. Сравнительная характеристика физиологических условий при выработке стереотипа в первой и второй сигнальных системах. Журн. высш. нервн. деят., 12, 1 : 63—68.
- Дегтярь Е. Н., А. Н. Знаменская и М. М. Кольцова. 1959. Физиологическая основа обобщения у ребенка. Тез. докл. IX съезда Всес. общ. физиол., биохим. и фармакол., 1, М.—Минск.
- Заклякова В. Н. 1963. Функциональная роль слухового и зрительного анализаторов в выработке обобщения в первой и второй сигнальных системах. Журн. высш. нервн. деят., 18, 6 : 980—985.
- Знаменская А. Н. 1962. Сравнительная характеристика физиологических условий выработки переключения в первой и второй сигнальных системах. Журн. высш. нервн. деят., 12, 1 : 69—73.
- Кольцова М. М. 1960. Развитие системности как основа обобщения. Журн. высш. нервн. деят., 10, 2 : 167—172.
- Кольцова М. М. 1961. Роль временных связей типа ассоциативных в развитии системности. Журн. высш. нервн. деят., 11, 4 : 636—639.
- Нарбутович И. О. и Н. А. Подкопаев. 1936. Условный рефлекс как ассоциация. Тр. Физиол. лабор. им. И. П. Павлова, 6, 2 : 5.
- Новикова Л. А. 1955. Электрофизиологическое исследование речевых кинестезий. В сб.: Вопросы психологии, 5 : 84—94.
- Панферов Ю. К. 1926. О цепных условных рефлексах у детей. Тр. II Всес. съезда физиол.: 153.
- Подкопаев Н. А. 1934. Условный рефлекс как ассоциация. Матер. к V Всес. съезду физиол., биохим. и фармакол., М.—Л.: 62—63.

- Сеченов И. М. (1863). Избр. произв. 1. Физиол. и психол. М.—Л., 1952.
- Соколов А. Н. 1957. Электрофизиологическое исследование речевых механизмов умственной деятельности. Докл. АПН РСФСР, 1 : 93—94.
- Томка И. 1958. Изучение развития условных связей на звуки речи у детей раннего возраста. Тр. I конфер. молодых научн. работн. Инст. физиол. им. И. П. Павлова : 109—114.
-

ПРОБЛЕМА ЦЕНТРАЛЬНОГО ТОРМОЖЕНИЯ В ТРУДАХ И. М. СЕЧЕНОВА

И. А. Киселев

Прошло 100 лет со времени первых исследований И. М. Сеченова, положивших начало разработке проблемы центрального торможения. За столетие эта проблема приобрела исключительно важное значение в физиологии центральной нервной системы. Сама постановка ее является выдающимся вкладом в развитие нейрофизиологии. Но проблема торможения не только выдвинута Сеченовым, она в течение 20 лет интенсивно им разрабатывалась. Каковы же основные итоги этой разработки? В каком отношении вклад Сеченова в проблему центрального торможения находится к современному состоянию этой проблемы? Освещение этих вопросов и является целью настоящего сообщения.

Постановка Сеченовым проблемы центрального торможения непосредственно связана с разработкой рефлекторной теории нервного механизма поведения животных и человека, изложенной в его труде «Рефлексы головного мозга» (Сеченов, 1863а). Представления о возбуждении и рефлексе содержали достаточную физиологическую основу для понимания нервного механизма возникновения той или иной рабочей деятельности организма, но с их помощью невозможно было понять механизм подавления, задержки той или иной деятельности несмотря на наличие условий для ее вызова или продолжения. В явлениях торможения деятельности сердца и кишечника при раздражениях блуждающего и симпатического нервов (Weber u. Weber, 1846; Pflüger, 1857) Сеченов с глубокой проницательностью усмотрел ту особую форму нервной деятельности, тот физиологический процесс, существование которого в центральной нервной системе могло бы объяснить явления задержки рефлексов, наблюдающиеся в поведении животных и человека.

Для доказательства существования в деятельности центральной нервной системы процессов, аналогичных периферическому

торможению, Сеченовым был задуман и осуществлен план исследований, в основу которого был положен общебиологический факт доминирования головных сегментов животных над спинальными. Основываясь на указанном факте, Сеченов раздражал у лягушки различные отделы головного мозга последовательно сверху вниз и наблюдал влияние этих раздражений на рефлекторные реакции задних лап, вызываемые кислотным раздражением их кожи. В результате Сеченовым было установлено, что раздражение зрительных чертогов — *th. optici* — вызывает задержку, угнетение рефлексов на кислотное раздражение. Значительно слабее явления задержки были выражены при раздражении верхней трети продолговатого мозга. Раздражение других областей головного мозга либо не оказывало влияния на рефлекторную возбудимость спинного мозга, либо в большей или меньшей степени усиливало ее (Сеченов, 1863б, 1863в).

В ряде исследований, выполненных в течение 1863—1866 гг., Сеченов подробно анализировал свойства и механизм обнаруженного им таламического угнетения двигательных спинальных рефлексов (Сеченов, 1863б, 1864а, 1864б, 1865а, 1865б, 1865в, 1866а, 1866б). Он пришел к заключению, что таламическое угнетение рефлексов есть проявление особой формы функциональной деятельности центральной нервной системы — центрального торможения. В дискуссии с Шиффом и его учеником Герцепом (Herzen, 1864) Сеченов специальными опытами опроверг попытку этих авторов объяснить таламическое угнетение рефлексов утомлением или чрезмерным раздражением (перераздражением) центральной нервной системы.

Согласно первоначальной точке зрения Сеченова, носителями функции задержки или торможения в центральной нервной системе являются особые нервные механизмы — скопления нервных клеток в *th. optici*, обозначенные им как центры. Но от такого несколько статического понимания функции торможения в центральной нервной системе, вызвавшего впоследствии очень страстную критику Гольца (Goltz, 1869) и других физиологов, Сеченов очень скоро отошел. Но несмотря на то что в последующих исследованиях 1868 и 1882 гг. Сеченов полностью перестроил свои представления о центральном торможении, о его взглядах продолжали судить по самым первоначальным высказываниям и формулировкам (Сеченов, 1901). Это в значительной степени и было причиной недооценки трудов и роли Сеченова в разработке проблемы торможения в физиологической литературе конца XIX и первой половины XX в.

При изучении механизма таламической задержки рефлексов Сеченов подверг обсуждению вопросы о путях проведения тормозных влияний на спинной мозг, распространении их в спинном мозгу, локализации в спинальных моторных дугах, природе различий нейронов тормозных и возбуждающих механизмов.

В серии опытов с частичными поперечными перерезками спинного мозга Сеченов показал, что проведение тормозных таламических влияний на двигательные центры спинного мозга осуществляется перекрещивающимися волокнами в составе передних столбов проводящих путей спинного мозга. Односторонняя перерезка проводящих путей передней части спинного мозга приводила в опытах Сеченова к выпадению таламического торможения на стороне перерезки, в то время как на интактной стороне тормозной таламический эффект полностью сохранялся. В своем курсе лекций по физиологии нервной системы, изданном в 1866 г., Сеченов подробно излагает результаты своих исследований по таламическому торможению. Относительно путей проведения Сеченов с полной определенностью указывает, что на всем своем протяжении от клеток зрительных чертогов до двигательных ядер спинного мозга они проходят внутри мозгового ствола и потому должны рассматриваться как межцентральные пути (Сеченов, 1866бб). В отношении пространственной характеристики таламического торможения было обнаружено, что оно охватывает одновременно весь спинной мозг. С наибольшей демонстративностью это свойство таламического угнетения было показано учеником Сеченова Маткевичем, обнаружившим полное подавление таламическим раздражением стрихнинного столбняка (Маткевич, 1865). Ниже будет отмечено, что факт торможения стрихнинного возбуждения приобрел особый интерес для современного понимания таламического торможения Сеченова.

При раздражении таламической области какие-либо влияния на афферентные и эфферентные проводниковые звенья моторных дуг отсутствовали. Следовательно, тормозные таламические влияния локализуются в центральном звене — двигательном центре.

Сеченов подверг теоретическому обсуждению вопрос о характере различий между нейронами тормозного и возбуждающего действий в центральной нервной системе. С полной определенностью он утверждал, что эти различия относятся исключительно к свойствам концевых аппаратов аксонов, но не к самим аксонам и клеточным телам. Свойства последних он считал одинаковыми для нейронов как тормозного, так и возбуждающего действия. В этой концепции специфичности концевых аппаратов в механизме взаимодействия нейронов нельзя не усматривать предпосылки будущего учения о синапсе и его определяющей роли в деятельности центральной нервной системы.

Уже в опытах по таламическому торможению Сеченов стремился выяснить механизм вызова тормозной деятельности в центральной нервной системе. Он пришел к заключению, что этот механизм имеет рефлекторную природу. Более систематическое, детальное обоснование этого положения было дано в работе 1868 г. «Об электрическом и химическом раздражении чувствующих спинномозговых нервов лягушки» и в работе 1882 г. «Гальванические явления

в продолговатом мозгу лягушки». В этих работах представления Сеченова о центральном торможении получили дальнейшее развитие.

При длительном раздражении афферентных спинномозговых нервов достаточно сильными электрическими стимулами Сеченов обнаружил характерную последовательность эффектов раздражения: в начале раздражения — рефлекторную двигательную реакцию, затем паузу — полный покой; прекращение раздражения во время паузы сопровождалось возобновлением двигательного ответа, часто более значительного, чем в начале раздражения. Аналогичная закономерность наблюдалась и в опытах с изучением влияний афферентного раздражения на спонтанные электрические колебания в продолговатом мозгу: при сильном раздражении вначале наблюдалось увеличение колебаний, быстро сменявшееся угнетением до полного подавления; прекращение раздражения сопровождалось появлением увеличенных колебаний. Паузу или покой во время раздражения Сеченов рассматривал как развитие торможения в спинном или продолговатом мозгу, а не как простое отсутствие ответа, вызванное утомлением рефлекторных центров. Наиболее существенным критерием тормозной природы механизма угнетения рефлекторного ответа Сеченов справедливо считал появление его в последствии раздражения. Ведь утомленная ткань для приведения в действие требует усиления, а не ослабления или устранения раздражения. Впоследствии было установлено, что переход от торможения к возбуждению в последствии тормозного раздражения является общей закономерностью центрального торможения, получившей название положительной последовательной индукции, или отдачи (rebound) в терминологии Шеррингтона (Sherrington, 1906).

Наиболее общим теоретическим итогом исследований 1868 и 1882 гг. является окончательное сформирование Сеченовым законченного представления о межцентральной торможении как основной форме торможения в центральной нервной системе. Согласно этому представлению, во всех отделах центральной нервной системы — в спинном, продолговатом, среднем мозгу — существуют такие функциональные взаимоотношения между нейронами, когда возбуждение одной группы или системы нейронов приводит к угнетению, подавлению, т. е. торможению возбуждения в другой связанной с ней группе нейронов. Во всех теоретических рассуждениях аналогией взаимоотношения нейронов в механизме центрального торможения Сеченову служит нервный механизм торможения сердца: возбуждение клеток ядер вагуса в продолговатом мозгу, распространяясь по волокнам вагуса до клеток синусного узла, вызывает в них торможение ритмических приступов возбуждения, что и приводит к остановке сердца. Различие между нервным механизмом торможения сердца и механизмом межцентрального торможения состоит только в том, что в последнем случае обе клетки расположены в самой центральной нервной

системе и тормозные влияния осуществляются через связывающие их внутримозговые межцентральные пути. Возвращаясь к вопросу о механизме таламического торможения спинальных рефлекторных реакций, Сеченов указывает, что особенности этого механизма связаны с интегративной функцией головного мозга в отношении спинного.

Ко времени опубликования в 1882 г. последнего экспериментального труда Сеченова по проблеме центрального торможения она приобрела общее признание и стала одной из основных в нейрофизиологии. Но в процессе дальнейшего ее развития наметился определенный отход от теоретических позиций Сеченова, сопровождавшийся ослаблением интереса к его исследованиям и в известной степени забвением его роли основоположника проблемы торможения. В основе теоретических представлений Сеченова лежала идея специализации нейронов в осуществлении тормозных действий специфическими механизмами концевых структур аксонов и возможность объединения этих нейронов в систему тормозных аппаратов. Сеченов стремился понять взаимоотношения возбуждения и торможения в центральной нервной системе как взаимоотношения ее специализированных структур.

Ученик И. М. Сеченова Н. Е. Введенский, вступивший на самостоятельное поприще, когда Сеченов уже заканчивал свои исследования по проблеме торможения, является основателем и крупнейшим представителем другого направления в изучении проблемы торможения, которое можно обозначить как монистическое нейродинамическое. Сущность этого направления в наиболее общем виде сводится к признанию единства внутренней природы торможения с возбуждением, отрицанию специфических механизмов в осуществлении тормозного действия, сведению его к различным проявлениям возбуждения в зависимости от условий его протекания. Наряду с Введенским к этому направлению принадлежат такие ведущие нейрофизиологи конца XIX и начала XX в., как Ферворн и его ученик Фрелих, Люкас, Гассер и многие другие.

С монистическим направлением в исследовании природы механизма торможения чрезвычайно гармонизировали результаты изучения роли торможения в деятельности центральной нервной системы. Исследованиями школы И. П. Павлова, В. М. Бехтерева, Ч. Шеррингтона, А. А. Ухтомского был накоплен огромный материал, свидетельствующий о теснейшей взаимосвязи возбуждения и торможения в динамике нервной деятельности. На основе этих исследований сформировалось представление о возбуждении и торможении как основных нервных процессах, т. е. чисто динамических началах центральной нервной деятельности.

Фактическое и теоретическое наследие Сеченова мало гармонизировало с господствующим монистическим направлением в изучении возбуждения и торможения. Его факты оставались малопонятными для господствующих теорий феноменами, теоретиче-

ские концепции — архаичными, устаревшими. Но за последние 20 лет в нейрофизиологии произошли крупные сдвиги, заставившие вспомнить вклад Сеченова в проблему центрального торможения и признать его актуальность и интерес для современной нейрофизиологии. Концепция Сеченова о существовании в головном мозгу особых тормозных аппаратов, обладающих надсегментарным действием в отношении спинальных моторных центров, получила полное подтверждение в современных представлениях Мегоуна и других нейрофизиологов о нисходящем тормозном влиянии ретикулярной формации головного мозга на спинной мозг (Mogoun, 1950). Идентичность не только функционального значения, но и интимной природы механизма тормозного действия для сеченовского таламического и ретикулярного нисходящего торможений хорошо иллюстрируется одинаковым их отношением к стрихнину — торможением стрихнинных судорог. Как известно, при рефлекторном торможении стрихнинное возбуждение не только не угнетается, но наоборот — само снижается стрихнином. По мнению Экклса, этот факт свидетельствует о различном медиаторном механизме тормозного действия в синапсах для рефлекторного и нисходящего торможений (Eccles, 1957).

40 лет назад Леви открытием Vagusstoff и Sympathicusstoff на сердце было положено начало экспериментальной разработке учения о специфичности механизмов передачи возбуждения и торможения в концевых аппаратах аксонов (Loewi, 1921, 1922). В абстрактной форме эта идея специфичности концевых аппаратов аксонов для передачи возбуждения и торможения была отчетливо сформулирована Сеченовым в работах по торможению, но не получила поддержки и дальнейшего развития. Однако в настоящее время эта идея специфичности концевых механизмов для тормозного и возбуждающего действий приобретает все большее число сторонников и становится господствующим направлением в изучении механизма передачи возбуждения и торможения в центральной нервной системе.

Такова сущность сближения основных направлений современной нейрофизиологии с достижениями и исканиями Сеченова по проблеме центрального торможения. Это сближение и явилось причиной пробуждения широкого интереса к трудам Сеченова со стороны представителей современной нейрофизиологии за рубежом и признания его выдающейся роли как основоположника проблемы центрального торможения. Труды одного из последних международных симпозиумов по центральному торможению (Robert, 1960) открываются портретом Сеченова, который ставит опыт по изучению таламического торможения, и сеченовской схемой разрезов мозга лягушки. Организаторы симпозиума опубликованием этих рисунков засвидетельствовали свой высокий пизет и признание выдающихся заслуг Сеченова в развитии проблемы центрального торможения.

Л И Т Е Р А Т У Р А

- Маткевич Ф. (1865). О действии алкоголя, стрихнина и опия на центры, задерживающие отраженные движения в мозгу лягушки. Мед. вестн., 1 : 1—4.
- Сеченов И. М. (1863а). Рефлексы головного мозга. Избр. произ. 1, М.—Л., 1952 : 7—127.
- Сеченов И. М. (1863б). Исследования центров, задерживающих отраженные движения в мозгу лягушки. Избр. произв., 2, М.—Л., 1956 : 361—387.
- Сеченов И. М. (1863в). О механизмах в головном мозгу лягушки, угнетающих рефлексы спинного мозга. Избр. произв., 2, М.—Л., 1956 : 388—398.
- Сеченов И. М. (1863г). Прибавление к учению о нервных центрах, задерживающих отраженные движения. Избр. произв., 2, М.—Л., 1956 : 399—407.
- Сеченов И. М. (1864а). Новое прибавление к учению о механизмах, задерживающих отраженные движения. Избр. произв., 2, М.—Л., 1956 : 408—415.
- Сеченов И. М. (1864б). Еще о центрах, задерживающих отраженные движения у лягушки. Избр. произв., 2, М.—Л., 1956 : 416—424.
- Сеченов И. М. (1865а). Новые опыты о задерживающих механизмах в мозгу лягушки, опровергающие исследования, произведенные в лаборатории Шиффа. Избр. произв., 2, М.—Л., 1956 : 425—446.
- Сеченов И. М. (1865б). Новые опыты над спинным и головным мозгом лягушки (Совместно с В. В. Пашутиным). Избр. произв., 2, М.—Л., 1956 : 447—520.
- Сеченов И. М. (1865в). Еще о задерживании отраженных движений у лягушки. Избр. произв., 2, М.—Л., 1956 : 521—532.
- Сеченов И. М. (1866а). Заметка о задерживании отраженных движений. Избр. произв., 2, М.—Л., 1956 : 545—547.
- Сеченов И. М. (1866б). Физиология нервной системы. Избр. произв., 2, М.—Л., 1956 : 551—558.
- Сеченов И. М. (1868). Об электрическом и химическом раздражении чувствующих спинномозговых нервов лягушки. Избр. произв., 2, М.—Л., 1956 : 544—607.
- Сеченов И. М. (1882). Гальванические явления в продолговатом мозгу лягушки. Избр. произв., 2, М.—Л., 1956 : 622—661.
- Сеченов И. М. (1901). Замечания к статье С. И. Мельцера «Торможение», помещенной в «New York Medical Journal», 1899. Избр. произв., 2, М.—Л., 1956 : 548—553.
- Eccles J. G. 1957. The physiology of the nerve cell. Baltimore.
- Goltz F. 1869. Beiträge zur den Functionen der Nervenzentren des Frosches. Berlin.
- Herzen A. 1864. Experiences sur les centres modérateurs de l'action reflexe. Turin.
- Loewi O. 1921. Über humorale Übertragbarkeit der Herznervenwirkung. Pflüg. Arch. ges. Physiol., 189 : 239—242.
- Loewi O. 1922. Über humorale Übertragbarkeit der Herznervenwirkung. Pflüg. Arch. ges. Physiol., 193 : 201—213.
- Megoun H. 1950. Caudal and cephalic influences of brain stem reticular formation. Physiol. Rev., 30, 4 : 459—474.
- Pflüger E. 1857. Ueber die Hemmungs-nervensystem für die peristaltischen Bewegungen Gedärme. Berlin.
- Robert E. 1960. Inhibition in nervous System and G-aminobutyric acid. New York.
- Sherrington Ch. 1906. The integrative action of the nervous system. New York.
- Weber E. H. u. E. Weber. 1846. Omedei annalis univers. med., 66 : 225.

УСЛОВИЯ ВОЗНИКНОВЕНИЯ И МЕХАНИЗМ РАЗВИТИЯ СЕЧЕНОВСКОГО ТОРМОЖЕНИЯ

С. Е. Рудашевский

Исследователям таламической задержки рефлексов, включая и первооткрывателя этого явления, какую бы методику они ни использовали — классическую или другие, никогда не удавалось наблюдать его в ста процентах случаев. В опытах же с положи-

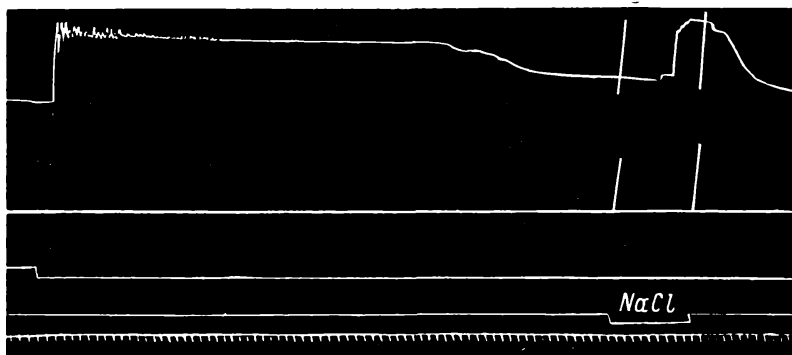


Рис. 1. Влияние раздражения промежуточного мозга кристаллов NaCl на рефлекс сгибания, заторможенный длительным раздражением афферентного нерва.

Сверху вниз: запись рефлекторного сокращения подсухожильной мышцы; запись рефлекторного сокращения трехглавой мышцы; отметка раздражения одностороннего малоберцового нерва сериями индукционных ударов (сила 26 см катушки, частота 10 имп./сек., интервал между сериями 2.8 сек.); отметка раздражения промежуточного мозга кристаллом NaCl; отметка времени 5.6 сек. Опыт 4 II 1940.

тельным результатом степень торможения рефлексов также оказывалась неодинаковой. Этот трудно учитываемый фактор, влияющий на исход опыта, относится к функциональному состоянию центров. При известных условиях его можно сделать явным.

На рис. 1 показано, что на фоне торможения рефлекторного тетануса, вызванного длительным раздражением афферентного нерва, аппликация на промежуточный мозг кристалла NaCl не усиливает торможения, а напротив, восстанавливает рефлекс. Впервые подобные опыты опубликованы Броштейн-Шур и Некрасовым (1935).

На одном и том же препарате в течение непрерывной записи рефлекса сгибания можно последовательно наблюдать сначала классический феномен Сеченова, а затем феномен Броштейн-Шур и Некрасова. Для этого промежуточный мозг раздражается кристаллом NaCl дважды: на фоне начального хорошо выраженного

рефлекторного тетануса и при снижении последнего. Иными словами, во время оптимума рефлекторного тетануса наблюдается сеченовское торможение, а во время пессимума — восстановление рефлекса (Рабинович, 1940). Это явление в течение многих лет воспроизводится под нашим руководством студентами университета на большом практикуме по физиологии центральной нервной системы.

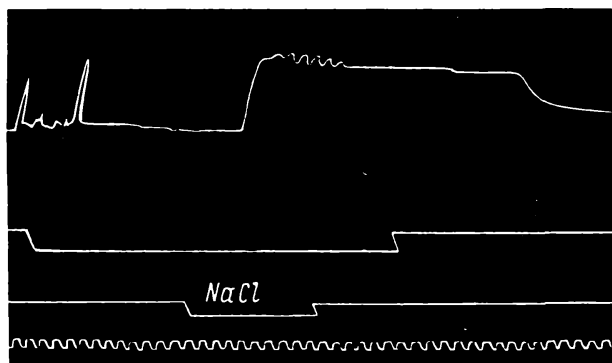


Рис. 2. Влияние раздражения промежуточного мозга кристаллом NaCl на рефлекс сгибания при общем фенольном отравлении лягушки.

Сверху вниз: запись рефлекторного сокращения полусухожильной мышцы; отметка раздражении одностороннего малоберцового нерва сериями индукционных ударов (сила 20 см катушки, частота 10 имп./сек., интервал между сериями 2.8 сек.); отметка раздражения промежуточного мозга кристаллом NaCl; отметка времени 2.8 сек. Опыт 29 I 1940. (Из: Рудашевский, 1944).

В чем заключается суть описанных опытов? Длительное раздражение афферентного нерва снижает физиологическую лабильность спинальных нейронов, по-видимому преимущественно вставочных. Следовательно, деполяризация этих нейронов препятствует развитию сеченовского торможения. Более того, на этом фоне происходит извращение феномена. Очевидно, для сеченовского торможения необходим довольно высокий исходный уровень функционального состояния спинальных центров.

Многрамма на рис. 2 напоминает приведенную ранее на рис. 1, но записана она при других условиях опыта. Лягушке заранее введен под кожу фенол (0.2%, 1 мл). Через 25 мин. после инъекции раздражение малоберцового нерва вызывает лишь в самом начале несколько слабых сокращений полусухожильной мышцы, а затем рефлекс отсутствует. Раздражение промежуточного мозга восстанавливает рефлекс.

Извращение сеченовского торможения наблюдается и при локальном действии фенола на переднюю и заднюю поверхность спинного мозга лягушки (Соколова, 1951, 1956). Снова напрашивается тот же вывод: сниженная лабильность сегментарных центров, на этот раз фенолом, препятствует развитию сеченовского торможения.

Уравнительная и парадоксальная стадии парабиоза в сегментарных центрах протекают при сниженной лабильности вставочных нейронов. Как взаимодействуют два вида торможения, парабиотическое и сеченовское?

На рис. 3 приведена миограмма, записанная через 10.5 мин. после прекращения катодической поляризации люмбальной области спинного мозга через позвоночник. Последствие поляризации проявляется в рефлексорной реакции сгибания парадоксальной стадией с тенденцией к переходу ее в тормозящую. Раздражением промежуточного мозга парабиотическое торможение снижается (рис. 4).

Такой же результат наблюдается с новокаиновым парабиозом. Соответствующие опыты проведены нами совместно с Н. С. Бураковой с применением осциллографической методики. Последнее обстоятельство позволило заметить некоторые детали, способствующие выяснению вопроса о локализации нисходящих дизэнцефальных влияний. В этих опытах регистрировались биотоки спинного мозга и веточки седалищного нерва, идущей к сгибателям бедра, вызванные раздражением одностороннего малоберцового нерва.

Следует заметить, что спинальные центры таламических препаратов лягушек после вскрытия позвоночника характеризуются сниженной резистентностью и склонны быстро переходить в состояние парабиоза под влиянием сильных и частых афферентных раздражений, а тем более специально парабиотирующих агентов.

На рис. 5 представлены осциллограммы одного из опытов указанной серии. Для раздражения афферентного нерва применялись прямоугольные стимулы одинаковой силы (5 в) и длительности (0.3 мсек.), но разной частоты (40, 60 и 80 имп./сек.). Для краткости приведены только осциллограммы, полученные при частоте 80 имп./сек. Уже в исходных осциллограммах выявляется парадоксальный эффект. Биотоки мозга и нерва на афферентное раздражение с частотой 80 менее выражены, чем при частоте 60, и почти повторяют картину, записанную при частоте 40 имп./сек. На рис. 5, А обращает на себя внимание усиление биотоков мозга после прекращения афферентного раздражения. Это свидетельствует о предшествующем торможении преимущественно вставочных нейронов и пресинаптических окончаний, так как отдача в нерве (или соответственно мотонейронах) едва заметна.

Наложение маленького шарика из ваты, пропитанного новокаином (0.5%), на дорзальную поверхность мозга рядом с отводящим электродом очень быстро затормаживает вызванные биотоки

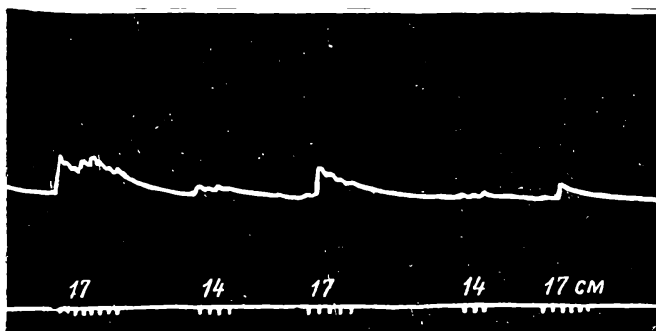


Рис. 3. Парадоксальная стадия в рефлекторном центре сгибания, вызванная катодической поляризацией спинного мозга.

