

П. К. АНОХИН

Узловые вопросы  
теории  
функциональной  
системы



ИЗДАТЕЛЬСТВО • НАУКА •



612  
H 697

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ОТДЕЛЕНИЕ ФИЗИОЛОГИИ

П. К. АНОХИН

УЗЛОВЫЕ ВОПРОСЫ  
ТЕОРИИ  
ФУНКЦИОНАЛЬНОЙ  
СИСТЕМЫ

273751 фон

На дом не выдаётся

БИБЛИОТЕКА  
Инв. № 273751  
СПЕЦИАЛЬНОГО ПОДРАЗДЕЛЕНИЯ



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»

МОСКВА 1980

**П. К. Анохин. Узловые вопросы теории функциональной системы. М.: Наука, 1980. 196 с.**

Монография содержит избранные труды выдающегося советского физиолога, ученика И. П. Павлова, лауреата Ленинской премии академика АН СССР и АМН СССР Петра Кузьмича Анохина (1889—1974). В книгу включены наиболее важные статьи, развивающие представления об основных принципах теории функциональных систем, созданной автором. Рассматриваются основополагающие факторы интеграции физиологических функций и их компенсации при различного рода нарушениях.

Редакционная коллегия:

**В. В. АНДРИАНОВ, К. А. ВОЛКОВА, К. В. СУДАКОВ**  
(ответственный редактор), **А. М. УГОЛЕВ,**  
**С. Н. ХАЮТИН, А. И. ШУМИЛИНА**

А  $\frac{50300-116}{055(02)-80}$ -546-80, кв. 2 2007 000 000

© Издательство «Наука», 1980



## ПРЕДИСЛОВИЕ

Монография «Узловые вопросы теории функциональной системы» содержит ряд статей лауреата Ленинской премии академика АН СССР и АМН СССР Петра Кузьмича Анохина (1898—1974), посвященных разработке основополагающих проблем теории функциональных систем. Разработанная П. К. Анохиным теория функциональных систем организма явилась крупным вкладом в творческое развитие отечественной физиологии, связанной с именами И. М. Сеченова и И. П. Павлова. В настоящее время эта теория завоевала признание не только на Родине ее создателя, но и далеко за ее пределами. Настоящая монография имеет цель познакомить читателя с основными положениями этой теории.

Ввиду ограниченного объема книги в нее помещены только некоторые из основных публикаций П. К. Анохина, характеризующие разные аспекты функциональной системы, ее генез и развитие. В последние годы своей жизни П. К. Анохин чувствовал настоятельную необходимость представить теорию в ее различных ракурсах и на разных уровнях ее организации в специальной монографии, но внезапная кончина помешала осуществлению этого замысла.

Теория функциональной системы П. К. Анохина возникла как закономерный этап развития физиологии. Она пришла на смену рефлексорной теории приспособительной деятельности организма, оказавшей столь плодотворное влияние на прогресс физиологической науки во всех ее аспектах. Главным постулатом рефлексорной теории явилось ведущее значение стимула, вызывающего через возбуждение соответствующей рефлексорной дуги рефлексорное действие и только действие. Наивысшего расцвета рефлексорная теория получила в учении И. П. Павлова



о высшей нервной деятельности. Известно, что теория высшей нервной деятельности не затрагивает механизмов целенаправленного поиска животным специальных раздражителей внешней среды для удовлетворения возникшей потребности.

И. П. Павлов пытался преодолеть ограниченность рефлекторной теории, введя понятие принципа системности. Этот принцип прежде всего нашел свое отражение в свойствах открытого им динамического стереотипа. В статье «Ответ физиолога психологам» [1932] он прямо заявил, что «человек есть, конечно, система (грубее говоря — машина), как и всякая другая в природе, подчиняющаяся неизбежным и единым для всей природы законам, но система в горизонте нашего научного видения, единственная по высочайшему саморегулированию... система в высочайшей степени саморегулирующаяся, сама себя поддерживающая, восстанавливающая...».

Именно эти мысли И. П. Павлова и были развиты П. К. Анохиным в теории функциональной системы. Исходной предпосылкой к формированию представлений о системной организации приспособительной деятельности организма послужили опыты с анастомозированием гетерогенных нервных стволов. Их результаты показали, что восстановление нарушенных функций путем «переучивания» нервных центров происходит под влиянием постоянной импульсации, идущей от рецепторов новой периферии, являющейся обратной афферентацией. При достижении полезного результата она становится «санкционирующей», способствующей закреплению этого результата, а сам результат является системообразующим фактором. Установлением роли обратной афферентации в деятельности различных функциональных систем П. К. Анохиным был значительно развит принцип саморегуляции физиологических функций. Впоследствии это нашло широкое развитие в так называемых сервомеханизмах и в кибернетических принципах, разработанных Н. Винером.

Не менее значимые предпосылки для разработки теории функциональных систем были связаны и с рядом нерешенных проблем физиологии высшей нервной деятельности, которая строилась на ведущем значении рефлекторного принципа, оставляя практически без ответа по крайней мере два принципиально важных вопроса: почему животные не только реагируют на определенные



стимулы, вызывающие у них реакции, но подчас сами активно ищут специальные (например, пищевые, половые и др.) раздражители внешнего мира. Как животные исправляют ошибки своей поведенческой деятельности.

И. П. Павлов близко подошел к изучению механизмов целенаправленной деятельности животных. В статье «Рефлекс цели» он писал: «Рефлекс цели имеет огромное жизненное значение, он — основная форма жизненной энергии каждого из нас... Вся жизнь, все ее улучшения, вся ее культура делается рефлексом цели, делается только людьми, стремящимися к той или другой поставленной ими себе в жизни цели... Наоборот, жизнь перестает привязываться к себе, как только исчезает цель...». Он подчеркивал, что рефлекс цели формируется на базе «основных влечений» организма, таких, как голод, страх, половое возбуждение и др. К сожалению, представления И. П. Павлова о «рефлексе цели» не получили широкого развития в его школе.

Ответы на указанные вопросы оказалось возможным представить после того, как П. К. Анохиным было введено в физиологию понятие «результат действия». Именно результат как системообразующий фактор позволил с материалистических позиций приступить к изучению конкретных физиологических механизмов постановки цели к действию и всех тех процессов, которые приводят к удовлетворению основных биологических, а у человека — социальных потребностей.

С точки зрения П. К. Анохина, функциональные системы — это динамические, саморегулирующиеся организации, деятельность всех составных элементов которых способствует получению жизненно важных для организма приспособительных результатов. Центральным системообразующим фактором каждой функциональной системы является результат ее деятельности, определяющий в целом для организма нормальные условия течения метаболических процессов. В живом организме можно условно выделить четыре группы приспособительных результатов:

1. Ведущие показатели внутренней среды, определяющие нормальный метаболизм тканей.
2. Результаты поведенческой деятельности, удовлетворяющие основные биологические потребности.
3. Результаты стадной деятельности животных, удовлетворяющие потребности сообщества.



4. Результаты социальной деятельности человека, удовлетворяющие его социальные потребности, обусловленные его положением в определенной общественно-экономической формации.

Поскольку в целом организме существует множество полезных приспособительных результатов, обеспечивающих различные стороны его обмена веществ, целый организм существует благодаря совокупной деятельности многих функциональных систем. В настоящее время мы имеем все основания говорить об иерархии различных функциональных систем организма, которая, как подчеркивал П. К. Анохин, представляет собой не что иное, как иерархию отдельных результатов деятельности этих систем.

Любая функциональная система, согласно представлениям П. К. Анохина, включает следующие общие, универсальные для разных систем узловые механизмы.

1. Полезный приспособительный результат как ведущий пункт функциональной системы.

2. Рецепторы результата.

3. Обратная афферентация от рецепторов результата к центральным образованиям функциональной системы.

4. Центральная архитектура, представляющая избирательное объединение нервных элементов различных уровней.

5. Исполнительные соматические, вегетативные и эндокринные компоненты, включая организованное целенаправленное поведение.

Центральная архитектура целенаправленного поведенческого акта, согласно П. К. Анохину, развертывается последовательно и включает следующие узловые механизмы.

**Афферентный синтез.** Как правило, мотивационные возбуждения приходят в тесное взаимодействие с возбуждениями, обусловленными действием на организм внешних обстановочных и специальных пусковых раздражителей, это взаимодействие строится на основе доминантных взаимоотношений. В каждом конкретном случае может доминировать либо сформированное на основе внутренней потребности возбуждение, либо возбуждение, обусловленное воздействием на организм внешних раздражителей. Каждое из этих возбуждений в построении целенаправленной деятельности использует механизмы



генетической и индивидуальной памяти. Именно на этой стадии целенаправленного поведенческого акта на отдельных нейронах центральной нервной системы, прежде всего коры больших полушарий, осуществляются различные виды конвергенции возбуждений: мультисенсорное, мультибиологическое, сенсорно-биологическое и др. Как отмечал П. К. Апохин, на стадии афферентного синтеза решается вопрос «что делать?» Какую линию поведения выбрать. Стадия афферентного синтеза завершается принятием решения.

**П р и н я т и е р е ш е н и я.** В отличие от стадии афферентного синтеза эта стадия целенаправленного поведенческого акта характеризуется выбором ведущей для данного момента времени «линии поведения».

**Ф о р м и р о в а н и е а к ц е п т о р а р е з у л ь т а т а д е й с т в и я.** Эта стадия целенаправленного поведенческого акта по существу и определяет процесс постановки цели к действию, высшую мотивацию в широком смысле. Следует подчеркнуть, что этот процесс практически целиком строится на генетических и индивидуально приобретенных механизмах памяти. Именно доминирующая мотивация «вытягивает» в аппарате акцептора результата действия весь накопленный опыт до конечного, удовлетворяющего лежащую в ее основе потребность, создавая определенную модель или программу поведения. С этих позиций модель акцептора результата действия представляет доминирующую потребность организма, трансформированную в форме опережающего возбуждения в своеобразный комплексный «рецептор» соответствующего подкрепления.

Не трудно заметить, что теория функциональной системы решает весь вопрос постановки цели к действию с материалистических позиций. Формированию акцептора результата действия предшествуют материальные процессы возникновения ведущей потребности и на основе афферентного синтеза и принятия решения к действию — процесс формирования доминирующей мотивации. Игнорирование этих факторов системной организации поведения сплошь и рядом приводит к идеалистическому выводу о том, что цель первично рождается самим мозгом, его внутренними механизмами.

Стадия формирования акцептора результата действия динамически последовательно сменяется формированием



самого целенаправленного действия. Однако ему предшествует стадия, когда действие уже сформировано как центральный процесс, но внешне еще не реализуется.

**Эфферентный синтез.** На этой стадии за счет центральных возбуждений осуществляется прежде всего динамическое объединение соматических и вегетативных функций в целостный поведенческий акт. Поскольку эта стадия предшествует собственно действию, она включает в себя в первую очередь динамическую интеграцию соматических и вегетативных компонентов, обеспечивающую позиционные возбуждения. Завершаясь в каждом случае определенным «эффекторным интегралом», эта стадия поведенческого акта и приводит к целенаправленному действию.

**Целенаправленное действие.** На этой стадии осуществляется динамическое взаимодействие соматических, вегетативных и эндокринных реакций, обеспечивающих взаимодействие животного с раздражителями внешнего мира. Целенаправленное поведение постоянно находится под контролем соответствующих механизмов акцептора результата действия за счет непрерывно поступающей от мышечных проприорецепторов потоков обратной афферентации от собственно осуществляемого действия. Кроме того, динамически по различным параметрам происходит оценка этапных результатов совершаемого действия. За счет процессов постоянного сравнения этапов поведения и его результатов во внешней среде и коррекции афферентного синтеза с помощью ориентировочно-исследовательской реакции осуществляется удовлетворение доминирующей потребности — достижение конечного приспособительного результата. Целенаправленный поведенческий акт, таким образом, заканчивается последней санкционирующей стадией.

**Санкционирующая стадия поведенческого акта.** Здесь при действии на организм раздражителя, удовлетворяющего ведущую потребность (подкрепление в общепринятом смысле), параметры достигнутого результата через возбуждение соответствующих рецепторов вызывают потоки обратной афферентации. Если характер обратной афферентации соответствует ранее запрограммированным качествам подкрепляющего раздражителя в акцепторе результатов действия, то с



удовлетворением ведущей потребности данный поведенческий акт заканчивается.

Таким образом, в отличие от рефлекторной теории теория функциональной системы выдвигает принципиально новые положения формирования целенаправленного поведения.

Устраняется примат исключительного значения внешних стимулов в поведении. Поведение живых существ с этих позиций определяется внутренними потребностями, генетическим и индивидуально накопленным опытом, действием обстановочных раздражителей, которые создают «предпусковую интеграцию», вскрываемую внешними стимулами.

Системное возбуждение, формирующее целенаправленный поведенческий акт, развертывается не линейно, а с опережением реальных результатов поведенческой деятельности. Это создает условия для сравнения достигнутых результатов с запрограммированными на основе предшествующего опыта их свойствами и позволяет животным и человеку корректировать целенаправленный акт и исправлять ошибки своей поведенческой деятельности.

Целенаправленный поведенческий акт не заканчивается действием, как это постулирует классическая рефлекторная теория, а завершается полезным приспособительным результатом, удовлетворяющим доминирующую потребность.

П. К. Анохин неоднократно подчеркивал, что полезный результат — подлинный системообразующий фактор, переводящий неупорядоченное множество компонентов в систему. Это обстоятельство радикально отличает теорию функциональной системы от других теорий систем, поскольку в них не вскрыт системообразующий фактор. Операциональная архитектоника функциональной системы придает ей конкретный научный характер. Благодаря этому создается возможность проникнуть во внутреннюю структуру любой системы с целью ее изучения и приложения к деятельности «больших систем» даже социально-экономического уровня. Таким образом, функциональная система действительно представляет универсальную модель для понимания и построения любой системы в различных классах явлений, включая организмы, машины и социально-экономические организации. Преимущество общей теории функциональной системы перед другими



теориями систем и «системных подходов» состоит именно в том, что она представляет конкретные возможности для системного анализа различных классов явлений природы и общества. Наряду с этим функциональная система является связующим звеном между синтетическим и аналитическим уровнем исследований.

Вся научно-исследовательская деятельность П. К. Анохина была целиком посвящена разработке тонких физиологических механизмов и свойств функциональной системы как интегрального образования. Эти исследования охватили эволюцию функциональной системы, ее тонкие нейрофизиологические механизмы, морфологию и нейрохимию. Изучение становления механизмов функциональной системы в период онтогенетического развития организма позволило П. К. Анохину сформулировать новый принцип индивидуального развития — «системогенез». Согласно этому принципу онтогенетическое развитие характеризуется системностью и избирательностью. Первыми в онтогенезе созревают функциональные системы, обеспечивающие животному наиболее важные ранние приспособительные функции.

П. К. Анохин создал новое научное направление — «функциональную нейрохимию». Под этим он понимал изменения химических реакций в центральной нервной системе в процессе выполнения специфических приспособительных функций.

Экспериментальные данные о множественной конвергенции восходящих возбуждений различной модальности на одних и тех же нейронах головного мозга позволили П. К. Анохину сформулировать новое представление об интегративной деятельности нейронов.

Теория функциональной системы позволила с материалистических позиций приступить к изучению проблемы цели, проблемы, которая много лет была привилегией психологов. П. К. Анохин установил, что механизм сопоставления интегрированных признаков акцептора результата действия с реально полученной сигнализацией о параметрах достигнутых результатов наделен еще одним важным качеством — эмоциональным компонентом удовлетворенности или неудовлетворенности. Этот фактор является дополнительным стимулом к поиску новых программ, обеспечивающих достижение поставленной цели. Как правило, полное совпадение свойств акцептора ре-



зультата действия с сигнализацией о результате действия всегда сопровождается положительными эмоциями, санкционирующими успех совершенного действия. Наоборот, любое «рассогласование» — источник биологически отрицательных эмоций, способствующих быстрейшему удовлетворению возникших потребностей. Такое представление, согласно которому эмоции позволяют организму оценить потребности и возможности их удовлетворения, легли в основу выдвинутой П. К. Анохиным оригинальной биологической теории эмоций.

Использование теории функциональной системы как метода для анализа саморегуляторных приспособлений организма в условиях патологии дало возможность П. К. Анохину сформулировать основные черты компенсации нарушенных функций при некоторых хирургических вмешательствах и для ряда заболеваний. На основе теории функциональной системы впервые в физиологии и патологии были вскрыты механизмы компенсаторных приспособлений при удалении легкого. Было показано, что компенсация охватывает при этом такие исполнительные аппараты функциональной системы дыхания, как сердце, форменные элементы крови, насыщение эритроцитов гемоглобином, буферные свойства крови и т. д. Точно так же были раскрыты механизмы приспособления и устойчивости функциональных систем в экстремальных условиях, т. е. на границе патологических состояний. Материалы этих работ дали возможность представить основные правила формирования защитных приспособлений организма к экстремальным условиям.

Многолетние исследования физиологических свойств барорецепторов дуги аорты позволили П. К. Анохину сформулировать теорию патогенеза нейрогенной формы гипертонической болезни и установить роль эмоциональных стрессов в ее формировании.

П. К. Анохиным разработаны оригинальные представления о механизме избирательного действия наркотиков и психотропных средств на корково-подкорковые взаимоотношения. Им постулирована концепция о пейсмекерном принципе построения мотиваций и психопатологических синдромов. Как полагал П. К. Анохин, именно эти пейсмекеры обладают повышенной избирательной чувствительностью к фармакологическим агентам, благодаря чему вторично включается весь комплекс нервных свя-



зей, находящийся с ними в тесных функциональных взаимоотношениях.

П. К. Анохин всегда стремился на основе методологии диалектического материализма философски осмыслить применение разрабатываемой теории функциональной системы к проблемам высшей нервной деятельности. Его философские представления об опережающем отражении действительности значительно расширили теорию отражения вообще. Исключительно ценны оригинальные представления П. К. Анохина об отражении пространственно-временного континуума внешнего мира в континууме химических реакций мозга.

Разработанный П. К. Анохиным системный подход к анализу изучаемых явлений получил широкое распространение в различных областях науки. Особенно плодотворно оказалось его применение в кибернетике и бионике. Он позволил приступить к моделированию автоматов, осуществляющих целенаправленные операции на основе предвидения будущих результатов и оценки их параметров.

Теория функциональной системы имеет качественное отличие и от других направлений системного подхода. Функциональные системы — динамически работающие организации. Их деятельность определяется полезным для системы и организма в целом результатом. В функциональных системах отражается диалектическое сочетание аналитических и синтезических процессов. Системный подход, основанный на теории функциональных систем, позволяет изучать системные взаимоотношения организма и среды его обитания в тесных взаимосвязях гомеостатических и поведенческих результатов.

Таким образом, преимущества системного подхода по сравнению с другими методологическими принципами изучения функций живого организма, в первую очередь по сравнению с рефлекторным принципом, очевидны. Теория функциональной системы с новых позиций определяет роль рецепции. Одни и те же рецепторы, включенные в различные функциональные системы, могут служить достижению различных полезных для организма результатов. Так, например, зрительная рецепция может обслуживать как пищевую, так и половую и оборонительную функциональные системы. При сохранении общих рецепторных свойств рецепторы в различных функ-



циональных системах приобретают качественные особенности. Кроме того, в одних и тех же функциональных системах рецепторы могут выполнять различные функции. Они могут оценивать пусковое действие внешней среды (пусковая афферентация), исходную потребность. Наряду с этим они включаются в оценку достигнутых результатов по удовлетворению возникающих на основе восприятия внешних или внутренних раздражений потребностей.

Теория функциональной системы по-новому подходит к пониманию механизмов поведения, в частности целенаправленной деятельности.

Распространенная в настоящее время рефлекторная теория исходит из постулата, что все формы поведенческой деятельности животных и человека определяются действием специальных внешних стимулов, которые через возбуждения определенных нервных элементов, составляющих рефлекторную дугу, приводят к ответному действию. По сравнению с рефлекторной теорией теория функциональной системы не останавливается на эффекторном действии, а распространяет свое влияние дальше до результата поведенческой деятельности включительно. В отличие от рефлекторной теории теория функциональной системы дает удовлетворительное объяснение феномену активного поиска животными и человеком специальных раздражителей внешней среды. С точки зрения этой теории биологические, а для человека в первую очередь социальные потребности являются ведущими факторами целенаправленного поведения. Именно они направляют индивидуум на поиск специальных удовлетворяющих эти потребности факторов внешнего мира и определяют постоянную оценку достигнутого жизненно-важного результата.

Рефлекторный принцип, таким образом, не отвергается сам по себе теорией функциональной системы. Он включается как компонент в целостные системные организации. Эти различия выступают особенно отчетливо, если сравнить рефлекторную дугу с архитектурой функциональной системы. В отличие от дуги рефлекса центральная архитектура функциональной системы включает такие отсутствующие у рефлекса звенья, как афферентный синтез, принятие решения, предвидение результатов действия и, наконец, что самое главное, результат и его оценку за счет обратной афферентации.



Теория функциональной системы, кроме того, меняет сложившиеся в физиологии представления о возбуждении и торможении в центральной нервной системе. Она заставляет рассматривать эти процессы не вообще, а приуроченно к отдельным узловым механизмам системы.

В настоящее издание избранных трудов П. К. Анохина включены работы, в наибольшей степени отражающие динамику 40-летней разработки и развития важнейших аспектов теории функциональных систем. Некоторые работы даются с небольшими редакционными сокращениями. Редакционная коллегия сочла возможным опубликовать эти труды без списка цитируемой литературы.

Член-корреспондент АМН СССР профессор  
К. В. Судаков



## Единство центра и периферии в нервной деятельности \*

Как идея рефлекса, так и идея первого центра исторически складывались под влиянием главным образом аналитических достижений физиологии. При изучении структуры и функций центральной нервной системы сталкивались с весьма тонким разделением нервных центров на отдельные элементарные единицы. Именно эта морфологическая возможность обусловила специальный тип мышления, благодаря которому каждый наблюдаемый нервный акт приурочивался к определенной морфологической единице. Значение самих органов, выполняющих ту или иную функцию в конструировании центрального нервного импульса, вообще не учитывалось. Периферия как организующий фактор, как фактор, направляющий и корригирующий всякую эффекторную функцию, нейрофизиологами никогда не принималась во внимание и не получила правильной оценки. Только в последние годы благодаря целому ряду достижений как в области самой нейрофизиологии, так и в смежных дисциплинах (биология и невропатология) стали выдвигаться новые точки зрения, ставящие акцент на периферическом аппарате при конструировании того или иного нервного комплекса [Bethe, Uexkül, Weizsäcker].

Одним из главнейших экспериментальных приемов, с помощью которого может быть изучено это влияние периферических органов на конструирование нервной деятельности, является метод анастомоза нервных стволов с разнородной функцией, т. е. соединение определенного нервного центра с не свойственными ему исторически периферическими органами. Этот метод позволяет вскрыть те закономерности, которые обуславливают историческое объединение центра и периферии в едином нервном акте.

---

\* Физиол. журн. СССР, 1935, т. 19, вып. 1, с. 21—28.



Анастомоз разнородных по функции нервов ставит центр и периферию в условия их первоначальной неадекватности, и весь дальнейший период взаимного срабатывания происходит по тем же закономерностям, по каким происходит и организация нервной деятельности в онтогенезе. Важным отличием, однако, является то, что разнородный анастомоз производится в условиях уже сложившихся онтогенетически центрально-синаптических связей, и именно этим осложняется процесс перестройки, названный нами реинтегративным процессом. В условиях анастомоза нервный центр и периферический орган хотя и вступают в новые отношения и приходят к полному единству в их функции, все же первоначальная психодная их характеристика является не только функционально, но даже (с точки зрения организации определенных синапсов) и морфологически различной.

Нервные анастомозы для решения вопроса о пределах перестройки нервных центров употреблялись и ранее многими авторами [Rawa, Bethe, Osborn, Kennedy], но, несмотря на сравнительно многочисленные эксперименты в этой области, вопрос об основных механизмах этой перестройки до сих пор остается неясным. Это несоответствие большого количества экспериментов и относительной скудости результатов объясняется одним обстоятельством: ни в одном из прежних экспериментов мы не имели определенного и точного показателя, по которому можно было бы судить о различных этапах этой перестройки. Между тем совершенно очевидно, что именно в области этих исследований необходим был точный, постоянно наблюдаемый показатель как со стороны эфферентной, так и со стороны афферентной функции перестраиваемого нервного центра.

С самого начала во всех своих экспериментах мы стремились восполнить этот недостаток тем, чтобы заранее подобрать такого рода нервный анастомоз, который позволил бы нам иметь и афферентный, и эфферентный показатель, причем основное требование, которое мы при этом себе предъявляли, заключалось в том, чтобы этот показатель был удобен для объективной регистрации. Как известно, во всех прежних экспериментах таким показателем перестройки нервного центра являлось восстановление общей локомоции. Совершенно очевидно, что этот диффузный показатель регистрирует только конец реин-

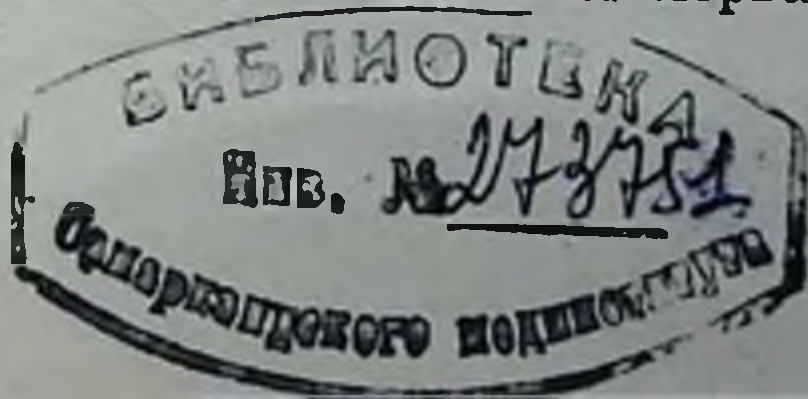


тегративного процесса, не давая возможности физиологу руководить им и точно учитывать все его детали.

Исходя из всех этих соображений, мы сделали анастомоз блуждающего нерва с одним из нервов передней конечности. Блуждающий нерв перерезался на шее немного выше нижнего шейного симпатического ганглия и центральный отрезок его пришивался к периферическому отрезку одного из нервов передней конечности (n.n. radialis, medianus, subscapularis). Расчет этой операции был такой. Так как лучевой нерв представляет собой нерв смешанный, то центробежные импульсы от ядра n. vagi могли попасть в мышцы конечности, а афферентные раздражения кожи и мышц могли попасть в ядро блуждающего нерва. Действительно результаты операции показали, что наш расчет был правилен. Через некоторое время (около полутора месяцев) раздражение кожи в виде почесывания вызвало кашлевые явления и рвоту. Центробежные же импульсы с ядра блуждающего нерва проявлялись в сокращении мышц, причем эти сокращения были трех стадий. В первой стадии мышцы сокращались в ответ на прямое раздражение блуждающего нерва, это было, так сказать, пассивное сокращение мышц. Во второй стадии мышцы, получившие иннервацию от блуждающего нерва, были способны производить ритмические сокращения синхронно с актом дыхания и также делали ряд сокращений при совершении животным глотательного акта. Такие сокращения мышц были совершенно отчетливыми даже и у ненаркотизированного животного; конечность при этом заметно двигалась, а мышцы, при этом сокращавшиеся, могли быть легко прощупаны через кожу и таким образом этот тип сокращения мог быть легко подвержен детальному исследованию.

Во всех дальнейших наших исследованиях мы взяли эти проявления, т. е. афферентную и эфферентную функции, как показатели состояния перестраиваемого нервного центра.

В дальнейшем мы сделали еще целый ряд нервных анастомозов, но уже с другим расчетом: мы искали разнообразные воспринимающие поверхности, которые бы различались по своему рецепторному аппарату. В качестве таких поверхностей мы брали роговицу и слизистую оболочку языка. Для этого мы делали анастомоз блуждающего нерва со зрительным и язычным нервами. Все





эти анастомозы-операции убедили нас в том, что избранные нами рецепторные поверхности могут быть прекрасным объектом для изучения состояния нервного центра.

Наряду с этими анастомозами, производя анализ специфических отношений между центром и периферией, мы проделали ряд операций, которые сводились к тому, чтобы точнее проанализировать состояние первого центра на всех этапах перестройки. Сюда относится анализ значения п. resurgentis в составе анастомоза, значения задних и передних корешков спинного мозга, значения мышечного аппарата, значения первого рубца и т. д. Все эти исследования в оригинальном изложении представлены нами в специальном сборнике работ нашей лаборатории и поэтому здесь как методика, так и сами конкретные наблюдения будут опущены.

Все дальнейшее изложение будет касаться главным образом общих выводов, которые мы имели возможность сделать на основании наших исследований.

Эти исследования показали, что выбранные нами показатели (кашель, рвота и дыхательные движения мышц), эволюционируя во времени на протяжении весьма длительного периода (до трех лет), дают определенную возможность подметить ряд закономерностей так называемого «переучивания» нервных центров.

Главнейшие из этих закономерностей заключаются в следующем.

1. Все афферентные раздражения, поступающие в ядро блуждающего нерва от искусственно приделанного к нему рецепторного аппарата (кожи), воспринимаются им и адресуются дальше в центральную нервную систему в соответствии со специфическими особенностями этих импульсов, т. е. в зависимости от характера рецепторных трансформаций. В этом отношении мы пришли к выводу, что рецептор афферентного нейрона и его первый центральный синапс являются образованиями адекватными и что эта адекватность создается онтогенезом.

2. В первичных афферентных центрах импульс всегда является строго специфичным в зависимости от того рецептора, которым он послан, и никогда не иррадирует на соседние нервные образования, как бы близко топографически они ни были расположены.

3. Эти специфические отношения создаются в связи с энергетическими особенностями периферического импуль-



са, оптогенетически закрепляются в данной функциональной системе и, очевидно, конкретизируются в особом характере синаптических межцентральных связей.

Все это заставляет нас выдвинуть на первый план при изучении механизма нервной деятельности и ее перестройки проблему первого центрального синапса. То, что обычно с точки зрения старой классической теории локализации понимается как неизменяемая специфичность, главным образом связано и зависит от специфичности этого первого центрального синапса.

4. Эфферентный импульс менее специфичен и при достаточной силе может irradiровать на соседние нервные образования. Он поступает на определенные эффекторные органы только потому, что постоянные центростремительные импульсы от этих органов прокладывают ему путь к данному конечному полю. Это значит, что специфичность конечного эффекторного нейрона создается специфичностью определенных афферентных импульсов, включенных в данную функциональную систему. При устранении этих импульсов конечный нейрон делается доступным каждому эффекторному импульсу данной системы.

5. В процессе регенерации разнородных нервных стволов в условиях анастомозов, как показали наши исследования, важнейшую роль, в особенности в первом периоде регенерации, играет нервный рубец. Он обобщает и переадресовывает каждый импульс, который приходит в него с периферии. Благодаря этому обобщению на протяжении всего периода регенерации адекватные импульсы и структуры в центрах и на периферии «находят» друг друга, а в зависимости от этого и строится все дальнейшее развитие регенеративного процесса.

Благодаря этим соотношениям определенное периферическое поле с весьма изолированными рецепторами связывается через обобщающий рубец с определенным более или менее обширным нервным центром, также имеющим специфические пункты.

Это значит, что каждый импульс, поступающий с периферии, может найти адекватный ему нервный комплекс или нервную клетку только благодаря их взаимной специфической сонастроенности. Все это в особенности касается тех случаев, где регенерируют части однородного перерезанного нерва.



Все наши эксперименты, как и эксперименты прежних авторов-физиологов и морфологов (Б. И. Лаврентьев), убеждают в том, что периферия ни при каких условиях не теряет своей специфичности. Какой бы нерв ни подходил к органам, в конце концов органы продуцируют тот импульс, который связан с их тканевой характеристикой. Таким образом, всякая изменчивость функции связана с изменчивостью именно в нервных центрах, а не на периферии. Это лишний раз подчеркивает громадное значение специфичности тех импульсов, которые посылаются периферическими органами. Они бомбардируют нервные центры потоком импульсов, которые в конце концов и создают новые синаптические связи.

Если в результате анастомоза разнородных нервных стволов функция нервного центра в конце концов изменяется, то это изменение протекает через целый ряд стадий, которые нами были подробно охарактеризованы.

Следующие три стадии являются главнейшими.

*Первая стадия.* Периферия получает иннервацию от гетерогенного центра и по характеру синапсов подчиняет подрастающие нервы своим специфическим свойствам. В этой стадии на прямое раздражение электрическим током анастомозированных нервов периферические органы отвечают активной деятельностью.

*Вторая стадия.* Периферический орган, получивший гетерогенную иннервацию, включается в активные функции гетерогенного центра, участвуя в развитии определенных явлений, свойственных той функциональной системе, в которую включен данный центр в нормальной его деятельности. В этой стадии и центр, и периферия сохраняют свою исходную специфичность и функционируют на основе совпадения адекватных особенностей импульса.

*Третья стадия.* Нервный центр перестраивает свою функцию, принимая участие не в той функциональной системе, в которой он участвует нормально (например, дыхательный акт), а берет на себя функцию проведения того импульса, который является адекватным для новой периферии.

Все полученные нами факты на протяжении целого ряда исследований убеждают нас в том, что абсолютной специфичности нервных центров не существует. Видимая специфичность и постоянство центров в нормальных



условиях определяются только постоянством их анатомической связи с определенными периферическими органами и онтогенетической настройкой на импульс определенной специфичности. Именно из этих двух компонентов — анатомических, наследственно определенных связей и функциональных особенностей импульсов, циркулирующих именно в данной системе, и состоит то, что мы обычно понимаем под локализацией данного первого импульса. Правда, все это в значительной степени относится к первичным нервным центрам, т. е. к первым центрам, имеющим связь с периферическими органами. Однако если эти онтогенетические константы изменяются, то любой первый центр, даже и периферический, может переменить свою физиологическую характеристику. Это заключение выражает только лишь теоретические возможности. Надо отметить, что экспериментальное изменение нервных центров подчиняется определенным правилам, которые нами были установлены и которые дают возможность в каждом отдельном случае поставить точный прогноз «переучивания» центра на новую функцию. Эти правила заставляют нас с осторожностью говорить об изменении любого первого центра на любую функцию и выявляют ошибочность представления об этом вопросе всех тех авторов, которые раньше нас имели дело с анастомозами нервов. Эта ошибочность старых авторов, на наш взгляд, определяется тем, что они взяли за показатель переучивания первого центра реакцию органа на прямое раздражение анастомозированных нервов. Наши эксперименты убедили нас в том, что органы, получившие гетерогенную иннервацию, могут реагировать на прямое раздражение первых стволов, но они никогда не могут включиться в активную функцию искусственно приделанного к ним первого центра. Между тем мы знаем, что все эксперименты с анастомозом именно вегетативных нервов при использовании прямого раздражения давали основание авторам говорить о том, что новый центр взял на себя новую функцию.

Выработанные нами правила переучивания представляют собой точные физиологические условия, при которых возможно говорить об изменении первого центра.

Эти правила следующие.

*Правило первое.* Всякая цельная функционирующая система (акт дыхания, глотания, локомоция и т. д.) име-



ет определенную афферентную сигнализацию, которая направляет и поддерживает осуществление именно этого акта. Афферентные импульсы, принадлежащие к этой единой функциональной системе, могут исходить от органов, территориально очень удаленных друг от друга (например, легкие, межреберные мышцы и диафрагма для дыхательного акта), и объединяются в центральной нервной системе тончайшими временными соотношениями. Каждая функциональная система несомненно является до некоторой степени замкнутой системой, организующейся в онтогенетическом развитии животного, и, являясь местом осуществления какой-то функции, она может объединять самые разнообразные органы животного организма.

*Правило второе.* Изменение специфичности нервных центров при анастомозе нервов, принадлежавших к одной и той же функциональной системе (как, например, перекрест п.п. obturatorius et femoralis), происходит легко и быстро потому, что афферентная сигнализация целой системы после истечения срока регенерации остается в том же самом составе, и должно произойти только изменение временных соотношений между отдельными частями системы. Время от конца регенеративного процесса до восстановления координированной функции целой системы идет на изменение межцентральных синаптических связей, получающих теперь импульсы иной специфичности. Это изменение межцентральных синаптических особенностей происходит при анастомозе нервов одной системы относительно легко и именно потому, что все участки центральной нервной системы, относящиеся к данной функции, находятся в очень тонких временных соотношениях.

*Правило третье.* Переучивание центров в условиях анастомоза нервных стволов различных функциональных систем происходит значительно медленнее, иногда до трех лет, а иногда совсем невозможно только потому, что афферентная сигнализация разных систем не совпадает во времени и каждая из них имеет определенное влияние на эффекторный аппарат своей системы. Точнее можно сказать, что если функционирует какая-то система, то при анастомозе разнородных нервов афферентные импульсы, возникающие в пределах ее, попадают на другой нервный центр и не совпадают во времени с возбуждениями, имеющимися в этом гетерогенном центре. Имея-



но благодаря этому отсутствию тонких временных отношений две разнородные функциональные системы могут, так сказать, «не найти друг друга» в центральной нервной системе.

*Правило четвертое.* Чтобы наверняка произвести изменение специфичности любого нервного центра другой функциональной системы, надо соблюсти два условия: устранить всю его старую афферентную сигнализацию и направить на него полную сигнализацию от органов, которые с ним соединены запово благодаря операции анастомоза. Совершенно очевидно, что для многих операций анастомоза эти условия неосуществимы. Например, производя анастомоз подъязычного нерва с п. *chordae tympani*, мы не можем устранить всей афферентной сигнализации для данного органа, т. е. слюнной железы, так как она приходит к железе по целому ряду центростремительных нервов, начинающихся в полости рта. А между тем моторный центр подъязычного нерва получает свои собственные афферентные импульсы.

Таким образом, в результате нашего анастомоза мы имеем такое положение: орган придан к гетерогенному нервному центру, но к этому центру мы не можем придать афферентной системы от слюнной железы. Именно поэтому весь процесс включения нового центра в функции не свойственного ему органа происходит чрезвычайно медленно и, очевидно, никогда полностью не осуществляется.

Эти заключения дают нам основание думать, что в подавляющем большинстве всех прежних экспериментов по так называемому «переучиванию центров» действительного переучивания мы никогда не имели, а имели только функцию органа в ответ на раздражение нервных стволов. Экспериментальная разработка всех этих четырех правил изменчивости нервных центров дает широкие перспективы для практической нейрохирургии в смысле правильного выбора объекта при разнообразных операциях нейротизации.

Для характеристики соотношения центра и периферии в условиях анастомоза нервных стволов мы ввели понятия *гомосистемного* анастомоза и *гетеросистемного* анастомоза. В первом случае речь идет об анастомозе нервных стволов, принадлежащих к одной функциональной системе (например, в пределах дыхательного акта),



а во втором случае — об анастомозе нервных стволов, принадлежащих к разным функциональным системам (*vagus-radialis*).

Результаты наших исследований хотя и говорят о возможности перестройки нервных центров, тем не менее констатируют, что в нормальных условиях, по крайней мере в первичных и конечных центрах, возбуждение распространяется не диффузно, как это принимает, например, теория резонанса Paul Weiss, а в пределах определенных систем, функционирующих в данный момент. В пределах одной системы, однако, возможна диффузность импульса, но правильный распорядок и адресовка импульса в ней зависят уже от специфических форм возбуждения.

Кроме того, теория резонанса утверждает, что согласованность нервного импульса и мышечного ответа заключается в том, что мышца настроена на специальный импульс. Наши исследования заставляют нас думать, что не мышца является настроенной к определенному импульсу центральной нервной системы, а что последний синапс в передних рогах спинного мозга является тем местом, которое может быть подстроено к определенному импульсу, а эта подстройка осуществляется афферентной сигнализацией или от данной системы или даже от данной мышцы.

Мы распространили изучение принципов соотношения центра и периферии в нервной деятельности на эмбриогенетический период развития нервной деятельности. Соображения для этих исследований были следующие. Если в том периоде эмбриогенеза, когда еще центры не установили специальной связи с периферическими органами, нарушить целостность центральной нервной системы, то представляет большой интерес, каким образом в дальнейшем эмбриогенетическом развитии установится связь между разрушенными центрами и периферическими органами. Мы разрушали примерно на середине эмбриогенеза у морских свинок головной мозг, и эти разрушения, как показывает последующее исследование, приводили часто к абсолютно ненормальному расположению частей центральной нервной системы. Тем не менее в значительном количестве случаев оперированные зародыши после 40-дневного эмбриогенеза рождались или совершенно нормальными в смысле своих локомоторных и условнореф-



лекторных функций, или имели дефекты, устраняющиеся последующим постнатальным оптогенезом.

Таким образом, эти эксперименты убеждают нас в том, что уже в раннем периоде развития (эмбриогенез) периферические импульсы, оставаясь все время неизменяемыми по своей специфичности, могут организовать на основании специфических свойств возбуждения правильную функцию разрушенной центральной нервной системы. Несомненно, в этом процессе эмбриональной компенсации участвует не только специфичность периферического импульса, но и те потенции структурного роста, которые являются результатом наследственных закладок. Дальнейшее тонкое гистологическое изучение подобного мозга ламп не производилось.

Изучение эмбриогенетических предпосылок нервной деятельности и выработка новой координации в условиях нервных анастомозов заставляют нас думать, что всякая функциональная система и даже всякий изолированный рефлекс образуются в процессе раннего оптогенеза по принципу совпадения двух одновременных возбуждений — эфферентного и афферентного, т. е. по принципу родственному условному рефлексу. Их дальнейшая автоматизация и «безусловность» зависят от неизменяемости их афферентной сигнализации (принцип постоянства анатомической связи).

Общим выводом из всех наших исследований является то, что проблема центра и периферии в ее нейродинамическом понимании представляет собой общий физиологический базис для изучения и объяснения процессов высших отделов центральной нервной системы до коры включительно. Для высших отделов этот принцип, конечно, значительно осложнен расхождением во время афферентных стимулов, что определяется особым упрощенным развитием дистантрецепторов и относящихся к ним высших отделов центральной нервной системы. Тем не менее даже самые сложные формы высшей нервной деятельности могут быть объяснены с точки зрения общих нейродинамических принципов, вскрытых нами при изучении изменчивости нервных центров.



## Новейшие данные по разработке проблемы центрально-периферических соотношений в нервной деятельности \*

Общие методологические предпосылки исследований в области проблемы центра и периферии мало выходили за пределы прежних анатомических принципов, на основе которых были построены все современные гипотезы нервной деятельности. Нервный «центр» представлялся всегда как вполне определенное анатомическое образование, связанное с тем периферическим органом, который в данном случае исследовался. И в подавляющем количестве работ, когда говорилось о «перестройке» нервного центра, имелся в виду «первичный центр», или, как мы его часто называем в своей лаборатории, «мозговой конец нерва», хотя и это выражение неточно, так как один периферический нерв может иметь несколько «первичных центров» различного физиологического значения.

Общая схема рассуждений, которые велись около проблемы центрально-периферических соотношений в нервной деятельности, вытекала из того, что в экспериментах сшивались нервы различного физиологического значения и после некоторого периода регенерации гетерогенный нервный центр оказывался связанным с несвойственным ему периферическим органом. Дальше возможны были различные варианты восстановления функциональной полноценности по-новому иннервированного органа в зависимости от характера операции.

1. Нервный центр и периферический нерв, необычно соединенные, могут относиться к одному функциональному объединению, и в результате операции части одной системы получают лишь необычные проводниковые соединения (*obturatorius-femorales* и др.).

2. Необычно соединенные нервы относятся к различным и функциональным, и анатомическим объединениям (*phrenicus-sympaticus*).

3. Перерезанный нерв вновь соединяется швом, и, таким образом, регенеративный процесс протекает в преде-

---

\* Архив биол. наук, 1937, т. 48, вып. 12, с. 290—308.



лах прежнего и анатомического функционального комплекса (ischiadicus-ischiadicus).

Можно было бы еще более детально охарактеризовать все эти физиологические «химеры», но и этих трех категорий достаточно, чтобы видеть, что любой из проделанных в этой области экспериментов отвечает приведенной классификации.

Не нужно большого труда, чтобы видеть, что каждая из приведенных категорий имеет свои своеобразные условия для регенерации и в особенности для последующего функционального восстановления.

Между тем при физиологической оценке всех подобных экспериментов в существующей литературе все эти виды нервных анастомозов если и не абсолютно идентифицировались, то во всяком случае не подвергались никакой индивидуальной экспериментальной характеристике.

Грешили и мы сами в начале работ с нервными анастомозами (1931 г.). Мы приступили к экспериментальной разработке проблемы «центра и периферии» с некоторой, как будто само собой разумеющейся предпосылкой о физиологической равноценности всех необычных нервных анастомозов.

Правда, осознанных оснований для такой предпосылки не было, но общее состояние этого вопроса было таково, что иного пути не было. Нужны были специальные эксперименты, чтобы недостаточность этой предпосылки стала очевидной.

Я не буду подробно останавливаться на методах нашей операции и на отдельных частных экспериментах, об этом уже много раз сообщалось и в отдельных публикациях, и в специальном сборнике работ нашей лаборатории (1935 г.).

Здесь я постараюсь показать тот путь, который привел нас к иной постановке проблемы центра и периферии и дал возможность вскрыть новые закономерности в «перечислении» нервных центров.

В основном новые соображения появились благодаря наличию открытых нами удачных индикаторов состояния нервного центра. Как известно, эффекторным показателем после анастомоза нервов у нас являлось ритмическое подергивание мышц передней конечности в ответ на импульсы ядра блуждающего нерва. Бросалась в глаза по-



разительная вынужденность и стойкость этого навязанного ритма. Он точнейшим образом отражал собой общую интенсивность дыхательного акта. Естественно возникал при этом вопрос: в какой мере эта ритмическая деятельность ядра блуждающего нерва, которую предстояло переделать анастомозом (Vagus-radialis), находится в зависимости именно от этого ядра блуждающего нерва. Подробный анализ этого факта показал, что эта ритмическая эфферентная деятельность ядра блуждающего нерва меньше всего находится в зависимости от тех импульсов, которые приносятся с периферии по данному стволу его.

В нашей же лаборатории был получен ряд фактов, прямо говорящих о вынужденности этой эфферентной функции соматической части ядра блуждающего нерва. Так, например, если на фоне ритмических сокращений мышцы передней конечности, получившей иннервацию от правого блуждающего нерва, произвести перерезку некоторых ветвей противоположного вагуса, то эти ритмические сокращения исчезают, хотя дыхательный акт в целом не изменяется. Это значит, что эфферентные импульсы правого ядра вагуса направлялись ритмической афферентацией левого блуждающего нерва (трахея).

Так как эти импульсы являются ритмическими, циклическими и вкраплены в дыхательную систему возбуждений, то мы можем в данном случае говорить о вынужденной эфферентной функции правого ядра вагуса. Конечно, «вынужденность» надо понимать не как нечто фатальное в жизни центра, а как доминирование организующей роли целой функциональной системы над функцией отдельного конечного нервного центра.

Отсюда с неизбежностью следует пересмотр теории «переучивания» нервных центров. Такой центр с «вынужденной» функцией нельзя «перестроить», не перестроив в той или иной степени всей системы возбуждения, в пределах которой он интегрирован.

Это мы видим на примере ритмического сокращения мышцы, получившей искусственную иннервацию от вагуса. Остаточные сокращения этой мышцы имеются даже и по прошествии пяти лет после операции. Это значит, что эфферентное ядро вагуса продолжает функционировать в дыхательной системе. Особенно интересным является тот факт, что эти движения усиливаются при



повышении возбудимости всей дыхательной системы (в условиях асфиксии). Иначе говоря, инициативная афферентная зона для ритмических эфферентных импульсов, сокращающих мышцу, находится за пределами данного ядра вагуса. Из этих рассуждений видно, что эфферентные клетки ядра вагуса, от которых зависит ритмическое сокращение мышц передней конечности (после анастомоза *Vagus-radialis*), являются пассивными и конечными исполнителями процессов, разыгрывающихся во всей дыхательной функциональной системе. Отсюда становится ясным, что вопрос о перестройке «нервного центра» в данном случае можно ставить только тогда, когда будет уничтожена афферентация всей дыхательной системы. А вслед за этим приходит и другой вывод: фактически во всех случаях успешной перестройки центра главное значение имеет не переучивание данного центра, а перестройка той или иной функциональной системы, т. е. перемещение функциональной значимости первого центра в пределах всей системы и под ее контролем.

Этот вывод заставляет нас остро поставить вопрос о недостаточной обоснованности теории перестройки любых нервных центров, которую мы и сами приняли в первом этапе наших исследований безоговорочно. Такая предпосылка оправдывалась господством «центристских» настроений значительной части современных нейрофизиологов. Центру приписывалась индивидуальная, более или менее своеобразная и независимая жизнь, а отсюда как следствие и независимая перестройка его функций. Наши эксперименты, основанные на точной индикации состояния центра, убеждают нас в том, что во многих случаях эффлекторная функция конечного центра есть вынужденное его поведение в ответ на стимуляцию и состояние целой системы возбуждений, определяющей выполнение данной функции. Естественно, что это заставило нас отказаться от неправильных по существу представлений о переучивании отдельных центров.

Вопрос о распространении процесса перестройки от первичных нервных центров в глубь центральной нервной системы ставился неоднократно в прежних исследованиях, но исследовался он только в одном или двух случаях, где непосредственно раздражались корковые центры после установления необычных нервных связей (Бете, Осборн, П. К. Анохин и А. Г. Иванов).



Совершенно очевидно, что такая чисто локализационная постановка вопроса не объясняла всей структуры успешного или неуспешного переучивания первого центра.

Уже в ранних экспериментах моей лаборатории мы обратили внимание на один поразительный факт, который бросался в глаза при восстановлении функции после перекрестного апастомозирования соматических нервов (Obturatorius — Femoralis). Факт заключался в следующем: восстановление локомоторного акта, а значит, и перестройка межцентральных связей происходят медленно или быстро в зависимости от того, производилось ли перекрестное сшивание нервов на одной стороне или на двух, причем эта разница не зависела только от простой перерезки нервов, ибо период перестройки наступает уже намного после того, как закончился процесс регенерации сшитых нервных стволов. Этот ряд фактов показывает, что перестройка нервных центров, или, вернее, установление новых межцентральных связей, находится все время под коррекцией всей функциональной системы, в данном случае локомоторной.

Уже в начальных экспериментах нашей лаборатории мы убедились, что афферентный импульс, возникающий у какого-нибудь рецептора, попадая в центральную нервную систему, в первой синаптической связи переадресовывается к тем или иным нервным образованиям в зависимости от своих физиологических особенностей (П. К. Анохин, А. Г. Ивапов). Эти процессы и лежат, очевидно, в основе разделения отдельных функциональных систем друг от друга. В самом деле, любой комплексный нервный акт требует участия многих нервных образований и наверняка имеются компоненты, являющиеся общими для целого ряда функциональных проявлений. Так, например, если взять полный состав эффекторных возбуждений, составляющих кашлевой акт, то мы увидим, что почти все его компоненты совпадают с эффекторным составом дыхательного акта. Точно так же глотательный акт в своей эффекторной части имеет компоненты, общие с дыханием, и т. д. Тем не менее в условиях нормального функционирования один эффекторный ответ никогда не смешивается с другим ответом и каждый из этих актов имеет вполне очерченную специфику. Со своей стороны афферентные раздражители, поступающие от различных рецепторов в центральную нервную систе-



му, несмотря часто на одинаковые физиологические свойства, вызывают различные реакции благодаря тому, что попадают в различные функциональные системы.

Так, например, если механически раздражать роговицу нормального животного, то в ответ на это раздражение мы получим мигание, усиление дыхательных экскурсий, общую оборонительную реакцию и т. д. Если же мы будем механически раздражать трахею, то наряду с изменением дыхательных экскурсий грудной клетки получим ряд вполне характерных кашлевых разрядов. Таким образом, оба вида раздражений, проходя через центральную нервную систему и образуя в ней сложную картину возбуждений, попадают отчасти на одинаковые эффекторные образования, но окончательный состав реакции является специфическим и для одного и для другого раздражения.

Можно было бы думать, что каждая из этих двух специфически различных реакций обусловлена своеобразной формой рецепторно-периферического возбуждения и поэтому рабочие аппараты разделяются по признаку специфичности. Однако если центральный отрезок блуждающего нерва пришить к периферическому отрезку роговичного нерва, то уже легкое механическое раздражение роговицы вызывает кашель (опыты Н. И. Шумпиной). Раздражение кожи при анастомозе *Vagus-Radialis* точно так же вызывает кашель. Таким образом, несмотря на различия в морфологии рецепторного аппарата всех этих воспринимающих поверхностей, их возбуждения потенциально способны вызывать одну и ту же форму реакции.

Эти эксперименты, проанализированные до конца, ведут нас к ряду вопросов синтетического порядка.

Прежде всего возникает вопрос: почему возбуждение нервного аппарата роговицы способно вызвать кашель, если оно приходит прямо к соматической части ядра вагуса (в условиях анастомоза), но почему оно не вызывает кашля, если приходит сначала в ядро тройничного нерва, а потом уже к соматическому ядру (раздражение роговицы у нормального животного).

Получается впечатление, что каждый этап следования периферического нервного импульса по центральной нервной системе вносит свои изменения в его физиологические свойства. Если это так, то описанные выше экспе-



рименты удачно совпадают с результатами ряда исследований биотоков при прохождении импульса через центральную нервную систему (Bartley). Об этом же говорят и эксперименты А. Г. Гурвича, показавшие, что митогенетическое излучение от оптического пути различно по спектру в зависимости от того, на каком этапе следования оптический импульс изучается. Особенно тесно наши экспериментальные данные соприкасаются с теорией «усвоения ритма», разработанной школой А. А. Ухтомского. Нам кажется, что именно изменчивость импульса, которая происходит в каждом отдельном звене, способна дать тот или иной эффект, смотря по тому, в каком общем (и морфологическом, и функциональном) окружении он протекает.

В направлении этих соображений в моей лаборатории были проделаны эксперименты для испытания изменчивости эфферентных возбуждений одной и той же функциональной системы.

Предпосылкой для этих экспериментов послужили следующие соображения. В прежних экспериментах нашей лаборатории было показано, что центробежный секреторный импульс из ядра вагуса, нормально идущий к желудочным железам, может возбуждать и другой, не свойственный ему секреторный аппарат, именно слюнную железу. Это явление было получено благодаря сшиванию центрального конца блуждающего нерва с периферическим концом перерезанного язычного нерва (вместе с *chordae tympani*). После окончания регенеративного процесса секреторные импульсы из ядра вагуса приходят в слюнную железу и вызывают секрецию слюны. Сопоставляя эти результаты с разобранными выше, мы увидели, что они по своему физиологическому смыслу дополняют друг друга. В самом деле, с одной стороны, секреторное эфферентное возбуждение может возбуждать разные секреторные аппараты, с другой стороны, роговичное афферентное возбуждение потенциально способно возбудить в центральной нервной системе иной, не свойственный ему функциональный комплекс (кашлевой). Таким образом, есть формы возбуждений, которые могли бы возбудить ряд не свойственных им аппаратов и тем самым дезинтегрировать центральные процессы, тем не менее в норме этого не происходит, хотя невропатологическая практика и богата такими феноменами.



Обратимся к вопросу возбуждения секреции слюны нервным импульсом из ядра блуждающего нерва. Этот факт помогает нам вскрыть те механизмы, с помощью которых центральная нервная система объединяет разные и одинаковые формы возбуждений для одновременного координированного функционирования.

Лучше воспользоваться таким случаем, когда из центральной нервной системы одновременно посылаются возбуждения к разным секреторным аппаратам (например, к слюнным и желудочным железам).

Нервная секреция желудочного сока может происходить: 1) при непосредственном раздражении стенки желудка, т. е. благодаря сегментному рефлексу через продолговатый мозг, и 2) через большой мозг при запальном сокоотделении. Но, в то время как в первом случае слюнной секреторный аппарат не получает возбуждения из центральной нервной системы, во втором случае он одновременно с желудочным находится в возбужденном состоянии. Возникает вопрос: в каком соотношении находятся эти обе формы возбуждения (для слюнной железы и желудочной железы) в этом последнем случае.

Руководствуясь физиологическими особенностями той и другой секреции, можно было бы уже а priori сказать, что они не могут быть одинаковыми. Однако важно было выяснить, какими путями центральная нервная система достигает этой изменчивости возбуждений. Для исследования этого вопроса мы сделали однажды уже изучавшуюся у нас операцию анастомоза *Vagus—Lingualis* (опыты А. П. Анохиной; рис. 1).

Если ядро блуждающего нерва соединено, как указано выше, анастомозом с подчелюстной слюнной железой, то воздействовать на эту железу из ядра можно тремя путями: 1) раздражением языка, 2) раздражением стенки желудка и 3) через корковое пищевое возбуждение (в условиях запальной секреции). Во всех трех случаях ядро вагуса оказывается возбужденным. Но, в то время как в двух последних случаях это возбуждение является нормальным, в первом случае возбуждение к ядру вагуса приходит необычным путем — от вкусовых сосочков языка через анастомозы.

Исходя из этих соображений, можно было бы предположить, что в двух последних случаях будет происходить одинаковая секреция слюны. Оказалось, что про-



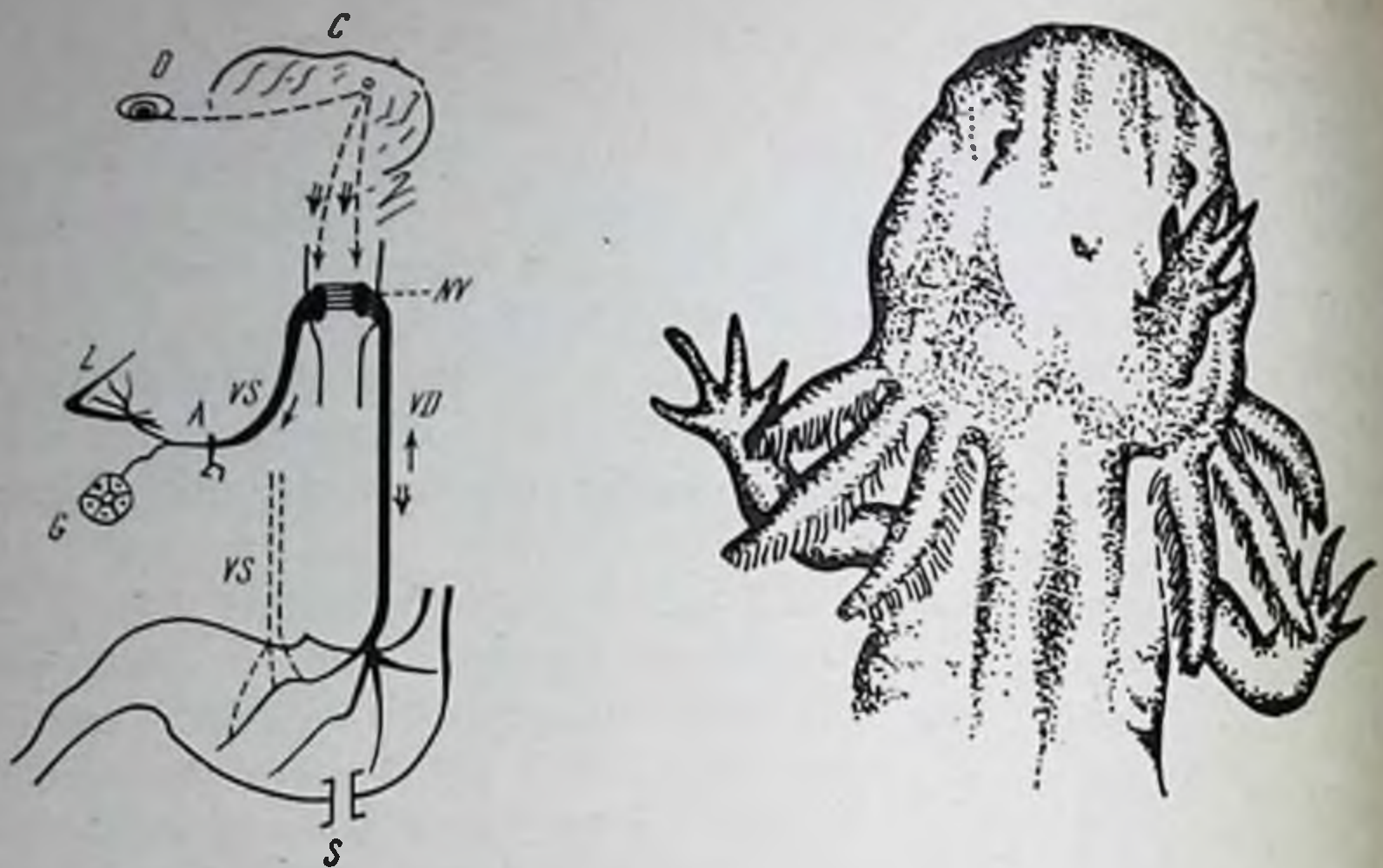


Рис. 1.

О — глаз; С — кора головного мозга; NV — ядра обоих блуждающих нервов; VS — левый блуждающий нерв, перерезанный и сшитый в пункте А с подъязычным; L — язык; G — подчелюстная железа; VD — правый блуждающий нерв, нормально связанный с желудком; S — желудок с фистулой. Жирными линиями обозначен путь рефлекса при раздражении внутренней поверхности желудка. Пунктирными линиями и двойными стрелками обозначен путь рефлекса при показывании пищи

Рис. 2. Аксолотль с трансплантатом в области жабер

Конечность трансплантирована уже сформированной. Движения синхронны только с жабрами

цессы протекают иначе. В то время как при раздражении стенки желудка происходит значительное усиление спонтанной секреции, при показывании вкусной пищи, наоборот, она тормозится до нуля. Интересно, что при показывании вкусной пищи «возбужденность» ядра вагуса не подлежит сомнению, так как она приводит по нормальному стволу вагуса к отделению запального желудочного сока. Резюмируя результаты этих экспериментов, можно сказать, что, несмотря на «возбужденность» ядер вагуса в обоих этих случаях, при одном возбуждении слюнная железа дает усиление секреции, а при другом, наоборот, ее торможение. Положение тем более интересно, что в нормальных условиях при показывании вкусной пищи одновременно выделяются и слюна, и желудочный сок.



Остается сделать один вывод: эфферентное секреторное возбуждение ядра вагуса имеет различный характер в зависимости от того, получается ли основной рецепторный стимул с поверхности желудка (сегментная реакция) или с коры и подкорковых образований (интегрированная реакция). Следует отметить, что структура возбуждения в центральной нервной системе при показывании вкусной пищи складывается таким образом, что осуществляется единственный случай физиологически необходимого одновременного функционирования и слюнных, и желудочных желез. Не потому ли в этом случае возбуждение для желудочных и слюнных желез различно по своей форме? Там, где реакции могут протекать более или менее изолированно, местное возбуждение, идущее на периферию, имеет одну форму, в то время как там, где оно, прежде чем выйти из центральной нервной системы, претерпевает сложную интегративную обработку и, таким образом, должно вступить в связь с другими подобными возбуждениями, происходит такое изменение формы всех этих одновременно существующих возбуждений, что одно не может занять конечное поле другого.

Весьма вероятно, и к этой рабочей гипотезе нас ведут все эти материалы, что одна из функций высших образований центральной системы и в особенности коры заключается в том, что благодаря их вмешательству при одновременном объединении многих функциональных систем, обладающих потенциально одинаковыми формами возбуждения (опыты А. И. Шумиловой), происходит модификация отдельных видов возбуждения. Если бы это действительно оказалось так, то мы стали бы перед лицом совершенно нового принципа интеграции нервных процессов.

Классическое представление об интеграции, блестяще разработанное Шеррингтоном, в основном покоится на морфологическом и атомистическом принципах. Интегрируются дуги рефлексов, процессы в отдельных нервных образованиях, и поэтому всякое их объединение выглядит как более или менее усложненная сумма не изменивших своего характера нервных процессов. Интеграция с текущим изменением форм нервного возбуждения, зависящая от данного функционального состояния, дает возможность более реального понимания всей сложности отношений в центральной нервной системе.



Как можно заметить, все приведенные рассуждения, вытекающие из наших экспериментов, целиком примыкают к тому направлению, которое заняла в настоящее время школа академика Ухтомского.

Высказав принцип «усвоения ритма», академик Ухтомский открыл широкие возможности динамического понимания интегративных процессов центральной нервной системы. Первые исследования нашей лаборатории начаты были из совершенно иных предпосылок, тем не менее общий итог заставляет думать, что изменчивость возбуждений наряду с устойчивостью морфологической структуры является в высшей степени важным фактором организации нервной деятельности.

Очевидно, имеется несколько форм эфферентных возбуждений, которые никогда не могут заменить друг друга. Так, например, моторные импульсы, т. е. импульсы, предназначенные для поперечнополосатых мышц, не способны вызывать секреторного процесса в слюнной железе и сократить гладкую мышцу и т. д. Очевидно, также и наоборот. Однако в пределах секреторного возбуждения возможна такая изменчивость его характера, которая позволяет, как мы видим, осуществлять стройную координацию там, где требуется одновременное рабочее объединение разных секреторных органов. Об этом же принципе для моторного аппарата говорит и вся теория резонанса Вейса, если на нее посмотреть глубже, хотя она и предполагает постоянство каждого вида возбуждения.

В этой теории решающая роль отводится периферическому органу, который «модулирует», т. е. изменяет функциональные свойства относящегося к нему нервного волокна и даже первичного нервного центра [Вейс, 1936]. Исходя из соображений системности нервных процессов, мы проделали ряд операций трансплантации почки конечности (на стадии хвостовой почки) аксолотля в область эффекторной зоны не локомоторной, а иной функциональной системы. С этой целью мы воспользовались методикой трансплантации Детвиллера и Николаса, а отчасти разработали и свои. Основная задача при этом была проверить положение Вейса о специфическом свойстве периферии: сможет ли конечность работать в ответ на эффекторное возбуждение другого функционального значения. С этой целью конечность как орган локомоторной системы возбуждений подсаживалась к глотательной муску-



латуре и ее иннервации, к дыхательной мускулатуре и, наконец, к VII—VIII—IX сегментам туловища (плавающая мускулатура).

Центр тяжести наблюдений в этих экспериментах (опыты Анохина, Милягина, Голубевой) мы перенесли на тот период эмбриогенеза, когда функциональные системы только что начинают завладевать своими эффекторными аппаратами и отделяются от первоначальных «массовых» явлений. Во всех экспериментах трансплантированная почка выростала в конечность и, когда соответствующая функциональная система (например, дыхательная или глотательная) эмансипировалась от обобщенного возбуждения, конечность приобретала движения только с ней и никогда с другими конечностями.

Этот ряд экспериментов, начатый еще Детвиллером [1932], Николасом (1933), показал доминирующее значение функциональной системы в онтогенезе. Каждая система возбуждений формирует себе свой эффекторный аппарат и безраздельно управляет трансплантатом, если он попадает в зону ее влияния. Все прежние объяснения распространения возбуждения по анатомическому признаку (сегмент, пирамидная система и т. д.) для всех этих случаев являются неправильными, ибо функциональная система, анатомическая в данном сегменте, может быть представлена, положим, одним единственным первичным волокном, но этого достаточно, чтобы она доставляла трансплантату бесконечное разнообразие форм возбуждений, если он только получил это волокно. Десяток первичных волокон, связывающих любой участок моторной зоны спинного мозга с конечностью, обеспечивает ей все разнообразие координированных движений: флексию, экстензию, работу пальцев и т. д. [Детвиллер].

Отсюда как следствие — синхронные движения рядом расположенных конечностей.

Кроме того, точка зрения Вейса на распределение возбуждений по центральной нервной системе основана на предположении, что существует множество специфических форм возбуждений, из которых каждое имеет свой периферический орган. Эту «специфичность» Пауль Вейс дробит до отдельного мышечного волокна: каждое волокно и каждая мышца имеют свою форму возбуждения. Поэтому определенная мышца конечности, где бы она ни была, должна сократиться в ответ на свой центральный



импульс, лишь бы он только к ней попал. Прежние опыты Вейса располагали его к признанию, что каждая форма возбуждения имеет диффузное распространение по всей центральной нервной системе. Опыты с пересадкой зачатка конечности на голову, сделанные впервые Детвиллером и Николасом, показали, что возбуждение локомоторной системы ее там «не находит», т. е. она движется не вместе с конечностями, а, наоборот с жабрами. С другой стороны, наши эксперименты с пересадкой зачатков в область жаберной мускулатуры, мускулатуры нижней челюсти и в другие места показали, что движения трансплантатов с самого начала оформляются как движения в составе той функциональной системы, от которой трансплантат получил иннервацию.

Это надо понимать так, что функциональная система в самом первом этапе своего развития уже обладает некоторой эмансипацией, не допускающей возбуждений от других систем, т. е. в данном случае от локомоторной. В противном случае с каждым движением нормальной ноги двигалась бы и нога, выросшая на голове. Таким образом, все эти эксперименты убеждают прежде всего в том, что центробежное возбуждение, предназначенное для поперечнополосатой мускулатуры, не является изначально специфичным: каждый импульс может возбудить каждую мышцу. Этот вывод, полученный на эмбриогенетическом материале, как можно заметить, целиком совпадает с тем, который мы получали раньше в условиях нервных анастомозов. Специфические же соотношения между центробежным возбуждением и мышцей устанавливаются лишь в пределах каждого функционального объединения.

В недавнем (1936 г.) обзоре своих работ Вейс объясняет сокращение трансплантированной на голову конечности вместе с жабрами тем, что, развиваясь из почки на жабрах, она приобрела химическую специфику жаберных мышц, а поэтому и отвечает на эти импульсы.

Наши эксперименты [Анохин, 1936] с пересадкой в эту же область вполне сформировавшихся конечностей показали, что они также двигаются с жабрами.

Правда, было замечено, что мышцы трансплантированной на голову ноги не относятся безразлично ко всем притекающим к ней возбуждениям, а производят строгий отбор их, реагируя то флексией, то экстензией. Подробности этой работы будут сообщены отдельно (рис. 2).



Таким образом, замечательные факты Вейса, послужившие ему основой для развития «теории резонанса», являются лишь частным случаем соотношений в пределах одной функциональной системы (локомоторной). Это значит, что основные положения этой теории о строгой специфичности периферического аппарата, об общей диффузности центрального возбуждения и доминирующей роли периферии должны быть пересмотрены.

Для изучения первоначальной диффузности любой функциональной системы мы ввели методику «опережающих трансплантатов» (опыты Никишина). Мы воспользовались тем, что у аксолотля между появлением передних и задних конечностей имеется промежуток в 1—2 месяца. Поэтому мы брали уже достаточно оформившуюся переднюю конечность одной особи и пересаживали ее на место будущей задней конечности другой особи того же возраста. Благодаря этой операции оформившаяся конечность приживала в том районе спинного мозга, где еще совершенно не оформились центры задних конечностей, но зато уже и морфологически, и функционально сложились клеточные образования, связанные с туловищной мускулатурой и кожей. Такое соотношение дает важные выгоды в изучении онтогенеза центрально-периферической координации, и результаты этих операций полностью будут описаны в работе Никишина.

Для разбираемого же вопроса эти результаты показали, что дыхательная система эмансипируется от других систем и суживает район возбуждения в онтогенезе других систем (трансплантированная конечность перестает сокращаться с дыханием), хотя при усилении дыхательных импульсов даже и у зрелой особи можно получить вновь сокращение трансплантата, т. е. распространение возбуждения от жабер до хвоста. Возбуждение же в других функциональных системах, как, например, глотательной и локомоторной, эмансипируется гораздо позднее, уже у взрослых аксолотлей. Эти материалы показали, что закономерности онтогенетического развития нервной деятельности, подмеченные Когиллом, направляют постепенный процесс дифференциации в пределах определенной функциональной системы. Соотношение же между отдельными функциональными системами осуществляется на основе других законов, изучение которых представляет собой важнейшую биолого-физиологическую задачу.



В порядке более подробной физиологической характеристики функциональной системы мы поставили перед собой вопрос: что является первичным организующим фактором системы, какие механизмы объединяют в равном эмбриогенезе различные ткани в органы и стройно работающую функциональную систему.

Для ответа на этот вопрос мы проделали ряд экспериментов на ранней стадии развития аксолотля. Методически эти эксперименты ставились в следующем виде: на стадии хвостовой почки у эмбриона аксолотля (стадия 29—32, по Гаррисону — Harisson) удаляли почки передней конечности, а позднее и почки задних конечностей. После этих операций эмбрион продолжал расти и вырос в вполне взрослого аксолотля. В зависимости от успеха операции некоторые выросли совершенно без конечностей, некоторые — с одной, а некоторые — с двумя в различных комбинациях (опыты Силиваника). Все опыты представляли большой интерес в отношении поставленной проблемы. Как известно, у аксолотля существуют два способа передвижения: четвероногое хождение и плавание, причем оба механизма этих актов находятся друг к другу в прямо реципрокных отношениях — при плавании совершенно выключается координированное хождение; с прекращением плавательных (волнообразных) движений, сразу же наступает координированное хождение, причем плавание для аксолотля является первичным двигательным актом, в то время как четвероногое хождение и вообще движение конечностей, как показал Когилл, развиваются на базе этого первичного акта. Поэтому представляло большой интерес наблюдение за таким аксолотлем, который в своем развитии никогда не имел конечностей (рис. 3).

Как будет построена его моторика? На этих животных был получен ряд ценных наблюдений, которые подробно будут описаны в работе моего сотрудника доктора К. Е. Силиваника. Сейчас же мы остановимся на тех результатах, которые отвечают на поставленный нами выше вопрос. Начнем с описания самого эксперимента. Если нормального аксолотля вынуть из воды и положить животом на полированный стол, то он сейчас же начнет проделывать ритмические движения ногами, пытаясь идти. При этом ноги попеременно крест-накрест выбрасываются вперед. Туловище в это время совершает ритмические





Рис. 3.  
Объяснение в тексте

Рис. 4. Два положения (А, Б) трансплантата в связи с «хождением»



пзгибы и вся картина движения получается крайне характерной для хождения. Если у аксолотля отрезать целиком все четыре конечности и положить его также на живот, то вся картина хождения целиком проделывается его туловищем и при отсутствии ног. К оставшимся небольшим культям можно туго подшить длинные палочки и тогда можно видеть демонстративно всю картину совершенно правильного хождения (П. К. Анохин).

Если в таких же условиях положить на стол взрослого аксолотля, но никогда не имевшего конечностей, то он сразу же, получив стимул к хождению, начинает проделывать ритмические движения туловищем, подобно движениям нормального туловища. Движения столь характерны, что исследователь как бы «видит» попарное выбрасывание никогда не существовавших конечностей (рис. 4).

Эта серия экспериментов убеждает нас, что функциональная система как целое, обеспечивающая правильную локомоцию (хождение), развивается на основе первичных закономерностей структурного роста, благодаря чему и создается с самого начала все необходимое для функционального скелета локомоторной функции. Аfferентные импульсы с конечностей в этом первом периоде



организации функции не играют заметной роли. Таким образом, структура центрального возбуждения, соответствующая локомоторному акту, может иметься налицо в спинном мозге долгое время, хотя периферического аппарата локомоции у данного объекта никогда не было (К. Е. Сливаник, П. К. Апохин). Это же обстоятельство было вскрыто и с помощью трансплантирования созревшей конечности к несозревшему спинному мозгу («опережающий трансплантат», опыты Никишина). Все это объясняет нам до некоторой степени невозможность изменения локомоторного комплекса у созревшего аксолотля путем ампутации отдельных конечностей (К. Е. Сливаник).

Надо думать, что и у млекопитающих животных многие так называемые врожденные реакции организуются по такому же типу первичной доминации центрального ядра, дающего скелет для функции (сосательный рефлекс и т. д.). Не следует, однако, доминирование центрального ядра функциональной системы смешивать с рефлексом. Врожденной может быть только центральная часть целостной функциональной системы, а не рефлекса в его обычном понимании. В этом и заключается биологическое значение избирательного эмбриогенетического развития первых структур. Первичное образование центрального ядра функциональной системы в эмбриогенезе должно, очевидно, иметь место для тех функций организма, которые обеспечивают ему существование в первый период самостоятельной жизни.

Такая функциональная система имеет все предпосылки для автоматизации своей деятельности и не нуждается в наличии афферентной регулирующей иннервации. Роль афферентных импульсов в такой системе сводится к пуску и остановке функции, что может быть выполнено весьма ограниченным количеством рецепторов и нервных элементов. Это явление мы называли «сужением афферентации». Оно имеет место при всякой длительной автоматизации, даже и выработанной функции, как это можно видеть на опытах с двигательными условными реакциями. Игнорирование этих физиологических соображений привело ряд крупнейших авторов к парадоксальному и ошибочному заключению, что афферентная система вообще не нужна для выполнения, например, локомоторной функции (Гольст, Грей, Вейс).

Опыты Вейса показали, что такие двигательные акты



лягушки, как лазанье, прыганье и оборонительная реакция на местный агент, легко осуществляются даже и деафферентированными конечностями.

Сами по себе опыты поразительны: они как будто убеждают в полной ненужности афферентной системы, так богато представленной у животных. Это столь парадоксально, что мы могли бы заподозрить филогенез нервной системы в какой-то ошибке...

Для выяснения этого обстоятельства мы решили проверить опыты Вейса в несколько по-иному сконструированном эксперименте. Деафферентировав одну правую сторону лягушки перерезкой всех задних корешков, мы заставили лягушку сбрасывать кусочек кислой бумажки, наложенной на левое бедро. Как и нормальная лягушка, она сбрасывает бумажку сначала левой лапой. Если теперь ампутировать левую конечность, то на сцену выступает правая деафферентированная конечность, которая в большинстве случаев и сбрасывает бумажку, т. е. опять-таки все происходит, как и у нормальной лягушки. Возникает впечатление, что афферентная система никакого участия в этом не принимает. Если же произвести небольшое разрушение верхних сегментов спинного мозга на уровне передних конечностей и теперь повторить испытание с бумажкой, то сбрасывание оказывается невозможным. Несмотря на то что большая часть спинного мозга осталась целой, а сегменты задних конечностей — абсолютно нетронутыми, координированный акт сбрасывания оказался невозможным.

Опыты эти показали, что сбрасывание бумажки может осуществляться только в том случае, если это осуществление протекает на фоне возбуждения локомоторной функциональной системы. Как только разрушается хоть в какой-нибудь мере эта система, так сейчас же деафферентированная конечность теряет свою координированную деятельность (А. Б. Панцхава). Этот ряд экспериментов в сочетании с нашими прежними работами по проблеме «центра и периферии» привел нас к заключению, что функциональная система как целое может приводиться в действие с помощью очень незначительного количества афферентных элементов и осуществляться без постоянной регулирующей афферентации. Но как только возникает необходимость детализировать функциональную систему, т. е. совершать локальный акт, то осуществление



дифференцированного акта в пределах системы требует уже местной афферентной сигнализации.

Этим объясняется недоразумение, создавшееся после экспериментов Гольста, Грея и Вейса.

Экспериментируя на амфибиях и рыбах и беря в качестве индикатора проявление целостных функциональных систем (плавание, прыгание), эмбриогенетически сложившихся под центральным доминированием, они и не могли по вышеупомянутым соображениям обнаружить пущность афферентации для мускулатуры.

Вероятно, в этом же лежит причина неправильного утверждения, которое было сделано недавно крупнейшим английским физиологом Баркрофтом. На основании своих наблюдений над зародышем овцы он пришел к выводу, что «рефлексоподобные» ответы (reflex-like) появляются раньше, чем наступают «массовые движения», т. е. наоборот тому, что было развито Когиллом в отношении аксолотля. Филоэмбриологические закономерности развития приводят не к тому, что у зародыша развиваются отдельные «рефлексы». Это развитие всегда связано с образованием адаптирующих комплексов, и только от одного вида животного к другому меняется скорость уточнения этого комплекса или системы до отдельных деталей. Новорожденному необходимы законченные функциональные системы, которые только одни могут адаптировать его в новой окружающей обстановке. Но одни животные появляются на свет хотя и с головой, но еще в значительной степени с диффузными функциональными системами. Это, например, мы видим у амфибий (Когилл). У других уже в эмбриональном периоде в пределах системы идет быстрая детализация и, как отмечает Уиндл, у кошки, например, почти невозможно отделить момент обобщения от момента детализации в моторных проявлениях. Для меня не представляется сомнительным, что вне зависимости от скорости развития этих процессов, поразительной у человека [Ирвин, 1933], функциональная система как целое эмбриологически закладывается раньше, чем ее отдельные компоненты. Это хорошо видно по исследованиям, которые показали, что дыхательная функциональная система у зародышей имеет вначале диффузную и очень генерализованную структуру и только в конце эмбриогенеза суживается и приобретает детали. Весьма вероятно, что овца как животное с крайне конденсированным эмб-



риопальным периодом имеет быстрое образование детальных соотношений внутри функциональной системы, и это дало основание Баркрофту возражать против закона первичного массового действия. Что касается «ненужности» афферентной функции, то это недоразумение объясняется только тем, что не принято было во внимание центральное доминирование в целом ряде эмбриогенетически сложившихся рабочих комплексов. Мы много знаем о детерминации у эмбрионов одного органа другим (Шлеман, Мангольд), но совершенно ничего не знаем, если не считать последних прекрасных экспериментов Детвиллера, о детерминированном развитии внутри центральной нервной системы от одного образования к другому. А между тем такая чисто структурная детерминация имеет место, на что указывают хотя бы упомянутые выше опыты Силливанка. Именно в таких-то центрально детерминированных и автоматизировавшихся актах роль афферентной системы сведена к минимуму.

Одним из существенных вопросов, на который мы наткнулись при анализе наших экспериментальных результатов, был вопрос: каким образом, несмотря на взаимное пропизывание возбуждений двух систем, между ними устанавливается, однако, прочный барьер, который не позволяет смешиваться различным формам реакций.

Если посмотреть на эти соотношения с анатомической точки зрения, то такое разделение двух систем окажется еще более поразительным. Ядра продолговатого мозга, которые определяют собой конечный эффект центральных процессов на периферии, настолько тесно переплетены между собой, что кажется невероятным, что процессы этих образований не могут быть переведены никакими физиологическими приемами, например, из соматической части ядра блуждающего нерва в висцеральную (П. К. Анохин, А. Г. Иванов). Между тем исследования Бютоков в условиях нервных функций показывают, что нервные процессы всегда прорадированы и являются крайне лабильными (Травис и Геррен).

Как совместить это одновременное существование крайней лабильности в ответ на любое раздражение, прорадированности и вместе с тем крайней изолированности во всем том, что касается специфичности функциональных свойств данной системы возбуждений? Все эти факты являются настолько повседневными в обиходе фи-



вполога, что не приходится удивляться некоторому привычному игнорированию анализа этих отношений.

Делая общие заключения из всей серии последних экспериментов нашей лаборатории, мы можем отметить три особенности в центрально-периферических соотношениях:

1. Каждый первичный нервный центр является неизбежным участником какой-либо системы возбуждений, и потому его возбуждения, посылаемые на периферию, являются следствием закономерностей целой функциональной системы, а не его индивидуальной жизни.

2. Каждый первичный нервный центр как «конечное поле» в смысле Шеррингтона несет крайне разнообразные возбуждения, участвуя в различных функциях. Это обстоятельство в условиях перестройки центров, т. е. при гетерогенном анастомозе нервов, приводит к тому, что некоторые формы возбуждения оказываются адекватными новому периферическому органу и образуется координированная работа и центра, и периферии.

3. Первичный нервный центр благодаря длительной связи со своей периферией располагает онтогенетически укрепленными формами возбуждений, и это обстоятельство является очень существенным фактором, препятствующим перестройке нервного центра.

Последняя в опытах с нервными анастомозами может произойти только в том случае, когда перестроена вся система возбуждений, определяющая возбуждение конечного центра.

Уже эти первые итоги наших экспериментов раскрыли нам весь смысл прежних работ других авторов с нервными анастомозами, которые не нашли своего широкого применения в нервной физиологии. Теория «переучивания» нервного центра, отнесенная только к данному центру, является неправильной и выражает собой первые шаги в развитии учения о пластичности центральной нервной системы. Эти шаги были сделаны под несомненным влиянием пышного расцвета аналитических теорий и фактов в области нейрофизиологии. Я не думаю ни в какой степени обесценивать все эти грандиозные достижения, они являются таким же необходимым этапом развития нашей науки, как образования складок на земной коре в жизни Земли. Но для нас стало совершенно ясным, что тот конфликт возбуждений, который образуется при соединении различных по происхождению центра и



периферии, может быть понят и экспериментально устранен только при учете всей системы возбуждений, поддерживающих и организующих данную функцию организма. Иначе говоря, мы принуждены были вступить на синтетический путь, чтобы понять поведение отдельного нервного центра. За основной рабочий принцип такого последовательного пути мы приняли функциональную систему.

В сущности уже и первые исследования проблемы центра и периферии становились на синтетический путь, связывая поведение и состояние нервного центра с периферическими органами.

Но этот синтез был весьма недостаточным. Давая новые направления для исследовательской мысли, проблема центра и периферии вырывала из сложного интеграла нервных процессов, обеспечивающих выполнение данной цельной функции, два отдельных звена, связанных между собой анатомически. Такая постановка вопроса очень много дала, например, для вскрытия соотношения различных форм возбуждений на участке данного центра и данной периферии, но она не могла вскрыть изменчивости этих форм возбуждений в зависимости от состояния и активной направленности всей функциональной системы в целом.

Ввиду того что значительное большинство наших последних экспериментальных данных, как можно было убедиться, получено под углом зрения функциональной системности нервных процессов, я позволю себе в виде подведения итога разобранных материалов несколько подробно остановиться на формулировке понятия функциональной системы и ее физиологической характеристике.

Часто приходится слышать, что понятие «система» не ново и даже употребляется в ряде исследовательских направлений. Вряд ли с этим нужно спорить. Всегда, когда исследователь сталкивается со сложностью органических проявлений и, главное, с их взаимозависимостью, он выражал это в понятии «система».

Уже греческий мыслитель Дионисий Галикарнийский (30 г. до нашей эры) говорит о «целостной системе тел». И, начиная от него, мы можем провести эту линию «системности» через Клода Бернара, Биша, Шеррингтона, И. М. Сеченова, А. А. Ухтомского, И. П. Павлова,



А. Д. Сперанского. Можно без преувеличения сказать, что не было ни одного думающего физиолога, который бы не сталкивался с этими проблемами. В виде «коштел-лящи» нервных центров мы находим указание на системность у А. А. Ухтомского. А для наиболее сложных форм высшей нервной деятельности системность как рабочее понятие широко употреблялась в лаборатории акад. И. П. Павлова.

Функциональной системой мы называем комплекс нервных образований с соответствующими им периферическими рабочими органами, объединенный на основе выполнения какой-либо вполне очерченной и специфической функции организма. К таким очерченным функциям можно отнести, например, локомоцию, дыхание, глотание, плавание и т. д. С этой точки зрения уже на ранних этапах онтогенетического развития организма мы не можем назвать какой бы то ни было нервной процесс, не принимающий участия в осуществлении той или иной целостной функции.

Эта обязательная причастность любого нервного возбуждения к выполнению той или иной функции накладывает свой отпечаток на его особенности как соподчиненного компонента функциональной системы. Таким образом, нет, например, движений вообще, а есть движения, являющиеся конечным эффектом развития нервных процессов в пределах определенной функциональной системы. И даже больше того, данное движение как совокупная и согласованная работа ряда мышечных образований только тогда и сможет быть налицо, когда в центральной нервной системе уже сложилась соответствующая ей функциональная структура возбуждений.

Состав функциональной системы не может быть определен каким-либо анатомическим принципом. Наоборот, самые разнообразные «анатомические системы» могут принимать участие и объединяться на базе одновременного возбуждения при выполнении той или иной функции организма. Так, например, симпатические, парасимпатические и анимальные компоненты могут объединяться на выполнение, например, дыхательной функции, но при выполнении этой функции они все находятся под доминацией функциональной системы, а не анатомической своей принадлежности. С этой точки зрения становится ясным водораздел между общей физиологией нервных



процессов и динамической нейрофизиологией. В то время как первая занимается изучением специфических свойств возбуждений отдельных нервов, рецепторов, центров и их соотношений, динамическая нейрофизиология должна отыскивать закономерности, на основе которых эти процессы объединяются в координированную функциональную систему. Этот уровень проблемы неизбежно соприкасается с вопросами биологического порядка, ибо само понятие функциональной системы для ранней стадии эмбриогенетического развития является понятием биологическим. Таким образом, отыскивание закономерностей в организации функциональной системы ставит перед нами ряд вопросов для всех уровней развития нервной деятельности — от ранних стадий эмбриогенеза до сложившегося взрослого организма.

Подводя итог главнейшим из последних экспериментов нашей лаборатории, мы можем представить себе до некоторой степени общий план развития и объединения отдельных функциональных систем в онтогенезе. Представление развилось у нас не только в связи с нашими собственными экспериментами, скорее последние заполнили некоторые недостающие звенья во все более и более развивающейся динамической теории нервной деятельности. Эта теория сильна тем, что охватывает все стадии развития нервных функций и базируется на постоянной изменчивости нервных процессов.

Из приведенных материалов других авторов видно, что к настоящему времени приложено уже достаточно усилий и получено достаточно много материалов, чтобы надеяться на укрепление новых взглядов на нервную деятельность. В основном, как мне представляется, нервная деятельность на разных стадиях развития строится по следующим принципам.

1. Основной единицей нервной деятельности, начиная с самых ранних этапов развития, является функциональная система. Она служит организующим ядром, обеспечивающим выполнение целостной, вполне очерченной функции и биологически определяет приспособление зародыша и новорожденного к внешним условиям существования. Так, например, у зародыша аксолотля отношение к внешнему миру строится на трех вполне очерченных функциональных системах: плаваппи, глотаппи и дыхательных движениях.



2. Локомоторная функциональная система как единство центрально-периферических процессов организуется уже в раннем эмбриогенезе благодаря детерминированному развитию первых центров. Под их доминацией и строятся сложные двигательные акты. Периферия не принимает решающего участия в конструировании локомоторного акта, но обеспечивает в дальнейшем благодаря круговому циклу центрально-периферических отношений более тонкую и детальную работу системы. Речь идет о комплексных двигательных актах амфибий и рыб.

3. Все формы возбуждений, относящиеся к данной функциональной системе, циркулируют в пределах ее диффузно и распределяют свое влияние на периферический рабочий аппарат в зависимости от своих особенных свойств, заключающихся, очевидно, в характере ритма.

4. Следующий факт, установивший нашу точку зрения на системность нервных процессов, заключается в том, что каждый конечный нервный центр посылает на периферию свою особенную форму возбуждения, приспособленную онтогенетически к данному рабочему органу. Так, например, пищевое возбуждение, как возбуждение вполне определенной системы нервных связей разрешается на периферии в работе различных органов: мышц, желез и сосудов. Но этот веерообразный выход возбуждения на периферию происходит таким образом, что конечные центры, несмотря на их одновременное возбуждение, посылают на периферию различные формы возбуждений. Возбуждение, предназначенное для поперечнополосатых мышц, способно возбудить только эти мышцы, но не секреторный аппарат, и наоборот.

Мы не согласны с Вейсом, что это возбуждение специфично для каждой отдельной мышцы. Мы считаем, что возбуждение, предназначенное для данной поперечнополосатой мышцы, может возбудить и всякую другую поперечнополосатую мышцу, если оно только на нее попадает.

5. Местом отбора центральных импульсов в этом случае являются, очевидно, центральные синапсы конечного нейрона.

Как обычные рецепторы являются рецепторами всего организма, так и конечный нейрон с его центральным синапсом является рецептором рабочего аппарата, обращенным на центральную нервную систему. Он выбирает из



многообразных форм центрального возбуждения только те, которые являются адекватными его периферическому аппарату.

На этом участке проблемы центрально-периферических соотношений моя точка зрения совпадает с последними изменениями первоначальной концепции «резонанса», которые были произведены самим Вейсом. Я не могу, однако, согласиться с теорией «ремодуляции» нервного волокна, с помощью которой он объясняет результаты наших экспериментов [Вейс, 1936, 1937].

6. Последние данные об изменчивости возбуждений в процессе текущей организации новых рабочих объединений (интеграций) приводят нас к выводу, что мы вступаем в такую полосу исследований в области нейрофизиологии, когда надо считаться с новым, именно динамическим, представлением об интеграции нервных процессов. Основной предпосылкой для этой динамической теории нервной деятельности, естественно, должны быть труды Ч. Шеррингтона, И. П. Павлова и Н. Е. Введенского.

## **Теория функциональной системы как основа для понимания компенсаторных процессов организма\***

Проблема восстановления функций человека является в такой же мере проблемой физиологической, в какой мере и психологической. Я считаю необходимым это подчеркнуть потому, что между классической физиологией и психологией, которая является областью с наиболее комплексными процессами нервной системы, всегда существовала пропасть, к заполнению которой почти не делалось никаких попыток. Между тем все более и более чувствуется необходимость в такого рода физиологических ис-

---

\* Учен. зап. МГУ. Психология. Вопросы восстановления психофизиологических функций, 1947, т. 2, с. 32—41.



следованиях, которые могли бы на одном своем полюсе способствовать физиологической интерпретации предмета, а на другом дать убедительную характеристику процессам психологического порядка. Физиологические исследования такого рода смогли бы до некоторой степени закрыть указанную выше пропасть. Гениальным шагом к ее закрытию было учение о высшей нервной деятельности.

Мне кажется, что как бы ни были тонки и искусны все наши экспериментальные достижения по линии аналитической физиологии, как бы мы точно ни изучили отдельные фазы возбуждения и его последовательных состояний, мы никогда не сможем только с помощью этого вооружения перебросить мост между физиологией и психологией. Мы никогда не сможем подойти к анализу приспособительного и целеустремленного движения человека, если мы не произведем некоторой промежуточной операции, заключающейся в таком синтезе всего физиологического материала, который помог бы увидеть принципы, свойственные только целостной организации.

Попытка создания такого промежуточного понятия была сделана в нашей лаборатории в виде понятия «функциональной системы», что и было опубликовано в 1937 г. в материалах Всесоюзного съезда физиологов в Тбилиси, где я прочитал доклад на тему «Функциональная система как основа интеграции нервной деятельности в эмбриогенезе». Это была первая сводная формулировка нашей позиции в синтетическом понимании нейрофизиологии, хотя отдельные высказывания были сделаны и раньше в сборнике «Проблема центра периферии».

В последующем на одной из павловских сессий я сделал попытки найти точки соприкосновения между общей физиологией нервной системы и физиологией высшей нервной деятельности также на почве принципа функциональной системности [Апохин, 1939]. Работы последующих лет с применением осциллографического анализа и доведение самого исследования до процессов высшей нервной деятельности убедили нас, что концепция функциональной системы чрезвычайно плодотворна именно там, где приходится объяснять сложные акты приспособительного поведения и оценивать постепенное развитие восстановительных процессов.

Функциональной системой мы называем всякую организацию нервных процессов, в которой отдаленные и



разнообразные импульсы нервной системы объединяются на основе одновременного и соподчиненного функционирования, заканчивающегося полезным приспособительным эффектом для организма. В такой функциональной системе конечный эффект в виде работы каких-либо органов не может быть строго отделен от собственно нервных процессов. Рабочий эффект является по существу для нервной системы новым комплексным стимулом со сложной градацией специфически отдельных импульсов. Следовательно, понятие функциональной системы обязательно включает в себя циклические взаимодействия между центрами и периферией. По своему масштабу функциональные системы организма могут быть весьма различны. Одни из них охватывают огромные комплексы процессов нервного и гуморального характера, как, например, дыхательная система, другие сведены до незначительного движения одним-двумя пальцами по направлению к какому-либо предмету.

Организм животного есть совокупная деятельность многообразных и иногда принципиально различных функциональных систем. Их соотношение, точки прикосновения и перекрытия друг с другом являются специальной большой проблемой, которая при достаточно глубоком ее исследовании приведет нас, несомненно, к формулировке таких законов, которые физиологически разъяснят нам туманную формулу «организм — как целое». Так, например, различные функциональные системы имеют различную степень выраженности морфогенетически определенного компонента, и это накладывает свой отпечаток на взаимодействие такой функциональной системы с другими, менее стабильными.

Надо помнить, что функциональная система представляет собой систему активно объединенных процессов, которые, раз объединившись, стремятся сохранить созданную архитектуру соотношений. Понятие функциональной системы не может быть заменено понятиями «рабочее содружество центров», «конstellация центров» и т. д. Эти последние понятия, отражая собой лишь простое взаимодействие различных нервных образований, не характеризуют наиболее важного и решающего свойства функциональной системы: активно изменять соотношение и устанавливать определенным образом направленное соподчинение между ее компонентами.



Из этого уже видно, что функциональная система приобретает новые, не свойственные ее частям качества и формы поведения, которые ей присущи только как целостному образованию. Важным преимуществом нашей концепции является также и то, что она аргументирована целиком на физиологическом основании как по манере экспериментирования, так и по использованию всего нейрофизиологического материала. В этом отношении функциональная система представляет собой совершенно реальную основу для решения одной из самых волнующих физиолога проблем: законов интегрирования первичных процессов.

Функциональная система может быть по преимуществу врожденной, т. е. определенной морфогенетически, или, наоборот, по преимуществу созданной заново, т. е. эпизодической, приспособливающей организм для данного момента. Однако и в том, и в другом случае, поскольку она сложилась как система, она неизбежно приобретает новые свойства, не присущие частным процессам, являющимся традиционным объектом исследования классической физиологии. Это приобретение функциональной системой новых свойств, когда она обеспечивает приспособительную функцию, и помогло нам выделить ряд новых принципов и понять механизмы интеграции нервной деятельности на физиологическом основании. Выражения «нервная система как целое» и др. теряют свой смысл, если не указаны свойства этого целого, свойства, присущие только ему. Работы последних лет, проведенные в целом ряде зарубежных лабораторий, показали, что многие исследования по проблеме центрально-периферических соотношений именно потому и являются противоречивыми, что они не имеют единого принципиального стержня, который позволил бы вскрыть закономерности более высокого порядка, чем те элементарные процессы, которые, например, обнаруживаются при гетерогенном анастомозе нервных стволов. Ниже я приведу, как мне кажется, достаточно убедительные соображения к тому, что принцип функциональной системы может быть с большим успехом применен и к вопросам восстановления функций, и постараюсь на ряде принципов охарактеризовать те специфические свойства функциональной системы, которые характеризуют ее как динамическое целостное образование.



1. Принцип сужения афферентации. Каждая функциональная система, имеющая строго очерченный состав компонентов и выполняющая вполне специфическую функцию организма, всегда имеет разнообразные афферентные влияния. Одни из афферентных импульсов данной системы являются для нее пусковыми, они служат толчком к развитию тем или иным способом уже раньше интегрированной системы процессов, другие, наоборот, возникают в момент осуществления эффекторного комплекса функциональной системы и служат поддержанию правильного течения интегрированных процессов в пространстве и во времени. Эти последние могут возникать в самых разнообразных органах и тканях организма, принимающих хоть какое-нибудь участие в осуществлении данной функции. Они возникают вторично, отражая собой по интенсивности и охвату характер эффекторного выявления функций. Афферентные импульсации, возникающие в результате осуществления функции, обладают огромным разнообразием. Так, например, при осуществлении дыхательного акта в фазе инспирации афферентные импульсы возникают от альвеол легкого, от рецепторов слизистой оболочки бронхов, от рецепторов трахеи и гортани, от рецепторов слизистой оболочки носа, от проприорецепторов дыхательных мышц, от связочно-суставных рецепторов реберно-позвоночных сочленений, от внутренностей, подвергающихся давлению со стороны диафрагмы, от кожных рецепторов, раздражаемых растяжением кожи туловища, и т. д. Многие из афферентных импульсов, возникающих при вдохе, здесь не перечислены. Но и перечисленных достаточно, чтобы видеть, какие мощные потоки импульсов соматического и висцерального характера направляются в центральную нервную систему. Все это составляет по нашей терминологии общую «афферентацию системы», в данном случае дыхательного акта. Возникает естественный вопрос: все ли эти афферентные импульсы, возникновение которых является неизбежным механическим результатом выполнения функции, принимают активное участие в конструировании эффекторных возбуждений. Чтобы ответить на этот вопрос, мы должны точно себе представить, что данная функция только тогда оказывается эффективной и приспособляющей организм к внешним и внутренним условиям, когда возбуждения, выходящие на эффектор-



ный аппарат данной функциональной системы, имеют вполне определенное распределение по конечным ее нейронам. Если этот факт сделать отправным для научного исследования, то окажется, что мы должны будем отказаться от понимания абсолютного значения афферентного импульса. Экспериментальная физиология считает само собой разумеющимся положение, что если афферентный импульс возник где-либо на периферии, то он неизбежно включается в центральную координацию и имеет какое-то регулирующее значение. Это устоявшееся положение обязано своей прочностью в физиологии своеобразному психологическому обману, возникающему неизбежно в условиях эксперимента. В самом деле, раздражая, например, верхний гортанный нерв электрическим током, при какой-то силе тока, называемой нами «пороговой», мы обязательно получим влияние на акт дыхания. Такие опыты проделывались много раз, но ни в одном случае не было обращено внимание на тот важный факт, что импульсы возникают в нерве и поступают в центральную нервную систему задолго до того, как они начнут оказывать дезинтегрирующее действие на дыхательную функцию. Следовательно, наши раздражения нижнегортанного нерва должны быть расцениваемы в трех диапазонах своей интенсивности: 1) подпороговое для нервной системы вообще, т. е. не дающее импульсов в пункте раздражения; 2) пороговое для нервной системы, но подпороговое для данной функции, или, короче, для избранного нами индикатора. В этом диапазоне интенсивности импульсы возникают в пункте раздражения и попадают в центральную нервную систему, но еще не могут проникнуть в хорошо интегрированную систему возбуждений; 3) наконец, последняя интенсивность раздражений является уже пороговой для данной функциональной системы.