Сверху вниз: запись рефлекторного сокращения трехглавой мышцы; запись рефлекторного сокращения полусухожильной мышцы; отметка раздражения одностороннего малоберцового нерва сериями индукционных ударов (цифры под линией обозначают силу раздражения в сантиметрах катушки, частота 10 имп./сек., интервал между сериями 1.3 сек.). (Из: Рудашевский и Некрылов, 1952).

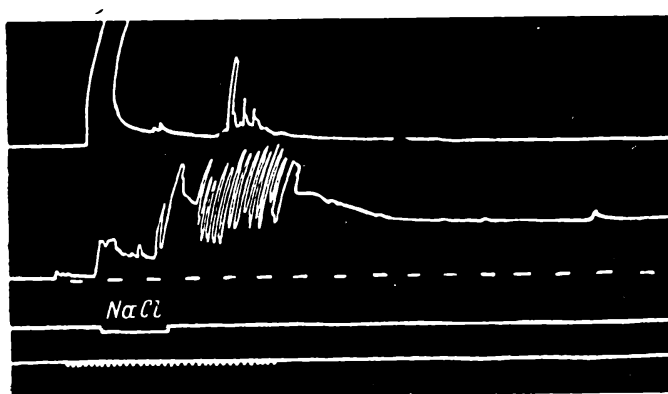


Рис. 4. Снятие катодического парабноза в рефлекторном центре сгибания при раздражении промежуточного мозга кристаллом NaCl.

Сверху вниз: запись рефлекторного сокращения трехглавой мышцы; запись рефлекторного сокращения полусухожильной мышцы; отметка раздражения промежуточного мозга кристаллом NaCl; отметка раздражения одностороннего малоберцового нерва сериями индукционных ударов (сила 15 см катушки, частота 10 имп./сек., интервал между сериями 1.3 сек.). (Из: Рудашевский и Некрылов, 1952).

мозга и нерва. Уже через 3 мин. на все афферентные раздражения они отсутствуют. Для частоты 80 имп./сек. это показано на рис. 5, Б. Затем на промежуточный мозг накладывается кристалл NaCl. На этом фоне в ответ на раздражение афферентного нерва наблюдается восстановление почти исключительно биотоков нерва. По-видимому, имеются дизэнцефалоспинальные пути, непосред-

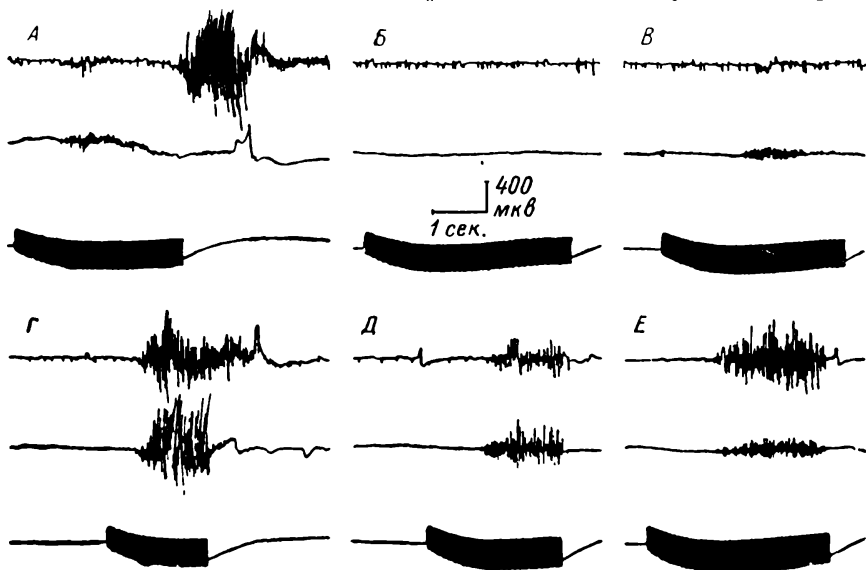


Рис. 5. Снятие новокаинового парализа в спинальных центрах при раздражении промежуточного мозга кристаллом NaCl.

На каждом из рис. А—Е сверху вниз: биотоки спинного мозга (униполярное отведение от VII—IX сегментов); биотоки веточки седалищного нерва к сгибательной мускулатуре бедра; отметка раздражения однобокого нерва прямоугольными электрическими стимулами (минус проксимально) через высокочастотный выход (сила раздражения 5в, частота 80 имп./сек., длительность импульса 0.3 мсек.). Запись произведена на электроэнцефалографе фирмы «Альвар» при частотной характеристике усилителя, соответствующей полосе пропускания от 10 до 75 гц. Опыт 10 XI 1962.

ственно контактирующие с мотонейронами. На самую высокую частоту афферентного раздражения — 80 имп./сек. восстановление происходит через 28 сек. действия соли. Скрытый период ответа равняется 1.3 сек. (рис. 5, В).

Несколько позднее вызванные биотоки не только нерва, но и мозга возникают при меньших частотах афферентного раздражения — 40 и 60 имп. сек. Вероятно, к этому моменту повышается лабильность и возбудимость не только моторных, но и вставочных нейронов. Наиболее сильный одновременный ответ мозга и нерва с самым коротким латентным периодом (0.47 сек.) наблюдается при частоте 80 имп. сек. через 67 сек. действия соли (рис. 5, Г). В дальнейшем амплитуда вызванных биотоков мозга и нерва

снижается, вероятно, вследствие ослабления дизэнцефальных влияний. Это подтверждается значительным падением амплитуды и частоты вызванных биотоков, особенно спинного мозга, после снятия через 127 сек. кристалла NaCl и отмывания промежуточного мозга раствором Рингера.

Затем удаляется тампон с новокаином, действовавший на спинной мозг в течение 15 мин., а мозг отмывается. В результате наблюдается постепенное нарастание амплитуды и частоты вызванных потенциалов спинного мозга без значительных изменений потенциалов нерва. Подобная картина, зарегистрированная через 100 сек. после снятия новокаина, представлена на рис. 5, *Е*. Этот факт говорит о том, что блокирующее действие новокаина локализуется во вставочных элементах рефлекторных центров. Действительно, по современным представлениям, основанным на результатах внутриклеточного исследования потенциалов нейронов, новокаин нарушает проведение по пресинаптическим волокнам (Шаповалов, 1963).

Если сопоставить рис. 5, *Г* и 5, *Е*, то становится очевидным депарабиотизирующее действие на спинной мозг нисходящих тормозящих влияний. Последние, как и удаление со спинного мозга парабиотизирующего агента, восстанавливают вызванные потенциалы рефлекторных центров. Но необходимо обратить внимание и на различия в осциллограммах рис. 5, *Г* и 5, *Е*. Лабилизирующие влияния промежуточного мозга распространяются как на вставочные, так и на моторные нейроны (рис. 5, *Г*). Удаление же со спинного мозга новокаина сопровождается дальнейшим (ср. рис. 5, *Д*) усилением реакции, по-видимому, только вставочных нейронов, на которые данный агент и действует в первую очередь. Суммарное усиление биотоков мозга мы относим преимущественно к вставочным нейронам на основании того, что в этот момент амплитуда биотоков нерва не возрастает.

В связи с излагаемым материалом большой интерес представляет работа Балакина (1956). При смазывании спинного мозга кокаином автор наблюдал электронегативность — явный признак развившегося парабиоза. Наложение в это время на промежуточный мозг кристалла NaCl извращает знак потенциала — электро-негативность сменяется на электропозитивность.

При слабом стрихнинном отравлении лягушек сразу после прекращения судорог обнаруживается парадоксальная реакция центров: сильное афферентное раздражение вызывает только начальное сокращение, а слабое — хорошо выраженный рефлекторный тетанус (Введенский, 1906). Какое действие произведут дизэнцефальные влияния на парабиотическое торможение, возникающее по прекращении стрихнинных судорог? Здесь уместно напомнить факт торможения стрихнинных судорог при раздражении промежуточного мозга, установленный еще в лаборатории И. М. Сеченова (Маткевич, 1864). В последнее время это явление

зарегистрировано и в осциллографической методике (Киселев, 1957).

На рис. 6 для сравнения записано влияние промежуточного мозга на фоне стрихнинных судорог (А) и по прекращении последних (Б и В). В первом случае наблюдается торможение, а во втором — восстановление стрихнинных судорожных потенциалов эф-

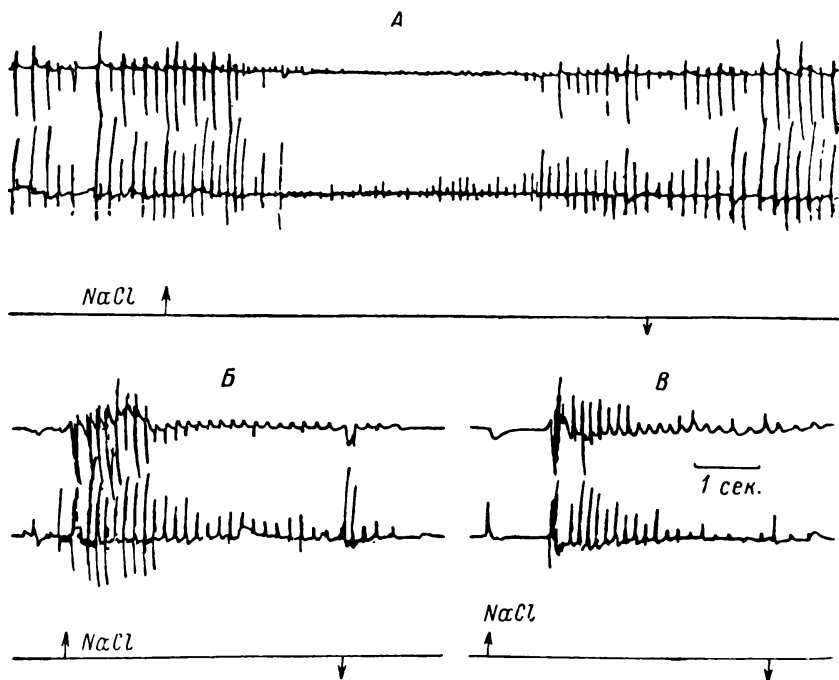


Рис. 6. Влияние раздражения промежуточного мозга кристаллом NaCl на протекание стрихнинных судорог, вызванных введением в спинной лимфатический мешок 0.1 мг азотнокислого стрихнина.

На каждом из рис А—В сверху вниз: биотоки веточки седалищного нерва к сгибательной мускулатуре бедра; биотоки малоберцового нерва той же стороны; отметка раздражения промежуточного мозга кристаллом NaCl. Осциллограмма Б записана через 180 сек., В — через 220 сек. после А. Осциллограф и условия записи те же, что и на рис. 5. Опыт 19 IV 1962.

ферентных нервов. Следовательно, и стрихнинное парабииотическое торможение снимается влияниями с промежуточного мозга.

По данным электрофизиологического исследования, возбуждающее действие стрихнина на спинной мозг связано главным образом с повышением активности промежуточных нейронов (Шаповалов, 1962). Поэтому дизэнцефалоспинальные влияния, тормозящие и стимулирующие стрихнинные судороги, локализуются, по-видимому, и в промежуточных нейронах.

Как известно, малые дозы стрихнина повышают возбудимость и укорачивают хронаксию двигательного нерва, т. е. действуют на нерв лабилизирующим образом. Поэтому слабые концентрации стрихнина снимают паралич нерва (Конилов, 1930). В таком случае они должны усилить сеченовское торможение, если последнее происходит при повышенной лабильности спинальных центров. Опыт подтверждает предположение. Нами проведена серия исследований, в которых лягушкам вводился в спинной лимфатический мешок очень слабый раствор азотнокислого стрихнина ($1 \cdot 10^6$, 1 мл). При такой концентрации стрихнина происходит облегчение рефлекторной деятельности, не осложняемое судорогами. На этом фоне легко наблюдается повторное торможение рефлексов при кратковременных раздражениях промежуточного мозга кристаллом NaCl. При этом каждый раз торможение оказывается очень глубоким (рис. 7).

Необходимость для развития сеченовского торможения довольно высокого и устойчивого функционального состояния центров подтверждается еще рядом фактов.

На весенних лягушках-самцах в пору обнимательного рефлекса сеченовское торможение ослаблено и наблюдается реже. В крови этих лягушек отмечается уменьшенное содержание кальция. Если декальцинировать осенних лягушек, то сеченовское торможение также ослабляется. Напротив, оно усиливается на препаратах, обогащенных кальцием.¹ Эти данные приведены в таблице.

Влияние кальция на продолжительность скрытого периода кожно-мышечного рефлекса сгибания

Характеристика препаратов лягушек	Число опытов	Скрытый период $M \pm m$ (в сек.)		$\frac{100 \cdot b}{a}$ (в %)	Концентрация H_2SO_4 (в %)
		фон (a)	при раздражении промежуточного мозга (b)		
Контрольные (21 IX—5 X 1962, 13 XI—12 XII 1963)	17	8.41 ± 0.58	20.88 ± 2.27	248.3	0.1
Декальцинированные (4 XI—1 XII 1962)	9	2.22 ± 0.46	4.78 ± 0.87	113.3	0.1
Кальцинированные (13 XI—12 XII 1963)	5	8.38 ± 1.54	68.0 ± 13.30	811.4	0.1

Разность между средним значением скрытого периода контрольных препаратов и подопытных при раздражении промежуточного мозга NaCl статистически достоверна ($P < 0.01$).

¹ Лягушкам за 2 дня до опыта вводился в спинной лимфатический мешок по 2 мл ежедневно 1%-й раствор цитрата натрия (при декальцинации) или 2%-й раствор хлористого кальция (при обогащении кальцием).

Кальций известен как лабилизатор. Кроме того, он повышает резистентность нервов (Васильев, 1950). Следовательно, повышенная лабильность и функциональная устойчивость центров, создаваемая ионами кальция, также благоприятствует проявлению сеченовского торможения.

Не менее важно и другое следствие этих опытов. Действие кальция локализуется в пресинаптической области (Шаповалов, 1960, 1963), что указывает на одно из возможных мест приложения диэнцефалоспинальных влияний.

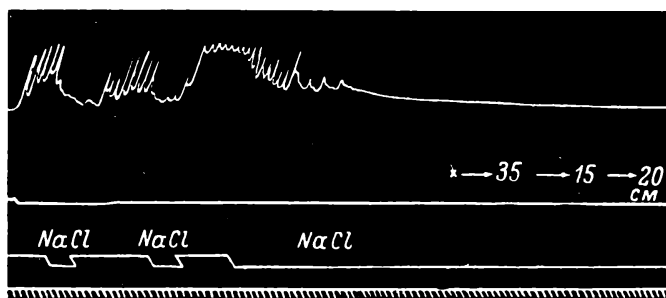


Рис. 7. Усиление сеченовского торможения под влиянием очень малых доз стрихнина (0.001 мг).

Сверху вниз: запись рефлекторного сокращения полусухожильной мышцы; отметка раздражения одностороннего малоберцового нерва сериями индукционных ударов (20 см катушки, частота 10 имп./сек., интервал между сериями 2.8 сек; после знака X сила раздражения менялась соответственно указанным цифрам); отметка раздражения промежуточного мозга кристаллом NaCl; отметка времени 2.8 сек. Опыт проведен через 30 мин. после инъекции. (Из: Рудаковский, 1944).

Итак, при снижении физиологической лабильности спинальных нейронов (преимущественно вставочных) и афферентных окончаний под влиянием длительного раздражения афферентного нерва, катодической поляризации, фенола, новокаина, стрихнина сеченовское торможение не только не развивается, но и извращается. При этих условиях раздражение промежуточного мозга восстанавливает заторможенную ранее рефлекторную деятельность.

Повышение лабильности сегментарных центров и афферентных окончаний (малыми дозами стрихнина), а также повышение их функциональной устойчивости (ионами кальция) благоприятствует сеченовскому торможению.

4 Другим условием, определяющим развитие сеченовского торможения, является сила и частота тестирующих афферентных раздражений. В первой работе по таламическому торможению И. М. Сеченов писал: «Нужно заметить далее, что удача моих опытов в высшей степени зависит от насыщенности кислого рас-

твора. И это понятно, потому что в этих опытах имеют дело с понижением отраженной деятельности с более или менее сильным, а не с уничтожением ее. . . Степень насыщенности можно вообще считать годной для опытов, если раствор начинает иметь ясный кислый вкус, и если в пробном опыте лягушка не выдерживает из него лапы ранее 7—20 ударов метронома» (Сеченов, 1863 : 30).

В связи с рассматриваемым вопросом напомним интересный факт, описанный в совместной работе Сеченова и Пашутина (1865), — отсутствие торможения на тактильные раздражения. На этом основании авторы сделали даже вывод, что для тактильных раздражений задерживающих механизмов в головном мозгу не существует.

Какова действительная причина этого явления? Ответ заключается в особенностях импульсации нервов на химическое и тактильное раздражение кожи. По данным Хога (Hogg, 1935) и Дзидзишвили (1948), при воздействии на кожу лягушки 2%-м раствором уксусной кислоты в афферентном нерве возникают редкие медленные потенциалы продолжительностью до 10 мсек.¹ То же наблюдается и при действии соляной кислоты (Широкий и Юров, 1959). Напротив, тактильное раздражение кожи лягушки вызывает появление коротких (0.5—1.2 мсек.) и частых нервных импульсов (250—300 в сек.) (Adrian et al., 1931; Дзидзишвили, 1948). Более частая импульсация в нерве возникает также при увеличении концентрации кислоты (Hogg, 1935; Широкий и Юров, 1959).

Итак, более частая и сильная стимуляция афферентных нервов не благоприятствует проявлению феномена сеченовского торможения. Это явление отмечалось рядом исследователей (Рабинович, 1940; Рудашевский, 1940; Межулис и Пелцмане, 1958; Широкий, 1961; Васильев и Сосновская, 1962).

Напротив, оптимальная стимуляция афферентных нервов ускоряет и подкрепляет сеченовское торможение (Голиков и Киселев, 1937; Рудашевский, 1940).

Растормаживание сеченовского торможения под влиянием сильных раздражений афферентного нерва демонстрируется на рис. 8. Осциллограммы на рис. 8, А, Б, В представляют фоновую запись. С увеличением силы раздражения малоберцового нерва от 7 до 9 в амплитуда биотоков спинного мозга и нерва снижается, а на последнее раздражение (9 в) ответа почти нет. В противоположном направлении изменяется амплитуда биотоков во время раздражения промежуточного мозга (рис. 8, Г—З). При относительно слабых раздражениях (7 и 8 в) наблюдается полное торможение биотоков нерва, а биотоки спинного мозга едва заметны (ввиду малого усиления точно оценить их амплитуду нельзя). Большие силы раздражения (9, 10 и 11 в) преодолевают сеченов-

¹ Дзидзишвили наблюдал и частые потенциалы, но они были неустойчивыми.

ское торможение. Амплитуда биотоков оказывается максимальной, а скрытый период их возникновения — самым коротким при наиболее сильном раздражении (11 в).¹ Картина биотоков, записанная после снятия кристалла NaCl с промежуточного мозга (рис. 8, И—М), в основном такая же, как и на фоновых осциллограммах (рис. 8, А, Б, В). Амплитуда биотоков также снижается

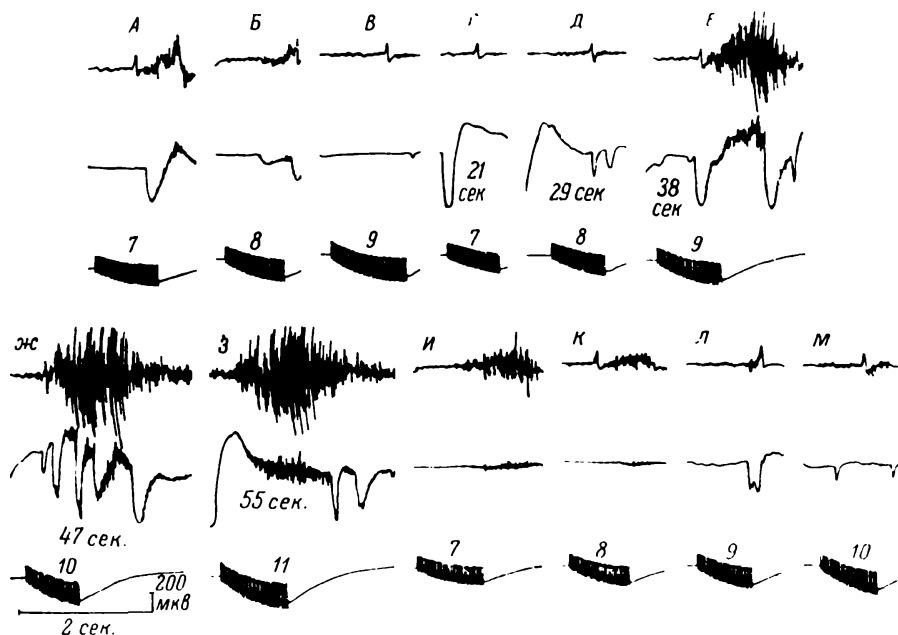


Рис. 8. Растормаживание сеченовского торможения под влиянием сильных раздражений афферентного нерва.

На каждом из рис. А—М сверху вниз: биотоки спинного мозга (униполярное отведение от VII—IX сегментов); биотоки седалищного нерва к сгибательной мускулатуре бедра; отметка раздражения одностороннего малоберцового нерва прямоугольными электрическими стимулами через высокочастотный выход (цифры над отметкой — сила раздражения от 7 до 11 в, частота 35 имп./сек., длительность импульса 0.3 мсек). Секунды (на Г—З) показывают продолжительность действия кристалла NaCl на промежуточный мозг. Осциллограф и условия записи те же, что и на рис. 5. Опыт 29 XI 1962.

с увеличением силы раздражения афферентного нерва, т. е. наблюдается типичный пессимум силы раздражения.

На рис. 9 приводится пример растормаживания сеченовского торможения под влиянием афферентных раздражений высокой частоты. Для краткости демонстрируются осциллограммы, зарегистрированные при двух частотах афферентного раздражения — 80 и 100 имп./сек. Отмечается парадоксальный эффект — большая амплитуда биотоков на меньшие частоты раздражения. На исход-

¹ Медленные большой амплитуды колебания на осциллограммах нерва вызывались, по-видимому, смещением отводящих электродов.

ной осциллограмме (рис. 9, Б) значительное последствие свидетельствует о тормозящем влиянии раздражения при частоте 100. При раздражении промежуточного мозга наблюдается противо-

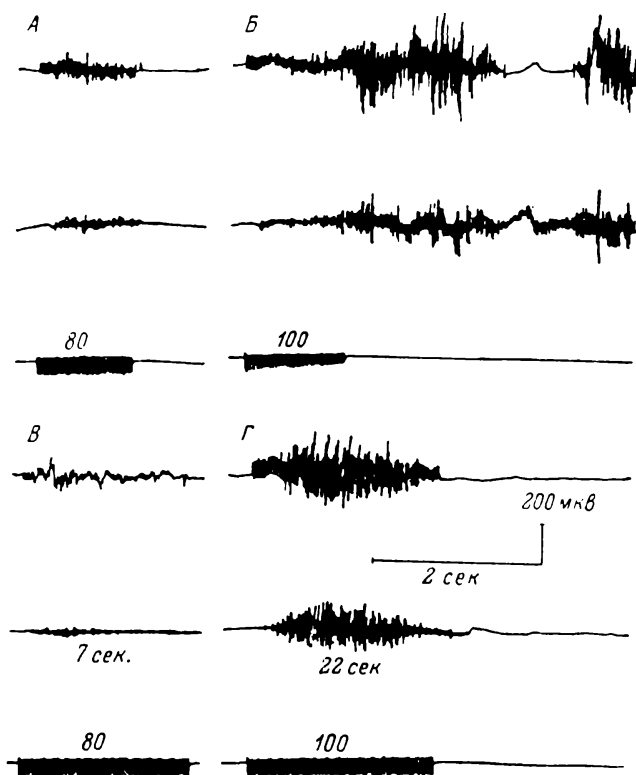


Рис. 9. Растормаживание сеченовского торможения под влиянием афферентных раздражений высокой частоты.

На каждом из рис. А—Г сверху вниз: биотоки веточки седалищного нерва к трехглавой мышце; биотоки веточки седалищного нерва к сгибательной мускулатуре бедра; отметка раздражения одностороннего малоберцового нерва прямоугольными электрическими стимулами через высокочастотный выход (сила раздражения 8 в, цифры над отметкой — частота 80 и 100 имп./сек; длительность импульсов 0.5 мсек.). Секунды (на В—Г) отмечают продолжительность действия кристалла NaCl на промежуточный мозг. Позвоночник не вскрывался. Осциллограф и условия записи те же, что и на рис. 5. Опыт 12 III 1963.

положное явление — торможение биотоков при меньшей частоте и усиление их при большей частоте афферентного раздражения (рис. 9, В, Г). Такие опыты доказывают, что афферентные раздражения высокой частоты растормаживают сеченовское торможение.

Рассмотренный в статье экспериментальный материал позволяет дать предварительный ответ и на вопрос о механизме сеченовского торможения, т. е. о тех функциональных сдвигах, которые происходят при этом в спинальных центрах.

Сеченовскому торможению способствуют факторы, повышающие лабильность и функциональную устойчивость спинальных центров, и, напротив, факторы, снижающие лабильность и устойчивость этих образований, извращают его течение. Кроме того, сильные и высокой частоты раздражения афферентного нерва не углубляют сеченовское торможение, а ослабляют или даже полностью растормаживают его. В настоящее время общепризнано, что такое растормаживающее действие импульсы возбуждения проявляют лишь в отношении торможений, протекающих по типу анаэлектротона. Таким образом, не трудно сделать заключение, что диэнцефальные влияния обуславливают развитие сеченовского торможения посредством снижения возбудимости центральных элементов спинного мозга при повышенной их лабильности и функциональной устойчивости. Такого рода функциональные изменения, как неоднократно подчеркивалось по ходу изложения соответствующего экспериментального материала, распространяются не только на мотонейроны, но и на промежуточные нейроны.

В отношении последнего пункта заключения, касающегося лабилизирующего действия нисходящих тормозящих влияний на промежуточные нейроны спинного мозга, имеется оппозиция со стороны ряда исследователей (Магницкий, 1933, 1938, 1939; Русаков, 1939; Аршавский, 1956а, 1956б, 1959, 1960, 1961; Еникеева, 1957). Все они описывают уравнительную и парадоксальную стадии парабриоза в рефлекторной дуге сгибания при сеченовском торможении. Правда, теоретические выводы из этого факта делаются разные. А. Н. Магницкий локализует парабриотические стадии при сеченовском торможении в мотонейронах и связывает их с одновременно наблюдаемым укорочением абсолютной и относительной рефрактерной фазы мотонейронов, установленным в его лаборатории Левитиной (1938а, 1938б, 1939). И. А. Аршавский справедливо локализует парабриотические изменения в промежуточных нейронах и полагает, что последние в порядке перикат-электротона повышают лабильность мотонейронов.

Однако самый факт наличия парабриотических стадий (уравнительной и парадоксальной) в рефлекторных центрах спинного мозга при сеченовском торможении требует по крайней мере дополнительных доказательств. Дело в том, что ни один из авторов не проверял действия на центры пессимальных по силе стимулов до раздражения промежуточного мозга. Между тем сильные и высокой частоты раздражения афферентного нерва сами по себе вызывают парабриотические стадии в рефлекторных центрах, как это и показано выше. Кроме того, никак не вяжется с наличием

стадий парабิโอ́за в центрах при сеченовском торможении прямо противоположное явление — устранение этих стадий под влиянием тех же нисходящих тормозящих влияний. Многочисленные факты депарабиотизирующего влияния промежуточного мозга описаны также Л. Л. Васильевым с сотрудниками (Васильев и Благодатова, 1961).

При осциллографическом исследовании сеченовского торможения нам также приходилось наблюдать парабииотические стадии в рефлекторных реакциях, но им всегда предшествовали более глубокие парабииотические изменения в исходном функциональном состоянии центров. Мыслим и такой вариант. Деполяризующее действие импульсов возбуждения может оказаться сильнее реполяризующих тормозящих влияний. Предотвратить ошибочное заключение не трудно, если предварительно тестировать влияние на центры сильных и высокой частоты афферентных раздражений.