Все наши эксперименты, проведенные в масштабе целой функциональной системы, убедили нас, что роль афферентного импульса в силу описанных его выше особенностей всегда имеет относительное и фазовое значение для функции в целом. Если только данная функциональная система ведет к положительному результату для организма и этот эффект повторяется, в функциональной системе наступает неудержимый процесс отстранения все большего и большего количества афферентных импульсов от регулирования данной функции. Происходит, как мы



выражаемая, «сужение афферентации» системы. Необходимо подчеркнуть, что этот процесс сужения есть специфическое свойство только функциональной системы как интегративного образования и никоим образом не может быть отнесен к каким-либо частным процессам организма, изучаемым обычно физиологией. Какой из афферентных импульсов будет первым устранен от участия в регулировании функции и в каком порядке пойдет «сужение афферентации», этот вопрос для каждой функциональной системы должен быть решен индивидуально. Наши опыты показали, что устранение каких-либо афферентных импульсов из процессов центральной интеграции не означает, что они навсегда потеряли свое значение для данной функциональной системы. Устраненные афферентные импульсы оказываются вновь необходимыми, как только данная функциональная система перестает обеспечивать организм эффективным приспособлением. Постараюсь проиллюстрировать это положение конкретными экспериментами нашей лаборатории.

Известно, что перерезка всех задних корешков для одной или даже двух задних конечностей лягушки не устраняет всех видов стандартного поведения этого животного: лягушка по-прежнему координированно прыгает, отталкиваясь задними конечностями от пола, хорошо выправляет положение, будучи перевернута на спину, и т. д. (Вейс, Геринг, П. К. Анохин). Можно, казалось бы, сделать заключение, что такому животному, как лягушка, задние корешки и, следовательно, вся афферентация задних конечностей совсем не нужны для интегрирования целого ряда довольно сложных функциональных систем. Однако эксперимент показывает, что это ограничение афферентного контроля не сказывается только до тех пор, пока функциональная система имеет стандартное распределение возбуждений по моторным нейронам спинного мозга, которое вполне достаточно для приспособительного эффекта. Что же является мерилом достаточности распределения возбуждений по моторным нейронам задней конечности? Совершенно ясно, что для прыжка это будет напряжение разгибательных мышц, достаточное для того, чтобы оттолкнуть тело от твердой поверхности, а для подтягивания обеих конечностей к туловищу в конце прыжка — то механическое сопротивление (масса конечности), которое надо преодолеть группе флексоров.



Эти механические условия движения конечности для данного животного являются совершенно стандартными, и потому распределение возбуждений в системе в силу филогенетических и онтогенетических условий точно соответствует этим периферическим требованиям. В результате этого функциональная система сохраняет свое постоянное приспособительное значение, несмотря на то что большая часть афферентных импульсов от периферических органов оказывается отстраненной от участия в интегрировании нервных процессов в систему. Но стоит только изменить механические условия движения конечности путем привешивания небольшого груза к нормальной и к деафферентированной конечности, как сейчас же обнаруживается принципиальное отличие той и другой. В то время как нормальная конечность немедленно приспособляется интенсивность рефлекторного возбуждения к новым условиям механического сопротивления, деафферентированная конечность оказывается неспособной это сделать, в результате она выпадает из общей системы локомоторного акта.

Все эти данные показывают, что как только сложилась функциональная система, обеспечивающая ту или иную форму приспособления животного к внешнему миру, так сейчас же начинается процесс постепенной своеобразной деафферентации этой системы. Такой процесс имеет место для любой функциональной системы, возникающей заново в жизни данного организма. Но он может также иметь место и для более значительных отрезков времени, в филогенетическом масштабе. Там, где функциональная система становится в эволюции абсолютным условием жизни, природа не ищет каждый раз заново стабилизации этой функции путем «сужения афферентации», а на основе естественного отбора производит ее полную автоматизацию путем устранения из некоторых ее эффекторных аппаратов даже и морфологических афферентных образований. Общеизвестно, что *n. rhenceicus* почти не имеет проприоцептивных волокон, и это создает совершенно автоматизированный выход возбуждений на него из центральной нервной системы независимо от присутствия или наличия рабочей периферии. Если нацело перерезать *n. rhenceicus* и оставить культю нерва свободной, то осциллографически можно показать, что на этот перерезанный *n. rhenceicus* по-прежнему и в прежней конфигурации



продолжают поступать залпы импульсов из дыхательного центра [Анохин, Касьянов, 1938]. Это явление можно наблюдать без изменения всю послеоперационную жизнь животного, т. е. в течение многих лет. Таким образом, эта, как мы ее назвали, «филогенетическая деафферентация» создает устойчивость функциональной системы в тех ее звеньях, где количественные колебания процессов уже не имеют прогрессивного значения. Ближайший анализ этого феномена показывает, что «филогенетическая деафферентация» отдельных эффекторных аппаратов функциональной системы происходит в тех случаях, когда эффекторная функция данного периферического аппарата может быть с большой легкостью и успехом регулируется афферентными импульсами от других аппаратов этой же функциональной системы.

Наша лаборатория много внимания уделила изучению непосредственных физиологических механизмов, с помощью которых реализуется это ответственное свойство функциональной системы. В пределах этого доклада я не имею возможности обрисовать с исчерпывающей полнотой весь экспериментальный материал, полученный нами на этом пути. Ограничусь лишь характеристикой некоторых итогов.

Вначале мы пытались объяснить устранение излишней афферентации системы через блокирование ее на границах функциональной системы. Нам казалось, что это блокирование могло бы происходить благодаря пессимальному состоянию, возникающему на границах функциональной системы от высоких частот импульсации, имеющих место на ее основных эффекторных путях. Такое объяснение имело свои основания: опыты показали, что воздействие оптимальными раздражениями через «устраненные» афферентные аппараты не смещает общей конфигурации эффекторных возбуждений данной функциональной системы [Груздев, 1938].

Однако при более глубоком анализе этого вопроса мы пришли к заключению, что привлечение пессимального состояния не может объяснить нам всего разнообразия функциональных проявлений системы. По физиологическому существу пессимального состояния оно должно углубляться от прибавления частоты и интенсивности раздражения. Совсем другое положение создается в случае устранения излишней афферентации функциональной



системы. Здесь всякое усиление «устрапленной» афферен-  
тации сверх ее оптимальной интенсивности немедленно  
дезорганизует течение всех процессов системы. Иначе  
говоря, усиление «устрапленной» афференциации дает ей  
возможность прорываться к основному ядру интегрирую-  
щих процессов. Это явление вряд ли могло бы иметь ме-  
сто, если бы на границах функциональной системы име-  
лось пессимальное состояние. В силу этих соображений  
мы в настоящее время больше склоняемся к другому объ-  
яснению, в основе которого лежит понятие о субнормаль-  
ности. В свете той характеристики, которую Гассер дал  
этому процессу в своем обзорном докладе, посвященном  
Гарвею, мы считаем его наиболее подходящим для объяс-  
нения механизмов «сужения афференциации». В самом  
деле, характерным свойством субнормальности как поня-  
тия возбудимости является то, что при усилении раздра-  
жения возбудимость достигает порога и функциональный  
эфффеки при этом может получиться такой же, как и при  
пороговом раздражении в нормальных условиях. Следо-  
вательно, мы можем сказать, что между афферентными  
импульсами, переставшими влиять на процессы функцио-  
нальной системы, и между системой возбуждений, обес-  
печивающей стандартную функцию, лежит зона субнор-  
мальности. Вероятнее всего, эта зона создается как след-  
ствие высокой частоты импульсаций и электротонической  
активности ядра функциональной системы. Само собой  
разумеется, что этот процесс разыгрывается в синапти-  
ческих областях, которые являются чрезвычайно чувст-  
вительными ко всякого рода электротоническим и частот-  
ным колебаниям. По крайней мере для соотношения  
процессов у конечного моторного нейрона работами, про-  
веденными в нашей лаборатории было показано, что это  
состояние субнормальности является крайне подвижным.  
Разберем те физиологические механизмы, которые создают  
невозможность приспособления к изменяющимся услови-  
ям на периферии после деафференциации задней конеч-  
ности лягушки (П. К. Анохин). В нормальных условиях  
поток эффекирных возбуждений, идущих по мотоней-  
ронам к мышцам, встречают всегда вполне определенные  
механические сопротивления. В основном это вес конеч-  
ностей, трение в суставных соединениях и эластическое  
сопротивление некоторых тканей. При таких стандартных  
движениях, каким, например, является для лягушки пры-



жок, эти сопротивления, как мы видели, всегда постоянны. На основании опытов с осциллографическим анализом проприоцептивной импульсации при растяжении мышцы (Шеррингтон) мы можем сделать вывод, что интенсивность афферентной импульсации от мышцы является прямой функцией механического сопротивления ее сокращению. Следовательно, при стабильных условиях поведения конечности в центральную нервную систему направляется всегда определенная по интенсивности афферентная импульсация. Но между ними и ядром функциональной системы, определяющим всю интеграцию прыжка, находится зона субнормальности. В данном простом случае эта зона субнормальности, очевидно, создается у синапсов афферентного нейрона, которыми последний оканчивается на межучасточных нейронах как своего, так и более высоких сегментов спинного мозга. Вот почему полная деафферентация задней конечности у лягушки фактически ничего не изменяет в ее стандартном поведении. Афферентные импульсы, возникающие от движения конечности вообще и до операции, не попадали в решающие звенья функциональной системы. Посмотрим, что же происходит в том случае, когда к конечностям экстренно привешиваются дополнительные грузики.

На конечности постукает, как и раньше, тот же стандартный поток эффекторных возбуждений. Однако на периферии для мышц теперь имеется уже более значительное механическое сопротивление. Первым следствием этого повышенного сопротивления мышц является усиление проприоцептивной и суставной афферентной сигнализации в центральную нервную систему, т. е. в соответствующие сегменты спинного мозга. Вот это-то усиление стандартной афферентации и прорывает ту постоянную субнормальность, которая отгораживала афферентные импульсы от эффекторных возбуждений системы. По закону усиления электротонического состояния у дендритов моторного нейрона и по закону вовлечения новых моторных элементов («рекруитмент» американских авторов) происходит неизбежное вовлечение в сокращение и большего количества мышечных волокон. В результате всего этого происходит быстрое и автоматическое приспособление к преодолению экстренно возникшего механического препятствия. Но совершенно очевидно, что весь этот процесс может разворачиваться только при наличии



нормальной афферентной системы конечности, в то время как при перерезке задних корешков он, естественно, не может развернуться. Это и приводит к тому, что деафферентированная конечность не может приспособиться к экстренно возникшим изменениям периферической функции.

Все факты подобного рода, неоднократно полученные нами в различных экспериментах, заставляют нас признать, что первым и обязательным условием всякого экстренного изменения стандарта функциональной системы является сигнализация с периферии о пределах и направлении происшедших изменений в приспособительном акте. Следовательно, когда мы говорим о «сужении афферентации», то мы подразумеваем под этим устранение только оптимальных афферентных импульсов и только для стандартного развития нервных процессов в системе. Однако «устраенные» от участия в функциональной системе импульсы сейчас же делаются вновь активными, как только происходит усиление афферентной сигнализации. Для удобства оперирования с этими новыми процессами мы ввели понятие «резервной афферентации системы», подразумевая под этим термином весь тот обширный комплекс афферентных импульсов функциональной системы, который был устранен от участия в ней процессом «сужения афферентации», но который в любой момент может стать активным фактором приспособления, как только возникнут новые условия функционирования рабочей периферии. Важность афферентного начала для всякой компенсации очень недооценивалась исследователями так называемой пластичности нервной системы, и потому исследование этой проблемы остается в настоящий момент столь же описательным, как и во времена Флуранса.

II. Принцип ведущей афферентации. Если подвести итог всему тому, что я сказал в предыдущем разделе, то возникают естественные вопросы: где же предел процессу нарастающего «сужения афферентации» функциональной системы; на чем останавливается устранение ненужных уже для данного момента функционирования афферентных импульсов. Совершенно естественно, что та немногая афферентная регуляция функциональной системы, которая остается после процесса сужения, является



особенно важной и решающей в конструировании центрального комплекса возбуждений вплоть до распределения эффекторных возбуждений при выходе их на конечный нейрон. Эту постоянную афферентную импульсную функцию функциональной системы, которая представляет собой своего рода «головку» всего афферентного запаса системы, мы назвали «ведущей афферентацией». Анализ целого ряда функциональных систем показывает, что сужение афферентации может простираться настолько далеко, что очень ограниченная группа афферентных импульсов оказывается уже достаточной для того, чтобы поддерживать центральную интеграцию данной функции. Роль ведущей афферентации особенно заметна в таких функциональных системах, которые имеют ритмическую смену покоя и действия. К таким системам прежде всего относится дыхательная система. Как показали исследования Груздева в нашей лаборатории, все перечисленные выше многочисленные афферентные импульсы дыхательной системы приносятся в жертву одной единственной афферентации, идущей от альвеол легкого через рецепторы блуждающего нерва.

Ограничение общей афферентации является по самому своему существу динамическим, так как оно всегда развивается по направлению к ведущей афферентации, которая представляет собой всегда остаточную афферентацию функциональной системы. Из этого следует, что ведущая афферентация, в нашем смысле, есть всегда динамический результат сужения. Она всегда представлена афферентными импульсами, выдержавшими испытание в многосторонней конкуренции огромных потоков чувствительных импульсов. Как увидим ниже, оставаясь постоянной в норме, ведущая афферентация может в широких пределах менять свою локализацию в зависимости от дефекта в данной функциональной системе.

Какие же факторы определяют сохранение в качестве ведущей афферентации именно этих импульсов, а не других? Многочисленные исследования, проведенные в этом направлении в нашей лаборатории, показали, что решающим фактором для этого отбора афферентации является наибольшая близость данного афферентного импульса к рабочим аппаратам, осуществляющим полезный эффект данной функции. Эти импульсы от периферии должны быть в некотором смысле абсолютным сигналом полезного эффекта функции. Постараюсь разъяснить



это примером на функциональной системе дыхательного акта. Для этой системы растяжение альвеол и, таким образом, обязательное проникновение в них воздуха являются самым центральным процессом, обеспечивающим успех дыхательного акта вообще. Так как альвеолы растягиваются почти исключительно пассивно вследствие физических условий, возникающих при инспирации, то совершенно естественно, что их растяжение и поступление воздуха являются абсолютно связанными процессами. Если же мы возьмем другие афферентные импульсы дыхательной системы, то увидим, что большинство из них не имеет такого абсолютного значения для конечного эффекта дыхательного акта и может возникать даже в том случае, когда воздух не проникает в альвеолы. К таким относятся проприоцептивные импульсы от межреберных мышц, импульсы от внутренностей, импульсы от кожных рецепторов и т. д. Таким образом, мы видим, что сама физическая архитектура эффекторного аппарата данной функциональной системы предопределяет и направленность процесса сужения афферентации. Чувствительные импульсы, идущие от растянутых альвеол, приобрели поэтому ведущее значение в поддержании постоянства эффекторных возбуждений дыхательного акта. Если оставить в стороне такие автоматизированные функциональные системы, как дыхательная, и обратиться к функциональным системам, возникающим эпизодически, т. е. заново, являющимся факторами приспособления животного к внешней обстановке, то мы увидим, что принцип ведущей афферентации играет и здесь важную роль. В любом, хотя бы и самом незначительном, акте, по делом занимающем животное на данный момент, имеется многосторонняя афферентная регуляция. Для высших функций она представлена не только тактильными рецепторами, но дистантными рецепторами. Какой из афферентных импульсов данной функциональной системы приобретает свойство ведущего при многократном повторении ее процессов? Опыт с наиболее сложными формами деятельности нервной системы показывает, что, как только функциональная система начинает становиться стандартной, происходит неизбежный выбор одного из компонентов ее общего афферентного комплекса в качестве решающего регулятора успеха функциональной системы в целом.



В дополнение к приведенным выше соображениям о «ведущей» афферентации необходимо добавить несколько слов о тех афферентных импульсах, которые получили название «пусковых». «Пусковая» афферентация для стандартных автоматизированных систем не имеет существенного значения, если оставить в стороне первые моменты возникновения функции в онтогенезе. Однако для функциональных систем, складывающихся в процессе индивидуального жизненного опыта, она играет большое значение. Если функциональная система от длительного повторения сделалась стандартной, то «пусковая» афферентация большей частью совпадает с «ведущей» афферентацией, хотя этого совпадения может и не быть. Интересно, что организация ведущего афферентного контроля в функциональной системе может идти вопреки анатомическому, т. е. территориальному принципу и хотя и протекает в первичных элементах, но подчиняется функциональным закономерностям. Очень часто для функциональной системы, осуществляющейся по преимуществу в одной области организма, «ведущими» могут быть импульсы, возникающие в другой области организма. Важно лишь только одно — чтобы они возникли в качестве неизбежного механического следствия при осуществлении решающего звена в периферическом эффекте данной функциональной системы. Эта закономерность взаимодействия процессов внутри функциональной системы особенно дает себя знать при патологической иррадиации возбуждения. Можно пояснить эту закономерность на совершенно элементарном примере. Так, например, если заболит какой-либо зуб нижней челюсти, то болевое возбуждение, в силу периферической иррадиации, начинает распространяться по центральной нервной системе. Куда прежде всего впадает это возбуждение? С точки зрения обычных представлений об иррадиации возбуждения, предполагающих распространение его по территориальному принципу, начиная от пункта возникновения, мы должны были бы ожидать проекционных болевых ощущений в соседнем зубе нижней челюсти. Основанием для такого предположения является анатомическая близость иннервации и тесная связь нервных клеточных элементов для обоих этих зубов в ядре тройничного нерва. Однако из дентиатрической практики известно, что иррадиация болевого ощущения на самом деле идет во-



преки этому анатомическому принципу: большей частью болевое ощущение начинает распространяться таким образом, что человек проецирует боль в противоположный зуб верхней челюсти. Этот элементарный пример вскрывает самую суть того процесса, который мы называем «системной иррадиацией возбуждения». Хотя анатомически элементы, иннервирующие верхний и нижний зубы, гораздо более удалены друг от друга, тем не менее с точки зрения функциональной оба противоположных зуба представляют собой единое целое. Взаимное сопротивление, оценка твердости пищи и т. д.— все это делает их несравненно более тесно связанными, чем два соседних зуба. Не удивительно поэтому, что распространение процесса возбуждения в системе идет именно согласно этой функциональной близости, определяющей предпочтительное синаптическое облегчение. Почти вся патология центральной нервной системы, в особенности ее ирритативные формы, может быть выведена в своей характерной симптоматике из этого правила системной иррадиации. Именно таким функциональным принципом обеспечивается связь в пределах функциональной системы, какие бы области организма эта функция не охватывала. В многообразной деятельности животного организма механика какой-либо функции может комбинировать самые разнообразные и отдаленные органы. Если нервные процессы складываются при этом в функциональную систему, то неизбежно обеспечивается длительная тесная связь между самыми отдаленными районами центральной нервной системы. Из этого видно, что функциональная система по своей сути стоит в противоречии с обычным делением функций на «уровни». В самом деле, можно ли, например, говорить о том, что пирамидное управление моторикой является выражением «высшего уровня», если известно, что все своеобразие пирамидного контроля реализуется в конечном итоге в соотношениях синаптических процессов на теле моторных нейронов спинного мозга. Усложнения аппаратов и типов интеграции, несомненно, развивались во фронтальном направлении. Этого нельзя отрицать. Однако истинная физиологическая оценка любой функциональной системы может быть сделана только в том случае, если этот несомненный эволюционный факт будет понят в свете вертикальной архитектуры функции.



Достижения нейрофизиологических исследований за последние годы заставляют нас признать, что если в процессе эволюции у данного животного появляется «высший уровень» моторной координации, то все «нижнее» немедленно преобразуется в соответствии и в направлении этого «высшего». Такое животное всегда теряет прежние типы координации, если только оно не поставлено в искусственные условия эксперимента с децеребрацией и т. д. В этом и заключается опасность «послойного» понимания прогрессивного развития интегративных процессов организма.

III. Принцип санкционирующей афферентации. Если все описанные выше типы афферентного обслуживания функциональной системы имеют отношение по преимуществу к ее архитектуре и правильному течению процессов внутри нее, то этот последний вид афферентации является решающим фактором в оценке самого приспособительного эффекта в интересах целого организма. Функциональная система, как бы она ни сложилась, должна окончиться каким-то периферическим рабочим эффектом, и здесь наступает критический пункт для всей нейрофизиологической динамики системной деятельности: какова степень полезности для организма этого окончательного рабочего эффекта, какие моменты позволят организму судить о достаточности или недостаточности этого функционального эффекта? Эту сторону интеграции обеспечивают те афферентные импульсы, которые возникают на рецепторах рабочих аппаратов и предназначаются для наиболее комплексных аппаратов подкорковой и корковой части нервной системы. Такие сигналы с периферии о достаточном рабочем эффекте данной функциональной системы мы и назвали «санкционирующей афферентацией». Термин «санкционирующая» нами был выбран потому, что афферентные импульсы этого рода действительно «санкционируют любую сложившуюся в данный момент новую организацию нервных процессов, если только последняя привела к конечному положительному эффекту. Нет ни одной функциональной системы организма, которая бы не имела санкционирующего афферентного воздействия. Все функциональные системы организма складываются, эволюционируют и удерживаются только благодаря тому, что они в качестве конечного звена своего развертывания имеют эту санкцию.



Следовательно, проблема изучения «санкционирующей афферентации» в физиологическом отношении прежде всего заключается в ответе на вопросы: какими импульсами представлена, от каких рабочих органов исходит и для каких центральных аппаратов предназначена санкция данной функциональной системы. Уже одна постановка этого вопроса по-новому ориентирует нас в исследовании на физиологических путях интегративной деятельности организма.

Постараюсь на конкретных примерах показать значение санкционирующих афферентных импульсов для функциональных систем различной сложности. Начну с дыхательной функциональной системы. В нормальных условиях жизни организма, т. е. жизни в природе, где всегда имеется в воздухе кислород, уже одно растяжение альвеол при инспирации является абсолютным условием оксигенации организма. Следовательно, афферентные импульсы от альвеол, являясь ведущими импульсами в конструировании дыхательного акта, в то же время являются импульсами, в какой-то мере «санкционирующими» успех дыхательного акта в целом. Однако это еще не есть санкционирование всей дыхательной системы в целом, так как для нее окончательным рабочим эффектом является интенсивность окислительных процессов в тканях вообще и в клетках дыхательного центра в особенности. Следовательно, санкционирующим эффектом для дыхательной системы в целом является поступление кислорода к клеткам дыхательного центра. Отсюда в зависимости от достаточности или недостаточности этого окисления идут импульсы к интегрирующим механизмам функции в целом. Они могут стимулировать дыхательный и сердечно-сосудистый аппараты. Если уровень возбудимости клеток дыхательного центра является оптимальным, то ведущей афферентации по блуждающему нерву оказывается достаточно для того, чтобы дыхательная система сохранила свой стандартный состав. Но как только в силу каких-нибудь условий, например недостаточности содержания кислорода в окружающем воздухе, происходит необычная стимуляция клеток дыхательного центра, то сейчас же периферические аппараты дыхательной функции получают многообразные и, может быть, даже в некоторой степени смещенные по отдельным аппаратам импульсации. Так, например, в одном случае



большая импульсация может пойти по диафрагмальным нервам, и это поведет к усиленному сокращению диафрагмы, а в другом случае, наоборот, усиленная импульсация может пойти по межреберным нервам, что поведет к усилению инспирации за счет расширения грудной клетки [Груздев, 1938]. Таким образом, в зависимости от полноты санкционирующей афферентации может быть самая разнообразная переконструировка нервных процессов функциональной системы, так как единственным критерием правильности этой переконструировки является успех функции в целом. Санкционирующая афферентация тем и замечательна, что из всех возможных комбинаций нервных процессов она закрепляет именно ту комбинацию, которая привела к положительному рабочему эффекту для организма.

Подобные примеры можно взять в большом количестве в самых разнообразных функциях организма. Так, например, моторная функция поддержания равновесия тела и сочетание этой функции с функцией хождения представляют собой функциональную систему, для которой стимуляция лабиринта служит санкционирующей афферентацией [Анохин, 1935]. Любая переконструировка возбуждения на конечных моторных нейронах спинного мозга только в том случае делается стабильной, если лабиринт получил адекватное раздражение своих рецепторов. Роль этой санкционирующей афферентации особенно велика в тех случаях, когда имеется какой-либо дефект в механике моторного аппарата. Так, например, после ампутации одной лапы у животного оно вынуждено ходить на трех ногах. Каким образом животное находит то распределение возбуждений у моторных нейронов, которое соответствует восстановлению новой системы равновесия? Из всех моторных попыток животного, часто хаотических, закрепляется та форма распределения возбуждения, которая привела, может быть, даже случайно, к возникновению адекватной стимуляции лабиринтного аппарата. Эти примеры, санкционирующие афферентацию, можно приводить и дальше. Но и из приведенных примеров видно, что ни одна попытка восстановить в какой-либо мере утраченную функцию не могла бы привести к положительным результатам, если бы передвижения возбуждений по центральной нервной системе не закреплялись вдруг в тот момент, когда это передвижение по-



лучило санкционирующую афферентацию. Все это заставляет нас признать, что одним из главнейших факторов стабильной и правильной функциональной системы является стабильная санкция со стороны какого-то афферентного аппарата организма.

## Рефлекс и функциональная система как факторы физиологической интеграции \*

В последние годы наша лаборатория занята всесторонней физиологической характеристикой той закономерности целого организма, которая нами была сформулирована в виде принципа функциональной системы. Под этим же углом зрения были подробно изучены морфогенетические процессы на различных стадиях эмбриогенеза до организации жизненно важных функций новорожденного включительно. Эти работы показали, что любая функциональная система как единица морфофизиологической интеграции организма неизбежно проходит несколько закономерных стадий развития. Изученные нами стадии могут наблюдаться абсолютно у каждого животного и при любой приспособительной качественно очерченной деятельности. Обнаруженные нами стадии настолько закономерны и настолько не совпадают с имеющимися представлениями эволюционной морфологии, что заставили нас ввести новое понятие — «системогенез».

Физиологический анализ закономерностей целостной деятельности шел по пути характеристики тех центральных процессов, которые связаны с поддержанием единства функциональной системы с правильной координацией всех структур и процессов, которые ее составляют.

Естественно, что на путях этих исследований мы не могли не встретиться с вопросом о соотношении понятия

---

\* Физпол. журн. СССР, 1949, т. 35, вып. 5, с. 491—503.



«рефлекс» и понятия «функциональная система». Что у них общего и что отличного? И не исключают ли они взаимно друг друга, как это думают некоторые?

Постараюсь ответить на эти вопросы конкретными экспериментами, подчеркивающими своеобразие того и другого понятия. Я ограничусь в этой статье той серией экспериментов, которые выявляют своеобразное отношение функциональных систем к афферентным воздействиям с периферии. Зависимость функциональных систем от афферентных импульсаций служит наиболее демонстративным доказательством того, что они являются подлинными единицами физиологической интеграции организма. Ни одно явление организма, понимаемое в общефизиологическом смысле, не предъявляет столь специфических и разнообразных требований к афферентным импульсам, как это имеет место при осуществлении приспособительной деятельности целого организма.

Прежде всего несколько слов о том, как возникло в нашей лаборатории самое понятие «функциональная система».

При изучении центрально-периферических соотношений в нервной деятельности по методу сшивания нервных стволов, обладающих различными функциональными свойствами, мы встретились с целым рядом особенностей синтетической деятельности организма. Она выявилась прежде всего в том, что «переучивание» любого изолированного нервного центра только в том случае может иметь успех, если «переучивается» большой комплекс процессов, объединенных на выполнении определенной функции организма. Так, например, чтобы изменить функцию центра диафрагмального нерва путем анастомозирования его с лучевым нервом конечности, надо прежде всего разрушить целостную функциональную организацию, в которой работает этот нерв, т. е. функцию дыхания. Поскольку, как выяснилось, такая функциональная организация господствует над функцией отдельных частей и обладает специфическими, только ей присущими особенностями, мы обозначили ее понятием «функциональная система», используя для этого выражение, часто употреблявшееся в лаборатории Ивана Петровича применительно к коре головного мозга. Естественно, что содержание этого понятия, как это видно из предыдущего, значительно отличается от такого ее понимания. К этому



нас обязывали экспериментальные материалы общепфизиологического характера («проблема центра и периферия»).

В 1939 г. на сессии, посвященной третьей годовщине со дня смерти И. П. Павлова, мною был сделан доклад о значении учения о высшей нервной деятельности для общей физиологии центральной нервной системы. Отдельные его принципы, в особенности принцип системности, позволяют нам вскрыть подобные же закономерности в организации автоматических и врожденных приспособительных актов. Именно к этим-то целостным актам и был нами применен термин «функциональная система». В нашем понимании она представляет собой совокупность структур и процессов, объединенных какой-либо четко очерченной приспособительной деятельностью организма. Это понятие по самой своей сути является морфофизиологическим, так как ни один шаг физиолога при изучении целостных процессов организма, особенно их развития не может быть успешным без параллельного изучения структуры.

Появление любого нового научного понятия сопряжено с обязательной характеристикой его своеобразия, его отличия от того, что употреблялось ранее. Я не раз указывал на то, что всякое обсуждение целостной деятельности организма не может быть достаточно успешным, если не указаны те новые свойства, которые отличают эту целостную деятельность от составляющих ее частей [Апохин, 1948].

Неудача Шеррингтона в построении ведущей теории интегративной деятельности нервной системы зависела также от несоблюдения этого условия. Сосредоточив свое внимание на отдельных деталях нервных координаций, являющихся только *средствами интеграции*, он не подметил того нового, что несет с собой всякая целостная деятельность организма.

Он ошибочно полагал, что из предложенных им принципов, характеризующих частные механизмы координации, само собой сложится и целостная деятельность организма, не принеся с собой никаких новых механизмов и новых своеобразных качеств.

В этом смысле условный рефлекс как приспособительный акт целого организма стоит несомненно выше всякого рода предложенных до этого принципов: конвергенции, окклюзии и др., ибо он представляет собой то новое, что



в один момент формирует в целостном организме вполне определенную систему физиологических процессов. Условный рефлекс имеет свои характерные свойства, он приспособливает организм, он является временным образованием в структурах мозга и, наконец, он объединяет в себе все известные нам частные процессы нервной системы.

В чем же заключаются общие и отличительные черты понятий рефлекса и функциональной системы? Как уже говорилось выше, я имею в виду своеобразные требования функциональной системы к афферентации. Понятие «стимул» является обязательным спутником теории рефлекса, ибо естественно, что только стимул может привести к той или иной рефлекторной деятельности. Физиология мыслит стимул как нечто внезапное, эпизодическое, вмешивающееся извне в жизнь организма. С внешней стороны это представляется, конечно, верно. Сидящая спокойно лягушка в ответ на укол ее лапки иглой делает быстрый прыжок вперед. Следовательно, в данном случае именно стимул вызвал ответную реакцию, или, как обычно выражаются, *рефлекторный ответ*.

Но является ли в данном случае стимул, нанесенный на кожу, решающим и единственным фактором, обусловившим ответ? Эксперименты Чепелюгиной, проведенные в нашей лаборатории (1949), показали, что всякий пусковой стимул только в том случае приводит к приспособительному ответу животного, если до момента стимулирования внутрицентральная интеграция, обеспечившая ответный акт, находилась в состоянии «собранности», т. е. готовности реагировать. Всякий стимул оказывается ничего не значащим для организма, если нет этой *предстимульной* центральной интеграции.

Отчего зависит эта последняя? Что создает готовность центральной нервной системы ответить на раздражение весьма ограниченного количества рецепторов кожи на одной стороне вполне интегрированным и симметричным двусторонним актом?

Многочисленные опыты Чепелюгиной с деафферентацией лягушки путем перерезки задних корешков в самых разнообразных комбинациях показали, что таким подготавливающим фактором является постоянное действие афферентных импульсаций от различных участков тела. Оказывается совсем неважным, какие именно рецепторы



кожи будут раздражены уколом, а наиболее важным является то, сколько и какие афферентные импульсации, направляясь до этого стимула в центральную нервную систему, создавали готовность к реакции. Эта незримая помощь общих афферентаций, при наличии которых только и возможно обнаружить действие пускового стимула, была нами названа «внепусковой афферентацией». Уже одно это обстоятельство показывает, что понятие «рефлекс», покоящееся целиком на допущении решающей и исключительной роли исходного изолированного внешнего стимула, должно быть изменено. Можно было бы сформулировать следующее правило, как показали все наши опыты, обязательное для всех интегрированных ответных актов животного:

*любой изолированный стимул только в том случае может дать ответную реакцию животного в виде целостного акта, если центральная нервная система животного получала до этого достаточные по количеству и по качеству афферентные импульсации с периферии.*

И наоборот, стимул не дает никакой ответной реакции, если этих афферентаций недостаточно. Такое заключение, основанное на результатах физиологического исследования, ставит по-новому вопрос о том, что же является истинной причиной ответных реакций животного.

Считается само собой разумеющимся, что если приложен стимул в виде определенного изолированного раздражения, то обязательно должен возникнуть ответ. Но почему возникает именно целостный ответ животного? На этот вопрос никогда не давалось ответа, ибо молчаливо предполагалось, что сам-то стимул и является единственной причиной этого ответа.

Исследования нашей лаборатории показали, что *внепусковая афферентация*, держащая в готовности центральные комплексы процессов, обеспечивающих приспособительный акт, может исходить из самых разнообразных областей тела. Мало того, отдельные области тела могут по своим афферентным свойствам эквивалентно заменять друг друга, лишь бы только общее количество афферентирующих влияний с периферии было достаточным для поддержания центрального единства функциональной системы. В работах Чепелюгиной обнаружилось довольно интересные свойства различных афферентных областей. Так, например, наличие афферентных импульсаций



от дистальной части задней лапки может заменить собой отсутствие обширных афферентных зон спины и туловища. Здесь обнаруживается явная неравноценность отдельных рецепторных областей в смысле количественного афферентного воздействия на центральную нервную систему. Одной из причин, установленных нами для этих эквивалентных отношений, может быть широта распространения отдельных афферентных ветвлений по центральной нервной системе.

Опыты с взаимозаменяемостью различных афферентных областей при сохранении единства определенной ответной реакции (например, прыжка лягушки) привели к весьма интересному выводу о том, что каждая вполне очерченная функциональная система имеет свои собственные специфические для нее потребности к объему «внепусковой афферентации». Мы сравнили три основные функциональные системы лягушки, с помощью которых она осуществляет свои моторные приспособления: прыжок, плавание, переворачивание со спины. Оказалось, что наиболее требовательной к объему внепусковой афферентации является функциональная система, организующаяся при переворачивании лягушки со спины в нормальное положение. Дальше следует прыжок, который требует меньшего количества афферентаций, потом еще менее требовательная функциональная система — плавание. Самым последним и наименее требовательным к афферентным импульсам является локальный акт к пункту раздражения.

Перерезая постепенно задние корешки в различных комбинациях, т. е. изменяя количественную и качественную сторону общей афферентации, можно видеть, что сначала выпадает способность лягушки переворачиваться со спины, хотя при данном остатке афферентных воздействий лягушка отвечает совершенно интегрированным прыжком в ответ на щипок пинцетом. Продолжая деафферентацию дальше, мы можем увидеть, что в какой-то момент исчезает способность лягушки к прыжку, но при этом она все же сохраняет способность плавать. Интересно при этом следующее обстоятельство: где бы лягушка ни была — в воде или на столе, в ответ на раздражение кожи, т. е. на приложение пускового стимула, она отвечает только плаванием. Здесь с совершенной очевидностью наступает закон *ограничения реактивных возможно-*



стей животного в зависимости от широты деафферентации. Так как отдельные функциональные системы (очевидно, филогенетически более древние или глубоко автоматизированные и потому имеющие стандартный характер) мало зависят от наличия афферентных импульсаций, то вскрываются только они одни, вне зависимости от зоны раздражения. Можно продолжить еще и дальше уменьшение афферентных влияний от тела, и тогда животное оказывается способным реагировать только к пункту раздражения, т. е. совершенно локальным ответом.

Сопоставляя все эти данные, мы построили следующее представление о зависимости ответных реакций от объема внепусковой афферентации. Чем шире внепусковая афферентация, предшествующая стимулу, тем более комплексной является центральная интеграция и тем большим объемом рабочих аппаратов располагает эффекторная часть функциональной системы. Если обратить внимание на самую последнюю форму реакции (локальный акт), наименее зависимую от внепусковых афферентных стимуляций, то легко видеть, что она по составу целиком совпадает с понятием «дуга рефлекса». В самом деле, здесь есть афферентная часть рефлексорной дуги, т. е. именно та часть, которая в теории рефлекса мыслится как дорога для распространения возбуждения от нанесенного стимула, здесь есть также центральный путь рефлекса и, наконец, есть изолированный ответ рабочей единицы. Все вместе это составляет идеальную схему рефлекса, которая так прочно вошла в наше представление еще со студенческой скамьи и которая так широко представлена во всех современных учебниках физиологии.

Продолжая рассуждение в этом направлении, мы должны были бы сказать, что действительной рефлексорной реакцией в смысле классических представлений является такой ответ, для которого центральные нервные клетки нуждаются только в одной афферентации, именно в той, которая представлена возбуждением от нанесенного локального стимула. В этом случае моторная клетка может возбуждать эффекторный аппарат, пользуясь только теми афферентными импульсациями, которые приходят к ней по стимулированным волокнам. Следовательно, это такой ответ, который *не нуждается в наличии внепусковой афферентации.*



Возникает естественный вопрос, бывают ли в жизни животного когда-либо такие приспособительные акты, которые совершаются вне зависимости от наличия афферентных импульсаций, лежащих за пределами пускового стимула.

В нормальных условиях жизнедеятельности целостного животного никогда таких условий и таких реакций не существует. Последние могут быть получены, подобно препарату Бальопи, на изолированных сегментах спинного мозга в искусственном эксперименте и, следовательно, можно говорить только о наличии анатомической связи между стимулом и ответом.

Зависимость интегрированных актов от объема внепусковых афферентаций находится в прямой связи с изменяемостью или подвижностью процессов в данной функциональной системе. Так, например, переворачивание со спины обычно требует нескольких попыток, включающих мышцы разных частей тела. И, следовательно, каждый из вновь складывающихся моторных комплексов требует своей собственной афферентации. В этом лежит причина наиболее высоких требований этой функциональной системы к объему внепусковых афферентаций.

Следует обратить специальное внимание на один интересный факт.

Если произвести такую деафферентацию, которая уменьшает внепусковую афферентацию при переворачивании до величины ниже предельной и лягушка уже не может переворачиваться со спины в нормальное положение, то можно простым усилением афферентации от какой-либо из сохранивших чувствительность областей тела (щипок пинцетом) увеличить общее количество афферентных импульсаций, и лягушка немедленно занимает нормальное положение. Этот феномен Чепелюгина не однажды наблюдала в своих опытах и задокументировала его в специальном кинофильме. Нетрудно видеть, что этот феномен представляет собой полный аналог тому, что показал на ряде клинических случаев Перельман, который при травматических расстройствах функций конечностей мог добиться восстановления нормальной функции их простым добавлением афферентных импульсаций (укол, поглаживание).



Из приведенных выше соображений следует, что, поднимаясь к более высшим этажам центральной нервной системы, осуществляющим наиболее комплексные эпизодические приспособления животного, мы встретимся с потребностью ко все большему и большему увеличению объема внепусковых афферентаций. Особенно это демонстративно в обстановке опытов с условными рефлексамн, где при некоторых обстоятельствах выявляется, что обычный наш условный раздражитель как стимул вкраплен в обширную систему афферентных импульсаций, получаемых животным от обстановки в целом (учение И. П. Павлова о динамическом стереотипе и системности корковых процессов).

Возвращаясь к оценке роли стимула в выявлении рефлекторной деятельности, мы должны прежде всего поставить вопрос: если внепусковая афферентация определяет собой успех или неуспех применения данного стимула, то с помощью каких же конкретных физиологических механизмов стимул доводит эту потенциальную собранность функциональной системы до внешнего выявления.

Постепенный распад сложной приспособительной деятельности лягушки соответственно увеличению деафферентации заставляет нас признать тот факт, что центральные комплексы возбуждений, обеспечивающие тот или иной приспособительный акт, всегда находятся в состоянии подпороговой собранности. Этот уровень возбудимости аппаратов данной функциональной системы обеспечивается внепусковой афферентацией. Роль пускового стимула заключается в том, что он подтягивает возбудимость наиболее возбудимой функциональной системы до порогового уровня и этим самым служит толчком к действию. Эти соотношения можно представить себе в следующем виде.

Обозначим уровень возбудимости функциональной системы, при которой ее центральная интеграция разрешается в координированных усилиях рабочей периферии, буквой А. Если бы центральные комплексы нервных элементов, обеспечивающие приспособительную деятельность А, всегда находились на этом уровне возбудимости, то мы имели бы непрерывный выход возбуждений на конечные нейроны и организм непрерывно совершал бы деятельность А. На самом деле этого никогда не бы-



вает. Уровень возбудимости данного центрального комплекса (а не вообще возбудимости нервной системы) всегда находится на несколько подпороговой величине, которую мы обозначим  $A'$ . В силу этого животное внешне находится в спокойном состоянии. Стоит, однако, нанести внешний стимул, как сейчас же общий запас афферентных влияний повышается, возбудимость данной центральной интеграции повышается до уровня  $A$  и животное совершает соответствующую деятельность.

Интересно отметить, что один и тот же пункт организма может одновременно и помогать осуществлению допороговой интеграции, и служить пусковой афферентацией, доводящей всю функциональную систему до порога ее активности.

В свете изложенных выше соображений нам делается понятным значение объема внепусковой афферентации, поскольку у нервной системы каждой функциональной системы имеются свои требования к уровню допороговой интеграции. Если, положим, переворачивание со спины пуждается в большом объеме и в особом качестве афферентных воздействий, то всякая нехватка афферентных импульсов прежде всего будет бить по этой функциональной системе. И наоборот, при нанесении теперь внешнего стимула животное будет переходить на вовлечение тех функциональных систем, которые менее требовательны к объему внепусковой афферентации и у которых при данном стимуле достигается пороговая величина.

Эти же эксперименты дают нам возможность понять, почему целое животное, потенциально располагающее обширным ассортиментом функциональных систем, в ответ на приложенный стимул может отвечать именно такой, а не другой формой деятельности. Из приведенных выше соображений следует, что преимущественное выявление того или другого нервного комплекса будет зависеть от той или другой величины интервала  $A-A'$ . Если уровень подпороговой возбудимости функциональной системы будет совершенно близок к уровню порогового разрешения, т. е. интервал  $A-A'$  сведен к минимуму, то всякое, даже незначительное, добавочное стимулирование немедленно доводит эту возбудимость до пороговой и функциональная система становится деятельной.

Представим себе теперь на минуту, что организм данного животного располагает тремя функциональными си-



стемами моторной деятельности — А, Б, В, имеющими различную потребность в объеме и в качестве афферентных импульсов. Пусть интервал между пороговой и подпороговой возбудимостями этих различных функциональных систем различен. Пусть этот интервал является наименьшим для функциональной системы Б (Б—Б'). Совершенно очевидно, что всякое добавочное стимулирование при всех прочих равных условиях дает прежде всего реакцию функциональной системы Б, а не других.

Остается ответить на вопрос, чем же объясняется тот факт, что функциональная система Б имеет наиболее высокий подпороговый уровень возбудимости, определяющий ее преимущественное выявление. Выражаясь языком школы А. А. Ухтомского, мы должны сказать, какие моменты определяют факт доминантной подпороговой возбудимости именно данной функциональной системы, а не другой.

Исходя из опытов, проведенных в нашей лаборатории, мы считаем, что каждая функциональная система наряду с количественным значением афферентации имеет и определенное требование к качеству или, вернее, к районам афферентирующих влияний. Ясно, что у тушканчика, производящего огромные прыжки, к которым приспособлена вся архитектура его тела, афферентные импульсации от области задних конечностей значат больше, чем афферентные импульсации от передних конечностей или от спины.

Наоборот, при продвижении крота под землей афферентные импульсации, возникающие у него в передней части тела при столкновении с твердой средой, имеют более решающее значение, чем другие афферентации, в частности афферентации от задней части тела.

Поэтому если общая обстановка, в которой находится лягушка, например, по сумме своих афферентирующих влияний подтягивает к порогу возбудимости именно функциональной системы Б, то всякое добавочное стимулирование даст реакцию именно этой функциональной системы. Таким образом, обстановочный фактор как целое, обладающий и количественными, и качественными чертами внепусковых афферентаций, решает то, в какую сторону пойдет реакция животного при добавочном стимуле. Именно этим объясняется попеременное выявление то одной, то другой функциональной системы в деятельности



целостного животного. Смена обстановки, различная перекombинация внешних афферентных воздействий — все это обеспечивает преимущественное выявление тех функциональных систем, которые оказываются наиболее соответствующими данному комплексу обстановочной афферентации (внепусковая афферентация). Кошка, попавшая в незнакомые условия и с осторожностью обнюхивающая предметы, будет реагировать на каждый внезапный звук только оборонительной реакцией: пригибанием, прятаньем. Но та же самая кошка, находясь в обстановке кормления и, следовательно, имеющая набор своеобразных для данных условий афферентаций, будет реагировать другими формами деятельности. Точно так же лягушка, неподвижно «висящая» на поверхности воды, в ответ на внешний стимул будет скрываться или убегать с помощью плавательных движений, в то время как та же лягушка, сидящая на берегу, в ответ на тот же стимул будет убегать с помощью прыжка. Несмотря на то что эти две функциональные системы у лягушки имеют различные требования к внепусковой афферентации, для каждой из упомянутых выше обстановок имеется своя совокупность афферентирующих воздействий, держащих в доминантном состоянии (близко к порогу) именно эту, а не другую функциональную систему.

Из всего вышесказанного следует, что понятие «функциональная система» предъявляет такие требования к оценке различного рода афферентных влияний, которые не присущи понятию «рефлекс». Единственным видом афферентации для понятия «рефлекс» является стимул, который, как мы видели, отнюдь не устраняется или не обесценивается и в понятии «функциональная система». Однако в этом последнем случае стимул приобретает интегральное значение по отношению к совокупности всех афферентных влияний (внепусковые), подготавливающих самую возможность реакции, т. е. держащих ее в скрытом интегрированном состоянии.

Можно указать еще отдельные примеры из работы Чепелюгиной, когда на первый план выступает уже значение центральных возбуждений, отличающее понятие «рефлекс» от понятия «функциональная система».

Каждая функциональная система имеет свою архитектуру внутрицентральных и центрально-периферических соотношений. Так, например, прыжок лягушки обязатель-



по включает в себя ствольные интегрирующие центры, область плечевых сегментов и область люмбальных сегментов. Только в том случае, если распределение возбуждений по этим сегментам в пространстве и времени является достаточным, может возникнуть прыжок как акт целостного животного. Перерезая спинной мозг между плечевыми и люмбальными сегментами, мы делаем прыжок невозможным, потому что центральная архитектура именно данной функциональной системы оказалась разрушенной.

Если, однако, раздражать щипком заднюю конечность этой лягушки, то она будет отвечать при достаточной интенсивности раздражения локальным отдергиванием конечности. Если же на одну из задних конечностей положить бумажку, смоченную раствором серной кислоты, то противоположная конечность немедленно начнет потирать раздражаемое место до тех пор, пока бумажка не будет сброшена. Все это происходит достаточно координированно, несмотря на перерезку спинного мозга. Здесь с совершенной очевидностью выступают два момента. Функциональная система с более обширными и широко распространенными центральными структурами и процессами после перерезки спинного мозга не может быть выявлена, в то время как функциональные системы, для которых центральная интеграция после перерезки спинного мозга осталась неразрушенной, могут еще осуществлять содействие рабочих аппаратов при выполнении приспособительной деятельности.

Следует также обратить внимание на факт смены реакций, который целиком укладывается в наше представление о механизме «доминирования» какой-либо функциональной системы над другими. Если ущипнуть заднюю лапку целой, нормальной лягушки, то она обязательно сделает прыжок. Наоборот, тот же щипок после перерезки спинного мозга дает локальный ответ. Иначе говоря, у нормальной лягушки на данное раздражение имеются две потенциально возможные формы реакции, но при достаточной силе раздражения проявляется только одна. Это подтверждает наше положение о решающей роли уровня возбудимости для данной функциональной системы до нанесения стимула.

Другой вывод, который из этого сравнения можно сделать, заключается в том, что такие редуцированные



функциональные системы, как, например, потирание и сбрасывание раздражающего агента, находятся в подчеркнутой зависимости от специфики нанесенного раздражения. В данном случае мы имеем такую деятельность, когда количественная сторона ее пусковых афферентных импульсаций при нанесении стимула уступает место качественной стороне этих импульсаций, хотя в конце концов это качество сводится также к частоте и длительности нервных импульсаций, но только лишь от других, медленно адаптирующихся рецепторов.

Факт решающего значения качества раздражения особенно выявляется в том случае, если одна из задних конечностей после перерезки спинного мозга полностью деафферентирована. Если теперь после перерезки спинного мозга ущипнуть пинцетом конечность, сохранившую иннервацию, то деафферентированная конечность никогда не вовлекается в реакцию, как бы сильно мы ни щипали чувствующую конечность. Но стоит, однако, наложить на нее кусочек бумажки, смоченной раствором кислоты, как противоположная деафферентированная конечность немедленно начинает осуществлять координированный акт потирания, который, как правило, заканчивается сбрасыванием бумажки. В этом можно видеть один из примеров той закономерности, которую мы констатировали еще при разработке проблемы центра и периферии в нервной деятельности.