Решению спорного вопроса могло бы способствовать прямое измерение трансмембранного потенциала моторных и промежуточных нейронов спинного мозга при сеченовском торможении. Исследования в этом направлении проведены нами прежде всего на мотонейронах (Богатырев и др., 1963).

При сеченовском торможении происходит гиперполяризация мотонейронов, величина которой во многом зависит от условий раздражения промежуточного мозга. Раздражение последнего кристаллом поваренной соли дает наиболее стабильные результаты в отношении величины гиперполяризации. При кратковременном действии соли на промежуточный мозг, по данным наших измерений, гиперполяризация мотонейронов варьирует от 2.7 до 7.2 мв. Некоторые из этих измерений представлены на рис. 10.

При исследовании трансмембранного потенциала во время раздражения промежуточного мозга по Сеченову мы наблюдали явление гиперполяризации и промежуточных нейронов (Богатырев и др., 1963). Однако эти данные требуют дополнительной проверки в отношении идентификации промежуточных нейронов.

В настоящее время наиболее убедительным, хотя и косвенным доказательством гиперполяризации или по крайней мере реполяризации промежуточных нейронов при сеченовском торможении остается факт депарабиотизирующего действия тормозящих влияний.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Основными условиями возникновения сеченовского торможения в скелетной мускулатуре являются достаточно высокий исходный уровень лабильности и функциональной устойчивости спинальных центров, а также оптимальные по силе и частоте афферентные раздражения. Это вытекает из следующих фактов. При наличии парабииотического состояния спинальных центров, вызванного различными факторами, раздражение промежуточного

мозга не углубляет парализ, а напротив, снимает его. Декальцирование лягушек ослабляет проявление сеченовского торможения, но последнее усиливается на препаратах, обогащенных ионами кальция. Слабая стрихнинизация, повышающая лабильность спинальных центров, также благоприятствует развитию

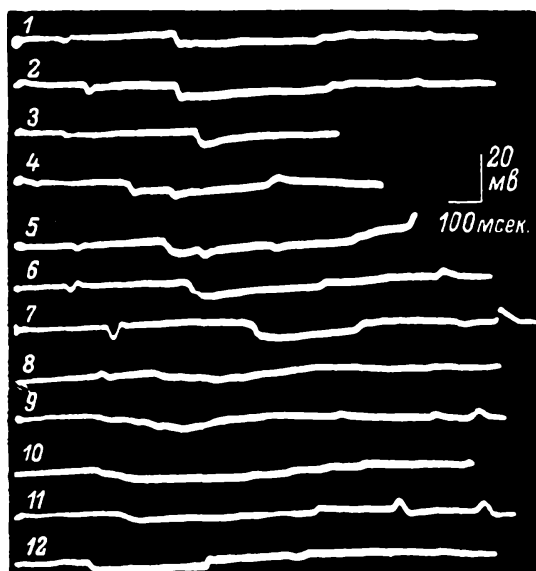


Рис. 10. Гиперполяризация мотонейронов при раздражении промежуточного мозга кристаллом NaCl.

1—12 — трансмембранный потенциал (приблизительно 40 мВ) пяти мотонейронов разных препаратов травяных лягушек и его изменения при повторном раздражении промежуточного мозга кристаллом NaCl (первый препарат — 1, 2; второй — 3, 4, 5; третий — 6, 7; четвертый — 8, 9, 10; пятый — 11, 12). В начале осциллограмм 1—7 имеется кратковременная, чаще незначительная гиперполяризация, вызванная, по-видимому, механическим раздражением мозга при накладывании кристалла соли. Опыты поставлены в марте 1962 г. Температура экранированной камеры 21—23°. Лягушки обезвреживались дилатацином.

этого феномена. Сильные и относительно высокие по частоте афферентные раздражения растормаживают сеченовское торможение. Раздражение промежуточного мозга вызывает увеличение трансмембранного потенциала мотонейронов. Все эти факты не только утверждают повышение лабильности (гиперполяризацию) мотонейронов, но делают весьма вероятным предположение, что при сеченовском торможении происходит также гиперполяризация или по крайней мере реполяризация вставочных нейронов спинного мозга и пресинаптических окончаний.

- Аршавский И. А. 1956а. О периелектротоническом механизме торможения — периферического и центрального. Усп. совр. биол., 41, 2 : 193—215.
- Аршавский И. А. 1956б. Центральное торможение, как выражение пессимального (парабиотического) торможения Н. Е. Введенского. Гагрские беседы, 2, Тбилиси : 267—306.
- Аршавский И. А. 1959. К природе и определению понятия торможения в связи с анализом механизма возникновения его в онтогенезе. Тез. докл. научн. конфер., посвящ. 110-й годовщине со дня рождения И. П. Павлова, Рязань : 18—19.
- Аршавский И. А. 1960. О природе периферического и центрального торможения (анализ становления и преобразования его в онтогенезе). Вестн. АМН СССР, 8 : 41—53.
- Аршавский И. А. 1961. К механизму сеченовского торможения в связи с анализом его в процессе онтогенеза. Тр. I Московского мед. инст., 11 : 37—52.
- Балакин С. А. 1956. Электрические свойства спинного мозга при сеченовском торможении. Тр. Кипшин. мед. инст., 5 : 161—165.
- Богатырев Р. Т., Ю. И. Макотра и С. Е. Рудашевский. 1963. Изменения трансмембранного потенциала нейронов спинного мозга при сеченовском торможении. Матер. IV Всес. электрофизиолог. конфер., Ростов : 56—57.
- Бронштейн-Шур Е. И. и П. А. Некрасов. 1935. К вопросу о влиянии симпатической нервной системы на спинномозговые рефлекс. Физиол. журн. СССР, 19, 6 : 1189—1200.
- Васильев Л. Л. 1950. Аккомодация нерва к раздражающему и альтерирующему действию электрического тока. Уч. зап. ЛГУ, сер. биол. 123 : 56—72.
- Васильев Л. Л. 1962. Влияние импульсов возбуждения на тормозные очаги в спинном мозге. Тез. докл. Научная конфер., посвящ. 110-летию со дня рождения Н. Е. Введенского, Вологда : 25.
- Васильев Л. Л. и Е. Т. Благодарова. 1961. Центральные влияния, устраняющие и углубляющие парабиоз. М.—Л.
- Васильев Л. Л. и З. А. Сосновская. 1962. Влияние импульсов возбуждения на тормозные очаги в спинном мозге. Тр. Инст физиол. им. И. П. Павлова, 10 : 284—293.
- Введенский Н. Е. (1906). Возбуждение и торможение в рефлекторном аппарате при стрихнинном отравлении. Полн. собр. соч., 4, Л., 1953 : 238.
- Голиков Н. В. и П. А. Киселев. 1937. О механизме тормозящих влияний межучного мозга на спинной мозг. Тр. Физиол. инст. ЛГУ, 18 : 15—24.
- Дзидзишвили Н. Н. 1948. Рецепторная функция кожи. Тр. Инст. физиол. им. И. Бериташвили, 7 : 242—311.
- Еникова С. И. 1957. О природе сеченовского торможения в связи с анализом его в процессе постнатального онтогенеза. Тез. докл. научн. конфер., посвящ. проблемам парабиоза Н. Е. Введенского, Л. : 41—42.
- Киселев П. А. 1957. Об электрических потенциалах в цереброспинальном стволе и двигательном рефлекторном аппарате при сеченовском торможении. Физиол. журн. СССР, 43, 11 : 1098—1111.
- Коников А. Л. 1930. О влиянии стрихнина на холодовой парабиоз. Тр. Петергофского естественно-научн. инст., 7 : 85—100.
- Левитина Г. А. 1938а. Динамика рефрактерной фазы мотонейрона при сеченовском торможении и при раздражении симпатической нервной системы. Бюлл. экспер. биол. и мед., 5, 2 : 157—161.

- Левитина Г. А. 1938б. Динамика рефрактерной фазы мотонейрона при сеченовском торможении и при раздражении симпатической нервной системы. Архив биол. наук, 51, 1—2 : 96—109.
- Левитина Г. А. 1939. Изменение относительной рефрактерной фазы мотонейрона при сеченовском торможении. Бюлл. exper. биол. и мед., 7, 4 : 316—319.
- Магницкий А. Н. 1933. Действие постоянного тока на сеченовское торможение. Архив биол. наук, 34, 1—3 : 95—100.
- Магницкий А. Н. 1938. О парабиотической природе сеченовского торможения. Архив биол. наук, 51, 1—2 : 90—95.
- Магницкий А. Н. 1939. Исследования о природе центрального торможения. Архив биол., наук, 54, 1 : 153—163.
- Маткевич Ф. 1864. О действии алкоголя, стрихнина и опиума на центры, задерживающие отраженные движения в мозгу лягушки. Мед. вестн., 1—4 : 1—30.
- Межулис И. П. и И. К. Пелцмане. 1958. Анализ физиологической природы центрального торможения. Сообщ. 1. Силовые отношения при некоторых видах торможения спинномозговых центров. В сб.: Вопросы морфологии и физиологии, 3, Рига : 258—264.
- Рабинович Л. Г. 1940. Влияние раздражения зрительных чертогов на рефлексы спинного мозга лягушки. Тез. докл. VIII совещ. по физиол. пробл., М.—Л. : 47—48.
- Рудашевский С. Е. 1940. Дизэнцефалическое торможение спинных рефлексов. Тез. докл. VIII Совещ. по физиол. пробл., М.—Л. : 51—53.
- Рудашевский С. Е. 1944. Механизм сеченовского торможения. Канд. дисс. (Рукопись). ЛГУ.
- Рудашевский С. Е., Ф. П. Некрылов. 1952. О действии постоянного тока на сеченовское торможение. Уч. зап. ЛГУ, 138 : 288—303.
- Русаков Е. Ф. 1939. Парабиотические стадии в сеченовском торможении. Тез. докл. на конфер. молодых ученых, посвящ. XVIII съезду ВКП(б), М.
- Сеченов И. М. (1863) Исследование центров, задерживающих отраженные движения в мозгу лягушки. В сб.: И. М. Сеченов, И. П. Павлов, Н. Е. Введенский. Физиология нервной системы, 1, М., 1952 : 29—45.
- Сеченов И. М. и В. Пашутин (1865). Новые опыты над головным и спинным мозгом лягушки. В сб.: И. М. Сеченов, И. П. Павлов, Н. Е. Введенский. Физиология нервной системы, 1, М., 1952 : 73—116.
- Соколова Е. В. 1951. О механизмах влияний межучеточного мозга на двигательный аппарат и сердечно-сосудистую систему. Автореферат дисс. Л.
- Соколова Е. В. 1956. О механизме и локализации сеченовского торможения спинномозговых рефлексов. Вестн. ЛГУ, сер. биол., 15, 3 : 117—125.
- Шаповалов А. И. 1960. Облегчение и угнетение нервно-мышечной передачи в ходе ритмической стимуляции при внутриклеточном отведении. Физиол. журн. СССР, 46, 9 : 1112—1119.
- Шаповалов А. И. 1962. Влияние стимуляторов на электрическую активность одиночных нейронов спинного мозга. Бюлл. exper. биол. и мед., 54, 10 : 70—76.
- Шаповалов А. И. 1963. Физиология и фармакология синаптической передачи возбуждения. В сб.: Актуальные проблемы фармакологии ретикулярной формации и синаптической передачи, Л. : 321—342.
- Широкый В. Ф. 1961. К вопросу о функциональных сдвигах в спинном мозгу лягушек при раздражении зрительных бугров солями натрия и магния. Физиол. журн. СССР, 47, 5 : 575—581.

- Ш и р о к и й В. Ф. и В. В. Ю р о в. 1959. К проблеме качества возбуждения. Тез. докл. Научн. конфер., посвящ. 110-й годовщине со дня рождения И. П. Павлова, Рязань : 212.
- A d r i a n E. D., M c K C a t t e l a. H. H o a d l a n d. 1931. Sensory discharges in single cutaneous nerve fibres. J. Physiol., 72 : 377—405.
- H o g g B. M. 1935. Slow impulses from the cutaneous nerves of the frog. J. Physiol., 84 : 250—258.

О СТРУКТУРНОЙ ОРГАНИЗАЦИИ ОРИЕНТИРОВОЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКОГО РЕФЛЕКСА

М. М. Х а н а н а ш в и л и

Ориентировочно-исследовательская реакция, отнесенная И. П. Павловым к группе сложнейших безусловных рефлексов, привлекла внимание павловской лаборатории в самом начале изучения высшей нервной деятельности, однако предметом специального исследования эта реакция стала значительно позже. Можно утверждать, что ориентировочно-исследовательский рефлекс, как и другие сложнейшие безусловные рефлексы, оказался изученным в значительно меньшей степени, чем многие другие проблемы высшей нервной деятельности, хотя, по утверждению самого И. П. Павлова, именно сложнейшие безусловные рефлексы составляют фундамент высшей нервной деятельности организма.

В настоящее время, главным образом благодаря исследованиям последних лет, наши знания об ориентировочно-исследовательской деятельности, функциональной и структурной организации этой сложной реакции головного мозга, значительно расширились. Вместе с тем следует отметить, что среди физиологов намечается заметное разногласие в понимании нервных механизмов, локализации и даже биологической роли ориентировочно-исследовательского рефлекса. Подробный анализ причин этих разногласий требует специального, отдельного внимания. В настоящей статье мы ограничимся рассмотрением некоторых актуальных вопросов структурной организации ориентировочно-исследовательского рефлекса, используя для этого свои собственные наблюдения, а также исследования других авторов.

Под ориентировочно-исследовательским рефлексом мы понимаем комплекс двигательных и вегетативных реакций, возникающих на новые колебания или изменения в окружающей организм среде. Эти реакции направлены на наиболее полное восприятие внешних раздражений и способствуют анализу поступающих сигналов.

Ориентировочно-исследовательская реакция объединяет большую группу безусловных, а у взрослого, нормального животного — и условных рефлексов, поэтому изучение ориентировочно-исследовательской реакции должно предполагать исследование отдельных компонентов этой реакции, т. е. ее отдельных рефлексов.

Двигательные реакции ориентировочно-исследовательского рефлекса, их интенсивность, форма, в зависимости от характера сигнала могут выражаться в общем вздрагивании организма, в движении ушей, головы и туловища, и установке их по направлению к источнику сигнала. Животное может подойти к раздражителю, обнюхать его, коснуться мордой или лапой. Эти реакции, естественно, сопровождаются вегетативными сдвигами, которые в основном направлены на вегетативное обеспечение описанных выше двигательных реакций. Им сопутствуют и определенные изменения в электрической активности коры больших полушарий и других структур головного мозга.

Двигательные компоненты ориентировочного рефлекса наиболее специфичны в том смысле, что их характер зависит от модальности стимула и его других свойств в гораздо большей степени, чем характер вегетативных или электроэнцефалографических изменений. Эти последние за определенным исключением развиваются у нормальных животных однотипно на различные колебания внешней среды.

Однако следует иметь в виду, что в некоторых случаях внешние раздражители могут вызвать не только вегетативные сдвиги и изменения в чувствительности анализаторов, но также и сдвиги в электрической активности мозга без какой-либо видимой двигательной реакции. Но в условиях естественной жизни животных и естественного эксперимента наиболее характерной реакцией организма, возникающей на колебания в окружающей среде, является двигательная реакция, которая сопровождается различными вегетативными изменениями и сдвигами в ЭЭГ.

Сложную гамму двигательных реакций ориентировочного рефлекса мы считаем возможным разделить на две группы. К первой группе относятся реакции общего порядка, не направленные специально на точный анализ характера сигнала, его пространственной локализации. Они выражаются в общем вздрагивании или общем торможении двигательной системы, поднятии головы, ее движении и движении ушей в разные стороны. Вторая группа двигательных реакций носит дифференцированный характер и обеспечивает точную пространственную локализацию источника сигнала и анализ его характера. Она включает движение ушей, глаз и головы, а также туловища по направлению сигнала, приближение к нему, а также его обнюхивание, осязание и т. д.

Первая группа двигательных реакций наблюдается у всех животных, в том числе у новорожденных, если только соответ-

ствующий раздражителю анализатор оказывается к моменту рождения животного достаточно созревшим.

По данным Г. М. Никитиной и Е. Г. Новиковой (1958), у новорожденных щенков на посторонние раздражители раньше всего возникает реакция общего торможения. Так, на тактильные раздражители она имеется у них с первого дня рождения. Также очень рано наблюдается поднятие головы и ее повороты в разные стороны, однако без пространственной локализации раздражения: лишь на 12—16-й день движение головы приобретает направленный характер и выражается в повороте в сторону раздражаемого места тела. То же самое можно сказать о двигательных реакциях на звуковые раздражители: первоначально на 5—10-е сутки после рождения они выражаются в общем торможении и только с 18—24-х суток появляется движение головы к источнику звука.

Двигательные реакции первой группы хорошо выражены и у взрослых нормальных животных, а также у человека.

Вторая группа двигательных реакций ориентировочного рефлекса имеет направленный, дифференцированный характер и наступает вслед за первой группой двигательных реакций. Эти реакции выражаются в повороте ушей, глаз, головы и всего тела к источнику раздражения; животное может приблизиться к раздражителю, обнюхать его, коснуться мордой или лапой. В литературе часто эти движения обозначаются как исследовательские или ориентировочно-исследовательские.

Вторая группа двигательных реакций ориентировочного рефлекса возникает в онтогенезе заметно позже первой группы. Если, как отмечалось, общее торможение или вздрагивание и диффузные движения головы на тактильные раздражители возникают у щенков уже с первых дней жизни, то поворот головы к месту раздражения наблюдается лишь на 12—16-й день после рождения. На звуковой раздражитель дифференцированная, направленная реакция возникает еще позже, на 18—24-й день, тогда как общедвигательная реакция на звуки имеется уже на 9—15-й день. Эти данные о развитии в онтогенезе двух групп двигательных реакций приводятся по наблюдениям Никитиной и Новиковой (1958), однако с ними в основном совпадают и наблюдения других авторов (Образцова и др., 1958), а также наши собственные наблюдения на новорожденных щенках и котятах. Интересно отметить, что, по данным Никитиной и Новиковой (1958), дифференцирование ориентировочных реакций на две группы, их развитие в разные сроки после рождения наблюдается и у обезьян. Наконец, это же наблюдается и у новорожденных детей. Здесь разница между диффузными и дифференцированными двигательными реакциями ориентировочного характера выступает особенно четко у недоношенных детей (Поликанина и Пробатова, 1958).

Таким образом, по мере развития организма и формирования высших отделов нервной системы, ориентировочный рефлекс обо-

гащается новыми двигательными реакциями, которые способствуют точной пространственной локализации сигналов, их анализу.

Нервные процессы, определяющие вторую группу двигательных реакций ориентировочного рефлекса, гораздо сложнее тех процессов, которые вызывают общие недифференцированные реакции; они включают не только безусловнорефлекторные, но и условнорефлекторные механизмы.

Исследования, посвященные структуре ориентировочного рефлекса, показывают, что первая группа двигательных реакций этого рефлекса может осуществляться без участия коры больших полушарий, базальных ядер и специфических образований промежуточного мозга. Так, наши наблюдения над животными, у которых в возрасте 1—2 лет одновременно с двух сторон выключались кора больших полушарий и базальные ядра по разработанной нами методике (Хананашвили, 1961) и у которых, как правило, происходит вторичное перерождение всех ядер таламуса за исключением его медиальных образований, показывают, что через определенное время после операции наблюдается отчетливая реакция на сильные звуковые или тактильные раздражения. Эта реакция прежде всего выражается в общем вздрагивании, в торможении наличной двигательной деятельности. Затем, если раздражитель продолжает действовать, животные поднимают голову и поворачивают ее по сторонам. Эти движения головы выражены слабо, и они не направлены к источнику раздражения. На сильный звуковой раздражитель одновременно наблюдается движение ушных раковин, но и они не направлены к источнику звука. Существует много данных, позволяющих считать, что первая, начальная группа двигательных реакций ориентировочного рефлекса может интегрироваться на уровне среднего мозга, а именно в ретикулярной формации этого уровня. Как известно, в это образование поступают коллатерали из всех восходящих специфических систем. С другой стороны, ретикулярная формация среднего мозга связана с различными эффекторными аппаратами как вегетативной, так и соматической систем.

Опыты с прямым электрическим раздражением ретикулярной формации среднего мозга убедительно свидетельствуют о значении этой структуры в возникновении ориентировочного рефлекса: так, животное открывает глаза, поднимает голову, иногда вздрагивает, при этом в коре развивается четкая картина десинхронизации (Gangloff a. Monnier, 1956; Лагутина, 1958; Fangel a. Kaada, 1960, и др.).

Однако в этих опытах ретикулярная формация сохраняла свои связи с вышележащими отделами мозга, поэтому можно было бы сомневаться в том, что описанные эффекты при прямом раздражении этой структуры обусловлены ее деятельностью и не опосредованы участием переднего мозга. Это сомнение, нам кажется, устраняется нашими наблюдениями на животных с дву-

сторонне выключенной корой. Так, у собаки через 2 месяца после перерыва всех связей коры и базальных ядер с нижележащими структурами головного мозга производилось вживление биполярных электродов в ретикулярную формуацию среднего мозга и раздражение этого образования электрическим током. Было установлено, что если такое раздражение производится во время естественного сна животного, то оно открывает глаза, поднимает голову и поворачивает ее в разные стороны. Эти двигательные реакции прекращаются после выключения тока: собака опускала голову и успокаивалась.

Таким образом, у животных с выключенной корой, базальными ядрами и, как показали дальнейшие морфологические исследования, с вторично перерожденными специфическими и вставочными ядрами таламуса при прямом раздражении ретикулярной формации среднего мозга удается вызвать двигательную реакцию, которая напоминает недифференцированные, общие двигательные реакции ориентировочного рефлекса.

На важное значение ретикулярной формации среднего мозга в протекании реакции «внимания», пробуждения, ориентировочной реакции указывают и те изменения, которые возникают в электроэнцефалограмме при разрушении или раздражении этого образования. Так, еще в 1935 г. Бремер (Bremer, 1935) показал, что при перерезке мозгового ствола на межколликкулярном уровне электрическая активность коры приобретает «сонный» характер. На основании этих опытов было заключено, что ниже уровня перерезки локализуются механизмы, осуществляющие бодрствующее состояние животного. Это было в дальнейшем прямым образом доказано исследованиями Моруцци и Мегуна (Moguzzi a. Magoun, 1949), установившими важное значение ретикулярной формации мозгового ствола в регуляции корковой электрической активности. А именно было показано, что при разрушении этого образования в коре развиваются синхронные медленные колебания, типичные для «сонного» состояния животного, тогда как раздражение этой структуры ведет к развитию картины «бодрствования» — десинхронизации электрической активности. Эти факты, собственно говоря, и послужили основанием для дальнейших исследований той роли, которую ретикулярная формация играет в реакциях «внимания», пробуждения и в ориентировочном рефлексе.

О подкорковом происхождении ненаправленных двигательных реакций ориентировочного рефлекса говорят и следующие факты. По данным О. Н. Виноградовой (1961), такие элементы ориентировочной реакции, как вздрагивание, десинхронизация в коре, а также задержка дыхания и некоторые другие, возникают у человека и во сне, т. е. когда кора больших полушарий находится в состоянии торможения.

К этим данным можно добавить наши наблюдения на животных, у которых производилось одновременное двустороннее разру-

шение специфических ядер слуховой системы таламуса — внутренних коленчатых тел, которые, как известно, являются основными переключателями слуховых путей, направляющихся к коре больших полушарий. Эти наблюдения велись в хронических условиях. Было установлено, что наиболее ранняя реакция, возникающая у таких собак на звуковые раздражители, выражается в общем вздрагивании — оно наблюдается через 2—3 дня после операции и только на очень сильные раздражители. Вскоре после этого появляется сокращение теменных мышц и слабое движение ушных раковин. Лишь в дальнейшем ориентировочная реакция начинает приобретать направленный характер и осложняется более дифференцированными движениями.

Существует много данных, указывающих на то, что вторая группа двигательных реакций ориентировочного рефлекса, включающая направленные, дифференцированные реакции, имеет сложную структурную организацию и осуществляется при участии коры больших полушарий и промежуточного мозга. Так, наблюдения на собаках с выключенным неокортексом убеждают, что у таких животных наиболее резко нарушаются такие компоненты ориентировочного рефлекса, как точная локализация источника раздражения в пространстве, т. е. нарушаются направленные движения ушей и головы. И хотя через определенные сроки после операции направленные движения в грубой форме и восстанавливаются, но эти движения, как правило, носят не ориентировочный, а пищевой характер, имеют пищевую окраску, т. е. имеют совершенно иной биологический смысл.

Опыты с прямым раздражением коры также убеждают в том, что эти направленные реакции связаны с функцией коры. Так, Н. И. Лагутина (1958) установила, что ориентировочные реакции при прямом раздражении коры больших полушарий носят исследовательский характер.

Уместно напомнить, что В. М. Бехтерев еще в 1905 г. выделил в затылочной области коры больших полушарий определенные участки, раздражение которых вызывает раскрытие глаз, их движение, расширение зрачка и сокращение аккомодационных мышц хрусталика, т. е. реакции, связанные с ориентировочными движениями. Аналогично этому и в других анализаторах были выделены участки коры, раздражение которых вызывает движения, характерные для ориентировочной реакции данного анализатора коры.

Сравнительно недавно Фангел и Каада (Fangell a. Kaada, 1960) производили электрическое раздражение различных областей коры больших полушарий у кошек в условиях хронического эксперимента и установили, что при раздражении определенных участков коры возникают поведенческие реакции, которые известны как реакции «внимания», или ориентировочного движения, и которые, по мнению этих же авторов, «идентичны с ориентиро-

вочным рефлексом Павлова». Эти участки локализуются в следующих отделах коры: 1) на медиальной поверхности лобной коры; 2) в поясной извилине; 3) в гиппокампальной извилине; 4) в интермедиальной части латеральной поверхности лобной коры; 5) занимают большое поле в височно-затылочной области; 6) на границе орбитальной и островковой областей; 7) менее выраженный участок — в теменной области.

С этими данными совпадают исследования Каада и Иогансена (Kaada a. Johannessen, 1960), которые изучали распределение в коре точек, вызывающих картину генерализованной электрической активности коры (десинхронизацию), т. е. картину, отражающую по широко принятым представлениям реакцию «внимания». В опытах на кошках (под легким эфирным наркозом или бездвиженных прокаинном) производилось прямое раздражение коры. Было установлено, что только раздражение определенных точек вызывает картину общей десинхронизации; эти точки располагаются в тех же участках коры, раздражение которых, по данным Фангела и Каада (Fangel a. Kaada, 1960), вызывает поведенческую реакцию «внимания». По мнению авторов, эти корковые поля через нисходящие проекции к ретикулярной формации ствола или таламуса вызывают и удерживают бодрствующее состояние и направленное внимание.

Интересно отметить, что установленное для кошек распределение точек, вызывающих реакцию внимания или ориентировочный рефлекс, в значительной степени совпадают топически с участками коры, вызывающими поведенческую реакцию внимания и электроэнцефалографическую картину пробуждения у обезьян (Segundo Arana a. French, 1955; Segunolo, Naquet a. Buser, 1955, и др.). На основании этих исследований Френч (1958) также приходит к заключению о том, что обозначенные выше участки коры участвуют в избирательном, селективном внимании.

Возникновение ориентировочного рефлекса при прямом раздражении коры многими авторами рассматривается как результат сложного взаимодействия коры больших полушарий с неспецифическими структурами среднего и промежуточного мозга. При этом учитываются следующие факты: на препаратах *cerveu isolé* реакция пробуждения при прямом раздражении коры не вызывается. Точно так же эта реакция исчезает при разрушении медиальных ядер таламуса.

На важную роль коры больших полушарий в протекании ориентировочного рефлекса указывают опыты и с экстирпацией различных ее участков, а также наблюдения на животных и людях с функционально или патологически ослабленной корой. Так, мы наблюдали на собаках вначале ослабление, а затем резкое усиление ориентировочного рефлекса на звуковые раздражители после удаления сенсомоторной области коры. Далее оказалось, что ориентировочные рефлексы у таких животных угасают медленнее,

чем до операции (т. е. у нормальных животных) и при малейшем изменении условий эксперимента возникают вновь.

Менее выраженное усиление ориентировочного рефлекса наблюдали мы и после удаления теменной области коры.