Этот эксперимент демонстративно подчеркивает тот факт, что при сохранности центральных архитектурных особенностей данной функциональной системы специфический для нее стимул *даже после перерезки спинного мозга* может перевести ее из предпорогового в пороговое возбуждение.

Так как реакция конечности в ответ на наложение бумажки, смоченной кислотой, издавна носит название «потирательный рефлекс», естественно возникает вопрос: в какой степени правомерно эту приспособительную деятельность называть «функциональной системой» в нашем смысле. Мы считаем совокупность структур и процессов, приводящих к осуществлению акта потирания, функциональной системой потому, что она отвечает всем тем признакам, которые мы признаем обязательными для этой единицы морфофизиологической интеграции. Активность ее зависит от определенного для нее объема внепусковых



афферентаций: центрально она требует содействия целого ряда процессов, относящихся к обеим конечностям и, наконец, приводит к приспособительному эффекту с возникновением санкционирующей афферентации, которую мы считаем особенно характерным признаком для актов целого организма [Анохин, 1947, 1949].

При этом лишь надо принять во внимание, что локализация функциональных систем по нервным структурам мозга в эволюции шла в прямой зависимости от биомеханических свойств самого приспособительного акта. Если последний может достигнуть успешного приспособления при ограниченном вовлечении мускулатуры, то его центральная интеграция не разбрасывается по всей центральной нервной системе, как это мы, например, видели при прыжке и при плавании, неизбежно требующих участия всей мускулатуры тела.

Особенно демонстративно эта центральная интегрированность потирания, по правилу функциональной системы, выявляется в следующем эксперименте. Если лягушке с перерезанным выше уровня люмбальных сегментов спинным мозгом наложить кусочек бумажки, смоченной кислотой, на область голеностопного сустава левой задней конечности, то на это следует немедленное энергичное движение правой задней конечности, которая после ряда попыток и сбрасывает этот кусочек бумажки. Явление носит явно рефлекторный характер в обычном смысле, и неудивительно, что его объяснение было построено на основе модельной дуги рефлекса. Но так ли обстоит дело на самом деле, если на него посмотреть поглубже? Конечно, рефлекторность этого явления в смысле наличия стимула и наличия ответного действия очевидна. Это как канва, по которой прежде всего развертывается любое ответное действие. Но исчерпывается ли этой оценкой направления деятельности все ее содержание? Ответ на этот вопрос дает следующий интересный эксперимент, сделанный в нашей лаборатории.

Если у этой же лягушки, которая только что давала оживленную реакцию к месту наложения бумажки, смоченной кислотой, перерезать *передние корешки* (!), иннервирующие конечность, на которую накладывается стимул, то положение сразу же резко изменяется. Как бы длительно ни раздражалась конечность кислотной бумажкой, никаких потирательных движений со стороны пра-



вой задней конечности не обнаруживается. Лягушка находится в покое.

Что здесь произошло? Почему рефлекс вдруг исчез? Никаких общепфизиологических оснований в духе рефлекторной теории, казалось бы, к этому нет. Аfferентная часть дуги рефлекса целиком осталась той же, какой была. Следовательно, стимул дает по-прежнему импульсацию, входящую в центральную нервную систему. Центральная часть рефлекса также совершенно не затронута операцией и, наконец, реагирующая противоположная конечность осталась в такой же степени полноценной, как и раньше. Мы видим, что с точки зрения понятия о рефлекторной дуге этот распад потирательной реакции не может быть объяснен. Налицо все компоненты «потирательного рефлекса», они нисколько не затронуты операцией, а тем не менее акт как целое оказался дезинтегрированным.

Если же мы встанем на точку зрения, что этот акт разворачивается по правилу функциональной системы, мы легко поймем его отсутствие после перерезки передних корешков на раздражаемой стороне. Дело в том, что мы имеем здесь «конечно рефлекторный ответ», если его оценивать в целом, по началу и концу, но мы не имеем здесь «рефлекторной дуги» в том виде, как она мыслится по классической схеме. Мы имеем в данном случае во всех отношениях сложную интеграцию процессов возбуждения, на люмбальных сегментах спинного мозга. Эта интеграция строится с участием всех аfferентных возможностей обеих конечностей, а в своей эффекторной части она мобилизует периферию по принципу «содействия» отдельных мышечных групп друг другу. Это «содействие» приводит к тому, что конечный приспособительный эффект в интересах целого организма осуществляется с большим успехом.

Для данного случая, т. е. для «потирательного рефлекса», содействие выражается в том, что правая конечность направлена к месту раздражения, а раздражаемая левая конечность движется навстречу потирающей. Только при такой центральной интеграции и взаимном содействии периферических рабочих аппаратов потирательный акт в целом заканчивается успешно для животного. Эта черта — координированное содействие рабочих усилий периферического аппарата, направленных к положительному



эффекту в интересах целого организма, и составляет одну из характерных черт функциональной системы как единицы физиологической интеграции организма.

Перерезкой передних корешков для раздражаемой левой конечности мы не лишили ее афферентной иннервации, но исключили ее участие в акте питания и, следовательно, лишили функциональную систему огромного количества первых импульсаций проприоцептивного характера, которые должны были бы поддерживать пороговый уровень возбудимости данной функциональной системы на протяжении всего времени ее действия. Таким образом, по отношению к внепусковой афферентации, по своеобразию центральных соотношений и по конечному приспособительному эффекту, немедленно обрывающему питательные движения, по всей совокупности этих процессов данный акт нами должен быть признан результатом действия четко очерченной функциональной системы. Все дело лишь в том, что мы имеем перед собой весьма примитивную и территориально ограниченную функциональную систему, которая благодаря этому по своим внешним признакам и приближается к модельной схеме дуги рефлекса. Однако, как мы видели, при более глубоком физиологическом разборе содержания всего акта в целом он имеет все специфические признаки функциональной системы.

В повседневной жизни можно часто наблюдать такие приспособительные акты, которые не укладываются в простую рефлекторную схему, а требуют расширения этого понятия. Так, например, если раздражать чем-либо кожу на туловище животного, например коровы, как раз в том месте, до которого она с трудом или совсем не может достать языком, то можно наблюдать следующее явление. Животное энергично поворачивает шею в сторону раздражения, напряженно вытягивает язык по направлению к пункту раздражения и, наконец, все его туловище изгибается в эту же сторону, в результате чего раздражаемый пункт кожи приближается к языку. Кроме того, внимательное наблюдение показывает, что и сама раздражаемая область кожи подтягивается с помощью подкожных мышц опять-таки в направлении языка. Ясно, что в данный момент моторной деятельности животного все его мышечные аппараты содействуют конечному приспособительному эффекту — устранению раздражающего агента, создавая



экстренную качественно очерченную интеграцию центральных нервных процессов.

На этом примере, только лишь в более отчетливой форме, продемонстрировано содействие периферических рабочих аппаратов конечному приспособительному эффекту.

Нас не удивляет то обстоятельство, что «потирательный рефлекс» изучался на протяжении сотни лет, но никогда его физиологический состав не был достаточно охарактеризован. Главная причина заключается, на мой взгляд, в том, что существует предвзятая установка, что он развивается *по дуге рефлекса*. Ясно, что с точки зрения этой предпосылки было бы совершенно абсурдным делать перерезку, например, передних корешков раздражаемой конечности. Поэтому и не был обнаружен тот парадоксальный результат в виде распада акта потирания, который был описан выше.

Конечным этапом всякого развертывания процессов в функциональной системе является, как правило, получение приспособительного эффекта в интересах целого организма. Для рефлекса же по его сути, т. е. по содержанию этого понятия, дело и кончается ответным актом. Однако для функциональной системы на этом дело не заканчивается. Организм, проявляющий данную деятельность, должен сам получить афферентные сигналы об успешности или неуспешности всего акта в целом, т. е. должно произойти то обязательное следствие всякого акта животного, которое мы в свое время назвали «санкционирующей афферентацией» [Анохин, 1935, 1945, 1949]. Эта афферентация, составляясь из импульсов самого разнообразного происхождения, но всегда от органов и тканей, осуществляющих приспособительный эффект, является конечным моментом в развертывании функциональной системы. Санкционирующая афферентация не представляет собой начала какого-то цепного рефлекса, наоборот, она обеспечивает планомерное течение и обрыв тех процессов, которые возникли в ответ на тот или иной первичный стимул. Самый факт наличия этой фазы в деятельности функциональной системы коренным образом также отличает ее от понятия «рефлекс». Рефлекторная теория не останавливается на вопросе, почему рефлекторный акт целесообразен и заканчивается в пользу организма. Она никогда не ставила вопрос о том, как сам организм оп-



ределяет целесообразность ответной реакции и что служит организму стимулом к обязательному активному достижению этой целесообразности. Исторически так сложилось, что вопрос о целесообразности ответной деятельности решил сам экспериментатор, оставляя в стороне тот факт, что она является результатом каких-то особых физиологических механизмов целостной деятельности животного, что само животное должно каким-то образом оценить степень целесообразности произведенных действий. Этот пробел в рефлексорной теории мы закрыли, показав, что организм непрерывно производит оценку успешности и, следовательно, целесообразности<sup>1</sup> производимых им действий при помощи санкционирующей афферентации.

Импульсы, составляющие комплекс санкционирующей афферентации, возникают от органов действия, из учета действия дистантными рецепторами и воспринимаются весьма тонкими механизмами в центральной нервной системе, органически включенными в состав данной функциональной системы.

Как показывают некоторые исследования нашей лаборатории, в момент возникновения эффекторной деятельности данной функциональной системы возникают также и те дополнительные комплексы возбуждений, которые призваны осуществлять «примерку» будущих афферентаций от органов действия [Анохин, 1949].

## Заключение

В данном очерке я не мог дать развернутой характеристики всех свойств функциональной системы, делающих ее более широким понятием целостного организма по сравнению с понятием «рефлекс».

Я ограничился лишь разбором отношения функциональной системы к различного рода афферентным воздействиям, что является одной из самых характерных ее черт. Другие стороны особенностей функциональной системы как единицы приспособительной деятельности организма изложены были нами в другое время. К этим

---

<sup>1</sup> Понятие целесообразности употребляется нами в биологическом, дарвиновском смысле. Оно обозначает такую форму поведения организма, которая физиологически определяет успех его приспособления к внешнему миру.



нашим работам я и отсылаю читателя [Апохин, 1945, 1948а, 1948б, 1949].

Было бы неправильно думать, что понятие «функциональная система» исключает или в каком-то виде разрушает теорию рефлекса. Наоборот, на основании всех тех данных, которые мы имеем в настоящее время по изучению интегративной деятельности организма в онтогенезе и во взрослом состоянии, мы должны сказать, что рефлекс становится неотъемлемым механизмом осуществления системной деятельности организма. *Направление возбуждений от афферентного толчка к периферическому рабочему аппарату остается навсегда стержневой частью всякой функциональной системы.* Но эта стержневая часть, являясь таковой, не покрывает, однако, собой всего того специфического, что является характерным свойством нового уровня интеграции процессов организма и особенно физиологических соотношений внутри функциональной системы. Я имею в виду интеграцию физиологического приспособительного акта как целого. На примере участия афферентных импульсаций в развитии системных процессов это было отчетливо показано.

Для оценки же этого более высокого уровня интеграции в одинаковой степени нужны как понятие «рефлекс» в том смысле, как его формулировал И. П. Павлов, так и понятие «функциональная система», разрабатываемое нашей лабораторией.

В своем блестящем ответе Лешли И. П. Павлов в свое время писал: «Как же оказалась или может оказаться в настоящее время рефлексорная теория излишней, неуместной, раз нет еще ни достаточного знания связи отдельных частей организма, ни тем более сколько-нибудь полного понимания всех соотношений организма с окружающей средой!» [Павлов, 1932].

Я также глубоко уверен, что понятие «рефлекс» еще долгое время может служить руководящим принципом исследования, поскольку организм и окружающая его внешняя среда являются неотделимыми друг от друга. Нет ни одного внешнего агента, эпизодически врывающегося в жизнь организма, который не прошел бы внутри организма по дороге, находящейся в полном согласии с понятием «рефлекс». Однако, когда мы обращаемся к закономерностям движения возбуждений в приспособительном акте в целом, мы видим, что это стержневое понятие обо-



гащается новыми комбинациями возбуждений: содействием рабочих аппаратов, интегрированностью центральных процессов, физиологическими механизмами оценки результатов действия и т. д. Все это, вместе взятое, требует от нас уже новой физиологической характеристики, нового понятия. Таковым для нас в данном периоде нашей работы является понятие «функциональная система».

## **Проблема компенсации нарушенных функций и ее значение для клинической медицины\***

### **Сообщение I**

#### **Общие принципы компенсации функций организма**

Проблема компенсации нарушенных функций по своему значению должна занять в медицине одно из важнейших мест, ибо компенсация, понимаемая в широком павловском смысле, всегда является «физиологической мерой организма» в ответ на то или другое нарушение его функций. В этом смысле понятие «компенсаторных механизмов» может быть распространено на все виды реактивных изменений организма, возникающих в ответ на нарушение его функций, чем бы это нарушение ни было вызвано: заболеванием, случайной травмой, операцией и т. д. Каким бы ни было это нарушение функций — быстрым и временным, так сказать, эпизодическим, или медленно нарастающим и постоянным, оно неизбежно стимулирует цепь компенсаторных процессов, которые при благоприятных условиях восстанавливают нарушенные функции организма до оптимального уровня или способствуют их замене другими, близкими к ним. Но и в том, и в другом случае организм приобретает возможность приспособления к окружающим условиям.

---

\* Хирургия, 1954, № 9, с. 3—11.



Однако по установившейся традиции понятие «компенсация функций» употребляется обычно в более узком смысле. Оно применяется к тем случаям, когда в результате случайной травмы или хирургического вмешательства происходит более или менее внезапное изменение нормальных функциональных отправлений организма. В качестве примера таких нарушений можно указать на тотальную резекцию желудка по поводу злокачественного новообразования. В этом случае сразу же после операции включается ряд компенсаторных механизмов, которые постепенно приводят к тому или иному исправлению дефекта.

Строго говоря, с физиологической точки зрения все более или менее значительные операции только потому и становятся возможными, что организм животного и человека располагает универсальной способностью к компенсированию нарушенных функций. В этом смысле компенсация функций является лучшим и верным помощником хирурга. В самом деле, к чему бы нужно было искусство хирурга, например, при удалении желудка, если бы организм не имел возможности компенсировать этот значительный дефект своей пищеварительной функции.

Из всего сказанного следует одно важное положение: вся хирургическая практика оправдывается и делается возможной только при наличии у организма способности к немедленной перестройке своих функций при нарушении одной из них в результате оперативного вмешательства.

Благодаря этой закономерности в жизни организма изучение механизмов компенсации нарушенных функций должно стать неотъемлемой частью практической деятельности всякого хирурга. Это особенно относится к обширным оперативным вмешательствам на органах грудной и брюшной полости.

Развитие советской хирургии за последние годы, достижение возможности выполнения блестящих операций на сердце, легких, желудочно-кишечном тракте ставят перед хирургами и физиологами неотложную задачу подробного клинико-физиологического анализа тех путей, по которым разворачиваются компенсаторные механизмы после каждого отдельного вида оперативного вмешательства.

Именно это обстоятельство и побудило нас поделиться результатами наших исследований, проведенных физиоло-



гической лабораторией Института хирургии имени А. В. Вишневского АМН СССР в тесном содружестве с клиницистами-хирургами (А. А. Вишневским, Г. В. Алиповым, В. И. Кряжевой и др.), полученных при изучении полного удаления одного легкого у человека. Исследования велись параллельно как в клинике, так и в лаборатории на экспериментальной модели пневмоэктомии (И. И. Лаптевым, Я. А. Милягиным, Е. Л. Голубевой, Р. С. Винницкой, Ф. В. Спиридоновой, К. А. Сергеевой и др.).

Прежде чем дать подробный разбор наших материалов по изучению компенсаторных механизмов, развивающихся в частном случае удаления одного легкого, я считаю необходимым дать характеристику тех общих принципов компенсации функций, которые были сформулированы нами в результате более чем 20-летней работы нашей лаборатории по этой проблеме.

Особенность процесса компенсации функций состоит прежде всего в том, что она может быть только процессом целостного организма. В порядке временного отвлечения физиология может оперировать, например, с нервно-мышечным препаратом и т. д., компенсация же не знает функций изолированных органов. Она всегда ведет к устранению дефекта путем вовлечения всех оставшихся ненарушенными функций организма. В разные этапы компенсации каждая функция организма вкладывает свою долю участия в устранение имеющегося дефекта. Под общим регулирующим влиянием центральной нервной системы и коры головного мозга весь этот процесс заканчивается положительным приспособительным эффектом в интересах целого организма. Следовательно, в компенсацию нарушенных функций оказывается неизбежно втянутым весь организм в целом.

В этом смысле метод создания затруднительных состояний организма является особенно эффективным для вскрытия физиологических свойств именно целостного организма.

Раскрыть механизм нарастания компенсаторных процессов, установить, что является толчком к их включению, почему процесс компенсации идет именно в таком направлении, а не в другом, и, наконец, помочь компенсаторному процессу, т. е. придать ему наиболее успешное завершение, — вот те благодарные исследовательские за-



дачи, для разрешения которых должны объединить свои усилия клиницисты и физиологи. Несмотря на важность для хирурга, проблема компенсации функций еще не разрабатывается широко именно в хирургии органов грудной и брюшной полости.

В области ортопедических или нейрохирургических вмешательств вопрос о компенсации функций ставился неоднократно. Однако и здесь он никогда не вырос в систему физиологически обоснованных мероприятий, и здесь никогда не были сформулированы общие принципы к постановке исследований по компенсации последствий любых видов вмешательств.

Между тем все перечисленные выше виды хирургических вмешательств имеют принципиальное отличие друг от друга. Ортопедические операции в основном вносят изменения в моторные функции человека, и, следовательно, последствия от этих операций ввиду физиологических особенностей двигательного аппарата сразу же подпадают под контролирующее действие коры головного мозга. Нейрохирургические вмешательства, касающиеся большей частью самого головного мозга, стимулируют перестройку функций в пределах центральной нервной системы, т. е. при неизменной рабочей периферии. Такая компенсация также проходит под значительным руководством коры головного мозга.

Совсем иное положение создается при обширных операциях в грудной и брюшной полости, органы которых, как известно, наряду с корковым контролем имеют довольно широко разветвленные аппараты, как говорил И. П. Павлов, «низшей саморегуляции» своих функций.

Представляло большой интерес выяснить, как развиваются компенсаторные процессы в этом случае, отличаются ли чем-либо принципиальным компенсаторные механизмы «низших уровней саморегуляции» от корригирующей роли коры при компенсации, например моторных дефектов, и т. д.

Второе соображение, определившее выбор нами именно проблемы компенсации функций, состояло в том, что глубокое понимание и научно обоснованная разработка проблемы компенсации функций возможны только на основе материалистического учения И. П. Павлова о целостности организма и о творческой роли афферентного отдела центральной нервной системы.



Поскольку компенсация, как мы уже говорили, всегда представляет собой процесс целостного организма, положения И. П. Павлова о физиологических свойствах и качествах, принадлежащих только целостному организму, а не его частям, могут быть взяты нами в качестве исходных предпосылок к исследованию.

И здесь прежде всего возникает вопрос, какие конкретные руководящие указания И. П. Павлова мы должны положить в основу физиологической разработки этой увлекательной и вместе с тем очень важной в практическом отношении проблемы.

Наиболее полно характеристика именно целостного организма дана И. П. Павловым в Заключении к его знаменитому «Ответу физиолога психологам».

Говоря о свойствах организма человека как системы, он пишет, что эта «система в высочайшей степени саморегулирующаяся, сама себя поддерживающая, восстанавливающая, поправляющая и даже совершенствующая»<sup>1</sup>. Сформулировав эти свойства целостной системы организма, И. П. Павлов здесь же намечает и путь материалистического изучения этой системы, по которому мы должны идти. По существу им дана полная программа исследовательских работ по проблеме компенсации функций и указан точный путь изучения отдельных решающих механизмов исправления нарушенных функций.

Исходя из высказываний И. П. Павлова о свойствах целостного организма, мы можем сказать, что этот путь состоит в разрешении следующих трех задач: 1) с помощью каких законов и механизмов организм — система поддерживает постоянство своих функций, 2) по каким механизмам эти функции восстанавливаются, если они оказываются нарушенными, и, наконец, 3) на основе каких стимулов, процессов и механизмов организм — система совершенствует свои функции и свои отношения к окружающей среде.

Совершенно очевидно, что в плане исследовательских задач клинической медицины особенный интерес представляет ответ на два первых вопроса: почему основные жизненные функции организма обладают чрезвычайной устойчивостью и постоянством уровня своего течения, несмотря на их высокую изменчивость и приспособля-

---

<sup>1</sup> И. П. Павлов. Полн. собр. трудов. М., 1949, т. 3, с. 454.



емость к меняющимся условиям, и как эти функции восстанавливаются после их нарушения.

Наши многолетние исследования показали, что эти два вопроса не могут быть отделены друг от друга, ибо способность организма—системы восстанавливать свои нарушенные функции основывается на его способности к поддержанию постоянства этих функций. В этом смысле так называемая пластичность является лишь повседневным средством организма к удерживанию постоянства его основных жизненных функций.

Еще 70 лет назад внимание И. П. Павлова было привлечено к чрезвычайной устойчивости нормального кровяного давления и сопротивляемости его по отношению ко всем тем факторам и агентам, которые могли бы его отклонить от постоянного уровня. Он уже тогда указывал, что в организме имеются аппараты, которые сопротивляются поднятию кровяного давления, и в такой же степени аппараты, которые не допускают его падения ниже определенного уровня. Он показал, что при нормальном физиологическом состоянии давление упорно сохраняется на известном уровне в продолжение больших промежутков времени и при очень разнообразных условиях, например, таких как обильное питье и др.

Постоянство уровня кровяного давления И. П. Павлов сравнивает с другими такими же прочными константами организма, как, например, с концентрацией глюкозы в крови и др.

Точно так же мы знаем, что незначительный сдвиг константного парциального давления  $\text{CO}_2$  в плазме крови (около 45 мм ртутного столба) в сторону повышения немедленно возбуждает многочисленные хеморецепторные образования сосудистой системы (синокаротидная область, дуга аорты и др.), а также сами клетки дыхательного центра. Вследствие этого повышенного раздражения дыхательного центра с двух сторон наступает учащение и углубление дыхательных экскурсий грудной клетки, благодаря чему напряжение  $\text{CO}_2$  в крови снижается, т. е. возвращается к постоянному уровню.

Из приведенных примеров можно видеть, что постоянный уровень каждой функции является своего рода стабилизатором, а все компенсаторные механизмы, немедленно включающиеся при отклонении функции от этого уровня, будут действовать до тех пор, пока вновь будет



достигнуто нормальное равновесие. Эту форму автоматической установки функции на постоянном оптимальном уровне И. П. Павлов и называл низшей саморегуляцией.

Мы сделали попытку выразить эту всеобщую физиологическую закономерность в такой типичной кривой, в которой величины, соответствующие отклонениям от нормального уровня функционирования, являются конкретными и количественно измеримыми. Надо помнить, что удерживание константного уровня данной функции всегда является равнодействующей двух сил: с одной стороны, все время действуют факторы, отклоняющие функцию от его константного уровня, с другой — эти первые факторы стимулируют целую цепь противоположно действующих механизмов, которые в целом сопротивляются отклонению данной функции от нормы. Исход этой постоянной борьбы зависит от соотношения борющихся сил.

В этой борьбе нами была вскрыта одна интересная закономерность, по которой «силы противников» с развитием борьбы увеличиваются далеко не в одинаковой пропорции. В то время как силы, отклоняющие функцию от нормы, растут в арифметической пропорции, силы сопротивления этому отклонению растут в геометрической пропорции, благодаря чему в нормальных условиях отклоняющаяся от нормы функция, как правило, возвращается к ее постоянному уровню.

В качестве модели таких двух противодействующих сил мы взяли прессорно-депрессорные соотношения, имеющие место как при поддержании постоянного уровня кровяного давления, так и при различных поводах к ненормальному его повышению. Эти прессорно-депрессорные соотношения, как мы видели, пользовались особым вниманием со стороны И. П. Павлова, и, следовательно, для нас представляло особый интерес дать им современное физиологическое выражение.

Мы производили точный осциллографический расчет нервных импульсаций в одиночном нервном волокне депрессора как при нормальном уровне кровяного давления, так и при повышении его в результате внутривенной инъекции адреналина. Поскольку осциллографическая запись нервных импульсаций велась с одного барорецептора дуги аорты, мы имели возможность установить повышение его возбудимости в соответствии с повышением кровяного давления (рис. 1 и 2).



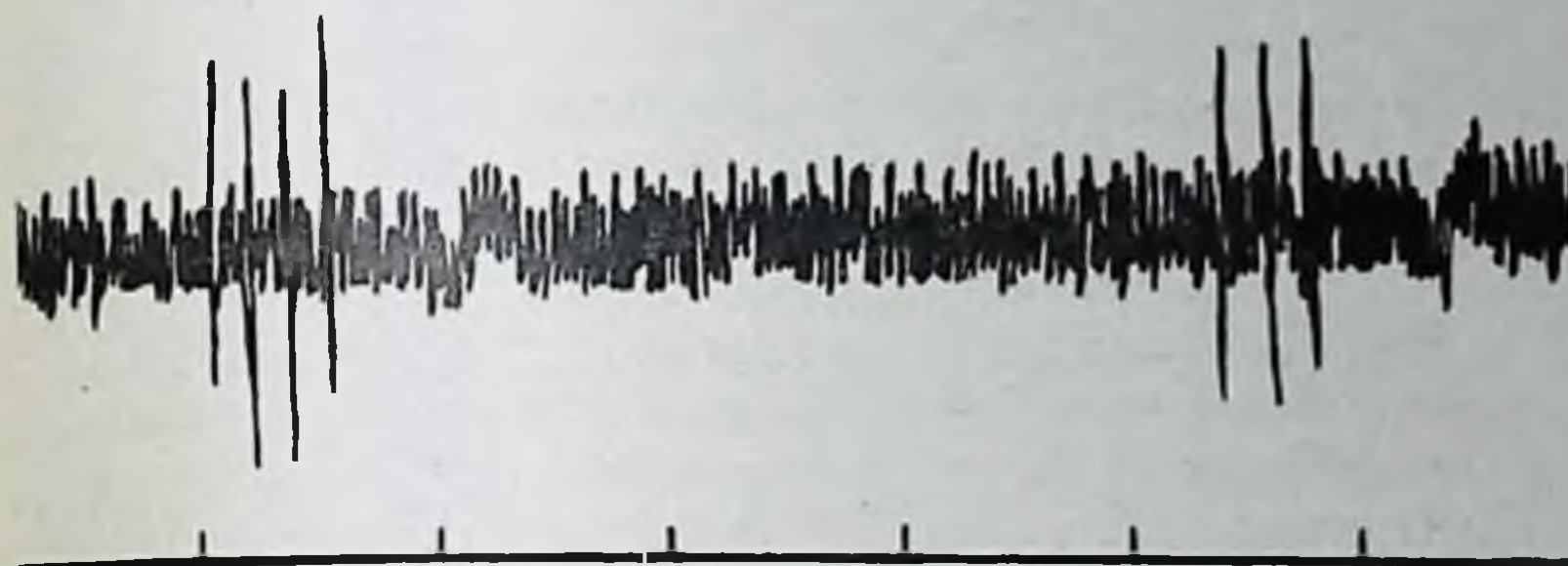


Рис. 1. Электрические потенциалы одиночного барорецептора дуги аорты

Видны залпы по 3—4 импульса, соответствующие каждой систоле при нормальном уровне кровяного давления (110 мм Hg).

(Отметка времени 1 с)

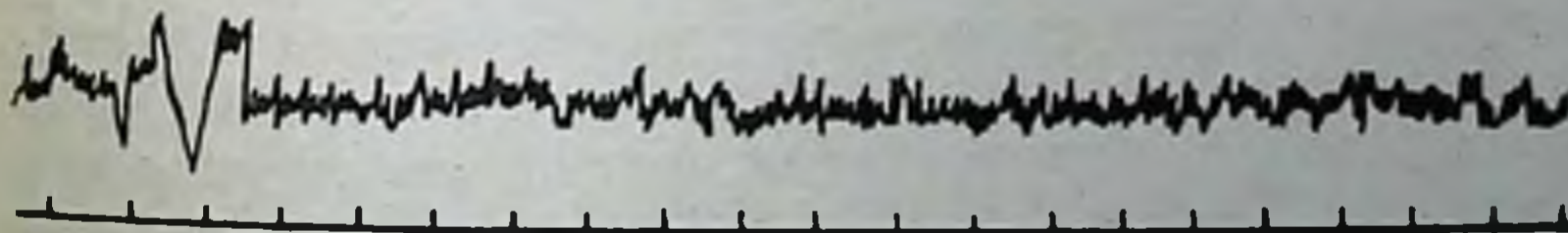


Рис. 2. Электрические потенциалы одиночного барорецептора при повышении кровяного давления со 110 до 170 мм Hg

Отметка времени 1 с



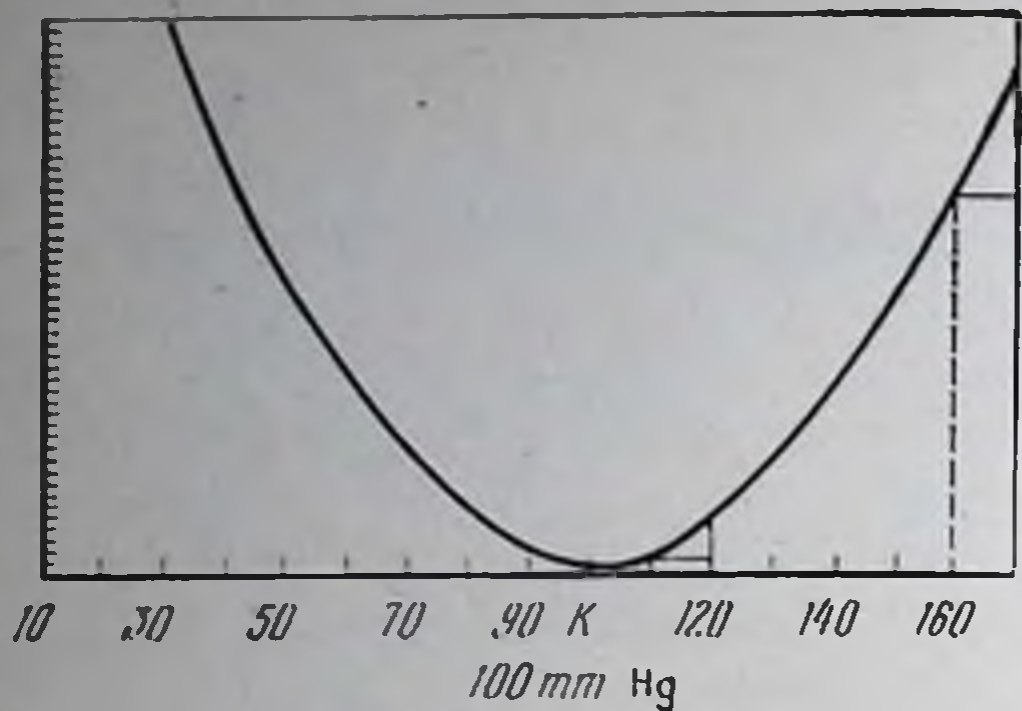


Рис. 3. Схема, демонстрирующая соотношение сил, отклоняющих функцию от ее постоянного уровня (абсцисса), и сил, сопротивляющихся этому отклонению (ордината), т. е. в данном случае сила раздражения рецепторов дуги аорты, выраженная в количестве возникающих первичных импульсаций

В этой модели в качестве силы, отклоняющей кровяное давление от нормы, было сужение сосудов, приводящее к нарастающему давлению на стенку аорты. Поскольку же возникающие при этом импульсации в регистрируемом нами рецепторе ведут в нормальных условиях к подавлению сосудосуживающего центра и снижению кровяного давления, эти импульсации могут быть приняты за фактор сопротивления нарастающему повышению кровяного давления.

Приведенная на рис. 3 кривая дает истинные соотношения между силами, отклоняющими кровяное давление от постоянного уровня  $K$ , и силами, сопротивляющимися этому отклонению. Первые отражены делениями по оси абсцисс как в положительную, так и в отрицательную сторону, а вторые — по оси ординат. Главный смысл этой кривой состоит в том, что она отражает собой непропорциональное соотношение сил отклонения и сил сопротивления. Как показано на рис. 3, исходный нормальный уровень кровяного давления равняется 100 мм и каждое деление по оси абсцисс (вправо от нуля) обозначает повышение давления на 10 мм. Можно видеть, что повышение кровяного давления на 10 мм в зоне от 130 до 140 мм вызывает к жизни такие механизмы противодействия, которые измеряются высотой  $h^1$ . Однако если подъем кровяного давления продолжается, то при повышении его также на 10 мм в зоне 160—170 мм возникает противодействие, сила которого измеряется уже высотой  $h^2$ , в несколько раз большей, чем в первом случае. Повышение же кровяного давления и дальше еще на 10 мм приводит к столь сильной мобилизации защитных механизмов



в виде значительного увеличения нервных импульсаций от рецепторов депрессора, что они ведут к немедленному подавлению сосудосуживающего центра и, следовательно, в конечном итоге к снижению кровяного давления. Приведенная нами кривая приложима не только к разобран-ным выше случаям — нарушению концентрации  $\text{CO}_2$  в крови и повышению кровяного давления, но она применима ко всем сложным функциональным комплексам, поддерживающим ту или другую константу организма. Характер этой кривой иллюстрирует одно универсальное правило: механизмы сопротивления всегда нарастают в значительно более сильной степени, чем само отклонение от нормального функционирования организма.

Насколько нам известно из литературы, это правило никогда не было сформулировано именно в такой форме и в связи с проблемой компенсации нарушенных функций. А между тем именно благодаря этой закономерности организм способен быть «нормальным», т. е. сохранять длительное время устойчивыми свои жизненно важные функции. И наоборот, в значительном числе случаев патология имеет место как «прорыв» этой устойчивости, как результат перенапряжения механизмов сопротивления тем факторам, которые внезапно или постоянно и длительно отклоняют функцию от ее нормального уровня.

Из всего сказанного следует, что настоящая, нормальная, физиология должна прежде всего изучать эти механизмы устойчивости функций и только при этом условии она может стать отправным пунктом для понимания патологических сдвигов. Однако традиция изучать функции организма в стационарной их изоляции одна от другой приводит к тому, что от врача почти ускользает физиологическое понимание начала болезни. Разобранный выше материал показывает, что обычные для нормальных условий механизмы, поддерживающие устойчивость функций, как и механизмы компенсации нарушенных функций, имеют много общего. Прежде всего и те, и другие развертываются в одном и том же направлении: они восстанавливают и удерживают константный уровень данной функции и на этом пути могут объединять самые разнообразные аппараты и процессы организма. Возьмем в качестве примера работу почек. При всяком нарушении осмотического давления крови (при обильном питье или при солевой диете) они начинают усиленно функционировать



до тех пор, пока осмотическое давление не окажется на постоянном уровне. Но ведь и после нефрэктомии также наступает усиление деятельности оставшейся почки, которое также идет на спад в соответствии с возвращением нормального уровня осмотического давления. Можно взять также для примера две различные формы увеличения напряжения  $\text{CO}_2$  крови: при усиленной мышечной работе и после пневмонэктомии. И в том, и другом случае конечным приспособительным эффектом всех механизмов сопротивления является нормальное напряжение  $\text{CO}_2$  в крови.

Конечно, в случае обширных нарушений функции механизмы компенсации могут быть более обширными и более разнообразными. В процесс компенсации могут быть втянуты и соседние функции, которые были в той или иной степени связаны и в норме с нарушенной теперь функцией. Однако, несмотря на все разнообразие втянутых в компенсацию физиологических механизмов, они все ведут к одному эффекту: к восстановлению постоянного уровня данной функции, который характерен для нормальных условий.

Возникает естественный вопрос, какие же конкретные физиологические механизмы производят такую избирательную мобилизацию компенсаторных механизмов и какие факторы направляют всю цепь этих механизмов именно в сторону восстановления постоянного уровня функции.

Несомненно, что при этом решающее значение приобретает роль афферентного отдела центральной нервной системы и особенно коры головного мозга как «изолированного» афферентного органа центральной нервной системы. Известно, что предварительное получение корой головного мозга афферентных сигнализаций с периферии от соответствующих органов И. П. Павлов ставил обязательным условием всякого коркового управления функциями рабочих органов.

Поскольку эта сторона физиологического учения И. П. Павлова никогда не подвергалась специальному разбору, а некоторыми исследователями оспаривается даже само ее существование, мы позволим себе остановиться на ней подробнее.

Уже к 1910 г. в статье «О пищевом центре» И. П. Павлов вполне четко определил свое отношение к афферент-



ному отделу центральной нервной системы, непрерывно получающему нервные сигнализации с периферии. Он писал: «Я думаю, что главный центр тяжести нервной деятельности заключается именно в воспринимающей части центральной станции, тут лежит основание прогресса центральной нервной системы, который осуществляется головным мозгом, большими полушариями; здесь основной орган того совершеннейшего уравнивания внешнего мира, которое воплощают собой высшие животные организмы. Часть же центробежная — просто исполнительная, и это легко себе представить: одни и те же мышцы могут применяться для тысячи целей, и это обуславливается деятельностью воспринимающего аппарата: он определяет, в какую комбинацию войдут клетки тех или других двигательных нервов»<sup>2</sup>.

Приведенное высказывание не является чем-либо случайным. Оно выражает собой глубокое убеждение И. П. Павлова в том, что основная функциональная система головного мозга построена именно таким образом. Это видно хотя бы из того, что его представление о структуре нервного центра целиком основывается на приведенных выше суждениях.

Так, например, говоря о пищевом центре, И. П. Павлов с особенной отчетливостью подчеркивает: «Из каких клеток он состоит? Я категорически говорю, что это есть клетки воспринимающие...»<sup>3</sup>.

Во всей последующей своей творческой деятельности И. П. Павлов еще отчетливее и обширнее развивает это исходное положение, заканчивая его следующим утверждением: «Кора полушарий представляет собой изолированный афферентный отдел. В этом отделе исключительно происходят высший анализ и синтез приносимых раздражений, и отсюда уже готовые комбинации раздражений и торможений направляются в эфферентный отдел. Иначе говоря, только афферентный есть активный, так сказать, творческий отдел, а эфферентный — лишь пассивный, исполнительный»<sup>4</sup>.

В дальнейшем учение И. П. Павлова о творческой роли афферентного отдела принимает все более и более

<sup>2</sup> И. П. Павлов. Полн. собр. трудов. М., 1949, т. 3, с. 127.

<sup>3</sup> И. П. Павлов. Полн. собр. трудов. М., 1949, т. 3, с. 127.

<sup>4</sup> Там же, с. 390.



конкретные формы. Согласно этому учению периферические афферентные импульсации, получаемые от самых разнообразных органов тела, создают возможность «влиять и на них из коры». Это особенно относится к двигательной функции, где получение афферентных импульсаций с периферии «дает возможность из коры точно управлять скелетными движениями...»<sup>5</sup>. И. П. Павлов настолько высоко оценивал роль афферентных импульсаций, приходящих с периферии через афферентные волокна, что вполне закономерно указывал на них как на «необходимое условие высшего регулирования функций»<sup>6</sup>.

Едва ли может возникнуть какое-либо сомнение в том, что вся афферентная деятельность коры, ее высшее регулирующее влияние на все функции организма только и возможны потому, что к ней непрерывно притекают периферические афферентные импульсации «от каждого элемента и момента» периферической деятельности. Иначе говоря, по И. П. Павлову, у коры нет других путей для управления деятельностью периферических органов, как только на основе анализа и синтеза непрерывно получаемых от них афферентных сигнализаций.

Удаляя всю кору головного мозга у собак, Э. А. Асратян и его сотрудники показали, что компенсация различных нарушений двигательной функции ставится после этого невозможной. Этим еще раз подтвердилась точка зрения И. П. Павлова о необходимости анализа и синтеза периферических афферентных сигнализаций корой для успешных компенсаторных приспособлений животного.

Обобщая все наши работы по изучению компенсаторных процессов (И. И. Лаптев, А. И. Шумилина, А. Г. Иванов, Е. Л. Голубева, Я. А. Милягин, В. М. Касьянов и др.) под углом зрения учения И. П. Павлова о творческой роли афферентного отдела центральной нервной системы, мы пришли к выводу, что весь процесс любых компенсаторных приспособлений до полного восстановления нарушенной функции развивается на протяжении трех необходимых стадий.

*Первая стадия.* Как только возникает дефект в функциях, немедленно появляется и сигнализация об этом

<sup>5</sup> Там же, с. 467.

<sup>6</sup> Там же, с. 417.



дефекте в центральную нервную систему, в кору головного мозга. Эта сигнализация и является первым реальным толчком к появлению непрерывной цепи приспособительных изменений в различных функциональных проявлениях организма. Только хорошо охарактеризовав этот начальный стимул, физиолог может считать, что он выполнил требования павловского детерминизма в физиологическом исследовании.

*Вторая стадия.* Как правило, дефект в функциях организма не устраняется сразу же, как только центральная нервная система получила первую сигнализацию о наличии дефекта. Необходимо попеременное включение то одних, то других рабочих комплексов организма до тех пор, пока, наконец, будет найдена та система центральных возбуждений, которая приводит к восстановлению потерянной функции. Этот период приближения к окончательному приспособительному эффекту протекает при постоянной корригирующей сигнализации с периферии. Анализ и синтез этих сигнализаций о нарушении константных уровней функции ведет кора головного мозга, которая в результате своей аналитико-синтетической деятельности и определяет, в каком направлении пойдет дальше весь процесс компенсации.

*Третья стадия.* Последней стадией, завершающей непрерывный процесс компенсации, является достижение организмом нормальной функции, максимального приспособительного эффекта. Это достижение дает новый комплексный афферентный стимул, который прекращает дальнейшее нарастание компенсаторных процессов и закрепляет достигнутый приспособительный эффект.

Не трудно видеть, что на протяжении всех трех стадий развития компенсаторных процессов кора головного мозга непрерывно получает сигнализацию с периферии и в соответствии с характером этих сигнализаций направляет дальнейшую деятельность целостного организма по восстановлению нарушенной функции.

Это значит, что весь процесс включения компенсаторных механизмов и окончательное восстановление функций невозможно понять во всей их глубине без учения И. П. Павлова о творческой роли афферентного отдела центральной нервной системы и особенно коры головного мозга.



Таким образом, мы видим, что вся физиологическая триада компенсации (механизм устойчивости, механизмы нарушения, механизмы восстановления) лежит целиком в пределах учения И. П. Павлова о саморегулирующейся системе—организме и о творческой роли афферентного отдела центральной нервной системы. Конкретные факты, полученные нами при изучении компенсаторных приспособлений животного и человека, в особенности после удаления одного легкого, целиком подтверждают эти заключения.

## **Проблема компенсации нарушенных функций и ее значение для клинической медицины\***

### **Сообщение II**

#### **Особенности физиологических механизмов компенсации функций после удаления одного легкого**

В настоящем сообщении мы постараемся охарактеризовать операцию удаления одного легкого с физиологической точки зрения.

Так как при пневмонэктомии происходит перевязка крупных легочных сосудов, перерезка легочных и диафрагмальных нервов, то эта операция ведет к весьма многообразному смещению функций организма. Сразу же после операции приходится считаться с нарушениями гемодинамики и газообмена, а также с дискоординацией в нервной регуляции дыхательного акта.

Легко видеть, какую сложную «саморегулирующуюся систему» представляет собой человеческий организм в первые же моменты после операции. Разобраться в этих сложных взаимодействиях, выяснить порядок вступления в действие отдельных компенсаторных механизмов, уста-

---

\* Хирургия, 1954, № 10, с. 8—16.



новить, что является конкретным стимулом на каждом этапе развития компенсаторных процессов и какие прямые терапевтические воздействия могут помочь этим восстановительным процессам, — вот те задачи, которые были поставлены физиологической лабораторией Института хирургии имени А. В. Вишневского по этой важной проблеме.

Как известно, ценность физиологических наблюдений в значительной степени должна определяться постоянством всех условий. Эти условия при всех изучавшихся нами оперативных вмешательствах были соблюдены во всех операциях, которые производились А. А. Вишневским.

Для исследования были взяты исключительно больные с раковыми опухолями легкого. Оперативная техника во всех изученных случаях была одна и та же (передний доступ). Обезболивание у всех больных также было одинаковым — местная новокаиновая анестезия. Кроме того, эта анестезия, принятая в институте, является особенно удобной именно для предпринятых нами наблюдений, поскольку внутритрахеальный наркоз, например, допуская во время оперативного вмешательства ряд низших рефлексорных процессов (чего не допускает местная анестезия), может значительно изменить «чистоту» нарушений в функциях, вызванных собственно удалением легкого.

Все работы велись параллельно: на оперированных больных и на экспериментальных моделях с удалением легкого у кроликов и собак. Данные тех и других исследований взаимно коррелировались и на основе результатов этой корреляции ставились новые опыты. В соответствии с приведенными выше тремя видами нарушений функций организма, наступающими после удаления легкого, нами применялись разнообразные формы и методики исследования: пневмография, электрокардиография, электроосциллографическая техника, изучение основного обмена, плетизмография, метод условных рефлексов и ряд других методик.

Насколько оперативное вмешательство с удалением целого легкого приводит к многообразным нарушениям функций целого организма, можно видеть по тем компенсаторным изменениям работы сердца, которые возникают как результат серьезных гемодинамических нарушений в виде «перегрузки» правого предсердия, правого желудочка и легочной артерии.



Прежде всего мы приступили к всестороннему обследованию работы сердца, поскольку первичные смертельные исходы при данной операции, как показывает статистика, происходят главным образом от недостаточной компенсации сердцем экстренных гемодинамических нарушений или, как принято выражаться, благодаря «истощению правого желудочка».

Исходя из всех тех соображений, которые были изложены нами в первом сообщении<sup>1</sup>, мы отлично представляли себе, что приспособление сердечной деятельности к нанесенным операцией нарушениям должно идти по трем отдельным линиям. Прежде всего оно должно ответить изменением своей деятельности на прямое раздражение в виде увеличения давления в правом желудочке и в правом предсердии. Кроме того, оно должно быть вовлечено в компенсацию рефлекторно вследствие повышения давления в легочной артерии и раздражения ее барорецепторной зоны. Третий стимул к компенсаторному изменению работы сердца возникает на других путях: в результате устранения половины дыхательной поверхности временно повышается напряжение в крови  $\text{CO}_2$ . Это обстоятельство ведет к немедленному возбуждению хеморецепторных образований синокаротидной и аортальной зон, а эти возбуждения, в свою очередь, стимулируют сердечно-сосудистые центры продолговатого мозга.

Какую долю каждый из этих трех факторов вносит в компенсаторные приспособления сердца, об этом речь будет идти ниже. Анализ изменений сердечной деятельности и гемодинамики производился с помощью электрокардиографии и измерения венозного и артериального давления.

Все исследования велись на больных во всех стадиях их лечения: до операции, во время операции и в различные сроки после операции, а также на экспериментальных моделях с удалением одного легкого у животных.

Сопоставление всех многочисленных фактов этой части работы, проведенной Я. А. Милягиным, дает возможность установить тот порядок приспособительных изменений в работе сердца, в котором они появляются немедленно после торакотомии и перевязки легочных сосудов, что и со-

---

<sup>1</sup> Хирургия, 1954, № 10.



ставляет часть механизмов, приводящих к компенсации гемодинамических нарушений.

Правое предсердие и особенно правый желудочек получают более или менее внезапное изменение сопротивления в малом круге кровообращения, который теперь представлен только оставшимся легким. Это обстоятельство ведет к перераспределению давлений в малом круге, к повышению давления в легочной артерии, что и определяет собой перерастяжение правого желудочка.

Нарушения циркуляции в малом круге кровообращения приводят в действие несколько аппаратов компенсации: увеличение кровотока через оставшееся легкое, приспособительное изменение в работе сердца, уменьшение притока крови к сердцу из большого круга кровообращения и др.

Главнейшие последствия возникающих нарушений для сердца состоят в изменении хода возбуждений по различным отделам сердца, что в свою очередь приводит к дисфункции между правой и левой частью сердца (рис. 1). Эта дисфункция может сказаться в разновременном возникновении возбуждения в правом и левом предсердиях, различной скорости распространения возбуждения по правому и левому предсердиям, различной задержке распространяющегося возбуждения у основания желудочков (блок). Это последнее обстоятельство часто приводит к резкой диссоциации в распространении возбуждения по правому и левому желудочкам. Электрокардиографически это сказывается в следующих симптомах: в удлинении или даже раздвоении зубца Р, увеличении интервала Р—Q, раздвоении зубца R и появлении экстрасистол, увеличении интервала S—T и во всевозможных вариациях зубца T (удлинении, удвоении, инверсия и т. д.).

Наши исследования показали, что главные признаки дисфункции в работе сердца, являющиеся показателем его компенсаторных усилий, исчезают очень быстро: одни — уже на операционном столе, другие — через 7—10 дней после операции. В частности, раздвоение зубца R электрокардиограммы исчезало к 5—7-му дню после операции. Так как уровень кровяного давления в малом круге кровообращения (легочная артерия) возвращается к норме очень быстро, то можно считать, что этим заканчивается действительный период компенсации гемодинамических расстройств.