Далее хорошо известно, что при легком наркозе или неглубоком естественном сне наблюдается усиление ориентировочного рефлекса. Это же имеет место при аноксии и ряде заболеваний мозга, вызывающих угнетение или ослабление корковых функций (Гамбург, 1958; Гращенков и Латаш, 1963, и др.).

Усиление ориентировочного рефлекса при угнетении коры привело ряд авторов к выводу о том, что в нормальных условиях имеет место постоянное тормозное влияние коры на ретикулярную формацию (Fessard, 1954; Bremer, 1955; Dell, 1959, и др.). Это представление находит свое подтверждение и в исследованиях Баумгартена, Моллика и Моруцци (Baumgarten, Mollica u. Moruzzi, 1954), установивших факт подавления активности отдельных нейронов ретикулярной формации мозгового ствола при прямом раздражении определенных участков коры. Однако в настоящее время нет оснований для вывода о том, что в коре имеются участки, наделенные специальной функцией торможения неспецифических структур мозгового ствола.

Особый интерес представляет вопрос о тонкой структурной организации ориентировочного рефлекса на уровне коры больших полушарий. Существуют ли специальные элементы, обслуживающие ориентировочную реакцию, или эту функцию могут осуществлять разные клеточные образования? Традиционное мнение о том, что эфферентная часть ориентировочного рефлекса, например, на зрительные раздражители, начинается от клеток Кахала или Майнерта с волокнами, оканчивающимися в среднем мозгу, поддерживается и в настоящее время (Беритов, 1961). Как показали исследования Е. Г. Школьник-Яррос (1958), а также Г. П. Обуховой (1960), большое число нисходящих путей из затылочной области коры оканчивается в передних двухолмиях, которые, в свою очередь, тесно связаны с глазодвигательным аппаратом. Не исключено, что этот путь является важным в ориентировочной реакции на зрительные раздражители, однако здесь следует иметь в виду, что, согласно новейшим данным, значение его не ограничивается участием в ориентировочной деятельности; он играет важную роль в более сложной интегративной работе головного мозга. Эфферентная часть дуги ориентировочного рефлекса на раздражители других модальностей изучена в значительно меньшей степени. Еще менее изученным является вопрос о тонкой клеточной организации восходящей части дуги ориентировочного рефлекса. Существуют ли специальные элементы, воспринимающие новые колебания окружающей среды? До недавнего времени этот вопрос оставался совсем неясным и только благодаря работам Хьюбеля и соавторов (Hubel et al., 1959) получил некоторое

экспериментальное обоснование. Так, указанные авторы нашли, что в слуховой зоне коры можно выделить клетки, реагирующие только на новые звуковые раздражители, и эта реакция совпадает во времени с ориентировочно-двигательной реакцией, например с поворотом головы. Дальнейшие исследования в этом направлении могут дать много ценного в раскрытии механизмов ориентировочного рефлекса, его функциональной и структурной организации.

Существуют факты, позволяющие предполагать важное значение неспецифических таламических образований в протекании ориентировочного рефлекса. Так, было установлено, что раздражение неспецифических ядер таламуса, даже после перерезки мозгового ствола на межколликкулярном уровне, может вызывать реакцию десинхронизации корковых ритмов (Jasper, 1949, Starzl a. Withlock, 1952, и др.). Далее, были установлены некоторые различия в характере «реакции пробуждения», вызванной неспецифическими структурами среднего и промежуточного мозга, а именно было показано, что влияние ретикулярной формации среднего мозга на кору больших полушарий носит тонический, длительный характер и оно распространяется на всю кору, т. е. является диффузным, тогда как влияние неспецифических ядер таламуса является фазическим, кратковременным и оно может носить локальный характер, т. е. влиять на ограниченные участки коры. О различии в структурной и функциональной организации этих двух видов реакции пробуждения говорят и наблюдения Е. Н. Соколова (1958), установившего, что тоническая фаза реакции пробуждения угашается очень трудно, гораздо медленнее, чем кратковременная фаза этой реакции.

Перечисленные особенности «реакции пробуждения», связываемые с функцией неспецифического таламуса, дают некоторые основания предполагать, что уже на уровне промежуточного мозга складываются механизмы, осуществляющие дифференцированные, направленные реакции ориентировочного рефлекса.

Однако следует иметь в виду, что при прямом раздражении медиального таламуса можно наблюдать и поведенческую реакцию общего торможения животных: животные застывают в той позе, в которой они находились к моменту раздражения. Как отмечалось ранее, очень часто именно общее торможение является той первоначальной реакцией, которая наблюдается на сильные необычные раздражители. Эта реакция сохраняется и у бескорковых животных. Уместно напомнить, что при удалении коры больших полушарий сохраняются неперерожденными именно медиальные ядра таламуса. Все это позволяет предполагать, что неспецифический таламус участвует и в общих, недифференцированных двигательных реакциях ориентировочного рефлекса.

В настоящее время все большее внимание в осуществлении ориентировочного рефлекса уделяется гиппокампу. Основание

для этого дают многочисленные электрофизиологические исследования и некоторые наблюдения поведенческого характера. В этом отношении одно из первых наблюдений принадлежит Грину и Ардуини (Green a. Arduini, 1954), установившим, что при возникновении реакции активации в коре от гиппокампа отводятся медленные синхронные волны, а синхронизация корковой активности сопровождается возникновением быстрых низковольтных колебаний в гиппокампе и, поскольку переход «бодрствующей» электрической активности коры в «сонную» и наоборот рассматривается как торможение функционального состояния ретикулярной формации среднего мозга, было высказано предположение о реципрокных отношениях между этой структурой и гиппокампом. Эти факты были подтверждены многими исследователями. В частности, было уточнено, что при раздражении гиппокампа тормозится проведение возбуждения в ретикулярной формации среднего мозга и длительность такого торможения в 10 раз больше, чем аналогичное торможение, вызванное раздражением коры. Далее Либерсон и Кадилак (Liberson a. Cadillac, 1954) обратили внимание на то, что изменения в электрической активности гиппокампа возникают наиболее четко на раздражители, отличающиеся новизной и вызывающие поведенческую реакцию внимания. С этими данными согласуются и наблюдения Лишшак с соавт. (Lissak et al., 1957), отметивших, что при выработке условных рефлексов синхронные волны в гиппокампе регистрируются, пока условный раздражитель не приобрел сигнального значения, т. е. имеет элемент «новизны». После же выработки условного рефлекса электрическая активность гиппокампа меняется на низковольтную быструю активность. На основании своих собственных данных, совпадающих по результатам с исследованиями других авторов, Лишшак и Граштиан приходят к выводу о том, что медленная активность гиппокампа отражает его тормозное состояние, во время которого ретикулярная формация наиболее чувствительна к внешним, необычным сигналам (Lissak et al., 1957).

Эти электрофизиологические исследования опираются и на ряд наблюдений поведенческого характера. Так, Лишшак с соотр. (Lissak et al., 1957) в условиях хронического эксперимента показали, что при прямом электрическом раздражении гиппокампа во время естественного сна происходит углубление сна. Далее было установлено, что на такое же раздражение гиппокампа в бодрствующем состоянии животного наблюдается общее торможение наличной двигательной активности. В то же время разрушение гиппокампа заметно усиливает ориентировочные реакции (Grastyan, 1959).

Изложенные факты указывают на то, что гиппокамп участвует в нервных механизмах сна и бодрствования и, облегчая или угнетая проведение возбуждения в ретикулярной формации среднего мозга, влияет на протекание нервных процессов, определяющих

ориентировочно-исследовательскую деятельность животных. Вместе с тем мы считаем еще далекой не доказанной гипотезу о специальной тормозной функции гиппокампа в отношении активирующей системы мозгового ствола. Во-первых, существуют отдельные наблюдения, указывающие на то, что гиппокамп может оказывать не только тормозное, но и активирующее влияние на ретикулярную формацию (Cazard, 1959), далее наши собственные наблюдения с перерезкой связей между гиппокампом и сводом позволяют говорить о кратковременном влиянии этой операции на поведенческую ориентировочную деятельность животных, хотя при этом прерываются пути, связывающие гиппокамп с активирующей системой мозгового ствола.

Наконец, за последнее время накопилось много фактов, указывающих на то, что характерные для раздражения или повреждения гиппокампа изменения в поведении и ЭЭГ могут быть получены и при раздражении или повреждении целого ряда других структур головного мозга. Уже имеется много данных об участии миндалевидного тела, стрио-паллидарных образований (Лагутина, 1958) в ориентировочно-исследовательской деятельности. Становится все труднее выделить специфическую роль гиппокампа в этой сложной деятельности организма. Все это заставляет критически относиться к импонирующей своей простотой гипотезе о специально тормозной функции гиппокампа по отношению к ретикулярной формации и вместе с тем дает основание для вывода о том, что структурная организация ориентировочно-исследовательского рефлекса очень сложна. В зависимости от его сложности и характера в его осуществлении участвуют разнообразные структуры на разных уровнях головного мозга.

Л И Т Е Р А Т У Р А

- Беритов И. С. 1961. Нервные механизмы поведения высших животных. М.—Л.
- Бехтерев В. М. 1905. Основы учения о функциях мозга, 4. СПб.
- Виноградова О. С. 1963. Ориентировочный рефлекс. М.
- Гамбург А. Л. 1958. Ориентировочная и оборонительная реакция при простой и параксидной формах психозов. В сб.: Ориентировочный рефлекс и ориентировочно-исследовательская деятельность, М. : 270—276.
- Гращенков Н. И. и Л. П. Латаш. 1963. Об активном характере ориентировочной реакции. Тез. докл. Международного симпозиума «Рефлексы головного мозга», М. : 33—34.
- Лагутина Н. И. 1958. К вопросу о структуре ориентировочных рефлексов. В сб.: Ориентировочный рефлекс и ориентировочно-исследовательская деятельность, М. : 80—86.
- Никитина Г. М. и Е. Г. Новикова. 1958. Об особенностях проявления ориентировочной реакции у животных в онтогенезе. В сб.: Ориентировочный рефлекс и ориентировочно-исследовательская деятельность, М. : 242—247.
- Образцова Г. А., Л. Ф. Помазанская, Л. Н. Стельмах и В. А. Трошихин. 1958. Об ориентировочной реакции на индифферентные и условные раздражители у собаки и кролика в онто-

- генезе. В сб.: Ориентировочный рефлекс и ориентировочно-исследовательская деятельность, М.: 248—252.
- Обухова Г. П. 1960. О нисходящих связях зрительной области коры больших полушарий (поля 17, 18, 19) с подкорковыми образованиями. Тр. ИЭМ, ежегодник, Л.: 65—68.
- Поликанина Р. И. и Л. Е. Пробатова. 1958. К вопросу о становлении ориентировочного рефлекса у недоношенных детей. В сб.: Ориентировочный рефлекс и ориентировочно-исследовательская деятельность, М.: 253—264.
- Сokolov Е. Н. 1958. Ориентировочный рефлекс, его структура и механизмы. В сб.: Ориентировочный рефлекс и ориентировочно-исследовательская деятельность, М.: 111—122.
- Френч Дж. Д. (1958). Кортикофугальные связи с ретикулярной формацией. В кн.: Ретикулярная формация мозга. М., 1952: 433—446.
- Хапанашвили М. М. 1961. Методика выключения функции коры больших полушарий. Физиол. журн. СССР, 47, 6: 661—662.
- Школьник-Яррос Е. Г. 1958. Об афферентных путях зрительной коры. Журн. высш. нервн. деят., 8, 1: 123—136.
- Baumgarten R., A. Mollica u. G. Morruzzi. 1954. Modulierung der Entladungsfrequenz einzelner Zellen der Substantia reticularis durch corticofugale und cerebelläre Impulse. Pflüg. Arch. ges. Physiol., 259: 56.
- Bremer F. 1935. Cerveau «isolé» et physiologie du sommeil. C. K. Soc. Biol., 118: 1236—1241.
- Bremer F. 1955. Quelques aspects physiologique du problème des relations réciproques de l'écorce cérébrale et des structures sous-corticales. Acta Neurol. Psychiat., 55: 12.
- Cazard P. 1959. Modification des responses sensorielles corticales par stimulation de l'hippocampe chez le lapin en preparation chronique. J. Physiol., 61: 427.
- Dell P. 1959. Non-specific functions of cerebral cortex in sensory integration. EEG a. Clin. Neurophysiol., 11: 370.
- Fangel Ch. a. B. R. Kaada. 1960. Behavior «attention» and fear induced by cortical stimulation in the cat. EEG a. Clin. Neurophysiol., 12, 3: 575.
- Fessard F. 1954. Mechanisms of nervous integration and conscious experience. In: Brain mechanism and consciousness. A symposium. General discussion. Oxford: 503.
- Gangloff H. a. M. Monnier. 1956. Electrographic aspects of an «arousal» or attention reaction induced in the unanesthetized rabbit by the presence of a human being. EEG a. Clin. Neurophysiol., 8: 623.
- Grastyán E. 1959. The hippocampal and higher nervous activity. In: C. N. S. and behavior. New York—London.
- Green I. D. a. A. Arduini. 1954. Hippocampus electrical activity in arousal. J. Neurophysiol., 17: 532.
- Hubel D., C. Hensen, A. Rupert. a. R. Galambos. 1959. «Attention» units in the auditory cortex. Science, 129: 1279.
- Jasper H. H. 1949. Diffuse projection systems: the integrative action of the thalamic reticular system. EEG a. Clin. Neurophysiol., 1: 405.
- Kaada B. R. a. N. B. Johannessen. 1960. Generalized electrocortical activation by cortical stimulation in the cat. EEG Clin. Neurophysiol., 12: 567.
- Liberson W. T. a. J. Cadillac. 1954. Hippocampal responses to sensory stimulation in the guinea pig. EEG a. Clin. Neurophysiol., 6: 710.
- Lissak K., E. Grastyán, A. Csanky, F. Kekesi a. G. Vereby. 1957. A study of hippocampal function in the waking and sleeping animal with chronically implanted electrodes. Acta Physiol. Pharmacol. Neerl., 6: 451.

- Moruzzi G. a. H. W. Magoun. 1949. Brain stem reticular formation and activation of the EEG. EEG a. Clin. Neurophysiol., 1 : 455.
- Segundo J. P., R. Arana a. J. D. French. 1955. Behavioral arousal by stimulation of the brain in the monkey. J. Neurosurgery, 12 : 601.
- Segundo J. P., R. Naquet a. P. Buser. 1955. Effects of cortical stimulation on electrocortical activity in monkeys. J. Neurophysiol., 18 : 236.
- Starzl T. E. a. D. G. Whitlock. 1952. Diffuse thalamic projection system in monkey. J. Neurophysiol., 15 : 449.
-

НЕКОТОРЫЕ ДАННЫЕ О ГЛУБОКИХ СТРУКТУРАХ МОЗГА ЧЕЛОВЕКА КОРКОВО-ПОДКОРКОВЫЕ РЕАКЦИИ БОЛЬНОГО МОЗГА

Н. П. Бехтерева

В последние два десятилетия происходило бурное накопление фактического материала о сущности влияний глубоких структур головного мозга (ствола, подкорки) на кору, о взаимодействии различных глубоких структур, об их функциональном состоянии в процессе физиологической активности и о влияниях коры на глубокие структуры головного мозга. Несмотря на нерешенность еще многих вопросов нейрофизиологии, полученные факты позволили сформулировать представления о наличии неспецифических влияний в центральной нервной системе (Moruzzi and Magoun, 1949; Moruzzi, 1954; Magoun, 1954, и др.), об их уровнях и физиологии этих уровней (Jasper, 1954, 1958) и биологической специфичности неспецифических влияний (Анохин, 1959, 1962), о функциях так называемой лимбической системы и о функциональных и анатомических взаимоотношениях специфических и неспецифических систем.

Так как подавляющее большинство фактов было получено в эксперименте на животных, предлагаемые теоретические построения являются в первую очередь достоянием экспериментально-теоретической биологии. Суждение о функциях глубоких структур мозга человека составлялось до последнего времени нередко при механическом использовании материалов, полученных в эксперименте на животных. Такое суждение еще чаще основывалось на материалах исследований у человека, где наряду с ЭЭГ или двигательными и другими реакциями регистрировался какой-либо один или ряд вегетативных показателей. При этом в зависи-

мости от установок данной научной группы на основе материалов этого последнего рода высказывались предположения о корково-подкорковых отношениях, о состоянии подкорковых структур, или, наоборот, о представительстве вегетативных функций в коре. В связи с таким подходом выражения «нарушение корково-подкорковых отношений», «дисфункция, нарушения координации коры и подкорки» нередко не имели в наблюдениях на человеке конкретного содержания, а иногда прикрывали и полное незнание нейрофизиологической сущности наблюдаемых явлений. Указанный подход чреват теоретическими ошибками; этот подход во многих случаях практически приводил к вульгаризации в физиологии и, как следствие этого, к дискредитации получаемых данных и выдвигаемых положений. Особенно ярко это выявилося в клинике. Хорошо известны наряду с удачными многочисленными печальными опыты терапии сном. Правильное понимание ведущего звена патологического процесса, конкретных форм корково-подкорковых отношений явилось бы основой рационального выбора терапии.

Анализируя клинико-физиологические работы последнего десятилетия, можно сказать, что оно в отличие от более раннего периода явилось временем накопления огромного количества фактов о нейропатофизиологических и структурно-функциональных особенностях различных глубоких образований мозга человека. Обширный накопленный ранее материал был в основном результатом клинико-анатомических сопоставлений и реже — данными, полученными в нейрохирургической операционной.

Хорошо известно, какое большое значение придавал И. П. Павлов подкорковым структурам мозга. Исследование коры и подкорки, тонких деталей влияния подкорки на кору И. П. Павлов считал одной из задач первостепенной важности при изучении принципов функционирования мозга. И. П. Павлов всемерно подчеркивал, что «деятельное состояние больших полушарий постоянно поддерживается благодаря раздражениям, идущим из подкорковых центров» (Павлов 1930а : 119). Вопрос о взаимодействии коры и ближайших подкорковых центров Павлов называл важнейшим физиологическим вопросом. Высшая нервная деятельность, по Павлову, «слагается из деятельности больших полушарий и ближайших подкорковых узлов, представляя собой объединенную деятельность этих двух важнейших отделов центральной нервной системы» (Павлов, 1930б : 402).

Основной задачей настоящего сообщения является привлечение внимания физиологов и врачей к изучению одного из элементов этой системы — глубоких отделов мозга — у человека.

Реальной основой для изучения различных глубоких структур мозга человека в их взаимодействии и функциональных соотношениях с другими отделами мозга и в первую очередь с корой больших полушарий в настоящее время являются достижения современной нейрофармакологии, некоторые возможности одно-

моментных стереотаксических операций и метод долгосрочных интрацеребральных электродов.

Следует, однако, сразу же подчеркнуть как в отношении принципиальной постановки вопроса, так и в отношении конкретного фактического материала данного сообщения: основное условие подобных исследований — получение необходимых данных.

В отличие от эксперимента, в наблюдениях на человеке единственной задачей должна быть диагностическая или лечебная помощь данному больному. Ни одно из проводимых исследований не должно быть предпринято только в интересах науки, или, что иногда может показаться заманчивым, в интересах последующих больных. И в то же самое время в интересах данного больного, данной группы больных и медицинской науки в наблюдениях на человеке необходимо более полное изучение всего, что может представить материал о физиологии и функциях человеческого организма, мозга человека в частности.

Данные современной нейрофизиологии и успехи нейрофармакологии позволили применять препараты, обладающие преимущественным или избирательным влиянием на различные отделы центральной нервной системы. При этом оказывается возможным преимущественное воздействие на периферические нервные приборы, кору больших полушарий, неспецифические образования ствола мозга и более рострально расположенные срединные неспецифические образования — адренэргические и холинэргические активизирующие восходящие структуры, серотонинэргические структуры (Анохин, 1958, 1959; Аничков и Денисенко, 1962; Bradley, 1957a, 1957b, и мн. др.).

Можно исключительно тонко исследовать состояние каждого из указанных отделов центральной нервной системы и тем самым уточнить степень и характер его вовлечения в патологический процесс.

В случае изучения неспецифических систем ствола мозга оказывается возможным уточнение абсолютной и относительной гипер- и гипофункции каждой из них. Теоретически рассуждая, нарушения организма могут возникнуть не только в результате повышения или понижения тонуса центральных адренэргических или холинэргических активизирующих систем. Эти нарушения могут возникнуть и в результате нарушения обычных соотношений между ними. В каждом из этих случаев конкретные лечебные мероприятия у больных должны быть различными.

Адрено- и холинотропные препараты различной направленности действия обеспечили возможность для раздельного или одновременного подавления или активации адренореактивных и холинореактивных структур. В настоящее время имеются препараты, обеспечивающие преимущественное воздействие на серотонинэргические структуры мозга (метисергид и др.), на возбуждающие синапсы (ГАМК и ее производные) и т. д.

Подобные воздействия широко применяются в психиатрической и неврологической клинике для лечения. Они дают также возможность при использовании рациональных показателей развивающихся изменений и некоторых дополнительных функциональных проб уточнять ведущее звено в центрально обусловленной патологической реакции организма. Это оказывается в определенной мере возможным, несмотря на наличие различного рода «вторичных» эффектов, связанных, в частности, и с тем, что активирующие неспецифические системы ствола мозга определяют условия функционирования и других отделов мозга — коры больших полушарий и т. д.

Раздражение глубоких структур мозга человека в процессе одномоментных стереотаксических операций является методом дополнительного уточнения локализации электродов. Этот прием позволил составить более или менее удовлетворительные карты (Hassler and oth., 1960, и др.) структурно-функциональных отношений бледного шара и вентролатерального ядра зрительного бугра, а также выдвинуть ряд гипотез об относительной роли этих и других глубоких структур и коры больших полушарий при различных формах насильственных движений.

Более полные материалы о роли глубоких структур мозга в корково-подкорковых соотношениях конкретных корковых и конкретных подкорковых структур, в развитии патологических, а иногда и некоторых физиологических реакций мозга человека оказалось возможным получить при использовании метода множественных интрацеребральных электродов. Этот прием (Симонов, эксперимент 1866 г.) широко использовался за последние 10—15 лет в диагностике и лечении гиперкинезов, эпилепсии и ряда психических заболеваний (Heath et al., 1954; Walter a. Crow, 1961).

Использование средств нейрофармакологии оказалось, в частности, полезным при лечении пароксизмальных неэпилептических заболеваний. При этом представилось возможным уточнение относительной роли дисфункции различных глубоких структур мозга и нарушений их взаимодействий с корой больших полушарий в развитии заболевания и его проявлений.

Исследование пароксизмальных заболеваний было предпринято нами в связи с неясностью генеза этих широко распространенных расстройств и отсутствием, несмотря на многовековую историю, рациональных приемов их лечения.

К пароксизмальным неэпилептическим заболеваниям относится все большее число патологических процессов, характеризующихся внезапностью развития и прекращения проявлений болезни и первоначальным отсутствием или слабой выраженностью признаков поражения вовлекаемых в пароксизм органов и систем.

Интерес к центральным механизмам пароксизмальных заболеваний определялся, в частности, их давно подмеченным сход-

ством с эпилепсией. Недостаточная ясность генеза самой эпилепсии, а также различия проявлений эпилепсии и пароксизмальных заболеваний и в этом случае не могли пролить свет на глубокую сущность функционально-структурных механизмов развития пароксизмальных неэпилептических расстройств.

Наряду с постоянным интересом к отдельным, наиболее распространенным формам пароксизмальных заболеваний в последние годы вновь оживает интерес ко всей группе этих заболеваний в целом. В большой мере это связано с накоплением наших знаний о регулирующих функциональных системах центральной нервной системы, а также с усовершенствованием приемов изучения функционального состояния мозга.

Существенным этапом в изучении пароксизмальных неэпилептических заболеваний явился V Международный конгресс по электроэнцефалографии и клинической нейрофизиологии, состоявшийся в Риме осенью 1961 г., где данные исследования биопотенциалов при пароксизмальных неэпилептических заболеваниях были одним из программных вопросов конгресса.

Важным событием в развитии исследований в этой области была и конференция, созванная Всесоюзным и Московским научными обществами невропатологов и психиатров, клиникой нервных болезней 1-го МОЛМИ и Лабораторией клинической нейрофизиологии АМН СССР 16—17 января 1963 г., посвященная периодическим и пароксизмальным нарушениям в неврологической клинике.

На Римском конгрессе сообщения по пароксизмальным неэпилептическим заболеваниям были посвящены в основном изучению динамики биопотенциалов при мигрени, различных других типах головных болей, при нарколепсии и некоторых видах обмороков (Naquet, 1961; Obal, Tomka, 1961; Usonov, 1961, и др.).

На Московской конференции были обобщены материалы исследования и некоторых эпилептических и пароксизмальных неэпилептических заболеваний (Гращенков, Вейн, Соловьев, Мальцина, 1963; Вейн и Латаш, 1963; Перельман, Гехт и Коломенская, 1963; Лурье, 1963; Боева, 1963; Кассиль, 1963; Михеев, 1963).

Из материалов обеих конференций видно, что пароксизмальные неэпилептические заболевания связываются по крайней мере некоторыми из исследователей с поражением восходящей (реже — нисходящей) активирующей неспецифической системы ствола мозга или с поражением неспецифических таламокортикальных систем. Воздействие на неспецифическую ретикулярную формацию с помощью фенотиазиновых производных или холинореактивных препаратов было произведено лишь в отдельных работах и главным образом в виде проб: достаточного анализа этих данных, а также анализа патофизиологической сущности дисфункции неспецифических ретикулярных образований (с учетом полиморфизма ее свойств) осуществлено не было.

В качестве своеобразной «модели» при изучении пароксизмальных заболеваний нами в течение ряда лет исследовалась болезнь Рейно, подходившая под основные стандарты пароксизмальных расстройств и характеризовавшаяся легкостью возникновения достаточно отчетливых приступов (Бехтерева, Григорович и Зонтов, 1963; Бехтерева, Бондарчук и Зонтов, 1965).

В различное время в зависимости от общего уровня медицинских знаний и конкретных научных установок каждого отдельного исследователя предлагались разные приемы лечения этого заболевания, большинство из которых было направлено на симпатическую иннервацию и на устранение конкретной причины приступов. Оценка предложенных методов лечения заболевания показала несостоятельность «периферической» теории происхождения болезни Рейно. Понятие «вазотрофоневроз», использованное для объяснения сущности развивающихся в данном случае сдвигов, не давало необходимого представления о механизмах наступающих в организме изменений, определяющих развитие заболевания и его приступов. Многочисленные исследования особенностей динамики нарушений трофики и кровообращения при болезни Рейно не дали, к сожалению, материалов для создания сколько-нибудь обоснованной схемы патогенеза заболевания.

Распространенный стандарт регистрации на равных правах самых различных показателей патологических проявлений, с одной стороны, и, с другой стороны — оправданное стремление возможно полнее изучить различные стороны заболевания определили первоначально широкий круг используемых показателей. Реальной пользой этого периода являются лишь разумный выбор именно тех показателей, регистрация которых была необходимой и достаточной для суждения об изменениях в головном мозгу и в периферических проявлениях заболевания. Это положение должно быть подчеркнуто. Оно может быть отнесено и к клинко-физиологическим исследованиям вообще. Не всякое, а лишь рациональное расширение круга используемых показателей приводит к увеличению полезных сведений о сущности заболевания. Еще бытующие представления о положительности получения любым способом возможно большего числа сведений приводит нередко к «дороге никуда» и прежде всего — в связи с параллельным анализом как причин, так и следствий, в том числе вторичных и третичных, исследуемого синдрома.

Основной цикл исследований производился при учете изменений динамики электроэнцефалограмм и показателей кожной температуры при нейрофармакологических воздействиях и некоторых других функциональных пробах, позволяющих полнее изучить функциональное состояние головного мозга.

В подавляющем большинстве наблюдений исходная биоэлектрическая активность у данной группы больных была отчетливо измененной.

На ЭЭГ этих больных, отражающей биоэлектрическую активность коры больших полушарий, наблюдались заостренные и острые колебания, пики, устойчивая десинхронизация, низковольтные медленные волны, иногда несколько преобладающие в отведениях с электродов, расположенных по средней линии, изменения пространственного изменения альфа-ритма и значительно варьирующие по амплитуде, продолжительности и составляющим компонентам вспышки распространенной высоковольтной активности. У каждого больного преобладали какие-то конкретные типы указанных изменений или, наоборот, выявились самые различные их сочетания.