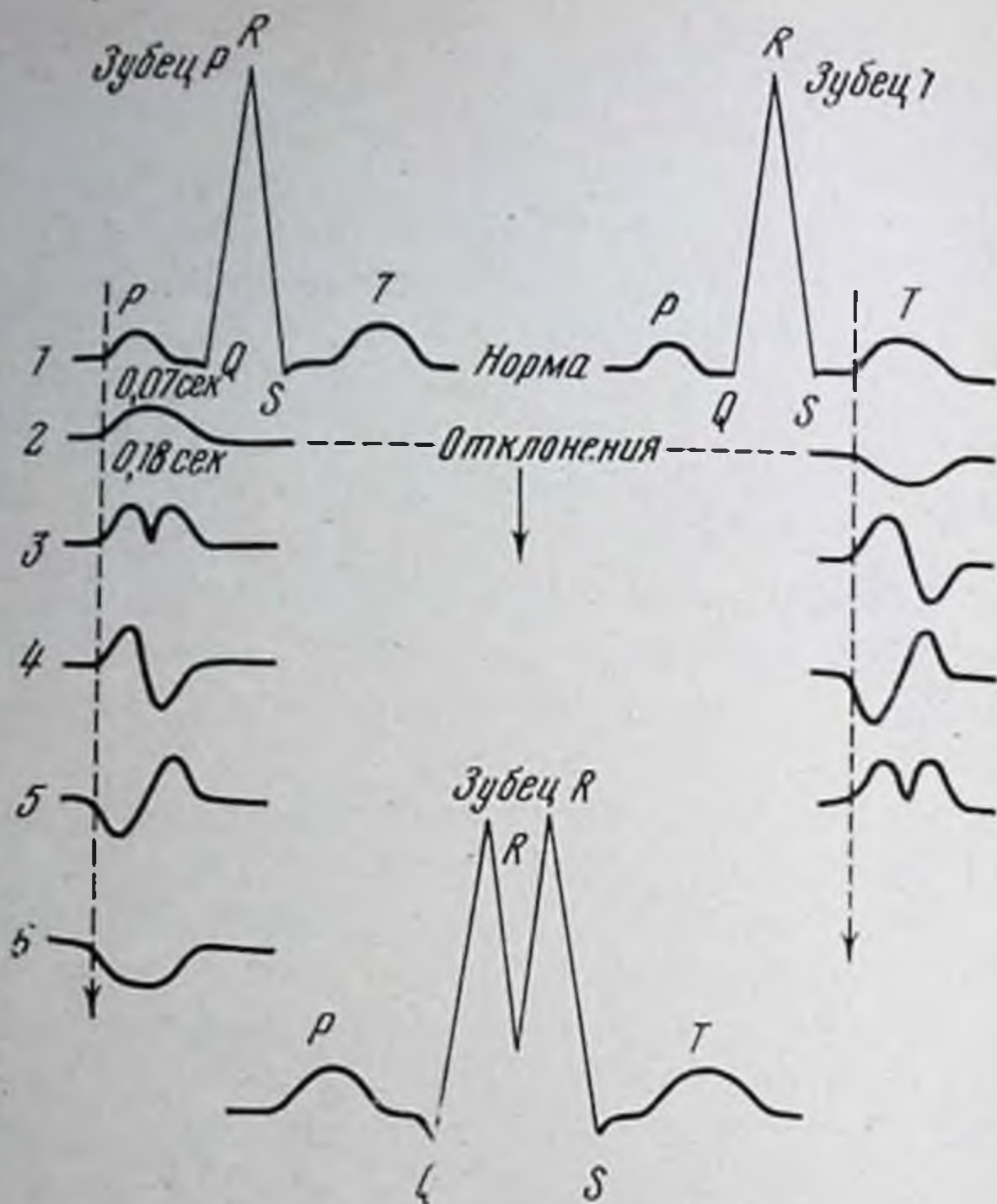


Рис. 1. Типы изменений зубцов электрокардиограммы при пневмонэктомии

Описание в тексте

При исследовании больных, а также экспериментальных животных после пневмонэктомии и после уже наступившей компенсации на дополнительную мышечную нагрузку можно видеть, что ряд прежних признаков — нарушений в работе сердца — появляется вновь. Этим подчеркивается тот факт, что установившаяся вскоре после операции компенсация гемодинамических нарушений представляет собой нестойкую функциональную организацию. Практически это значит, что в каждом отдельном случае операции удаления легкого необходимо определять степень устойчивости данной компенсации и пределы ее подвижности. Это даст возможность клиницисту сознательно управлять восстановительным процессом на различных сроках после операции и, что особенно важно,



предусмотреть нарушение «компенсированности» в различных жизненных условиях.

Тот факт, что восстановление нормальной сердечной деятельности наступает очень быстро после операции, ставит перед физиологом важный вопрос: каковы те механизмы, на основе которых эта компенсация осуществляется? К настоящему времени сделано три опыта: паркоз, перерезка обоих блуждающих нервов и электрокардиографическое исследование сердца, лишенного внесердечных нервных связей. Опыты показали, что электрокардиографическая картина компенсаторных изменений сердечной деятельности после торакотомии и перевязки легочных сосудов является такой же и претерпевает такую же быструю компенсацию в условиях паркоза, как и без него, т. е. компенсация этого ряда нарушений протекает одинаково как при исключении, так и при наличии высших отделов центральной нервной системы. Перерезка обоих блуждающих нервов также не изменяет общей картины нарушений и скорости компенсаций.

Эти опыты заставляют нас думать, что компенсаторные изменения в сердечной деятельности в ответ на нарушение гемодинамики возникают при участии всех уровней центральной нервной системы и особенно коры головного мозга. Вначале сердце реагирует на все внешние воздействия, вызывающие эмоциональные реакции, некоторым нарушением установившейся компенсации, впоследствии же оно приспособляется к требованиям корковых воздействий довольно хорошо. И только в случаях особенно сильных психических травм происходит более или менее полный возврат прежних признаков недостаточной полной компенсации произведенных нарушений в гемодинамике и газообмене.

Исследования нарушений в координационной деятельности дыхательного центра, выполненные Е. Л. Голубевой, производились на экспериментальных моделях с удалением одного легкого и с последующим осциллографическим анализом нервных импульсов, рождающихся в дыхательном центре и направляющихся к моторным аппаратам дыхательного акта (диафрагмальный и межреберный нервы). Вместе с тем производилась запись пневмограммы и электромиограммы (межреберные мышцы) у больных в отдаленные сроки после пневмоэтомии.



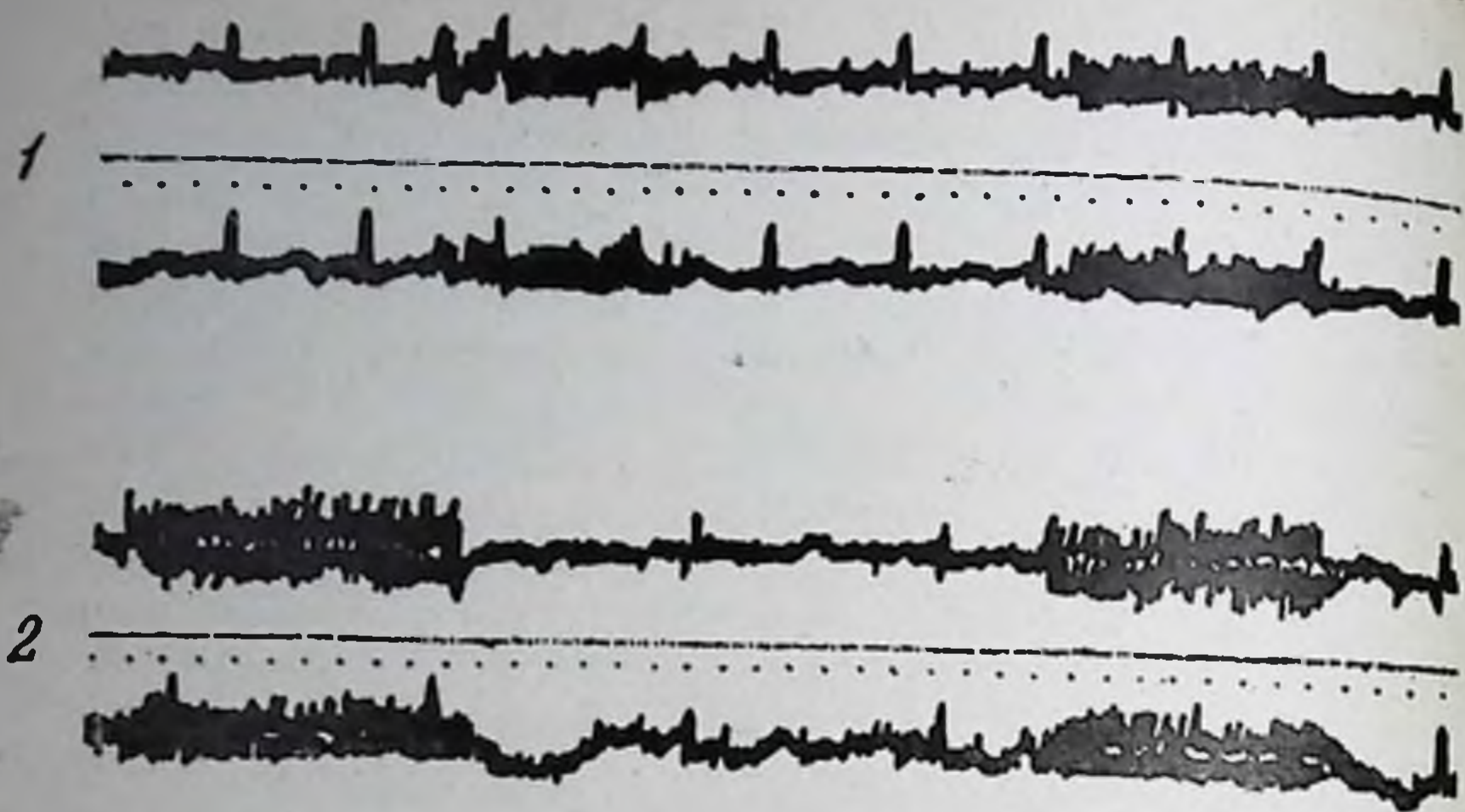


Рис. 2. Запись залпов нервных импульсов диафрагмальных нервов до и после удаления левого легкого у кролика

1 — осциллограмма до удаления легкого; 2 — осциллограмма после удаления легкого. В каждой осциллограмме: верхняя запись — токи действия левого диафрагмального нерва; в середине — отметки времени (0,05 и 0,01 с); нижняя запись — токи действия правого диафрагмального нерва

Осциллографическая запись нервных импульсаций велась одновременно с двух диафрагмальных нервов: здоровой и оперированной стороны, что давало возможность произвести их сравнительную оценку (рис. 2). Благодаря этим сравнительным записям эффекторных импульсаций дыхательного центра можно было довольно подробно охарактеризовать состояние обеих половин дыхательного центра: степень их возбудимости, способность к продукции эффекторных нервных импульсаций и т. д.

Изменения, замеченные нами, указывают на то, что дыхательный центр на протяжении всего послеоперационного периода претерпевает ряд существенных сдвигов в своей деятельности. Сразу же после торакотомии и удаления легкого, связанного с неизбежной перерезкой легочных ветвей блуждающего нерва, по обоим диафрагмальным нервам, т. е. для нормальной и оперированной стороны, количество нервных импульсаций значительно увеличивается, что проявляется увеличением амплитуды всего дыхательного залпа нервных импульсов. Однако это увеличение нервных импульсаций на оперированной сто-



роне является значительно большим, чем на стороне оставшегося легкого. Такое асимметрическое изменение в работе дыхательного центра является прямым результатом устранения тех тормозящих афферентных импульсаций, которые в норме идут от интерорецепторного аппарата альвеол легкого.

Тот факт, что мышцы нормальной стороны грудной клетки сразу же после операции получают менее богатые залпы первичных импульсаций, дает нам основание сделать следующее заключение: удаление одного легкого немедленно приводит к асимметрии в работе дыхательного центра. Такая асимметрия наступает потому, что половина дыхательного центра, соответствующая оперированной стороне, претерпевает растормаживание своей деятельности на высоте вдоха из-за отсутствия тормозящей легочной афферентации.

Эту асимметрию в работе обеих половин дыхательного центра мы назвали «первичной асимметрией».

Дальнейшая эволюция описанных выше начальных изменений состоит в том, что через несколько месяцев после операции соотношение возбудимости обеих половин дыхательного центра постепенно изменяется на обратное: на оперированной стороне количество импульсаций в отдельном дыхательном центробежном залпе уменьшается до минимума, в то время как на нормальной стороне размеры залпа первичных импульсов остаются прежними или даже делаются несколько богаче. Такое состояние держится практически все время (от 3 месяцев до 1 1/2 лет) без изменения и знаменует собой компенсированное состояние дыхательного центра. Эту окончательную и относительно постоянную асимметрию мы назвали «вторичной асимметрией».

Возник вопрос: является ли эта вторичная асимметрия в работе дыхательного центра прочно и окончательно зафиксированной в элементах коры головного мозга и в бульбарных центрах или же она может динамически изменяться. Проба с ограничением дыхания (асфиксия) показала, что после наступления асфиктического состояния обе половины дыхательного центра начинают посылать на периферию одинаково богатые залпы импульсаций.

Это испытание подтвердило прежние исследования нашей лаборатории, показавшие, что перестройка работы



нервных центров, наступающая после специальных опытов с пересадкой мышц на антагонистическое прикрепление, является динамической, а центры при особых условиях могут возвратиться к своей прежней деятельности [Лаптев, 1935].

Снятие электрических потенциалов с межреберных мышц обеих сторон грудной клетки у людей с различными сроками после операции удаления одного легкого убеждает в том, что асимметрическое состояние возбудимости двух половин дыхательного центра имеет также место и при компенсации дефекта у людей.

Серию экспериментов по характеристике роли коры головного мозга в установлении компенсаторных приспособлений организма после удаления одного легкого в нашей лаборатории проводил И. И. Лаптев.

Поставленная задача методически разрешалась с помощью отдельной двусторонней пневмографии, допускающей индивидуальную характеристику дыхательных экскурсий обеих половин грудной клетки. Эта методика была специально разработана в нашей лаборатории для экспериментов с условными оборонительными рефлексамн. Общая установка исследования была такова: необходимо было установить форму участия обеих половин грудной клетки в условной оборонительной реакции до удаления и после удаления легкого у собак. Последующее вмешательство на двигательной зоне коры и на целой коре должно выявить участие коры головного мозга в компенсации и приспособлении моторики дыхательного акта к нанесенному дефекту.

К настоящему времени выявлено следующее.

В нормальных условиях нет достаточно постоянного соотношения между экскурсиями правой и левой половиной грудной клетки. Эти соотношения крайне изменчивы и находятся в прямой зависимости от общей моторики животного, если только она неравномерно включает мускулатуру обеих половин тела.

Сопоставление асимметрических отношений между обеими половинами грудной клетки с оборонительной условной реакцией показывает, что изменчивость дыхательных циклов обеих сторон находится в соответствии с кортикальными моторными импульсациями. Так, например, при даче условного оборонительного раздражителя с подкреплением током на правой задней конечности в ды-



хательных экскурсиях начинает значительно отставать именно правая сторона грудной клетки. Эти наблюдения приводят к выводу, что кора головного мозга в норме не только контролирует осуществление дыхательного акта в целом, как это было подробно разработано лабораторией, руководимой К. М. Быковым, но и вмешивается также в дробные части дыхательного акта, целесообразно приспособляя их к общей моторной активности животного. Исходя из соображений, развитых нами в первом сообщении, мы можем высказать предположение, что эта приспособительная деятельность коры по отношению к дыхательному акту, имеющая место уже в норме, составляет основу для всякого рода компенсаторных приспособлений после нанесения дефекта на дыхательную функцию, как, например, после удаления одного легкого. Сразу же после удаления одного легкого у собаки дыхательные движения обеих сторон грудной клетки получают некоторое смещение, именно происходит усиление экскурсий на оперированной стороне. В последующем постепенно (в течение 1—3 месяцев) дыхательные движения увеличиваются на здоровой стороне, и она явно преобладает в дыхательном цикле. Подчеркнутое участие в этом периоде здоровой стороны в осуществлении реакций условного характера показывает, что этот период протекает с явным преобладанием корригирующего влияния коры головного мозга на дыхательный акт с избирательным использованием той части дыхательного аппарата, который может принести максимальную пользу окислительным процессам, происходящим в организме. Этот процесс компенсации идет по тем трем стадиям, которые были подробно разобраны нами в первом сообщении.

Участие коры головного мозга в приспособлении нарушенной дыхательной функции к изменениям внешнего мира особенно отчетливо выявилось в условнорефлекторном лае собаки. Ясно, что сам лай, основанный на толчкообразном прохождении воздуха из легкого через голосовую щель, у собак без одного легкого может осуществляться только (!) оставшимся легким. Вместе с тем лай может быть достаточно сильным только при мобилизации всей «воздуходувной» силы оставшегося легкого.

Как показали пневмографические исследования И. И. Лаптева, во время условнорефлекторного лая особую активность проявляет та сторона грудной клетки,



которая соответствует оставшемуся легкому. В этом отчетливо сказалась корригирующая роль коры больших полушарий по отношению к уже отрегулированным на низших уровнях «саморегуляции» нарушениям дыхательной функции.

В нашей лаборатории были произведены также исследования по измерению внешнего дыхания, основного обмена и состояния сосудистых реакций после удаления легкого (К. А. Сергеева, Р. С. Винницкая, Ф. В. Спиридонова).

В этом направлении мы получили данные, почти полностью совпадающие с исследованиями прежних авторов. Так, например, было показано, что концентрация  $\text{CO}_2$  в крови изменяется только в самые первые моменты после операции, но уже на второй неделе после операции она выравнивается до нормы. Основной обмен у большинства оперированных не претерпевает каких-либо заметных смещений. Все это убеждает в том, что с дефектом дыхательной функции большинство оперированных справляется довольно успешно, и, таким образом, центр тяжести исследования должен быть перенесен на изучение прочности этих вновь созданных компенсаторных взаимодействий в центральной нервной системе.

Интересно, что сосудистые реакции, изученные К. А. Сергеевой по стандартным плетизмографическим пробам (тепло, холод), также не претерпевают заметных изменений. Учитывая довольно значительные и длительные перестройки в области дыхательных координаций, можно заключить, что последние протекают очень специализированно, не вовлекая непосредственно сосудистых центров.

В заключение необходимо подчеркнуть значение отдельных стадий компенсаций для практических целей и сформулировать перспективы дальнейшего изучения проблемы компенсации нарушенных функций для клинической медицины вообще.

Первым и совершенно необходимым условием изучения любой формы компенсации нарушенных функций является понятие о динамической устойчивости постоянного уровня данной функции. Как правило, показателем этой динамической устойчивости является тот или иной приспособительный эффект, который часто и является количественным выражением постоянности данной функ-



ции. Так, например, для углеводного обмена этот приспособительный эффект выражается в поддержании 0,1% сахара крови, и именно на осуществление этого эффекта и на его поддержание направлены все усилия организма в области функции углеводного обмена.

Для поддержания функции стояния у человека и животных имеется мощный лабиринтовый аппарат, всякое отклонение раздражений которого от определенного стандарта немедленно приводит к рефлексорной мобилизации обширных мышечных групп, которые, объединяясь в самых разнообразных сочетаниях, приводят в конце концов к выправлению положения тела в пространстве.

Подобно сахарной константе крови, с такой же строгостью поддерживается, как мы видели, и постоянство насыщения крови  $\text{CO}_2$ .

Практический смысл такой постановки вопроса заключается прежде всего в том, чтобы ответить на вопрос: с помощью каких механизмов организм сопротивляется выведению данной функции из ее константного состояния в норме? Это значит уже почти нацело предсказать, как пойдет компенсаторный процесс в случае нарушения этой функции в патологических условиях.

Для успешного приложения к практике учения И. П. Павлова о целостном организме врачу необходимо знать прежде всего причины и механизмы устойчивости функциональных констант организма. Без знания этих механизмов весь процесс компенсации нарушенных функций потеряет для врача свою роль сильнейшего рычага для возвращения человеческого организма к нормальному состоянию.

Вряд ли можно допустить возникновение каких-либо компенсаторных механизмов в организме без того, чтобы толчок к развитию их не возник от самого дефекта функции. Допустить иначе — это значит разорвать непрерывную цепь детерминистических связей в системе целостного организма. Разбор фактического материала и лаборатории, и клиники убеждает в действительном наличии этого универсального правила.

Однако из этого следует, что в каждом отдельном случае нарушения функций человеческого организма врач должен поставить перед собой два вопроса: откуда возникает толчок к развитию цепи компенсаторных приспособлений при данном заболевании и на что он прежде



всего действует? Ответив на эти вопросы, врач открывает перед собой широкую возможность как для глубокого физиологического понимания патогенеза данного страдания, так и для активного вмешательства в развертывание компенсаторных приспособлений.

Не во всех, однако, случаях мы можем ответить на эти вопросы сразу же и так отчетливо, как, например, в случае удаления одного легкого или в случае ампутации конечности. Поскольку еще не созданы прочные традиции такого рода подхода к заболеванию и к нарушениям функций, мы будем встречаться с трудностями определения основных констант, являющихся отправными для физиологической трактовки компенсаторных приспособлений.

Так, например, известно, что частичная, или тотальная, резекция желудка стала весьма распространенной операцией при язвенных и злокачественных процессах. Но для того, чтобы нарисовать полную картину компенсаторных приспособлений к нанесенному дефекту, мы должны, следуя всем высказанным выше положениям, ответить на следующие вопросы:

1. Что составляло конечный приспособительный эффект нарушенной функции, т. е. в данном конкретном случае функции желудка?

2. Чем представлена решающая сигнализация о нарушении данной функции в центральную нервную систему?

3. Откуда возникает эта сигнализация?

4. По какому пути пошли первые натуральные компенсаторные приспособления самого организма в результате сигнализации о наличии дефекта функций?

5. Какие сигнализации завершают собой конец мобилизации компенсаторных приспособлений организма?

По сути дела, ни на один из поставленных вопросов мы не можем в настоящее время ответить так, чтобы это могло удовлетворить нас при разработке компенсации функций при гастрэктомии. Совершенно ясно, что должны быть созданы определенные пути работы по изучению этой проблемы по предложенной выше схеме.

Можно надеяться, что, правильно выбрав путь к пониманию основных линий компенсаторных приспособлений организма, мы сможем в тесном сотрудничестве клиницистов и физиологов дать их всесторонний анализ.



Изложение этой проблемы было бы неполным, если бы мы обошли молча еще одну ее сторону, крайне важную в практическом отношении: что представляет собой организм человека в конце всего ряда компенсаторных приспособлений, т. е. когда уже достигнут достаточный приспособительный эффект? Этот вопрос ставился уже не однажды, правда, в несколько ином аспекте, А. Д. Сперанским («второй удар», «выздоровление»). С физиологической точки зрения общая оценка «компенсированного организма» представляется нам довольно ясной. Поскольку компенсаторные механизмы неизбежно производят перестройку прежних, большей частью зафиксированных внутринервных отношений, постольку в конце компенсации мы неизбежно имеем дело с «рыхлой», неустойчивой нервной организацией, благодаря которой и поддерживается необходимый приспособительный эффект в пределах нарушенной функции. С этой точки зрения врач должен уяснить одно положение: клиническое выздоровление после какой-либо операции (как и после болезни — А. Д. Сперанский) — это не только внешнее выражение наступившего приспособительного эффекта, но и внутреннее, т. е. по взаимодействию внутрицентральных процессов (особенно в коре мозга) оно обуславливается новыми, не укрепленными еще нервными связями. А это значит, что всякое экстренное нарушение любых функций организма может повести прежде всего к распаду этой еще неустойчивой функциональной организации. В результате может вновь появиться прежний дефект функции, для компенсации которого часто было затрачено много усилий. Можно привести ряд примеров и из экспериментальной физиологии, патологии и клиники.

Так, например, компенсированная гемиплегия у обезьяны возвращается вновь при расстройстве у нее кишечника. Компенсированные трофические расстройства возвращаются вновь при нанесении на нервную систему экспериментального животного добавочного раздражителя («второй удар», по А. Д. Сперанскому). Такой отчетливый случай не раз наблюдался и в нашей лаборатории. Так, например, компенсированный дефект функции передней конечности у собаки после перекрестного сшивания нервов появлялся вновь после участия экспериментального животного в драке с другими собаками.



Особенно отчетливым этот возврат прежнего и уже компенсированного дефекта функции был в практике наших исследований компенсации после удаления легкого.

У больной Л, после полного удаления легкого наступили описанные выше признаки компенсаторных усилий сердца и дыхательного аппарата. Исследование всех этих функций различными приемами через три месяца нахождения больной в клинике показало полную компенсацию появившихся вначале дефектов. Больная была выписана в нормальном с клинической точки зрения состоянии. Однако уже через несколько недель повторное обследование ее показало, что признаки трудных компенсаторных процессов опять появились, вплоть до расщепления зубца R электрокардиограммы. Оказалось, что причиной этому является глубокое эмоциональное потрясение больной в связи с некоторыми семейными обстоятельствами (Е. Л. Голубева, Я. А. Мплягина).

Все это говорит о том, что понятие компенсации дефекта и «компенсированного организма» должно быть знакомо каждому врачу, занять должное место в его врачебном мышлении, ибо оно поможет ему разработать профилактические мероприятия на строгом физиологическом основании.

Нельзя также думать, что «компенсированный организм» создается только как результат какого-то хирургического вмешательства или результат развития компенсаторных механизмов в клинической обстановке на глазах у врача. Очень многие формы патологических нарушений функции, если они протекают медленно, компенсируются и в обычной жизни больного, часто совершенно незаметно для него. Однако всякое экстренное потрясение его организма может разрушить эту компенсацию, так как потрясение предъявляет сверхвысокие требования к аппаратам данной функции. При этом разрушение вновь установившихся компенсаторных связей в центральной нервной системе и особенно в коре головного мозга часто происходит в результате сильных отрицательных эмоциональных реакций, поскольку последние предъявляют к центральной нервной системе особенно высокие требования.

Так, например, больной может не замечать крайне постепенно наступающего изменения в работе почек в силу некоторых дистрофических процессов или врожденной



аномалии. Его организм также постепенно создает и компенсацию этого дефекта. Но сильнейшие внешние и жизненные раздражения могут так подействовать на его кортико-гипоталамические соотношения, что дефект может стать доминирующим и проявляется недостаточностью функций, в результате чего больному приходится обратиться к врачу.

В свете всех физиологических особенностей «компенсированного организма» и крайней важности изучения этих особенностей для клинической практики в настоящее время в нашей лаборатории предпринята серия исследований по установлению пределов устойчивости различных компенсаторных механизмов.

Изложенные в этом кратком очерке фактические материалы и соображения являются лишь небольшой долей того, что могла бы сказать наша советская физиология и клиника по этому вопросу. Нашей главной целью в этой статье было показать общее направление работы в поисках механизмов компенсации нарушенных функций и, пользуясь данными нашей лаборатории, сформулировать ряд последовательных этапов в этой работе, обязательной при любом виде нарушения функций целостного организма человека.

Мы глубоко уверены в том, что проблема компенсации функций является проблемой комплексной по своей сути, и поэтому окончательное ее разрешение может прийти только в результате объединенных усилий клиницистов и физиологов.

## Саморегуляция физиологических функций\*

Саморегуляция физиологических функций — процесс автоматического поддержания какого-либо жизненно важного фактора организма на постоянном уровне. Процесс саморегуляции всегда имеет циклический характер и осуществляется на основе «золотого правила» саморегуля-

\* БМЭ, 1963, т. 29, с. 145—157.



ции: всякое отклонение от константного уровня какого-либо жизненного фактора служит толчком к немедленной мобилизации аппаратов, вновь восстанавливающих этот постоянный уровень. Саморегуляция как универсальное свойство организма, определяющее его приспособительные и защитные отношения ко всякого рода внешним агентам, имеет особенно большое значение для медицинских теорий, относящихся к природе нормы, заболевания, приспособления и выздоровления.

Физиологическая саморегуляция по своей природе является автоматическим процессом, в котором факторы, отклоняющие константу, и силы восстановления этой константы должны быть всегда в определенных количественных соотношениях. Этим законы физиологической саморегуляции тесно соприкасаются с закономерностями, сформулированными в последние годы кибернетикой, теоретическим стержнем которой является автоматическая регуляция заданного фактора при помощи «замкнутого контура» с обратной связью. С физиологической точки зрения принцип саморегуляции как основа жизни целостного организма был в достаточно четкой форме определен И. П. Павловым задолго до развития кибернетики. Павлов так охарактеризовал организм: «...система, в высочайшей степени саморегулирующаяся, сама себя поддерживающая, восстанавливающая, поправляющая и даже совершенствующая». В этих словах дана четкая характеристика общей роли процесса саморегуляции как фундаментального закона для поддержания устойчивости жизненных функций в организме.

Несмотря, однако, на близость содержания понятия «физиологическая саморегуляция» и кибернетического понятия «автоматическая регуляция», физиологическая саморегуляция имеет много своеобразных закономерностей, которые часто отличаются от основных свойств регуляции в кибернетических устройствах и моделях. Эти отличия могут служить в свою очередь предметом совместной разработки общих принципов физиологии и кибернетики.

*Физиологический аппарат саморегуляции в организме.* Конкретным аппаратом саморегуляции является функциональная система, представляющая разветвленное взаимодействие центральных и периферических образований, составляющих вместе действующий комплекс с определен-



ными физиологическими свойствами. Такой аппарат может включать в себя различные анатомические образования, комбинации гуморальных веществ, но, как правило, все эти компоненты объединены избирательной взаимозависимостью на основе их избирательного тонического напряжения и пластично поддерживают друг друга на путях получения какого-либо конечного приспособительного эффекта организма. Так, например, постоянный уровень осмотического давления крови является строгой константой организма, которая не допускает смещения даже в десятых долях атмосферы. Постоянное осмотическое давление крови есть равнодействующая многих составных частей, причем эти части находятся в постоянном взаимодействии между собой и с различными областями первой системы. Все это показывает, насколько сложен аппарат целой функциональной системы, непрерывно удерживающий осмотическое давление крови на постоянном уровне. К этому еще можно добавить, что данная функциональная система включает в свой аппарат также и внешние циклы физиологической деятельности организма, как, например, поиски воды или, наоборот, поиски соленого. Таким образом, общая архитектура этой функциональной системы состоит из следующих компонентов: 1) обезвоживание организма и крови водой в результате различных потерь повышает осмотическое давление крови; 2) гипертоничная кровь раздражает определенные центры гипоталамуса и приводит к генерализованному возбуждению подкорковых и корковых структур головного мозга, эта генерализация возбуждения формирует субъективное ощущение жажды; 3) ощущение жажды толкает человека на ряд поведенческих актов, направленных на разыскание воды; 4) прием воды и поступление ее в кровь восстанавливают константный уровень нормального осмотического давления (7,6 атм) и ощущение жажды исчезает.

Данная функциональная система, обеспечивающая саморегуляторные приспособления человека, имеет внешний цикл, представленный поведенческими актами по добытию воды. Можно указать еще, что в этот большой цикл саморегуляции включены отдельные приспособления, которые определяют «фазные удовлетворения» константы осмотического давления. Так, у человека исчезает ощущение жажды в тот момент, когда недопитый стакан воды находится у него в руке и выпитая вода еще не успела



попасть в кровяное русло, и непосредственно уменьшить осмотическое давление крови. Этот пример подчеркивает, что в высшей степени важно для медицинской теории понять все конкретные механизмы саморегуляции, которые были выработаны в процессе эволюции при совершенствовании живых организмов. В данном случае, как и в случае утоления голода, количество и качество первых импульсаций, возникших от вкусовых рецепторов языка, являются тем первым подавляющим фактором, который приводит к полному торможению возбужденных измененным осмотическим давлением крови клеток гипоталамуса, чем и купируется субъективное ощущение жажды.

Существует более узкий круг саморегуляции со значительно более бедным составом соответствующей функциональной системы, тем не менее имеющий огромное значение для нормального состояния организма, например, функциональная система, обеспечивающая постоянный уровень кровяного давления, характерный для данного человека. Как в случае саморегуляторных приспособлений, поддерживающих постоянный уровень осмотического давления крови, так и в данном случае функциональная система имеет конечный приспособительный эффект — постоянный уровень кровяного давления. В качестве рецепторного аппарата, который должен непрерывно воспринимать изменения кровяного давления и посылать информацию о его уровне, служит депрессорный аппарат дуги аорты, синокаротидной области и различных отделов сердечно-сосудистой системы. Малейшее отклонение уровня кровяного давления изменяет напряжение стенки аорты и синокаротидной области: рецепторы этих областей посылают богатую импульсацию в центральную нервную систему (продолговатый мозг, ретикулярная формация, гипоталамус), где тормозятся сосудосуживающие аппараты, послужившие толчком к поднятию кровяного давления. Сосуды расслабляются, и кровяное давление восстанавливается до нормального уровня. Этим замыкается круг саморегуляции.

Приведенные примеры функциональных систем, обеспечивающих постоянную саморегуляцию константного приспособительного жизненно важного эффекта организма, являются типовыми. По той же физиологической архитектуре и также в обширном составе различных аппаратов осуществляются и все другие виды саморегулятор-



ных приспособлений организма. Так, например, по такому же типу регулируются постоянная температура тела, дыхательные функции с константным соотношением кислорода и углекислоты, иммунобиологические свойства крови и т. д. Абсолютным условием саморегуляторных приспособлений организма является наличие следующих решающих факторов, придающих функциональной системе определенную направленность действия.

1. Конечный приспособительный эффект, или константа организма, поддержание которой является необходимым условием для обменных или других жизненно важных процессов организма. Такие жизненно важные константы обычно определены генотипическими особенностями некоторых структур организма и являются продуктом длительной эволюции живых существ, поддерживая оптимальные условия для протекания жизненных процессов. Конечный приспособительный эффект саморегулирующихся функциональных систем организма может быть весьма разнообразным. С точки зрения медицины особенно важными являются те функциональные системы, которые поддерживают на строго постоянном уровне какой-либо физиологический фактор. Большею частью это касается жизненно важных факторов, нарушения которых, как правило, представляет угрозу для жизни (кровенное давление, температура тела, осмотическое давление крови, сахар крови и т. д.). Эти постоянные приспособительные эффекты организма получили название констант. Особенно важным является то обстоятельство, что постоянный эффект, или константа, представляет собой исходный пункт для процессов саморегуляции, ибо отклонение от константного уровня ведет к немедленным перестройкам взаимоотношений между отдельными компонентами функциональной системы, направленным на его восстановление.

Функциональные особенности каждой саморегуляции зависят от того, насколько она является податливой на действие внешних или внутренних факторов, отклоняющих константный эффект. В то время как одни константы являются исключительно «жесткими», не допускающими даже малейшего отклонения, другие, наоборот, имеют довольно широкий диапазон пластических изменений, хотя также в конце концов возвращают свой прежний константный уровень. Функциональные системы первого типа



можно назвать «жесткими», в то время как функциональные системы второго типа — «пластичными». Различие между этими функциональными системами состоит не только в том, что они отличаются чисто количественной способностью сопротивления отклоняющим факторам, но и в том, что радикально меняется их функциональное назначение в жизни целого организма. Так, например, все незначительные колебания константы осмотического давления ведут к саморегуляторным приспособлениям, сводящимся к поискам и принятию воды. Физиологический смысл этой константы состоит в том, что она обеспечивает оптимальную физико-химическую внутреннюю среду организма, что способствует наиболее эффективным обменным и мембранным процессам. Таким образом, саморегуляция осмотического давления имеет вполне определенную и четко очерченную приспособительную функцию — поддержание уровня осмотического давления.

Совсем другое значение имеет такая жизненно важная константа, как кровяное давление. Сохраняясь относительно постоянным, кровяное давление тем не менее может допускать чрезвычайно широкий диапазон колебаний, иногда почти в два раза превышая исходный уровень. Однако смысл этих колебаний принципиально отличен от смысла колебания осмотического давления. Изменение осмотического давления служит толчком к немедленному возвращению прежнего уровня осмотического давления. Иначе говоря, здесь отклонение от постоянного уровня служит только возвращению к этому постоянному уровню. Наоборот, отклонение константы кровяного давления, как правило, имеет собственный и разнообразный физиологический смысл. Оно служит обеспечению кровью мышц, мозга, почек и т. д., т. е. выполняет функции, выходящие далеко за пределы поддержания постоянного уровня кровяного давления. Несмотря на эти качественные различия, конечный эффект любой функциональной системы во всех случаях саморегуляции должен вернуться к своему постоянному уровню.

2. Саморегуляция есть всегда циклический процесс, разыгрывающийся на вполне конкретном аппарате структур и механизмов, составляющих в совокупности функциональную систему. Все саморегуляторные приспособления диктуются фактом отклонения конечного приспособительного эффекта функциональной системы. Однако если



отклонение константы является инициативным моментом в перестройках приспособительных механизмов функциональной системы, то должен существовать аппарат или механизм, точно определяющий уровень конечного приспособительного эффекта. Таким механизмом служит обычно специальное рецепторное образование, которое по качеству и по уровню чувствительности точно пригнано к уровню конечного приспособительного эффекта, необходимого для оптимального течения жизненного процесса. Практически конечный эффект саморегуляции в данной функциональной системе и рецепторы, воспринимающие этот эффект, связаны в единую пару механизмов с тончайшими зависимостями. Это делает необходимым более глубокий анализ подобного рода рецепторных образований.

Рецепторы, регистрирующие конечный приспособительный эффект, могут быть самыми разнообразными. Они могут быть хеморецепторными образованиями, разбросанными по сосудистой системе, и непрерывно вести регистрацию уровня концентрации в крови какого-нибудь жизненно важного фактора, например кислорода или углекислоты. Таким же тонким реагентом в саморегулирующейся системе кровяного давления являются барорецепторы, заложенные в стенке дуги аорты и синокаротидной области. Бросающимся в глаза свойством рецепторов конечного эффекта саморегуляции является их исключительная стабильность в отношении возбудимости, ибо только благодаря этому они могут удерживать постоянный уровень соответствующей константы организма. Несомненно, что эта крайне стабильная чувствительность рецепторного аппарата жизненно важных констант организма определена генотипически, т. е. выработана в филогенезе и закреплена наследственностью.

Для клинических целей важно помнить, что обычно эта стабильность рецепторного аппарата, настроенного на конечный приспособительный эффект, остается постоянной всю жизнь, в то время как состав компонентов функциональной системы, которая поддерживает это постоянство, может радикально меняться. В этом и состоит роль функциональной системы как весьма пластичного образования. Благодаря крайней изменчивости и взаимозаменяемости каких-либо ее компонентов она может поддерживать крайне постоянным приспособительный эффект. Так,

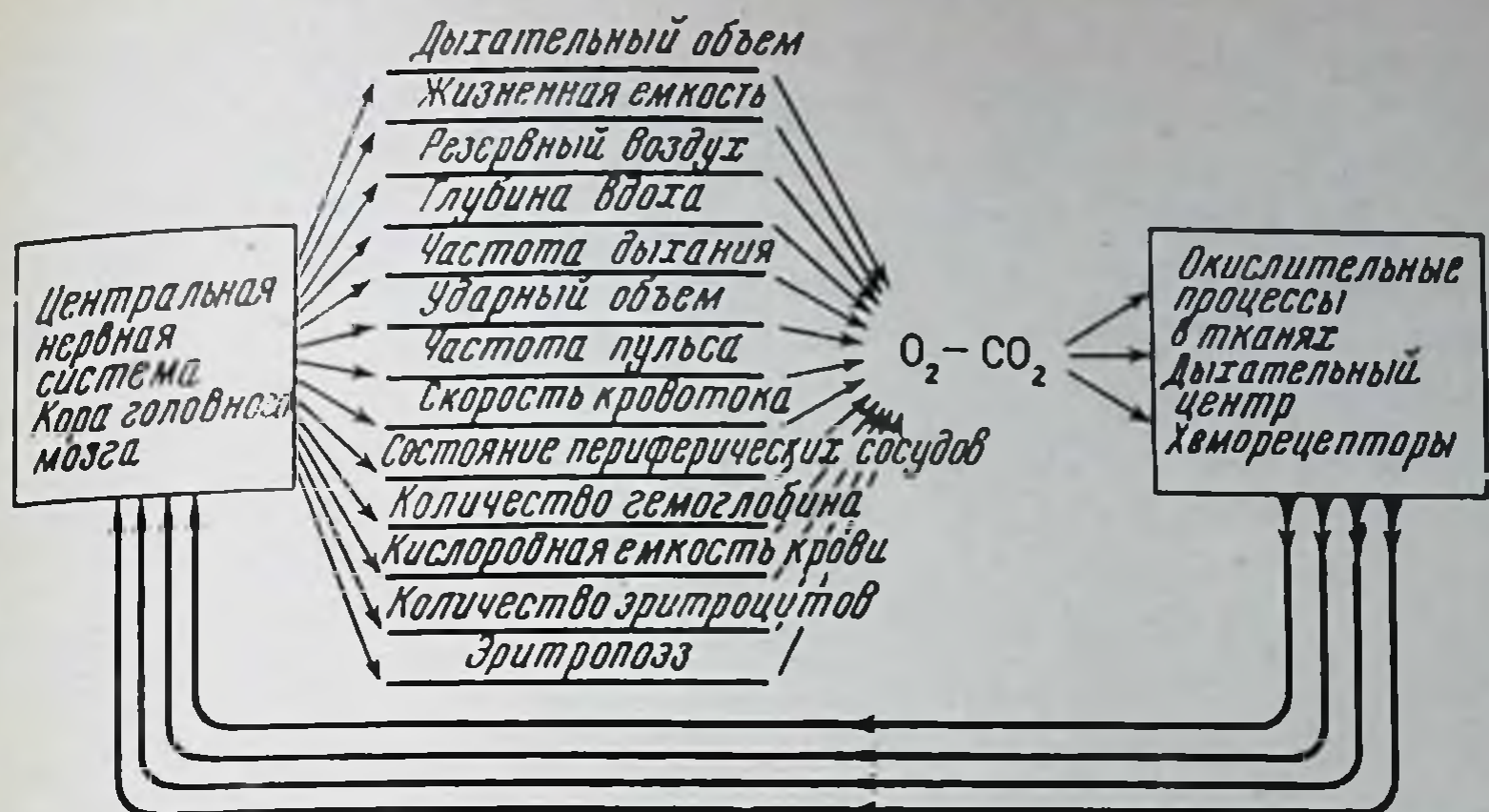


для выправления экстренного изменения концентрации  $\text{CO}_2$  и  $\text{O}_2$  крови имеются десятки различных механизмов в обширной функциональной системе дыхания. Например, увеличение притока кислорода к тканям может быть достигнуто углублением каждого вдоха, учащением дыхательных циклов, увеличением ударного объема сердца, учащением сердечных сокращений, буферной перестройкой крови, увеличением кислородной емкости гемоглобина, ускорением эритропоэза и т. д. Однако, несмотря на непрерывную перестройку и замену участвующих в данной функциональной системе компонентов, конечный приспособительный эффект в виде концентрации кислорода и углекислоты в крови остается постоянным (см. рис.). Больше того, именно сам конечный приспособительный эффект функциональной системы управляет перестройками функциональной системы и мобилизацией добавочных путей компенсации.

Физиологические данные вполне определенно указывают на то, что рецепторные образования каждой константы представляют чрезвычайно стабильную протоплазматическую и физико-химическую систему, которая на протяжении всей жизни мало меняет уровень своей возбудимости. Именно в этом лежит причина стабилизирующего влияния рецепторного аппарата для данного конечного приспособительного эффекта на его постоянный уровень.

3. Одним из обязательных условий саморегуляции является информация о конечном приспособительном эффекте в центральные регулирующие аппараты организма. Эта информация всегда связана со степенью отклонения конечного эффекта от константного уровня. Она может быть выражена в количестве первых импульсаций и в широте охвата ими центральных аппаратов. В зависимости от того, о чем говорит эта информация, центральные аппараты сейчас же посылают импульсации на периферию по одному из возможных путей, а может быть, и по нескольким сразу, которые приводят конечный эффект к нормальному уровню. Тот путь, который возбуждение проходит от конечного приспособительного эффекта через его чувствительный рецептор к центральной нервной системе, был назван обратной афферентацией (П. К. Анохин), поскольку она направляется от приспособительного эффекта обратно в центральную нервную систему. Понятию обратной афферентации в физиологии соответствует





Принципиальная схема типичной функциональной системы на примере дыхательной функции

$O_2 - CO_2$  — конечный приспособительный эффект, который через возбуждение различных рецепторных аппаратов приводит к многообразным приспособительным изменениям центробежных функций, выправляющим его

позднее введенное понятие «feed-back», т. е. обратная связь, принятое в кибернетике главным образом для технических саморегулирующихся устройств. Однако для физиологии этот термин является малоприменимым.

4. В зависимости от широты охвата органов и систем саморегуляции могут быть различного характера. Одни из них осуществляются с помощью аппаратов функциональных систем, компоненты которых не выходят за пределы организма, и потому конечный приспособительный эффект может быть получен на основе внутренних циклов организма. К таким саморегуляциям относятся саморегуляции, обеспечивающие постоянный уровень кровяного давления, которое может довольно точно и эффективно действовать даже у спящего человека. Сюда же можно отнести постоянно действующую функциональную систему, начало и конечный эффект которой находятся внутри организма, а именно саморегуляторную установку уровня сахара крови через систему надпочечники — печень. Однако эти внутренние циклы саморегуляции фактически всегда являются частичными циклами больших циклов саморегуляции с выходом приспособлений за пределы организма с включением в функциональную систему мно-



гочисленных объектов внешнего мира. Однако, несмотря на такое расширение функциональной системы, ее конечный приспособительный эффект остается тем же.

Отчетливым примером работы такой функциональной системы с обширным комплексом внешних факторов является саморегуляция количества питательных веществ, находящихся в кровяном русле. Это количество служит источником обмена веществ в тканях, и потому «вычерпывание» питательных веществ из крови является непрерывным процессом, отражающим собой непрерывную трату энергии организмом. Специальные рецепторные аппараты этой довольно пластичной константы лежат в латеральной части гипоталамуса. Изменение уровня питательных веществ крови ведет к возбуждению этих гипоталамических элементов, которые по разветвленной системе подкорковых связей посылают возбуждение к корковым областям. Это есть нейрофизиологическая основа субъективного ощущения голода. Но, как только возникло чувство голода, кора головного мозга немедленно начинает организовывать специфические поведенческие акты, которые в целом получили название «пищедобывательного поведения». После того как добыта пища, а это может быть процесс с весьма многими поведенческими актами, требующими значительного времени, она поступает через рот и пищевод в желудок. Перевариваясь в кишечнике и всасываясь в кровь, она увеличивает концентрацию в ней питательных веществ, и этим самым возбужденное состояние так называемых пищевых центров гипоталамуса уменьшается. Однако этот процесс «вторичного насыщения» происходит позднее. Человек испытывает чувство насыщения уже за обеденным столом. Этот процесс «первичного насыщения» происходит на основе получения пищевым центром гипоталамуса обратных афферентаций от вкусовых рецепторов языка, рецепторов пищевода и желудка. Последние исследования этого механизма показали, что сумма этих нервных импульсаций может подавить голодную активность лобных отделов мозга даже у спящего под наркозом животного (К. В. Судаков).

Таким образом, имеется обширный цикл саморегуляции, функциональная система которой обладает невероятно большим количеством компонентов. Однако, несмотря на беспредельную пластичность, или изменчивость, процессов и механизмов, особенно во внешней части цикла,



конечный приспособительный эффект состоит в выравнивании концентраций питательных веществ в крови, т. е. фактически том же, что делает и внутренний цикл — подпочечники — печень. Необходимость внешних циклов диктуется известным материалистическим положением, что человек и среда едины, ибо никакие внутренние циклы саморегуляции не могут быть аппаратом воспроизведения энергии без поступления источников энергии из внешнего мира.

5. Одной из важнейших функций саморегуляции, особенно интересной для врача, является функция защиты организма, благодаря которой жизненно важные константы остаются всегда на постоянном уровне. Понятие «защиты» означает, что многочисленные приспособительные изменения функциональной системы «охраняют» постоянство ее конечного приспособительного эффекта. Именно поэтому при оценке всякого рода внешних и внутренних болезнетворных влияний на организм прежде всего приходится считаться с тем, что осуществляет именно функция охраны жизненно важных констант организма. С этой точки зрения всякое внешнее воздействие может быть названо болезнетворным только в том случае, если оно приводит к чрезвычайным отклонениям какой-либо жизненно важной константы, а соответствующие функциональные системы радикально перестраиваются и мобилизуют в необычном объеме защитно-приспособительные механизмы.

Исходя из идеи саморегулирующейся функциональной системы, врач должен прежде всего поставить вопрос о том, какие жизненно важные константы и факторы организма подвергаются в первую очередь воздействиям в каждом случае заболевания. Такой анализ может дать возможность раскрыть патогенез и составить прогноз относительно дальнейшего хода заболевания.

6. При экстремальных воздействиях на организм саморегулирующаяся система формирует защитно-приспособительную реакцию, которая в сумме подчиняется ряду общих законов развития. Среди этих законов несомненно важнейшим является то, что в условиях нормального течения саморегулирующихся процессов сила максимально возможных защитных приспособлений организма всегда должна быть большей, чем сила максимально возможного отклонения данного конечного приспособительного эффек-



та от константного уровня. Можно привести пример из области соотношений в пределах сердечно-сосудистой системы. Как бы ни было высоко кровяное давление, количество возникающих на периферии депрессорных импульсаций в сумме должно быть всегда более сильным фактором, чем те факторы, которые отклонили кровяное давление. Это и есть причина того, что в норме, несмотря на эпизодические подъемы кровяного давления, оно непременно возвращается к исходному уровню.

Еще более поразительным свойством саморегуляторных приспособлений является опережающая мобилизация тех нервных импульсаций, которые возникают в рецепторе приспособительного эффекта. Оказалось, что мобилизация защитных приспособлений организма идет в значительно более высокой прогрессии, чем нарастание отклоняющих факторов. Эта закономерность приводит к тому, что при нарастающем отклонении константы с каждым новым моментом отклонения происходит несоответственно высокая мобилизация обратных информации в центральную нервную систему. Такая форма защиты и есть причина того, что саморегуляции человеческого организма, охраняя с повышающейся силой его жизненно важные константы, фактически делают невозможным отклонение от нормы. Способность саморегулирующихся систем сопротивляться отклонениям с помощью высокопрогрессирующей мобилизации защитных приспособлений является в истинном смысле слова «золотым правилом» нормы.

7. В связи с проблемой саморегуляторных приспособлений в практической медицине возникает ряд вопросов, имеющих непосредственное отношение к деятельности врача и особенно хирурга. Совершенно ясно, что любое хирургическое вмешательство и особенно все расширяющееся вмешательство в органы грудной полости (сердце, легкие) представляет собой различной силы удары по жизненно важным константам организма. Поэтому весь ход так называемого восстановительного периода после таких операций представляет собой мобилизацию дополнительных физиологических механизмов, способных восстановить в той или иной форме нарушенные константы организма. Широко известная область компенсаторных приспособлений после оперативного вмешательства является мобилизацией таких механизмов и процессов, которые могли бы восстановить нарушенный уровень постоянного



приспособительного эффекта организма, будет ли это кровоснабжение, концентрация кислорода и углекислоты в крови и вертикальное положение тела в пространстве.

Изложенные выше соображения показывают, что все формы приспособительных реакций организма независимо от объема и включенных аппаратов имеют своим конечным пунктом сохранение какой-либо жизненной константы, поддерживаемой саморегуляторным процессом. Исходя из этого, можно построить классификацию наиболее употребительных форм приспособления, которые в конечном итоге все развертываются на основе принципа саморегуляции. Эти формы следующие: 1) восстановительные приспособления; 2) компенсаторные приспособления; 3) защитные приспособления; 4) викарные приспособления.

По каким бы поводам ни начался любой из приведенных выше типов приспособления, он должен закончиться установлением какой-то жизненно важной константы на ее нормальном уровне. И лишь только в зависимости от приведенных выше понятий будут иметься различные пути подхода к восстановлению конечного приспособительного эффекта данной функциональной системы. В этом смысле восстановление означает достижение того же самого конечного приспособительного эффекта системы в том же самом составе ее компонентов, которые могли быть временно дезорганизованы воздействием тех или иных внешних факторов.

Компенсаторные приспособления в этом смысле означают также восстановление того же самого приспособительного эффекта, но лишь за счет иных компонентов, которые раньше не были в составе данной функциональной системы. Так, например, если у крысы при обучении в лабиринте пищевой реакции ампутировать все четыре конечности, то она в ответ на условный сигнал может продвигаться к кормушке бочкообразными движениями и закончить этот путь приемом пищи из кормушки. В этом случае имеется замена компонентов обширной локомоторной функциональной системы компонентами, не несшими той функции, и теперь вместо мышечного и костного аппарата конечностей передвижение осуществляют мышцы туловища. Однако и при этом способе передвижения животное неизменно получает ту же порцию корма, которую получало и раньше. Иначе говоря, функциональная систе-



ма проявила свою пластичность и, широко заимствуя мускулатуру из других систем, построила новый рабочий комплекс, который привел к тому же конечному приспособительному эффекту, т. е. к восстановлению постоянной концентрации питательных веществ в крови и к ликвидации повышенной возбудимости пищевого центра.

Защитные приспособления также мобилизуются в пределах саморегуляторных приспособлений, но возникают в ответ на чужеродное воздействие, иногда экстремальное, а иногда постепенное, но во всех случаях болезнетворного характера. Из этого следует, что при защитных приспособлениях организм использует прежде всего обычные для нормы пути мобилизации аппаратов защиты. И, наконец, викарные приспособления представляют собой более широкую замену аппарата функциональной системы и даже его конечного приспособительного эффекта путем перестановки различных функций. Так, например, здоровый человек может пойти в магазин для покупки пищевых продуктов на двух ногах, человек, потерявший ногу, пойдет на одной ноге, но и тут и там будут сохранены конечные приспособительные эффекты в виде стояния. Однако человек, потерявший обе конечности или имеющий с детства дефекты во всех четырех конечностях, начинает передвигаться с помощью четырех конечностей («ползунки»), где полностью заменены конечные эффекты моторных приспособлений.

Все перечисленные формы использования саморегуляторных приспособлений могут перекрывать одна другую, однако во всех случаях инициативным двигателем пластических перестроек соответствующих функциональных систем всегда будет требование постоянства конечного приспособительного эффекта в пределах данной функциональной системы.

8. Проблема саморегуляций и функционирования их на основе разветвленного аппарата функциональных систем теснейшим образом связана с развитием нового научного направления, объединенного под общим названием «кибернетика». Это направление получило бурный расцвет потому, что вскрыло общие закономерности в явлениях столь различного класса, что раньше это казалось невозможным. Оказалось, что в технических устройствах, в организмах и в обществе информации, т. е. сообщения, распространяются по одному и тому же типу в замкнутой



функциональной системе, обладающей обратной связью и всеми чертами саморегуляции.

Благодаря этим общим чертам для всех саморегулирующихся устройств появилась возможность сопоставления живых организмов с техническими автоматическими устройствами и моделирования саморегуляторных приспособлений, имеющихся у живого организма. Так возникли всякого рода модели организмов и особенно модели мозга.

Основным достоинством такой связи физиологии саморегулирующихся систем и автоматически регулируемых технических устройств является то, что физиолог получает возможность на основе так называемой математической логики, или логики механизма, более точно и более совершенно изучать многообразные взаимодействия в пределах данной функциональной системы. Следует отметить при этом, что саморегуляторное приспособление и основные закономерности саморегуляции в физиологии были разработаны с употреблением принципа обратной связи задолго до того, как кибернетика формулировала законы для технических устройств [Анохин, 1935]. Совместное изучение физиками, математиками и физиологами закономерностей саморегуляции в настоящее время получило особенно широкое развитие.

В настоящее время принцип саморегуляции как универсальный принцип для всех проявлений и поведенческих актов живого организма широко применяется также и к условным рефлексам.



# Теория функциональной системы как предпосылка к построению физиологической кибернетики\*

## Задачи кибернетики в области физиологии

С развитием кибернетического направления в науке неизбежно должны были возникнуть вопросы, имеющие общий характер для самых различных научных дисциплин. Такая неизбежность проистекает прежде всего из принципиального положения кибернетики, по которому явления различного класса развиваются по единой динамической архитектуре, приводящей к получению конечного приспособительного или полезного эффекта.

Такая архитектура является всегда динамической и изменчивой по техническим способам функционирования, т. е. по средствам достижения цели. Однако она всегда обладает постоянством своей конечной цели и аппаратов, оценивающих достаточность или недостаточность выполнения этой цели. Совершенно очевидно, что именно таким требованиям удовлетворяет любая система с автоматической регуляцией. Такой системой могут быть система общественных взаимоотношений, регуляция какого-либо фактора в жизни организма и любое саморегулирующееся устройство, т. е. машина, сделанная руками человека.

Их объединяет общность архитектурного плана, построенного на основе золотого правила саморегуляции, которое можно было бы сформулировать так: само отклонение от конечного приспособительного эффекта служит стимулом возвращения системы к этому эффекту.

Из сказанного видно, что это и составляет то наиболее общее, что характеризует собой отличительные стороны кибернетики как науки об управлении саморегулирующимися системами различного качества и различной степени сложности. Сюда же включается и понятие обратной связи, которая во всех системах с автоматической регуляцией служит целям информации управляющих ме-

---

\* В кн.: Биологические аспекты кибернетики. М.: Изд-во АН СССР, 1962, с. 74—91.



ханизмов о состоянии конечного полезного эффекта системы.

Это и есть фундаментальный принцип, на котором выросла кибернетика как оригинальное научное направление и от которого получили свое развитие другие ее принципы, получившие в отдельных случаях уже самостоятельное значение.

К числу таких, так сказать, вторичных принципов кибернетики можно отнести, например, теорию информации, которая в последние годы получила столь мощное развитие и настолько фундаментально вошла во все виды научных исследований, что уже сама по себе приобретает самостоятельное значение. Именно этим объясняется тот факт, что иногда мы имеем явное отождествление кибернетики и теории информации.

Однако если посмотреть на предмет с общей точки зрения, то можно видеть, что информация есть только средство, более развитое, или менее развитое, для поддержания систем с тем или иным конечным полезным эффектом. В самом деле, когда регуляторные аппараты центральной нервной системы дают «команду» рабочим органам организма, то это есть форма информации, которая может быть изучена и рассчитана на основе всех представлений кодирования, декодирования и т. д. Если же мы возьмем те первичные импульсы, которые идут от периферии к центральной нервной системе и которые информируют о степени достаточности и полезности пришедшей из центра «команды», то, по сути дела, мы также имеем дело с информацией, но имеющей свое определенное место в архитектуре целого приспособительного акта. Следовательно, исключительно разросшийся анализ отдельных форм и узлов распространения информации хотя и требует специальных математических приемов и специального подхода, тем не менее такая информация является частью большой системы, которая формируется и разрешается конечным эффектом по законам саморегулирующейся системы.

В свете всего сказанного становится совершенно очевидным, что задачи кибернетики в высшей степени разнообразны. Можно изучать состав информации, ее особенности и ее преобразования на различных этапах продвижения (например, при движении первичных импульсов); можно изучать, например, при исследовании органов чувств



самую природу кодирования внешней энергии и декодирование ее на различных этапах продвижения информации по центральной нервной системе; можно, например, изучать емкость каналов коммуникации и пределы их возможностей в зависимости от различных привходящих условий. Все это проблемы, которые в обычный феноменологический анализ первого возбуждения вносят элемент логики, математических расчетов и уточнений, расширяя возможности познания первого процесса.

Однако никакое, даже самое точное, изучение частных сторон механизмов передачи информации не может снять основного вопроса о полезности этой информации, о ее значимости для организма в целом. Из этого следует, что теория информации не может подменить теорию саморегуляции. Последняя всегда будет общей закономерностью по отношению к частным законам циркуляции информации в системе, а это общее, т. е. саморегуляция, имеет свою архитектуру, свои собственные законы развития и законы поддержания приспособительной деятельности организма.

### **Функциональная система как аппарат саморегуляции**

Итак, саморегуляция как всеобщий закон деятельности организма должна стать предметом самостоятельного исследования. Тот факт, что именно этим общим законам кибернетики не уделяется сейчас должного внимания, объясняется тем, что конкретные и частные вопросы, вроде проблемы сенсорных коммуникаций, проблемы информации, проблемы кодирования, проблемы алгоритмирования и т. д., несомненно, более выразительны, более доступны и потому с меньшими затруднениями могут быть сформулированы и сами задачи исследования.

Наоборот, характеристика жизни целостной организации, сформированной на основе циркуляции возбуждений между отдельными звеньями этой организации, требует, конечно, иного подхода и специальных экспериментов. Наша лаборатория посвятила себя разработке именно этих общих закономерностей формирования систем с автоматической регуляцией.

Основные физиологические закономерности таких систем были нами сформулированы еще в 1935 г., т. е. да-



леко до того, как были опубликованы первые работы по кибернетике, однако смысл этих публикаций и формулировок в точности соответствовал тем принципам кибернетики, которые были опубликованы впоследствии [Анохин, 1935]. И это понятно: динамические процессы в живых организмах представляют собой тот постоянный объективно существующий фактор, который неизбежно должен дать исследователю толчок к познанию, а если это так, то кто бы и когда бы ни приступил к познанию этих закономерностей, они должны быть формулированы в какой-то степени одинаково. Именно так мы объясняем тот факт, что, исходя из непосредственной необходимости понять процесс компенсации нарушенных функций организма, мы пришли к формулировке принципа функциональной системы как замкнутого физиологического образования с обратной афферентацией.

По своей архитектуре функциональная система целиком соответствует любой кибернетической модели с обратной связью, и потому изучение свойств различных функциональных систем организма, сопоставление роли в них частных и общих закономерностей, несомненно, послужит познанию любых систем с автоматической регуляцией.

Организм отличается от машинных устройств своей крайней экономностью в осуществлении функций, надежностью в распределении процессов при организации узловых механизмов системы и, наконец, бесконечной пластичностью в отношении различных возможностей для получения одного и того же приспособительного эффекта.

Под функциональной системой мы понимаем такое сочетание процессов и механизмов, которое, формируясь динамически в зависимости от данной ситуации, непременно приводит к конечному приспособительному эффекту, полезному для организма как раз именно в этой ситуации. Из приведенной формулировки следует, что функциональная система может быть составлена из таких аппаратов и механизмов, которые могут быть весьма отдаленными в анатомическом отношении. Это значит, что состав функциональной системы и направление ее деятельности определяются ни органом, ни анатомической близостью компонентов, а динамикой объединения, диктуемой только качеством конечного приспособительного эффекта.

Именно приспособительный эффект, или, правильнее, достижение его, является своего рода категорическим им-



перативом для компоновки частей системы, для темпов реализации отдельных механизмов и, наконец, для остановки дальнейшей мобилизации рабочих компонентов, если только конечный эффект достигнут.

В последние годы много внимания уделяется формированию саморегулирующихся приспособлений организмов под углом зрения кибернетических представлений.

В некоторых случаях этот тип формирования саморегулирующихся систем получил название «биологическое регулирование».

Однако независимо от наименования, для того чтобы приобрести приспособительный смысл для организма, эти различные формы объединения во всех случаях должны обладать всеми теми свойствами, которые мы формулировали для функциональной системы.

Из сказанного следует, что функциональная система не относится только к коре головного мозга или даже к целому головному мозгу. Она есть по сути центрально-периферическое образование, в котором импульсы циркулируют как от центра к периферии, так и от периферии к центру (обратная афферентация), что создает непрерывную информацию центральной нервной системы о достигнутых на периферии результатах.

На основе общей формулировки функциональной системы как динамической, не линейной центрально-периферической организации немедленно возникает несколько вопросов относительно общей физиологической архитектуры функциональной системы.

Необходимо охарактеризовать некоторые черты этой архитектуры, особенно те, которые имеют специальное значение для сравнительных оценок биологических и механических систем с автоматической регуляцией.

Прежде всего необходимо охарактеризовать «жизненный узел» всякой функциональной системы — чрезвычайно прочно связанную функциональную пару — конечный эффект системы и аппарат оценки достаточности или недостаточности этого эффекта при помощи специальных рецепторных образований.

Как правило, конечный приспособительный эффект служит основным задачам выживания организма и в той или иной степени жизненно необходим.

Это положение имеет особый смысл в тех случаях, когда речь идет о так называемых жизненно важных



функциях, какими, например, являются дыхание, уровень кровяного давления, осмотическое давление крови, концентрации сахара в крови и др.

Из сказанного следует, что функциональная система представляет собой разветвленную физиологическую организацию, составляющую конкретный физиологический аппарат, служащий поддержанию жизненно важных констант организма (гомеостазис), т. е. осуществлению процесса саморегуляции.

Однако когда мы говорим о функциональной системе, то это относится не только к тем системам с константным конечным результатом, которые располагают большей частью врожденными механизмами.

Основные черты этой организации с таким же постоянством имеют место и при экстренно складывающихся функциональных системах или на основе выработки условного рефлекса, или на основе внезапного использования прошлого опыта из аппаратов памяти мозга.

Однако, несмотря на эти качественные различия, функциональные системы принципиально имеют те же архитектурные особенности, и это лучшее доказательство того, что функциональная система, действительно, является универсальным принципом организации процессов и механизмов, заканчивающихся получением конечного приспособительного эффекта.

Поскольку это так, а ниже показано, что другую возможность трудно допустить, немедленно возникает вопрос о сходстве и различиях между функциональной системой живого организма и замкнутыми механическими системами, функционирующими на основе автоматической регуляции с обратной связью.

Нет сомнений в том, что сопоставление принципиальных механизмов тех и других систем, сравнительная оценка средств, при помощи которых достигаются аналогичные эффекты в этих системах, — все это первые и совершенно необходимые шаги в плодотворном союзе физиологов, физиков и техников. Только при таком условии можно будет с пользой для технических систем раскрыть необъятные возможности тех принципов организации, которыми располагает центральная нервная система живого организма. И наоборот, на путях этих сопоставлений более простые механизмы технических систем, легко поддающиеся математической обработке, могут значительно рас-



ширить возможности точного физического и математического анализа физиологических и биологических феноменов.

Именно на этой основе и произведены все последующие сопоставления.

Возвращаясь к той паре физиологических механизмов, которую мы назвали «жизненным узлом» любой функциональной системы, мы должны прежде всего спросить себя: на чем основано это органическое единство приспособительного эффекта и аппаратов оценки его достаточности?

Для ответа разберем типичную функциональную систему, поддерживающую такую жизненно важную функцию, как дыхание, т. е. в конечном счете окислительные процессы в тканях (рис. с. 127).

Конечным приспособительным эффектом этой функциональной системы является более или менее постоянное соотношение парциальных давлений кислорода и углекислоты.

Колебания этих давлений могут происходить только около вполне определенной величины, отклонение от которой немедленно включает ряд механизмов, выравнивающих это отношение, т. е. возвращающих парциальные давления к норме.

Совершенно очевидно, что в паре «эффект — рецептор» рецепторный аппарат и представляет собой наиболее консервативный фактор, который, оставаясь крайне постоянным и раздражаясь отклонениями содержания  $\text{CO}_2$  и  $\text{O}_2$ , включает попеременно многочисленные технические аппараты, выравнивающие содержание этих газов в крови.

Совершенно по такому же типу, но с еще большей жесткостью и императивностью функционируют механизмы, поддерживающие, например, осмотическое давление крови, подробно разобранные в одной из последних наших работ.

Но и здесь решающее влияние оказывает также рецепторный аппарат гипоталамуса, который с чрезвычайной силой и весьма разнообразно включает аппараты выравнивания до сложных поведенческих актов включительно. Именно рецептор функциональной системы должен обладать чрезвычайным постоянством, чтобы все колебания и отклонения конечного приспособительного эффекта пе-



медленно приводили к мобилизации аппаратов выравнивания.

Возникает вопрос: с каким элементом автоматических технических приспособлений может быть поставлен в один ряд этот аппарат?

Ответ не представляет больших затруднений.

Если регулируемый приспособительный эффект может быть поставлен в аналогию с «заданным эффектом», всегда имеющимся в механизмах с автоматической регуляцией, то консервативный рецепторный механизм живого организма может быть аналогизирован с «чувствительным устройством» механической системы.

В этом «чувствительном устройстве» должны быть представлены все возможности воспринять существенные параметры заданного рабочего эффекта и реагировать на отклонения команды к регулирующим механизмам.

Таким образом, в машинных устройствах с автоматической регуляцией все свойства рабочего эффекта заданы или запрограммированы конструктором и, следовательно, за человеком остается только роль наблюдателя за надежностью чувствительного устройства.

Кем же заданы параметры рецепторных аппаратов функциональных систем организма?

Откуда появились параметры этого «чувствительного устройства», позволяющие ему немедленно реагировать в сторону регуляторных аппаратов, выравнивающих рабочий эффект функциональной системы?

В последнее время приходится много встречать попыток объяснения саморегулирующихся приспособлений организма, однако вопрос о происхождении исключительной консервативности самого оценивающего аппарата, насколько мне известно, ни разу не возникал. А именно в этом пункте лежит причина устойчивости основных жизненно важных функций организма и вместе с тем эта же архитектурная особенность целиком перешла и на эпизодически складывающиеся функциональные системы.

Стоит лишь на минуту представить себе, что рецепторный аппарат гипоталамуса, оценивающий уровень осмотического давления крови, иногда на протяжении 80 лет остается абсолютно неизменным, чтобы понять значение этой консервативности для жизни организма.

Это значит, что рецепторные элементы функциональной системы, удерживающей осмотическое давление на одном



уровне, обладают исключительно стабильным обменом веществ, делающим их высокочувствительными к математически точному раздражителю на протяжении целой жизни. Таким образом, в рецепторах оценки эффекта системы мы имеем пример исключительной «надежности» в смысле неизменяемости порога чувствительности к адекватному химическому раздражителю.

Говоря об источнике такого постоянства рецепторной функции системы, мы прежде всего должны думать о генетических причинах. Только при наследственной детерминации свойств рецепторных элементов в жизненно важных функциональных системах может лежать причина такой исключительной устойчивости специфического обмена некоторых нервных клеток.

Если принять во внимание, что вегетативная жизнь организма поддерживается огромным количеством функциональных систем, каждая из которых имеет свой специфический рецептор, с такой же степенью постоянства рецепторной функции (сахар крови, «голодная кровь», химические ингредиенты крови и т. д.), то можно понять, сколь важное значение имеет постоянство пары «эффект — рецептор».

Можно с достоверностью утверждать, что вся вегетативная жизнь развитого организма «вписана» в целую систему таких устойчивых пар, в которой колебания неустойчивого компонента эффекта ограничиваются и направляются исключительно постоянным и императивным требованием другого компонента — рецептора функциональной системы.

Следовательно, классическое, ставшее уже ходячим выражение К. Бернара «постоянство внутренней среды организма» в настоящее время должно пониматься несколько иначе. Как можно видеть из предыдущего, само «постоянство среды» является вынужденной функцией от истинного постоянства рецепторных аппаратов функциональных систем организма. Эти рецепторные аппараты благодаря их неизменяемому врожденному специфическому метаболизму и многообразным пластическим связям с рабочими аппаратами имеют неограниченные возможности выравнивать приспособительный эффект системы.

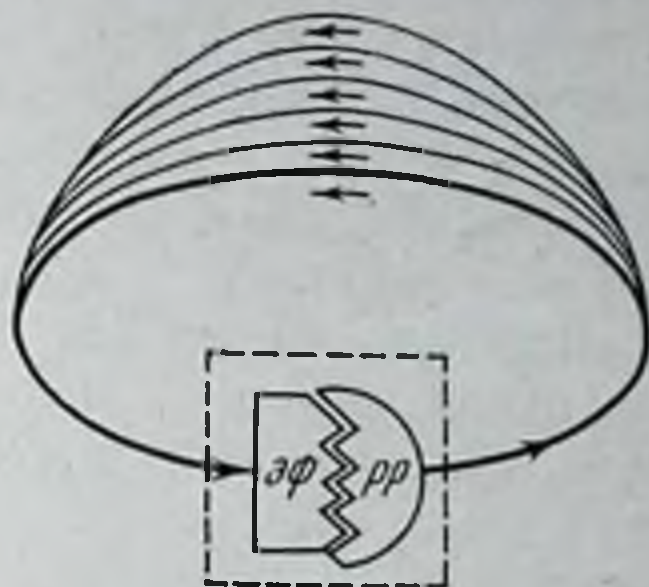
Итак, «заданное» конструктором чувствительное устройство в автоматике в случае организма представлено наследственно закрепленными свойствами метаболизма



соответствующих рецепторных аппаратов, которые имеют высокую специфическую чувствительность к определенному физиологическому фактору, представляющему собой рабочий эффект данной функциональной системы. Все

**Рис. 1.** Схема комплексных соотношений приспособительного эффекта системы (ЭФ) и аппарата, точно рецептирующего этот конечный эффект (РР)

На схеме видно, как эта консервативная пара процессов пластично управляет постоянством конечного приспособительного эффекта



эти соотношения можно представить специальной схемой, принципиально общей для всех видов саморегуляций как в организме, так и в машинных устройствах (рис. 1).

### Афферентный синтез

Рассматривая рабочий эффект системы как нечто данное с самого начала, мы лишь сопоставляли его со специфическими свойствами рецепции, которая специально настроена на этот эффект.

Следовательно, эффекторная регуляторная сигнализация, которая рождается из контакта эффекта и рецептора, предполагалась нами всегда как функция от рецептирования какого-либо одного гомогенного фактора (осмотическое давление, сахар крови и т. д.).

Однако в действительности и особенно в сложных функциональных системах с дополнительными циклами регуляции эти отношения могут быть не такими простыми. Для примера можно взять функциональную систему дыхания.

Каждый ритмический выброс афферентных возбуждений на диафрагмальный нерв или межреберные нервы не случаен. Количество одиночных нервных возбуждений в каждом залпе точно отражает потребность организма в кислороде на данный момент в зависимости от соотношения его концентрации к концентрации  $\text{CO}_2$ , от текущей



дыхательной ритмики, от предстоящих усилий организма по преодолению препятствий (В. А. Шидловский) и т. д.

Все эти потребности чрезвычайно полно интегрируются рецепторными аппаратами данной функциональной системы, в результате чего моторный нейрон возбуждается и дает разряд ровно на столько импульсов, на сколько требуется по данной ситуации. А это в свою очередь значит, что дыхательные мышцы сокращаются на вполне определенный диапазон и потому легкими будет взят вполне определенный объем воздуха.

Практически крайне изменчивый залп эффекторных импульсов, бегущий по диафрагмальному нерву, всегда представляет собой точнейшее выражение потребности организма в том или ином объеме вдыхаемого воздуха. Таким образом, различные по качеству, если так можно выразиться, «параметры нужды» организма именно в данном количестве воздуха интегрируются каким-то предмоторным аппаратом дыхательного центра и на моторный нейрон выходит вполне определенное количество нервных импульсов с вполне определенным рабочим эффектом на периферии.

И даже на таком, казалось бы, элементарном объекте, каким является моторный нейрон спинного мозга, мы имеем синтезирование по крайней мере семи разнородных по качеству возбуждений, конвергирующих к этому нейрону из различных источников. Сам же моторный нейрон «выдает» на периферию вполне определенные количества и конфигурацию всегда монотонных свойственных ему разрядов. Но это количество и конфигурация нервных импульсов всегда являются показателями необходимого участия данной мышцы в общем движении на основании синтеза всех конвергирующих в данный момент к моторному нейрону возбуждений.

Нечего и говорить, конечно, что этот афферентный синтез чрезвычайно широк и многогранен в случае выхода эффекторных возбуждений в форме поведенческого акта. Здесь количество и качество афферентных информаций могут быть столь разнообразны, что процесс синтеза их может задержаться на длительный период. Однако во всех случаях, где имеется какой-либо поведенческий акт, ему неизбежно должен предшествовать процесс афферентного синтеза. У целого ряда организма нет других путей и возможностей решить вопрос, что делать именно



в данный момент, произведя обработку и синтез всех многообразных внешних и внутренних информации, имеющихся на этот момент.

Все это делает процесс афферентного синтеза совершенно необходимой и универсальной стадией для всех уровней выхода афферентных возбуждений на периферию.

Сила, объем, направление и время для реализации рабочего или приспособительного эффекта функциональной системы могут быть решены только динамическим синтезом всех имеющихся на данный момент афферентных сигнализаций.

Все сказанное делает совершенно необходимым выделение этой стадии как именно той «творческой» деятельности афферентной системы, о которой с таким предвидением говорил И. П. Павлов.

Если перенести вопрос в область изучения сложных поведенческих актов, то мы должны прежде всего сказать, что ни один поступок и ни одна цель поведения не могут быть сформулированы без предварительного сопоставления многочисленных внутренних и внешних сигнализаций организма, т. е. без афферентного синтеза.

Очень часто приходится встречаться с вопросом, чем отличается организм от сложной автоматически регулируемой системы.

Из всего разобранного выше ответ на это возникает в совершенно отчетливой форме.

Одно из существенных отличий заключается в том, что организм ежеминутно и самостоятельно решает вопрос, что делать. Для машины это не составляет вопроса. «Что делать» данной машине, решено было уже в конструкторском бюро, в заводских цехах, а может быть, даже и в планирующих организациях.

Значение стадии афферентного синтеза для разбираемой нами проблемы заключается прежде всего в том, что она расширяет возможности сопоставления организма и машины и показывает черты принципиального различия между тем и другим.

Ошибка обычных сопоставлений организма и машин состоит именно в том, что они начинаются после того момента, когда вопрос, что делать, уже решен, а само сопоставление фактически начинается на второй стадии — «как делать». В то время как организм решает вопрос, что делать, динамически, при всякой новой ситуации че-



рез стадию афферентного синтеза новых внешних воздействий, для машины с автоматической регуляцией этот вопрос никогда не является вопросом. Это обстоятельство и составляет совершенно принципиальное отличие организма от машины. Нам всегда казалось странным, что сравнение человека и машины идет уже в фазе, как выполняет машина то, что в нее вложено в результате афферентного синтеза, осуществленного до этого самим человеком.

Ясно, чтобы сравнение могло быть реальным, мы должны были бы спросить: может ли машина сама осуществить афферентный синтез всех условий, до нужды общества в определенном продукте включительно, и решить для себя вопрос, что именно она должна делать?

Говоря строго научно, сопоставление живых организмов и машин может быть начато именно с этой стадии.

Такие новые вопросы ставит перед нами физиология в связи с выделением стадии афферентного синтеза как решающей стадии в формировании всех функциональных систем организма.

### **Аппарат акцептора действия**

Работая на методике секреторно-двигательных рефлексов, разработанной в нашей лаборатории [Анохин, 1932], мы встретились с одной особенностью реакции животного, на которую обратили специальное внимание. Эта особенность состояла в реакции животного в ответ на экстренную (!) замену обычного безусловного подкрепления (хлеб), которое имело место в течение ряда лет, на другое подкрепление — мясо. Собака реагирует на эту замену немедленной ориентировочно-исследовательской реакцией и даже отказом от новой еды.

Поскольку общая реакция животного на эту замену была явно исследовательской (рефлекс «что такое?»), то неизбежно возник вопрос, что явилось стимулом для этой реакции? Еда была заменена другой едой и даже лучшей, так почему же возникла эта ориентировочная реакция с оттенком некоторого общего беспокойства? Все элементы раздражителей и условного возбуждения, мыслимые в аспекте линейной схемы рефлекса, были налицо, так почему же возникла такая подчеркнутая ориентировочно-исследовательская реакция?



Ясным стало одно, что сумма афферентных воздействий от мяса как внезапно возникшего фактора не соответствовала чему-либо. Но чему? Если бы на том же самом месте и в то же самое время появился хлеб, то, как и в сотнях прежних подкреплений, животное съело бы хлеб без всякой ориентировочной реакции. Следовательно, мясо как раздражитель с определенными афферентными свойствами оказалось неадекватным для какого-то комплекса возбуждений, предупредительно заготовленных для хлеба с афферентными признаками последнего.

Уже одни эти эксперименты заставили нас думать, что в ответ на условный раздражитель возбуждение не просто распространяется в сторону слюноотделительных центров, а создается прежде всего некоторый афферентный аппарат системного характера, который предвосхищает афферентные параметры будущих результатов еще не развившегося до конца действия [Анохин, Стреж, 1933]. Он является по сути аппаратом сопоставления и контролем, организуемым по комплиментному типу, а не только простым представительством безусловного центра.

Особенно отчетливо необходимость развития такого афферентного контрольного аппарата, в состав которого входят все параметры вероятных результатов будущего действия, выявилась при изучении компенсации нарушенных функций.

Оказалось, что постепенный подбор компенсаторных приспособлений не вообще «проба», а проба, лежащая непременно на пути к правильному эффекту. Какой аппарат регулирует и направляет этот направленный ряд компенсаторных проб и исправлений?

Уже в самом начале восстановления утраченной функции эта функция, например вертикальное стояние после ампутации конечности у человека, в ее афферентных результатах сформировалась в виде контрольного аппарата, который и отбирает по признаку адекватности все промежуточные «пробы» восстановления функций.

Итак, мы видим, что акцептор действия является в самом деле аппаратом контроля результатов действия и сопоставления их с тем «что делать», которое родилось после афферентного синтеза как цель к действию.

Здесь мне хочется обратить внимание на одно важное обстоятельство: можно легко заметить, что архитектура



функциональных систем организма, на каком бы уровне они ни складывались, является универсальной.

В самом деле, мы видели, что даже в таких простых функциональных системах, какой, например, является регулирование постоянства осмотического давления крови, имеется чрезвычайно стабильный по своим свойствам рецептор конечного эффекта — клетки гипоталамуса. Они служат тем аппаратом «сопоставления, получившегося с заданным», который определяет собой успех подбора необходимых приспособительных действий.

Итак, все функциональные системы организма имеют одну и ту же принципиальную физиологическую архитектуру. Различие их состоит лишь в технике определения. Система со стабильным жизненно важным конечным эффектом (например, осмотическое давление крови) в качестве аппарата сличения использует последственно заданные свойства соответствующих живых клеток, что и определяет характер подбора промежуточных действий. Наоборот, в эпизодически складывающихся функциональных системах поведенческого типа аппарат сопоставления (акцептор действия) складывается экстренно и каждый раз заново на основе афферентного синтеза всех имеющих в данный момент внутренних и внешних воздействий на организм.

Общее во всех этих функциональных системах то, что образование аппарата оценки возможных результатов предстоящего действия происходит раньше, чем формируется само действие и появляются его результаты.

В последнее время мы все чаще и чаще получаем материал, говорящий о том, что центральная нервная система весьма широко использует принцип акцептора действия.

Есть основание думать, что в момент выхода на периферию любого афферентного возбуждения сразу же складывается и аппарат акцептора действия, которому предстоит сопоставить будущие результаты с тем, что «выдано» на афферентной стороне.

Так, например, в нашей лаборатории была сконструирована такая саморегулирующаяся система дыхания, которая позволяла дыхательному центру управлять не непосредственно дыхательным мышечным аппаратом, как это происходит в норме, а с помощью специального электронного преобразователя нервные импульсы осуществляли



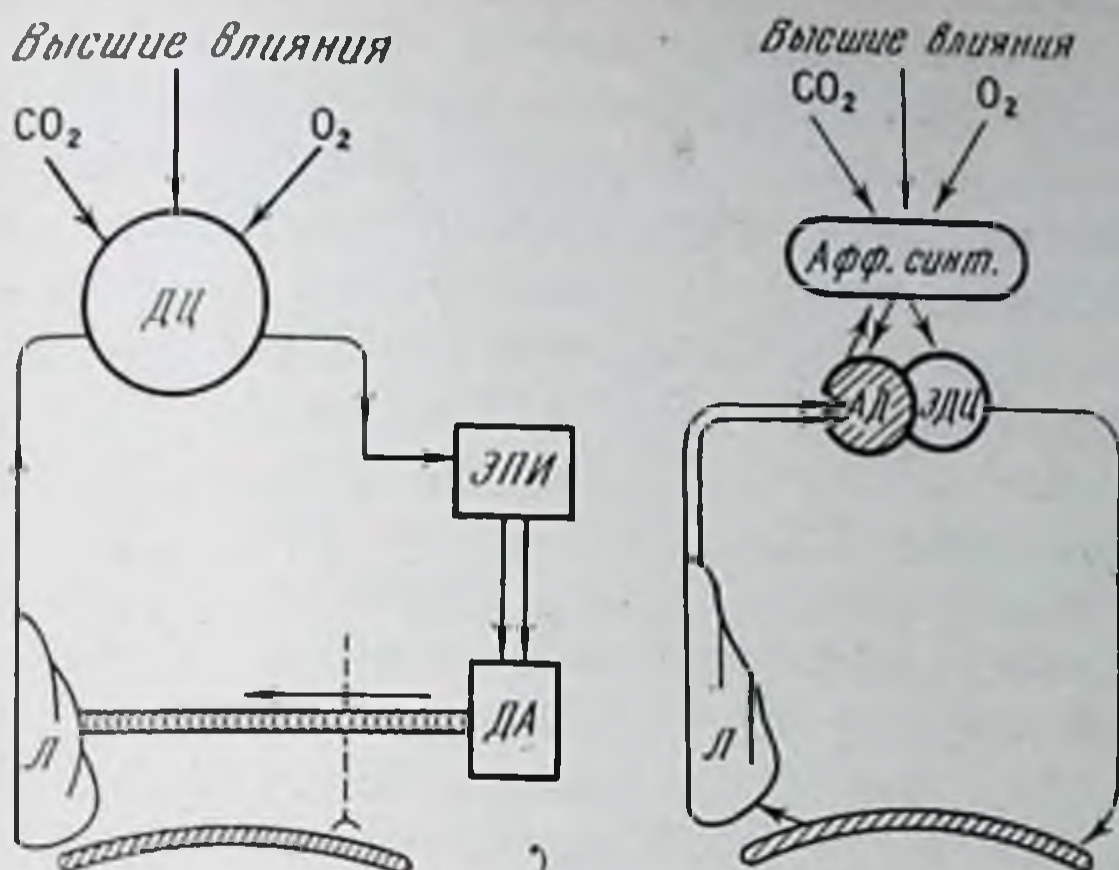


Рис. 2. Схема автоматической электронной регуляции дыхательной функции с помощью электронного преобразования натуральных импульсов дыхательного центра

На схеме видно, что импульсы дыхательного центра поступают в электронный преобразователь нервных импульсов (ЭПИ), который посылает команду к аппарату искусственного дыхания (ДА), который наполняет ритмически легкие (Л) соответствующим объемом воздуха; ДЦ — дыхательный центр, синтезирующий все влияния

Рис. 3. Схема истинной архитектуры дыхательного центра

Вначале происходит синтез всех афферентных влияний на дыхательный центр (Афф. синтез.). После этого немедленно формируются два аппарата с различным функциональным значением. Один из этих аппаратов (ЭДЦ) формирует афферентные импульсы к дыхательной мускулатуре, другой (АД), формируясь одновременно с первым аппаратом, обеспечивает контроль афферентных импульсов (обратная афферентация), точно отражающих полученный на периферии результат (объем воздуха, взятого легким Л). Это и есть аналог аппарата акцептора действия

управление работой аппарата искусственного дыхания (рис. 2) [Полянцев, 1960].

Такое сочетание физиологических и механических свойств в одной саморегулирующейся системе позволяло нам произвольно вмешиваться в разные моменты деятельности дыхательного центра.

В данном случае для нас представляет интерес тот факт, что такая система позволяла нам применить разработанный еще на безусловном подкреплении [Анохин, Стрелж, 1933] прием внезапной подмены подкрепления на



такой сравнительно элементарной модели, какой является дыхательная функциональная система.

В самом деле, если во всех разобранных выше функциональных системах аппарат оценки результатов действия формируется раньше, чем появляются сами результаты действия, то спрашивается, как оценивается достаточность или недостаточность реальных результатов в дыхательной системе (объем вдыхаемого воздуха) по отношению к вышедшим на периферию эфферентным дыхательным импульсам?

Для ответа был применен прием «внезапной подмены подкрепления», поскольку модель легко позволяла это сделать. Соображения были таковы.

Допустим, что дыхательный центр в результате афферентного синтеза всех потребностей организма и состояния самой системы на данный момент посылает на периферию, к дыхательным мышцам определенное количество импульсов. Эти импульсы вызывают в свою очередь сокращение дыхательных мышц вполне определенной интенсивности, что реализуется, наконец, в засасывании легкими определенного количества воздуха. И, наконец, это растяжение легкого (альвеол) в форме обратной афферентации о результатах действия (степень растяжения альвеол — количество принятого воздуха) сигнализируется по блуждающему нерву в дыхательный центр. Эту систему отношений можно изобразить на специальной схеме.

Критический эксперимент состоял в следующем: механическая часть системы была настроена на редукцию истинной эфферентной посылки дыхательного центра во время прохождения ее через электронные блоки преобразования импульсов. В результате таких соотношений дыхательный центр, пошлав на периферию, к дыхательным мышцам нервные возбуждения, в сумме эквивалентные, например, принятию 500 см<sup>3</sup> воздуха, оказывается «обманутым», ибо обратная афферентация от легкого в виде разрядов рецепторов растяжения сигнализирует о взятии легким лишь 250 см<sup>3</sup> воздуха.

И здесь мы встретились с той же самой закономерностью, которая была вскрыта и в условном рефлексе. Дыхательный центр на получение обратной афферентации от неадекватного периферического результата, немедленно реагирует значительным усилением своих эфферентных



импульсаций, что должно скомпенсировать происшедший «недобор» воздуха, поскольку 500 см<sup>3</sup> точно отражали результаты синтеза всех потребностей организма в кислороде на данный момент.

Однако сам факт немедленной реакции дыхательного центра увеличением своей эфферентной импульсации на уменьшение (!) афферентных возбуждений, пришедших от легкого, представляет собой явное нарушение обычных физиологических соотношений. Он, несомненно, говорит о наличии аппарата, регистрирующего рассогласование между посланным на периферию рабочим залпом импульсов и реальным результатом, полученным на периферии в виде захвата воздуха. Таким образом, мы вновь, но уже на уровне дыхательного центра получили доказательство наличия аппарата акцептора действия (рис. 3).

Весьма возможно, что подготовка аппарата акцептора действия, т. е. аппарата проверки будущего результата, есть универсальная закономерность организма, проявляющаяся во всех случаях, когда на периферию посылаются эфферентные возбуждения, доза которых установлена предварительным афферентным синтезом. Однако эта идея должна быть еще проверена в специально организованных экспериментах.

## Заключение

Приведенные выше закономерности формирования функциональных систем на различных уровнях организации убеждают нас в том, что имеется один универсальный архитектурный принцип в деятельности организма. Он лишь модифицируется в зависимости от того, на каком уровне формируется та или иная система — на уровне гомеостатических соотношений или на уровне поведенческих актов.

Такое постоянство способа формирования функций на самых различных уровнях организации убеждает нас в том, что принцип функциональной системы в эволюции был развит и закреплен уже на очень ранних стадиях развития жизни на Земле.

Вместе с тем с точки зрения кибернетического подхода к проблеме жизни все разобранное выше заставляет нас высказать одно важное положение: ни одна попытка попытаться общую архитектуру приспособлений, а тем более



моделировать какие-либо жизненные проявления не может быть признана достаточной, если в ней не учтены должным образом разобранные выше принципы организации функциональных систем организма — афферентный синтез, акцептор действия, формирование действия и обратная афферентация о его результатах.

Все эти свойства функциональной системы делают ее нелинейной организацией, поскольку одни аппараты ее опережают события, а другие возвращают информацию о результатах действия в центральную первичную систему. Вместе с тем она становится физиологически структурным выражением принципа саморегуляции, так красочно сформулированного И. П. Павловым еще в 1932 г.

Литература последних лет как у нас, так и за рубежом полна иллюстраций того, насколько частные результаты и детальные механизмы в изучении функций организма и особенно при моделировании этих функций все яснее и яснее вписываются в ту архитектуру функциональной системы, которая была разобрана выше.

Для иллюстрации динамического характера этой системы, например, в реализации условного рефлекса ниже проведено в разбивке по фазам выявление выработанного условного рефлекса в ответ на условный раздражитель (рис. 4).

Можно указать на ряд весьма прогрессивных и успешных попыток применения принципа функциональной системы к процессам восстановления речи, к проблеме компенсации функций, к проблеме физиологической структуры речи и т. д. [Лурия, 1959].

Достаточно указать, например, что ни падежа, ни ударения на каком-либо слого, в середине фразы мы не могли бы сделать без предварительной организации контроля произношения.

Весьма обстоятельно эту физиологическую архитектуру поведенческих актов, разрабатывает в последние годы Н. А. Бернштейн.

Все это вместе взятое дает нам основание думать, что физиология, несомненно, стоит сейчас накануне больших обобщений, которые позволят ей установить еще более тесный контакт с теми пограничными проблемами математики, физики и техники, которые объединены под общей эгидой кибернетики.



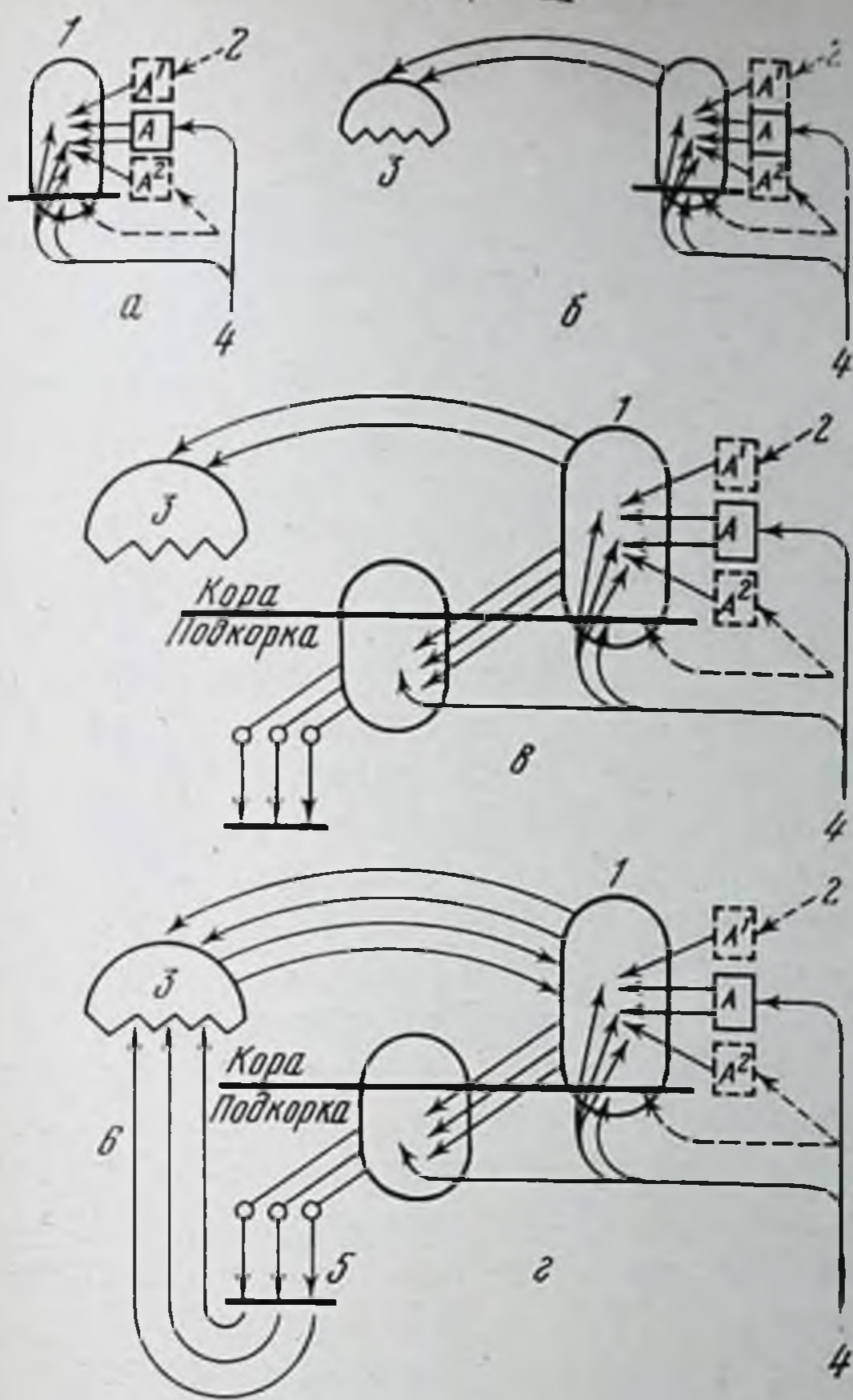


Рис. 4. Последовательное развитие выработанного условного рефлекса в ответ на условный раздражитель

Видно, что образование акцептора действия предшествует развитию самого рефлекторного действия. а — первая стадия; б — вторая стадия; в — третья стадия; г — четвертая стадия; 1 — афферентный синтез; 2 — обстановка; 3 — акцептор действия; 4 — центростремительная импульсация; 5 — рефлекторное действие; 6 — возвратная афферентация

В такой же степени ощущается необходимость в формировании каких-то новых понятий и принципов, которые позволили бы физиологам и кибернетикам в более общей форме формулировать перспективы дальнейшей совместной творческой работы.



## Функциональная система\*

Функциональная система — единица интеграции целого организма, складывающаяся динамически для достижения любой его приспособительной деятельности и всегда на основе циклических взаимоотношений избирательно объединяющая специальные центрально-периферические образования.

Понятие функциональной системы возникло на основе систематических исследований нарушенных функций: положение гетерогенных нервных анастомозов и наблюдение за ходом восстановления функций, пересадка мышц с целью придания им нового функционального значения и их деафферентация. Физиологическая суть компенсаторных приспособлений состоит в том, что каждая попытка животного или человека исправить имеющийся дефект должна быть оценена немедленно по ее результату. Это значит, что любой следующий этап компенсации может наступить только тогда, когда произошла оценка предыдущего этапа. Таким образом, на каждом отдельном этапе компенсаторного процесса имеется оценка полученного результата степени его полезности для организма. Только эта цепь «положительных результатов» компенсации обеспечивает полное восстановление утраченной функции.

Именно такая осуществляющая качественно очерченный приспособительный эффект система, все части которой вступают в динамическое экстренно складывающееся функциональное объединение на основе непрерывной обратной информации о приспособительном результате, была названа «функциональной системой» [Анохин, 1935]. В настоящее время этот принцип стал центральным для объяснения всех тех приспособительных актов, которые приобретают черты целостных и заканчиваются полезным приспособительным эффектом. Каждая функциональная система представляет собой до некоторой степени замкнутую систему благодаря постоянной связи с периферическими органами и особенно благодаря постоянной афферентации от этих органов. Таким образом, каждая

\* Ежегодник БМЭ, 1968, т. 1, с. 1300—1322.



функциональная система имеет определенный комплекс афферентных сигнализаций, который через акцептор действия направляет выполнение ее функций. Отдельные афферентные импульсы в функциональной системе могут исходить от самых разнообразных и часто отдаленных одни от другого органов. Например, при дыхательном акте такие афферентные импульсы идут от диафрагмы, межреберных мышц, легких, трахей; однако, несмотря на их различное происхождение, эти импульсы объединяются в центральную нервную систему благодаря теснейшим временным отношениям между ними.

Из этого следует, что поведение каждой функциональной системы находится в весьма тесной зависимости от качества и количества афферентных импульсов как от прямых, т. е. являющихся стимулами к совершению действия, так и от обратных афферентаций, информирующих о результатах совершенного действия. Эксперименты с перевязкой задних корешков у лягушки и последующим испытанием ее в трех четко очерченных моторных функциях (плавание, прыжок, переворачивание со спины в нормальное положение) показали, что вмешательство обратной афферентации происходит только тогда, когда нарушаются стандартные функциональные взаимоотношения в пределах целой функциональной системы (например, при увеличении нагрузки на конечность). Потребность функциональной системы в количестве афферентных импульсаций зависит от сложности этой системы. Каждой функциональной системе присуща определенная как в качественном, так и в количественном отношении афферентация, причем в зависимости от степени автоматизации и филогенетической древности такой системы требуемое количество и качество афферентных импульсаций различно.

Роль афферентных функций находится в полной зависимости от свойств и от конечного эффекта данной функциональной системы. Иначе говоря, функциональная система как целое, подчиненное получению определенного приспособительного результата, имеет возможность динамически перераспределять участие афферентных импульсаций, сохраняя какой-то постоянный их уровень. Как целостное образование любая функциональная система имеет вполне специфические для нее свойства, придающие ей пластичность, подвижность и какую-то



степень независимости от готовых, сложившихся конструкций различных связей как в пределах центральной нервной системы, так и в масштабе организма.

Важными узловыми понятиями физиологии являются гомеостазис — представление, введенное Кенноном и саморегуляция физиологических функций, общую характеристику которой дал И. П. Павлов. Функциональная система есть разветвленный морфофизиологический аппарат, обеспечивающий через ряд ее собственных закономерностей эффект как гомеостазиса, так и саморегуляции. Она использует всевозможные тонкие механизмы интеграции и направляет течение всех промежуточных процессов вплоть до получения конечного приспособительного эффекта и оценки его достаточности.