Среди клинических проявлений наряду с пароксизмальными, в том числе и сочетаниями различных пароксизмальных явлений (приступообразные головные боли, приступы стенокардии и т. д.), особенно в стадии развившегося заболевания, большое место занимают так называемые общие сдвиги, которые нередко рассматриваются в клинике как проявление нарушения нормальной функции коры (нарушения сна и т. п.). Полиморфизм изменений биопотенциалов мозга наряду с этими клиническими проявлениями, а также легкость возникновения приступов при «психических раздражениях» могли явиться поводом к концентрированию внимания в исследованиях именно на изучении высшего отдела центральной нервной системы — коры больших полушарий. На основе анализа всей картины заболевания, результатов изучения других пароксизмальных заболеваний, а также современных данных нейрофизиологического эксперимента это предположение, однако, не показалось нам достаточно убедительным. Оно стало еще менее вероятным после применения нейрофармакологических веществ, преимущественно активных в отношении корковых холинэргических структур. В этих условиях частично устранялись некоторые так называемые общие проявления заболевания, но весь основной пароксизмальный симптомокомплекс заболевания сохранялся.

Применение центральных адренотропных и холинотропных препаратов, активных в отношении стволовых неспецифических активирующих структур, позволило уточнить важнейшую роль этих образований в генезе болезни Рейно, уточнить тип возникающей их дисфункции и роль этой дисфункции в различных проявлениях заболевания.

Так, в частности, было показано, что больные болезнью Рейно характеризуются, как правило, гиперактивностью адренэргических неспецифических структур ствола головного мозга в сочетании с различными изменениями — гипо- или гиперактивностью холинэргических активирующих образований ствола мозга.

Наблюдавшиеся нарушения биоэлектрической активности коры могли в этом плане рассматриваться как вторичные, наступающие в результате изменения активирующих восходящих влияний.

С этой же точки зрения могли оцениваться и так называемые «общие» клинические проявления. Эти проявления наиболее полно устранялись именно после воздействия на активирующие неспецифические структуры ствола мозга, а не после попытки воздействия преимущественно на кору больших полушарий.

Проведенные исследования позволили также уточнить по крайней мере некоторые из причин патологического полиморфизма биоэлектрической активности коры больших полушарий человека. Этот полиморфизм мог определяться дисфункцией неспецифических активирующих влияний при разнонаправленных изменениях различных активирующих образований.

Клиническим итогом данного направления исследований явилось предложение на основе детализированных представлений о центральном механизме заболевания и о взаимоотношении центральных и периферических компонентов в его картине достаточно эффективной схемы комплексного лечения с воздействием на центральные и периферические механизмы и проявления заболевания.

Полученные данные представляют и материалы к сущности нередко упоминаемых клинико-физиологических и особенно клинико-электроэнцефалографических расхождений. Так, нарушения деятельности какой-то структуры, например неспецифических образований ствола мозга, регистрируемые и электроэнцефалографически и клинически, могут уменьшиться или исчезнуть в результате проводимого лечения и развития восстановительных реакций. Клиницист, пренебрегая какими-то так называемыми «общими» проявлениями заболевания, констатирует улучшение или выздоровление, с удивлением отмечая сохранение изменений на ЭЭГ и не учитывая при этом, что они могут быть связаны с нарушением функции какой-то другой, менее значимой в данном патологическом процессе, структуры. Детальное разностороннее исследование больного может способствовать уточнению причины этих расхождений.

Проведенное исследование позволило, таким образом, выделить ведущее центральное звено в генезе данного пароксизмального заболевания и уточнить вторичный фактор корковых нарушений в его проявлениях. Возможно, что в генезе других пароксизмальных заболеваний большую роль играют нарушения не только адренергических и холинэргических образований, но также и серотонинэргических и других подобных структур. Их состояние и значение этого состояния окажется возможным исследовать, используя принципиально тот же подход. В этом случае уточнение корково-подкорковых соотношений, уточнение ведущего звена оказалось возможным при использовании рационального клинико-физиологического комплекса исследования. Приведенный анализ на примере названного синдрома подчеркнул роль подкоркового

звена в формировании патофизиологических и клинических проявлений заболевания.

Применение долгосрочных интрацеребральных электродов было начато у человека в конце 40-х—начале 50-х годов настоящего столетия. В развитии этого метода в эксперименте большое значение имели исследования А. Б. Когана (1936). Ранние исследования (Симонов, 1866) были, к сожалению, на долгое время забыты.

Вживление электродов в головной мозг человека применяется с диагностическими и лечебными целями. Этот метод, безусловно, имеет и должен иметь весьма ограниченное распространение и применяться лишь тогда, когда лечение другими способами не сулит положительного эффекта, или тогда, когда возможная в этом случае уточненная локальная диагностика позволит ограничить и направить неизбежное по существу заболевания последующее хирургическое лечение.

Этот прием позволяет длительное время в состоянии бодрствования, сна и при предъявлении функциональных проб наблюдать функциональное состояние головного мозга по данным регистрации различных биоэлектрических показателей (фоновая активность, вызванные потенциалы, постоянный потенциал), по наличию кислорода и т. п.

В этих же условиях при электрической стимуляции и поляризации, применяемых для диагностики, оказывается возможным наблюдать динамику электрических, неврологических, эмоциональных и психопатологических реакций.

Последующие лечебные литические воздействия с помощью долгосрочных интрацеребральных электродов можно осуществлять постепенно, многоэтапно, детально контролируя развивающийся эффект.

Введение долгосрочных электродов осуществлялось в самые различные области супратенториального отдела мозга, а в ряде исследований описано введение электродов не только супратенториально, но и субтенториально, в мозжечок.

При использовании этого метода были получены положительные лечебные результаты в тяжелейших случаях психических заболеваний и гиперкинезов и диагностические результаты при некоторых формах эпилепсии, характеризующихся поражением глубоких отделов мозга. Удалось получить целый ряд данных, заставивших по-новому взглянуть на некоторые казавшиеся установившимися положения клиники и физиологии высшей нервной деятельности. В этих условиях оказалось возможным изучение динамики нервных процессов в головном мозге человека, исследование значения и взаимоотношений различных структур глубоких отделов мозга, их взаимодействий с корой больших полушарий, а также тонкая оценка изменений в них при самых различных воздействиях.

Особенно многочисленные исследования биоэлектрической активности у больных с долгосрочными интрацеребральными электродами обнаружили интереснейшие особенности биоэлектрической мозаики расположенных относительно поверхностно и глубоких отделов мозга человека.

Так, было показано, что наиболее четкий альфа-ритм может регистрироваться в затылочной доле на глубине 1.5—2.5 см от поверхности (Sem-Jacobsen et al., 1953, 1956).

Характерная биоэлектрическая динамика обнаружилась при чтении интересной книги, рассматривании сложной картины и т. д. (Chatrian, 1961, и др.).

В процессе диагностических и лечебных электрических воздействий через долгосрочные интрацеребральные электроды у человека были воспроизведены различные наблюдавшиеся ранее в эксперименте на животных электрофизиологические феномены (Housepian et al., 1961, — реакции типа «вовлечения» и «усиления»; Chatrian, 1961, — появление типичных эпилептиформных комплексов «пик-волна»; Heath et al., 1954, — эффект последдействия, и т. п.). Электрическая стимуляция приводила также к увеличению или уменьшению дискинезий (Housepian et al., 1961), к различным изменениям мышечного тонуса и иногда некоторым эмоциональным реакциям (Sem-Jacobsen, 1964; Becker a. Peacock, 1954), к необычным ощущениям (Van-Buren, 1961).

Применение метода долгосрочных интрацеребральных электродов было осуществлено нами после длительной предварительной подготовки по специальным показаниям с лечебной целью у группы больных с различными гиперкинезами (Бехтерева, Грачев, Орлова и Яцук, 1963).

В процессе этих исследований оказалось возможным записывать электрическую активность глубоких структур мозга в различных физиологических состояниях при различных функциональных пробах, в процессе реализации спонтанных и вызванных патологических реакций, при различных электрических воздействиях через долгосрочные интрацеребральные электроды.

В обобщающем исследовании аспирантом Отдела прикладной нейрофизиологии ИЭМ АМН СССР Р. Гомби (1964) изучены вызванные ответы в коре и глубоких структурах мозга человека. Р. Гомби показала возможность наблюдать более позднее по времени появление вызванных ответов в подкорке по сравнению с корой, что может рассматриваться как одно из выражений малоизученных, особенно у человека, влияний коры на подкорковые структуры. Р. Гомби было показано протекание в подкорке человека явлений усвоения и удержания ритма и динамика этих феноменов в различных состояниях больного. Ею была доказана возможность удержания (усвоения) навязанного световой стимуляцией ритма в подкорковых структурах. Ранее предполагалось, что появление этого феномена возможно лишь при участии коры (Walter, 1954).

По ходу диагностических и лечебных воздействий у больных изучались и различные эмоциональные и нервно-психические проявления. В ходе исследований удалось уточнить характер взаимодействия моторной области коры с различными структурами зрительного бугра, бледного шара, гиппокампом, полосатым телом, мезенцефальными отделами ствола и т. д. Таким образом, в наблюдениях на человеке исключительно по ходу диагностических и лечебных воздействий оказалось возможным изучить некоторые конкретные формы тех взаимоотношений коры и подкорки, которые оценивались И. П. Павловым, с одной стороны, как «индукционные», с другой — как раздражающие, активирующие влияния подкорки на кору.

У больных с гиперкинезами воздействие на вентролатеральные ядра таламуса убедительно подтвердило четкую топографическую организацию структурно-функциональных отношений этого образования. Большая лечебная эффективность воздействия на наиболее наружные отделы этого ядра, пограничные с ретикулярным ядром, нередко высокая терапевтическая эффективность манипуляций на бледном шаре, определенно имеющем отношение к неспецифической системе (Umbach, 1961; Ganglenberger, 1961, и данные настоящей работы), наряду с анатомическими данными об одновременном отношении некоторых структур и к экстрапирамидной и к неспецифической ретикулярной системе — все это подчеркнуло правомерность учета роли неспецифических влияний на кору в реализации гиперкинезов. Эти же данные подчеркнули важность учета топографически жестко организованных неспецифических влияний в корково-подкорковых отношениях в норме и патологии.

В процессе исследования и лечения больных гиперкинезами особый интерес представило своеобразное, уже ранее наблюдавшееся явление: при распространенном двустороннем гиперкинезе воздействие на вентролатеральное ядро одной стороны приводило к уменьшению или исчезновению гиперкинеза контралатеральной стороны.

Воздействие на ту же структуру другой стороны вызывало отчетливый положительный, также контралатеральный, эффект и нередко восстановление гиперкинеза на стороне этого воздействия. Как известно, это явление в значительной мере определяет трудности лечения распространенных гиперкинезов одномоментными стереотаксическими операциями. Дробное, длительное электрическое воздействие через долгосрочные интрацеребральные электроды может позволить справиться с большой частью двусторонних проявлений, хотя это — по крайней мере для исследователя-врача — несомненно представляет значительные трудности.

Как это нередко бывает, специальные возможности исследования обнаружили у тех больных, электрическая активность

мозга которых была исходно значительно измененной, и в частности, у больных с эпилепсией.

У 2-х больных с эпилепсией в коре моторной области и подлежащем веществе почти все время регистрировалась высоковольтная эпилептиформная активность в виде острых волн, пиков и комплексов пиков и острых волн.

Развитие «спонтанных» подергиваний руки или ноги наблюдалось у одной больной после резкого усиления эпилептиформной активности в моторной области коры и одновременно с появлением высоковольтных медленных волн в передних отделах зрительного бугра, в гиппокампе, в хвостатом ядре и в ряде других образований. Электрическая стимуляция этих же глубоких структур вызвала чрезвычайно отчетливое подавление электрической эпилептиформной активности в коре и подлежащем белом веществе с замещением ее заостренным бета-ритмом (особенно четко при стимуляции гиппокампа) и реже — медленными колебаниями небольшой амплитуды. В этих условиях двигательные эпилептиформные проявления прекращались. В результате электрического раздражения гиппокампа в день стимуляции в области стимуляции эпизодически начали выявляться острые волны, исчезавшие на следующий день полностью. Этой острой активности в гиппокампе соответствовало увеличение периода или резкое угнетение эпилептиформной активности в зоне эпилептогенного очага в моторной области коры; вместо высоковольтной эпилептиформной активности, как и при стимуляции гиппокампа, в зоне коркового эпилептогенного очага выявились частые заостренные или низковольтные медленные колебания. Повторные стимуляции гиппокампа и передних неспецифических ядер таламуса привели к очень значительному стойкому уменьшению эпилептиформной двигательной активности с периодическим полным ее исчезновением.

Таким образом, между указанными глубокими структурами мозга (гиппокамп, полосатое тело, передние отделы зрительного бугра) и моторной областью коры обнаружились — по крайней мере в данных патологических условиях — тесные взаимоотношения своеобразного типа. Резкое патологическое усиление возбуждения в коре сопровождается в области гиппокампа, передних неспецифических ядер зрительного бугра и полосатого тела таким состоянием, которое обнаруживается электрографически высоковольтной медленной активностью. Наоборот, усиление возбуждения, появление элементов застойного возбуждения в некоторых из этих последних структур сопровождается ослаблением или исчезновением явлений патологического застойного возбуждения в моторной области коры. Эти данные, как хорошо известно, могут быть согласованы с материалами экспериментальных исследований, показывающими разные формы изменений в «старой» и новой коре в тех состояниях, которые обычно характеризуются

как отражающие возбуждение коры больших полушарий (десинхронизация в коре, тета-ритм в гиппокампе и т. д.).

Интересно отметить, что еще И. П. Павлов, наблюдая за поведением оперированных собак, предположил возможность тормозящих влияний по крайней мере на степень двигательной активности со стороны одной из исследованных в этом направлении и нами структур — полосатого тела. В этом отношении приводимые данные представляют собой подтверждение этих предположений, но уже в наблюдениях на человеке.

Возможно, что явления отрицательной индукции между корой и подкоркой, в очень яркой форме наблюдавшиеся Павловым у собак с хроническими послеоперационными раздражениями коры, имели в своей основе усиленные патологическим состоянием, но принципиально существующие отношения между корой и некоторыми конкретными глубокими отделами мозга (подобно наблюдавшимся нами). Эти данные, вполне понятно, представляют интерес в плане изучения взаимодействия различных нервных процессов, возникающих в структурах головного мозга. Они подчеркивают также, что наряду с хорошо известными из эксперимента активирующими неспецифическими влияниями и изученными в последнее время жестко топографически организованными влияниями, следует учитывать и некоторые другие, однозначные или сходные влияния другого типа, направляющиеся в кору из различных глубоких структур — в первую очередь лимбической системы, некоторых образований экстрапирамидной системы и т. д.

По материалам проводимых работ создается несколько иное впечатление о взаимоотношениях моторной зоны коры с медиальными неспецифическими и некоторыми латеральными структурами зрительного бугра. Изменения в коре и медиальных образованиях зрительного бугра чаще всего были однонаправленными, что особенно четко выявилось при применении люминала. Уменьшение эпилептиформной активности в области медиальных отделов зрительного бугра с замещением ее альфаподобной активностью наблюдалось одновременно с уменьшением эпилептиформной активности в моторной области коры и в подлежащем белом веществе. У одной больной с корково-подкорковой эпилепсией четкий лечебный эффект был получен при сочетании раздражающих и литических воздействий, причем литические воздействия осуществлялись и в зоне эпилептогенного очага в моторной области и в вентролатеральном ядре таламуса.

Предсказывая важнейшую роль подкорки в осуществлении эмоциональных реакций, И. П. Павлов подчеркивал, что кора в нормальных условиях может оказывать как активирующее, так и тормозящее влияние на эти реакции. Эти высказывания Павлова также нашли очень интересное подтверждение у наших больных. При диагностической поляризации вентролатерального ядра зрительного бугра на границе с ретикулярным ядром и при подобном же

воздействии на некоторые другие глубокие структуры у двух наших больных наблюдались ярко эмоционально окрашенные реакции — у одной положительно, а у другой — отрицательно (Смирнов, 1963; Смирнов и Грачев, 1963). Отрицательная реакция, характеризовавшаяся появлением в момент поляризации чувства ужаса, не была в дальнейшем перенесена больной ни на врачей, ни на саму лечебную процедуру; она рассматривалась как часть последней. Положительная реакция, наоборот, оказалась основой для формирования стойкого положительного ярко эмоционально окрашенного отношения больной к тому из исследователей, который руководил проводимым курсом лечения.

В ряде исследований с применением электрических воздействий наше внимание привлек также следующий факт: возникавшая в результате стимуляции сложная биоэлектрическая реакция затем спонтанно воспроизводилась через неодинаковые промежутки времени. Эти явления, по-видимому, могут иметь отношение к процессам, рассматривавшимся Ухтомским как функциональная констелляция центров, и к процессам памяти.

По ходу изложения этих материалов исключительно важно подчеркнуть роль совместной работы клинициста, физиолога и психолога. Только в этих условиях оказывается возможным исследовать и психопатологический феномен, и максимально полно — его физиологический субстрат. Все диагностические и лечебные воздействия у наших больных всегда осуществлялись лишь в этом комплексе. Это позволило не только уточнить анатомо-физиологический субстрат эмоциональных реакций (в частности, как результат состояния, вызываемого анодной поляризацией самых наружных отделов вентролатерального ядра зрительного бугра и т. д.), их подавления со стороны коры (распределение вторичных ответов во времени в коре и подкорке), но и показать сочетание изменения числовой памяти в процессе электрической стимуляции глубоких структур с некоторыми сложными, в том числе и повторяющимися биоэлектрическими реакциями.

Исключительно важным для изучения корково-подкорковых отношений явилось и изучение динамики биоэлектрических явлений в головном мозге в различных физиологических состояниях.

Как известно, в исследованиях И. П. Павлова и его школы большое внимание уделялось явлениям сонного торможения и, в частности, распространению в этих условиях тормозного процесса. Развитием этого вопроса явились проведенные нами несколько лет назад исследования о зависимости области первоначального возникновения «сонных» изменений от наличия коркового или близкого к коре очага (Бехтерева и Степанова, 1962); в этом случае нами исследовалась преимущественно динамика «сонных» изменений в коре больших полушарий.

При записи биоэлектрических потенциалов в глубоких отделах мозга с долгосрочных интрацеребральных электродов (Н. И. Моисеева) уда-

лось проследить развитие этих изменений в глубоких отделах мозга. При этом прежде всего были подтверждены известные данные экспериментальных исследований о возможности разнонаправленных биоэлектрических изменений в коре и некоторых подкорковых структурах, лежащие, по-видимому, в основе явлений так называемого парадоксального сна. Изменения биоэлектрической активности, и в том числе появление высоковольтных медленных волн, могли обнаруживаться первоначально в различных глубоких структурах или коре. Состояние длительной дремоты, не переходящей в пределах данного наблюдения в сон, могло характеризоваться появлением изолированных или очень постепенно распространяющихся медленных волн в области полосатого тела или в некоторых других структурах. В этих условиях в электроэнцефалограмме доминировала низковольтная активность типа явлений десинхронизации. Эти данные, полученные при изменении физиологического состояния больных, также свидетельствуют об особенностях взаимоотношений некоторых подкорковых структур и коры. Допустимо полагать, что эти материалы по аналогии с ранее полученными при изучении коркового патологического очага могут быть использованы и для суждения об областях скрытых изменений в подкорке.

Представленные исследования и их результаты являются одним из путей реализации павловских идей о настоящей необходимости изучения подкорки и о роли подкорки у человека в некоторых физиологических и патологических реакциях.

Безусловно, в изучении глубоких структур мозга человека и их взаимодействия с другими отделами центральной нервной системы сделано еще очень мало. Приведенными материалами мы стремились хоть в какой-то мере восполнить имеющийся пробел в наших знаниях о сущности возможных взаимодействий глубоких структур и коры мозга больного человека. Исследованные варианты «раздражающих» влияний подкорки на кору, «индукционных» корково-подкорковых отношений больного мозга и коркового «отбора» эмоционально-психических реакций являются, по-видимому, в известной мере трансформированными патологическими процессами. Допустимо, однако, полагать, что эти механизмы принципиально возможны и в норме и могут играть существенную роль в важнейших процессах высшей нервной деятельности человека.

Представленные материалы не должны, однако, расцениваться как «пропаганда» метода долгосрочных интрацеребральных электродов и нейрофармакологических проб. И то и другое должно производиться только по специальным показаниям, в основе которых должны быть исключительно интересы больного.

Важно подчеркнуть, что лечение больного с поражениями головного мозга должно осуществляться на основе всемирного арсенала теорий и фактических данных экспериментальной физио-

логии, на основе учета роли подкорковых структур мозга, их взаимодействия между собой и взаимных влияний подкорковых структур на кору и на подкорковые структуры. Как было показано, в процессе диагностических и лечебных воздействий удается получить материалы о нейрофизиологии и структурно-функциональных отношениях мозга человека.

ЛИТЕРАТУРА

- Аничков С. В. и П. П. Денисенко. 1962. Холинолитики центрального действия и возможности их клинического применения. В сб.: Фармакология новых седативных средств и их клиническое применение, М.: 5—16.
- Анохин П. К. 1958. О специфическом действии ретикулярной формации на кору головного мозга. Московский коллоквиум. Электроэнцефалографическое исследование высшей нервной деятельности. М., 1962: 241—254.
- Анохин П. К. 1959. Новые данные о функциональной гетерогенности ретикулярной формации ствола мозга. Журн. высш. нерв. деят., 4: 489—499.
- Анохин П. К. 1962. Новые данные о характеристике специфичности входящих активаций. Журн. высш. нерв. деят., 3: 379—390.
- Бехтерева Н. П., А. В. Бондарчук и В. В. Зонтов. 1965. Болезнь Рейно. М.—Л.
- Бехтерева Н. П., К. В. Грачев, А. Н. Орлова и С. Л. Яцук. 1963. Использование множественных электродов, вживленных в подкорковые образования головного мозга человека для лечения гиперкинеза. Журн. невропатол. и психиатр., 1: 3—8.
- Бехтерева Н. П., К. А. Григорович и В. В. Зонтов. 1963. К патогенезу и лечению болезни Рейно. Журн. невропатол. и психиатр., 5: 641—648.
- Бехтерева Н. П. и Т. С. Степанова. 1962. Динамика биоэлектрической активности в процессе темновой адаптации и при засыпании у больных с очаговыми заболеваниями головного мозга. Вopr. нейрохир., 3: 1—6.
- Боева Е. М. 1963. Интермиттирующие церебральные сосудистые расстройства. В сб.: Периодические и пароксизмальные нарушения в неврологической клинике, М.: 145—152.
- Вейн А. М. и Л. П. Латаш. 1963. Пароксизмальные гиперсомнии. В сб.: Периодические и пароксизмальные нарушения в неврологической клинике, М.: 47—71.
- Гомби Р. 1964. Биоэлектрические эффекты световых и звуковых раздражений в глубоких отделах мозга. Автореф. канд. дисс., Л.
- Гращенков Н. И., А. М. Вейн, А. Д. Соловьева и В. С. Мальцева. 1963. Синдром так называемой периодической болезни и гипоталамические нарушения. В сб.: Периодические и пароксизмальные нарушения в неврологической клинике, М.: 5—20.
- Денисенко П. П. 1961. Об участии холино- и адренергических систем ретикулярной формации среднего мозга в реакции активации коры головного мозга. Физиол. журн. СССР, 47: 551—558.
- Касиль Г. Н. 1963. Нейро-эндокринно-гуморальные механизмы вегетативно-сосудистых кризов. В сб.: Периодические и пароксизмальные нарушения в неврологической клинике, М.: 98—110.
- Коган А. Б. 1936. О применении электроэнцефалографии в исследовании подкорковой области. Дисс., Ростов н/Д.

- Л у р ь е Э. Л. 1963. Неврология острой перемежающейся порфирии. В сб.: Периодические и пароксизмальные нарушения в неврологической клинике, М.: 138—145.
- М и х е е в В. В. 1963. О трех формах пароксизмально-периодических состояний в психоневрологической клинике. В сб.: Периодические и пароксизмальные нарушения в неврологической клинике, М.: 20—27.
- П а в л о в И. П. (1930а). Краткий очерк высшей нервной деятельности. Полн. собр. соч., 3, 2, М., 1951.
- П а в л о в И. П. (1930б). Физиология и патология высшей нервной деятельности. Полн. собр. соч., 3, 2, М., 1951.
- П е р е л ь м а н Л. Б., Б. М. Г е х т и Е. А. К о л о м е н с к а я. 1963. Пароксизмальные состояния (кризы) при мигрени. В сб.: Периодические и пароксизмальные нарушения в неврологической клинике, М.: 126—135.
- С и м о н о в Л. Н. 1866. Опытное доказательство существования центров, задерживающих рефлексы у млекопитающих животных. Военно-мед. журн., 97 : 1—47.
- С м и р н о в В. М. 1963. Психопатологическое исследование больных с гиперкинезами, леченных путем воздействия через вживленные электроды на подкорковые структуры головного мозга. Тез. докл. на II съезде Общ. психологов, 4, М.: 43.
- С м и р н о в В. М. и К. В. Г р а ч е в. 1963. Сопоставление электрофизиологических данных с результатами психопатологического исследования с электродами, вживленными в подкорковые образования головного мозга. В сб.: Электрофизиология нервной системы, Ростов н/Д : 43.
- В е c k e r Н. С. а. S. M. J r. P e a c o c k. 1954. Subcortical stimulation techniques. In: Studies in Schizophrenia. Cambridge, Massachusetts : 201—234.
- B r a d l e y P. B. 1957a. Recent observations on the actions of some drugs in relation to the reticular formation of the brain. EEG a. Clin. Neurophysiol., 9, 2 : 372—373.
- B r a d l e y P. B. 1957b. The central action of certain drugs in relation to the reticular formation of the brain. In: Reticular formation of the brain. Boston—Toronto : 123—149.
- C h a t r i a n G. E. 1961. Depth recording from the human brain. Excerpta Medica, 37 : 65—67.
- G a n g l b e r g e r J. A. 1961. The effect of stereotaxic lesions in pallidum or thalamus upon the electroencephalogram in parkinsonian disease. Excerpta Medica, 37 : 72—73.
- G o w e r s. 1907. Цит. по: Lennox a. Lennox. 1960.
- H a s s l e r R., T. R i e c h e r t, F. M u n d i n g e r, W. U m b a c h a. T. A. G a n g l b e r g e r. 1960. Physiological observations in stereotaxic operations in extrapyramidal motor disturbances. Brain, 83 : 337—350.
- H e a t h R. G., S. M. J r. P e a c o c k, R. R. M o n r o e a. J r. M i l l e r. 1954. Electroencephalograms and subcorticograms recorded since the June 1953 meetings. In: Studies in Schizophrenia. Cambridge, Massachusetts : 573—658.
- H o u s e p i a n E. M., J. L. P o o l, E. S. G o l d e n s o n a. D. P. P u r p u r a. 1961. Analysis of evoked thalamocortical activities in conscious man. Excerpta Medica, 37 : 73—74.
- J a s p e r H. H. 1949. Diffuse projection systems: the integrative action of the thalamic reticular system. EEG a. Clin. Neurophysiol., 1 : 405—420.
- J a s p e r H. H. 1954. Functional properties of the thalamic reticular system. In: Brain mechanisms and consciousness. Oxford : 374—395.
- J a s p e r H. H. 1958. Recent advances in our understanding of ascending activities of the reticular system. In: Reticular formation of the brain. Boston—Toronto : 319—331.