Центральным пунктом функциональной системы является рецепторное образование, которое по своим триггерным свойствам точно приспособлено к физическим или химическим параметрам данного полезного эффекта. Конечный приспособительный эффект системы и его рецепторный аппарат составляют взаимосвязанный комплекс. Именно рецепторная часть функциональной системы является наиболее консервативным ее образованием, удерживающим часто в течение всей жизни организма постоянство полезного эффекта. Это значит, что знаменитое выражение Бернара «постоянство внутренней среды» — следует отнести не к самой «внутренней среде», имеющей тенденцию к значительным флуктуациям, а к рецепторным аппаратам, которые воспринимают изменения этой среды и через центральную нервную систему включают или выключают различные дополнительные механизмы, поддерживающие постоянство отдельных компонентов внутренней среды. Таким образом, в состав функциональной системы входят по крайней мере две категории физиологических механизмов с весьма различными свойствами: 1) механизмы, обладающие крайней консервативностью (рецепторы результата) и относительной консервативностью (сам конечный эффект); 2) узловые механизмы системы, а именно средства достижения приспособительного результата, обладающие весьма широкой пластичностью и способностью к взаимозамене. Универсальная модель функциональной системы — средство изучения любого интегративного образования, поддерживающего тот или иной полезный эффект или дости-



гающего его в жизни целого организма. Стоит на место конечного эффекта подставить осмотическое давление крови или уровень кровяного давления, как сейчас же станет ясным, что целостная интеграция будет функционировать и давать приспособительный эффект на основе той же физиологической архитектуры. Универсальность отдельных механизмов функциональной системы свидетельствует о том, что жизненный процесс, когда-то организованный на основе саморегуляторных приспособлений, уже очень давно сформировал функциональную систему как аппарат сложнейших интегративных приспособлений.

Известно много таких «находок» эволюции, которые оказались в процессе естественного отбора полезными для прогрессивного развития органической природы и получили повсеместное распространение на высших этапах ее развития. Достаточно указать, например, на ДНК, которая, оказавшись полезной для передачи наследственных признаков организма, приобрела универсальное значение вещества наследственности для самых различных представителей органического мира, начиная от вируса и кончая человеком. Таким же примером может служить и мембрана живой клетки, структура которой принципиально не изменилась в ходе эволюции, оставшись одинаковой у яйца морского ежа и у клетки коры больших полушарий человека. Весьма возможно, что и функциональная система, обеспечивающая эффект, широко известный под общим названием «целесообразность», обогащаясь на каждом этапе эволюции новым содержанием, сохраняя, однако, свою принципиальную архитектуру.

Состав функциональной системы не определяется топографической близостью структур или их принадлежностью к какому-либо разделу анатомической классификации. В функциональной системе могут быть избирательно вовлечены как близко, так и отдаленно расположенные структуры организма. Она может вовлекать дробные разделы любых цельных в анатомическом отношении систем и даже частные детали отдельных органов. Единственным фактором, определяющим избирательность этих соединений, является биологическая и физиологическая архитектура функции, в отдельных случаях даже и ее механика (например, прыжок). Единственным же критерием полноценности этих объединений является ко-



нечный приспособительный эффект для целого организма, наступающий при разворачивании процессов в данной функциональной системе.

✓ Всякая функциональная система обладает регулятивными свойствами, присущими ей как целому и отсутствующими у ее частей. Регулятивные свойства функциональной системы заключаются прежде всего в том, что при любом дефекте в одной из ее частей, приводящем к нарушению полезного эффекта, происходит быстрая перестройка составляющих ее процессов. Наиболее отчетливой закономерностью системной деятельности является прогрессивное устранение афферентных влияний из общей суммы афферентаций данной системы, как только она переходит на стационарное функционирование (принцип «сужения афферентации»). Конечным итогом сужения афферентации всегда является сохранение какой-то остаточной, иногда очень ограниченной, «ведущей афферентации». Интегративный характер функциональной системы сказывается в том, что при любом нарушении ведущих афферентных импульсаций или при отклонении в конечном результате на сцену моментально выступают «резервные афферентации», т. е. устраненные раньше афферентные импульсы, вследствие чего функциональная система как целое сохраняет свою полезную для организма архитектуру.

Какими конкретными механизмами осуществляет функциональная система свои регулятивные свойства, сохраняя целесообразный характер приспособления на всех уровнях функционирования? Исследования показывают, что каждая функциональная система имеет свои четко очерченные узловые механизмы.

*Афферентный синтез как специфический механизм функциональной системы.* Представление об афферентном синтезе как о необходимой и универсальной стадии при формировании любого условного рефлекса или поведенческого акта складывалось постепенно и главным образом на основе оценки относительной роли условного стимула и формирования условной реакции. Экспериментами И. И. Лаптева и А. И. Шумиловой [1949] была показана способность головного мозга производить весьма обширный синтез всех тех сигналов внешнего мира, которые поступают в мозг через различные органы чувств и имеют различное функциональное значение. Выявилось,



что внешний раздражитель, поступая в форме возбуждения в центральную нервную систему, распространяется отнюдь не линейно, как это постулирует классическая рефлекторная теория. Он непременно вступает в тонкие взаимодействия с другими афферентными возбуждениями, имеющими другой функциональный смысл, и только в зависимости от синтеза всех этих афферентаций создаются условия для формирования целенаправленного действия. Затем это взаимодействие обогащается новыми афферентными раздражениями, активно подбираемыми при помощи ориентировочной реакции.

Значение и место каждого из внешних раздражителей в процессе афферентного синтеза может быть наиболее отчетливо выражено следующей общей формулой: физиологический смысл любого из внешних и внутренних раздражений состоит в том, что оно может иметь или пусковой характер, т. е. являться истинным стимулом для появления какой-либо реакции, или оно может быть своеобразным фактором, подготавливающим интегрированную реакцию, которая пребывает в скрытом виде и пока не выявляется. Все формы таких, часто весьма разнообразных, раздражений составляют органическое единство, но каждая из них вносит в это единство свою специфическую долю. Так, обычная подготовка животного к экспериментам по условным рефлексам состоит в том, что экспериментатор предварительно, до пуска условного раздражителя, проделывает ряд стандартных приготовлений: подготовка корма, наклейка сосуда для сбора слюны, закрытие двери и др. Принято думать, что важнейшим и решающим моментом в проявлении условного пищевого рефлекса является условный раздражитель. Однако на самом деле это не так. Например, если из всех описанных выше подготовительных операций пропустить лишь одно — подсыпание сухарного порошка в кормушку, то сразу же оказывается, что обычный, всегда хорошо действовавший условный раздражитель не способен теперь вызвать условного секреторного эффекта. Почему произошло такое обесценивание условного стимула, если известно, что перечисленные выше раздражения составляют вместе лишь комплекс обстановочных раздражений и каждое из них, взятое в отдельности, обычно не вызывает слюноотделения? Очевидно, что конечный условный эффект есть результат действия не только условного



стимула. Возбуждения от него вступают в синтетическое единство с теми предпусковыми возбуждениями, которые были подготовлены совокупностью предшествовавших раздражений. Предпусковые возбуждения хотя сами и не вызывают условной реакции, но определяют ее форму и объем выявления. Эта скрытая система возбуждений, подготовленная различными предшествующими условиями, была названа «предпусковой интеграцией», т. е. системой, способной сформировать реакцию, как только подействует соответствующий пусковой стимул [Анохин, 1949].

Можно привести много таких экспериментов, где происходит подобная передача способности формирования условной реакции от стимула к обстановке. Одним из наиболее ярких примеров этого служит явление динамической стереотипии [Павлов, 1932].

В опытах с динамической стереотипией совершенно отчетливо выявилось, что в условном раздражителе имеются по крайней мере два самостоятельных параметра и что сам условный раздражитель включен в какую-то большую систему отношений, которая при известных обстоятельствах может иметь превалирующее значение в определении качества условной реакции.

Еще более демонстративно эта разпорочность афферентных возбуждений, синтезирующихся перед формированием поведенческого акта, проявилась в опытах И. И. Лаптева, который связал один и тот же раздражитель — звонок — с двумя различными безусловными раздражителями. Звонок, примененный утром, подкреплялся едой; тот же звонок, примененный вечером, подкреплялся электрическим током. В результате экспериментов подобного типа у животного возникло состояние, при котором один и тот же раздражитель — звонок — давал строго различные эффекты в зависимости от того, когда он употреблялся. Утром на его применение выделялась слюна и животное проявляло явно пищевую реакцию, в то время как вечером на этот же звонок оно давало отчетливую оборонительную реакцию (отдергивало лапу). Здесь также налицо сложный синтез пускового возбуждения (звонок), обстановочного раздражения от всей обстановки эксперимента и, наконец, от времени постановки эксперимента, которое и создает доминирование предпусковой интеграции.



В этих случаях полностью обесценивается качественная сторона условного раздражителя, поскольку его сигнальное значение в виде стимула секреторной или оборонительной реакции определяется синтетическим образованием, связанным с характером ранее предшествовавших и закрепленных возбуждений. Таким образом, и здесь, и в случае динамического стереотипа конечный эффект является результатом интеграции различных видов афферентных возбуждений: пускового и ранее созданной предпусковой интеграции. Некоторые авторы при описании фактов, имеющих отношение к предпусковой интеграции, пользуются выражениями «корковое переключение» [Копорский, 1936], «корковое адаптивное доминирование» [Гамбарян, 1962; и др.].

Предпусковая интеграция, являясь важным механизмом в целостной деятельности мозга, определяет собой вариабельность и динамичность функциональной системы. Благодаря предпусковой интеграции устанавливается относительная зависимость между условным раздражителем и ответной реакцией на него. Функциональная система становится вариабельной и динамичной не только в рецепторной части (в отношении набора и состава афферентных раздражений), но и в эффекторной части, в части моторных разрядов центральной интеграции.

Едва ли может быть сомнение в том, что строгое сопоставление всех изменений этих различных афферентных информационных представляет собой сложный синтетический процесс, в который вовлечены все части головного мозга. Эксперименты А. И. Шумилиной показали, что именно лобные отделы коры головного мозга обладают способностью удерживать в каком-то синтетическом объединении различные виды афферентных воздействий. Опыт состоял в следующем: выработав у собаки условные рефлексы различения двух сторон станка в ответ на два различных условных раздражителя, А. И. Шумилина удаляла у животного лобные отделы коры больших полушарий (6-е и 8-е поля Бродмана). После такой операции животное непрерывно переходило от кормушки к кормушке, производя маятникообразные движения, но не останавливаясь долго ни у одной из них. Складывалось впечатление, что животное перестало различать качественные особенности пусковых и суммарных обстановочных воздействий.



Обычно животное в обстановке данного эксперимента ведет себя спокойно, в промежутках между условными раздражителями сидит на середине станка и подбегает к кормушке лишь в ответ на действие условного раздражителя — звук пускового стимула. В этом и сказывается афферентный синтез, благодаря которому экспериментальное животное, так же как и человек, строго координирует свои поведенческие возможности в соответствии с данной ситуацией. Следовательно, изменения в поведении, наступившие после экстирпации лобных отделов коры мозга, являются результатом распада этого обширного комплекса афферентных возбуждений, каждое из которых отражает одну какую-либо специфическую сторону нервной деятельности. Таким образом, смысл нарушения этого афферентного синтеза состоит в том, что обстановочные раздражения, действие которых обычно было задержано до появления пускового условного раздражителя, после удаления лобных отделов мозга становятся сами пусковыми стимулами.

В настоящее время есть все основания выделить четыре формы, или фрагмента, афферентаций, из которых складывается стадия афферентного синтеза.

**Д о м н и р у ю щ а я м о т и в а ц и я.** Она составляет необходимый компонент любого поведенческого акта, ибо этот последний всегда направлен на создание для организма, исходя из данного его состояния, достаточно благоприятных условий существования. Поведенческий акт всегда удовлетворяет какую-то нутритивную потребность организма (для человека и идеальную).

Насколько важно участие в афферентном синтезе мотивационных возбуждений, можно видеть хотя бы из того, что условный пищевой раздражитель не сможет вызвать условнорефлекторного эффекта, если животное хорошо накормлено, т. е. если у него отсутствует восходящее активизирующее возбуждение от гипоталамуса, формирующее на уровне коры головного мозга своеобразную и всегда избирательную систему возбуждений [Анохин, 1962; Судаков, 1963].

Мотивационное возбуждение играет особенно важную роль в формировании стадии афферентного синтеза, поскольку вообще трудно представить себе какой-либо поведенческий акт без соответствующих предпосылок типа побуждения. Такого рода побуждения могут иметь раз-



личный характер, они могут обуславливаться как внутренними и гормональными процессами, разыгрывающимися в теле животного или человека, так и на более высоком, в том числе и социальном, уровне в форме настоятельных потребностей к совершению специфически человеческих поведенческих актов. Практически любая внешняя информация, попадающая в центральную нервную систему, неизбежно сопоставляется и оценивается на весах доминирующей в данный момент мотивации, которая является как бы фильтром, отбирающим нужное и отбрасывающим ненужное, вернее, неадекватное для исходной мотивационной установки. Иначе говоря, в каждый данный момент определяется значимость этой информации для господствующих мотивационных возбуждений.

Из сказанного видно, что даже активный подбор внешней информации при помощи ориентировочно-исследовательской реакции может проходить с наибольшим успехом только потому, что каждый фрагмент этой информации сопоставляется с доминирующим возбуждением, которое создается данной мотивацией. Этот процесс сопоставления не прост. Пользуясь терминами кибернетики, можно сказать, что «перебор информации» должен идти именно в направлении наибольшей пригодности получаемой информации для реализации данной мотивационной установки. Таким образом, говоря о мотивации как о фрагменте афферентного синтеза, следует помнить что она играет преимущественную роль в подборе информации, необходимой для выработки решения к действию и получения соответствующего приспособительного эффекта.

**Обстановочная афферентация.** Этот тип афферентных воздействий включает не только стационарную обстановку, в которой осуществляется тот или иной поведенческий акт, но и ряд последовательных афферентных воздействий, приводящих в конечном итоге к созданию общей ситуации такого акта. Совокупность этих раздражений создает в каждом отдельном случае своеобразную предпусковую интеграцию возбуждения, которая, хотя и находится в скрытом состоянии, может быть немедленно выявлена, как только подействует пусковой раздражитель.

**Пусковая афферентация.** Физиологический смысл ее заключается в том, что она приурочивает и вы-



являет совокупность скрытых возбуждений к определенному моменту, наиболее выгодному с точки зрения успеха приспособления.

**Использование аппаратов памяти.** Аfferентный синтез был бы невозможным, если бы совокупность обстановочных и пусковых раздражений не была тесно связана с прошлым опытом животного, отложенным в аппаратах его памяти. На основе этих механизмов мобилируются именно те фрагменты прошлого опыта, которые способны обогатить постоянный поведенческий акт и сделать его максимально точным. Все это составляет один из пяти механизмов afferентного синтеза.

Приведенные выше механизмы не могли бы, однако, совершить синтетическую обработку притекающей в мозг информации, если бы недостаточно четкая информация не пополнялась все время активным процессом ориентировочно-исследовательской реакции. Только при непрерывном тонизировании коры больших полушарий со стороны ретикулярной формации и гипоталамуса становится возможным объединение необъединявшихся ранее afferентных возбуждений и формирование того «решения», которое в широком смысле слова соответствует требованиям общей ситуации и истинным целям поведения.

*Нейрофизиологический субстрат afferентного синтеза.* В стадии afferентного синтеза заключена возможность строгого научного физиологического объяснения тех понятий и процессов «целесообразности», которые с давних пор были прерогативой идеалистической психологии. Выделение стадии afferентного синтеза сделало ненужным всякие ссылки на «спонтанные» процессы в центральной нервной системе. Благодаря afferентному синтезу каждая приспособительная реакция, направленная к получению конкретного результата, к заданной цели, может быть рассмотрена только как равнодействующая разнообразных процессов с различной долей участия каждого из четырех приведенных выше ингредиентов.

С этой точки зрения особое значение приобретает детальный физиологический анализ всех составных тонких механизмов afferентного синтеза. На этом пути мы встречаемся с исключительной сложностью и множественностью взаимодействий конкретных процессов на клеточном уровне. Несомненно одно: afferентный синтез не может иметь место без взаимодействия всех тех возбуж-



дений, которые рождаются в рецепторных аппаратах, возникают на подкорковом уровне и затем в различных комбинациях поднимаются до клеток коры больших полушарий. Именно здесь, на уровне коры головного мозга, происходит то наиболее полное синтетическое взаимодействие афферентных восходящих возбуждений, в результате которого формируется цель, заключающаяся в получении именно этих, а не иных результатов.

В последнее десятилетие нейрофизиологи настойчиво изучают этот процесс, привлекая к исследованию все современные методы до микроэлектронной техники включительно. Изучение взаимодействия различных афферентных возбуждений на синаптических образованиях одной и той же клетки стало в настоящее время весьма актуальным средством познания интимных механизмов работы мозга. Мощные нейрофизиологические лаборатории Фессара, Юнга, Маунткэсла, Джаспера, Морuzzi уделяют большое внимание механизму конвергенции возбуждений.

После того как было открыто так называемое неспецифическое активирующее действие на кору головного мозга [Морuzzi, Мегун, 1949], стало ясно, что кора больших полушарий получает весьма разнородные по качеству и локализации возбуждения. Эти возбуждения, часто адресуясь к одним и тем же клеткам головного мозга, формируют здесь что-то новое, являющееся органическим следствием взаимодействия данных возбуждений на молекулярном уровне. Одним из самых значительных достижений последних лет в этих исследованиях является то, что была четко осознана поразительная множественность восходящих возбуждений, причем даже в том случае, если нанесено весьма ограниченное раздражение на рецепторные аппараты тела (например, вспышка света). Даже такое ограниченное возбуждение, доходя до подкорковых аппаратов, претерпевает здесь весьма широкую дисперсию, возбуждая все известные главнейшие подкорковые ядра. Только после такой дисперсии и специфической обработки возбуждений они приходят в кору больших полушарий как отдельными локализованными потоками, так и в генерализованном виде. Практически почти каждая клетка коры мозга через определенные синаптические организации вовлекается в действие происходящими связью возбуждениями и становится участницей большой сп-



стемы возбуждений. Конечно, в этот момент кора не является диффузно и равномерно возбужденной. Почти каждый участок мозга и каждая синаптическая организация коры принимают крайне индивидуализированное участие в работе. Поэтому есть весьма веские основания думать, что окончательный результат этих различных восходящих возбуждений есть какая-то статистическая система из многочисленных неравномерных возбуждений, развивающихся в различных отделах коры мозга.

Взаимодействующие возбуждения не образуют какого-то единого и изолированного «очага возбуждения», с которым в недалеком прошлом так много связывали в главнейших концепциях корковой деятельности. Стало очевидным, что ведущую роль играет не какой-то один, исходный «очаг возбуждения», а обширная система взаимодействующих разнородных возбуждений, имеющих различный удельный вес. Чтобы представить себе удивительное многообразие синтетической работы коры головного мозга, следует вспомнить, что все главнейшие подкорковые образования (ретикулярная формация, гипоталамус, таламические ядра, гиппокамп, миндалевидное ядро, хвостатое тело и др.) направляют в кору головного мозга потоки возбуждений, конвергирующие часто на одних и тех же клетках коры.

Конвергенция возбуждений на одних и тех же нейронах, по-видимому, центральный механизм, без которого не может произойти афферентный синтез, ибо конвергенция обеспечивает взаимодействие, сопоставление и синтез возбуждений в аксоплазме первичных клеток. Как это происходит, какие тонкие клеточные процессы этому соответствуют и какие возбуждения, приходящие из подкорковых аппаратов, вступают при этом во взаимодействие? Нейрофизиология находится лишь в самом начале изучения этих важных процессов, с которыми связано понимание афферентного синтеза.

В последние годы особое внимание привлечено к одной из важных сторон афферентного синтеза на уровне коры головного мозга, а именно к биологической модальности тех восходящих возбуждений, которые вступают в контакт и синтетическое взаимодействие на уровне мозга. Если активация коры является диффузной и неспецифической, то каким образом создается явно дифференцированное состояние в случае активации пищевой, болевой



или оборонительной? Первое наблюдение было сделано на животном, находившемся под уретановым наркозом. Оказалось, что при действии этого анестетика, подавляющего восходящую активацию бодрствования, возможны свободное проведение до коры и активация коры при болевом раздражении. Таким образом, этот эксперимент привел к, казалось бы, парадоксальному заключению, что наблюдаются по крайней мере два типа восходящих активаций, имеющих различный субстрат с точки зрения их нейрохимической специфики [Агафонов, 1956]. Дальнейшие эксперименты (В. Г. Агафонов, А. И. Шумилина, В. Гавличек и др.) показали, что кора головного мозга получает снизу отнюдь не монотонные возбуждения, а, наоборот, в каждом случае генерализованно активируется специфическими восходящими возбуждениями. Эти возбуждения, формируясь на уровне подкорковых аппаратов, уже здесь приобретают свою биологическую специфику, которая радикальным образом определяет судьбу восходящих активирующих возбуждений на корковом уровне.

С открытием специфического характера восходящих возбуждений стал очевидным процесс избирательного вовлечения синаптических образований на теле корковой клетки в соответствии с биологической модальностью восходящего активирующего возбуждения, что имеет прямое отношение к проблеме афферентного синтеза; стало известно, что каждая корковая клетка принимает на свое тело и отростки в среднем несколько тысяч различных возбуждений, приходящих от других нескольких тысяч корковых клеток. Такое перекрестное снабжение синаптическими образованиями корковых клеток создает необозримое поле возможных взаимодействий. Если прибавить к этому не менее многообразный мир подкорковых восходящих возбуждений, которые конвергируют к тем же корковым клеткам, то это все вместе взятое и составит ту арену, на которой разыгрывается процесс афферентного синтеза. Какой хаос возник бы в деятельности человека и его поведении, если бы все эти многообразные связи между нервными клетками возбуждались генерализованно, «диффузно» и «неспецифически»! Однако это происходит не так, а на основе полной избирательности в пространстве активирующих воздействий. Восходящие активирующие влияния избирательно вовлекают в сферу своего действия именно те нервные элементы коры и си-



напсы на них, которые исторически, т. е. в филогенезе и онтогенезе, связаны с данным специфическим биологическим состоянием.

Опыты показали, что подкорковые аппараты мозга, мобилизующие врожденные и приобретенные реакции различного биологического качества, обладают различными химическими свойствами, тесно связанными с особенностями их метаболизма. Стало возможным говорить о специфическом химизме некоторых состояний, о «химии страха», «химии голода» и т. д.

Говоря о том, что перекрестная конвергенция возбуждений происходит на различных нейронах коры, нельзя признать, что конечный этап этого синтеза состоит в молекулярных перестройках тех химических ингредиентов протоплазмы, которые неизбежно вовлекаются в работу субсинаптическими реакциями. Следовательно, в афферентном синтезе как универсальном процессе необходимо различать как архитектурно-физиологические закономерности, так и лежащую в его основе интимную молекулярную природу процессов.

Важную роль в осуществлении афферентного синтеза, несомненно, играет также огромное структурное разнообразие корковых клеточных элементов (пирамидные клетки всех размеров и слоев, звездчатые клетки, клетки гранулярного слоя и т. д.). Серьезное значение в осуществлении афферентного синтеза имеют также интракортикальные и интеркортикальные связи, объединяющие отдаленные области мозга.

Огромную роль в механике афферентного синтеза играют ориентировочно-исследовательские реакции, возникающие на фоне и при помощи активирующих восходящих воздействий со стороны ретикулярной формации. Прямые исследования роли раздражения ретикулярной формации на корковую дискриминацию, т. е. остроту различения, показывают, что при активирующем воздействии ретикулярной формации корковые процессы протекают с большей дискриминацией внешних раздражений, чем без этой стимуляции. Кроме того, повышение активирующего действия со стороны ретикулярной формации в момент возникновения ориентировочно-исследовательской реакции облегчает взаимодействие между отдельными частями коры через интракортикальные и интеркортикальные связи. Ясно, что это второе значение ори-



оперировочно-исследовательской реакции представляет особый интерес, поскольку основной чертой афферентно-го синтеза является именно сопоставление и интеграция отдаленных один от другого корковых процессов. Смысл ориентировочно-исследовательской реакции на этой стадии состоит в том, чтобы в процессе непрерывного и активного подбора внешних афферентаций все время производить сопоставление этой подбираемой афферентации с основной доминирующей мотивацией с элементами прошлого опыта. Каждый исследователь, работающий по условным рефлексам, хорошо знает тот момент поведения животного, когда оно, мобилизуя все свои рецепторные поверхности (в основном зрение, слух, обоняние) и повышая их чувствительность через центробежные влияния, вдруг проявляет именно ту форму поведенческого акта, которая наиболее адекватна для данной ситуации.

*Принятие решения как узловой механизм функциональной системы.* Одним из самых замечательных моментов в формировании поведенческого акта — «принятие решения» к совершению именно этого, а не другого действия. Это понятие в последнее время стало весьма популярным среди специалистов в области кибернетики и инженеров, которые встретились с необходимостью ввести его при изучении и моделировании самоорганизующихся систем. Однако только некоторые биологи и физиологи стали вводить его в качестве необходимого понятия в физиологию.

«Принятие решения» есть логический процесс функциональной системы, в то же время оно — результат вполне определенных физиологических воздействий, которые должны еще быть изучены. Тем не менее уже сама постановка вопроса о «решении» полезна: она поможет найти физиологический эквивалент этой весьма фокусированной интеграции, а вместе с тем и выяснить роль некоторых нервных элементов с весьма специализированными функциями.

Главный объективный признак специфического состояния, претерпеваемого центральной нервной системой в этот момент, состоит в том, что организм неизбежно должен произвести выбор одной единственной возможности поведения из многочисленных возможностей, которыми он располагает в каждый данный момент. Применительно к мышечной системе этот процесс назван «устранением



избыточных степеней свободы» [Ухтомский, 1945]. Процесс «принятия решения» неизбежно является и выбором одной определенной формы поведения. Этот выбор может совершиться или в значительно задержанной стадии афферентного синтеза с включением сознания, или протекать моментально автоматизированным путем.

Наиболее отчетливо стадия «принятия решения» наблюдается при применении метода активного выбора в специально сконструированном двустороннем станке с двумя кормушками. В некоторых случаях животные в ответ на условный раздражитель в течение долгого времени сидят на середине станка. Однако по движению головы, которая поворачивается попеременно то в правую, то в левую сторону с очевидной зрительной фиксацией одной и другой кормушек, можно судить, что идет активный подбор дополнительной информации и что стадия афферентного синтеза не закончилась. Но в какой-то момент этой подчеркнута ориентировочно-исследовательской реакции животное быстро поднимается с места и направляется именно к той кормушке, которая сигнализируется данным условным раздражителем, и уже здесь поджидает подачи корма.

Этого же ряда явление, вероятно, развертывается в центральной нервной системе животного и в моменты, получившие название «идеации», или состояния типа «эврика». Во всех этих случаях активный афферентный подбор максимального количества параметров данной ситуации при помощи ориентировочно-исследовательской реакции заканчивается адекватным поведенческим актом. Это и есть решающий момент для формирования эфферентной части поведенческого акта. Второй существенный объективный признак «принятия решения» — соотношение между весьма большим объемом исходной афферентации, использованной в стадии афферентного синтеза, и строго определенным ограниченным количеством эфферентных возбуждений, включающихся после «принятия решения» в формирование поведенческого акта.

Типичной моделью таких соотношений может служить нейрон, точнее говоря, соотношение информационных данных на «входе» и на «выходе» нейрона. Еще Шеррингтон [1906] обратил внимание на то, что моторный нейрон представляет собой «общий путь» для многочисленных возбуждений, однако на его аксон выходит только



одно возбуждение, вполне специфичное по параметрам одиночного раздражения для данного нейрона. Это же обстоятельство подчеркнул Эдриан [1947], назвав данный переходный момент «гомогенизацией возбуждений». Неудивительно поэтому, что в настоящее время многие нейрофизиологи приходят к необходимости допустить «принятие решения» и потому рассматривают описанную особенность нейрона как демонстративную модель этого критического процесса. К одному и тому же нейрону могут конвергировать самые разнообразные формы возбуждений. Уже этот один факт сам по себе предполагает, что внутри нейрона происходит какая-то чрезвычайно сложная работа типа афферентного синтеза, который заканчивается «решением» на генераторном пункте: послать на аксон разряды именно такой, а не другой конфигурации.

Итак, «принятие решения» представляет собой критический пункт, в котором происходит быстрое освобождение от избыточных степеней свободы и организация комплекса афферентных возбуждений, способного обеспечить вполне определенное действие. Практически при формировании поведенческого акта события в целом мозге развиваются так же, как и в одиночном нейроне. Но во всех случаях «принятию решения» соответствует афферентный синтез, ибо он во многом определяет формирование последующих стадий поведенческого акта. Как бы то ни было, афферентный синтез в масштабе целого мозга неизбежно заканчивается «принятием решения», т. е. избирательным возбуждением такого комплекса нейронов, который может сформировать на периферии единственный поведенческий акт, адекватный результатам данного афферентного синтеза.

Насколько универсальный характер имеет «принятие решения» в функциях организма, можно видеть не только по поведенческим актам, но и на примере чисто вегетативных функций. Так, уровень легочной вентиляции, в частности количество забираемого легкими воздуха, в каждый момент является точным отражением потребностей организма в получении кислорода и выделении углекислого газа. Всякое изменение этой потребности немедленно реализуется в уменьшении или увеличении легочной вентиляции. Очевидно, что конечные моторные нейроны дыхательного центра получают и отдают на периферию «команду», точно отражающую эту потребность



организма. Однако эта потребность сложная. Она включает в себя несколько компонентов, которые должны быть интегрированы, и только после этого конечный моторный нейрон дыхательного центра получает вполне определенное «решение»: взять 400 или 600 см<sup>3</sup> воздуха.

*Результаты действия как самостоятельная физиологическая категория.* Немедленно после «принятия решения» формируется интеграл эфферентных возбуждений, который обеспечивает периферическое действие. Центральный интеграл эфферентных возбуждений (или «программа действия») точнейшим образом соответствует потокам эфферентных возбуждений, уходящих центробежно к многочисленным периферическим органам. Эти органы могут быть в очень большом отдалении друг от друга, что находится в прямой зависимости от биомеханики действия.

Совершенно таким же неизбежным и естественным следствием совершаемого действия являются зависимые от него результаты.

Кажется странным, что на протяжении многих лет результаты действия никогда не выступали как объект специального физиологического анализа, как решающее связующее звено между рефлексорным действием и формированием последующих этапов поведенческого акта. По сути дела рефлекс, рефлексорный акт или рефлексорное действие представляют интерес только для исследователя — физиолога или психолога. Животному же или человеку всегда интересны результаты действия. Только ради них и по поводу их предпринимаются часто весьма длинные цепи поведенческих актов и только полученные результаты становятся стимулом для совершения новых и новых поступков, пока достигнутое не придет в то или иное соответствие с желаемым.

Результаты действия только тогда станут реальным фактом, допускающим их научный анализ, когда в каждом отдельном случае будут перечислены максимально полно все те параметры результатов, которые в своей совокупности определяют афферентную информацию о полученных результатах.

Такое понимание дела становится особенно необходимым потому, что именно параметры результатов информируют мозг о полезности совершенного действия и составляют в целом обратную афферентацию, т. е. своеобраз-



разный афферентный интеграл, афферентную модель результатов. Если действие оканчивается тем, что человек протянул руку к предмету, то результаты состоят в том, что человек взял предмет в руку. Тут-то немедленно и формируется комплекс афферентных параметров, который в подлинном смысле представляет собой афферентную модель результатов (вес предмета, тактильные свойства, температура, форма).

Формулируя принцип функциональной системы как единицы интегративной деятельности организма, прежде всего надо обратить внимание именно на информацию о результатах действия. Исходя из чисто физиологических соображений, эта информация о результатах действия была названа санкционирующей, или обратной, афферентацией [Анохин, 1935]. Таким образом, кибернетический «замкнутый контур» с «обратной связью» в физиологии был исчерпывающе сформулирован до появления первых работ Н. Винера по кибернетике. Уже тогда среди механизмов функциональной системы обратная афферентация о параметрах результатов действия приобрела особое значение. Она позволила на реальной физиологической основе расширить структуру «рефлекторной дуги» и построить такую физиологическую архитектуру, в которой все узловые механизмы связаны в систему процессов, объединенных причинно-следственными отношениями.

*Обратная афферентация.* Эта форма афферентного воздействия на организм представляет особый интерес, поскольку изменяет представления о механизмах организованного поведения животного. Являясь аналогом «обратных связей» в кибернетике, этот вид афферентации в физиологии и медицине, естественно, привлекает к себе пристальное внимание. На определенную роль мышечных афферентных импульсов указывали уже давно [Белл, 1824; Сеченов, 1863]. Однако эти первые указания, связанные в основном с мышечной афферентацией, не создали системы представлений о роли обратных афферентаций о результатах действия. Именно этим следует объяснить тот факт, что в физиологии по-прежнему должно доминировать понятие «рефлекторная дуга», которое по своей физиологической сути недостаточно для объяснения поведенческих актов на основе обратной информации о результатах действия.



Смысл обратной афферентации состоит в том, что в любом физиологическом процессе или в поведенческом акте животного, который направлен на получение какого-то приспособительного эффекта, обратная афферентация информирует о результатах совершенного действия, давая возможность организму оценить степень успеха выполняемого им действия.

Так, например, у человека на основе ряда объективных процессов взаимодействия организма и внешней среды может созреть намерение выпить стакан чаю. Он протягивает к стакану с чаем руку, берет его. Тактильное, температурное, весовое, наконец, зрительное раздражения от контакта руки со стаканом — все это афферентные раздражения, которые в сумме дают информацию о том, насколько результат действия соответствует исходному намерению. Однако при осуществлении этого действия само продвижение руки к стакану непрерывно регулируется проприоцептивной сигнализацией, свидетельствующей о правильном и соответствующем распределении сокращенных мышц, о степени напряжения руки, о высоте ее положения по отношению к намеченной цели и т. д. Эта последняя форма афферентации, несомненно, очень важна для осуществления движения руки, но она по своей сути не может дать центральной нервной системе никакой информации о результатах данного действия, поскольку одно лишь положение руки, а следовательно, только проприоцептивная афферентация не информируют о том, например, взят ли в руки стакан или чашка. Это обстоятельство, к сожалению, мало учитывается при оценке обратных афферентаций в организме, и потому часто приходится видеть, что попытки сопоставления «обратных связей» в организмах и машинах начинаются с проприоцептивной сигнализации, а иногда ею же и заканчиваются.

Таким образом, обратные афферентации, возникающие при каком-либо двигательном акте, следует разделить на две совершенно различные категории: а) направляющую движение и б) результативную афферентацию. В то время как первая представлена только проприоцептивными импульсами от мышц, осуществляющих движение, вторая всегда комплексна и охватывает все афферентные признаки, касающиеся самого результата предпринятого движения.



В жизни организма, особенно в жизни человека, нет действий которые не вытекали бы из предыдущих действий и не вызывали бы сами последующих действий. Естественно поэтому, что в понятие обратной афферентации должны быть введены соответствующие разграничения в зависимости от того, с какой обратной афферентацией мы имеем дело: касается ли она информации о результатах какого-то промежуточного действия или информирует об окончательном выполнении исходного намерения, логически завершающего большой поведенческий акт.

Так, например, если человек, находясь дома, поставил перед собой цель сделать какую-нибудь покупку, то вслед за возникновением этого намерения разворачивается ряд отдельных действий: человек одевается, проверяет наличие денег, открывает двери, спускается по лестнице, переходит улицу, открывает дверь магазина, выбирает нужный ему продукт и т. д.

Таким образом, намерение человека купить что-то включает в себя ряд промежуточных этапов, каждый из которых не мог быть осуществлен, если бы человек не получал на каждом таком этапе обратной афферентации от успешного его завершения.

Из этого следует, что всю категорию обратных результатов афферентаций следует подразделить на две отдельные формы: поэтапная обратная афферентация, которая соответствует осуществлению определенного этапа данного поведенческого акта, и санкционирующая обратная афферентация, которая закрепляет наиболее успешную интеграцию афферентных возбуждений и завершает логическую функциональную единицу поведения (например, «хочу пить» — «напился»).

Критерием для такого распределения обратных афферентаций служит намерение, которое является результатом афферентного синтеза и которое хочет осуществить человек в данный момент. Количество этапов выполнения намерения зависит от широты задачи и от характера каждого действия; в отдельных случаях поэтапная афферентация может быть и санкционирующей, или конечной, афферентацией.

В самом деле, покупка чего-либо в магазине отнюдь не является концом всей деятельности человека: она может быть только этапом в осуществлении более длительной цепи актов, например поездки в другой город.



Здесь следует отметить, что обратная афферентация по сути является афферентацией о результатах действия и, следовательно, весьма близко соответствует той информации, которая непрерывно поступает от регулируемого объекта по каналам обратной связи в сложных машинах с автоматической регуляцией.

*Предсказание и контроль результатов действия.* Формулировка цели действия представляет собой критический пункт в развитии поведенческого акта. Только после этого должно начаться формирование сложного комплекса афферентных возбуждений, которые, распределяясь по рабочим аппаратам, определяют получение результата, точно соответствующего поставленной цели. С точки зрения существа этого переходного момента важно подчеркнуть, что здесь происходит пока еще малопонятная трансформация результатов афферентного синтеза в весьма адекватные распределения афферентных возбуждений по рабочим органам.

В настоящей фазе развертывания поведенческого акта приводятся в действие и другие в высшей степени важные механизмы, образующиеся также немедленно после момента «принятия решения». Как только формируется цель действия и его программа, сразу же одновременно с выходом возбуждения на эффекторные аппараты формируется несколько своеобразный комплекс возбуждений, физиологический смысл которого состоит в том, что при его помощи производится оценка тех информации, которые будут поступать в центральную нервную систему от будущих результатов действия. Это — подлинный аппарат оценки и сличения результатов с поставленной целью.

О существовании такого аппарата говорят эксперименты с подменой безусловного подкрепления. Если при выработке пищевых условных рефлексов собака в течение ряда лет постоянно получала подкрепление в виде 20 г сухарей, то подмена их мясом приводит к подчеркнутой ориентировочно-исследовательской реакции и временно-му отказу от пищи. Каковы механизмы возникновения такой ориентировочно-исследовательской реакции? Анализ этого вопроса убеждает, что речь идет о применении условного раздражителя, способствующего формированию не только комплекса афферентных возбуждений, на основе которых формируется вся условная пищевая реакция, но одновременно с этим и комплекса афферентных воз-



буждений, соответствующих по своим параметрам комплексу признаков и качеств предстоящего результата, т. е. виду, запаху, вкусовым качествам сухарей и т. д. Для того чтобы пищевая реакция животного закончилась плавно и стандартно, в центральную нервную систему животного должно поступить раздражение от внешнего вида сухарей и установить там какой-то контакт с афферентным комплексом сличения, который сформировался сразу же после начала действия условного раздражителя и до начала самой условной реакции. Внешние признаки мяса, конечно, тоже раздражают рецепторы собаки. Однако комплекс центральных возбуждений, сформировавшийся под действием мяса, оказался неадекватным, не соответствующим максимально вероятным возбуждениям от сухарей. Произошло «рассогласование» между заготовленным комплексом афферентных возбуждений и реальным комплексом возбуждений, поступивших в центральную нервную систему.

На основании этих экспериментов возникла гипотеза о наличии специального афферентного механизма, который формируется раньше, чем совершится действие и появится результат, но вместе с тем содержит в себе все признаки этих будущих результатов. Этот аппарат, получивший название *акцептора результатов действия*, предназначен для восприятия информации о полученном результате и сравнения ее с теми параметрами результатов, которые сложились еще в момент действия условного раздражения.

Специальные опыты с учетом изменений ЭЭГ были поставлены на человеке: система из трех раздражителей — сирена, свет, звонок — многократно предъявлялась испытуемому на протяжении нескольких часов каждый день. Из этих трех раздражителей только свет вызывал десинхронизацию электрической активности коры головного мозга. Это и служило опознавательным признаком того, что будет происходить в зрительной области коры при подмене раздражителей. Вторым этапом опыта была постановка звонка на место света, производившаяся как в стадии выработки стереотипа, так и в той стадии, когда стереотип из трех раздражителей был уже достаточно крепко зафиксирован. Опыт дал следующий результат: когда вместо света был дан звонок, в зрительной области коры по-прежнему возникала десинхронизация, как если



бы был дан свет, а не звонок. Анализ ЭЭГ показал, что десинхронизация наступила даже несколько раньше, чем был дан звонок. Из этого следует, что возбуждение пришло в зрительную область раньше, чем туда мог прийти внешний раздражитель.

Очевидно, что при организации цепи раздражений возбуждение распространяется по мозгу от пункта к пункту гораздо быстрее, чем сами реальные последовательно появляющиеся внешние раздражители. Возбуждение опережает реальный раздражитель, который должен только в будущем подействовать на центральную нервную систему, и занимает те области коры, которые он в будущем должен возбудить. Эти играющие приспособительную роль возбуждения получили название «опережающие возбуждения».

Способность нервного субстрата организовать цепь процессов с опережающим возбуждением является той элементарной исторически весьма древней основой, на которой развиваются и условный рефлекс, и любое предсказание будущих явлений. Стало очевидным, что и ориентировочно-исследовательская реакция животного на подмену хлеба мясом могла возникнуть также только потому, что возбуждение от условного раздражителя, сигнализирующего еду хлеба, формирует афферентный комплекс в тех клетках коры, где он должен сформироваться только в будущем, т. е. в момент применения безусловного раздражителя. Между тем афферентные параметры мяса оказались несовпадающими с этими «заготовленными возбуждениями».

Принцип развития опережающих возбуждений является следствием конституциональных свойств нервной ткани, и потому он имеет место всюду, где возникает необходимость «предупредительной реакции» (выражаясь языком И. П. Павлова). Практически он «предсказывает» вероятные результаты действия при данном решении и данной цели действия. Вместе с тем комплекс возбуждений, в котором закодированы свойства будущих результатов, полностью обеспечивает сопоставление полученных результатов с тем, что задано, или с совокупностью признаков данной ситуации. Аппарат акцептора результатов действия имеет универсальное распространение. Без предварительного формирования этого аппарата вряд ли возможен даже самый простой поведенческий акт.



Специальные исследования дыхательного центра (В. А. Поляницев) показали, что он имеет такую же функциональную организацию. Каждый афферентный залп нервных импульсов, выходящий из дыхательного центра к дыхательной мускулатуре, точно отражает текущие потребности организма в легочной вентиляции. Информация об этой потребности складывается из всех афферентных показателей дыхания (концентрации  $\text{CO}_2$ ,  $\text{O}_2$  в крови, афферентация от сосудистых хеморецепторных областей и т. д.), что и составляет своеобразный афферентный синтез дыхательной функциональной системы. На этой основе величина залпа эфферентных возбуждений формируется и всегда причинно связана с текущими потребностями организма в дыхании. Способность этого залпа вызвать той или иной силы сокращения дыхательной мускулатуры является точным отражением результатов афферентного синтеза о необходимом уровне легочной вентиляции.

Как только в результате сокращения дыхательной мускулатуры легкие начинают наполняться воздухом и альвеолы начинают расширяться, афферентные сигналы от их механорецепторов немедленно поступают в дыхательный центр, точно отражая количество взятого воздуха, подсказанное результатами афферентного синтеза. Можно доказать, что дыхательный центр, послав залп эфферентных импульсаций к дыхательной мускулатуре, одновременно формирует и аппарат контроля информации о предстоящих результатах, т. е. акцептор результатов действия. Этот аппарат по своей физиологической сути призван получать афферентные импульсации от расширяющегося легкого, от рецепторов его альвеол и сличать с объемным эквивалентом посланной на периферию эфферентной команды.

Таким образом, во всех случаях посланки мозгом возбуждений через конечные мотонейроны к периферическим рабочим аппаратам одновременно с эфферентной «командой» формируется некоторая афферентная модель, способная предвосхитить параметры будущих результатов и сличить в конце действия это предсказание с параметрами истинных результатов. Предсказание результатов действия является универсальной функцией мозга, предупреждающей всякого рода «ошибки», т. е. совершение цели и решения к действию.



Особое значение эта закономерность приобретает в случае сложных поведенческих актов человека, в ходе которых могут быть поставлены самые различные цели поведения — большие и малые, и тем не менее акцептор действия, формирующийся также в момент принятия решения, впоследствии также определяет степень совпадения между задуманным и полученным.

Это относится и к речи, к ее нейрофизиологической структуре. Здесь необходим анализ в том же направлении. Следует помнить, что «решение» сказать какую-либо фразу или высказать суждение складывается абсолютно так же, как и всякое другое решение, т. е. после стадии афферентного синтеза. «Решение» высказать какое-либо суждение, как и во всех других случаях, формирует акцептор действия со всеми присущими ему афферентными признаками. Следовательно, здесь нет, как обычно представляют, формирования каждого слова в отдельности, сформирован лишь акцептор действия на каждую фразу с последовательным расположением слов, иногда даже с опережающим смыслом, что является верным признаком формирования акцептора действия на целую смысловую систему. Все узловые механизмы поведенческого акта представляют собой физиологическое единство, и какой-либо из этих механизмов нельзя рассматривать изолированно, не представляя себе всей архитектуры поведенческого акта, а главное, специфической роли данного механизма в разворачивании процессов в функциональной системе.

## **Функциональная система и ее роль в формировании поведения нейрона\***

Мой доклад посвящен вопросу о том, как функциональная система определяет место нейрона в ее узловых механизмах, как она позволяет понять закономерности установления межнейронных отношений. Дело в том, что за последние годы мы получили множество фактов, ко-

\* В кн.: Вопросы кибернетики. От нейрофизиологии к нейрокибернетике: (Проблемы нейрокибернетики). М., 1976.



которые позволяют по-новому взглянуть на устоявшиеся суждения о месте нейрона в механизмах нервной деятельности.

Исторически так получилось, что изучение функций нервных клеток началось с изучения свойств их волокон и главными показателями проводниковой функции нерва были токи действия, электрические процессы на мембране, с которыми связан механизм проведения нервного импульса. Когда пришла новая микроэлектродная методика, оказалось, что мы автоматически перенесли наши представления, выработанные при изучении проводящих субстратов, на нейрон. Однако интегративная функция нейрона представляет собой новый тип деятельности, который коренным образом отличается от способа выполнения им проводниковой функции.

Я задам вопрос, который имеет фундаментальное значение для нейрофизиологии и нейрокибернетики: каким образом нейрон может обработать десятки и сотни возбуждений, пришедших к нему одновременно по множеству синапсов так, что по аксону выходит один единственный поток импульсов, в котором закодировано все это множество сообщений? Ответ на этот вопрос определит и роль нейрона в процессах переработки информации, и его место в системе нейронов, в ансамблях или в каких-нибудь других формах организации нервных центров.

Вопрос этот, несомненно, очень сложный, но исследования последних лет убедительно показали, что его решение становится возможным с позиций функциональной системы. Я всегда подчеркивал и утверждаю, что организующим фактором любой функциональной системы является результат. Но ни один результат, который достигается в функциях организма, не может быть взят без начальной, средней и конечной части формирования и развития действия функциональной системы. Может ли быть принято решение в отношении какого-либо поведенческого акта, если до этого принятия решения не будет достаточно обработана вся относящаяся к этому информация? Это то, что мы называем афферентным синтезом в нашей системе или, широко говоря, стадией предрешения. Решающим событием в этой стадии является интеграция нейронами сообщений, поступающих по множеству афферентных путей. При этом сливаются воедино потоки информации от множества источников доминирую-



щей мотивации, памяти, из которой мотивация извлекает все, что было связано с прошлым ее удовлетворением. И все это происходит очень быстро, еще до того, как наступило решение.

Другой смысл и значение приобретает интегративная функция нейрона в аппарате предсказания результата. Этот аппарат долгое время ждет свершения действия. В этом его особенность, и мы показали в очень тонких опытах с гипоталамо-ретикулярной формацией, что ожидание результата после принятия решения — это очень напряженный процесс, который питается энергией. Эти структуры мозга поддерживаются в состоянии определенного тонического возбуждения. Когда же принятое решение реализуется в действие, включается механизм, который ищет наиболее адекватные и адаптивные комбинации эффекторных процессов, которые дадут именно тот результат, который был запланирован в самом начале постановки цели. Первое же достижение какого-то результата порождает целые потоки информации о его параметрах, которые конвергируют на множестве разнородных синапсов, нейронов, образующих этот аппарат. Начинается сравнение того, что было запрограммировано, с тем, что получено реально.

Как видите, на всех этапах развертывания деятельности функциональной системы интегративная функция нейрона является основным рабочим механизмом, а формирование этой функции и определение роли и места нейрона в системе зависят от задач, решаемых функциональной системой на данном этапе. Ни один нейрон не бывает вне организующего влияния действующей в данный момент функциональной системы, он обязательно находится в каком-нибудь из ее механизмов. Нет нейрона активного вообще, любая его активность всегда так или иначе подчинена задаче участия в достижении системой определенного результата.

На рис. 1 представлена схема организации функциональной системы, в которую внесены три важных фактора, формирующих систему. Главный системообразующий фактор — результат из множества стохастических элементов создает организованную систему. Этот фактор определяет и поведение каждого нейрона. Нейрон не работает случайно, беспорядочно, хаотично, он всегда является компонентом большой широкой системы.