- Lennox W. G. a. M. A. Lennox. 1960. Epilepsy and related disorders, 1—2. London.
- Magoun H. W. 1954. The ascending reticular system and wakefulness. In: Brain mechanisms and consciousness. Oxford: 1—20.
- Magoun H. W. 1962. An ascending reticular activating system in the brain stem. Arch. Neurol. Psychiat., 67 : 145—154.
- Moruzzi G. 1954. The physiological properties of the brain stem reticular formation. In: Brain mechanisms and consciousness. Oxford : 21—53.
- Moruzzi G. a. H. W. Magoun. 1949. Brain stem reticular formation and activation of the EEG. EEG a. Clin. Neurophysiol., 1 : 405—420.
- Naquet R. 1961. Etude electroencephalographique des syncopes. Excerpta Medica, 37 : 123—125.
- Obal F. a. I. Tomka. 1961. EEG manifestations in headache. Excerpta Medica, 37 : 139—140.
- Sem-Jacobsen C. W. 1964. Electrical stimulation of the human brain. EEG a. Clin. Neurophysiol., 17, 2 : 211.
- Sem-Jacobsen C. W., R. G. Bickford, M. C. Petersen a. H. W. Dodge. 1953. Depth distribution of normal electroencephalographic rhythm. Proc. staff. meet. Mayo clin., 28, 6 : 156—161.
- Sem-Jacobsen C. W., M. C. Petersen, H. W. Dodge, J. A. Lazarte a. C. B. Holman. 1956. Electroencephalographic rhythms from the depth of the parietal, occipital and temporal lobes in man. EEG a. Clin. Neurophysiol., 8 : 263—278.
- Umbach W. 1961. Cortical responses to subcortical stimulation of the diffuse projecting system in 662 stereotaxic operations in man. Excerpta Medica, 37 : 76.
- Uzonov N. 1961. Effects of largactil on the bioelectrical activity in patients with migraine. Excerpta Medica, 37 : 143—144.
- Van-Buren J. 1961. Sensory, motor and autonomic effects of mesial temporal stimulation in man. J. Neurosurgery, 18 : 273—288.
- Van-Buren J. 1963. The abdominal aura. A study of abdominal sensations occurring in epilepsy and produced by depth stimulation. EEG a. Clin. Neurophysiol., 15 : 1—19.
- Walter W. G. 1954. Theoretical properties of diffuse projection system in relation to behaviour and consciousness. In: Brain mechanisms and consciousness, Oxford : 345—369.
- Walter W. G. a. H. J. Crow. 1961. Depth recording from human brain. Excerpta Medica, 37 : 85—87.

СЕЧЕНОВСКИЕ ПРОГНОЗЫ О ВНУТРЕННИХ АНАЛИЗАТОРАХ И СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ ЗНАНИЙ О НИХ

Э. Ш. Айранетьянц

Всего четырьмя годами отделяются две великие даты современного естествознания — столетние юбилеи выхода в свет книг Ч. Дарвина и И. М. Сеченова, озаривших историю биологических закономерностей прожектором материализма. Учение о законах эволюции органического мира, изложенное в «Происхождении видов» (Дарвин, 1859), нашло в отношении поведения живот-

ных и человека свое кредо в «Рефлексах головного мозга» (1863). Не примечательны ли в истории биологии эти творческие параллели! Ведь Сеченов создал ныне цествующее произведение без влияния «Происхождения видов». Известные классические постулаты Сеченова и один из главнейших: «все акты сознательной и бессознательной жизни по способу происхождения суть рефлексы», — имеют своим истоком самобытную русскую материалистическую философию естествознания и основывались на собственном физиологическом лабораторном эксперименте, открывшем явления центрального торможения. Опыт обогатил и взрастил мысль, постепенно превращавшуюся из эскизов-гипотез в единую стройную теорию, столь живописно и с такой силой логических доказательств изложенную в трактате о рефлексах головного мозга.

В дальнейшем И. М. Сеченов, уже обогащенный знанием дарвинизма, развивает свои идеи об эволюции психической деятельности в новых специально посвященных этому вопросу трудах «Кому и как разрабатывать психологию» (1873), «Элементы мысли» (1878), и они во многом в унисон звучат с дарвиновским «О выражении ощущений у человека и животных». Сеченов подобно Дарвину произвел революционное преобразование методов и задач естественно-научного исследования психического. Еще молодой Владимир Ильич Ленин (1894), знакомясь с трудами «научного психолога», отметил это выдающееся событие в естествознании. Как пророчески разгадана и как поучительна для всей современной физиологии ленинская характеристика сеченовского решения многовековой задачи: «Он, этот научный психолог, отбросил философские теории о душе и прямо взялся за изучение материального субстрата психических явлений — нервных процессов, и дал, скажем, анализ и объяснение такого-то или таких-то психических процессов» (Ленин, 1894 : 142).

До сеченовских трудов физиология выключала функции мозга из эксперимента. Мозг не был предметом физиологии как науки. Появление «Рефлексов головного мозга» — с таким императивным определением природы деятельности мозга человека, с обоснованием тождества механизмов произвольных и непроизвольных актов, т. е. целостной, единой во всем умственной и чувственной деятельности человека, — надо считать новым этапом в развитии физиологии. Вместе с этим творение Сеченова — высоко национальный подвиг, «гениальный взмах мысли» (Павлов, 1893 : 258), выдвинувший молодую русскую физиологию на путь новаторства в естествознании. «Сеченов оказался. . . в одной великой научной семье с Менделеевым, с Бутлеровым, с Чебышевым, со знаменитыми организаторами науки. . .» (Ухтомский, 1940 : 138). Еще при жизни Ивана Михайловича И. П. Павлов в 1893 г. назвал Сеченова «отцом русской физиологии» (Павлов, 1893 : 26).

Однако, открыв грандиозную целину, Сеченов не смог, да и не предполагал осуществить ее экспериментальную распахку.

Физиологическая наука к этому не была подготовлена ни методически, ни методологически. Требовалась огромная подготовительная разработка подходов к изучению центральной нервной системы, чтобы в начале XX в. идея «Рефлексов головного мозга» могла благодаря Ивану Петровичу Павлову получить широкое экспериментальное подтверждение и лечь в основу науки о высшей нервной деятельности.

К области рефлексов головного мозга был отнесен Сеченовым и важнейший комплекс внутренних факторов, внутренних ощущений. Сеченов, исходя из строго последовательного философского монизма, уделил этому комплексу специальное внимание и положительно решал вопрос «о полнейшей зависимости произвольнейших из произвольных поступков» также и от «внутренних условий человека» (Сеченов, 1863 : 122).

Сеченов выделил две категории ощущений. Одни приобретают сознательное и сигнальное значение и выступают с особенной ясностью, а другие смутно улавливаются сознанием — их он называл «темными ощущениями», «валовым чувством», а в целом «так называемыми системными чувствами». Эти «неопределенные темные ощущения. . . относятся к разряду самосознания» — они «сопровождают акты, совершающиеся в полостных органах груди и живота». Они в особенности дают о себе знать в патологии человека и «явным образом указывают на ассоциации этих темных ощущений с теми, которые даются органами чувств». Знание о них представлялось Сеченову в высшей степени важным потому, что подобные «ощущения всегда присущи человеку, повторяются, стало быть, чаще, чем все остальные и представляют, таким образом, один из самых могучих двигателей в деле психического развития. . . К сожалению, относящиеся сюда вопросы чрезвычайно трудны для разработки, и потому удовлетворительное решение принадлежит будущему» (Сеченов, 1863 : 76—77). И. М. Сеченов постоянно возвращался к этой проблеме и в последующих своих работах, например в статье «Элементы мысли» (Сеченов, 1878 : 388).

В 1889 г., выступая с первой лекцией в Московском университете, в которой он излагал основные положения общей физиологии и органов чувств (Сеченов, 1889 : 562), Сеченов значительное место уделил механизмам системных чувств. Нельзя не поражаться тем прогнозам Сеченова, которые даны в этой лекции в отношении сигнальной роли системных чувств, их локализации, структуры внутренних рефлексов и специального их назначения как регуляторов рабочей деятельности и психики человека.

Сеченов не усматривал принципиальной разницы между различного рода системными регуляторами — действиями и устройством снарядов, которые точно и тонко выполняют роль сигналов. Их различия — в степени диапазона сложности. Таким образом, впервые в «Рефлексах головного мозга» была выдвинута проблема

не только внешних анализаторов, но и внутренних — проприоцептивных и висцеральных. Пути их изучения весьма поучительны.

Прежде всего необходимо было иметь фактическое описание тех механизмов и аппаратов, которые обеспечивают информацию (сигнализацию) о состоянии внутренних органов. Однако в течение многих десятилетий ни эксперимент, ограниченный методикой острого опыта, ни клиника, опирающаяся только на субъективные показания, не могли представить достоверных сведений о наличии или отсутствии вообще чувствительности внутренних органов. Обильные по количеству результаты исследований были столь же неопределенны, противоречивы. Благородные и мучительные поиски не увенчались успехом.

То будущее, о котором мечтал Сеченов, наступило при появлении метода условных рефлексов, учения об анализаторных системах, строго физиологического изучения рецепторных аппаратов внутренних органов, богатейших открытий И. П. Павлова и его научной школы.

О роли interoцептивных стимуляций, как известно, И. П. Павлов писал еще в 1894 г., а в «Ответе физиолога психологу» он высказал уверенность в реальности внутренней сигнализации (Павлов, 1894 : 527).

Первое точное исследование в этом направлении было выполнено Н. И. Красногорским, который выработал проприоцептивный условный рефлекс. И. П. Павлов сразу же дал широкое обобщение этому факту, выдвинул по существу гипотезу об анализаторах interoцепций: «надо признать в больших полушариях существование особых анализаторов, которые имеют целью разлагать огромный комплекс внутренних явлений, происходящих в самом организме» (Павлов, 1911 : 156).

Объем и разнообразие корковой деятельности у животных является также показателем развития высших регуляторных аппаратов внутренних процессов, совершающихся в организме. Вся многообразная работа организма, управляемая корой мозга, может осуществляться только при следующих неперемennых условиях: о событиях, разыгрывающихся во внутренней среде, кора будет информирована срочно и детально; для приема этих внутренних раздражений организм будет снабжен специальными воспринимающими нервными аппаратами и, наконец, эти внутренние раздражения будут приобретать сигнальное значение, подобно внешним раздражениям.

Проблема, выдвинутая Сеченовым и получившая у Павлова строго физиологическое направление, оказалась оригинально и всесторонне развитой и разработанной в различных аспектах — физиологическом, медицинском, биологическом — в лабораториях К. М. Быкова, по его экспериментальной инициативе и по его теоретическим направлениям.

Еще в начальный период исследований (1928—1935 гг.) опытами Е. С. Ивановой, Э. Ш. Айрапетьянца и В. Л. Балаксиной было доказано, что раздражение рецепторов внутренних органов отражается в высшем отделе центральной нервной системы — в коре головного мозга. В заданных условиях раздражение превращается в сигналы для вызова того или иного акта пищевого или защитного поведения, т. е. определенной формы высшей нервной деятельности. В дальнейших исследованиях было продемонстрировано, что интероцептивные (в частном определении висцеральные) условные рефлексы вырабатываются при прочих адекватных условиях с любого внутреннего рецептора на любой эффекторный орган. По механизмам формирования они по существу не отличаются от экстероцептивных условных рефлексов: подвержены внутреннему торможению; возбуждения, вызванные ими, в коре иррадируются и концентрируются, взаимно индуцируют и т. д. Но вместе с этим в них проявляются и специфические черты отличия, характерные особенности, полностью соответствующие морфологическому строению рецепторов, их особому широкополюсному строению, путям прохождения к центрам.

С помощью объективного метода нами получены экспериментальные доказательства наличия ряда висцеральных анализаторов, дробно, избирательно сигнализирующих коре о событиях всех внутренних систем организма. Именно здесь и встают проблемы, связанные с расшифровкой механизмов внутренних ощущений, их источников и их анализа. Что можно было противопоставить точным фактам, указывающим на появление слюноотделения и отдергивания лапы при механическом раздражении рецепторов желудка частым ритмом, и на задержку слюнной секреции при раздражении редким ритмом или на появление слюноотделения при орошении стенок кишечника одним химическим раствором, одной его концентрацией и на угнетение слюноотделения при действии другой жидкости, другой ее концентрации? Висцеральные условные и безусловные сигналы, отображающие постоянное и переменное состояние внутренней сферы организма, — это не только пассивные информаторы, но и активные участники в формировании поведения животных в каждый данный момент. Они вступают во взаимодействие с внешними сигналами, усиливая или угнетая их, усиливаясь или угнетаясь под их влиянием, в итоге же становятся одним из факторов корковой интегративной деятельности. Так, например, в наших опытах (Н. Н. Полякова) животное с выключенной барьерной функцией печени в условиях определенной степени отравления белковой пищей активно реагирует только на звуки метронома (как на «сахарный сигнал») и стремительно бежит к сахарной кормушке; напротив, после белкового голодания только звонок («мясной сигнал») вызывает пищеводвигательное возбуждение с побегом к местоположению мясной кормушки. По отношению к человеку Сеченов

причислил бы подобного рода закономерности interoцептивного корригирования пищевого поведения «к разряду явлений самосознания». Приведем варианты непосредственного исследования на человеке. Условный экстраоцептивный пусковой сигнал в одном «ассоциированном ряду» может вызвать императивный, хотя и мнимый позыв мочеиспускания при пустом пузыре. В другом «ассоциированном ряду» условный тормозной сигнал, напротив, блокирует появление ощущения позыва при всем том, что мочевой пузырь реально, надпорогово, наполнен жидкостью. Становится очевидным, что корковая регуляция потребностей организма есть результат сложной переработки информации, поступающей из внешних и внутренних рецепторов. Вектор пищевого или полового поведения зависит от частоты, силы, стойкости interoцептивных сигналов, от их доминантного уровня. «Из общей чувственной картины, — писал И. М. Сеченов, — выделяется та или другая специальная форма системного чувства, которая и становится господствующей» (Сеченов, 1891 : 572).

За последние годы новым этапом изучения внутренних, висцеральных, анализаторов явилось морфологическое описание их локализации в коре и в подкорковых образованиях головного мозга.

В этом кратком сообщении я вынужден ограничиться изложением части тех материалов, которые получены нами с сотрудниками. Из большого числа работ будут приведены результаты наших совместных исследований с Н. Е. Василевской, Л. С. Гамбаряном, Н. А. Зубковой, Л. В. Лобановой, Н. А. Моисеевой, Г. С. Сотниченко, И. И. Фигуриной. В этом же направлении за последнее время накоплен ценный материал в ряде лабораторий и в особенности в лаборатории В. Е. Делова, И. Т. Курцина, Ф. Н. Серкова, А. В. Соловьева, Е. С. Толмасской, В. Н. Черниговского.

Исходя из собственного опыта, нам представлялось маловероятным допущение, что висцеральные проекции привязаны к узко ограниченному пунктам коры. В то же время было несомненно, что конструктивно корковый конец анализатора внутренней среды окажется аналогичным, но не тождественным с анализатором внешней среды.

Свои поиски с самого начала мы сосредоточили в переднем отделе мозга, точнее — в области двигательной коры, где исследованиями павловской лаборатории была обнаружена проекция одного из внутренних анализаторов — мышечного. На эту же область указывали и старые, и многочисленные новые факты об эффекторной ее связи с внутренними органами.

В методическом отношении мы сочетали методику условных рефлексов с экстирпацией корковых участков. Помимо обычной регистрации вегетативных и соматических эффектов производилась также запись электрической активности коры. Морфологи-

ческим методом выявлялась граница и глубина экстирпаций, а также вторичные перерождения в коре и в таламических ядрах.

Отладим себе отчет о месте замыкания интероцептивного условного рефлекса. Несмотря на попытки немногих исследователей спустить аппарат замыкания временной связи ниже коры головного мозга, остается незыблемым истинное его место — в высшем (для данного животного) этаже центральной нервной системы, у собак — в коре больших полушарий. Имеется ли основание благодаря своеобразию, специфичности висцеральной информации допускать замыкание висцеральной условной связи вне корковой субстанции?

Опыты на 5 собаках с полностью удаленной корой показали, что даже после 200 сочетаний висцерального раздражения с электрокожным не смогла сформироваться временная связь: сигнализации не образовалось. Можно считать доказанным, что при полном разрушении коры больших полушарий другие отделы мозга не обладают той материальной (цитологической) основой, которая обеспечивает образование висцерального условного рефлекса (конечно, если условным рефлексом вслед за И. П. Павловым считать механизм превентивной сигнализации высшей приспособительной формы поведения). Для исключения всякого недоразумения сразу же заметим, что речь идет о животных с корковой формацией головного мозга.

Какова же роль каждой из половин полушарий головного мозга в интероцептивном условном рефлексе? В отношении парных внутренних органов, например почек, рогов матки у собаки, мы показали контралатеральную их связь с половинами коры больших полушарий. Специальное значение приобретает исследование этого вопроса в отношении непарного внутреннего органа. Опыты наши не обнаружили после односторонней декорткации существенной разницы как в восстановлении, так и в образовании висцерального условного рефлекса по сравнению с таковыми у интактных собак. Не может не привлечь внимания также наличие механизма переключения при перемещении манжетки с электродами с левой лапы на правую у животных с сохраненной только половиной коры. В ответ на висцеральный условный сигнал у них теперь поднимается правая лапа или попеременно то правая, то левая.

Из этой серии опытов вытекает, что висцеро-гастральный условный рефлекс проецируется одновременно в обеих половинах коры, но осуществление проекции может быть обеспечено оставшейся (в данном случае левой) половиной коры больших полушарий. При изучении роли задних столбов спинного мозга было установлено, что после высокой их перерезки не нарушается нормальная работа не только внешних, но и внутренних анализаторов. Условные висцеральные рефлексы после такого перерыва проводящих путей сохраняются и могут образовываться заново. В этих усло-

виях не нарушались ни корковая локализация кожных раздражений, ни взаимодействие сигналов внешней и внутренней среды. Таким образом, в согласии с исследованиями Э. А. Асратяна обнаружено, что помимо прямых восходящих путей глубокой чувствительности (т. е. задних столбов) в спинном мозгу существуют также окольные, или резервные, проприоцептивные пути, осуществляющие срочные функции компенсации. Эти же факты позволяют расширить представления о локализации в спинном мозгу, придавая ей характер динамической (подвижной) структуры.

Приводим результаты исследований корковой локализации висцеральных анализаторов.

На взрослых собаках было показано, что одним из участков коры головного мозга, где локализуется центральный аппарат висцеральных анализаторов, являются сигмовидные извилины (моторная и премоторная области). Их двухсторонняя экстирпация вызывает выпадение или длительное угнетение висцеромеханических и висцеро-химических условных рефлексов, нарушается афферентная связь с ренепцией почки, желудка, кишечника, мочевого пузыря, матки. Однако с течением времени (2—7 месяцев) ранее выработанные висцеральные сигналы постепенно восстанавливаются (в различные сроки, в разнообразной промежуточной форме и в разной степени); становится возможной выработка новых рефлексов; позже приходит к норме нарушенный корковый анализ — дифференцирование раздражений. Таким образом, кортико-фугальные и кортико-петальные связи вновь оказываются в действии. Последующий гистологический анализ таламуса обнаружил ретроградное перерождение, как правило, большей частью вентрального ядра, частично медиальнодорзального, центральнолатерального, переднемедиального. Следовательно, постепенная компенсаторная нормализация кортико-петальной висцеральной сигнализации произошла несмотря на частичную ломку таламического коллекторного аппарата. Что же касается щенков младших возрастов, то после экстирпации сигмовидной извилины висцеральной условный рефлекс восстанавливается гораздо быстрее — через 2—3 недели, при всем том, что перерождение ядер таламуса оказывается идентичным по сравнению с таковыми у взрослых собак. Была высказана гипотеза о существовании аналогичных ядер в пределах переднего отдела мозга, компенсирующих вместе с афферентными структурами подкорковых областей выключенную область сигмовидной извилины. Опыты с отсечением переднего полюса (8—12 полюй) не обнаружили влияний на висцеральные (с желудка и кишечника) условные рефлексы. Их кратковременные изменения ничем не отличаются от экстероцептивных.

Детальному исследованию мы подвергаем лимбическую кору. Еще слишком мало известно о лимбике как афферентной корковой

области. Ограничусь замечанием, что мы не можем принять слишком расширительное представление о структуре лимбической системы, выходящей за пределы корковой формации, равно как и понятие о лимбической системе, равнозначное висцеральному мозгу. У собак при значительной по площади билатеральной экстирпации полей переднего отдела лимбической области резко и длительно угнетаются висцеро-механические и висцеро-химические условные рефлексы. При этом экстероцептивные условные рефлексы не изменяются. Морфологический анализ обнаружил разрушение генуальной и поясной извилин, а также частичное разрушение медиальной поверхности сигмовидной и прореальной извилины. Вместе с этим при строго локальном, крайне ограниченном по площади билатеральном повреждении участков извилин у собак на медиальной поверхности коры полностью сохраняются экстероцептивные условные рефлексы, но висцеро-химический условный рефлекс выявляется спустя 2,5 месяца (частично и непостоянно). Не восстанавливается адекватная реакция на условные экстероцептивные сигналы кислотного раздражения ротовой области и на фоне кислотной или щелочной нагрузки. Несомненно, что нарушилась в целом деятельность химического анализатора.

На кроликах с вживленными электродами в условиях хронического опыта было показано, что введение в кровь 10 мл 5%-го раствора NaCl вызывает периодические изменения электрической активности в двигательной области и в переднем отделе лимбической коры (рис. 1). Они наступают синхронно, выражаются преимущественно в виде залпов волн более высокой амплитуды (160—200 мкв), частотой 7—8 сек. (при биполярном отведении). Аналогичная картина биотоков в задней лимбике. Отсутствуют изменения в затылочной области. При внутримышечном введении аминазина (3 мг/кг) снижаются описанные эффекты в двигательной и лимбической областях.

После билатерального разрушения переднего отдела лимбической коры введение в организм химического вещества не вызывает изменений электрической активности в двигательном, теменном и заднем лимбическом полях. Равным образом двусторонняя экстирпация двигательной области в условиях опыта исключает возможность отражения в передней лимбической коре химических сдвигов в организме (рис. 2). Что феномен этот не вызван послеоперационным угнетением, видно на животных с контрольным односторонним разрушением двигательной области. В условиях постановки тех же опытов полностью сохраняются изменения потенциалов в симметричной половине коры. В опытах с горизонтальной подрезкой (отделение двигательной области от лимбической) также снимается отражение влияния солевой нагрузки как в передней лимбической, так и в двигательной коре.

В серии опытов с влиянием кроликам в желудок растворов соляной кислоты, щелочи, поваренной соли, хлористого кальция

в различных концентрациях выявлены различия в характере изменения ЭКОГ в зависимости от концентрации вводимых веществ. Растворы малой концентрации вызывают преимущественно высок-амплитудные всплески. Растворы большей концентрации приводят к появлению главным образом медленных волн. Обнаружено также некоторое различие в эффекте в зависимости от химических свойств вводимого вещества. И, наконец, двустороннее разрушение задней лимбической области не препятствует проявлению в передней

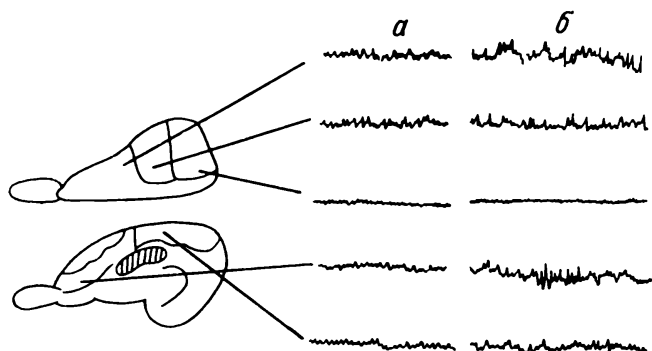


Рис. 1. Изменение электрической активности коры мозга кролика после введения в кровь 5%-го раствора NaCl.

Слева, наверху — латеральная поверхность мозга, внизу — медиальная поверхность мозга; справа, сверху вниз потенциалы двигательной, теменной, затылочной, передней лимбической, задней лимбической областей. а — контроль, б — после введения NaCl.

лимбической и двигательной областях изменений, типичных для солевой нагрузки.

Специальному гистологическому изучению мы подвергли межкортикальные связи и в первую очередь между передними и задними полями лимбика и между моторно-премоторными и лимбическими. Опыты проведены на кошках и собаках методикой дегенерации волокон. Обнаружено, что передний отдел лимбика посылает к заднему большее число волокон, чем задний к переднему. Следовательно, связи взаимны, но неравнозначны. Волокна 4-го поля распространяются преимущественно по 1-му слою коры лимбической коры и прилегающим к ней областям. 6-е поле посылает в лимбическую область значительно меньшее число волокон. Иная картина обнаруживается при разрушении передней лимбической коры (32-е и 24-е поля). Наступает обильная и территориально обширная дегенерация волокон и в особенности в районе передней и задней сигмовидной извилины (6-е, 4-е поля). Однако дегенерация распространяется и на другие поля латеральной и медиальной поверхности коры (1-е, 2-е, 5-е, 19-е) (рис. 3,

А, Б). Разрушение задней лимбической (29-е, 30-е, 31-е поля) ограничивается незначительной дегенерацией в моторном поле. Таким образом, при общих взаимных связях между двумя указанными

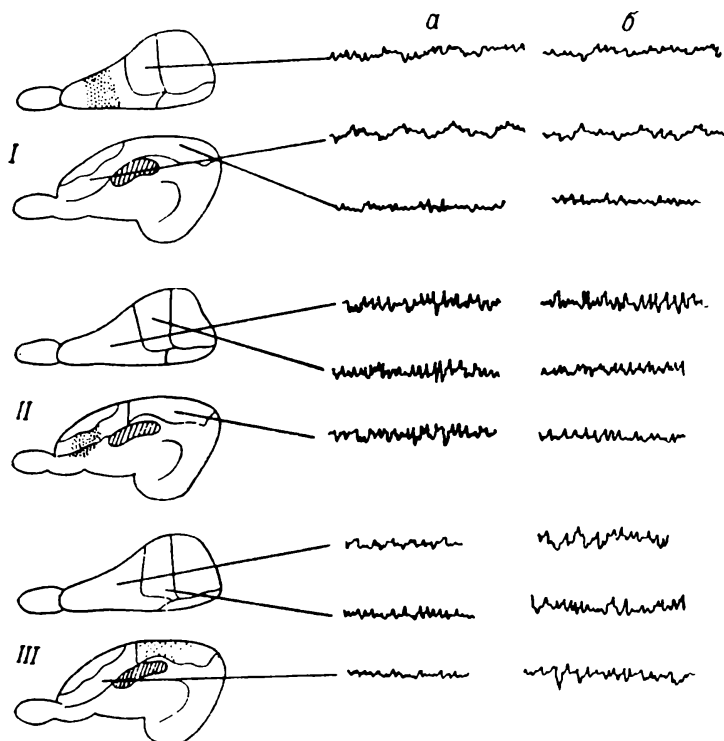


Рис. 2. Влияние разрушения различных отделов коры мозга на отражение intactными областями химических сдвигов в организме при введении в кровь 5%-го раствора NaCl.

I — слева — схематическое изображение двустороннего разрушения двигательной области; справа, сверху вниз — потенциалы теменной, передней лимбической, задней лимбической областей (эффект отсутствует). II — слева — схематическое изображение двустороннего разрушения лимбической области; справа, сверху вниз — потенциалы двигательной, теменной, задней лимбической областей (эффект отсутствует); III — слева — схематическое изображение разрушения задней лимбической области; справа, сверху вниз — потенциалы двигательной, теменной, передней лимбической областей (эффект есть). а — контроль, б — после введения NaCl.

висцеральными корковыми областями обнаруживаются значительные лимбико-моторные эффекты.

Таковы наши попытки описать местоположение и конструкцию в коре больших полушарий аппаратов висцеральных (интерцептивных) анализаторов. Они отчетливо обнаруживаются в моторно-премоторных и лимбических полях, выполняющих различные

функции в замыкании временных связей и в аналитико-синтетических задачах; их взаимные афферентные коммуникации неравнозначны. Если висцеральной корой назвать те участки коры, которые необходимы для обеспечения деятельности разнообразных висцеральных анализаторов, то очевидно, что площадь висцеральной коры не ограничивается моторно-лимбическими полями. Конструктивно корковые аппараты висцеральных анализаторов функционируют в едином ансамбле, и соответственно динамическая локализация расширяется подвижной конstellацией анализаторных центров. Отсюда и готовность к замещению (викарирова-

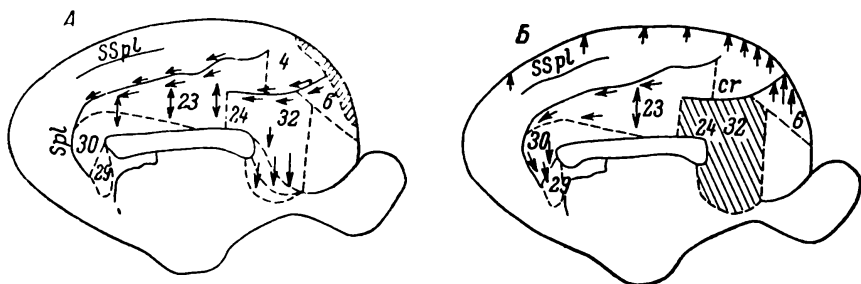


Рис. 3. Взаимосвязи афферентов лимбической и двигательной коры.

А — моторно-лимбические афференты; Б — лимбико-моторные афференты. На А стрелками показано распределение дегенерировавших волокон по медиальной поверхности мозга при разрушении участков моторной коры, на Б — распределение дегенерировавших волокон по медиальной поверхности мозга при разрушении (заштриховано) участков переднего отдела лимбической коры.

нию) при выключении участков висцеральной коры. Такая мозговая конструкция сохраняет до последней степени надежность в осуществлении интероцептивной информации (сигнализации снизу вверх), чтобы обеспечить регуляцию (сигнализацию сверху вниз) в деятельности жизненно важных функций организма. С этой точки зрения, особое значение приобретает морфологическая совместимость (нейронное перекрытие) в одних и тех же корковых полях аппаратов висцеральных и мышечных — в целом внутренних анализаторов.

Наши исследования распространяются и на области мозга, именуемые подкорковыми. Таким образом, предметом исследования становится висцеральный мозг со всеми звеньями бодрствующих висцеральных анализаторов.

Я изложил только один из подходов физиологического изучения комплекса явлений, впервые привлечших специальное внимание И. М. Сеченова. Метод условных рефлексов обеспечил экспериментальную разработку и этих проблем. Мы еще немного добились, однако важно и то, что они теперь стоят в ряду первоочередных задач многих современных лабораторий.

Физиология за истекшие 100 лет, основываясь на сеченовских идеях, приобрела существенные знания о законах деятельности мозга. Выдержав вековое испытание, «Рефлексы головного мозга» продолжают и поныне служить теоретическим компасом в новых устремлениях многих смежных дисциплин естествознания, изучающих мозг.

Л И Т Е Р А Т У Р А

- В. И. Л е н и н (1894). Что такое «друзья народа» и как они воюют против социал-демократов? Полн. собр. соч., М., 1960, 1:142.
- Д а р в и н Ч. (1859). Происхождение видов. М., 1952.
- П а в л о в И. П. (1893). Живосечение. Полн. собр. соч., 6., М., 1951.
- П а в л о в И. П. (1894). О неполноте современного физиологического анализа действия лекарств. Полн. собр. соч., 1. М., 1951.
- П а в л о в И. П. (1911). Ответ физиолога психологам. Полн. собр. соч., 3, 2, М., 1951.
- С е ч е н о в И. М. (1863). Рефлексы головного мозга; (1873). Кому и как разрабатывать психологию; (1878). Элементы мысли; (1889). Первая лекция в Московском университете проф. И. М. Сеченова. Избр. произв. 1. Физиол. и психол. М.—Л., 1952.
- У х т о м с к и й А. А. (1940). И. М. Сеченов в Ленинградском университете. Собр. соч., 6, 1962.

К РАЗВИТИЮ ИДЕИ И. М. СЕЧЕНОВА О ВЛИЯНИИ ЧУВСТВИТЕЛЬНЫХ НЕРВОВ НА РАБОТОСПОСОБНОСТЬ ОРГАНА

А. В. Р и к к л ь

Физиология наших дней ушла далеко вперед по сравнению с ее состоянием в тот период, когда работал И. М. Сеченов, но несмотря на это, его научное наследство является прочным основанием для творческого разрешения ряда кардинальных вопросов физиологии. К ним относится и вопрос о значении «чувствительности» внутренних органов для рефлекторной деятельности высших отделов головного мозга.

Уже в тот далекий период, когда закладывалось учение о физиологических механизмах «душевных» явлений, И. М. Сеченов отмечал, что информация, поступающая от внутренних органов в нервные центры головного мозга, может изменять состояние психических процессов у человека, и что возможна «ассоциация темных чувств с теми, которые даются органами чувств». «К сожалению

нию, — писал И. М. Сеченов, — относящиеся сюда вопросы чрезвычайно трудны для разработки, а потому удовлетворительное решение их принадлежит будущему» (Сеченов, 1863 : 83).

И предвидение И. М. Сеченова сбылось.

И. П. Павлов в теоретических обобщениях огромного экспериментального материала по высшей нервной деятельности выразил уверенность в том, что деятельность органов, скрытых в глубине тела, как и деятельность анализаторов внешнего мира, подведомственна коре головного мозга. Поэтому исследования, проведенные в этом направлении, войдут в учение об условных рефлексах.

Как известно, начало таким исследованиям было положено в лаборатории И. П. Павлова К. М. Быковым. Накопленный в дальнейшем К. М. Быковым и его учениками (Э. Ш. Айрапетянц, И. А. Булыгин, В. Е. Делов, И. Т. Курцип, А. В. Риккль, В. Н. Черниговский и др.) материал о кортико-висцеральных взаимоотношениях позволил построить стройную систему условно-и безусловнорефлекторной сигнализации с рецепторов внутренних органов, которой принадлежит огромная роль в регуляции целостной деятельности организма.

В этом направлении глубоко изучено значение функционального состояния интероцепторов органа, с которого следуют афферентные импульсы, в рефлекторной деятельности других органов и систем. Но оставался в тени вопрос об участии в этой деятельности собственно реценции органа, отвечающего на тот или иной рефлекторный стимул.

В общем виде этот вопрос нашел освещение в работе И. М. Сеченова о рефлексах головного мозга, в которой он неоднократно подчеркивал, что двигательный рефлекс, осуществляющийся через центры спинного мозга, может усиливаться или ослабляться в зависимости от дополнительных чувствительных влияний на эти центры с других отделов центральной нервной системы. Основанием для этого обобщающего заключения служили опыты И. М. Сеченова, в которых он изучал «усиливающие» и «задерживающие» механизмы спинного и головного мозга. В результате этих исследований И. М. Сеченов пришел к обобщающему выводу о возможности «заряжения энергией нервных центров», которые как бы «играют роль аккумуляторов для поступающих в них раздражений». Важной для этого вывода являлась работа И. М. Сеченова, в которой обнаружилась, по его словам, «неожиданная находка». Она заключалась в том, что раздражение неработающей руки током такой силы, которая не вызывала мышечных сокращений, усиливало работоспособность другой утомленной руки и даже снимало субъективное ощущение усталости. На фоне утомления одной руки включение в работу другой руки давало такой же эффект. В этих случаях в нервных центрах благодаря их способности «аккумулировать» чувствительные импульсы происходило «увеличение запасов энергии» (Сеченов, 1863 : 161).

Эти экспериментальные факты могли служить основанием для логического заключения о том, что чувствительные импульсы с работающего органа должны менять характер его рефлекторной деятельности.

И. М. Сеченов находился на пороге открытия этой закономерности, но сосредоточил свое внимание на более кардинальных задачах физиологии головного мозга. Тем не менее опыты И. М. Сеченова открывали возможности для изучения указанного вопроса и стимулировали физиологов в этом направлении.

Одним из первых обратил внимание на роль афферентной сигнализации органа в его деятельности К. М. Быков, который в своей статье «Функциональные связи коры головного мозга с внутренними органами» по поводу рефлекторного торможения пилокарпиновой секреции слюны писал: «Железа во время деятельности посылает импульсы в центр. Это своего рода железистые проприорецепторы из общего арсенала органорецепторов. Эти glandулорецепторы подают информацию в центр о состоянии своего аппарата в разные фазы его деятельности» (Быков, 1933 : 105).

На примере слюнной железы К. М. Быков показал возможность рефлекторного изменения эфферентного звена в текущей деятельности органа под влиянием афферентных импульсов с его собственных рецепторов.

Этот факт был в дальнейшем подтвержден нашими экспериментами на других органах пищеварительной системы в иных условиях опыта. Приведу некоторые из них.

Раздражение механорецепторов прямой кишки во время кормления мясом вызывает у собаки рефлекторное снижение тонуса желчного пузыря в первый час после еды, который затем повышается, достигая максимума к 3—4-му часу. В случае снижения возбудимости рецепторов желчного пузыря (кокаинизацией) характер этой рефлекторной реакции изменяется, и в ответ на механическое раздражение прямой кишки наблюдается усиление перистальтических движений пузыря, но тонус его резко и длительно падает и начинает восстанавливаться лишь к 3-му часу, оставаясь на более низком уровне, чем при воздействии на механорецепторы прямой кишки без кокаинизации слизистой оболочки желчного пузыря (Горшкова, 1949).

Таким образом, рефлекторное торможение двигательной активности желчного пузыря оказалось более сильным в связи с изменением функционального состояния его рецепторов.

В других экспериментах можно было наблюдать не уменьшение, а увеличение рефлекторного эффекта, например, акт еды вызывает рефлекторное двухфазное изменение всасывания глюкозы и хлоридов из тонкого кишечника, а именно в первые 1—5 мин. от начала еды понижение абсорбции указанных веществ и в последующие 10—15 мин. ее восстановление до исходного уровня. При выключении рецепторов кишки кокаином эта реакция

носит другой характер: всасывание в ответ на съедание пищи не понижается в первые 1—5 мин., а повышается (Банникова, 1955).

Вторым примером в этой группе исследований может служить опыт с изменением секреции желудка. Раздражение механорецепторов желудка (его растяжением) перед кормлением или одновременно с ним приводит к усилению секреции малого желудочка по сравнению с действием одного пищевого раздражителя (Курцин, 1949).

О связи между собственной рецепцией органа и характером его рефлекторного ответа более доказательно могло бы свидетельствовать непосредственное исследование афферентной и эфферентной импульсации в процессе деятельности этого органа, что мы и осуществили путем электрофизиологического анализа.

Если проследить взаимоотношения афферентной и эфферентной импульсации в нервном волокне отрезка тонкой кишки при раздражении механорецепторов прямой кишки, то можно видеть, что через одну секунду от начала механического раздражения кишки (нагнетание воздуха в баллон) происходит усиление эфферентной импульсации в волокнах интестинального нерва (рис. 1, А). Когда давление в баллоне повышается, эфферентная импульсация усиливается еще больше. На фоне усиления этой импульсации начинается уменьшение афферентной импульсации, которая затем совсем исчезает (рис. 1, В).

Весьма примечательно, что в это время меняется и афферентная импульсация: она тоже снижается. По прекращении раздражения прямой кишки афферентная импульсация медленно восстанавливается. В процессе ее восстановления возвращается к исходной величине и эфферентная импульсация (рис. 1, В).

Из приведенного материала следует, что рефлекторное усиление эфферентной импульсации в кишечном нерве привело к торможению афферентной импульсации, в связи с чем изменилось функциональное состояние соответствующих центров, уменьшивших теперь афферентную импульсацию.

Представляло интерес проследить взаимоотношения афферентной и эфферентной импульсации в таком органе, в котором изменение состояния рецепторов начиналось бы не рефлекторно, а непосредственно в нем самом. В качестве такого органа мы избрали диафрагмальную мышцу, каждая половина которой, как известно, иннервируется диафрагмальным нервом одноименной стороны. Ввиду того, что выходящие из спинного мозга веточки диафрагмального нерва весьма коротки, регистрацию нервных импульсов можно было производить в одной из них с той или другой стороны,¹ но в ряде случаев длина веточки была достаточной для того, чтобы зарегистрировать афферентную и эфферент-

¹ Регистрация эфферентных импульсов производилась с волоконрасщепленной веточки нерва.

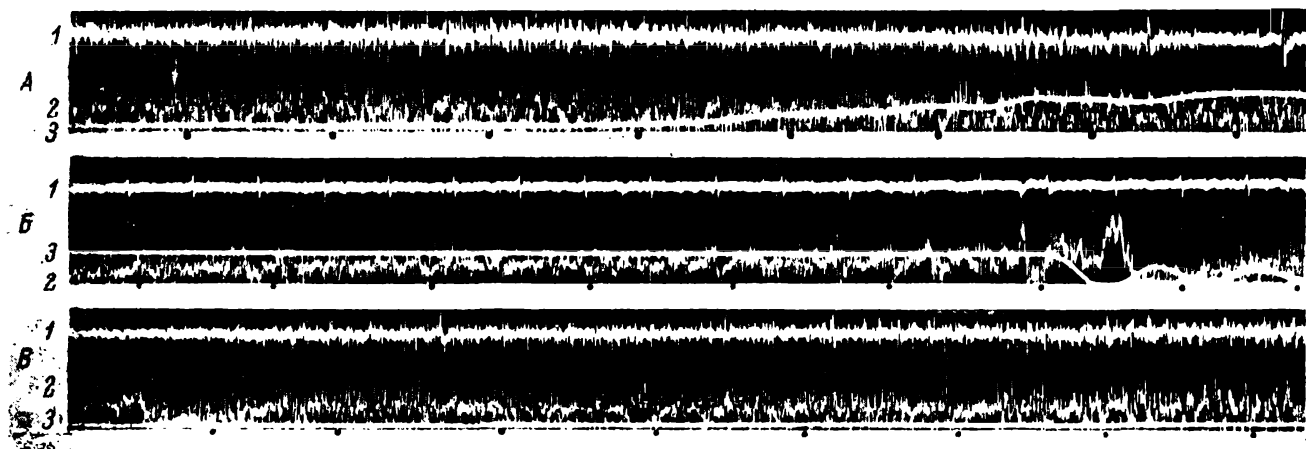


Рис. 1. Изменение афферентной и эфферентной импульсации в интестинальных нервах при раздражении механоре-
цепторов прямой кишки.

1 — афферентная, 2 — эфферентная импульсация кишки; 3 — кривая давления в баллоне; точки — отметка времени (1 сек.)
стрелка — начало раздражения прямой кишки (По опытам И. А. Вороненковой).

ную импульсацию на одной и той же стороне. Опыты показали, что при раздражении небольшого участка левой половины диафрагмы накладыванием фильтровальной бумажки размером в 1 см^2 , смоченной раствором вератрина ($1:10^5$), происходит учащение афферентной импульсации в волокнах диафрагмального нерва одноименной стороны, т. е. левого. На осциллограмме, приводимой в качестве примера на рис. 2, А, можно видеть, что число афферентных импульсов увеличивается с 31 в норме до 37 при раздражении. Через несколько минут после отмывания вератрина число импульсов восстанавливается до исходного и составляет 31. Во время увеличения числа афферентных импульсов в левом диафрагмальном нерве и волокнах правого диафрагмального нерва наблюдается уменьшение частоты эфферентных импульсов, за которым следует увеличение частоты афферентных импульсов. Падение частоты афферентной импульсации в правом диафрагмальном нерве находит отражение в ослаблении электрической активности мышцы этой половины, так как число импульсов на электромиограмме несколько уменьшается, что на рис. 2, А более отчетливо заметно при сравнении электромиограммы в момент увеличения и восстановления частоты афферентной импульсации в левом нерве.

Обратные соотношения в изменениях афферентной и эфферентной импульсации можно наблюдать при снижении возбудимости рецепторов диафрагмы. Если на небольшой участок правой половины подействовать раствором новокаина (1%-м), то частота афферентной импульсации в ипсилатеральном диафрагмальном нерве снижается. Весьма примечательно, что в это время в волокнах контралатерального диафрагмального нерва, т. е. на стороне, не подвергавшейся никакому воздействию, повышается частота эфферентной импульсации. Это увеличение частоты эфферентных импульсов сменяется снижением частоты афферентных импульсов (рис. 2, Б), но этого снижения не происходит, если действие новокаина начинается на фоне измененного состояния афферентов. Об этом говорит следующий опыт. Как уже указывалось, раздражение рецепторов левой половины диафрагмы сопровождается нарастанием афферентной импульсации в левом диафрагмальном нерве. Если на фоне действия вератрина на правую половину диафрагмы нанести раздражение новокаином, то в этом случае частота афферентной импульсации в левом нерве не снижается, как это имеет место при действии одного новокаина, а повышается. Это наглядно представлено на рис. 3, на котором приведен график изменений частоты афферентной импульсации в левом диафрагмальном нерве при вератрине, новокаине и при одновременном их применении. На этом рисунке можно видеть, что один вератрин вызывает увеличение частоты афферентных импульсов в левом диафрагмальном нерве (рис. 3, I). Один новокаин с правой половины диафрагмы ведет к уменьшению числа

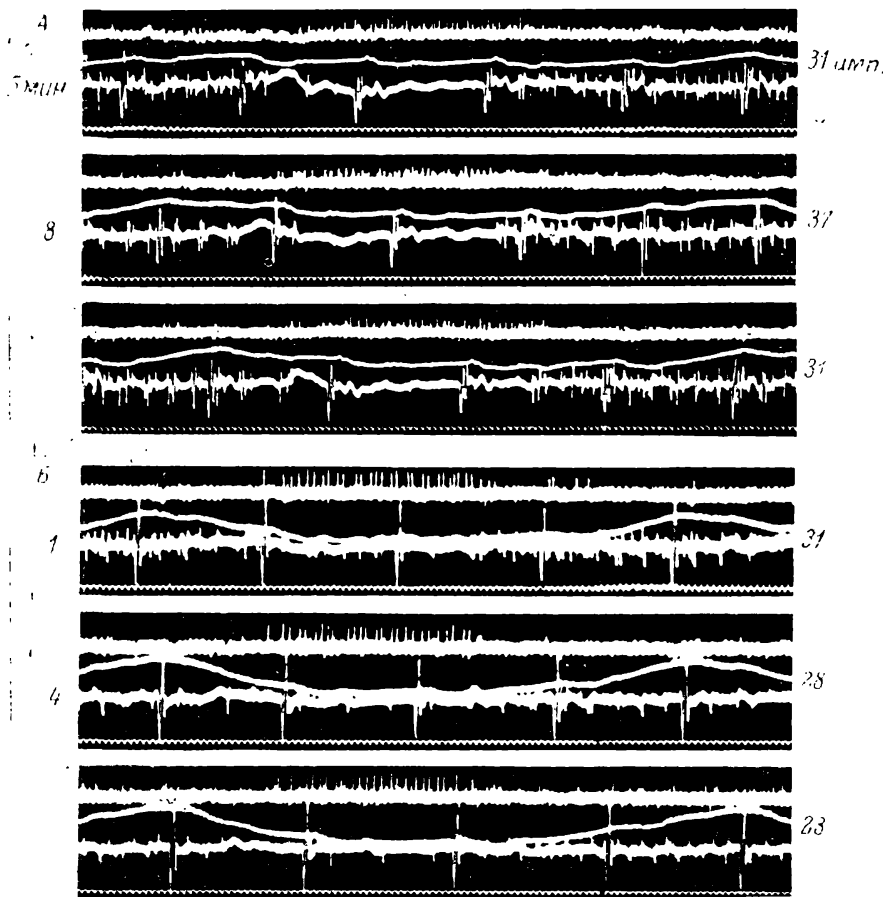


Рис. 2. Изменение афферентной импульсации в ветви левого диафрагмального нерва при действии на левую половину диафрагмы вератрином (А), на ее правую половину новокаином (В).

На каждом отрезке осциллограммы *сверху вниз*: потенциалы действия ветви левого диафрагмального нерва; пневмограмма (выдох — вниз); биотоки диафрагмальной мышцы; отметка времени (50 гц). Цифры *справа* — число импульсов во время выдоха, *справа* — интервалы времени между осциллограммами (в мин). (По опытам М. П. Виноградовой).

афферентных импульсов в этом нерве (рис. 3, *II*). Но действие новокаина на фоне начавшегося учащения импульсов от вератрина вызывает не только большее нарастание частоты афферентной импульсации, но и более быстрое развитие этой реакции сравнительно с действием одного вератрина (рис. 3, *III*).

Итак, усиление или ослабление активности рецепторов диафрагмальной мышцы вызывает соответственно уменьшение или

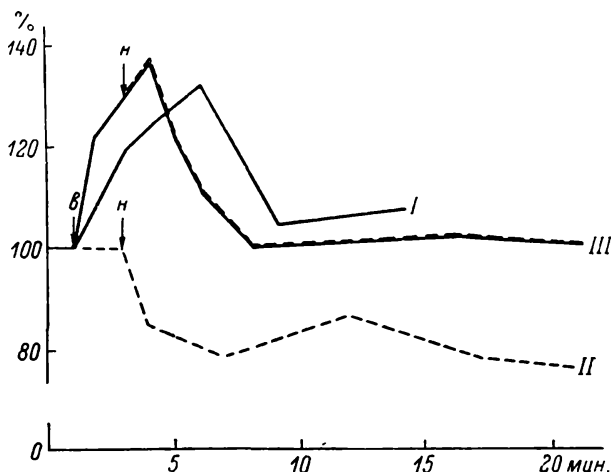


Рис. 3. Изменение числа афферентных импульсов в ветви левого диафрагмального нерва за один дыхательный цикл при воздействии вератрином (*е*) на диафрагму слева (*I*), новокаином (*н*) справа (*II*) и при их комбинированном действии (*III*).

По оси абсцисс — время (в мин.); по оси ординат — число афферентных импульсов (в процентах к их числу до раздражения). (По опытам М. И. Виноградовой).

увеличение частоты эфферентной импульсации, т. е. эфферентное звено рефлекса приобретает разную «окраску».

При сравнении взаимоотношений афферентной и эфферентной импульсации в интестинальном нерве в случае рефлекторного изменения деятельности кишки и при прямом раздражении рецепторов диафрагмальной мышцы можно видеть, что характер этих взаимоотношений весьма сходен: усиление афферентной импульсации вызывает угнетение эфферентной импульсации и наоборот, но в том и в другом случае характер эфферентной импульсации находится в зависимости от состояния рецепции органа в данный момент. Продолжительность этих изменений зависит от особенностей специфической деятельности органов. Если в интестинальном нерве изменения в соотношениях афферентной и

афферентной импульсации протекают длительно и заканчиваются с прекращением рефлекторной реакции, то в диафрагмальных нервах они происходят быстро и совершаются соответственно ритмической деятельности органа.

В связи с этим возникает вопрос о характере деятельности органа в случае длительного изменения функционального состояния его рецепторов, что часто имеет место в условиях патологии. В этом направлении нами проведены исследования, объектом которых являлся аортальный нерв при экспериментальном атеросклерозе.

При сравнении биопотенциалов афферентной импульсации в волокнах расщепленного аортального нерва у нормального кролика и у кролика с атеросклерозом выяснилась значительная разница в характере этой импульсации. В волокнах аортального нерва здорового кролика наблюдается характерный групповой ритм афферентных импульсов. В каждом из осцилляторных циклов, возникающих в сердечном ритме, налицо две вспышки активности: первая — с высоковольтными потенциалами, связанная с систолическим повышением давления в аорте; вторая — с низковольтными потенциалами, соответствующая дикротической волне. Между циклами хорошо выражены периоды затухания активности во время понижения давления в аорте в момент диастолы (рис. 4, А, верхняя осциллограмма).

У кролика с отчетливо выраженным атеросклерозом аорты в отличие от здорового кролика залповый характер активности рецепторов выражен менее отчетливо: ослаблена высоковольтная импульсация в систолических залпах, в периоды диастолических пауз активность сохраняется (рис. 4, Б, верхняя и средняя осциллограммы).

Эти различия в характере афферентной импульсации аортального нерва у здорового и больного кролика обозначаются при естественном уровне кровяного давления, в нашем случае при 100—110 мм рт. ст.

В какой же зависимости находится реакция рефлекторного снижения кровяного давления от состояния барорецепторов аорты? В случае повышения кровяного давления в аорте (при зажатии сонных артерий) у нормального кролика происходит быстрое нарастание высоковольтной и заметное усиление низковольтной импульсации уже при давлении 130 мм рт. ст. (рис. 4, А, средняя и нижняя осциллограммы), что вызывает падение кровяного давления. У кролика с атеросклерозом аорты повышение кровяного давления вызывает отчетливое учащение низковольтной импульсации, но высоковольтная импульсация, незначительно и медленно нарастая, не учащается. Этот эффект проявляется при более высоком кровяном давлении, чем у нормального кролика, а именно при 150—160 мм рт. ст. и выше (рис. 4, Б, третья и четвертая сверху осциллограммы).

Таким образом, у больного кролика рефлекторное снижение кровяного давления не может осуществляться при тех же величинах его, при которых это происходит у здорового кролика.

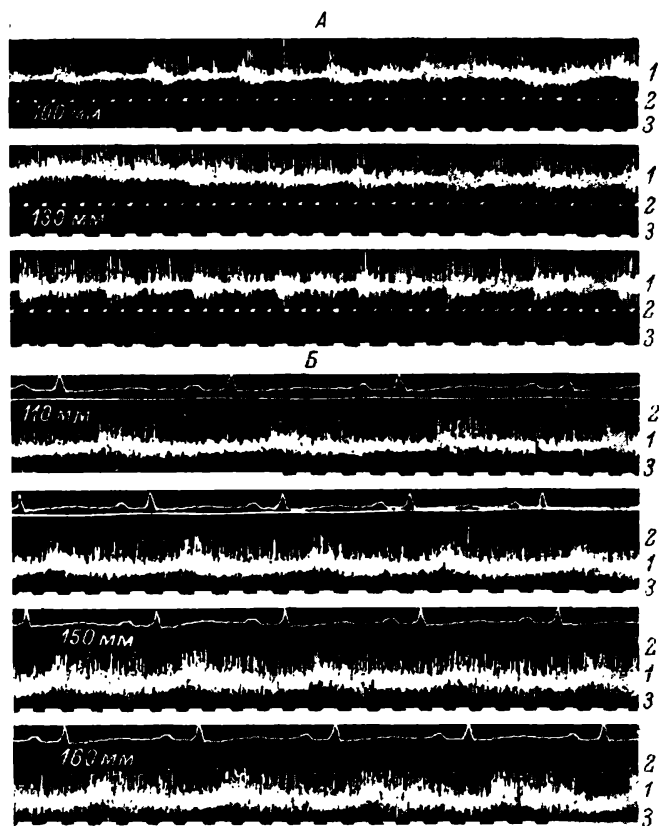


Рис. 4. Изменение афферентной импульсации в стволе аортального нерва у здорового кролика (А) и у кролика с атеросклерозом аорты (Б) при повышении кровяного давления.

1 — афферентная импульсация; 2 — отметка времени (0,05 сек.); 3 — отметка повышения кровяного давления. (По опытам В.И. Филистович).

Следовательно, рефлекс эффектора нарушен в результате другого функционального состояния его рецепторов.

Приведенные экспериментальные факты позволяют заключить, что афферентная сигнализация с рецепторов органов об их функциональном состоянии в различные фазы их рефлекторной

деятельности в большой мере определяет развитие или прекращение реакций, их силу и продолжительность.

О значении собственной афферентной системы органа в его текущей деятельности говорят также патоморфологические данные, свидетельствующие не только о функциональных, но и о структурных нарушениях при деафферентации органа. Большая роль принадлежит «обратной афферентации» и в формировании сложных взаимоотношений корковых и подкорковых центров (Анохин, 1958).

Нам пока мало известно, каковы конкретные формы функциональных взаимоотношений афферентных импульсов, приходящих в нервные центры с интероцепторов органа, вызывающего данный рефлекс, и с интероцепторов органа, отвечающего в этом рефлексе, но совершенно очевидно, что именно в этих взаимоотношениях складывается эфферентная часть рефлекторной реакции, а отсюда и характер ее проявления.

Недостаточно изучен и вопрос о том, как взаимодействуют в нервных центрах афферентная и эфферентная сигнализации, обеспечивающие длительную работу органа (например, секрецию, моторику после того, как прекратилась рефлекторная стимуляция с других органов). Все эти вопросы ждут дальнейшего изучения.

Исследование роли афферентной системы органов в процессе их рефлекторной деятельности становится одной из общих физиологических задач, решение которой позволит глубже понять сложные механизмы нервногуморальной регуляции деятельности внутренних органов и их участие в формировании сложной рефлекторной деятельности головного мозга.

Изложенный материал отражает лишь один из вопросов, впервые поднятых И. М. Сеченовым. 100 лет, отделяющих его идею о роли чувствительных нервов в текущей деятельности органа, не уменьшили ее значения в наши дни. Вернее сказать, она только теперь получила широкую арену для экспериментального изучения. Идейное и экспериментальное наследие И. М. Сеченова как новатора естествознания и впредь будет служить источником прогресса научной мысли.