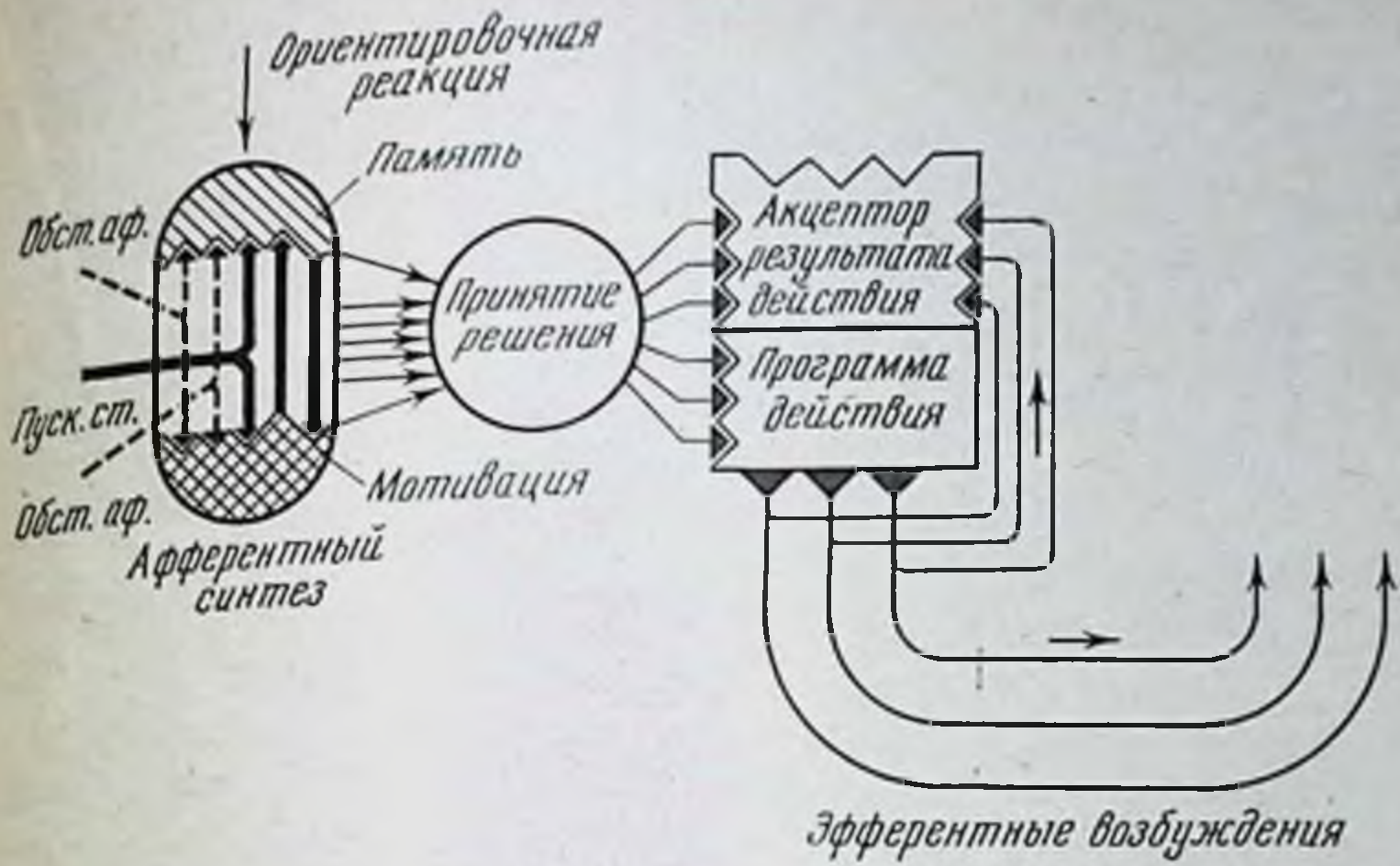


Рис. 1. Схема этапов организации функциональной системы

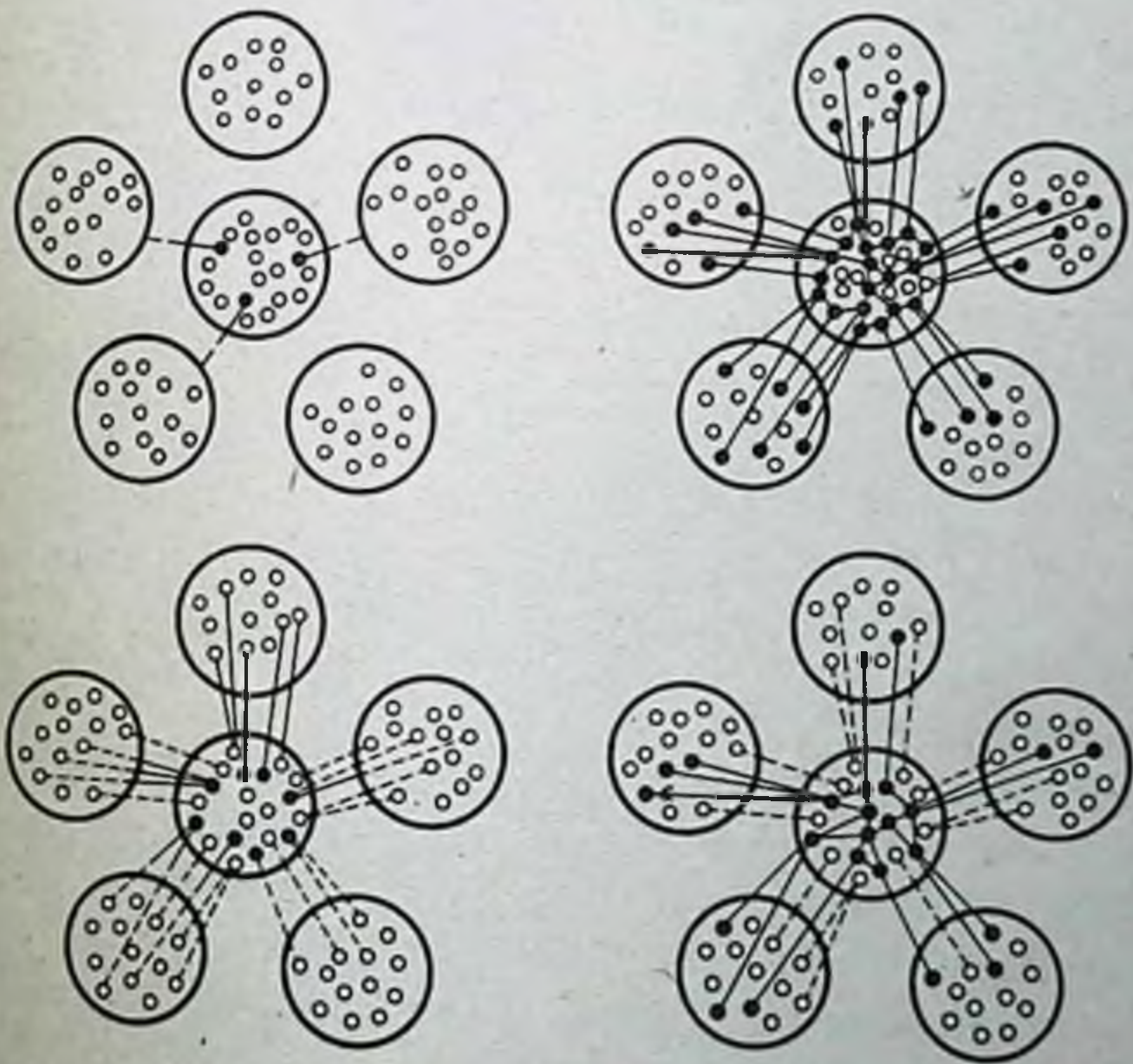


Рис. 2. Логическая схема включения различных элементов системы в интеграцию, объединенную достижением конечного приспособительного результата



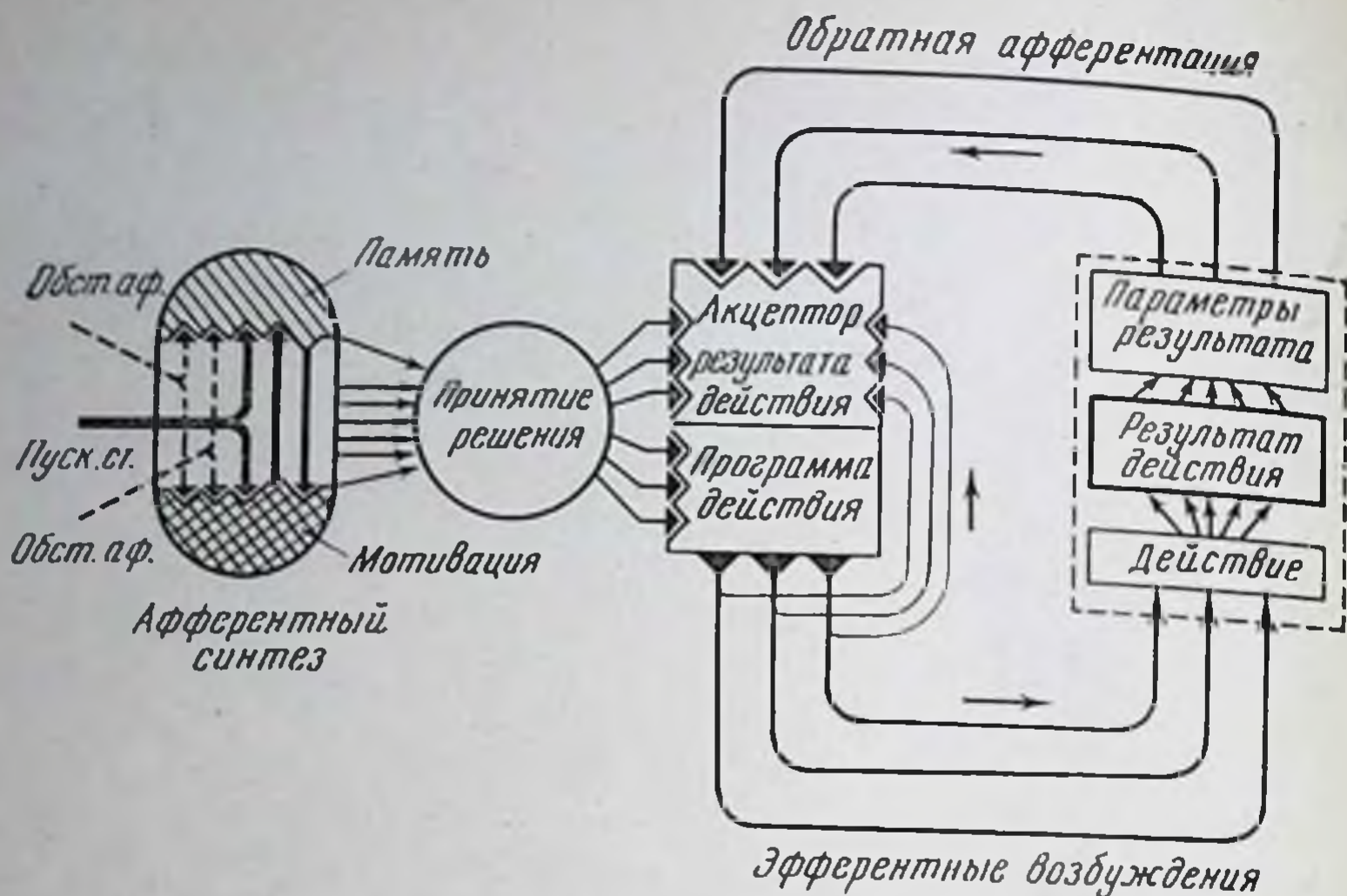


Рис. 3. Схема узловых механизмов функциональной системы

На рис. 2 можно видеть, что, хотя акты поведения складываются из очень сложных по составу и чрезвычайно многочисленных компонентов возбуждения, которые обрабатываются на миллионах нейронов, каждый компонент обязательно избирательно попадает на определенный нейрон.

На рис. 3 показано, что, когда возникает результат действия, от него идет информация для сличения с программой и определения того, что необходимо для полного достижения цели. Эта схема применима к любому поведенческому акту, к регуляциям дыхания, пищеварения и т. д. и даже к процессам на молекулярном уровне. Можно сказать, что она является универсальной для системного процесса.

Таким образом, функциональная система разбила целостный поведенческий акт на механизмы, которые уже можно рассматривать на нейрональном уровне. Поэтому, когда мы, используя специальные методические приемы, будем в замедленном темпе формировать функциональную систему, то можно проследить, как нейрон проигрывает каждый этап ее формирования. Он ведет себя в афферентном синтезе не так, как при принятии решения, по-другому, когда формируется ожидание результата, и т. д. Можно читать по нейрону, какое участие он при-



принимает на всех этапах развития поведенческого акта. При этом нервная клетка работает не только как клетка мозга, так как мозг действует не сам по себе, а как специфический аппарат управления организмом, а если взять его в отдельности, скажем, выложить на тарелку, то никаких закономерностей, характерных для организма, он проявить не может. Поэтому когда говорят о нейрокибернетике, то нельзя понимать ее как кибернетику только мозга. Это всегда кибернетика организма в целом, а нейрокибернетика, только относящаяся к мозгу, без учета организма не может существовать. С этих позиций мы рассматриваем поведение нейрона и закономерности межнейрональных отношений.

Определяя роль и место нейрона в известной функциональной системе, мы тем самым даем ему функциональную маркировку. Изучать нейрон без функциональной маркировки, конечно, можно и надо и, возможно, еще можно получить много интересного таким путем. Но если мы хотим, чтобы изучение нейрона помогло понять синтетическую системную деятельность, закономерность межнейрональных отношений, взаимодействие нервных клеток в достижении полезного результата, то это может дать только анализ с позиции функциональной системы. Это ставит перед нами новые задачи, новые принципы подхода к нейрональной деятельности.

Один из этих подходов связан с тем обстоятельством, что нейрон получает тысячи и десятки тысяч синапсов, разные комбинации которых участвуют в реализации деятельности различных функциональных систем. Отсюда следует, что, исследуя разрядную деятельность нейрона, мы не можем ее оценить безотносительно к тому, в какой системе он принимает участие в данный момент. На каждом этапе осуществления поведенческого акта происходит перебор синапсов для следующего этапа деятельности и перестраивается структура импульсного разряда нейрона. В одной функциональной системе он участвует одной разрядной деятельностью, а в другой — совсем иной. Отсюда следует, что вариации разрядной деятельности нейрона, которые регистрирует электрофизиолог, есть не что иное, как вариации участия нейрона в различных системах организации.

В свете этих соображений приходится признать несостоятельным представление о синаптической природе па-



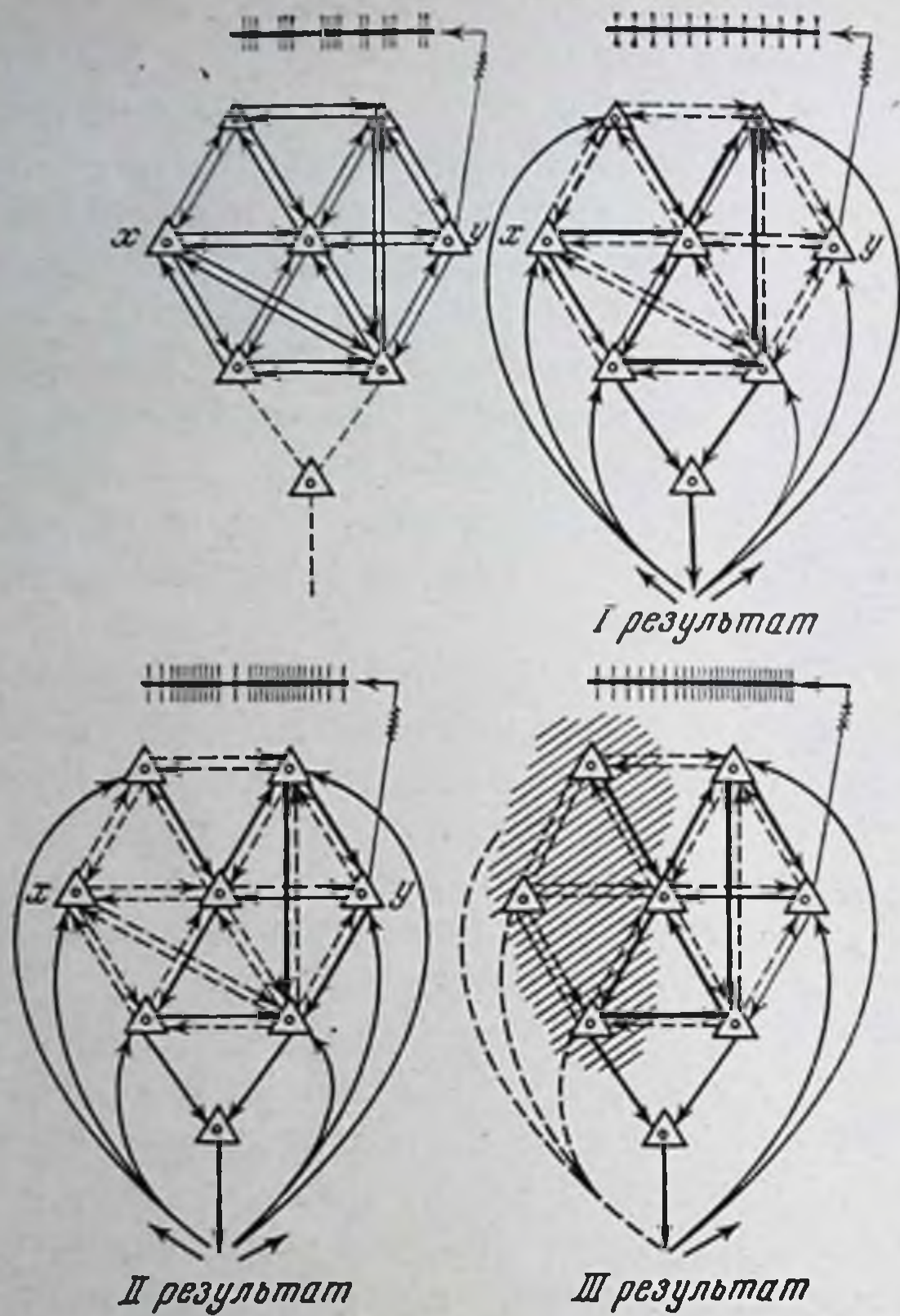


Рис. 4. Схема, иллюстрирующая использование различных степеней свободы нейрона при его участии в разных функциональных системах

мости. Если данный нейрон, первоначально участвуя в деятельности одной системы, передает возбуждение к определенной комбинации синапсов, а затем, уже находясь в другой системе, использует ту же комбинацию синапсов, то каждый синапс, образно говоря, «не знает», что ему запоминать. На рис. 4 показана вариабельность реакций нейрона, которая выражает перебор степеней свободы при формировании системы, это находит отражение и в характере его разрядной деятельности. Такой перебор степеней свободы производит многократную реорганизацию системы до получения нужного результата. На этом же рис. 4 демонстрируются случаи перестройки межнейрональных отношений. Здесь часть нервной систе-



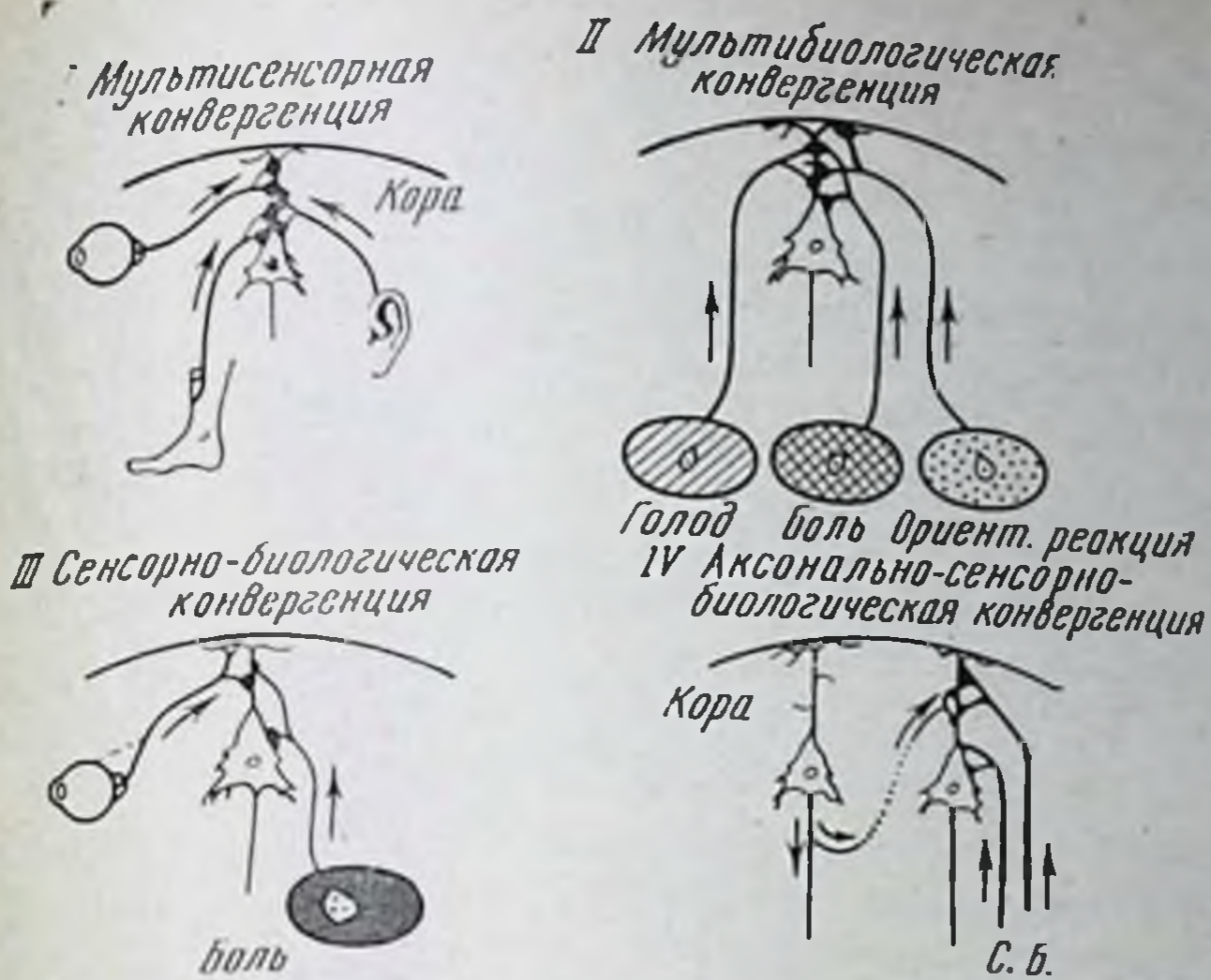
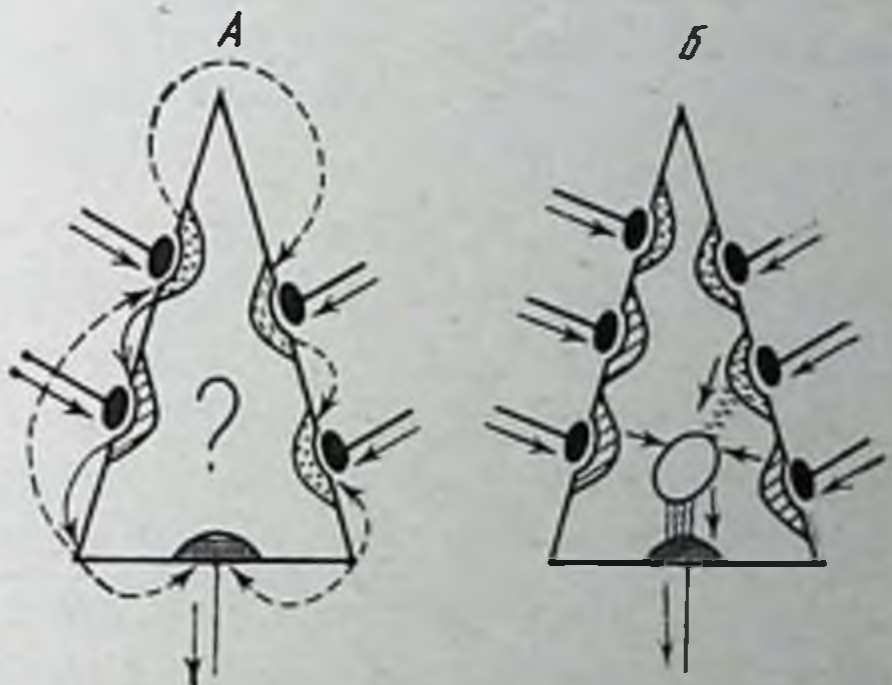


Рис. 5. Схема различных типов конвергенции возбуждения на одном нейроне

Рис. 6. Схема различных механизмов интеграции возбуждений на нейроне (по Экклсу)

Постсинаптическая суммация тормозящих и возбуждающих потенциалов на поверхности мембраны



мы устроена, нейрон разряжается иначе, потому что теперь он работает другим набором синапсов. Без учета того, что каждая функциональная система мобилизует комбинации из многих миллионов синапсов, а с другой стороны, что на каждом синапсе пересекаются активности многих тысяч функциональных систем, нельзя понять флуктуаций деятельности нейрона, нельзя их органически включить в целостную системную деятельность. А с учетом того, что делает в это время функциональная система, какому процессу нейрон помогает в каждый данный момент.

На рис. 5 представлены явления конвергенции, вскрытые в ряде экспериментов, которые показывают, что на нейроне встречаются самые различные возбуждения мультисенсорной конвергенции



тисенсорной природы и разного биологического значения. Один и тот же нейрон получает возбуждение и от индифферентного раздражителя, и от стимула, вызывающего безусловный рефлекс. Но после того, как такая конвергенция многократно повторялась, условный раздражитель стал вызывать ту же конфигурацию возбуждения, как и безусловный, т. е. происходила идентификация на аксонном холмике действий и условного, и безусловного раздражителей.

На рис. 6 показано широко распространенное, особенно детально развитое Экклсом, понимание конвергенции возбуждений на нейроне как суммацию потенциалов, которые возникают на многочисленных постсинаптических участках мембраны. Результирующий потенциал вызывает разряд импульсов по аксону. Однако трудно понять, как специфика разнообразной информации, приходящей по множеству афферентных волокон на нейрон, может сохраниться при таком суммировании физически однородных потенциалов до некоторого порогового значения, приводящего к разряду. Более того, электронная микроскопия показала, что вся поверхность дендрита покрыта синапсами, т. е. занята синаптическими структурами, которые являются огромным препятствием для распространения электрического тока по всей поверхности и во всяком случае ведут к большой потере информации.

Все это приводит к необходимости нового подхода к изучению механизмов конвергенции возбуждений на нейроне, определяющих межнейрональные отношения. Этот подход переносит фокус нашего внимания с мембраны на протоплазму и предполагает, что синапсы не являются только производителями электрического тока, а осуществляют сложный химический преобразовательный процесс, который распространяется по органеллам дендрита. Эти процессы взаимодействуют в теле клетки и в конечном итоге определяют активность нейрона, которая отражает всю специфичность встретившихся на нем возбуждений. Имеется много электронно-микроскопических подтверждений того, что субсинаптическая мембрана связана теснейшими узлами с протоплазматическими структурами тела нейрона. Так, описаны своеобразные дендритные трубочки, берущие начало у синапсов. Они обнаруживаются до самого аксонного холмика, где происходит генерация импульсов.



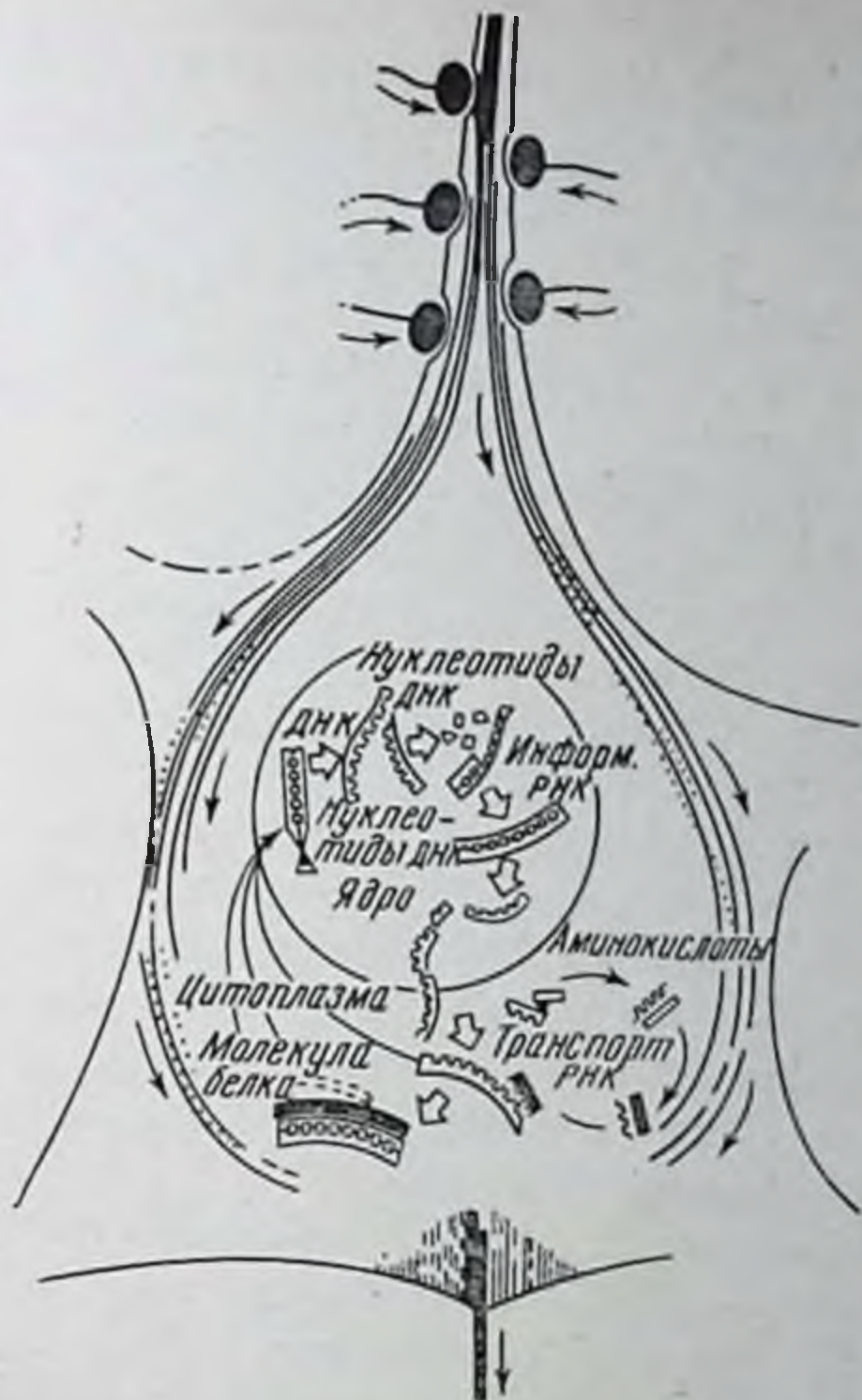


Рис. 7. Схема возможных молекулярных и пейрохимических процессов обработки приходящих к нейрону возбуждений

На рис. 7 видно, как от постсинаптической мембраны дендрита отходят микротрубочки, углубляющиеся в протоплазму. По нашему мнению, это и является тем микроморфологическим субстратом, по которому химический процесс, начавшийся в синапсе, распространяется по специализированным путям в теле нейрона, не теряя своей специфичности. К этому следует добавить, что недавно японские электронные микробиологи, применяя большое увеличение, выявили наличие контактов между отдельными трубками в протоплазме. Тем самым создаются условия для химического взаимодействия между этими путями передачи специфической информации. Примечательно, что особенно много таких связей, обуславливающих метаболические контакты в области ядра и аксонного холмика нейрона. Многие авторитетные исследователи



тонкого строения протоплазмы нейрона, как, например, швейцарский ученый Аккерт, показывают на электронно-микроскопических препаратах четкие переходы субсинаптической мембраны в своеобразные структуры, дающие начало трубочкам, уходящим к окооядерной области. На других препаратах можно видеть, как система трубочек проникает в ядро клетки. Это значит, что химические носители разнообразной информации, конвергирующей на нейрон по разным афферентным путям, могут вступать в реакцию с его ядерной субстанцией.

Интересные результаты дали опыты с микропофторезом отдельных нейронов. На рис. 8 показаны результаты одного из таких опытов. В нем регистрировались ответы нейрона на световое, звуковое и болевое раздражения. После микропофторетического подведения в зону регистрируемой первой клетки М-холинотика атропина, нейрон перестал отвечать на свет, но на звук и на боль ответы сохранились. Следовательно, синапсы, на которые приходят возбуждения от зрительной системы, имеют иной химизм, чем синапсы, принимающие сигналы о звуковых и болевых раздражениях.

У нас накапливается все больше фактов, указывающих на то, что синапсы чрезвычайно индивидуальны по своему химизму. Именно химическое разнообразие синапсов и связанных с ними субклеточных структур передачи возбуждений определяет способность нейрона интегрировать поступающую к нему информацию с учетом качественных особенностей каждого источника этой информации, что обуславливает сложность и чрезвычайно широкий спектр деятельности нервных клеток. Такой подход к пониманию механизмов интегративной деятельности нейрона может прояснить исключительно важную и сложную проблему значения его импульсных разрядов в системной деятельности. Из бесчисленного множества комбинаций возбуждений отбираются именно те, которые в своем взаимодействии обеспечивают полезный результат деятельности системы.

Вместе с тем становится ясным, что регистрируемая микроэлектродом разрядная активность не может рассматриваться как деятельность отдельного нейрона. Взятая сама по себе, она остается феноменом, лишенным связи с функцией первого механизма, в которой этот нейрон участвует.



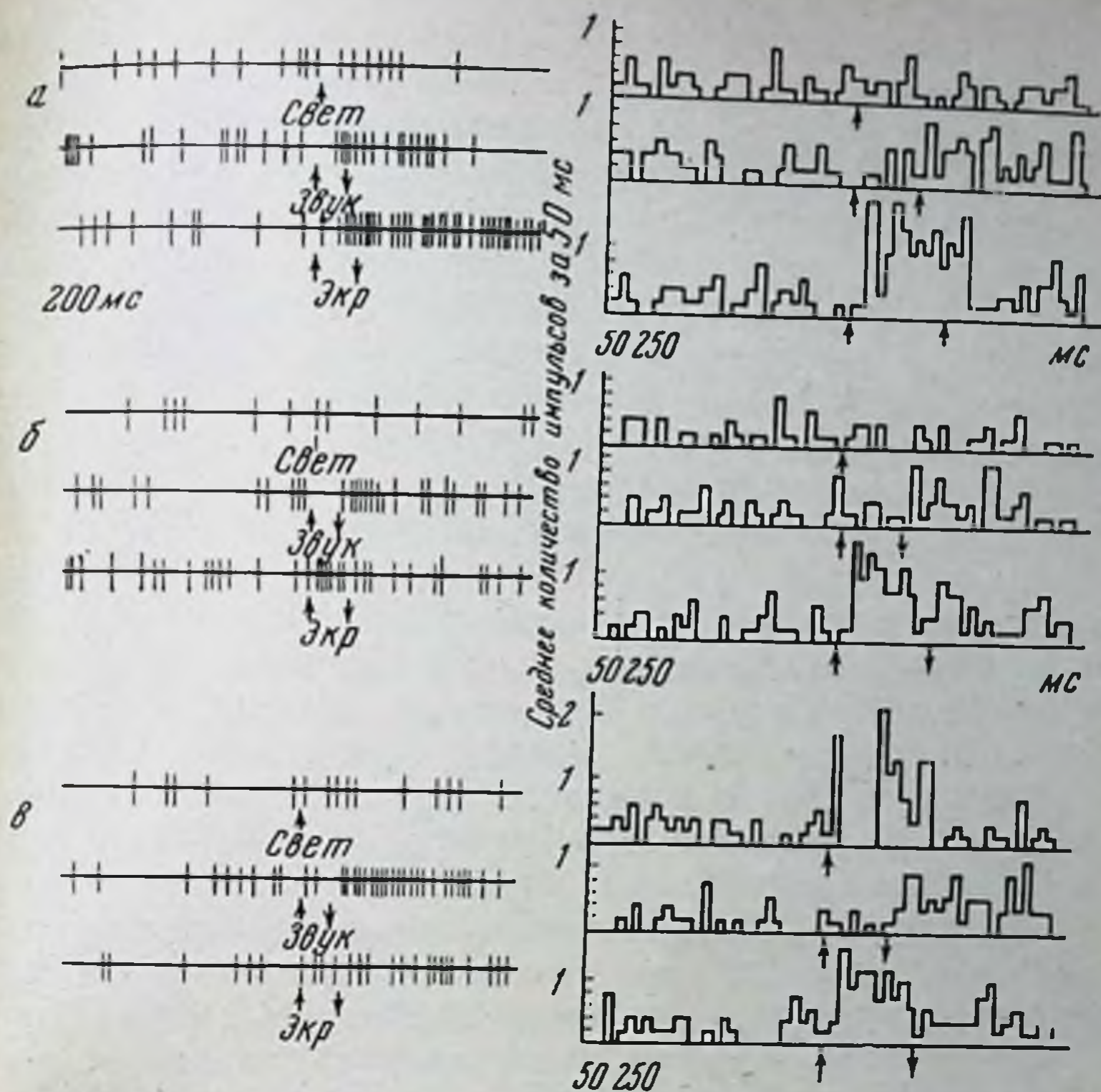


Рис. 8. Запись импульсной активности пейрона зрительной коры и гистограммы ответов на световую, звуковую и болевую стимуляцию

а — до микронофоретического воздействия; б — на фоне микронофоретической аппликации атропина; в — после микронофоретической аппликации

Я вполне понимаю тенденцию исследований А. Б. Когана, который в какой-то степени вышел из этого тупика, развивая представление об ансамблях нейронов. Но, конечно, над такими ансамблями господствует функциональная система и в конечном итоге ключ к пониманию закономерностей формирования и взаимодействия ансамблей лежит в решении функций приспособительного поведения системы. В поисках этого решения система ведет континуум переборов степени свободы каждого нейрона. Поэтому изучение всех возможных степеней свободы нейронов чрезвычайно важно для понимания их взаимоотношений.



В заключение я хотел бы подчеркнуть, что для вскрытия ведущих закономерностей, которые определяют реакции всех уровней нервного механизма, вплоть до поведения отдельных нейронов и межнейронных отношений, необходимо исходить из функций системы в целом. При реализации своей функции система использует все возможности степеней свободы нейронов, чтобы достичь полезного результата кратчайшим путем в минимальное время. Это проявляется в высокой пластичности и приспособляемости системы. Следует также отметить быстроту осуществления всех этих актов системной деятельности, быстроту перестроек нейропального аппарата. Например, при хорошо выработанном автоматизированном условном рефлексе от момента подачи сигнала до момента реакции проходит 80—100 мс. А за это время совершается и афферентный синтез, и принятие решения, и построение аппарата, оцепивающего будущий результат. И на каждом этапе этого процесса нейроны работают по-разному и возникают совершенно новые межнейрональные отношения. Здесь мы вступаем в мир явлений, закономерности которых никак нельзя понять вне системного подхода. Это, конечно, не значит, что не надо изучать деятельность отдельных нейронов, но это значит, что поведение нейрона должно всегда рассматриваться через призму целостной системной деятельности.

## Изучение деятельности мозга и будущее человека\*

Нельзя не разделить опасения, которые высказывают в отношении возможных социальных последствий научного исследования мозга, хотя трудно предсказать конкретный срок, когда мы научимся столь точно и столь радикально изменять химическими средствами функции мозга. По сути дела, фармакология уже и сейчас имеет достаточно средств для массового психологического воз-

---

\* В кн.: Научно-техническая революция и человек. М.: Наука, 1977.



действия. Все зависит от того, с какими намерениями эти средства применяются — с добрыми или злыми. Помимо прочего, у человечества есть ведь опыт, когда работа необычайно форсируется. Вряд ли в 1940 г. мог кто-либо предвидеть, что через пять лет на Земле разорвется первая атомная бомба. Она, разумеется, не была детищем «чистой» науки, но прежде всего продуктом величайшего кризиса, в который мир был втянут фашизмом, а также потенциальным инструментом грядущих кризисов, которые тогда только замыслились. Но этот же пример хорошо иллюстрирует, каким образом те или иные действия ученых «именно как ученых» могут способствовать возникновению сложных социально-этических проблем.

Можно, конечно, надеяться на благоразумие человечества. Однако боюсь, что в приложении ко всему человечеству благоразумие есть понятие условное.

Уровень современных знаний о мозге вполне допускает попытки искусственного влияния на работу мозга. Однако многие сенсационные сообщения опираются по сути дела на весьма малые доказательства. Я не исключаю, что бурно развивающаяся нейрохимия вплотную подойдет к сознательному управлению памятью. Однако опыты, связанные с дрессировкой животных, выработкой у них условных рефлексов, я не считаю в этом смысле доказательными. Что касается «таблеток памяти», то они могут оказаться лишь побочными активаторами процесса запоминания и никак не затрагивать его интимных механизмов.

Разработка проблем мозга вообще и памяти в частности сейчас в таком состоянии, что больше всего надо бояться какой-либо догматизации. Каждый день может принести поразительные открытия о работе мозга. Это сразу поднимет всю проблему на более высокий уровень, и с этого уровня наши прежние восторженные мнения или страхи покажутся нам несколько наивными.

Развивающуюся науку вообще и науку о мозге в частности можно представить как пирамиду, состоящую из принципиально различных по качеству частей. Ближе к основанию располагаются знания и достижения, которые проверены на протяжении веков или по крайней мере десятилетий. Наоборот, верхняя часть пирамиды — это тот активный конус роста, в котором смешаны творческие концепции, рабочие гипотезы и даже догадки, часто сме-



лые и парадоксальные. Любая догматизация приводит к замораживанию всей пирамиды — от основания до вершины.

Разумеется, существует опасность, что исследование, поиск могут стать одновременно и результатом, поскольку изыскания в этой области ведутся в известной мере на ощупь. И если когда-то состоятся попытки сделать интеллектуальные способности людей продуктом химических и обучающих лабораторий, то вполне может случиться так, что при последующем развитии науки с более высокого ее уровня мы увидим, что внесли в мозг человека необратимые изменения, которые, к несчастью, уже нельзя будет устранить.

Именно поэтому все исследователи мозга должны сосредоточить свои усилия не на отдельных, частных проблемах, как бы заманчивы они ни были в смысле немедленного приложения, но постараться найти общий подход к изучению фундаментальных свойств мозга. Мы должны признать, что современная нейрофизиология — наука о мозге — не имеет большой теории, которая могла бы вывести исследователя из тупика, образованного нагромождением неорганизованных фактов.

В такой ситуации нет ничего необычного. Отсутствие развернутой теории — довольно распространенный дефект в науке. Среди крупных ученых, подходящих к изучению мозга с совершенно разных позиций, укрепляется мнение, что дальнейшая детальная разработка отдельных вопросов приносит все меньше и меньше пользы, что надо заняться поиском общих принципов организации головного мозга. Многие выдающиеся исследователи с прискорбием констатируют нашу неспособность, хотя бы в общих чертах, описать эти общие принципы. И хотя ученые, исследующие работу мозга, трудятся не покладая рук, значительная часть их работы никем и никогда не будет использована, потому что опыты ставятся без всякой системы и специальная литература буквально наводнена сообщениями о весьма бессодержательных экспериментах.

Попытку создать «универсальный ключ» мы сделали еще 35 лет назад, предложив теорию функциональной системы. Подтверждение тому, что это был правильный шаг и что последующие работы в этом направлении были необходимы, можно найти в мировой научной прессе, которая в последние годы все больше склоняется к системно-



му подходу, предложенному нами для объяснения принципов организации нервной деятельности. Наш приоритет признал, в частности, и Норберт Винер. Смысл наших обобщений состоит в том, что мы нашли точное место памяти как фрагмента большой системы процессов, которые происходят в мозге.

Многим кажется привлекательной возможность найти радикально новый способ улучшения памяти, однако не лучше ли развивать память естественным образом? Я имею в виду возбуждение некоторых активизирующих центров мозга и в особенности влияние эмоций на память. Напомню остроумную оценку памяти, данную Оноре де Бальзаком, который говорил, что память — это обратная сторона страсти. И если уж говорить о действительных ее стимуляторах, которые доступны всем, то это прежде всего возбуждение интереса к запоминаемому и общее повышение уровня эмоциональной жизни человека. Мозг любого нормального человека обладает такими ресурсами, что мы прежде всего должны изучить и использовать именно эти его ресурсы для повышения активности интеллекта.

Не нужно думать, что такой естественный подход исключает всякого рода стимулирование нервных процессов и химическое воздействие на мозг в тех случаях, когда оно оказывается единственным способом повысить эффективность его деятельности. Но вряд ли можно считать правильным, если мы среди самых широких слоев населения сделаем слишком популярной надежду на «таблетки памяти». Мне такая пропаганда кажется демобилизующей: зачем работать над собой, улучшать социальные условия существования человека, если можно создать таблетки, повышающие интеллект. В этом плане работы коллектива ученых университета в Беркли, комбинирующих биологические и социальные моменты в развитии памяти, мне представляются более продуктивными, чем чисто технический подход. Лет 10 назад я читал лекции в этом университете и имел возможность ознакомиться с рациональным, так сказать, «социально-психическим» подходом к этим проблемам.

И, разумеется, чтобы сознательно управлять памятью, надо расшифровать ее механизмы. Мне кажется, что работы в этом направлении развиваются несколько односторонне. Что я имею в виду? Исследователь мозга должен



интересоваться не только тем, как фиксируется в памяти информация. Одновременно он должен пытаться расшифровать процесс «вспоминания» — «считывания» того, что зафиксировано в молекулярных кодах. Так называемая плохая память может быть обусловлена не только тем, что впечатления не фиксируются в мозге, но и тем, что зафиксированные впечатления не извлекаются в нужный момент. К сожалению, эта вторая сторона проблемы разработана наиболее слабо.

Все исследователи отмечают прямо-таки невероятную прочность молекулярных соединений, определяющих запоминание. Тем не менее в жизни мы незаметно для себя и без всяких усилий извлекаем из памяти чрезвычайно обильную информацию.

С нашей точки зрения, закодированные в белковой молекуле жизненные впечатления извлекаются с помощью специфических ферментативных цепей, которыми внешний мир, как щупальцами, распоряжается в молекулярном «хозяйстве» нервной клетки. Когда мы проникнем в этот лабиринт, тогда станет ясно, почему из памяти извлекается именно то, что нужно в конкретной ситуации.

Хотя я не могу быть беспристрастным в этом вопросе, познание сущности работы мозга представляется мне, как и многим моим коллегам, задачей более значительной, чем другие проблемы. Ведь все виды деятельности человека, все взаимоотношения между людьми, что бы ни лежало в их основе, все виды творчества, надежды и перспективы человечества связаны с работой и совершенствованием мозга.



# СОДЕРЖАНИЕ

Предисловие . . . . .	3
Единство центра и периферии в нервной деятельности . .	15
Новейшие данные по разработке проблемы центрально-периферических соотношений в нервной деятельности . . . .	26
Теория функциональной системы как основа для понимания компенсаторных процессов организма . . . . .	51
Рефлекс и функциональная система как факторы физиологической интеграции . . . . .	70
Проблема компенсации нарушенных функций и ее значение для клинической медицины. Сообщение I . . . . .	90
Проблема компенсации нарушенных функций и ее значение для клинической медицины. Сообщение II . . . . .	104
Саморегуляция физиологических функций . . . . .	119
Теория функциональной системы как предпосылка к построению физиологической кибернетики . . . . .	134
Функциональная система . . . . .	154
Функциональная система и ее роль в формировании поведения нейрона . . . . .	180
Изучение деятельности мозга и будущее человека . . . .	192



**Петр Кузьмич Анохин**

**УЗЛОВЫЕ ВОПРОСЫ ТЕОРИИ  
ФУНКЦИОНАЛЬНОЙ СИСТЕМЫ**

Утверждено к печати

Отделением физиологии Академии наук СССР

Редактор издательства Е. А. Колпакова

Художник А. Г. Кобрин

Художественный редактор Н. И. Власик

Технический редактор А. М. Сатарова

Корректоры Н. Г. Васильева, В. С. Федечкина

**ИБ № 17255**

Сдано в набор 03.12.79.

Подписано к печати 11.03.80.

Т-01473. Формат 84×108<sup>1/32</sup>

Бумага типографская № 2

Гарнитура обыкновенная

Печать высокая

Усл. печ. л. 10,5 Уч.-изд. л. 11

Тираж 5000 экз. Тип. зак. 2551

Цена 1 р. 10 к.

Издательство «Наука»

117884 ГСП-7, Москва, В-485, Профсоюзная ул., 90

2-я типография издательства «Наука»

121099, Москва, Г-99, Шубинский пер., 10



В ИЗДАТЕЛЬСТВЕ «НАУКА» ГОТОВИТСЯ К ПЕЧАТИ:

---

**Швец-Тэнэга-Гурий Т. Б. Биоэлектрохимическая активность головного мозга. 12 а. л. 1 р. 80 к.**

Монография посвящена экспериментальному обоснованию принципиальной возможности изучения в хронических опытах метаболизма мозга путем регистрации изменений электрохимического потенциала, развивающегося на электродах из благородных металлов (золото, платина), вживленных в мозг, и определяемого химическим составом среды, окружающей электроды. В работе систематизированы и обобщены собственные экспериментальные материалы и сведения, имеющиеся в литературе по теоретическому обоснованию правомерности такого подхода, и экспериментальные исследования электрохимической активности у различных биологических объектов.

Книга представляет интерес для широкого круга нейрофизиологов.

---

**Формирование и торможение условных рефлексов. 20 а. л. 3 р. 50 к.**

Коллективная монография основана на результатах исследований, доложенных на X Международном симпозиуме «Мозг и поведение». В книге освещаются вопросы общей нейрофизиологии головного мозга, клеточно-синаптические механизмы условнорефлекторной деятельности, структурно-физиологические основы интегративной деятельности мозга, нейрохимия и нейрофармакология обучения, нервные механизмы сложных форм поведения, в.н.д. человека.

Издание представляет интерес для нейрофизиологов, психологов, фармакологов, врачей-психоневрологов, студентов и аспирантов,



Заказы просим направлять по одному из перечисленных адресов магазинов «Книга — почтой» «Академкнига»:

- 
- |  |   |
|--|---|
| 480091 АЛМА-АТА, 91, УЛ. ФУР-<br>МАНОВА, 91/97;      | СКИЙ ПРОСПЕКТ, 12;  |
| 370005 БАКУ, 5, УЛ. ДЖАПАРИД-<br>ЗЕ, 13;             | 630090 НОВОСИБИРСК, 90, АКА-<br>ДЕМГОРОДОК, АКА-<br>ПРОСПЕКТ, 22; МОРСКОЙ |
| 734001 ДУШАНБЕ, ПРОСПЕКТ ЛЕ-<br>НИНА, 95;            | 620000 СВЕРДЛОВСК, УЛ. МАМИ-<br>НА-СИБИРЯКА, 137;                         |
| 252030 КИЕВ, УЛ. ПИРОГОВА, 4;                        | 700187 ТАШКЕНТ, УЛ. ДРУЖБЫ  |
| 443002 КУЙБЫШЕВ, ПРОСПЕКТ<br>ЛЕНИНА, 2;              | НАРОДОВ, 6;   |
| 197110 ЛЕНИНГРАД, П-110, ПЕТРО-<br>ЗАВОДСКАЯ УЛ., 7; | 450059 УФА, 59, УЛ. Р. ЗОРГЕ, 10;   |
| 220012 МИНСК, ЛЕНИНСКИЙ ПРО-<br>СПЕКТ, 72;           | 720001 ФРУНЗЕ, БУЛЬВАР ДЗЕР-<br>ЖИНСКОГО, 42;                             |
| 117192 МОСКВА, В-192, МИЧУРИН-                       | 310003 ХАРЬКОВ, УФИМСКИЙ<br>ПЕР., 4/6.                                    |

2

341199





Handwritten text in a cursive script, likely a signature or a line of text, located in the upper middle section of the page.

A block of handwritten text in a cursive script, located in the lower middle section of the page, appearing to be a list or a series of entries.