Л И Т Е Р А Т У Р А

- Анохин П. К. 1958. Внутреннее торможение как проблема физиологии. М.
- Баняикова Н. А. 1955. О роли центральной нервной системы в регуляции процесса всасывания в тонком кишечнике. Дисс. ИЭМ АМН СССР, Л.
- Быков К. М. 1933. Функциональные связи коры головного мозга с внутренними органами. Физиол. журн. СССР, 16, 1.
- Горшкова С. М. 1949. Влияние плео-цекальной области на желчевыделение. В сб.: Нервногуморальная регуляция деятельности пищеварительного аппарата, М.: 203.

Ку р ц и н И. Т. 1949. Роль механорецепторов в регуляции деятельности органов пищеварения. Дисс. ИЭМ АМН СССР, Л.
С е ч е н о в И. М. (1863). Рефлексы головного мозга. Л., 1926.
С е ч е н о в И. М. (1903). К вопросу о влиянии раздражения чувствующих нервов на мышечную работу человека. Избр. труды, М., 1935 : 162.

О МЕХАНИЗМАХ РАННЕЙ МОТОРИКИ В ОНТОГЕНЕЗЕ ЧЕЛОВЕКА

И. А. Вахрамеева и Н. И. Касаткин

И. М. Сеченов, с именем которого тесно связаны первые идеи эволюционной физиологии, принадлежал к тем пионерам в науке, чьи работы показали бесспорное преимущество физиологических методов исследования для познания жизнедеятельности человеческого организма в целом на всех этапах его развития. Доказав с помощью логической и фактической аргументации рефлекторную природу произвольной деятельности человека, И. М. Сеченов впервые подчеркнул важность объективного изучения нервно-психической сферы ребенка в процессе онтогенеза, начиная с первых дней жизни. В исследовании элементарных рефлекторных реакций ребенка лежит, по мысли И. М. Сеченова, ключ к познанию высших форм нервной деятельности человека. Почти все значительные теоретические исследования Сеченова — «Элементы мысли», «Кому и как разрабатывать психологию», «Рефлексы головного мозга» — проникнуты идеей о том, что изучение человеческого мышления «должно неизбежно начинаться с истории возникновения детской мысли из чувствования» (Сеченов, 1878).

Работы И. М. Сеченова стоят у истоков того направления в изучении высшей нервной деятельности детей, которое сложилось в отечественной физиологии главным образом под влиянием идей и экспериментальных работ И. П. Павлова и связано с именами В. М. Бехтерева, Н. И. Красногорского, Н. М. Щелованова и многих других. Образование условных рефлексов у детей, особенности их становления и протекания в зависимости от возраста, сроки физиологического созревания анализаторных систем — этот круг вопросов с начала текущего столетия и до наших дней неизменно привлекает внимание физиологов и педиатров. В последнее десятилетие могучей союзницей физиологов в познании ранних форм и механизмов человеческого поведения стала электрофизиология.

Глубокая мысль Сеченова о пути к познанию механизмов произвольной деятельности человека через изучение простейших реакций ребенка призывает к исследованию не только развития ранних условных рефлексов, но и врожденных рефлекторных реакций, в частности тех двигательных рефлексов, которые обуславливают специфические особенности моторики новорожденных детей.

Моторное поведение человека представляет собой результат работы механизмов различного уровня и сложности. У взрослого здорового человека не представляется возможным выделить из этого сложного комплекса те механизмы, которые определяют первичные двигательные координации, предшествующие «произвольным» движениям. Поэтому исследование моторного поведения новорожденного ребенка приобретает первостепенное теоретическое и практическое значение.

К числу специфических особенностей моторики новорожденных детей следует отнести характерное распределение мышечного тонуса, а также крайнюю обобщенность двигательных реакций детей раннего возраста. Выражением последней является, в частности, типичная для новорожденных детей симметричная двигательная активность рук (Rosenbaum, 1962). Это явление наблюдается также и у детей в возрасте 2—3 месяцев в виде совместных движений рук при хватании предмета (Фигурин и Денисова, 1929; Castner, 1932; Halverson, 1937; Gesell a. Ames, 1947, и др.), а также при выработке условных двигательных рефлексов в виде синхронных, однонаправленных движений обеих рук при действии условного раздражителя (Вахрамеева, 1958). Отмеченные особенности функционирования мускулатуры детей раннего возраста наблюдаются в среднем до 3—4 месяцев, после чего происходит перераспределение мышечного тонуса и одновременно получают распространение изолированные двигательные реакции правой и левой руки.

Специфические особенности функционирования мускулатуры детей первых 3—4 месяцев жизни имеют приспособительное значение. Так, характерное для новорожденных детей распределение мышечного тонуса в виде превалирования тонического напряжения в мышцах-сгибателях обеспечивает специфическую позу и является, по-видимому, одним из механизмов терморегуляции (Аршавский, 1955). Указанные особенности обусловлены уровнем развития центральной нервной системы, а именно преобладанием таламо-паллидарной системы при общей незрелости коры, стриарного тела и пирамидных путей.

подавляющее большинство исследований, посвященных развитию моторики детей раннего возраста и ее особенностям, страдают одним общим недостатком: отсутствием объективных и достаточно тонких и точных методик; экспериментатор обычно только наблюдает и описывает характер двигательной активности.

В педиатрической клинике широко используется субъективная оценка врачом или экспериментатором того сопротивления, которое он встречает при пассивных сгибаниях и разгибаниях конечностей ребенка. В этом случае за меру тонуса принимаются интенсивность протекания рефлекса на растяжение мышцы, определяемая весьма примитивным способом. Исследование рефлексов на растяжение является распространенным методом изучения мышечного тонуса, так как эти рефлексy являются одним из основных механизмов его поддержания; собственно, в реакции мышцы на удлинение и проявляется ее тонус (Liddell a. Sherrington, 1924; Herzog, 1927; Spiegel, 1929; Altenburger, 1937; Broman, 1949; Глебовский, 1958; Кесарева, 1960; Becker, 1960; Коц, 1961, и др.).

Однако оценка интенсивности рефлекса растяжения «на ощупь», конечно, очень приблизительна. Поэтому одним из нас (Вахрамеева, 1958) была сделана попытка измерения у детей сопротивления пассивным движениям с помощью тягового динамометра. Эти измерения производились при выработке условных двигательных рефлексов типа произвольных движений, когда двигательный рефлекс вырабатывался на базе пассивного движения, подкрепляемого биологически значимым агентом. Применение даже такого элементарного приспособления обнаружило интересный феномен: оказалось, что первая стадия образования условных двигательных рефлексов выражается в резком падении сопротивления пассивному движению. Это явление наблюдалось в возрасте 1.5 месяцев, хотя в обычных условиях исчезновение мышечной ригидности наступает в 3—4 месяца. Было высказано предположение, что выработка условных двигательных рефлексов способствует более раннему включению высших отделов центральной нервной системы в управление двигательной функцией, выражением чего является преждевременное исчезновение мышечной гипертонии, носящее временный, эпизодический характер.

В дальнейшем было предпринято электромиографическое исследование рефлексов растяжения двуглавой и трехглавой мышц плеча при пассивных движениях в локтевом суставе у новорожденных детей (Вахрамеева, 1963).

Для отведения мышечных потенциалов использовались поверхностные серебряные электроды, которые попарно фиксировались при помощи манжетки из эластической резины на области *m.m. biceps et triceps brachii*. Регистрация осуществлялась с помощью восьмишлейфного осциллографа типа МПО-2 и четырехканального усилителя переменного тока с симметричными входами. Было обследовано 45 здоровых доношенных новорожденных детей в возрасте от нескольких часов после рождения до 9—12 суток.

Анализ электромиограмм позволил установить типичное для новорожденных распределение электроактивности в сгибателях

и разгибателях рук при последовательном растяжении. Оказалось, что при разгибании руки в растягиваемом сгибателе — двуглавой мышце плеча, как правило, усиливается активность, появляются большие группы биопотенциалов со средней амплитудой 50—150 мкв (рис. 1). Сгибание руки обычно не сопровож-

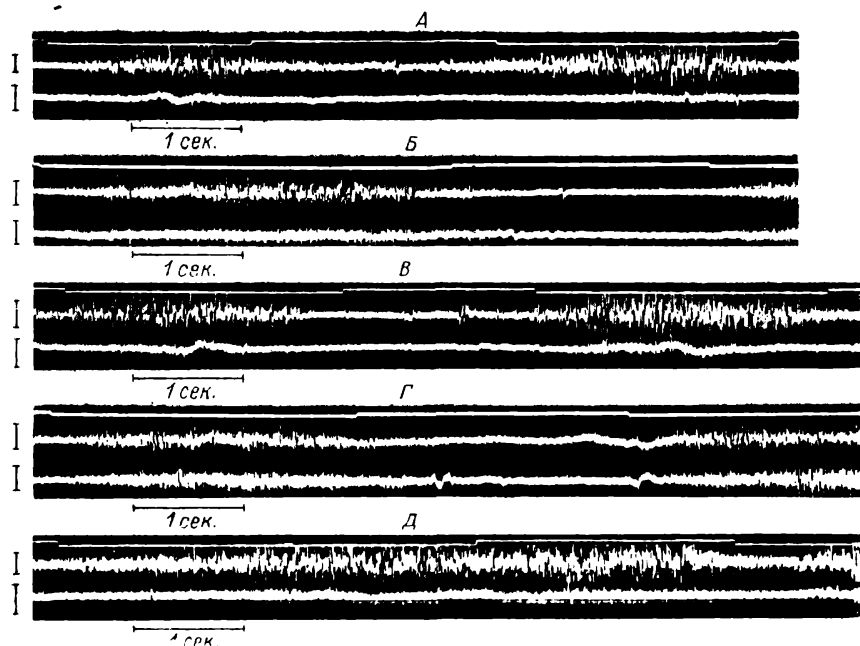


Рис. 1. Электромиографическая регистрация рефлексов растяжения двуглавой и трехглавой мышц плеча у ребенка при пассивных движениях руки в локтевом суставе.

А — через 3 час., Б — через 3 суток, В — через 2 суток, Г — через 5 суток, Д — через 4 суток после рождения. Сверху вниз: отметка пассивного движения (опускание линии соответствует пассивному разгибанию руки, поднятие — сгибанию); ЭМГ, двуглавой и трехглавой мышц. Масштаб усиления (слева) — 50 мкв.

дается изменением электроактивности в растягиваемом разгибателе — трехглавой мышце плеча. Подобное соотношение электроактивности отражает резкое превалирование рефлексов на растяжение сгибателей по сравнению с рефлексам на растяжение разгибателей. Это явление связано с особенностями распределения мышечного тонуса у новорожденных детей и соответствует хорошо известному феномену сгибательной гипертонии. Некоторые исследователи отмечают однако, что повышенное тоническое напряжение мускулатуры, особенно ярко выраженное со стороны

сгибателей, вообще характерно для поворожденных детей, но наступает не сразу после рождения, а по истечении некоторого времени, неодинакового для разных детей (Пейпер, 1962; Rosenbaum, 1962). Это положение, высказанное на основе наблюдений и оценки «на ощупь» сопротивления пассивным движениям, было подтверждено нами (Вахрамеева, 1963) при электромиографическом исследовании рефлексов растяжения в первые часы после рождения ребенка. Было показано, что у этих детей пассивные движения в локтевом суставе не сопровождаются возникновением биопотенциалов в исследуемых мышцах, т. е. для них характерно

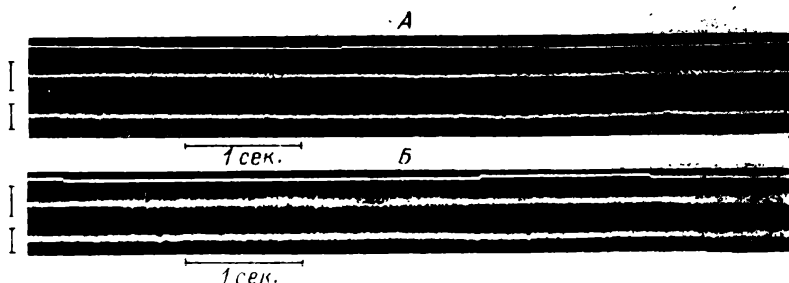


Рис. 2. Электромиографическая регистрация рефлексов растяжения сгибателей и разгибателей плеча у детей в первые часы после рождения.

А — через 7 час., Б — через 8 час. после рождения. Остальные обозначения те же, что на рис. 1.

отсутствие рефлексов на растяжение как сгибателей, так и разгибателей (рис. 2). Этот период может продолжаться у разных детей от 3 до 10 час. после рождения. По-видимому, акт рождения ребенка — «натальный биостарт», качественное изменение среды обитания и способа питания, воздействие на рецепторы потоков новых раздражений — все это оказывает влияние на центральные механизмы, определяющие особенности моторики и распределения мышечного тонуса. Для восстановления «расшатанных» координационных отношений необходимо некоторое время, не одинаковое для различных детей. Естественно, что для недоношенных, физиологически незрелых детей длительность этого времени значительно возрастает по сравнению с нормой. Исследование, проведенное нами на группе из 30 детей, недоношенных на 3—6 недель и весом не менее 2000 г, показало, что у них только через 1—2 недели после рождения устанавливается типичное для детей раннего возраста распределение электроактивности в мышцах-антагонистах плеча при растяжении.

В связи с тем, что одним из проявлений взаимозависимой активности симметричных мышц левой и правой конечностей

являются перекрестные рефлексy на растяжение, было принято их изучение у новорожденных детей наряду с собственными рефлексами на растяжение. Мы предположили, что подобное исследование может пролить свет на механизмы синхронной двигательной активности рук у новорожденных детей. Эта серия экспериментов с электромиографическим и электромеанографическим способами регистрации была проведена на 25 новорожденных детях. Биопотенциалы отводились с помощью поверхностных электродов, наложенных на область двуглавой и трехглавой мышц обеих рук. Ребенок помещался между двумя сагиттально расположенными плоскостями; предплечья прибинтовывались к легким планкам, соединенным с ручками вращения неподвижно закрепленных на плоскостях потенциометров. Такая система обеспечивала возможность движений лишь в сагиттальной плоскости и регистрацию на пленке путем подключения потенциометров в цепи вибраторов типа 1 или 2.

Исследование электроактивности симметричных мышц-антагонистов при растяжении путем пассивного сгибания и разгибания рук показало, что при этом, как правило, возникает не только собственные, но и перекрестные рефлексy в виде активных движений «интактной» руки и появления электроактивности в исследуемых мышцах последней. Благодаря тому, что рефлексy на растяжение сгибателей у новорожденных детей хорошо выражены, а рефлексy на растяжение разгибателей почти полностью отсутствуют, наблюдается главным образом сгибательный перекрестный рефлекс, а именно при разгибании данной руки и при наличии собственного рефлекса на растяжение сгибателя имеет место активное сгибание противоположной руки и появление электроактивности в двуглавой мышце последней (рис. 3).

Особое внимание следует обратить на тот факт, что временные соотношения в протекании собственных и перекрестных рефлексов зависят от интенсивности собственных рефлексов растяжения. Так, если собственный рефлекс на растяжение двуглавой мышцы хорошо выражен, т. е. отмечается значительное сопротивление пассивному разгибанию, и амплитуда биопотенциалов, преобладающих в данной группе, соответствует 100—150 мкв, то сгибание контралатеральной конечности осуществляется сразу же, и биопотенциалы в симметричном сгибателе возникают одновременно с их появлением в растягиваемом сгибателе. В этом случае симметричные мышцы функционируют как синергисты.

Если собственный рефлекс на растяжение двуглавой мышцы выражен слабо (наблюдается незначительное сопротивление пассивному движению и амплитуда биопотенциалов не превышает 50—70 мкв), то перекрестный рефлекс либо вовсе отсутствует, либо находится в других временных отношениях с собственным рефлексом на растяжение. В последнем случае движение противоположной руки и появление потенциалов действия в соответствующей

щей двуглавой мышце наблюдается в то время, когда собственный рефлекс растяжения уже заторможен, т. е. в этом случае симметричные мышцы функционируют как антагонисты (рис. 4).

Исходя из того обстоятельства, что уровень протекания рефлексов на растяжение является мерой тонического напряжения исследуемых мышц, можно сделать заключение, что на фоне повышенного тонического напряжения мускулатуры симметрич-

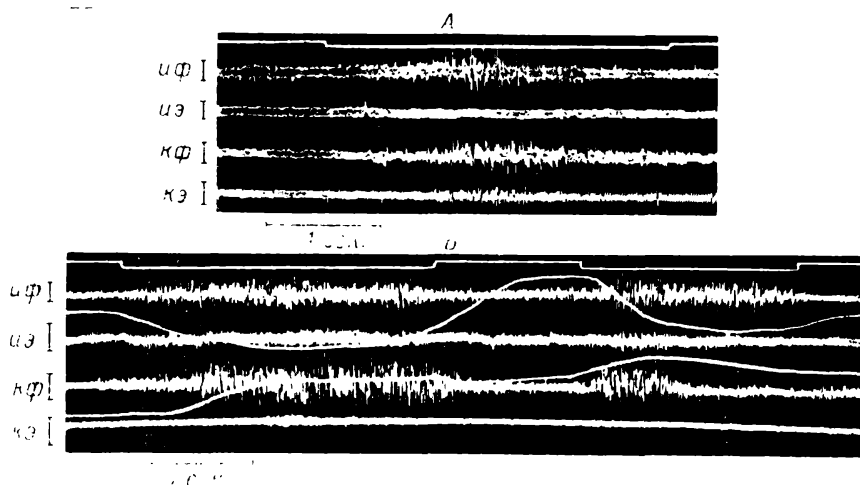


Рис. 3. Электромиографическая регистрация собственных и перекрестных рефлексов растяжения у ребенка на фоне повышенного тонического напряжения исследуемых мышц.

А — через 3 суток, Б — через 5 суток после рождения. Сверху вниз: отметка пассивного движения; ЭМГ растягиваемой двуглавой мышцы (ипсилатеральный флексор, иФ); механограмма правой руки; ЭМГ растягиваемой трехглавой мышцы (ипсилатеральный экстензор, иЭ); ЭМГ двуглавой мышцы (кФ); механограмма; ЭМГ трехглавой мышцы (кЭ) левой (контралатеральной) конечности. Масштаб усиления (слева) — 50 мкв.

ные мышцы функционируют как синергисты, а при снижении мышечного тонуса могут функционировать как антагонисты. В обоих случаях механизмом этих двигательных координаций являются перекрестные проприоцептивные рефлексy.

Наблюдается поразительный параллелизм с той картиной моторной активности, которая характерна для детей раннего возраста в условиях свободного поведения. До 3—4-месячного возраста на фоне повышенного тонуса мускулатуры, главным образом сгибательной, наблюдается синхронная двигательная активность левой и правой рук, обусловленная синергичным функционированием симметричных мышц. Исчезновение физиологической ригидности сопровождается одновременно распро-

странением изолированных движений рук, которые в значительной мере обусловлены возможностью реципрокного взаимодействия симметричных мышц. Сопоставляя эти факты, можно предположить, что перекрестные рефлексy растяжения в условиях свободной поведени ребенка первых месяцев жизни в значительной степени обуславливают различные формы взаимозависимой активности верхних конечностей.

Несомненно, что удельный вес проприоцептивных рефлексов растяжения в организации распределения и регуляции величины

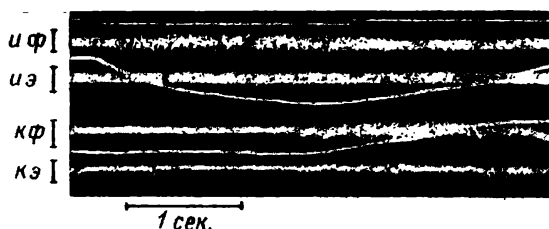


Рис. 4. Электромиографическая регистрация собственных и перекрестных рефлексов растяжения при снижении тонического напряжения исследуемых мышц.

Ребенок через 8 суток после рождения. Обозначения те же, что на рис. 3.

тонического напряжения в различных мышечных группах, а также в формировании двигательных координаций с возрастом ребенка значительно понижается. Включение в управление двигательной функцией высших отделов центральной нервной системы приводит к относительному подавлению проприоцептивных механизмов регуляции мышечного тонуса, что выражается в ослаблении тонического напряжения в сгибательной мускулатуре и общем перераспределении мышечного тонуса. Этот процесс удалось наблюдать в экспериментальных условиях в виде резкого падения сопротивления пассивному движению при выработке условных двигательных рефлексов у детей в возрасте 1.5 месяцев (Вахрамеева, 1958).

Однако сопоставление специфических особенностей моторики новорожденных детей с характером протекания собственных и перекрестных рефлексов растяжения в различных мышечных группах позволяет заключить, что в течение по крайней мере 10—12 дней после рождения механизм проприоцептивных рефлексов является ведущим в регуляции мышечного тонуса и формировании ряда двигательных координаций.

Л И Т Е Р А Т У Р А

- Аршавский И. А. 1955. К физиологическому анализу особенностей позы (мышечного тонуса) у новорожденных детей в связи с обоснованием гигиенически рациональной одежды для них. Педиатрия, 4 : 49.
- Вахрамеева И. А. 1958. Развитие условных двигательных рефлексов типа так называемых произвольных движений у детей первых месяцев жизни. ДАН СССР, 123, 5 : 944.
- Вахрамеева И. А. 1963. Электромиографическое исследование рефлексов растяжения сгибателей и разгибателей верхних конечностей новорожденного ребенка. Физиол. журн. СССР, 49, 4 : 449.
- Глебовский В. Д. 1958. Данные о рефлексах при растяжении разгибательных мышц в раннем постнатальном онтогенезе. Физиол. журн. СССР, 44, 4 : 334.
- Кесарева Е. П. 1960. Тонус скелетных мышц и его регуляции у здорового человека. Минск.
- Кодц Я. М. 1961. Баланс тонуса покоя мышц-антагонистов туловища (у детей и взрослых). Автореф. дисс., М.
- Пейпер А. 1962. Особенности деятельности мозга ребенка. Л.
- Сеченов И. М. (1878). Элементы мысли. Избр. произв., М., 1952.
- Фигурин Н. Л. и М. П. Денисова (1929). Этапы развития поведения детей в возрасте от рождения до одного года. М.—Л. 1949.
- Altenburger K. 1937. Elektrodiagnostik. In: Bumke. O. und Foerster O. Handbuch der Neurologie. Berlin.
- Becker R. O. 1960. The electrical response of human skeletal muscle to passive stretch. J. Bone a. Joint Surg., 42—A, 6 : 1091.
- Broman L. 1949. Electromyo-mechanographic registrations of passive movements in normal and pathological subjects. Acta Psych. et Neurol. Scand., 53, suppl. : 1—63.
- Castner B. M. 1932. The development of fine prehension in infancy. Genetic psychology monographs, 12, 2 : 105.
- Gesell A. a. L. B. Ames. 1947. The development of handedness. J. Genet. Psychol., 70 : 155.
- Halverson H. M. 1937. Studies of the grasping responses of early infancy. J. Genet. Psychol., 51 : 371.
- Herzog F. 1927. Ueber die myostatische Innervation antagonistischer Muskeln. Dtsch. Ztschr. Nervenheilk., 96 : 22.
- Liddell E. G. T. a. C. S. Scherrington. 1924. Reflexes in response to stretch (myostatic reflexes). Proc. Roy. Soc., 96 : 212.
- Rosenbaum S. 1962. Die neurologische Untersuchung des Neugeborenen. Dtsch. Med. Wschr., 87, 6 : 277.
- Spiegel E. A. 1929. Zur Methodik der Tonus-untersuchung am Menschen. Ztschr. ges. Neurol., 122 : 475.

СОДЕРЖАНИЕ

	Стр.
Д. Г. К в а с о в. «Рефлексы головного мозга» И. М. Сеченова и русская физиологическая наука XVIII и первой половины XIX столетия	3
Л. Г. В о р о н и н. Основополагающие идеи материалистического учения о деятельности мозга	16
Д. А. Б и р ю к о в. Эволюционные идеи И. М. Сеченова и некоторые вопросы физиологии нервной деятельности	27
Б. Г. А н а н ь е в. «Рефлексы головного мозга» И. М. Сеченова и современная психология	38
Э. А. А с р а т ь я н. Тонические условные рефлексы как форма целостной деятельности мозга	49
Н. В. Г о л и к о в. Центральное торможение, трофическое действие нервных импульсов и механизмы нервной деятельности	59
Э. Ш. А й р а п е т ь я н ц и А. С. Б а т у е в. Сеченовские идеи о роли мышечного чувства в анализе пространства и их экспериментальная разработка	73
М. М. К о л ь ц о в а. Развитие идей И. М. Сеченова о формировании образа предмета у ребенка	90
П. А. К и с е л е в. Проблема центрального торможения в трудах И. М. Сеченова	97
С. Е. Р у д а ш е в с к и й. Условия возникновения и механизм развития сеченовского торможения	104
М. М. Х а н а н а ш в и л и. О структурной организации ориентировочно-исследовательского рефлекса	121
Н. П. Б е х т е р е в а. Некоторые данные о глубоких структурах мозга человека. Кортиково-подкорковые реакции большого мозга	133
Э. Ш. А й р а п е т ь я н ц. Сеченовские прогнозы о внутренних анализаторах и современное состояние знаний о них	150
А. В. Р и к л ь. К развитию идей И. М. Сеченова о влиянии чувствительных нервов на работоспособность органа	162
И. А. В а х р а м е е в а и Н. И. К а с а т к и н. О механизмах ранней моторики в онтогенезе человека	173



CONTENTS

	Pages
D. G. Kvasov. «Brain Reflexes» of I. M. Sechenov and Russian physiological science of the XVIII and the first half of the XIX century	3
L. G. Voronin. The fundamental ideas of materialistic study on the brain activity	16
D. A. Biryukov. I. M. Sechenov evolutionary ideas and some problems of the physiology of the nervous activity	27
B. G. Anan'ev. I. M. Sechenov's «Brain Reflexes» and the present day psychology	38
E. A. Asratyan. Tonic conditioned reflexes as a form of integrated brain activity	49
N. V. Golikov. Central inhibition, trophic action of nerve impulses and mechanisms of nervous activity	59
E. Sh. Aĭrapet'iyants and A. S. Batuev. Sechenov conceptions on the role of muscle sense in space analysis and their experimental elaboration	73
M. M. Koltsova. The elaboration of I. M. Sechenov's conceptions on the formation of an object image in a child	90
P. A. Kiselev. The problem of central inhibition in I. M. Sechenov's works	97
S. E. Rudashevskii. The conditions of the origin and the mechanism of the development of Sechenov inhibition	104
M. M. Khananashvili. On the structural organization of investigatory reflex	121
N. P. Bekhtereva. Some data on the deep structures of a human brain. Cortical-subcortical reactions of a brain in disorder	133
E. Sh. Aĭrapet'iyants. Sechenov prognoses on the internal analysors and the present state of knowledge about them . .	150
A. V. Rikkl. On the elaboration of I. M. Sechenov conception on the influence of sense nerves on the efficiency of an organ . .	162
I. A. Vakhrameeva and N. I. Kasatkin. On the mechanisms of early motions in the ontogenesis of man	173



СОЗНАНИЕ И РЕФЛЕКС

*Утверждено к печати
Объединенным научным советом
«Физиология человека и животных»
Академии наук СССР*

Редактор издательства *Н. И. Арронет*
Художник *В. В. Грибакин*
Технический редактор *Г. П. Арефьева*
Корректоры *М. А. Горилас* и *Н. И. Журавлева*

Сдано в набор 2/IX 1965 г. Подписано к печати
20/XII 1965 г. РИСО АН СССР № 6—77В. Формат
бумаги 60×90^{1/16}. Бум. л. 5^{3/4}. Печ. л. 11^{1/2} + 1 вкл.
(^{1/8} печ. л.) = 11.62 усл. печ. л. Уч.-изд. л. 12.64.
Изд. № 2703. Тип. вак. № 472. М-60111. Тираж 5000

Цена 89 коп.

Ленинградское отделение издательства «Наука»
Ленинград, В-164, Менделеевская лин., д. 1

1-я тип. издательства «Наука»
Ленинград, В-34, 9 линия, д. 12